

0 31

# Smoltifisering hos laksefisk

forskningsrapport

Tor G. Heggberget  
Magne Staurnes  
Rita Strand  
Jan Husby



NINA

NORSK INSTITUTT FOR NATURFORSKNING

031

# Smoltifisering hos laksefisk

Tor G. Heggberget  
Magne Staurnes  
Rita Strand  
Jan Husby

## NINAs publikasjoner

NINA utgir seks ulike faste publikasjoner:

### NINA Forskningsrapport

Her publiseres resultater av NINAs eget forskningsarbeid, i den hensikt å spre forskningsresultater fra institusjonen til et større publikum. Forskningsrapporter utgis som et alternativ til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig.

### NINA Utredning

Serien omfatter problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen emne, litteraturstudier, sammenstilling av andres materiale og annet som ikke primært er et resultat av NINAs egen forskningsaktivitet.

### NINA Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. Opplaget er begrenset.

### NINA Notat

Serien inneholder symposie-referater, korte faglige redegjørelser, statusrapporter, prosjektskisser o.l. i hovedsak rettet mot NINAs egne ansatte eller kolleger og institusjoner som arbeider med tilsvarende emner. Opplaget er begrenset.

### NINA Temahefter

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

### NINA Fakta-ark

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

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

Heggberget, T. G. Staurnes, M., Strand, R. & Husby, J. 1992. Smoltifisering hos laksefisk. - NINA Forskningsrapport 31: 1-42.

Trondheim, juni 1992

ISSN 0802-3093

ISBN 82-426-0227-1

Forvaltningsområde:

Norsk: Fiskeøkologi

Engelsk: Fish ecology

Rettighetshaver ©:

NINA Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:

Arne Jensen

NINA, Trondheim

Design og layout:

Guri Jermstad

Sats: MacDesign

Trykk: Strindheim Trykkeri

Opplag: 300

Trykt på klorfritt papir

Kontaktadresse:

NINA

Tungasletta 2

7005 Trondheim

Tel: (07) 58 05 00

## Referat

Heggberget, T. G., Staurnes, M., Strand, R. & Husby, J. 1992. Smoltifisering hos laksefisk. - NINA Forskningsrapport 31: 1-42.

Hovedhensikten med denne rapporten er på grunnlag av litteraturstudium å gi en oversikt over faktorer som har betydning for produksjon og utsetting av smolt som er best mulig i stand til å overleve etter utsetting. I forhold til smolt som benyttes i tradisjonelt oppdrett, hvor fisken holdes i en beskyttet tilværelse hele livet, må en smolt som skal overleve et fritt liv i naturen ha en del egenskaper i tillegg. Foruten god sjøvannstoleranse, må en smolt som settes ut ha en optimal vandrings- og næringsatferd. En definisjon av en smolt som skal settes ut, må derfor omfatte både fysiologiske, atferdsmessige og morfologiske faktorer. Betegnelsen "økologisk smolt" bør derfor benyttes på smolt som settes ut i naturen.

I foreliggende rapport er det lagt stor vekt på å gi en grundig oversikt over eksisterende litteratur. Mye av den forskning som er utført, har blitt gjort på andre arter av laksefisk enn de norske. For å kunne overføre disse resultatene til norske forhold, er det gitt en oversikt over relevante biologiske forskjeller mellom atlantisk laks og stillehavslaks.

Mekanismene som styrer smoltifiseringsprosessen er viktig å forstå når en skal produsere en god anleggsmolt. Med utgangspunkt i det som skjer i naturen, er det derfor gitt en grundig fysiologisk gjennomgang av prosessene. Det er også gitt en oversikt over de mest vanlige fysiologiske smoltifiseringsindikatorer.

Både norsk og utenlandsk forskning har vist at anleggsprodusert smolt i de fleste tilfeller gir dårligere gjengefangster enn vill smolt. Det er mange årsaker til dette. Det er store variasjoner i forhold til produksjonsregime i smoltanlegget, alder og størrelse på smolten, behandling like før og under utsetting, utsettingssted og utsettingstidspunkt. Målet er å produsere en smolt som har de fysiologiske og økologiske kvaliteter som er mest mulig lik vill smolt og sette den ut så skånsomt som mulig. Dødeligheten av utsatt smolt er sannsynligvis størst under og like etter utsetting. De største gevinster når det gjelder gjengefangster, kan derfor primært oppnås gjennom en økt forskningsinnsats i utsettingsfasen og den første tiden etter utsetting.

Tor Heggberget og Rita Strand, Norsk institutt for naturforskning, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim.  
Magne Staurnes og Jan Husby, Universitetet i Trondheim, AVH.

## Abstract

Heggberget, T. G., Staurnes, M., Strand, R. & Husby, J. 1992. Smoltification in salmonids. - NINA Forskningsrapport 31: 1-42.

The aim of the present report is based on review of the literature and experience from Norway, to analyse factors important for survival and released hatchery reared salmon smolts. Contrary to smolt released in cage aquaculture, where the fish is kept in protected environment throughout the whole life-span, a smolt which is released in nature must have some additional properties. In addition to proper seawater tolerance, a smolt which is released must have optimal migratory, feeding and antipredator behaviour. A definition of a smolt released in nature should, therefore, include both physiological, behavioural and morphological characters. The term ecological smolt is therefore introduced.

This report aims to give a detailed review of existing literature. Many of the studies performed, have been on other salmonid species than the Norwegian. To apply these results on Atlantic salmon, brown trout and Arctic char, a summary of the main biological differences between salmonid species is given.

The mechanisms governing the smoltification process are important to understand when producing a good hatchery smolt. With reference to natural systems, a detailed review of the physiological processes is given.

Both Norwegian and international studies have shown that hatchery reared smolts have lower survival and give lower recapture rates than wild smolts. There are several reasons for this: There are variations in relation to production regime in the hatchery, age and size of the smolts, handling of the fish before and during release, place and time of release. The goal is to produce a smolt that has the same physiological and ecological properties as wild smolt. The mortality of smolts are probably highest during and immediately after release. The highest potential to increase recaptures, is therefore to increase research of salmonid smolts during release and the first period after release.

Tor Heggberget and Rita Strand, Norwegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim.  
Magne Staurnes and Jan Husby, University of Trondheim, AVH.

## Forord

Bakgrunnen for denne rapporten var et ønske om å samle litteratur og erfaringer som kan bidra til å bedre resultatene av smolt som settes ut i vassdrag. Gjennom litteraturstudier og ved egne data, hvor vi har konsentrert oss om fysiologi og økologi hos laksefisk, har vi forsøkt å gi en syntese som skal bidra til økt forståelse av viktige mekanismer og forhold som har betydning for overlevelse av smolt som settes ut i naturen. Vi har lagt vekt på å kombinere fysiologisk og økologisk kunnskap for å bidra til en samlet økt forståelse av problemer knyttet til produksjon og utsetting av smolt.

Dette har vært et samarbeid mellom NINA og Universitetet i Trondheim, AVH, hvor sistnevnte har hatt ansvaret for den fysiologiske delen.

Arbeidet med denne rapporten er finansiert av Vassdragsregulantenenes Forening, Statkraft og Nina. Vi takker hermed for de tilskott som har gjort dette arbeidet mulig.

Trondheim, april 1992

Tor G. Heggberget,  
prosjektleder

## Innhold

Referat	
Abstract	
Forord	
<b>1 Innledning</b>	<b>5</b>
<b>2 Livshistoriemønster hos laksefisk</b>	<b>5</b>
2.1 Utvikling av anadromitet	5
2.2 Grad av anadromitet	6
2.3 Laksefisk i Norge	7
<b>3 Smoltifisering</b>	<b>8</b>
3.1 Begrepene smolt og smoltifisering	8
3.2 Alder, størrelse og vekst	9
3.3 Utseende og atferd	10
3.3.1 Farge	10
3.3.2 Kroppsform	11
3.3.3 Svømmeatferd	11
3.4 Vann- og saltbalanse	11
3.4.1 Vann- og saltbalansen i ferskvann og saltvann	12
3.4.2 Endringer under smoltifiseringen	13
3.4.2.1 Artsforskjeller	13
3.4.2.2 Størrelsesrelatert og smoltifiseringsrelatert sjøvannstoleranse	13
3.4.2.3 Smoltifiseringsrelaterte endringer	13
3.5 Metabolisme og kroppssammensetning	14
3.6 Hormonelle endringer	15
3.6.1 Thyroidea-hormoner	15
3.6.2 Cortikosteroider	17
3.6.3 Prolaktin	17
3.6.4 Veksthormon	18
3.7 Betydningen av miljøfaktorer	18
3.7.1 Fotoperiode	18
3.7.2 Temperatur	19
3.7.3 Månefase	20
3.7.4 Andre faktorer	20
3.8 Tidlig kjønnsmodning	20
<b>4 Faktorer som har betydning for overlevelsen til smolt</b>	<b>22</b>
4.1 Utvandringstidspunkt	22
4.2 Smoltalder og størrelse	23
<b>5 Utsetting av kunstig produsert smolt i vassdrag</b>	<b>24</b>
5.1 Størrelse	24
5.2 Utsettingstidspunkt	25
5.3 Utsettingssted	25
5.4 Behandling i anlegg og ved utsetting	26
<b>6 Litteratur</b>	<b>27</b>

# 1 Innledning

Utsetting av anleggsprodusert smolt av laks har foregått i norske vassdrag siden 1950-tallet. Resultatene av utsettingene viser at gjenfangstene av disse utsettingene ofte er svært lave. Ofte er overlevelsen av anleggsprodusert smolt bare halvparten av overlevelsen av vill smolt.

Det er utført mange undersøkelser knyttet til smoltifisering hos laksefisk. Mange av disse undersøkelsene er imidlertid utført på andre arter laksefisk enn våre. En viktig målsetning med denne rapporten er derfor å gi en sammenstilling av viktige biologiske forskjeller mellom våre laksefisker og utenlandske laksefisker (stillehavslakser). Videre har det tidligere vært en tendens til at økologiske og fysiologiske forhold knyttet til smoltifisering har vært behandlet adskilt. Vi har her forsøkt å analysere sammenhengen mellom fysiologiske mekanismer og økologiske forhold. I denne forbindelse er det nødvendig å definere en smolt som skal settes ut i vassdrag både fysiologisk og økologisk.

Forbedring av gjenfangstene av anleggsprodusert smolt blir en sentral oppgave i tiden framover, både i tilknytning til havbeite og utsetting av smolt til andre formål, f.eks. vassdrags-reguleringer. En gjennomgang av faktorer som har ført til variasjoner i overlevelse av utsatt smolt er derfor også en vesentlig hensikt med denne rapporten.

# 2 Livshistoriemønster hos laksefisk

## 2.1 Utvikling av anadromitet

Anadromi innebærer at en fisk blir født og lever den første tiden i ferskvann, for så å vandre til sjøen. Anadrome fisk vandrer tilbake til ferskvann for å overvintre eller gyte. Til denne gruppen hører laksefisk (Salmonidae) som består av bl.a. slektene *Salmo* (utbredelse på begge sider av det nordlige Atlanterhavet), *Salvelinus* (holarktisk eller cirkumpolar utbredelse) og *Oncorhynchus* (utbredelse på begge sider av det nordlige Stillehav).

Opprinnelsen til laksefiskene har vært omstridt, men trolig stammer laksefiskene fra små ørretlignende ferskvannsfisk som levde i kalde innsjøer og elver på den nordlige halvkule (Tchernavin 1939). De spredte seg gjennom ferskvannssystemer over et stort område, og pga. variasjonene i miljøet oppstod etter hvert et mangfold av slekter og arter. Forverrede leveforhold i ferskvann som lavere temperatur og dårligere tilgang på næringsdyr (trolig under istiden hvor dyr og planter ble utryddet fra store områder på den nordlige halvkule), har sannsynligvis resultert i en utvikling mot næringsvandring til havet. I første omgang skjedde vandringen til de store brakkevannshavene som eksisterte på den tiden, og da kanskje bare som en utvidelse av et vandringmønster mellom elv og innsjø. Dette ga så gradvis opprinnelsen til de ekte anadrome formene (Tchernavin 1939).

I denne utviklingen har trolig slekten *Oncorhynchus* sitt opphav fra slekten *Salmo* ved at en større bestand av *Salmo*-slekten ble geografisk isolert i den mest perifere delen av utbredelsesområdet på kysten av Asia. Dette skjedde trolig etter at "den faunistiske broen" mellom Atlanterhavet og Stillehavet ble brutt for ca. 1 million år siden (Neave 1958; Hoar 1976). Med tiden er det etablert en rekke arter med svært ulik livssyklus med hensyn til opphold/vandring i sjø- og ferskvann og grad av fleksibilitet i valg av livshistoriemønster (**Tabell 1**) (Rounsefell 1958). Valg av livshistoriemønster er for det enkelte individ genetisk kontrollert, men også påvirket av miljøforhold (fenotypisk komponent).

Laksefiskene tilbringer en varierende del av sitt liv i ferskvann, eller i brakkevannssonen i elvemunninger. Dette er ustabile miljø, og en av de mest karakteristiske egenskapene til laksefisk er derfor stor fleksibilitet med hensyn til livshistoriemønster (Thorpe 1989). Mønsteret varierer både innen og mellom arter. Noen få arter av laksefisk gjennomfører hele sitt livsløp i ferskvann. De fleste har imidlertid et større eller mindre innslag av et

anadromt livsmønster som innebærer oppvekst i ferskvann, næringsvandring til sjøen, og vandring tilbake til ferskvann for reproduksjon. Generelt er slike vandringer (migrasjoner) en fundamental biologisk respons til ugunstige forhold (Taylor & Taylor 1977). For at vandringer hos en art kan utvikles, må det å skifte habitat (tilholdssted) øke "fitness", dvs. øke individets reproduktive suksess og overlevelse (øke det genetiske bidraget til senere generasjoner). Migrasjon utvikles dermed når fordelene ved å skifte habitat minus ulempene ved å migrere mellom habitatene overstiger fordelene ved å forbli i bare ett habitat (Thorpe 1987b). Den viktigste faktoren for utvikling av anadromitet hos laksefisk har vært forskjellen i mengde tilgjengelig mat i sjøen og i ferskvann (Gross 1987; Gross et al. 1988; Craig 1989). Et anadromt livsmønster er utviklet når den økte veksten og kroppsstørrelsen etter opphold i sjøen - på tross av mindre sjånse for overlevelse - totalt har gitt en bedre reproduktiv suksess og dermed har bidratt mer til artens fremtidige generasjoner (Thorpe 1987b).

Det er imidlertid ikke noen enkel sammenheng mellom forhold i sjø og ferskvann. Dette kommer til uttrykk i for eksempel mange av våre sjørøyebestander, der det i noen tilfeller er dårlig ferskvannsvest og høy grad av anadromitet mens det i andre tilfelle er god ferskvannsvest på presmoltstadiet og høy grad av anadromitet (Strand 1991). Temperatur, fotoperiode og vannføring er viktige faktorer som utløser vandring hos laksefiskene. Disse

faktorene varierer med breddegrad, mellom arter og innen samme vassdrag fra år til år.

## 2.2 Grad av anadromitet

De fleste undersøkelser av smoltifisering hos laksefisk er utført på andre arter enn de norske laksefiskene. Graden av anadromitet varierer mye mellom arter, og det er derfor nødvendig å gi en oversikt over de viktigste forskjeller mellom norske og utenlandske arter av laksefisk.

Slekten *Oncorhynchus* (stillehavslakser) kjennetegnes generelt ved en sterk tilknytning til det marine miljø (Tabell 1). Pukkellaks (*O. gorbuscha*) gyter både i elv og brakkvann. Yngelen er sølvfarget og vandrer ut i sjøen, bare ca. 3 cm lang, straks den kommer opp fra grusen når plommesekken er absorbert. Ketalaksen (*O. keta*) gyter lenger oppe i elvene enn pukkellaksen, men vandrer også ut i sjøen straks den kommer opp fra grusen. Kongelaks (*O. tshawytscha*) vandrer ut som yngel om høsten samme år som den klekkes eller har et opphold i ferskvann på ett eller flere år før utvandring (Healy 1983). Kongelaks regnes sammen med pukkellaks og ketalaks til de obligate anadrome laksefiskene (Rounsefell 1958). De andre *Oncorhynchus*-artene har et langt større inn av fisk som ikke vandrer ut i sjøen (fakultativ anadrome). Den anadrome formen

**Tabell 1.** Oversikt over lakseartene av slekthe *Oncorhynchus*, *Salmo* og *Salvelinus*, ordnet etter grad av anadromi (\*: mest utpreget anadrom, \*\* og \*\*\*: fakultativ anadrom, \*\*\*\*: fullstendig ferskvannresident). *Salmon Species* (*Oncorhynchus*, *Salmo*, *Salvelinus*), *rouged according to degree of anadromy*. (\* anadromous, \*\*, \*\*\* facultative anadromous and \*\*\*\* freshwater resident).

Amerikansk navn	Latinsk navn	Norsk navn
* Pink salmon	<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	Pukkellaks
* Chum salmon	<i>O. keta</i>	Ketalaks
* Chinook salmon	<i>O. tshawytscha</i>	Kongelaks
** Coho salmon	<i>O. kisutch</i>	Søvlaks
** Masu salmon	<i>O. masu</i>	Masalaks
** Sockeye salmon	<i>O. nerka</i>	Rødlaks
*** Atlantic salmon	<i>Salmo salar</i>	Atlantisk laks
*** Rainow trout	<i>O. mykiss</i>	Regnbueørret
*** Brown trout	<i>Salmo trutta</i>	Ørret
*** Dolly varden	<i>Salvelinus malma</i>	Nordvestamerikansk røye
*** Arctic char	<i>Salvelinus alpinus</i>	Røye
*** Brook trout	<i>Salvelinus fontinalis</i>	Bekkerøye
**** Lake trout	<i>Salvelinus namaycush</i>	Canadarøye

av rødlaks (*O. nerka*) kan som kongelaks tilbringe alt fra uker til år i ferskvann før utvandring. De andre anadrome artene vandrer ut først etter ett eller flere år i ferskvann. Søvlaksen (*O. kisutch*) er som atlantisk laks en territorial elvefisk før utvandring. Det samme gjelder masulaks (*O. masu*), som sammen med amagolaks (*O. amago*) har en utbredelse som er begrenset til kysten av Asia. Også anadrom regnbueørret (*O. mykiss*, "steelhead") har en lang ferskvannsfase før den vandrer ut, og arten har et betydelig innslag av ikke-anadrom fisk ("rainbow trout"). På samme måten har "cutthroat trout" (*O. clarki*) både anadrome og ikke-anadrome former.

Av de to artene i *Salmo*-slekten, atlantisk laks (*S. salar*) og ørret (*S. trutta*), har atlantisk laks det største innslaget av anadromitet. Laksen foretar lange havvandring og spesielt på den europeiske siden av Atlanterhavet er det få rene ferskvannsstammer (reliktlaks). Den største fleksibiliteten med hensyn til livshistorie har artene i slekten *Salvelinus* (røye), som også er den minst anadrome av Salmonidae-familien. De har alle et betydelig innslag av ikke-anadromitet, og de anadrome formene av arktisk røye (*S. alpinus*), nordvestamerikansk røye (*S. malma*) og bekkerøye (*S. fontinalis*) foretar alle bare kortvarige vandring i kystnære områder. Til denne slekten hører også den rene ferskvannsorten canadarye (*S. namaycush*).

## 2.3 Laksefisk i Norge

Atlantisk laks, ørret og røye viser avtagende grad av anadromitet vurdert ut fra utvandringmønster, oppholdstid i havet og hyppighet av ikke-anadrome stammer (Rounsefell 1958; Hoar 1976, 1988). Atlantisk laks vandrer ut i sjøen når den er 1-8 år gammel. Alderen ved utvandring varierer i forhold til veksthastighet i presmoltstadiet. Alderen ved utvandring er generelt omvendt korrelert til muligheten for vekst bestemt ut fra temperatur og daglengde, og øker med økende breddegrad (Thorpe 1989). Utvandringen fra elver i Europa skjer ved en lavere alder enn fra nordamerikanske elver på tilsvarende breddegrad (Thorpe 1989). Størrelsen på laksesmolt i norske vassdrag er vanligvis 11-15 cm (Lund et al. 1989). Laksen foretar som regel lange vandring, og overvintrer 1-3 år i havet før den vender tilbake til sin oppvekstelv for å gyte. En del fisk dør etter første gangs gyting, men overlevelsen i elva av utgytt laks kan være betydelig (Berg & Hagala 1972; Berg & Gausen 1988). I de fleste laksepopulasjoner er det en del hanner som kjønnsmodner før utvandring (Orton et al. 1938; Jones 1959; Leyzerovich 1973; Jonsson & Sandlund 1979; Dalley et al. 1983; Myers 1984). Andelen av tidlig kjønnsmodne hanner (gytepar) varierer sterkt mellom ulike vassdrag og laksestam-

mer, fra ca 3 % i Altaelva (Heggberget 1989) til ca 80 % i andre bestander (Myers 1984).

De store forskjellene i størrelse og alder ved kjønnsmodning har en genetisk komponent (Nævdal et al. 1978). Det er vist at både store og små hanner kan ha høy reproduktiv suksess (Gross 1984). Andelen tidlig kjønnsmodne hanner varierer imidlertid også med miljøbetingelser som næringstilgang og temperatur, og dermed vekstrate. En aksellerert vekst i et smoltanlegg kan derfor øke andelen hanner som kjønnsmodner tidlig i en laksepopulasjon. Variasjon i alder/størrelse ved kjønnsmodning mellom populasjoner er derfor viktig å ta hensyn til ved kultivering; utvelgelse av stammer benyttet ved utsettinger.

Det finnes også bestander av atlantisk laks som ikke vandrer ut i sjøen. I Norge er det registrert kun tre populasjoner av slik reliktlaks (stammen i Nidelva ved Arendal er trolig utdødd). Byglandsblegen (Byglandsfjorden) har vandring mellom elv og innsjø (Dahl 1927), mens småblanken ovenfor Fiskumfoss i Namsen er en elveform uten vandring til innsjø (Berg 1953). Stasjonær laks har dårlig vekst sammenliknet med anadrom laks (Dahl 1927; Berg 1953; Gjøvik 1981; Berg & Gausen 1988).

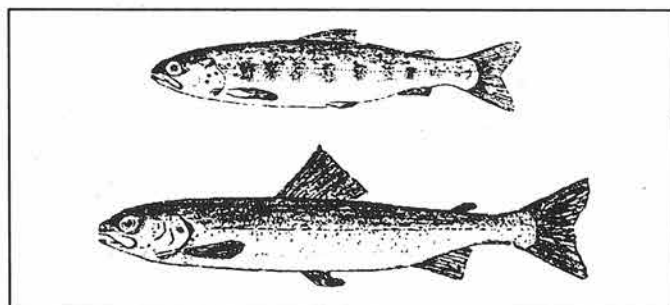
Ørret og røye viser stor fleksibilitet i valg av livshistorie. Begge disse artene har anadrome bestander som vandrer til sjøen som smolt ved varierende alder og størrelse, avhengig av breddegrad og vassdrag. De gyter i ferskvann, foretar forholdsvis korte vandring i kystnære områder, og både umoden og moden sjørørret og sjørøye overvintrer i ferskvann (Nordeng 1977). Umoden fisk kan overvintrer i et annet vassdrag enn den vokste opp i, men vender sannsynligvis tilbake til oppvekstvassdraget for å gyte når den er kjønnsmoden. Sjørørreten er i likhet med laksen utbredt langs hele kysten i motsetning til sjørøya som ikke finnes naturlig utbredt sør for 65°N, dvs. grenseområdet mellom Nord-Trøndelag og Nordland. Hos både røye og ørret finner vi at en del av populasjonen, både hunner og hanner, ikke vandrer ut i sjøen, men forblir i ferskvann hele sitt liv. Disse betegnes som ferskvannstasjonære eller residente. Laks, ørret og røye kan ofte finnes i samme vassdrag, men det er variasjoner mellom artene m.h.t. utvandringstidspunkt og alder/størrelse ved første gangs utvandring (smolt).



## 3 Smoltifisering

### 3.1 Begrepene smolt og smoltifisering

Det anadrome levevis medfører store endringer i både livsmønstre og livsmiljø som krever omfattende forandringer i utseende, atferd og fysiologi. Den synkroniserte prosessen av morfologiske, atferdsmessige og fysiologiske forandringer som setter en ung laksefisk (parr) i stand til å overleve, vokse og vandre normalt i sjøen kalles smoltifisering, og den utvandrende fisken smolt (**Figur 1**). Oversikter over smoltifiseringsprosessen er gitt av Hoar (1976), Folmar & Dickhoff (1980), Wedemeyer et al. (1980), Langdon (1985), Barron (1986), McCormick & Saunders (1987) og Hoar (1988). Begrepet smolt blir vanligvis bare benyttet om den fisken som vandrer ut i sjøen for første gang. Forberedelsen til et marint liv består av flere mer eller mindre uavhengige prosesser. Prosessene styres av indre (endogene)

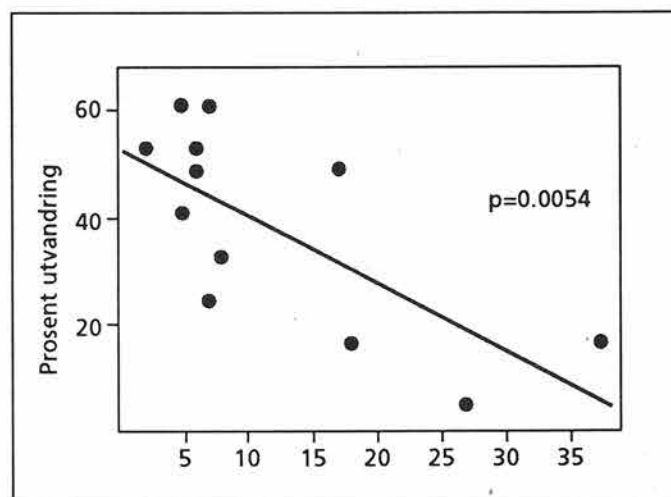


**Figur 1**  
Parr (øverst) og smolt av atlantisk laks. - Parr (upper) and smolt of Atlantic salmon.

rytmer som synkroniseres av ytre miljøforhold slik at utvandringen kan skje på et optimalt tidspunkt. Hos de fleste laksefisk skjer dette i løpet av noen uker om våren, og den korte perioden fisken er smolt blir gjerne kalt "smoltvinduet". Overføring av fisk til fullt sjøvann utenfor dette "smoltvinduet" kan føre til stor dødelighet og lav eller ingen vekst. Dersom smolten holdes igjen i ferskvann vil den kunne desmoltifisere, dvs. tilbakedannes til en ferskvannsfisk for så å kunne resmoltifisere neste vår (Houston 1961; Conte og Wagner 1965; Boeuf og Harache 1982; Duston og Saunders 1990).

Som eksempel på ulike krav til smolt som settes ut i naturen og smolt som settes ut i vanlig sjøoppdrett, kan nevnes resultatene fra forsøk i Halsvassdraget i Finnmark (Heggberget 1991). Smolt som ble satt ut 2 km ovenfor fiskefella ved utløpet av

Halselva, viste utvandningsfrekvenser som varierte mellom 10 og 80 %. Disse resultatene viser at utvandningslyst hos ulike behandlingsgrupper av smolt varierer sterkt. Den smolten som ikke vandrer ut like etter utsetting blir stående i ferskvann og går etter hvert til grunne. Samtidig kan den være konkurrent og predator i forhold til villfisk. Resultatene viste videre (**Figur 2**) at den smolten som hadde best utvandningslyst, vandret traskest ut etter utsetting. Rask utvandring etter utsetting vil derfor være en god indikator på en god smolt.



**Figur 2**  
Antall dager fra utsetting av smolt til registrering i nedgangsfella i Halselva, Finnmark. - Number of days from release of smolts to observation in downstream situated smolt trap.

Parallelt med utsetting ovenfor fella i Halselva ble smolt fra en del av de samme grupper satt ut i mærer i vanlig sjøoppdrett. Denne fisken viste liten dødelighet og ga god vekst i sjøvann. Disse resultatene viser at kravene til en god smolt som skal settes ut i naturen er forskjellig fra fisk som settes ut i mærer i sjøen.

I forbindelse med vanlig oppdrett, hvor smolten holdes inne-stengt i en mær, vil kravet til en god smolt være at den er i stand til å overleve og vokse normalt etter utsetting i sjøen. I forbindelse med utsetting, hvor fisken på egen hånd skal klare seg i naturen, vil imidlertid kravet til en god smolt måtte utvides til også å omfatte normal vandringsatferd og antipredatoratferd etter utsetting. Det er bare i svært få undersøkelser at vandringsmønster og antipredatoratferd er undersøkt i forbindelse med vurdering av smoltkvalitet.

Etter den strengeste definisjonen hvor også atferd er inkludert, vil begrepene smolt og smoltifisering ofte være "feil" brukt.

Smolt som settes ut i naturen må foruten å være fysiologisk smoltifisert, også være økologisk smoltifisert.

### 3.2 Alder, størrelse og vekst

Alder, størrelse og vekst er faktorer som i stor grad påvirker smoltifiseringsprosessen. Betydningen av de ulike faktorene er imidlertid langt fra godt nok kjent, bl.a. fordi de kan være vanskelig å skille. Resultater fra forsøk under oppdrettbetingelser trenger heller ikke umiddelbart gjelde for hva som skjer i naturen. For at en parr av atlantisk laks skal gjennomgå smoltifisering, er det vanlig å anta at den må være over en viss minstestørrelse. Fisk som er lengre enn 8-10 cm etter vekstsesongen vil med stor sannsynlighet bli smolt neste vår, mens mindre fisk forblir parr (Elson 1957; Skilbrei 1988). En slik terskellengde for smoltifisering er også funnet for andre anadrome laksefisk (Conte & Wagner 1965; Clarke et al. 1978). Utvandrende smolt av atlantisk laks i Norge er normalt 11-15 cm (Lund et al. 1989) og 1-8 år gamle. Eldre fisk har en tendens til å smoltifisere ved en mindre størrelse enn yngre fisk (Evans et al. 1984; Heggberget 1989).

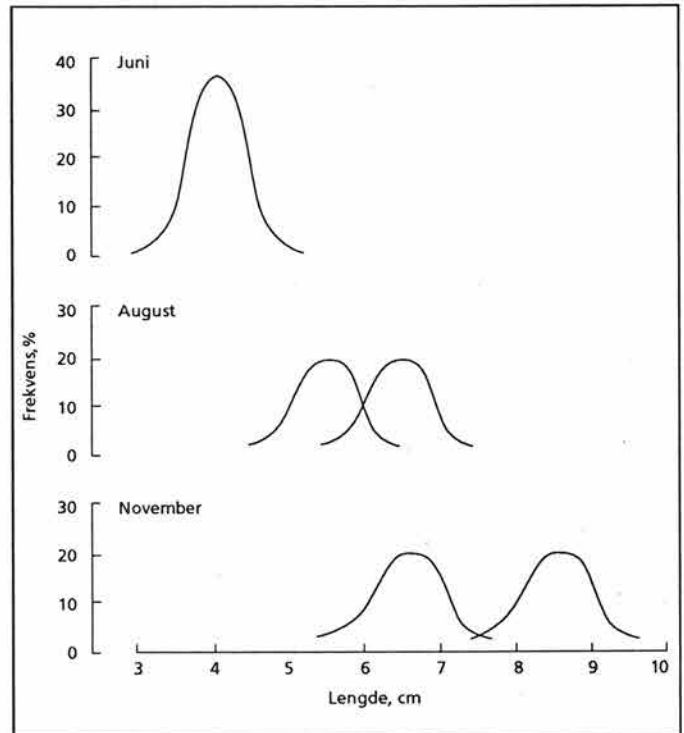
Veksthastigheten er også antatt å ha innvirkning på avgjørelsen om fisken skal smoltifisere eller ikke, men mange forhold omkring dette er enda usikre, spesielt med hensyn til hva som foregår i naturen. Under gode vekstbetingelser i et oppdrettsanlegg vil parr av atlantisk laks gradvis splittes i to størrelsesgrupper (bimodal vekst) i løpet av det første året (Figur 3) (Thorpe 1977; Bailey et al. 1980; Thorpe et al. 1980, 1982; Saunders et al. 1982, 1985; Boeuf et al. 1985; Kristinsson et al. 1985; Skilbrei 1988; Stefansson et al. 1989). Utvikling av en slik bimodal størrelsesfordeling utover seinsommeren er også funnet hos stillehavslakser (Hirata et al. 1986; Saxton et al. 1983; Clarke & Shelbourn 1986). Denne utviklingen skyldes en endring i appetitt som trolig er regulert av en endogen rytme som styres av fotoperioden (Clarke og Shelbourn 1986; Villarreal et al. 1988; Thorpe et al. 1989).

Parr som opprettholder/øker appetitten og veksten utover sommer og høst vil havne i den øvre størrelsesgruppen og normalt smoltifisere den påfølgende våren (Thorpe et al. 1982; Higgins 1985; Kristinsson et al. 1985; Thorpe 1987a; Metcalfe et al. 1986). Inngangen til hurtigvekstfasen betraktes som en tidlig manifestasjon av den sammensatte prosessen som neste vår kuliminerer med utviklingen av en sjøvannstolerant smolt (Kristinsson et al. 1985; Thorpe 1986).

Fisk som har lavere veksthastighet som følge av redusert appe-

titt havner i den nedre størrelsesgruppen og forblir normalt parr minst ett år til. Blir fisken imidlertid gitt tilstrekkelig høy temperatur og gode nok vekstbetingelser om vinteren, kan den likevel smoltifisere (Saunders et al. 1982; Kristinsson 1984). Dette tyder på at "valget" med hensyn til veksthastighet om høsten ikke nødvendigvis er endelig for hvorvidt fisken har evne til å smoltifisere eller ikke.

Under oppdrettsforhold i kaldt vann hvor veksten er lav, skjer ikke alltid en lignende todeling av populasjonen om høsten som hos fisk holdt ved høyere temperaturer (Eriksson et al. 1979). Utvikling av bimodalitet innen en årsklasse har også vært vanskelig å demonstrere i naturen, kanskje som følge av overlapping i størrelse mellom årsklassene og de store lokale variasjonene i miljø i en elv (Hoar 1988).



**Figur 3**

Gradvis oppdelingen av en populasjon av null-årig atlantisk laks i to størrelsesgrupper. Fisk i den øvre størrelsesgruppen vil smoltifisere følgende vår. - Segregation of two size groups of Atlantic salmon. Fish in upper size-group will smoltify the following spring.

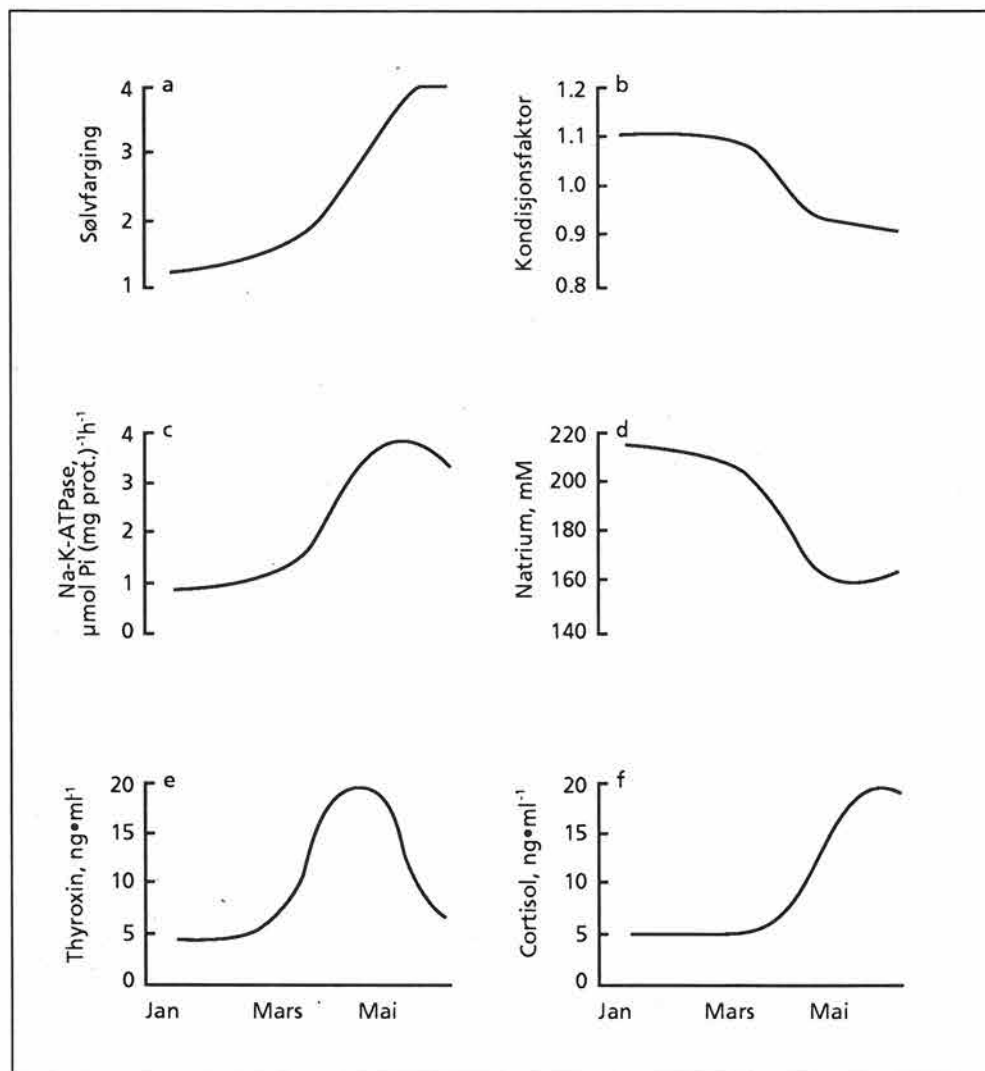
## 3.3 Utseende og atferd

### 3.3.1 Farge

I elva er laksungen (parren) bunnlevende og territorial (forsvarer et begrenset område mot inntrengere). Den står gjerne bak steiner i ly for strømmen og gjør korte utfall opp i vannmassene for å fange næringsdyr som driver forbi. Draktfargen er tilpasset slik at den går mest mulig i ett med omgivelsene. Karakteristisk er en mørk brungrønn farge med flere store mørke flekker (finger- eller parrmerker) på sidene (**Figur 1**). I havet lever laksen som en rovfisk fritt i vannmassene (pelagisk). Draktfargen skal nå gi kamuflasje i et nytt miljø, og smolten får et utseende som er karakteristisk for pelagisk fisk. Parrmerkene, som ligger dypt i

huden, blir under smoltifiseringen etter hvert skjult av lysreflekterende krystaller (purinene guanin og hypoxanthin) som avsettes i skjell og ytre hudlag (Robertson 1948; Parker & Vanstone 1966; Johnston & Eales 1967, 1968, 1970; Vanstone & Markert 1968; Hayashi 1970). Sidene blir blanke, buken lys og ryggen mørk (**Figur 1**). Finnene, særlig bryst-, rygg- og halefinne, mørkner gradvis fra ytterkanten. Karakteristisk for smolt er også løst-sittende skjell som lett faller av ved håndtering og transport. Skjellskadet smolt tåler dårlig overgangen til sjøvann.

Verken endringer i temperatur eller fotoperiode synes å være nødvendig for å indusere den økte avsetningen av puriner, og fargeforandringen synes først og fremst å være endogent kontrollert (Johnston & Eales 1970; Hoar 1988).



**Figur 4**

Skjematiserte endringer under smoltifiseringen av atlantisk laks. a) Grad av sølvfarge (1 og 4 representerer det typiske utseende til henholdsvis parr og smolt, jfr. Fig. 1); b) kondisjonsfaktor ((vekt i g)·(lengde i cm)<sup>-3</sup>·100); c) aktivitet i gjellene av Na-K-ATPase (aktivitetsnivået varierer mye mellom ulike målemetoder); d) konsentrasjon av natrium i blodplasma 24 timer etter utsetting i fullt sjøvann; e) konsentrasjonen i blodplasma av thyroxin; f) konsentrasjonen i blodplasma av cortisol (konsentrasjonsnivået for hormonene varierer mellom ulike undersøkelser). - Simplified changes during smoltification of Atlantic salmon. a) silver colouring, b) condition factor, c) gill Na-K-ATPase activity, d) blood plasma Na<sup>+</sup> concentration 24 hours after transfer to sea-water, e) blood-plasma concentration of thyroxine, and f) blood-plasma concentration of cortisol).

### 3.3.2 Kroppsform

Det skjer også en endring i kroppsfasongen i forbindelse med smoltifiseringen. Kroppen blir slankere (**Figur 1**) og tilpasset et pelagisk liv med økt svømmeaktivitet (Riddell & Leggett 1981). Kondisjonfaktoren, som angir forholdet mellom vekt og lengde, avtar (**Figur 4**) (Hoar 1939a; Martin 1949; Houston & Threadgold 1963; Vanstone & Markert 1968; Farmer et al. 1978; McCormick et al. 1987). Nedgangen skyldes nedbrytning av fettvev og økt lengdevekst, særlig mellom gattfinnen og halefinnen (Nikolskii et al. 1947). Det skjer også andre endringer i morfologi, bl.a. reduksjon i arealet av brystfinnene (Nikolskii et al. 1947), endring i struktur av fettfinnen, kjevvene, tungen og tennene (Gorbman et al. 1982).

### 3.3.3 Svømmeatferd

I elva har yngelen/parren en instinktiv tendens til å svømme mot strømmen (positiv rheotaxi). De store brystfinnene orienteres slik at fisken presses ned mot bunnen (Kalleberg 1958; Keenleyside 1962; Keenleyside & Yamamoto 1962; Symons 1976). Dette gjør, sammen med den velutviklede stedstillhørigheten, at fisken kan leve innen et bestemt territorium selv ved høy vannhastighet (Thorpe 1984). I forsøk er det vist at parr i sterk strøm svømmer mot strømmen til de er helt utmattet i forsøk på å holde seg stasjonær (Kutty & Saunders 1973).

Under smoltifiseringen endres orienteringen i forhold til strømretningen fra å være motstrøms til å bli mer vilkårlig (Keenleyside & Yamamoto 1962; Arnold 1974; Lundquist 1983; Lundquist & Eriksson 1985). Evnen til svømme motstrøms avtar (Virtanen & Forsman 1987) og smolten forlater bunnen (Kalleberg 1958). Smolten oppgir å være stasjonær, og lar seg lettere føre med strømmen, f.eks. i forbindelse med en flomtopp (Thorpe & Morgan 1978; Smith 1982; Thorpe 1982). Stilleflytende innsjøer kan forsinke utvandringen både hos atlantisk laks (Thorpe et al. 1981; Hansen et al. 1984) og hos *Oncorhynchus*-arter (Raymond 1968, 1979).

Utvandringen har også et element av aktiv svømming medstrøms. Det er mest markert hos stillehavslakser (Hoar 1976; Thorpe 1982), men er også vist å være tilfelle for atlantisk laks (Kalleberg 1958; Solomon 1978). Smolten søker trolig bl.a. aktivt ut av bakevjer for å holde seg i de mest rasktflytene områdene i elva (Solomon 1978; Hansen & Jonsson 1985). I flere undersøkelser er det vist at smolten har hodet medstrøms under utvandringen (Babcock 1904; Foerster 1925; White & Huntsman 1938; Kalleberg 1958; Hartman et al. 1967), men det motsatte

er også registrert (Babcock 1904; Hartman et al. 1967). I sirkulære oppdrettstanker er det vanlig at fisken snur og svømmer medstrøms når den blir smolt. I spesielle tankforsøk med 2-årig østersjølaks beveget smolten seg medstrøms høyt i vannmassene (Eriksson 1984). Fisk holdt i brakkvann (tilnærmet miljøet i Bottenviken) fortsatte denne atferden, mens fisk holdt i ferskvann i september søkte ned mot bunnen og orienterte seg motstrøms. Denne parratferden ble opprettholdt inntil fisken igjen utviklet smoltadferd under smoltifiseringen neste vår (Eriksson 1984).

## 3.4 Vann- og saltbalanse

Beinfisk har en sammensetning av ioner og et osmotisk trykk i kroppsvæsken som ikke er svært forskjellig fra det man finner hos høyere vertebrater. Det osmotiske trykket bestemmes av antall løste partikler i væsken (angitt ved osmolaliteten), og bestemmer bevegelsen av vann. Kroppsvæsken består generelt av to hoveddeler: den inne i cellene (intracellulærvæsken, ICF) og den utenfor cellene (ekstracellulærvæsken, ECF). Intracellulærvæsken utgjør ca 40 % av kroppsvolumet (det intracellulære rom). Ekstracellulær-væsken (det ekstracellulære rom) kan igjen deles i den som omgir cellene i ulike vev (interstitialvæsken) og den i blodet (blodplasma). Mengden av blod hos fisk utgjør ca. 5 % av kroppsvolumet, hvorav normalt 30-40 % er blodceller.

Ionesammensetningen av interstitialvæsken og blodplasmaet er ikke vesentlig forskjellig, mens sammensetningen av væsken innenfor og utenfor cellene er svært ulik. Konsentrasjonen av natrium- ( $\text{Na}^+$ ) og kloridioner ( $\text{Cl}^-$ ) er høy utenfor og lav inne i cellen, mens det er omvendt for kaliumioner ( $\text{K}^+$ ). Forskjellen i  $\text{Na}^+$ -konsentrasjonen over cellemembranen er grunnlaget for cellenes funksjon ved at gradienten er nødvendig for transport av næringsstoffer til energiproduksjon og syntese av ulike forbindelser inn i cellen, og for dannelsen av elektriske impulser (nervefunksjonen).  $\text{Na}^+$ -gradienten mellom intra- og ekstracellulærvæsken opprettholdes ved aktiv ionepumping ved hjelp av enzymet Na-K-ATPase lokalisert i cellemembranen. En vesentlig del av kroppens energiforbruk går med til denne livsnødvendige ionepumpingen.

Ionesammensetningen og det osmotiske trykket i kroppsvæsken opprettholdes innenfor et relativt snevert område uavhengig av innholdet av salter (saliniteten) i omgivelsene (ione- og osmoregulering; oversikter ved bl.a. Maetz et al. 1976; Evans 1979; Foskett et al. 1983; Payan et al. 1984). Avvik fra denne optimale sammensetningen vil føre til mistrivsel, nedsatt appetitt og ned-

satt sykdomsresistens. Dersom avviket blir for stort, dør fisken som følge av sammenbrudd i cellenes funksjon. De viktigste ionene i ekstracellulærvæsken er  $\text{Na}^+$ - og  $\text{Cl}^-$ , som tilsammen utgjør ca. 90 % av alle oppløste partikler i blodplasma. Normale konsentrasjoner for laksefisk i ferskvann er 135-155 mM for  $\text{Na}^+$  og 115-135 mM for  $\text{Cl}^-$  (osmolaliteten 290-330 mOsm), og i sjøvann 145-165 mM og 130-150 mM for henholdsvis  $\text{Na}^+$  og  $\text{Cl}^-$  (osmolaliteten 320-350 mOsm). Et avvik i  $\text{Na}^+$ - og  $\text{Cl}^-$ -konsentrasjonen på 20-30 % fra normalverdiene vil representere en svært alvorlig forstyrrelse i ionebalansen hos fisken.

### 3.4.1 Vann- og saltbalansen i ferskvann og saltvann

Ionekonsentrasjonen og det osmotiske trykket (osmolaliteten) i plasma hos en beinfisk ligger mellom det i ferskvann og det i sjøvann. En  $\text{Na}^+$ -konsentrasjon i blodplasma på 145 mM tilsvarer  $\text{Na}^+$ -konsentrasjonen i ca. 11 ‰ brakkvann, og en  $\text{Cl}^-$ -konsentrasjon på 130 mM i plasma tilsvarer  $\text{Cl}^-$ -konsentrasjonen i 8-9 ‰ brakkvann. En osmolalitet på 320 mOsm tilsvarer det i brakkvann med en salinitet på ca. 11 ‰. I både ferskvann og sjøvann er det derfor nødvendig med osmotisk arbeid for opprettholde den osmotiske balansen. De viktigste organene for regulering av vann- og saltbalansen hos beinfisk er gjellene, nyrene og tarmkanalen.

I ferskvann (konsentrasjonen av  $\text{Na}^+$  og  $\text{Cl}^- < 1$  mM) har fiskens kroppsvæske altså et langt høyere innhold av ioner og en høyere osmolalitet enn vannet omkring. Vann trenger derfor inn i fisken samtidig som fisken mister ioner til vannet. For opprettholdelse av vann- og saltbalansen må fisken derfor ha en mekanisme som tar opp ioner og en mekanisme for eliminering av vann (hyperosmotisk regulering). Vannet skilles ut gjennom nyrene. Den glomerulære filtrasjonsraten er høy. For å minimalisere tapet av ioner er reabsorpsjonen av ioner høy slik at det netto produseres store mengder av en sterkt fortynt urin. Opptaket av ioner (hovedsakelig  $\text{Na}^+$  og  $\text{Cl}^-$ ) skjer i gjellene, og da først og fremst i de respiratoriske cellene i sekundærlamellene. Enzymene Na-K-ATPase og karbonsyre anhydrase spiller en viktig rolle i dette opptaket. Opptaket av  $\text{Na}^+$  og  $\text{Cl}^-$  er knyttet til utskillelsen av ammoniakk og karbondioksid ( $\text{Na}^+$  byttes mot  $\text{NH}_4^+$  og  $\text{H}^+$ , og  $\text{Cl}^-$  mot  $\text{HCO}_3^-$ ).

I sjøvann har fisken et langt lavere innhold av ioner og en lavere osmolalitet enn omgivelsene. Vann trekkes derfor ut av fisken, samtidig som ioner trenger inn. Fisken må derfor drikke sjøvann, holde tilbake vannet, og eliminere ioner for å opprettholde vann- og saltbalansen (hyposmotisk regulering). Drikkeraten varierer mye, men det er vanlig å operere med en normalrate på

ca. 0.5 % av kroppsvekten per time. I tarmkanalen blir ioner (hovedsakelig  $\text{Na}^+$  og  $\text{Cl}^-$ ) aktivt tatt opp, og vann vil da passivt følge med. Overskuddet av  $\text{Na}^+$  og  $\text{Cl}^-$  skilles ut gjennom kloridcellene lokalisert på gjellenes primærlameller (også kalt filamenter). Det viktigste enzymet i forbindelse med denne aktive utskillelsen er Na-K-ATPase. Divalente ioner som  $\text{Mg}^{2+}$  og  $\text{SO}_4^{2-}$  skilles ut gjennom nyrene. For å minimalisere vanntapet, er den glomerulære filtrasjonsraten lav, samtidig som vann konserveres ved at det følger med når  $\text{Na}^+$  og  $\text{Cl}^-$  reabsorberes fra nyretubuli, samlekanaler og urinblære. Fisk i sjøvann skiller derfor ut en liten mengde urin med en osmolalitet omtrent som blodplasma.

Den ulike reguleringen av salt- og vannbalansen i ferskvann og sjøvann krever funksjonelle og strukturelle forskjeller i reguleringsorganene i de to miljøene. For å minimalisere innstrømmingen av vann og utstrømmingen av ioner, har gjellemembranen hos fisk i ferskvann lav vann- og ionepermeabilitet. Cellene er bundet tett sammen ved såkalte "tette kontakter" ("tight junctions").  $\text{Ca}^{2+}$ -ionene har en avgjørende funksjon i denne sammenbindingen. Fjernes  $\text{Ca}^{2+}$ -ionene fra disse strukturene, noe som f.eks. skjer i surt vann ved at  $\text{Ca}^{2+}$ -ionene byttes med  $\text{H}^+$ -ioner, blir membranen mer lekk. Antall kloridceller på primærlamellene er lavt. De er små, og har en enkel struktur i forhold til kloridcellene hos sjøvannsfisk. Støtteceller ved kloridcellene mangler.

Antall kloridceller hos fisk i sjøvann er langt høyere. De er større, og strukturen er langt mer komplisert ved at den basale (mot blodet) og laterale membranen danner lange innbuktninger innover i cellen (tubulærsystem). De er mitokondrierike, noe som gjenspeiler det høye energiforbruket i forbindelse med den omfattende ione pumping over cellemembranen i de basale og laterale kanalene. Aktiviteten av Na-K-ATPase i gjellene hos fisk i sjøvann er flere ganger høyere enn den hos fisk i ferskvann. I tilknytning til kloridcellene er det hos fisk i sjøvann såkalte støtteceller. Transporten av  $\text{Cl}^-$ -ionene ut av fisken foregår gjennom kloridcellen (transcellulær utskillelse).  $\text{Na}^+$ -ionene skilles derimot ut gjennom kanalene mellom klorid- og støttecellene (paracellulær utskillelse). Mens alle de andre cellene i gjellepitelet på samme måte som i ferskvann er bundet sammen med "tette kontakter", er sammenbindingen mellom kloridcellene og støttecellene langt svakere pga. færre bindingsstrukturer. Disse forbindelsene kalles derfor "lekk kontakter" ("leaky junctions"), og fører til at gjellemembranen hos sjøvannsfisk er mer lekk enn hos ferskvannsfisk. Den lekke strukturen mellom kloridcellene og deres støtteceller er nødvendig for utskillelsen av  $\text{Na}^+$ -ionene. Endringer i osmoregulatoriske egenskaper knyttet til fordøyelseskanaalen under smoltifiseringen er enda dårlig undersøkt. Vannabsorpsjon over tarmen hos marine fisk

er større enn hos ferskvannsfisk. Forsøk in vitro viser at det skjer en fordobling av den  $\text{Na}^+$ -koblede vannabsorbasjonen under smoltifiseringen hos både atlantisk laks (Usher et al. 1991) og søvlaks (Collie & Bern 1982; Lorez et al. 1982). Det kan derfor se ut til å være en lignende preadaptiv økning i evnen til økt vannopptak over tarmepitelet som det er for utskillelse av ioner over gjellepitelet. I timene etter overføring av smolt av atlantisk laks til sjøvann øker drikkehastigheten kraftig (Usher et al. 1988).

### 3.4.2 Endringer under smoltifiseringen

#### 3.4.2.1 Artsforskjeller

Alle laksefiskene har en viss toleranse for saltvann, men det er stor forskjell mellom de ulike laksefiskene med hensyn til når og hvordan de utvikler hypoosmotisk reguleringssevne. Pukkellaks og ketalaks utvikler sjøvannstoleranse på yngelstadiet (Weisbart 1968; Kasiwagi & Sato 1969). Også i enkelte populasjoner av kongelaks utvikles toleransen på et meget tidlig stadium (Clarke & Shelbourn 1985). De andre *Oncorhynchus*-artene og artene i slektene *Salmo* og *Salvelinus* oppnår full sjøvannstoleranse først etter ett eller flere år.

#### 3.4.2.2 Størrelsesrelatert og smoltifiseringsrelatert sjøvannstoleranse

Hos flere arter av laks, ørret og røye er det vist at toleransen for sjøvann øker med størrelsen av fisken som følge av et redusert forhold mellom overflate og volum (når fisken vokser øker volumet forholdsvis mer enn overflaten), og/eller en størrelsesavhengig utvikling av de hypoosmotiske reguleringsmekanismene (McCormick & Saunders 1987). Denne størrelsesavhengige sjøvannstoleransen er forskjellig mellom de ulike slektene, og forskjellene gjenspeiler stort sett grad av anadromitet og opphold i sjøen (Rounsefell 1958; Hoar 1976). Størrelsen som kreves for overlevelse i sjøvann er generelt minst for stillehavslaksene (*Oncorhynchus*), større for atlantisk laks og ørret (*Salmo*), og størst for røyeartene (*Salvelinus*).

Den raske endringen i sjøvannstoleransen som finner sted under smoltifiseringen er imidlertid forskjellig fra den størrelsesavhengige sjøvannstoleransen ved at den utvikler seg i løpet av kort tid (normalt 4-8 uker), den er sesongavhengig og styrt av miljøendringer slik at maksimal toleranse sammenfaller med utviklingen av de andre smoltegenskapene ved tidspunktet for utvandring (Conte & Wagner 1965; Saunders & Henderson 1970, 1978; Wagner 1974; Komourdjian et al. 1976a; Clarke et al. 1978;

1985; Johnston & Saunders 1981; Saunders et al. 1983, 1985; McCormick et al. 1987; Duston & Saunders 1990). Smolten er preadaptert til et marint liv slik at den uten større problem mestrer en direkte overgang fra ferskvann til fullt sjøvann. I naturen har dette trolig stor tilpasningsverdi ved at fisken raskt kan passere brakkvannsområdene utenfor elvemunningen hvor den er svært utsatt for predasjon (Chernitsky 1983; McCormick et al. 1985; Hvidsten & Møkkelgjerd 1987).

Den smoltifiseringsrelaterte økningen i sjøvannstoleransen kan atskilles fra den størrelsesrelaterte gjennom graden av toleranse. Parr på 10-12 cm av både atlantisk laks og søvlaks vil kunne overleve noen dager i sjøvann med en salinitet på ca. 30 ‰ (Saunders & Henderson 1969; Clarke & Nagahama 1977), men vil på sikt ha dårligere vekst og overlevelse i sjøen (McCormick & Saunders 1987). En fisk på smoltstørrelse (14-17 cm) som er ufullstendig smoltifisert vil kunne tilpasse seg ca. 30 ‰ sjøvann. Den vil imidlertid i motsetning til smolt normalt ha dårlig overlevelse i vann med en salinitet på 37-40 ‰, og vil også ha dårligere vekst i fullt sjøvann (Saunders et al. 1985; McCormick et al. 1987; Duston & Saunders 1990).

Om smolten i et settefiskanlegg har tilstrekkelig sjøvannstoleranse kan testes ved enkle sjøvannstester. En overlevelsestest hvor fisken eksponeres for en høy salinitet (omlag 40 ‰) skiller normalt en smolt med fullt utviklet sjøvannstoleranse fra en mindre godt utviklet fisk ved at bare smolten overlever i flere døgn (Komourdjian et al. 1976b; Saunders & Henderson 1969; Wedermeyer et al. 1980; McCormick et al. 1987). Den mest brukte testen er å måle konsentrasjonen av  $\text{Na}^+$  eller  $\text{Cl}^-$  i blodplasma etter eksponering i sjøvann (salinitet > 28 ‰). Smolt kan regulere nivået tilbake til tilnærmet normale konsentrasjoner etter en eksponeringstid på 24 timer mens dette normalt ikke er tilfelle med ufullstendig smoltifisert fisk (Clarke & Blackburn 1977; Clarke 1982; Blackburn & Clarke 1987). I forbindelse med utsetting i vassdrag gir disse sjøvannstestene i seg selv ikke tilstrekkelig informasjon om fisken er klar for utsetting (Brannon et al. 1982; Clarke 1982; Mahnken et al. 1982).

#### 3.4.2.3 Smoltifiseringsrelaterte endringer

Under omdannelsen fra en ferskvannsfisk til en sjøvannsfisk skjer det store endringer i de organene som står for reguleringen av vann- og saltbalansen hos fisken, først og fremst i gjellene, nyrene, tarmen og urinblæra.

I gjellene øker antallet av kloridceller (Loretz et al. 1982; Wickes et al. 1983; Langdon & Thorpe 1985; Lubin et al. 1989). De blir også større og strukturen blir mer kompleks bl.a. ved utvikling

av et tubulært system som er typisk for kloridcellene hos sjøvannsfisk (Langdon & Thorpe 1985; Pisam et al. 1988; Lubin et al. 1989). Det dannes også støtteceller til kloridcellene, men antall "lekketakter" som dannes som følge av de løse bindingene mellom kloridcellene og utløpere fra støttecellene er langt færre enn i sjøvann. Disse strukturene ser i hovedsak ut til å utvikles først etter overføring til sjøvann (Pisam et al. 1988). Ionepermeabiliteten hos smolt er imidlertid høyere enn hos både parr og desmoltifisert fisk, og smolt som holdes i ferskvann får etter hvert et netto ionetap (Primmet et al. 1988; Nance et al. 1990).

Samtidig med utviklingen av en struktur lik den en finner hos fisk i sjøvann, øker aktiviteten av Na-K-ATPase i cellemembranen kraftig (**Figur 4**). Denne gradvise økningen under smoltifiseringen er påvist hos en rekke laksefisk og er mye brukt som fysiologisk smoltifiseringsindikator (f.eks. Zaugg & McLain 1970, 1972; Adams et al. 1973; Giles & Vanstones 1976a; McCartney 1976; Saunders & Henderson 1978; Ewing et al. 1979; Boeuf & Harache 1982; Boeuf et al. 1985; Langdon & Thorpe 1985; McCormick et al. 1987; Primmet et al. 1988; Nance et al. 1990). Økningen sammenfaller med tidsrommet når fisken naturlig vandrer ut, og økt aktivitet er også målt hos naturlig utvandrende smolt (Zaugg & Wagner 1973; Natochin et al. 1975; Lorz & McPerson 1976; Langdon & Thorpe 1985; Virtanen & Sovio 1985).

Økningen i aktiviteten av Na-K-ATPase settes i sammenheng med utviklingen av evnen til hypoosmotisk regulering (**Figur 4**). Økningen faller sammen med økning i sjøvannstoleransen (f.eks. Adams et al. 1973; Boeuf et al. 1978, 1985; Saunders & Henderson 1978; Boeuf & Harache 1982; Boeuf & Prunet 1985; Langdon & Thorpe 1985), og det er påvist en positiv sammenheng mellom enzymaktiviteten hos smolt og overlevelsen ved eksponering for høy salinitet (McCormick et al. 1987). Det er også foreslått at økningen i aktiviteten under smoltifiseringen er viktig for opprettholdelsen av ionenivået mens fisken er i ferskvann ved å bidra til økt ioneopptak når permeabiliteten øker (Primmet et al. 1988).

Også aktiviteten av andre enzymer i gjellene øker under smoltifiseringen, bl.a. ravsyre dehydrogenase (SDH) som er et viktig enzym i cellenes energiomsetning (Zaks & Sokolova 1961; Chernitsky 1980, 1986; Langdon & Thorpe 1984). Økningen av SDH gjenspeiler økningen i antall mitokondrier i kloridcellene og disse cellenes økte krav til energitilgang i forbindelse med utskillelsen av ioner i sjøvann (Langdon 1985).

Endringer i osmoregulatoriske egenskaper knyttet til fordøyel-

seskanalen under smoltifisering er dårlig undersøkt. Vannabsorpsjonen over tarmen hos marine fisk er større enn hos ferskvannsfisk. Hos smoltifiserende sølv laks er det funnet en forbigående fordobling av vannabsorpsjonen (Collie & Bern 1982; Loretz et al. 1982). Hos smolt av atlantisk laks øker drikkehastigheten kraftig i timene etter overføring til sjøvann (Usher et al. 1988).

### 3.5 Metabolisme og kroppssammensetning

I løpet av smoltifiseringen skjer det en omdannelse i fiskens kroppsvev. Dette reflekteres i endringer i metabolisme (stoffskifte) og kroppssammensetning.

Smolt av atlantisk laks har en høyere metabolisme (høyere oksygenforbruk) enn parr (Baraduc & Fontaine 1956; Power 1959; Withey & Saunders 1973; Higgins 1985; Maxime et al. 1989). I samsvar med dette er tettheten av mitokondrier og aktiviteten av respiratoriske enzymer (eks. cytochrome-c-oxidase og SDH) i bl.a. lever og gjeller større hos smolt enn hos parr (Blake et al. 1984; Sheridan et al. 1985c; Omeljaniuk & Eales 1986; Bradley et al. 1989; McCormick et al. 1989).

Samtidig med økningen i metabolisme skjer det også hematologiske endringer, bl.a. endringer i sammensetningen av hemoglobiner med ulik oksygenbindingsevne (Wilkins 1968; Giles & Vanstone 1976b; Giles & Randall 1980). De hematologiske forandringene er satt i sammenheng med det økte oksygenforbruket under smoltifiseringen og migrasjonen (Cameron & Wohlschlag 1969; Zaugg & McLaine 1986). De kan også være en preadapting til sjøvann hvor oksygeninnholdet er lavere enn i ferskvann (Vanstone et al. 1964; Giles & Randall 1980; Hoar 1988). Økt spesifikk hjertevekt hos smolt sammenlignet med parr (Sigholt et al. 1989) indikerer også endringer i blodkarsystemet som kan tenkes å være en tilpasning til den økte metabolismen.

Metabolismøkningen under smoltifiseringen reflekteres i endringer i kroppens sammensetning. Mest karakteristisk er en sterk reduksjon av energilagrene i form av glykogen i lever og muskel, og av fett i bukhule og muskel (f.eks. Fontaine & Hatey 1950; Malikova 1957; Vanstone & Markert 1968; Fessler & Wagner 1969; Saunders & Henderson 1970; Komourdijan et al. 1976b; Woo et al. 1978; Sheridan et al. 1983; Sheridan 1986). Ved siden av økt nedbrytning er det også nedgang i syntesen av glykogen og fettsyrer. Som følge av nedgangen i fettinnholdet i muskelvev, øker det relative vanninnholdet (Farmer et al. 1978;

Komourdjian et al. 1976a,b; Saunders & Henderson 1978; Woo et al. 1978). I samsvar med disse endringene skjer det under smoltifiseringen en økning i aktiviteten av glykolytiske enzymer i leveren og en nedsatt aktivitet av glykogensyntetiserende enzymer (Sheridan et al. 1985b). Det skjer også en økning i aktiviteten av lipolytiske enzymer (Sheridan et al. 1985b).

Sammensetningen av fettsyrer endres under smoltifiseringen. Smolt har en større andel av umettede fettsyrer enn parr (Lovern 1934; Ota & Yamada 1971, 1974a,b; Sheridan et al. 1985a). Innholdet av umettede fettsyrer er generelt større hos saltvannsfisk enn hos ferskvannsfisk, og endringen i løpet av smoltifiseringen er derfor blitt foreslått å representere en preadapting til det marine miljø (Sheridan 1989).

I løpet av smoltifiseringen inntreffer også en rekke endringer i fiskens proteinbalanse og i vevens innhold av aminosyrer. Disse endringene kan være et resultat av de store metabolske forandringene i fisken under smoltifiseringen (McCormick & Saunders 1987).

## 3.6 Hormonelle endringer

Hos fisk som hos andre dyr finnes det spesialisert vev som skiller ut spesielle forbindelser i blodbanen for å påvirke/indusere reaksjoner i celler (målceller) i ulike organer. Vev som skiller ut slike forbindelser blir kalt endokrine kjertler og forbindelsene som skilles ut blir kalt hormoner. Målcellene har reseptormolekyler som er spesifikke for det aktuelle hormonet. Når hormonet bindes til reseptoren, fører det til reaksjoner som induserer/ender ulike prosesser i cellen. Celler uten den spesielle reseptoren for hormonet, påvirkes ikke. Sammen med nerveimpulser regulerer hormonene kroppens ulike funksjoner. I forhold til det som skjer ved nerveimpulser, virker hormonell regulering langsomt fordi produksjon, utskillelse og sirkulasjonen av hormonene tar noe tid. Hormonene virker derfor først og fremst i forbindelse med mer vedvarende reguleringsfunksjoner, som f.eks. opprettholdelsen av blodets ionesammensetning og glukosekonsentrasjon, reguleringen av metabolsk aktivitet og kontroll av seksuell aktivitet.

I forbindelse med smoltifiseringsprosessen er det en kraftig økning i endokrin aktivitet. Den sekretoriske aktiviteten fra hypothalamus reguleres av endogene rytmer og fra miljøfaktorer som virker gjennom sansene (Figur 5). Frigjøringshormoner fra hypothalamus regulerer sekresjonen av hormoner fra hypofysen, som igjen kontrollerer andre endokrine organer eller påvirker målorganene direkte. De viktigste systemene i forbin-

delse med smoltifiseringen synes å være hypothalamus-hypofyse-thyroidea-aksen (thyroidea-hormoner) og hypothalamus-hypofyse-interrenal-aksen (cortikosteroider), samt direktevirkningen av hypofysehormonene veksthormon og prolaktin på ulike organer (Figur 5). Det er imidlertid målt endringer i de fleste endokrine vev som er undersøkt. Det skjer endringer i bl.a. utskillelsen av kjønnshormoner, katekolaminer, og i sekresjonen fra urofysen og Stannius-legemene (Fontaine et al. 1963; Bern 1978; Hunt & Eales 1979; Aida et al. 1980; Nishioka et al. 1982; Rich 1983; Sower et al. 1984; Patino & Schreck 1986; Ikuta et al. 1987). Hos søvlaks er det funnet en forbigående topp i plasmakonsentrasjonen av insulin tidlig i omdannelsesprosessen (Plisetskaya et al. 1988; Plisetskaya 1990). Sett på bakgrunn av de store metabolske endringene som finner sted under smoltifiseringen er pankreas-hormonene overraskende lite undersøkt.

### 3.6.1 Thyroidea-hormoner

Blodplasmakonsentrasjonen av thyroidea-hormonene thyroksin ( $T_4$ , også kalt tetraiodothyronin) og triiodothyronin ( $T_3$ ) øker generelt kraftig i forbindelse med energikrevende omdannelsesprosesser (Norris 1983; Dickhoff & Darling 1983; Eales 1985). De virker ofte sammen med andre hormoner og er nødvendig for at disse skal ha effekt. Uten thyroidea-hormonene vil f.eks. utskillelsen av veksthormon være redusert, og i vev forsterker thyroidea-hormonene effekten av veksthormon. Hormonene gir generelt økt metabolisme (kalorigenisk effekt), og er nødvendig for normal vekst og utvikling. Hos fisk og andre lavere vertebrater er effektene av thyroidea-hormonene langt mer sammensatt og usikker enn hos høyere vertebrater, og kalorigenisk effekter av hormonene er enda ikke skikkelig dokumentert for laksefisk.

Hos pattedyr er de hormonproduserende cellene samlet i skjoldbruskkjertelen (thyroidea), mens de hos fisk ligger spredd i området rundt svelget, for det meste nær ventralaorta. Utskillelsen stimuleres av det thyroidea-stimulerende hormon (TSH, også kalt thyrotropin) produsert av hypofysens thyrotrofe celler, som igjen er stimulert av thyrotropin-frigjøringshormonet (TRH) fra hypothalamus (Figur 5). Det meste skilles ut i form av  $T_4$ .  $T_4$  betraktes ofte bare som et prohormon, og i cellene omdannes det meste av  $T_4$  til  $T_3$  som er den biologiske mest aktive formen.

Under smoltifiseringen øker aktiviteten i thyroideacellene (Hoar 1939b), og hos en rekke laksefisk er det påvist en forbigående i plasmanivået av thyroidea-hormonene (f.eks. Dickhoff et al. 1978, 1982; Nishikawa et al. 1979; Nagahama et al. 1982; Lindahl et al. 1983; Youngson & Simpson 1984; Boeuf & Prunet 1985; Ewing et al. 1985; Virtanen & Sovio 1985;

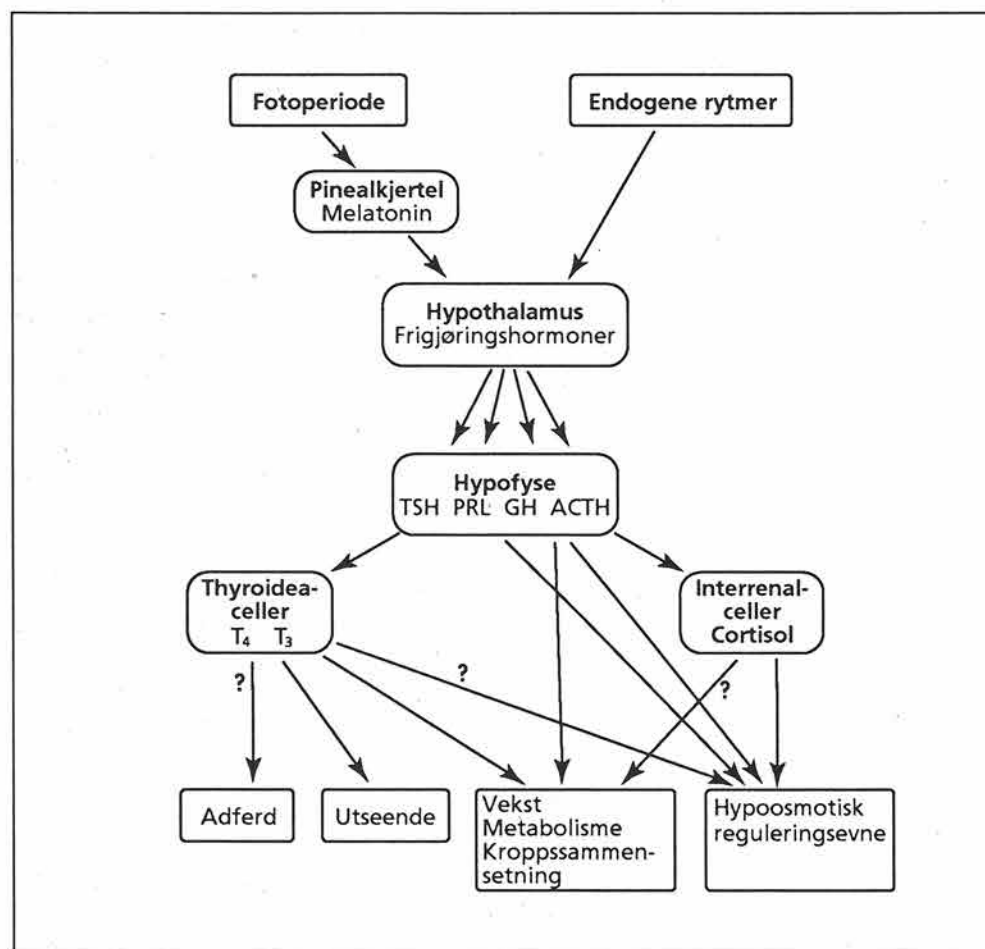


McCormick et al. 1987). Det skjer både en økt sekresjons- og en lavere elimineringshastighet av hormonene (Specker et al. 1984). En av årsakene til den økte thyroidea-aktiviteten er at sensitiviteten for TSH øker under smoltifiseringen (Specker & Schreck 1984; Swanson & Dickhoff 1987).

Økningen i plasmanivået skjer i forkant av eller samtidig med utviklingen av en fullstendig smolt, og den kraftige økningen av  $T_4$ -konsentrasjonen kan derfor brukes som indikator på smoltifiseringsprosessen på samme måte som økningen i gjelleaktiviteten av Na-K-ATPase (Figur 4). Økningen av  $T_3$  er mindre enn for  $T_4$  (Dickhoff et al. 1982; Boeuf & Prunet 1985; Virtanen & Soivio 1985; McCormick et al. 1987), og kan også mangle (Nishikawa et al. 1979; Folmar & Dickhoff 1981; Ewing et al. 1985; Virtanen & Soivio 1985).

Endringene i thyroidea-aktiviteten er blitt relatert til endring i omgivelsesfaktorer som fotoperiode, månesyklus, temperatur,

vannføring og vannkvalitet (oversikt ved Hoar 1988). Også faktorer som ernæringsstilstand og reproduksjonstilstand påvirker aktiviteten (Hoar 1988). Den økte thyroidea-aktiviteten er blitt assosiert med økt vekst (samvirkning med veksthormon), økt metabolisme, økt purin-avsetning og sølvfarging (endret proteinsyntese), økt hypoosmotisk reguleringsevne (samvirkning med veksthormon og cortisol) og utvandringensadferd (oversikt ved Donaldson et al. 1979; Wedermeyer et al. 1980; Leatherland 1982; Barron 1986; Dickhoff & Sullivan 1987; Hoar 1988). Felles for disse effektene er at endringene sjelden kan tilskrives en direkte virkning av thyroidea-hormonene alene, men krever samvirke med andre hormoner, trolig først og fremst veksthormon og cortisol. Økt thyroidea-aktivitet er altså som oftes nødvendig, men ikke tilstrekkelig for å indusere endringene som finner sted under smoltifiseringen (Hoar 1988).



**Figur 5**

Skjematisk oversikt over den hormonelle reguleringen av smoltifiseringen hos atlantisk laks. TSH: thyroidea-stimulerende hormon (thyrotropin); PRL: prolaktin; GH: veksthormon; ACTH: adrenocorticotropid;  $T_3$ : triiodothyronin;  $T_4$ : thyroksin. - Simplified illustration of the hormonal regulation of smoltification in Atlantic salmon.

### 3.6.2 Cortikosteroider

Cortikosteroider produseres hos fisk i celler i tilknytning til de postkardinalt venene eller forgreininger av disse i fremre del av nyrene (interrenalt vev i hodenyren, tilsvarer binyrebarken hos pattedyr). Produksjonen i cellene stimuleres av hypofysehormonet adrenocortikotropin (ACTH), som igjen stimuleres av frigjøringshormoner fra hypothalamus (Figur 5) (Idler & Truscott 1972; Donaldson 1981). De viktigste cortikosteroider hos fisk er cortisol og cortison. Utskillelsen antas å skje i form av cortisol, og konsentrasjonen av cortisol i blodplasma er normalt høyere enn av cortison. Det meste av hormonene i plasma er proteinbundet. Cortison dannes trolig fra cortisol ute i vevet.

Hormonene er derivater av kolesterol, og tilhører gruppen av steroider som hos pattedyr kalles for glukocorticosteroider. De er som thyroidea-hormonene nødvendige for gjennomføringen av en rekke metabolske prosesser, og påvirker særlig karbohydrat- og proteinmetabolismen. Hormonene fører generelt til økt proteinkatabolisme og en økning i blodets glukosekonsentrasjon (hyperglycemi). Effektene på karbohydrat- og proteinmetabolismen er ganske lik hos vertebratene. Det gjelder også effektene i forbindelse med stress. Stressfaktorer øker hypofysens utskillelse av ACTH, som så fører til økt cortisolutskillelse og økt blodkonsentrasjon av glukose.

Cortikosteroidene er også viktige i reguleringen av vann- og saltbalansen, og hos fisk er denne mineralcortikale effekten svært framtredd. Mens prolaktin betraktes som det "ferskvannsadapterende hormon" hos beinfisk, regnes cortisol som det "sjøvannsadapterende hormon". Fisk som har fått fjernet det interrenale vevet får lavere hypoosmotisk reguleringsevne og har dårlig overlevelse i sjøvann. Cortikosteroidene har imidlertid også en viktig funksjon i ferskvann ved å stimulere opptaket av ioner i gjellene, og den osmoregulatoriske rollen til cortikosteroidene er derfor primært å øke utskillelse av ioner i saltvann og konservering av ioner i ferskvann (Maetz 1969).

Under smoltifiseringen øker aktiviteten i de interrenale cellene (Fontaine og Olivereau 1957), og det skjer en forbigående økning i plasmakonsentrasjonen av cortikosteroider, først og fremst cortisol (f.eks. Fontaine & Hatey 1954; Specker & Schreck 1982; Barton et al. 1985; Virtanen & Sovio 1985; Langhorne & Simpson 1986). Aktiviteten i de ACTH-produserende cellene i hypofysen er også høyere hos smolt enn hos parr (Olivereau 1975; Nishioka et al. 1982). In vitro er det målt økt interrenal følsomhet for stimulering av ACTH (Young 1988). Det også vist at både thyroidea-hormoner og veksthormon har en stimulerende effekt på interrenal-funksjonen (Young 1988; Young & Lin

1988), og at tilførsel av veksthormon fører til økt interrenal respons av ACTH (Young 1988).

Konsentrasjonstoppen for corticostereoidene kommer vanligvis etter thyroksin-toppen og sammenfaller normalt med tidspunktet for maksimal gjelleaktivitet av Na-K-ATPase og hypoosmotisk reguleringsevne (Figur 4) (Patino et al. 1985; Virtanen & Sovio 1985). Hos flere euryhaline fisk er det vist at cortikosteroider øker den hypoosmotiske reguleringsevnen ved bl.a. å øke utskillelsen av  $\text{Na}^+$  og  $\text{Cl}^-$  redusere den glomerulære filtrasjonshastigheten, øke reabsorpsjon av  $\text{Na}^+$  i nyrene og i urinblæra, og øke vannopptaket i tarmen (oversikt ved Idler og Truscott 1972; Donaldson 1981). Hos smoltifiserende laksefisk har cortisol derfor trolig en stimulerende effekt på utviklingen av hypoosmotisk reguleringsevne (Specker 1982). Cortisol og veksthormon ser ut til å ha en synergistisk effekt med hensyn til stimulering av kloridcelle-dannelsen og økning i gjelleaktiviteten av Na-K-ATPase (Björnsson et al. 1987; Richman & Zaugg 1987; Madsen 1989). Som en alternativ hypotese til at cortisol er med på å indusere den hypoosmotiske reguleringsevnen, er det blitt foreslått at det økte cortisol-nivået heller er en generell stressrespons til at fisken ikke lenger fysiologisk og adferdsmessig er tilpasset livet i elva etter hvert som smolten utvikler seg til å bli en sjøvannsfisk (Simpson 1985; Thorpe et al. 1987).

### 3.6.3 Prolaktin

Prolaktin (PRL) er det av hypofysehormonene som generelt hos vertebrater har den mest mangfoldige virkning (oversikt ved Loretz & Bern 1982; Bern 1983; Hirano 1986). Funksjonene er gruppert i fem hovedkategorier: reproduksjon, osmoregulering, vekst og utvikling, effekter på ektodermale strukturer og synergi med steroidhormoner (Hirano 1986).

De viktigste osmoregulatoriske effektene av prolaktin er redusert ionepermeabilitet i gjellene, økt ionereabsorpsjon i nyrene og økt vannutskillelse i nyrene. Prolaktin er derfor et viktig hormon for opprettholdelsen av vann- og saltbalansen hos fisk i ferskvann (oversikt ved de Vlaming 1980; Loretz & Bern 1982; Bern 1983; Hirano 1986). I overensstemmelse med dette er det hos atlantisk laks funnet nedgang i plasmanivået under smoltifiseringen (Prunet et al. 1989; Prunet & Boeuf 1989). Hos sølv laks er det derimot funnet en økning av prolaktin under den første delen av smoltifiseringen, men en kraftig nedgang i forbindelse med maksimal sjøvannstoleranse og økning av plasmanivået av veksthormon, thyroksin, cortisol og økt gjelleaktivitet av Na-K-ATPase (Richman et al. 1987a,b; Young et al. 1989). Det synes altså å være betydelige artsforskjeller når det gjelder endringene

av prolaktin i forbindelse med smoltifiseringen, og hormonets rolle i denne prosessen er ennå ikke fastslått (Young et al. 1990).

### 3.6.4 Veksthormon

Veksthormon (GH) eller somatropin (STH) er som det kjemisk nært beslektede prolaktin også et hypofysehormon, og har som prolaktin en rekke ulike virkninger (oversikt ved Hadley 1988). De viktigste effektene er økt glykogenolyse og redusert glykogenese (henholdsvis nedbrytning og dannelse av glykogen) i lever, økt opptak og forbruk av glukose i fett- og muskelvev, lipolyse (nedbrytning av fett) i fettvev, økt proteinsyntese i muskelvev og stimulering av skjelettvekst. Dette fører til økt somatisk vekst, men konsentrasjonen av veksthormon kan også være høyere enn normalt i perioder uten vekst hvor det er viktig med mobilisering fra energilagrene, f.eks. ved sulting og sterk fysisk aktivitet.

Disse generelle effektene av veksthormon på metabolisme og vekst gjelder også for beinfisk (Higgs et al. 1975; Miwa & Inui 1985; Sweeting et al. 1985; Wagner et al. 1985; Kawachi et al. 1986). Hos bl.a. laksefisk stimulerer veksthormon også sjøvannstoleransen (Smith 1956; Komourdjian et al. 1976a; Clarke et al. 1977; Miwa & Inui 1985; Hirano et al. 1987; Madsen 1989, 1990). Effekten på den hypoosmotiske reguleringsvevnen forsterkes av cortisol (Björnsson et al. 1987; Madsen 1989, 1990) og skjer trolig som følge av stimulering av kloridcelledannelsen og aktiviteten av Na-K-ATPase i gjellene (Björnsson et al. 1987; Richman & Zaugg 1987; Madsen 1989, 1990).

Under smoltifiseringen skjer det en økning i utskillelsen og i plasmas-konsentrasjonen av veksthormon (Sweeting et al. 1985; Björnsson et al. 1989; Boeuf et al. 1989; Prunet et al. 1989; Okumoto et al. 1989; Sweeting & McKeown 1989; Young et al. 1989). Denne økningen har trolig sammenheng både med de metabolske endringene og økningen i den hypoosmotiske reguleringsvevnen som finner sted under smoltifiseringen (Simpson 1985; Sweeting et al. 1985; Sheridan 1986; Björnsson et al. 1989; Boeuf et al. 1989; Prunet et al. 1989; Sweeting & McKeown 1989). Hos smolt av atlantisk laks er det registrert en positiv sammenheng mellom plasmanivået av veksthormon og gjelleaktiviteten av Na-K-ATPase (Prunet et al. 1989), og hos stillehavslaks er det vist at tilførsel av veksthormon induserer flere smoltifiseringsrelaterte endringer (Miwa & Inui 1985; Ikuta et al. 1989). Veksthormon virker trolig i denne prosessen i nært samspill med thyroidea-hormoner og cortikosteroider.

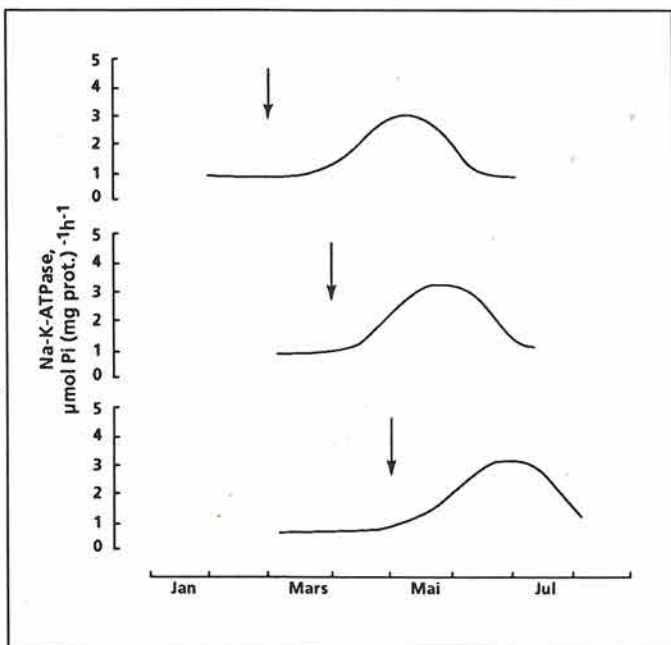
## 3.7 Betydningen av miljøfaktorer

Hormonendringene som fører til de karakteristiske endringer i atferd, utseende, vekst, metabolisme og vann- og saltbalanse-regulering under smoltifiseringen er underlagt endogene rytmer. Vanlige biologiske rytmer er døgn- (circadiane), års- (circannuale), og måne-/tidevannsrytmer (lunare) (Farner 1985; Gwinner 1986). I alle fall noen av prosessene i forbindelse med smoltifiseringen synes å være underlagt cirkannuale rytmer (Eriksson & Lundquist 1982; Duston & Saunders 1990), dvs. at de har en rytme som under konstante miljøbetingelser er periodisk med et gitt avvik fra årssyklusen på 365 dager. For å sikre at slike viktige sesongmessige hendelser i en organismes liv som f.eks. smoltifisering og kjønnsmodning skjer på et tidspunkt som gir optimal overlevelse, er det nødvendig at de er synkronisert med årlige forandringer i miljøet (Gwinner 1981). Stylingen skjer ved at en endring i miljøet fungerer som tidsangiver/nøkkelstimulus ("zeitgeber") for de endogene biologiske rytmene.

### 3.7.1 Fotoperiode

Hos laksefiskene er generelt årssyklusen i daglengde (fotoperioden) den viktigste synkronisator for sesongavhengige endringer som kjønnsmodning, vekst, smoltifisering og migrasjon (oversikter ved Poston 1978; Wedermeyer et al. 1980; Lundquist 1983; Parker 1984). Den fotoperiodiske synkroniseringen skjer ved formidling av informasjon om lysnivå fra perifere fotosensitive strukturer som retina og pinealorganet/epifysen til hypothalamus gjennom mørkestimulert/lysinhibert frigivelse av melatonin (Figur 5). Disse induserer via hypofysen de fysiologiske reaksjonene på lysforandringen (se Ball 1981; Underwood & Goldman 1987). Basis for målingen av daglengden i forbindelse med smoltifiseringen og kjønnsmodning hos laksefisk er trolig en endogen døgnrytme for fotosensitivitet (Duston & Bromage 1986; Thorarensen & Clarke 1989).

Betydningen av fotoperioden for tidsstyringen av smoltifiseringsprosessen er dokumentert for flere laksefisk (Saunders & Henderson 1970; 1978; Zaugg & Wagner 1973; Knutsson & Grav 1976; Komourdjian et al. 1976a; Clarke et al. 1978, 1981; Eriksson & Lundquist 1982; Okumoto et al. 1983; McCormick et al. 1987; Duston & Saunders 1990). Av de forskjellige prosessene som er involvert i smoltifiseringen, synes veksthastighet, hypoosmotisk reguleringskapasitet og migrasjonstendens å være mest følsom for manipuleringer med fotoperioden, mens sølvfarging synes å være mer uavhengig (Hoar 1988).



**Figur 6**

Skjematisert endring i aktiviteten av Na-K-ATPase i gjellene hos ett-årig smoltifiserende atlantisk laks etter overgang fra en vinterperiode (5-7 uker med 8.5 timer kunstig dagslys) til et lysregime med kontinuerlig lys. Pil angir avslutningen av vinterperioden. Før vinterperioden ble fisken holdt ved kontinuerlig lys (modifisert etter H.J. Jacobsen, T. Sigholt, T. Åsgård og M. Staurnes, unpubl. data.). - Simplified illustration of change in gill Na-K-ATP-ase activity in one-year smoltification Atlantic salmon when transferred from winter light regime (8.5 hours day-light) to a light-regime with 24 hour day-light. The arrow indicate termination of winter period.

Ved manipulering med fotoperioden, f.eks. eksponering av parr for forsinket, akselerert eller faseforskjøvet fotoperiode om vinteren/våren, kan tidspunktet for de smoltifiseringsrelaterte endringene forskyves (Figur 6) (Saunders og Henderson 1970, 1978; Zaugg & Wagner 1973; Wagner 1974; Knutsson & Grav 1976; Komourdjian et al. 1976a; Clarke et al. 1978; Okumoto et al. 1983; Clarke 1989). Ved slike manipuleringer er en periode med korte dager ("vinterperiode") før daglengdedøkningen nødvendig for å få en synkronisering av de ulike prosessene (Saunders & Henderson 1978; Clarke & Shelbourn 1986; Björnsson et al. 1989; Clarke et al. 1989; Okumoto et al. 1989; Thorarensen & Clarke 1989). Bakgrunnsbelysning om natten vil kunne gi dårligere smoltifisering (Thorarensen & Clarke 1989).

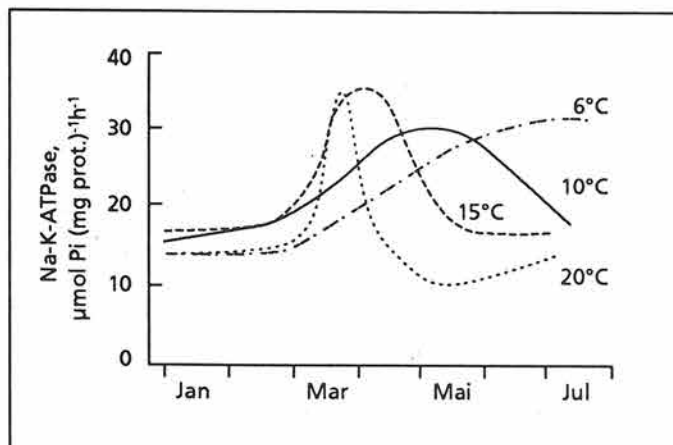
Endringene i daglengden trenger ikke å være gradvis. Også en

kombinasjon av konstant kort dag etterfulgt av konstant lang dag, eventuelt kontinuerlig lys, er vist å kunne indukere en tilsynelatende normal smoltifisering, selv om "vinterperioden" faseforskyves i forhold til den naturlige vinter (Björnsson et al. 1989; Okumoto et al. 1989; Thorarensen & Clarke 1989; Thorarensen et al. 1989; Duston & Saunders 1990). Etter en slik vinterperiode med kort dag vil forandringen til en lang dag tjene som et nøkkelstimulus som tidsstyrer den endogene rytmen (Okumoto et al. 1989; Duston & Saunders 1990).

For atlantisk laks er det vist at eksponering av kontinuerlig lys helt fra klekking forhindrer smoltifiseringsrelaterte endringer hos laks (unntatt sølvfarging), en inhibering som oppheves etter eksponering for døgnrytme med kort daglengde (McCormick et al. 1987; M. Staurnes, T. Sigholt & T. Åsgård, unpubl. data). Det ser altså ut som om at en døgnrytme med kort daglengde er nødvendig for å sette i gang de endogene smoltifiseringsrytmene, og at denne så deretter synkroniseres/reguleres av økningen i daglengde. I samsvar med dette er det i forsøk med produksjon av smolt av stillehavslaks samme året som de klekkes (såkalt nullårs-smolt) vist at en eksponering en viss tid for kort daglengde (<10-12 timer lys per døgn) er nødvendig for at fisken skal utvikle smolttegenskaper etter eksponering for lang daglengde (Ewing et al. 1979; Clarke et al. 1981, 1989; Clarke & Shelbourn 1986; Okumoto et al. 1989; Thorarensen & Clarke 1989). For at fisken skal respondere på eksponering for lang dag ved produksjon av null-årsmolt, kreves det at fisken har en viss minstestørrelse (Ewing et al. 1979; Kashara et al. 1989).

### 3.7.2 Temperatur

Vanntemperaturen er først og fremst en hastighetskontrollerende faktor i smoltifiseringen, og samvirker med fotoperiode-synkroniseringen ved at den kontrollerer hastigheten av responsen på fotoperiode (oversikt ved Wedermeyer et al. 1980; Langdon 1985; Hoar 1988). Økning i temperaturen akselererer smoltifiseringen, men fører også til en raskere desmoltifiseringen slik at perioden hvor fisken er smolt kortes kraftig ned ved høye temperaturer (Figur 7) (Donaldson & Brannon 1975; Zaugg og McLain 1976; Clarke & Blackburn 1977; Clarke et al. 1978, 1981; Soivio et al. 1988, 1989). Økning av temperaturen synes å være mer stimulerende enn konstante temperaturer både med hensyn til den fysiologisk smoltifiseringen og migrasjonsadferden (Wagner 1974; Jonsson og Ruud-Hansen 1985). Hos atlantisk laks vil utvandringen normalt finne sted ved stigende temperaturer omkring 10°C (Østerdal 1969; Jonsson & Ruud-Hansen 1985), men i enkelte elver forgår utvandringen også ved betydelig lavere temperaturer (Østerdal 1969; Fried et al. 1978; Hesthagen & Garnås 1986).



**Figur 7**

Effekt av ulike vanntemperaturer på utvikling i aktiviteten av Na-K-ATPase i gjellene hos smoltifiserende sølv laks (fra Wedemeyer et al. (1980) etter Zaugg & McLain (1976)). - Effect of different water temperatures on development of gill - Na-K-ATPase activity hos smoltifying silver salmon. (Zaugg & McLain (1976)).

Smoltifiseringen hos atlantisk laks, vurdert som økning i gjelleaktiviteten av Na-K-ATPase, utvikling av sjøvannstoleranse, og/eller vekst i sjøvann, ser ut til å foregå normalt ved vanntemperaturer opp til minst 15-16°C (Saunders & Henderson 1970; Komourdjian et al. 1976b; Knutsson & Grav 1976; Johnston & Saunders 1981). Også sølv laks ser ut til å smoltifisere normalt ved tilsvarende høye temperaturer (Zaugg & McLain 1976), mens hos anadrom regnbueørret vil en høyere temperatur enn 12-13°C inhibere smoltifiseringen (Zaugg et al. 1972; Adams et al. 1973, 1975; Zaugg & Wagner 1973; Zaugg 1981).

### 3.7.3 Månese

Hos flere arter av stillehavslaks er det vist at plasmanivået av thyroksin under smoltifiseringen øker kraftig ved nymåne, og da særlig ved den nymånen som er nærmest vårjevndøgn (Grau et al. 1981, 1982, 1985; Yamauchi et al. 1984, 1985; Nishioka et al. 1985; Okumoto et al. 1989). Månesyklusen kan derfor være viktig for enkelte fysiologiske forandringer (særlig thyroksinøkningen) under smoltifiseringen av *Oncorhynchus*-arter, mens effektene er mer usikre når det gjelder atlantisk laks.

### 3.7.4 Andre faktorer

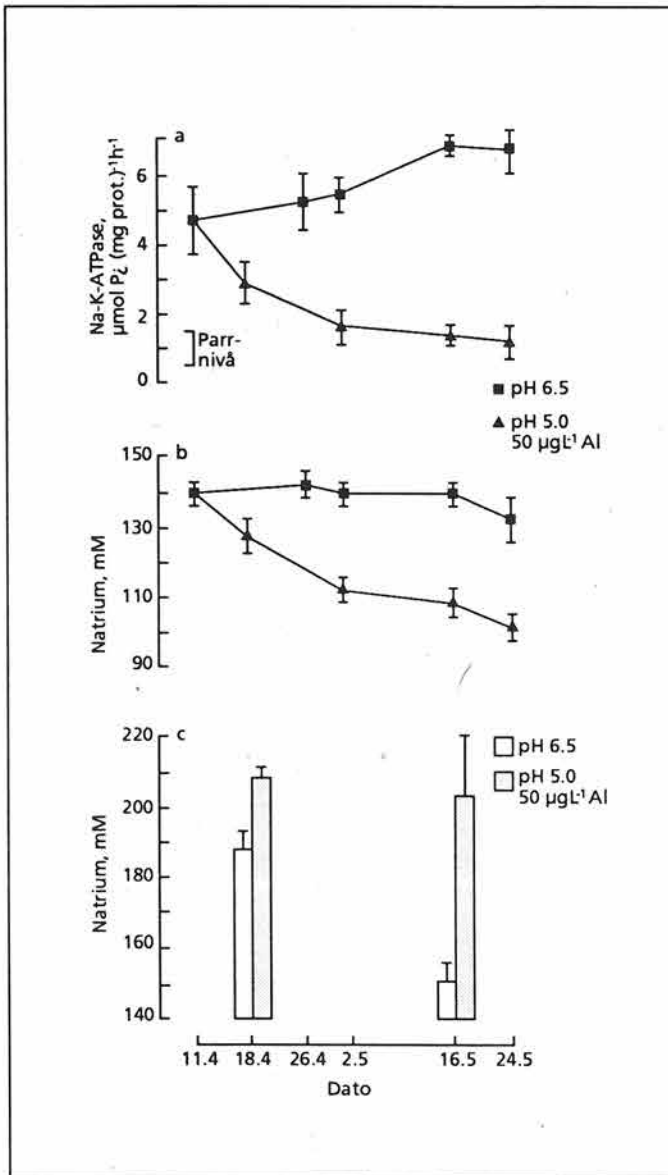
Anadrome laksefisk er spesielt utsatt for forurensninger fordi smoltstadiet er svært ømfindelig for osmoregulatoriske forstyrrelser. Eksponering til f.eks. surt vann, aluminium, kobber, sink, kadmium og kvikksølv og ulike pesticider vil føre til inhibering av Na-K-ATPase i gjellene, tap av sjøvannstoleranse og/eller forsinket utvandring (Figur 8) (Lorz & McPerson 1976; Davis & Shand 1978; Lorz et al. 1978, 1979; Folmar et al. 1982; Saunders et al. 1983; Johnston et al. 1984; Nichols et al. 1984; Beckman & Zaugg 1988; Farmer et al. 1989; Staurnes et al. 1989).

Smolt er dessuten generelt mer utsatt for stress enn fisk på tidligere stadier fordi den fysiologiske stressresponsen er sterkere under smoltifiseringsperioden (Wendt & Saunders 1973; Schreck 1982; Barton et al. 1985). I anlegg vil derfor dårlige oppdrettsbetingelser (f.eks. dårlig vannkvalitet, utilstrekkelig føring, høye tettheter, for høy vannhastighet og håndteringsstress) forsinke og forringe smoltifiseringen ved at bl.a. økningen i gjelleaktiviteten av Na-K-ATPase og den hypoosmotiske reguleringsvevnen inhiberes (Strange et al. 1978; Ewing et al. 1980; Fagerlund et al. 1981; Schreck et al. 1985; Virtanen & Sovio 1985; Jürss et al. 1986). Smolten vil også kunne få lavere sykdomsresistens. Disse virkningene av dårlige oppdrettsbetingelser kan følge både av de sekundære stressresponsene som hovedsakelig er knyttet til energimetabolismen, vann- og saltbalansen og immunforsvaret, og av endringer i utskillelsen av de primære stresshormonene (cortisol og katekolaminer) og andre hormoner involvert i smoltifiseringsprosessen (Mazeaud & Mazeaud 1981; Schreck 1981, 1982).

Håndtering og transport i forbindelse med utsettingen av smolt kan også representere en betydelig stressfaktor som medfører primære og sekundære fysiologiske stressrespons (Barton et al. 1980; Specker & Schreck 1980; Barton & Peter 1982; Högstrand & Haux 1985; Maule et al. 1988). De fysiologiske stressreaksjonene som f.eks. økningen i plasmanivået av cortisol, initierer en kaskade av andre reaksjoner som medfører lavere sykdomsresistens, redusert sjøvannstoleranse, lavere migrasjonshastighet, og redusert gjenfangst (Specker & Schreck 1980; Redding & Schreck 1983; Maule et al. 1989; Schreck et al. 1989).

## 3.8 Tidlig kjønnsmodning

Hos de fleste anadrome laksefiskene vil en varierende del av populasjonen, og da først og fremst hannene, velge tidlig kjønnsmodning som en alternativ livshistoriestrategi til smoltifisering og utvandring til sjø (Saunders & Schom 1985; Thorpe



**Figur 8**

Aktiviteten i gjellene av Na-K-ATPase (a) og konsentrasjonen av natrium i blodplasma (b) hos smoltifiserende atlantisk laks holdt i ferskvann med pH 6.5 (■) og pH 5.0 tilsatt 50 µg l<sup>-1</sup> aluminium som AlCl<sub>3</sub> (▲). c) Konsentrasjonen av natrium i blodplasma 24 timer etter overføring til fullt sjøvann. Verdiene er gjennomsnitt ± SD (etter P. Blix, M. Staurnes & O.B. Reite, unpubl. data). - Gill Na-K-ATP-ase activity (a) and Na-concentration in blood plasma (b) in smoltifying Atlantic salmon kept in freshwater with pH=6.5 (■) and pH=5.0. (c) concentration of Na in blood plasma 24 hours after transfer to sea-water.

1987b; Hoar 1988). De hanner som velger å utvikle gonader før utvandring til sjø (gyteparr) vil delta i gytingen med store voksne hunner og produsere livsdyktig avkom (Orton et al. 1938; King et al. 1939; Jones 1959). Dette skjer da normalt ved at de små gyteparrene opptrer som såkalte "snikere", dvs. at de små fiskene under selve gytingen mellom en stor hunn og en stor hann er i stand å "snike" seg inn til de gytende og befrukte en viss andel av eggene.

Andelen av gyteparr hos atlantisk laks varierer sterkt mellom ulike populasjoner. I enkelt elver blir bare noen få prosent av hannene gyteparr (Evropeitseva 1959; Bailey et al. 1980; Heggberget 1989), mens det i andre er funnet en andel som er større 50% (Evropeitseva 1959, 1960; Österdahl 1969; Schiefer 1972; Leyzerovich 1973; Dodd et al. 1978; Eriksson et al. 1979; Lundquist 1983; Myers 1984; Ritter et al. 1986). Andelen er i stor grad genetisk bestemt og er derfor mulig å endre ved avl (Thorpe 1975; Nævdal et al. 1978; Thorpe et al. 1983; Gjerde 1984; Gjedrem 1985), men påvirkes også av vekstbetingelser og miljøforhold (Leyzerovich 1973; Saunders & Sreedharan 1977; Glebe et al. 1978; Saunders et al. 1982; Caswell et al. 1984; Sutterlin & Maclean 1984; Myers et al. 1986; Adams & Thorpe 1989; Rowe & Thorpe 1990a,b).

For flere laksefisk er det vist at veksthastigheten er positivt korrelert til alder ved første kjønnsmodning, og gyteparr er vanligvis de største individene i en populasjon (Leyzerovich 1973; Simpson & Thorpe 1976; Bailey et al. 1980; Murphy 1980; Dalley et al. 1983; Thorpe et al. 1983; Baglinière & Maisse 1985; Pepper et al. 1985; Thorpe 1986; Rowe & Thorpe 1990b). Utviklingen av tidlig kjønnsmodning synes på samme måte som smoltifiseringen å kreve en viss minstestørrelse av fisken (Elson 1957; Refstie et al. 1977; Bailey et al. 1980; Thorpe et al. 1980; Saunders et al. 1982; Myers et al. 1986).

Utviklingen av tidlig kjønnsmodning er fotoperiodisk regulert og initieres under økende daglengde (Lundquist 1980, 1983; Scott & Sumpter 1983; Adams & Thorpe 1989). Det er blitt foreslått at det er en fotoperiodisk kritisk fase på midt- eller seinvinteren hvor kjønnsmodningsprosessene kan igangsettes, men den endelige avgjørelse om kjønnsmodning eller ikke blir først tatt etter vurdering av økningen i kondisjonsfaktoren (dvs. energilagring) ved inngangen til vekstsesongen senere på våren (Thorpe 1986, 1989). Midtsommers er det en ny kritiske fase hvor avgjørelsen blir tatt om veksten skal opprettholdes eller reduseres. De som opprettholder veksten vil etter hvert utgjøre den øvre størrelsesgruppen som smoltifiserer neste vår (Thorpe 1989).

Fisk som velger å bli gyteparr har en større dødelighet enn den tilsvarende fisken som ikke kjønnsmodner (Mitans 1973; Dalley et al. 1983; Myers 1984; Clarke et al. 1985). Det neste året kan de kjønnsmodne på nytt (Leyzerowich 1973; Eriksson et al. 1979). De kan også smoltifisere og vandre ut i sjøen til tross for lave fettreserver pga. gytingen (Thorpe & Morgan 1980; Saunders et al. 1982), men normalt vil imidlertid dette ikke være tilfellet (se Hoar 1988). Generelt er det blitt hevdet at prosessene smoltifisering og kjønnsmodning er gjensidig uforenelige prosesser siden smoltifiseringen adapterer fisken for marine omgivelser, mens gyting krever opphold i ferskvann (Thorpe 1986; 1987b). Både hos atlantisk laks og hos andre laksefisk er det vist at kjønnsmodning reduserer sjøvannstoleransen, og kunstig tilførsel av kjønns hormoner har negativ effekt på smoltifisering og evnen til å tilpasse seg sjøvann (Fagerlund & McBride 1975; Aida et al. 1984; McCormick & Naiman 1985; Lundquist et al. 1986, 1989; Miwa & Inui 1986; Ikuta et al. 1987). Utsetting av smolt med høy andel kjønnsmodne hanner vil derfor normalt gi dårlig resultat i form av tilbakevendt voksen laks.

## 4 Faktorer som har betydning for overlevelse av smolt

### 4.1 Utvandringstidspunkt

Smoltutvandringen i naturlige bestander foregår i løpet av et kort tidsintervall om våren, når fysiske og biologiske faktorer danner en kombinasjon som er optimal for smoltens evne til å overleve og klare overgangen fra ferskvann til saltvann. De som går tidligere eller senere enn dette optimale tidsintervallet har lavere overlevelse (Carlin 1969; Larsson 1977; Hansen & Jonsson 1989a). Dette optimale tidsintervallet varierer mellom arter og populasjoner, og innen samme populasjon fra år til år (Power 1981; Jonsson & Ruud-Hansen 1985; L'Abée-Lund et al. 1989).

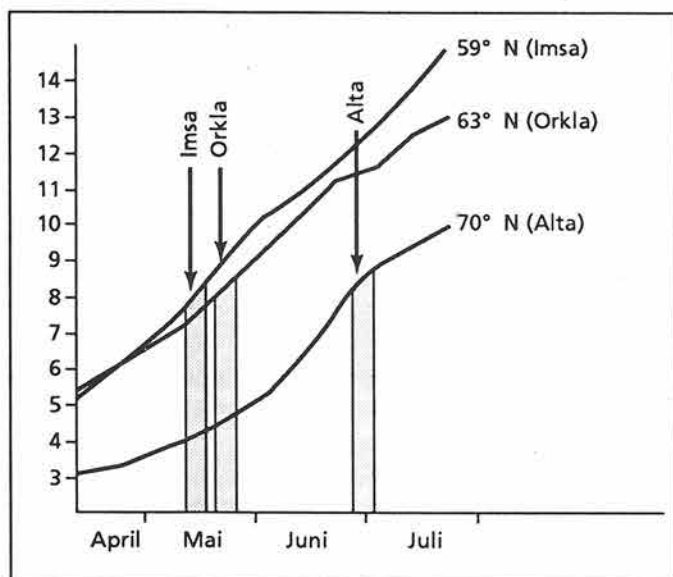
I vassdrag der det er både laks og ørret er det funnet at de vandrer ut omtrent samtidig (Cross & Piggins 1982; Berg & Jonsson 1989), eller at ørreten vandrer noe tidligere enn laksen (Lindroth 1977). Røyesmoltene vandrer ut tidligere enn laks og ørret (Berg & Jonsson 1989). Grunnen til dette ser ut til å være at de forskjellige artene har forskjellig optimal-temperatur for aktivitet og vekst (Filipsson & Svärdson 1976; Elliott 1982; Jensen 1985; Berg & Berg 1989), forskjellig osmotisk stress ved lave temperaturer, forskjellig ernæring og forskjell i predasjonsrisiko i sjøen (Jonsson 1985; Hansen 1986).

Tidspunkt for smoltutvandring varierer med temperatur og fotoperiode, faktorer som er knyttet til breddegrad (Farmer et al. 1978). Langs norskekysten ser utvandring av laksesmolt ut til å være tilpasset en sjøtemperatur på 7-9°C (Heggberget et al. 1992). I Insa (59°N) i Rogaland vandrer smolt av atlantisk laks ut i begynnelsen av mai (Jonsson & Ruud-Hansen 1985), i Orkla i Sør-Trøndelag (63°N) i begynnelsen/midten av mai og varer til omkring 10. juni (Hesthagen & Garnås 1986), i Salangen (69°N) vandrer smoltene fra siste del av mai til slutten av juli (Nordeng 1977), i Altaelva (70°N) starter utvandringen i begynnelsen av juli (Heggberget et al. 1992). I Nord-Sverige, Rickleån, (65°N), starter smoltutvandringen hos atlantisk laks i begynnelsen av juni med en topp 14 dager senere, og er ferdig i slutten av juni (Østerdahl 1969). I Sør-Sverige starter utvandringen en måned tidligere, og er ferdig i begynnelsen av juni (Lindroth 1977).

**Figur 9** viser at utvandringen av vill smolt fra norske vassdrag skjer til ulike tidspunkt langs norskekysten. Sjøtemperaturen utenfor de ulike vassdragene varierer imidlertid lite i forhold til utvandringstidspunkt. Utenfor de vassdragene som hittil er undersøkt med tanke på utvandringstidspunkt for smolt, ligger sjø-

temperaturen på 7-9° C når smolten vandrer ut i sjøen. Dette tyder på at det er skjedd en tilpasning i forhold til optimal sjøtemperatur, og at denne ligger i størrelsesorden 7-9° C.

Utvandringen av smolt skjer vanligvis i løpet av en måned. I noen vassdrag er det vist at i begynnelsen av utvandringen vandrer smolten for det meste om natten, men senere i perioden går de også om dagen (Østerdahl 1969; Bagliniere 1976; Thorpe et al. 1981). I Sør- og Midt-Norge vandrer det meste av smolten om natten (Hesthagen & Garnås 1986), mens det i Nord-Norge ikke er så klar sammenheng mellom tidspunkt på døgnet og smoltutvandring (Heggberget, upublisert).



**Figur 9**

Sjøvannstemperaturer på kysten utenfor noen vassdrag langs norskekysten i forhold til utvandringstidspunkt for vill smolt. De stiplede vertikale feltene angir tidspunkt for utvandring i de respektive vassdragene. Sammenstilling av data fra Jonsson & Ruud-Hansen 1985, Hesthagen & Garnås 1986, Heggberget et al. 1992. - Sea water temperatures at the coast outside some rivers along the Norwegian coast compared to timing of smolt migration in few respective salmon rivers. The vertical bars indicate timing of smolt migration.

## 4.2 Smoltalder og størrelse

Alder og størrelse ved smoltutvandring varierer mellom arter, innen arter, mellom elver og mellom år i samme elv. Det er størrelsen mer enn alderen som er avgjørende for når utvand-

ringen finner sted (Elson 1957). Veksten i presmolt-stadiet er en vesentlig faktor for alder og størrelse ved utvandring. Individuer med høyest vekstrate vil smoltifisere ved lavest alder. Smoltalder vil dermed variere mer enn smoltstørrelsen. Elson (1957) mente at laksesmolten i naturen måtte ha en kritisk størrelse på 10 cm om høsten om den skulle være i stand til å smoltifisere våren etter.

Variasjoner i smolt-alder mht breddegrad finner vi på begge sider av Atlanterhavet (Dahl 1910; Power 1981), men ved en gitt breddegrad smoltifiserer lakseñ tidligere i Europa enn i Nord-Amerika (Metcalf et al. 1988). Hos anadrome laksefisk i ferskvannsstadiet er det kjent at temperatur, næringstilgang og daglengde influerer på vekstraten (Brett et al. 1969; Saunders and Henderson 1970; Elliott 1975, 1982; Lundquist 1980; Metcalf et al. 1988), og dermed påvirker smoltalder (Refstie et al. 1977; Thorpe og Morgan 1978; Metcalf et al. 1988). I de sørlige elvene har laksen en lengre vekstsesong og når raskere størrelsen den må ha for å vandre ut. Vekst hos presmolt laks i naturen foregår ved vanntemperatur høyere enn 7°C (Symons 1979), slik at det er antall døgn med temperatur over 7°C hver sommer som primært bestemmer smoltalderen.

Viktige faktorer som utløser smoltutvandring ser ut til å være vannføring og temperatur. Elson (1962) og Østerdal (1969) fant at temperaturen måtte være over 10°C før smoltutvandringen kunne starte. Østerdahl (1969) fant også i den svenske elva Rickleån at smolten enkelte kalde år kunne vandre før temperaturen har nådd 10°C. Fried et al. (1978) viste at smoltutvandring ble utløst ved temperaturer over 5°C. Hesthagen & Garnås (1986) fant ved undersøkelser i Orkla at laksesmolten kan starte utvandringen ved svært lave vanntemperaturer (2-3°C) og ved høg/stigende vannføring. I Imsa fant Jonsson & Ruud-Hansen (1985) at smolten vandrer ut på vanntemperatur 6-11°C. Det var ikke noe som tydet på at utvandringen ble utløst av en bestemt vanntemperatur eller et spesielt antall døgngader, men var kontrollert av en kombinasjon av økende temperatur og av temperaturnivået i elva utover våren. I Altaelva vandrer smolten ut ved vanntemperatur på 7-10°C, etter at vårflommen har kulminert (Heggberget et al. 1992).

I noen elver sammenfaller smoltutvandringen med økning i vannføringen i elva (White & Huntsman 1938; Allen 1944; Hoar 1953; Europeitseva 1959; Østerdahl 1969; Northcote 1984). Det kan imidlertid være en sterk korrelasjon mellom vanntemperatur og vannføring. En økt vannføring og vannhastighet vil også øke smoltens medstrøms bevegelse (Thorpe & Morgan 1978; Northcote 1984). Nyere norske data viser at vannføring og vanntemperatur som utløsende faktorer for smoltutvandring



virker forskjellig i forskjellige laksebestander. I Imsa vandrer smolten ut ved ca 10°C og lav/synkende vannføring, i Orkla ved 3-6°C og høy/stigende vannføring, mens den i Altaelva vandrer ut ved ca 10°C og lav vannføring. Dette viser at det er en tilpasning i de forskjellige laksebestander til ulike utløsende faktorer for utvandring. Årsaken til dette er at det er forholdene i sjøen som er viktig for den utvandrende smolten når den vandrer ut. Dersom sjøtemperaturen er for lav vil osmotisk stress og/eller mangel på næring redusere overlevingen. Hvilke utløsende faktorer for utvandring som er viktigst i det enkelte vassdraget, er derfor bestemt av forholdene i sjøen utenfor vassdraget på det aktuelle tidspunkt. Det er ikke noen entydig sammenheng mellom sjøtemperaturer og elvetemperaturer. Derfor har lang tids (ca 10 000 år) seleksjon av av optimalt utvandringstidspunkt ført til ulik virkning av utløsende faktorer for utvandring av smolt i de ulike laksebestandene, slik at den vandrer ut når sjøtemperaturen er 7-9°C (Figur 9). Dette tidspunktet varierer fra begynnelsen av mai i Sørvest-Norge til begynnelsen av juli i Finnmark. En sjøtemperatur på 7-9°C om våren/forsommeren kan derfor være et godt utgangspunkt for valg av utsettingstidspunkt for anleggsproduisert smolt.

Laksesmolt tar til seg næring og vokser under utvandringen til sjøen. Bjørn et al. (1978) har presentert data som indikerer at smolt av regnbueørret gjennomsnittlig vokste 0.2 mm pr. dag mellom utsetting og gjenfangst noe senere. Churikov (1975) viste at masulaks (*O. masou*) og søvlaks (*O. kisutch*) aktivt tok til seg næring under utvandringen. Hos sjørøyesmolt er det også vist at kondisjonfaktoren øker i løpet av utvandringssesongen (Strand 1991). Bakshtansky et al. (1979) observerte at smolt av atlantisk laks utsatt fra anlegg hadde tendens til å vandre nærmere bunnen og foretrakk områder med lavere strømhastighet enn vill smolt. De hadde heller ikke samme evne til å ta til seg næring som den naturlige smolten i vassdraget.

## 5 Utsetting av kunstig produsert smolt i vassdrag

Under naturlige forhold foregår smoltifisering og utvandring av laksesmolt på våren og forsommeren når de beste kombinasjoner av fysiske og biologiske faktorer gir maksimal overlevelse i sjøen. Utvandringen har sammenheng med faktorer (triggere) som utløser smoltutvandringen (temperatur, vannføring). Når det skal settes ut kunstig produsert smolt fra anlegg må en ta hensyn til disse naturlige tilpasningene for å oppnå best mulig overlevelse og gjenfangst. Generelt har smolt produsert i anlegg høyere dødelighet enn smolt som er vokst opp i naturen. Det er flere faktorer som har betydning for smoltens evne til å overleve. Av disse er fiskens størrelse, atferd under utvandring, predasjon, utsettingssted og utsettingstidspunkt av stor betydning. Forsøk ved NINA's forsknings-stasjon på Ims har vist at gjennomsnittlig overlevelse av anleggsproduisert smolt er bare halvparten av vill smolt (Jonsson et al. 1991).

### 5.1 Størrelse

Erfaring både fra Europa og Nord-Amerika viser at overlevelse i form av gjenfangst av voksne individer har en klar sammenheng med smoltens størrelse ved utsetting (Carlin 1969; Ritter 1972; Peterson 1973; Hansen & Jonsson 1989a).

Både hos ung atlantisk laks og stillehavslaks er det påvist økende saltvannstoleranse ved økende størrelse (Houston 1961; Conte & Wagner 1965; Parry 1966; Wagner et al. 1969; McCormick & Naiman 1984). Smoltens størrelse alene er ikke bestemmende for smoltens overlevelse i sjøen, men en minimumsstørrelse ser ut til å være nødvendig før laksefiskene kan smoltifisere. Allen (1944) og Elson (1957) viste at en kritisk størrelse må nås hos atlantisk laks før smoltifisering kan skje. Hos vill laks ser det ut til at parren må være 12-13 cm for at den kan smoltifisere (Wedemyer et al. 1980). Mahnken et al. (1982) fant hos søvlaks (*O. kisutch*) at størrelsen på det minste individet ved et gitt tidspunkt i en populasjon i sjøvann er en god indikator for den minimums-størrelse en fisk må ha for å overleve og vokse i saltvann. Denne størrelsen var 138 mm. Videre mente de at fisken måtte opprettholde en kritisk vekstrate i sjøvann for å motvirke reversering til parr. Folmar et al. (1982) viste at søvlaks under den kritiske grensen hadde stor andel parr-reversering og høy mortalitet.

Peterson (1973) viste eksperimentelt at ettårig smolt av atlantisk laks mellom 12.5 og 14 cm ga god gjenfangst, 2 år gamle

smolt under 14 cm ga dårlig gjenfangst, mens en bedre gjenfangst ble registrert for toårig smolt mellom 14-18 cm. Toårig smolt over 18 cm ga dårligere gjenfangst. Dette viser også at størrelse ikke er noen absolutt faktor for å bestemme marin overlevelse hos atlantisk laks.

Hansen & Jonsson (1989a) satte ut ett- og toårig smolt av atlantisk laks i Imsa og registrerte en bedre gjenfangst av toårig smolt, noe som (delvis) kunne forklares med at to-åringene var større.

## 5.2 Utsettingstidspunkt

Utsettingstidspunktet for smolten har stor betydning for overlevelsen i saltvann. Dårlig gjenfangst av utsatt smolt er blitt satt i sammenheng med feil utsettingstidspunkt (Folmar & Dickhoff 1981; Wedemyer et al. 1980; Bilton et al. 1982). Marin overlevelse av coho salmon (*O. kisutch*) er blitt studert mht utsettingstidspunkt (Folmar & Dickhoff 1980, 1982). Denne arten ser ut til å være ekstremt følsom for tid for utsetting. Fisk som vandret til sjøen enten for tidlig eller for sent fikk vekststagnasjon eller desmoltifiserte og ble parr igjen. Loyenko & Chernitskiy (1984) fant det samme hos atlantisk laks. Fisk som ikke hadde nådd et visst nivå i smoltifiseringsprosessen eller som hadde begynt å desmoltifisere var ikke i stand til å vandre. De mente dette hadde sammenheng med at overgangen til et marint liv bare kan utvikles i et lite tidsintervall, i sluttfasen av smoltifiseringsprosessen. De som ikke vandrer innenfor dette optimale tidsintervallet har dårligere overlevelse. Larsson (1977) fant at fisk som forlot elva i slutten av mai og begynnelsen av juni hadde størst overlevelse. Andre forsøk har vist at utsetting av atlantisk laks om høsten kan gi god gjenfangst i Østersjøen (Eriksson & Eriksson 1985, Eriksson 1988). Hansen & Jonsson (1989a) fant i Imsa best overlevelse av fisk utsatt i mai-juni, på samme tid som den naturlige smolten forlater vassdraget. Basert på norske erfaringer om utvandringstidspunkt for vill laks, kan en god tommelfinger-regel være å sette ut smolten når sjøtemperaturen når 7-8°C om våren utenfor utsettingsvassdraget (Heggberget et al. 1992).

Hansen & Jonsson (1986) testet forskjeller i gjenfangst av atlantisk laks satt ut som smolt til forskjellig tid på døgnet. De fant ingen forskjeller i gjenfangst mellom de som ble satt ut om dagen og de som ble satt ut om natta.

## 5.3 Utsettingssted

Utsettingsstedets lokalisering i forhold til elveutløpet har vist seg å være av stor betydning for smoltens overlevelse når den går fra ferskvann til saltvann. Det er foretatt få forsøk med kunstig produsert fisk fra anlegg satt ut i naturlige vassdrag med tanke på å finne det mest optimale utsettingsstedet, men resultater fra norske utstillinger de senere årene indikerer høyere gjenfangst fra utstillinger i store vassdrag enn i små vassdrag. Dette kan ha sammenheng med at spesielt stor laks er lite villig til å vandre opp i små vassdrag.

Peterson (1973) fant at det var forskjell i overlevelse mellom smolt av atlantisk laks satt ut ved elvemunningen og fisk satt ut ca 1 mil lenger opp i elva. Høyere gjenfangst ble registrert av smolt satt ut i estuariet. Einarsson et al. (1987) registrerte det samme på Island. Smolt av atlantisk laks ble satt ut i estuariet og 14 km oppe i vassdraget. Gjenfangstene viste stor variasjon mellom de to utsettingsstedene, og var 5-7 ganger høyere hos fisk satt ut i estuariet sammenliknet med fisk satt ut lenger opp. Hansen & Lea (1982) viste i Ranaelva en bedre gjenfangst på lakse-smolt satt ut langt nede i elva i forhold til fisk satt ut lenger oppe. Dette indikerer en høyere dødelighet blant smolt satt ut i de øvre deler. Hovedårsaken til denne variasjonen kan være høyere predasjon på fisk satt ut langt oppe i vassdraget, men det kan også skyldes manglende utvandring på den fisken som settes ut langt oppe i elva.

Det er også gjort en del forsøk med å sammenlikne gjenfangst/overlevelse på smolt av atlantisk laks satt ut i elv, estuarie, i fjorden og utenfor kysten (Gunnerød et al. 1988, Heggberget et al. 1991). På bakgrunn av høy post-smolt dødelighet i elvemunningen som skyldtes predasjon (Hvidsten & Møkkelgjerd 1987), ble det satt ut laksesmolt tre forskjellige steder, i elva Surna, i fjorden og utenfor kysten. Kyst-utsettete ga 111 % høyere total gjenfangst sammenliknet med fisk satt ut i elva. Men både feilvandring og beskatning utenfor utsettingsvassdraget økte med økende utsettingsavstand fra elva (Gunnerød et al. 1988). Gjenfangsten i utsettingsvassdraget var tilnærmet lik for de ulike utsettingsstedene. Feilvandring av utsatt laksesmolt bør minimaliseres. På bakgrunn av resultatene fra bl.a. Surna, er det derfor klart at smoltutsettinger i Norge må foregå i tilknytning til vassdrag, og ikke settes direkte i sjøen. Liknende resultater ble funnet av Jensen (1979), som satte ut smolt i estuariet, i fjorden utenfor og på kysten (Grip). Det ble registrert best gjenfangst for smolt satt ut ved Grip, og dårligst for fisk satt ut i estuariet. Eriksson et al. (1981) gjorde undersøkelser med et noe annerledes resultat. Anleggsprodusert fisk ble gjennom en rekke år satt ut tre forskjellige steder, et sted oppe i elva, et annet i estuariet

og det tredje stedet 12 km utenfor kysten. Merkeforsøkene viste en signifikant høyere gjenfangst av fisk utsatt utenfor kysten og i estuariet i forhold til smolt satt ut oppe i elva. Det var ingen vesentlig forskjell i gjenfangst mellom kystutsett og utsett i estuariet. De forklarte variasjonen i gjenfangst mellom elveutsetting og smolt satt ut i estuariet/utenfor kysten med at det var høyere predasjon på fisken satt ut oppe i elva. I svenske vassdrag finnes det en del ferskvannsfisk (f.eks. gjedde og lake) som vanligvis ikke finnes i vestlige, norske vassdrag.

Avgjørende for smoltens overlevelse i saltvann er at fisken fysiologisk er klar til å vandre. SDH-aktiviteten i gjellene er et kvantitativt mål for hvor langt i smoltifiseringsprosessen fisken er kommet (Chernitsky 1980; Langdon & Thorpe 1984, 1985). Bakstansky et al. (1979) fant at smolt av atlantisk laks utsatt 2 km oppe i vassdraget hadde et høyere SDH-nivå da de kom ned i estuariet enn de hadde da de ble satt ut. Senere viste Loyenko & Chernitsky (1984) at hos atlantisk laksesmolt satt ut 30 km fra munningen hadde høyere SDH-aktivitet når de kom ned til elvemunningen enn fisk satt ut 2 og 5 km ovenfor utløpet. De fant ingen forskjell mellom smolt satt ut 18 og 30 km ovenfor utløpet, begge disse hadde et SDH-nivå på linje med den nedre grensen for vill smolt. Fisk utsatt 18 og 30 km ovenfor munningen er altså fysiologisk nærmere vill smolt enn fisk utsatt nær estuariet. De peker på at ved å sette fisken ut langt oppe i elva blir parren skilt fra smolten tidlig, og presmolten får tid på seg til å utvikle optimal sjøvannstoleranse for bedre overlevelse i sjøen. Disse undersøkelsene viser at det er viktig å vite hvor langt fisken er kommet i smoltifiseringsprosessen når en skal finne det optimale tidspunkt og -sted for utsetting.

I tillegg til dette er fiskens evne til å finne tilbake til det vassdraget den ble satt ut viktig. Det har lenge vært kjent at laksefisk etter utvandringen til sjøen vender tilbake til den elven den ble født for å gyte (Hasler et al. 1978). Dette gjelder også utsatt fisk fra anlegg, selv om det er en viss feilvandring både blant utsatt og naturlig utvandret fisk. Det er to hovedteorier om hvordan fisken finner tilbake til oppvekstelva: preging på organiske stoffer (Hasler og Wisby 1951; Hasler et al. 1978), og feromonhypotesen (Nordeng 1971). Harden Jones (1968) presenterte en sekvens-hypotese for homing, som innebærer at smolten på vei ut preges på lukt som lagres sekvensielt. Smolt utsatt langt borte fra oppvekstelva kan delvis miste denne sekvens-pregingen ved å transporteres med båt, slik at det blir flere feilvandrere (Gunnerød et al. 1988). Flere nyere undersøkelser bekrefter at feromoner har en underordnet betydning når det gjelder evnen til å finne tilbake til utsettingsstedet, samtidig som feilvandringen kan holdes på et lavt nivå når smolten settes ut i tilknytning til vassdrag. Hovedregelen er derfor at utsatt smolt kommer til-

bake som voksen til det stedet den er satt ut, og ikke til det stedet der den genetisk hører hjemme.

Foruten at laksefisk er istand til å finne tilbake til utsettingsvassdraget, har flere undersøkelser (Donaldson & Allen 1957; Quinn & Fresh 1984; Heggberget et al. 1988) vist at laksefisk også er i stand til å finne tilbake til spesielle deler av elva. Dette innebærer at laksesmolt som settes ut langt oppe i et vassdrag kan forventes å gi en større andel av gjenfangstene oppe i vassdraget enn lenger ned.

Forøvrig er det sammenheng mellom feilvandring, størrelse og beliggenhet av utsettingslokaliteten. Utsetting av smolt i store vassdrag gir gjerne mindre feilvandring enn i små vassdrag. Denne sammenheng er imidlertid ikke absolutt, spesielt ikke der det er flere lakseførende vassdrag som munner ut i nærheten av hverandre.

## 5.4 Behandling i anlegg og ved utsetting

God behandling av fisk i anlegget og under transport av fisk ved utsetting er viktig for å øke overlevelse og gjenfangst av kunstig produsert smolt. Redusert overlevelse grunnet stress under behandlingen i anlegget, som skjellavskrapning med påfølgende sykdom, har gjort det nødvendig med stress-hemmende prosedyrer (Long et al. 1977). Det er også funnet at ved å tilføre fisken NaCl (5-10‰) eller CaCl (50mg/l) reduseres stresset hos fisken (Wedemyer 1972; Wedemyer & Wood 1974). Også fortynt sjøvann (5-15‰) har vist seg å være effektivt for å hindre stress hos fisken (Long et al. 1977).

Skjellavskrapning under transport til utsettingsstedet er også vanlig. Bouck & Smith (1979) viste eksperimentelt at fisk som hadde 10% skjellavskrapning på kroppen hadde 50% dødelighet innen en periode på 10 dager. Når fisken settes ut i elv tar det ikke mer enn 5 dager før den er restituert igjen, men smolt med skjellavskrapning satt ut nær elvemunningen vil sky saltvann og dermed bli lengre i estuariet enn normalt og bli mer utsatt for predasjon (Bouck og Smith 1979; Rosseland et al. 1982; Wedemyer et al. 1980). Skånsom behandling av fisken i anlegg og ved transport er derfor særdeles viktig for et godt resultat av smoltutsettinger. Kortest mulig avstand mellom produksjonsanlegg og utsettingssted er derfor viktig.

Carlin-merking og finnekipping er vanlig brukt ved merking av utsatt fisk fra anlegg for å kunne analysere effekten av utsettingene. Det er vist at Carlin-merker på vandrende smolt har negativ

effekt på overlevelse, både for vill og anleggsprodusert fisk (Saunders & Allen 1967; Isaksson & Bergman 1978). Dermed får vi ikke riktig bilde på overlevelse av voksen fisk og gir feil beregning av gjenfangsten. Hansen (1988) fant ved merke-forsøk på smolt av atlantisk laks en dårligere gjenfangst på Carlin-merkede og finneklippet fisk enn umerket fisk, og mente dette hovedsakelig skyldtes håndtering, bedøvelse og selve merkingen. Gjenfangsten av finneklippet fisk var bedre enn hos Carlinmerket fisk, noe som tidligere er blitt registrert av Saunders & Allen (1967). Berg & Berg (1987) fant at merke-prosessen reduserte overlevelsen av ørret-smolt med 17 %, men det var ingen målbar negativ effekt på dødeligheten hos større fisk. De studerte også merkingens innvirkning på vekst, men fant ingen forskjell mellom merket og umerket fisk med hensyn til vekstrate. Flere merke-forsøk viser at laksefiskene bruker 1-2 uker på å komme seg etter bedøvelse, håndtering, transport og stress i anlegget (Soivio et al. 1977; Pickering et al. 1982; Soivio & Virtanen 1984). Hansen & Jonsson (1988) testet håving, transport og bedøvelsens virkning på overlevelse av ettårig og toårig smolt av atlantisk laks. Håving og transport hadde liten innvirkning på overlevelsen av toårig smolt, mens ettåringer hadde dårlig gjenfangst. Forskjellen mellom årsklassene mente de kunne ha sin årsak i størrelsesforskjeller og dermed forskjellig predasjonstrykk i sjøen. Bedøvelsen reduserte overlevelsen i begge årsklassene sammenliknet med kontrollgruppen. I tillegg til økt dødelighet som følge av håndtering og merking, vil en del fisk miste merker eller ikke bli rapportert ved gjenfangst. De gjenfangstprosenter som rapporteres fra ulike merkeforsøk representerer derfor en betydelig underestimering av egentlig gjenfangst.

Som en oppsummering kan en fastslå at både størrelse, alder, utsettingstidspunkt og -sted har betydning for resultatet av smoltutsettinger. Videre har produksjonsteknologi og behandling av fisken i tilknytning til utsetting stor betydning. Stresshemmende prosedyrer er derfor vesentlige i tilknytning til all utsetting av smolt av laksefisk.

Gjennomsnittlige gjenfangster av norske utsettinger ligger på 2-3 %. De fleste av gjenfangstene, gjerne mer enn 50 %, skjer utenfor utsetningsvassdraget. Mer enn 90 % av laksen forsvinner i løpet av sjøoppholdet. En vesentlig del av dødeligheten antas å skje i løpet av den første tiden etter utsetting. Predasjon representerer en av flere faktorer som har betydning for dødeligheten av den utsatte fisken. En god nærings- og vandringsatferd vil også ha stor betydning for overlevelsen. Fremtidig forskning for å få økt kunnskap om biologien hos laksesmolt like etter utvandring vil derfor representere en god mulighet til å bedre resultatet av utsettinger av laksefisk.

## 6 Litteratur

- Adams, B.L., Zaugg, W.S. & McLain, L.R. 1973. Temperature effects on parr-smolt transformation in stellhead trout (*Salmo gairdneri*) as measured by gill sodium-potassium stimulated adenosine triphosphatase. - *Comp. Biochem. Physiol.* 44: 1333-1339.
- Adams, B.L., Zaugg, W.S. & McLain, L.R. 1975. Inhibition of saltwater survival and  $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPase}$  elevation in stellhead trout (*Salmo gairdneri*) by moderate water temperatures. - *Trans. Am. Fish. Soc.* 104: 766-769.
- Adams, C.E. & Thorpe, J.E. 1989. Photoperiod and temperature effects on early development and reproductive investment in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - *Aquaculture* 79: 403-409.
- Aida, K., Kato, T. & Awaji, J.E. 1984. Effects of castration on the smoltification of precocious male of masu salmon *Oncorhynchus masou*. - *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 50: 565-571.
- Aida, K., Nishioka, R.S. & Bern, H.A. 1980. Changes in the Corporules of Stannius of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during smoltification and seawater adaptation. - *Gen. Comp. Endocrinol.* 41: 296-304.
- Arnold, G.P. 1974. Rheotropism in fishes. - *Biol. Rev.* 49: 515-576.
- Allen, K.R., 1944. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*) 4. The smolt migration of in the Thurso River in 1938. - *J. Anim. Ecol.* 13: 63-85.
- Babcock, J.P. 1904. Report of the Commissioner of Fisheries, - British Columbia, 1903, F1-F15.
- Baglinière, J.L. 1976. Étude des populations de Saumon atlantique (*Salmo salar* L., 1766) en Bretagne-Basse-Normandie. II. Activité de dévalaison des smolts sur l'Ellé. - *Ann. Hydrobiol.* 7: 159-177.
- Baglinière, J.L. & Maise, G. 1985. Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the Armorican Massif, France. - *Aquaculture* 45: 249-263.
- Bailey, J.K., Saunders, R.L. & Buzeta, M.I. 1980. Influence of parental smolt age and sea age on growth and smolting of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*). - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 1379-1386.
- Bakstansky, E.L., Sofonov, N.V., Rozhdestvenskaya, V.I., Zhujkov, A.Y., Yarzhombek, A.A., Yakovenko, M.J., Loyenko, A.A., Zadorina, V.M., Chernitsky, A.G. & Popov, A.P. 1979. Studies on some characteristics and destiny of hatchery young Atlantic salmon. - *ICES, C.M.* 1979/F:13. 24 s.
- Ball, J.N. 1981. Hypothalamic control of the pars distalis in fishes, amphibians and reptiles. - *Gen. Comp. Endocrinol.* 44: 135-170.

- Baraduc, M.M. & Fontaine, M. 1956. Étude comparée du métabolisme respiratoire du jeune Saumon sédentaire (parr) et migrateur (smolt). - C. R. Soc. Biol. Paris 149: 1327-1329.
- Barron, M.S. 1986. Endocrine control of smoltification in anadromous salmonids. - J. Endocrin. 108: 313-319.
- Barton, B.A. & Peter, R.E. 1982. Plasma cortisol stress response in fingerling rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, to various transport conditions, anaesthesia and cold shock. - J. Fish Biol. 20: 39-51.
- Barton, B.A., Peter, R.E. & Paulencu, C.R. 1980. Plasma cortisol levels of fingerling rainbow trout (*Salmo gairdneri*) at rest, and subjected to handling confinement, transport and stocking. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 805-811.
- Barton, B.A., Schreck, C.B., Ewing, R.D., Hemmingsen, A.R. & Patino, R. 1985. Changes in plasma cortisol during stress and smoltification of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. - Gen. Comp. Endocrinol. 59: 468-471.
- Beckman, B.R. & Zaugg, W.S. 1988. Copper intoxication in chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, induced by natural springwater effects on gill sodium potassium ATPase, hematocrit and plasma glucose. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 1430-1435.
- Berg, M. 1953. A relict salmon, *Salmo salar* L., called "småblank" from the river Namsen, North-Trøndelag. - Acta Borealia, A. Scientia 6: 1-19.
- Berg, M. & Hagala, P. 1972. Merking av utgytt laks i Altaelva, Finnmark - Jakt Fiske Friluftsliv 1972-1-16-48.
- Berg, O.K. & Berg, M. 1987. Effects of Carlin tagging on the mortality and growth of sea trout, *Salmo trutta* L. - Fauna Norv. Ser. A. 8: 15-20.
- Berg, O.K. & Berg, M. 1989. Sea growth and time of migration of anadromous Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from the Vardnes River in northern Norway. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46: 955-960.
- Berg, O.K. & Gausen, D. 1988. Life history of a riverin, resident Atlantic salmon *Salmo salar* L. - Fauna norv. Ser. A 9: 63-68.
- Berg, O.K. & Jonsson, B. 1989. Migratory patterns of anadromous Atlantic salmon, brown trout and arctic char from the Vardnes River in northern Norway, p. 106-115. - In: Brannon, E.L., and B. Jonsson (red). "Proceedings of the salmonid migration and distribution symposium". University of Washington, School of Fisheries, Seattle, USA.
- Bern, H.A. 1978. Endocrinological studies on normal and abnormal salmon smoltification, p. 77-100. - In P.J. Gaillard and H.H. Boer [eds.] Comparative endocrinology. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amstredam, The Netherlands.
- Bern, H.A. 1983. Functional evolution of prolactin and growth hormone in lower vertebrates. - Am. Zool. 23: 663-671.
- Bilton, H.T., Alderdice, D.F. & Schnute, J.T. 1982. Influence on time and size at release of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) on returns at maturity. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 426-447.
- Bjornn, T.C., Ringø, R.R. & Hiebert, P. 1978. Seaward migration of Dworsak hatchery steelhead trout in 1976. - Forest, Wildl. Range Exp. Stn. Tech. Rep. 6:1-45.
- Björnsson, B.T., Yamauchi, K., Nishioka, R.S., Deftos, L.J. & Bern, H.A. 1987. Effects of hypophysectomy and subsequent hormonal replacement therapy on hormonal and osmoregulatory status of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. - Gen. Comp. Endocrinol. 68: 421-430.
- Björnsson, B.T., Thorarensen, H., Hirano, T., Ogasawara, T & Kristinsson, J.B. 1989. Photoperiod and temperature affect plasma growth hormone levels, condition factor and hypoosmoregulatory ability of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) during parr-smolt transformation. - Aquaculture 82: 77-91.
- Blake, R.L., Roberts, F.L. & Saunders, R.L. 1984. Parr-smolt transformation of Atlantic salmon (*Salmo salar*): activities of respiratory enzymes and concentrations of mitochondria in the liver. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 199-203.
- Blackburn, J. & Clarke, W.C. 1987. Revised procedure for the 24 hour seawater challenge test to measure seawater adaptability of juvenile salmonids. - Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1515: 1-35.
- Boeuf, G. & Harache, Y. 1982. Criteria for adaption of salmonids to high salinity seawater in France. - Aquaculture 28: 163-176.
- Boeuf, G. & Prunet, P. 1985. Measurement of gill (Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>)-ATPase activity and plasma thyroid hormones during smoltification in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). - Aquaculture 45: 111-119.
- Boeuf, G., Lasserre, P. & Harache, Y. 1978. Osmotic adaption of *Oncorhynchus kisutch* Walbaum II. Plasma osmotic and ionic variations, and gill Na<sup>+</sup> K<sup>+</sup>-ATPase activity of yearling coho salmon transferred to sea water. - Aquaculture 15: 35-52.
- 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.
- Boeuf, G., LeRoux, A., Gaignon, J.L. & Harache, Y. 1985. Gill (Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup>)-ATPase activity and smolting in Atlantic salmon (*Salmo salar*) in France. - Aquaculture 45: 73-81.
- Bouck, G.R. & Smith, S.D. 1979. Mortality of experimentally descaled smolts of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in fresh and salt water. - Trans. Am. Fish. Soc. 108: 67-69.
- Bradley, T.M., Fay, C.T. & Johanning, K.M. 1989. Investigation of hepatic cytosolic proteins during parr-smolt transformation of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Aquaculture 82: 1-14.

- Brannon, E., Feldmann, C. & Donaldson, L. 1982. University of Washington zero-age coho salmon smolt production. - *Aquaculture* 28: 195-200.
- Brett, J.R., Shelbourn, J.E. & Shoop, C.T. 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *O. nerka*, in relation to temperature and ration size. - *J. Fish Res. Board Can.* 26: 2363-2394.
- Cameron, J.N. & Wohlschlag, D.E. 1969. Respiratory response to experimental induced anaemia in the pinfish (*Lagodon rhomboides*). - *J. Exp. Biol.* 50: 307-317.
- Caswell, H., Naiman, R.J. & Morin, R. 1984. Evaluating the consequences of reproduction in complex salmonid life-cycles. - *Aquaculture* 43: 123-134.
- Carlin, B. 1969. Salmon tagging experiments. *Swedish Salmon - Res. Inst. Rep.* 3: 8-13.
- Chernitsky, A.G. 1980. Functional state of chloride cells of Baltic salmon (*Salmo salar* L.) at different stages in its life cycle. - *Comp. Biochem. Physiol.* 67A: 519-522.
- Chernitsky, A.G. 1983. Adaptive significance of smoltification in the Atlantic salmon, *Salmo salar*. - *J. Evol. Biochem. Physiol.* 19: 186-190.
- Chernitsky, A.G. 1986. Quantitative evaluation of the degree of parr-smolt transformation in wild smolts and hatchery juveniles of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) by SDH activity of chloride cells. - *Aquaculture* 59: 287-297.
- Churikov, A.A. 1975. Features of the downstream migration of young salmon of the genus *Oncorhynchus* from the rivers of the northeast coast of Sakhalin. - *J. Ichthyol.* 15: 963-976.
- Clarke, W.C. 1982. Evaluation of the seawater challenge test as an index of marine survival. - *Aquaculture* 28: 177-183.
- Clarke, W.C. 1989. Photoperiod control of smolting: A review. - *Physiol. Ecol. Japan, Spec. Vol.*, 1: 497-502.
- Clarke, W.C. & Blackburn, J. 1977. A seawater challenge test to measure smolting of juvenile salmon. - *Fish. Mar. Serv. Tech. Rep.* 705: 1-11.
- Clarke, W.C. & Nagahama, Y. 1977. Effect of premature transfer to seawater on growth and morphology of the pituitary, thyroid, pancreas and interrenal in juvenile coho salmon (*O. kisutch*). - *Can. J. Zool.* 55: 1620-1630.
- Clarke, W.C. & Shelbourn, J.E. 1985. Growth and development of seawater adaptability by juvenile fall chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in relation to temperature. - *Aquaculture* 45: 21-31.
- Clarke, W.C. & Shelbourn, 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 mossambica* and on growth and seawater adaptation of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). - *Gen. Comp. Endocrinol.* 33: 174-178.
- Clarke, W.C., Shelbourn, 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., Shelbourn, 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.
- Clarke, W.C., Lundquist, H. & Eriksson, L.-O. 1985. Accelerated photoperiod advances seasonal cycle of seawater adaptation in juvenile Baltic salmon, *Salmo salar* L. - *J. Fish Biol.* 26: 29-35.
- Clarke, W.C., Shelbourn, J.E., Ogasawara, T. & Hirano, T. 1989. Effect of initial daylength on growth, seawater adaptability and plasma growth levels in underyearling coho, chonook and chum salmon. - *Aquaculture* 82: 51-62.
- Collie, N.L. & Bern, H.A. 1982. Changes in intestinal fluid transport associated with smoltification and seawater adaptation in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum). - *J. Fish Biol.* 21: 337-348.
- Conte, F.P. & Wagner, H.H. 1965. Development of osmotic and ionic regulation in juvenile steelhead trout, *Salmo gairdneri*. - *Comp. Biochem. Physiol.* 14: 603-624.
- Craig, P.C. 1989. An introduction to anadromous fishes in the Alaskan arctic. - *Biol. Pap. Univ. Alaska No.* 24: 27-54.
- Cross, T.F. & Piggins, D.J. 1982. The effect of abnormal climate conditions on the smolt run of 1980 and subsequent returns of Atlantic salmon and sea trout. - *ICES C.M.* 1982/M: 26. 8s.
- Dahl, K. 1910. Alder og vekst hos laks og ørret belyst ved studiet av deres skjæl. - *Landbruksdepartementet, Kristiania.* 115 s.
- Dahl, K. 1927. Byglandsfjordens "blege" eller dvergglaksen. *Fiskeriinsp. Innber. Ferskv.-fisk* 1926. - *Landbruksdept.*
- Dalley, E.L., Andrews, C.W. & Green, J.M. 1983. Precocious male Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) in insular Newfoundland. - *Can. J. Aquat. Sci.* 40: 647-652.
- Davis, J.C. & Shand, I.G. 1978. Acute and sublethal copper sensitivity, growth and saltwater survival in young Babine Lake sockeye salmon. - *Tech. Rep.-Fish. Mar. Serv. (Can.)* 847: 1-55.
- Dickhoff, W.W. & Darling, D.S. 1983. Evolution of thyroid function and its control in lower vertebrates. - *Amer. Zool.* 23: 697-707.

- 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: 220-232.
- Dickhoff, W.W., Folmar, L.C., Mighell, J.L. & Mahnken, C.V.W. 1982. Plasma thyroid hormones during smoltification of yearling and underyearling of coho salmon and yearling chinook salmon and steelhead trout. - *Aquaculture* 28: 39-48.
- Dodd, J.M., Stuart-Kregor, P.A.C., Sumpter, J.P., Crim, L.W. & Peter, R.E. 1978. Premature sexual maturation in the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), p. 101-104. - In: P.J. Gaillard and H.H. Boer [eds.] *Comparative endocrinology*. Elsevier/North-Holland, Amsterdam.
- Donaldson, E.M., Fagerlund, U.H.M., Higgs, D.A. & McBride, J.H. 1979. Hormonal enhancement of growth, p. 455-597. - In: W.S. Hoar, D.J. Randall, and J.R. Brett [eds.] *Fish physiology*, volume VIII. Academic Press, New York.
- Donaldson, L.R. & Allen, G.H. 1957. Return of silver salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) to point of release. - *Trans. Am. Fish. Soc.* 87: 13-22.
- Donaldson, L.R. & Brannon, E.L. 1975. The use of warm water to accelerate the production of coho salmon. - *Fisheries (Bethesda)* 1 (4): 12-16.
- Duston, J. & Bromage, N. 1986. Photoperiodic mechanisms and rhythms of reproduction in the female rainbow trout. - *Fish. Physiol. Biochem.* 2: 35-51.
- Duston, J. & Saunders, R. L. 1990. The entrainment role of photoperiod on hypoosmoregulatory and growth-related aspects of smolting in Atlantic salmon (*Salmo salar*). - *Can. J. Zool.* 68: 707-715.
- Eales, J.G. 1985. The peripheral metabolism of thyroid hormones and regulation of thyroidal status in poikilotherms. - *Can. J. Zool.* 63: 1217-1231.
- Einarsson, S.M., Isaksson, A. & Oskarsson, S. 1987. The effect of smolt release location on the recapture rates of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the river Langa, Iceland. - *Int. Council. Explor. Sea. C.M./M:27*.
- Elliott, J.M. 1975. The growth rate of brown trout, *Salmo trutta* L., fed on maximum rations. - *J. Anim. Ecol.* 44: 805-821.
- Elliott, J.M. 1982. The effects of temperature and ration size on the growth and energetics of salmonids in captivity. *Comp. - Biochem. Physiol.* 73: 81-91.
- Elson, P.F. 1957. The importance of size in the change from parr to smolt in Atlantic salmon. - *Can. Fish Cult.* 21:1-6.
- Elson, P.F. 1962. Predator-prey relationships between fish-eating birds and Atlantic salmon. - *Bull. Fish. Res. Board Can.* 133: 1-87.
- Eriksson, C., Hallgren, S. & Uppman, S. 1981. Lekkvandring hos odlad lax (*Salmo salar*) utsatt som smolt i ljusnan och dess mynningsområde. - *Laxforskningsinstituttet*, 3: 1-16.
- Eriksson, L.-O. & T. Eriksson, T. 1985. Non river based sea-ranching experiments and net-pen rearing of Baltic salmon (*Salmo salar* L.) in the Bothnian sea. - Preliminary report of the salmonid workshop on biological and economical optimization of smolt production. Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries, Government of Japan, Tokyo, Japan. 8 s.
- Eriksson, L.-O. & Lundquist, H. 1982. Circuannual rhythms and photoperiod regulation of growth and smolting in Baltic salmon (*Salmo salar* L.). - *Aquaculture* 28: 113-121.
- Eriksson, L.-O., Lundquist, H. & Johansson, H. 1979. On the normality of size distribution and the precocious maturation in a Baltic salmon, *Salmo salar* L., parr population. - *Aquilo, Ser. Zool.* 19: 81-86.
- Eriksson, T. 1984. Adjustment in annual cycles of swimming behaviour in juvenile Baltic salmon in fresh and brackish water. - *Trans. Am. Fish. Soc.* 113: 467-471.
- Eriksson, T. 1988. Migratory behaviour of Baltic salmon (*Salmo salar* L.): adaptive significance of annual cycles. - PhD. thesis, Umeå University, Umeå, Sweden.
- Evans, D.H. 1979. Ionic and osmotic regulation in fish, p. 304-390. - In: G.M.O. Maloiy [ed.] *Comparative Physiology of Osmoregulation in Animals*, vol. 1. Academic Press, New York.
- Evans, G.T., Rice, J.C. & Chadwick, E.M.P. 1984. Patterns of growth and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr in a southwestern Newfoundland river. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 539-543.
- Evropeitseva, N. V. 1959. Experimental analysis of the young salmon (*Salmo salar* L.) in the stage of transition to the sea. - *Rapp P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.* 148: 29-39.
- Evropeitseva, N. V. 1960. Correlation between the process of early gonad ripening, and transformation to the seaward migrating stage, among male Baltic salmon (*Salmo salar* L.) held in ponds. *Zool. Zh.* 39: 777-779; - *Fish. Res. Board Can., Transl. Ser. No. 430*.
- Ewing, R.D., Johnson, S.L., Pribble, H.J. & Lichatowich, J.A. 1979. Temperature and photoperiod effects on gill (Na+K)-ATPase activity in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). - *J. Fish. Res. Board Can.* 36: 1347-1353.
- Ewing, R.D., Pribble, H.J., Johnson, S.L., Fustish, C.A., Diamond, J. & Lichatowich, J.A. 1980. Influence of size, growth rate, and photoperiod on cyclic changes in gill (Na+K)-ATPase activity in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 600-605.

- Ewing, R.D., Hemmingsen, A.R., Evenson, M.D. & Lindsay, R.I. 1985. Gill ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ )-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.
- Fagerlund, V.H.M. & McBride, J.R. 1975. Growth increments and some flesh and gonad characteristics of juvenile coho salmon receiving diets supplemented with 17 $\alpha$ -methyltestosterone. - *J. Fish Biol.* 7: 305-314.
- Fagerlund, V.H.M., McBride, J.R. & Stone, E.T. 1981. Stress-related effects of hatchery rearing density on coho salmon. - *Trans. Am. Fish. Soc.* 110: 644-649.
- Farmer, G.J., Ritter, J.A. & Ashfield, D. 1978. Seawater adaptation of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. - *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 93-100.
- Farmer, G.J., Saunders, R.L., Goff, T.R., Johnston, C.E. & Henderson, E.B. 1989. Some physiological responses of Atlantic salmon (*Salmo salar*) exposed to soft, acidic water during smolting. - *Aquaculture* 82: 229-244.
- Farner, D.S. 1985. Annual rhythms. - *Annu. Rev. Physiol.* 47: 65-82.
- Fessler, J.L. & Wagner, H.H. 1969. Some morphological and biochemical changes in steelhead trout during the parr-smolt transformation. - *J. Fish. Res. Board. Can.* 26: 2823-2841.
- Filipsson, O. & Svärdson, G. 1976. Principer för fiskevärden i rödning sjöar. - *Inf. Sötv.-Lab/Drottin.* 2: 1-79.
- Foester, R.E. 1925. Studies in the ecology of the sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). - *Contrib. Can. Biol. Fish.* 2: 335-422.
- 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.
- Folmar, L.C. & Dickhoff, W.W. 1981. Evaluation of some physiological parameters as predictive indices of smoltification. - *Aquaculture* 23: 309-324.
- Folmar, L.C., Dickhoff, W.W., Zaugg, W.S. & Hodgins, H.O. 1982. The effects of aroclor 1254 and No. 2 fuel oil on smoltification and seawater adaptation of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - *Aquat. Toxicol.* 2: 291-299.
- Fontaine, M. & Hatey, J. 1950. Variations de la teneur du foie en glycogène chez le jeune saumon (*Salmo salar* L.) au cours de la smoltification. - *C. R. Seances Soc. Biol. Ses. Fil.* 144: 953-955.
- Fontaine, M. & Hatey, J. 1954. Sur la teneur en 17-hydroxycorticostéroïdes du plasma de saumon (*Salmo salar* L.) au cours de la smoltification. - *C. R. Hebd. Seances Soc. Acad. Sci.* 239: 319-321.
- Fontaine, M.; & M. Olivereau. 1957. Interrénal antérieur et smoltification chez *Salmo salar* (L.). - *J. Physiol. (Paris).* 49: 174-176.
- Fontaine, M., Mazeaud, M. & Mazeaud, F. 1963. L'adrenaline du *Salmo salar* L. à quelques étapes de son cycle vital et de ses migrations. - *C.R. Acad. Sci. (Paris)* 256: 4562-4565.
- 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.
- Fried, S.M., McLeave, J.D. & LaBar, G.W. 1978. Seaward migration of hatchery-reared Atlantic salmon, *Salmo salar*, smolts in the Penobscot River estuary, Maine: riverine movements. - *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 76-87.
- Giles, M.A. & Randall, D.J. 1980. Oxygenation characteristics of the polymorphic hemoglobins of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) at different development stages. - *Comp. Biochem. Physiol.* 65A: 265-271.
- Giles, M.A. & Vanstone, W.E. 1976a. Changes in ouabain-sensitive adenosine triphosphatase activity in gills of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during parr-smolt transformation. - *J. Fish. Res. Board Can.* 33: 54-62.
- Giles, M.A. & Vanstone, W.E. 1976b. Ontogenetic variation in the multiple hemoglobins of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and the effect of environmental factors on their expression. - *J. Fish. Res. Board Can.* 33: 1144-1149.
- Gjedrem, T. 1975. Genetic variation in age of maturity and its relation to growth rate, p. 52-61. - In: R.N. Iwamoto and S.A. Sower [eds.] Symposium on Reproduction in Salmonids. Washington Sea Grant Publications, Seattle.
- Gjedrem, T. 1985. Improvement of productivity through breeding schemes. - *Geo. J.* 10: 233-241.
- Gjerde, B. 1984. Response to individual selection for age at sexual maturity in Atlantic salmon. - *Aquaculture* 38: 229-240.
- Glebe, B.D., Saunders, R.L. & Sreedharan, A. 1978. Genetic and environmental influence in the expression of precocious sexual maturity of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*). - *Can. J. Genet. Cytol.* 20: 444.
- Gorbman, A., Dickhoff, W.W., Mighell, J.L., Prentice, E.F. & Waknitz, F.W. 1982. Morphological indices of developmental progress in the parr-smolt coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. - *Aquaculture* 28: 1-19.
- Grau, E.G., Dickhoff, W.W., Nishioka, R.S., Bern, H.A. & Folmar, L.C. 1981. Lunar phasing of the thyroxine surge preparatory to seaward migration of salmonid fish. - *Science* 221: 607-609.
- Grau, E.G., Specker, J.L., Nishioka, R.S. & Bern, H.A. 1982. Factors determining the occurrence of the surge of thyroid activity in salmon during smoltification. - *Aquaculture* 28: 49-57.
- Grau, E.G., Fast, A.W., Nishioka, R.S., Bern, H.A., Barclay, D.K. & Katase, S.A. 1985. Variation in the thyroid hormone levels and in performance in the seawater challenge test accompanying development in coho salmon raised in Hawaii. - *Aquaculture* 45: 121-132.



- Gross, M.R. 1984. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes, p. 55-75. - In Potts, G.W. & R.J. Wotton (red.). Fish reproduction: Strategies and tactics. Academic Press, London.
- Gross, M. 1987. Evolution of diadromy in fishes. - Am. Fish. Soc. Symp. 1: 14-25.
- Gross, M., Coleman, R. & McDowall, R. 1988. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. - Science 239: 1291-1293.
- Gwinner, E. 1981. Annual rhythms: perspectives, p. 381-389. In: J. Aschoff [ed.] Biological rhythms. Handbook of behavioral neurobiology. - Plenum Publishing Corp., New York.
- Gwinner, E. 1986. Circuannual rhythms. Zoophysiology, volume 18. - Springer-Verlag, Berlin, p. 154.
- Gunnerød, T.B., Hvidsten, N.A. & Heggberget, T.G. 1988. Open sea releases of Atlantic salmon smolts, *Salmo salar*, in central Norway, 1973-83. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 1340-1345.
- Hadley, M.E. 1988. Endocrinology (2nd. Edn.). - Prentice Hall, New Jersey, pp. 266-298.
- Hansen, L.P. 1986. The salmon catch data available for analysis in Norway, 79-83. In: Jenkins, D., and W.M. Shearer (red.). The status of Atlantic salmon in Scotland. ITE symp. no.15. - Institute of Terrestrial Ecology, Abbots Ripton, Huntingdon.
- Hansen, L.P. 1988. Effects of Carlin-tagging and fin clipping on survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) released as smolts. - Aquaculture 70: 391-394.
- Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1985. Downstream migration of hatchery-reared smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Imsa. - Aquaculture 45: 337-248.
- Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1989 a. Salmon ranching experiments in the River Imsa: effect of timing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt migration on survival to adults. - Aquaculture 82: 367-373.
- Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1989 b. Salmon ranching experiments in the River Imsa: returns of different stocks to the fishery and to River Imsa, 445-452. In: De Pauw, N., E. Jaspers, H. Ackefors, N. Wilkins (red.). Aquaculture - A biotechnology in progress. - European Aquaculture Society, Bredene, Belgium.
- Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1986. Salmon ranching experiments in the river Imsa: Effects of day and night release and of seawater adaptation on recapture rates of adults. - Inst. Freshw. Res. Drott. 63:47-51.
- Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1988. Salmon ranching experiments in the River Imsa: effect of dip-netting, transport and chlorobutanol anesthesia on survival. - Aquaculture 74: 301-305.
- 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. & Døving, K.B. 1984. Migration of wild hatchery reared smolts of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., through lakes. - J. Fish Biol. 25: 617-623.
- Hasler, A.D. & Wisby, W.J. 1951. Discrimination of stream odors by fishes and relation to parent stream behaviour. - Am. Nat. 85: 223-238.
- Hasler, A.D., Scholz, A.T. & Horall, R.M. 1978. Olfactory imprinting and homing in salmon. - Am. Sci. 66: 347-355.
- Harden Jones, F.R. 1968. Fish migration. - Edward Arnold, London. 325 s.
- Hartman, W.L., Heard, W.R. & Drucker, B. 1967. Migratory behaviour of sockeye salmon fry and smolts. - J. Fish. Res. Board Can. 24: 2069-2099.
- Hayashi, S. 1970. Biochemical studies of the skin of fish. II Seasonal changes of purine content of masu salmon from parr to smolt. - Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 37: 508-512.
- Healy, M.C. 1983. Coastwide distribution and ocean migration patterns of stream- and ocean-type chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. - Can. Field-Naturalist 97: 427-433.
- Heggberget, T.G. 1989. The population structure and migration system of Atlantic salmon *Salmo salar*, in the River Alta, North Norway. A summary of studies 1981-1986. s. 124-139. - In: Brannon, E., og B. Jonsson. "Salmonid migration and distribution symposium". School of Fisheries, University of Washington/Norwegian Institute for Nature Research. June 23-25, 1987.
- Heggberget, T.G. 1991. Smoltifisering og utvandring hos laksefisk. Side 186-191. - Fiskesymposiet, februar 1991. Vassdragsregulantenenes forening.
- Heggberget, T.G., Hansen, L.P. & Næsje, T.F. 1988. Within-river spawning migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45:1691-1698.
- Heggberget, T.G., Hvidsten, N.A., Gunnerød, T.B. & Møkkelgjerd, P.I. 1991. Distribution of adult recaptures from hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts released in and off-shore of the River Surna, western Norway. - Aquaculture 98: 89-96.
- Heggberget, T.G., Johnsen, B.O., Hindar, K., Jonsson, B., Hansen, L.P., Hvidsten, N.A. & Jensen, A.J. 1992. Interactions between wild and cultured salmon- a review of the Norwegian experience. - Workshop on interactions between wild and cultured salmon. Cordova, Alaska, Nov. 1991. (Manuskript).
- Hesthagen, T. & Garnås, E. 1986. Migration of Atlantic salmon smolts in river Orkla of central Norway in relation to management of a hydroelectric station. - North Am. J. Fish. Manag. 6: 376-382.

- Higgs, D.A., Donaldson, E.M., Dye, H.M. & McBride, J.R. 1975. A preliminary investigation on the effects of bovine growth hormone on growth and muscle composition of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Gen. Comp. Endocrinol. 27: 240-253.
- Higgins, P.J. 1985. Metabolic differences between Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and smolts. - Aquaculture 45: 33-55.
- Hirano, T. 1986. The spectrum of prolactin action in teleosts, p. 53-74. - In C.H. Ralph [ed.] Comparative endocrinology: development and directions. Alan R. Liss, New York, NY.
- Hirano, T., Ogasawara, T., Bolton, J.P., Collie, N.L., Hasegawa, S. & Iwata, M. 1987. Osmoregulatory role of prolactin and growth hormone in lower vertebrates, p. 112-124. - In R. Kirsch and B. Lahlou [eds.] Comparative physiology of environmental adaptations, volume 1. Karger, Basel, Switzerland.
- Hirata, T., Goto, A. & Hamada, K. 1986. Bimodal length frequency distribution in 0+ aged masu salmon, *Oncorhynchus masou*, in a natural stream of southern Hokkaido. Jap. - J. Ichthyol. 33: 204-207.
- Hoar, W.S. 1939a. The length-weight relationship of the Atlantic salmon. - J. Fish. Res. Board Can. 4: 441-460.
- Hoar, W.S. 1939b. The thyroid gland of the Atlantic salmon. - J. Morphol. 65: 257-295.
- Hoar, W.S. 1953. Control and timing of fish migration. - Biol. Rev. 28: 437-452.
- Hoar, W.S. 1976. Smolt transformation: evolution, behaviour, and physiology. - J. Fish. Res. Board Can. 33: 1233-1252.
- Hoar, W.S. 1988. The physiology of smolting salmonids, p. 275-343. - In W.S. Hoar and D.J. Randall [eds.] Fish physiology: The physiology of developing fish. Viviparity and posthatching juveniles, volume XIB. Academic Press, New York, NY.
- Houston, A.H. 1961. Influence of size upon the adaptation of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) to sea water. - J. Fish. Res. Bd. Can. 18: 401-415.
- Houston, A.H. & Threadgold, L.T. 1963. Body fluid regulation in smolting salmon. - J. Fish. Res. Board Can. 20: 1355-1356.
- Hunt, D.W.C. & Eales, J.G. 1979. The influence of testosterone propionate on thyroid function of immature rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. - Gen. Comp. Endocrinol. 37: 115-121.
- Hvidsten, N.A. & Møkkelgjerd, P.I. 1987. Predation on salmon smolts, *Salmo salar*, in the estuary of the river Surna, Norway. - J. Fish Biol. 30: 273-280.
- Høgstrand, C. & Haux, C. 1985. Evaluation of the seawater challenge test on sea trout, *Salmo trutta*. - Comp. Biochem. Physiol., A. 82A: 261-266.
- Idler, D.R. & Truscott, B. 1972. Corticosteroids in fish, p. 127-252. - In D.R. Idler [ed.] Steroids in non-mammalian vertebrates. Academic Press, New York.
- Ikuta, K., Aida, K., Okumoto, N. & Hanyu, I. 1987. Effects of sex steroids on the smoltification of masu salmon, *Oncorhynchus masou*. - Gen. Comp. Endocrinol. 65: 99-110.
- Ikuta, K., Aida, K., Okumoto, N., Hanyu, I. & Hirano, T. 1989. Annual changes in seawater adaptability and plasma levels of growth hormone, prolactin, thyroxine and triiodothyronine in juvenile masu salmon, *Oncorhynchus masou*. - Gen. Comp. Endocrinol. (submitted).
- Isaksson, A. & Bergman, P.K. 1978. An evaluation of two tagging methods and survival rates of different age and treatment groups of hatchery-reared Atlantic salmon smolts. - J. Agr. Res. Icel. 10(2): 74-99.
- Jensen, J.W. 1985. The seasonal growth of brown trout (*Salmo trutta*) and Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in a man-made reservoir and its energy basis. - Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 62: 91-97.
- Jensen, K.W. 1979. Saltwater releases and saltwater adaptation of smolts of Atlantic salmon. - Int. Counc. Explor. Sea. C.M. 1979/M:8.
- Johnston, C.E. & Eales, J.G. 1967. Purines in the integument of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) during parr-smolt transformation. - J. Fish. Res. Board Can. 24: 953-964.
- Johnston, C.E. & Eales, J.G. 1968. Influence of temperature and photoperiod on guanine and hypoxanthine levels in skin and scales of Atlantic salmon (*Salmo salar*) during parr-smolt transformation. - J. Fish. Res. Board Can. 25: 1901-1909.
- Johnston, C.E. & Eales, J.G. 1970. Influence of body size on silencing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) at parr-smolt transformation. - J. Fish. Res. Board Can. 27: 983-987.
- Johnston, C.E. & Saunders, R.L. 1981. Parr-smolt transformation of yearling Atlantic salmon (*Salmo salar*) at several rearing temperatures. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1189-1198.
- Johnston, C.E., Saunders, R.L., Henderson, E.B., Harmon, P.R. & Davidson, K. 1984. Chronic effects of low pH on some physiological aspects of the parr-smolt transformation in Atlantic salmon. (*Salmo salar*). - Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1294: iii+7 pp.
- Jones, J.W. 1959. "The Salmon." Chapter 7, pp. 116-129. - Collins, London.
- 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., & Sandlund, O.T. 1979. Environmental factors and life histories of isolated river stocks of brown trout (*Salmo trutta*) in Søre Osa river system, Norway. - Env. Biol. Fish. 4 (1): 43-54.
- 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., Jonsson, N. & Hansen, L.P. 1991. Differences in life history and migratory behaviour between wild and hatchery reared Atlantic salmon in nature. - *Aquaculture* 98 (in press).
- Jürss, K., Bittorf, T. & Völker, T. 1986. Influence of salinity and food deprivation on growth, RNA/DNA ratio and certain enzyme activities in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). - *Comp. Biochem. Physiol.* 83B: 425-433.
- Kalleberg, H. 1958. Observation in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout. - *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 39: 55-98.
- Kasahara, N., Yamada, H., Soyana, K., Sato, J., Nagata, M. & Yamauchi, K. 1989. Physiological and behavioural changes in the accelerated underyearling broodstock masu salmon, *Oncorhynchus masu*, during smoltification. - *Aquaculture* 82: 21-28.
- Kashiwagi, M. & Sato, R. 1969. Studies on the osmoregulation of chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum). 1. The tolerance of the eyed period eggs, alevins and fry of chum salmon to sea water. - *Tohoku J. Agric. Res.* 20: 41-47.
- Kawauchi, H., Moriyama, S., Yasuda, A., Yamaguchi, K., Shiahata, K., Kubota, J. & Hirano, T. 1986. Isolation and characterization of chum salmon growth hormone. - *Arch. Biochem. Biophys.* 244: 542-552.
- Keenleyside, M.H.A. 1962. Skin-diving observation of Atlantic salmon and the brook trout in the Miramichi River, New Brunswick. - *J. Fish. Res. Board Can.* 19: 625-634.
- Keenleyside, M.H.A. & Yamamoto, F.T. 1962. Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). - *Behaviour* 19: 139-169.
- King, G.M., Jones, J.W. & Orton, J.H. 1939. Baviour of mature malle salmon parr, *Salmo salar* juv. L. - *Nature (London)* 143: 162-163.
- Knutsson, S., & Grav, T. 1976. Seawater adaption in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) at different experimental temperatures and photoperiods. - *Aquaculture* 8: 169-187.
- Komourdjian, M.P., Saunders, R.L. & Fenwick, J.C. 1976a. The effect of porcine somatotropin on growth and survival in seawater of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - *Can. J. Zool.* 54: 531-535.
- Komourdjian, M.P., Saunders, R.L. & Fenwick, J.C. 1976b. 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.
- Kristinsson, J.B. 1984. Factors influencing growth of juvenile Atlantic salmon. - Ph.D. Thesis, Univ. New Brunswick, Fredricton, N.B., 189 pp.
- Kristinsson, J.B., Saunders, R.L. & Wiggs, A.J. 1985. Growth dynamics during the development of bimodal length-frequency distribution in juvenile Atlantic salmon. (*Salmo salar* L.). - *Aquaculture* 45: 1-20.
- Kutty, M.N. & Saunders, R.L. 1973. Swimming performance of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) as affected by reduced ambient oxygen concentration. - *J. Fish. Res. Board Can.* 30: 223-227.
- 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-migrant brown trout, *Salmo trutta*. - *J. Anim. Ecol.* 58: 525-542.
- Langdon, J.S. 1985. Smoltification physiology in the culture of salmonids, p. 79-118. - In J.F. Muir and R.J. Roberts [Ed] Recent advances in aquaculture, volume 2. Croom Helm, London.
- Langdon, J.S. & Thorpe, J.E. 1984. Responses of the gill Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPase activity, SDH activity and chloride cells to saltwater adaption in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr and smolt. - *J. Fish Biol.* 24: 323-333.
- Langdon, J.S. & Thorpe, J.E. 1985. The ontogeny of smoltification: developmental patterns of gill Na-K-ATPase, SDH, and chloride cells in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). - *Aquaculture* 45: 83-95.
- Langhorne, P. & Simpson, T.H. 1986. The interrelationship between of cortisol, gill (Na+K)ATPase, and homeostasis during the parr-smolt transformation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). - *Gen. Comp. Endocrinol.* 61: 203-213.
- Larsson, P.-O. 1977. The importance of time and place of release of salmon and sea trout on the result of stocking. - *Int. Counc. Expl. Sea. C.M.1977/M 42*: 1-4.
- Larsson, P.-O. 1985. The importance of time and place of release of salmon and sea trout on the result of stocking. - *Int. Counc. Explor. Sea. C.M./M:42*
- Leatherland, J.F. 1982. Environmental physiology of the teleostean thyroid gland: A review. - *Environ. Biol. Fish.* 7: 83-110.
- Leyzerovich, K.A. 1973. Dwarf males in hatchery propagation of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). - *J. Ichthyol. (Engl. Transl.)* 13: 381-391.
- Lindahl, K., Lundquist, H. & Rydevik, M. 1983. Plasma thyroxine levels and thyroid gland histology in Baltic salmon (*Salmo salar* L.) during smoltification. - *Can. J. Zool.* 61: 1954-1958.
- Lindroth, A. 1977. The smolt migration in the River Mörrumsån (Sweden) 1963-1966. - *ICES, Doc. C.M. 1977/M 8*.
- 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(7): 6-9.
- Loretz, C.A. & Bern, H.A. 1982. Prolactin and osmoregulation in vertebrates. - *Neuroendocrinology* 35: 292-304.
- Loretz, C.A., Collie, N.L., Rickmann III N.H. & Bern, B.A. 1982. Osmoregulatory changes accompanying smoltification of coho salmon. - *Aquaculture* 28: 67-74.

- Lorz, H.W., & McPherson, B.P. 1976. Effects of copper and zinc in freshwater on the adaption to seawater and ATPase activity and the effects of copper on migratory disposition of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - J. Fish. Res. Board Can. 33: 2023-2030.
- Lorz, H.W., Williams, R.H. & Futhish, C.A. 1978. Effects of several metals on smolting of coho salmon. - United States Environmental Protection Agency, Corvallis Environmental Research Laboratory, EPA-600/3-78-090, 85 pp.
- Lorz, H.W., Glenn, S.W., Williams, R.H., Kunkel, C.M., Norris, L.A. & Loper, B.R. 1979. Effects of selected herbicides on smolting of coho salmon. - United States Environmental Protection Agency, Corvallis Environmental Research Laboratory, EPA-600/3-79-071, 103 pp.
- Lovern, J.A. 1934. Fat metabolism in fish v. the fat of salmon in its young freshwater stages. - Biochem. J. 28: 1961-1963.
- Loyenko, A.A. & Chernitskiy, A.G. 1984. Factors influencing downstream migration of young Atlantic salmon, *Salmo salar* (Salmonidae), released from hatcheries. - Vopr. Ikhtiol. 24 (a): 307-315.
- Lubin, R.T., Rourke, A.W. & Bradley, T.M. 1989. Ultrastructural alternations in branchial chloride cells of Atlantic salmon, *Salmo salar*, during parr-smolt transformation and early development in sea water. - J. Fish Biol. 34: 259-272.
- Lund, R.A., Hansen, L.P. & Järvi, T. 1989. Identifisering av oppdrettslaks og villaks med ytre morfologi, finnestørrelse og skjellkarakter. - NINA Forskningsrapport 1:1-54.
- Lundquist, H. 1980. Influence of photoperiod on growth in Baltic salmon (*Salmo salar*) with special reference to the effect of precocious sexual maturation. - Can. J. Zool. 58: 940-944.
- Lundquist, H. 1983. Precocious sexual maturation and smolting in Baltic salmon (*Salmo salar* L.): Photoperiodic synchronization and adaptive significance of annual biological cycles. - Ph.D. Thesis, University of Umeå, Umeå, Sweden.
- Lundquist, H. & Eriksson, L.-O. 1985. Annual rhythms of swimming behaviour and seawater adaption in young Baltic salmon, *Salmo salar*, associated with smolting. - Environ. Biol. Fishes 14: 259-267.
- Lundqvist, H., Borg, B. & Berglund, I. 1989. Androgens impair seawater adaptability in smolting Baltic salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 67: 1733-36.
- Lundquist, H., Clarke, W.C., Eriksson, L.-O., Funegård, P. & Engström, B. 1986. Seawater adaptability in three different river stocks of Baltic salmon (*Salmo salar* L.) during smolting. - Aquaculture 52: 219-229.
- Madsen, S.S. 1989. Enhanced osmoregulatory response to growth hormone after cortisol treatment in immature rainbow trout, *Salmo gairdneri*. - Fish Physiol. Biochem. (in press).
- Madsen, S.S. 1990. The role of cortisol and growth hormone in seawater adaption and development of hypoosmoregulatory mechanisms in sea trout parr (*Salmo trutta*). - Gen. Comp. Endocrinol. 79: 1-11.
- Maetz, J. 1969. Observations on the role of the pituitary-interrenal axis in the ion regulation of the eel and other teleosts. - Gen. Comp. Endocrinol. Suppl. 2: 299-316.
- Maetz, J., Payan, P. & deRensiz, G. 1976. Controversial aspects of ionic uptake in fresh water animals, p. 77-92. In: P. Spencer Davis [ed.] Perspectives in experimental biology, vol. I. Zoology. Pergamon Press, Oxford and New York.
- Mahnken, C., Prentice, E., Waknitz, W., Monan, G., Sims, C. & Williams, J. 1982. The application of recent research to public hatchery releases: an assessment of time/size requirements for Colombo River coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Aquaculture 28: 251-268.
- Malikova, E.M. 1957. Biochemical analysis of young salmon at the time of their transformation to a condition close to smolt stage, and during retention of smolts in freshwater (in Russian). - Tr. Latv. Otdel. VNIRO 2: 241-255; Fish. Res. Board Can. Transl. Ser. 232: 1-19 (1959).
- Martin, W.R. 1949. The mechanics of environmental control of body form in fishes. - Univ. Toronto Studies, Biol. Ser. 58, Publ. Ont. Fish. Lab. 70: 1-91.
- Maule, A.G., Schreck, C.B., Bradford, C.S. & Barton, B.A. 1988. The physiological effects of collecting and transporting emigrating juvenile chinook salmon past dams on the Columbia River. - Trans. Am. Fish. Soc. 117: 245-261.
- Maule, A.G., Tripp, R.A., Kaattari, S.L. & Schreck, C.B. 1989. Stress alter immune function and disease resistance in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). - J. Endocrinol. 120: 135-142.
- Maxime, V., Boeuf, G., Pennec, J.P. & C. Peyraud, C. 1989. Comparative study of the energetic metabolism of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and smolt. - Aquaculture 82: 163-171.
- Mazeaud, M.M. & Mazeaud, F. 1981. The roles of catecholamines in the stress response of fish, p. 49-75. - In A.D. Pickering [ed.] Stress and fish. Academic Press, London.
- McCartney, T.H. 1976. Sodium-potassium dependent adenosine triphosphatase activity in gills and kidneys of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Comp. Biochem. Physiol. 53A: 351-353.
- McCormick, S.D. & Naiman, R.J. 1984. Osmoregulation in brook trout (*Salvelinus fontinalis*).-II. Effects of size, age and photoperiod on seawater survival and ionic regulation. - Comp. Biochem. Physiol. 79: 17-28.
- McCormick S. D., & Naiman, R. J. 1985. Hypoosmoregulation in an anadromous teleost: Influence of sex and maturation. - J. Exp. Zool. 234: 193-198.

- McCormick, S. D. & Saunders, R. L. 1987. Preparatory physiological adaptations for marine life of salmonids: osmoregulation, growth, and metabolism. - Am. Fish. Soc. Symp. 1: 211-229.
- McCormick, S.D., Naiman, R.J. & Montgomery, E.T. 1985. Physiological smolt characteristics of anadromous and non-anadromous brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and the Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 529-538.
- McCormick, S.D., Saunders, R.L. & MacIntyre, A.D. 1989. Mitochondrial enzyme and Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup>-ATPase activity, and ion regulation during parr-smolt transformation of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Fish Physiol. Biochem. 6: 231-241.
- McCormick, S.D., Saunders, R.L., Henderson, E.B. & Harmon, P.R. 1987. Photoperiod control of parr-smolt transformation in Atlantic salmon (*Salmo salar*): changes in salinity tolerance, gill Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup>-ATPase activity, and plasma thyroid hormones. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 1462-1468.
- McDowall, R.M. 1987. Evolution and importance of diadromy. The occurrence and distribution of diadromy among fishes. - American Fisheries Society Symposium 1:1-13.
- Metcalfe, N.B., Huntingford, F.A. & Thorpe, J.E. 1986. Seasonal changes in feeding motivation of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Zool. 64: 2439-2446.
- Metcalfe, N.B., Thorpe, J.E. & Huntingford, F.A. 1988. Determinants of variation in life-history strategies in Atlantic salmon. - Abstract, 2nd. Internat. Conf. Behav. Ecol. Vancouver, Canada.
- Mitans, A.R. 1973. Dwarf males and the sex structure of a Baltic salmon (*Salmo salar*) population. - J. Ichthyol. 13: 192-197.
- Miwa, S., & Y. Inui. 1985. Effects of L-thyroxine and ovine growth hormone on smoltification of Amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*). - Gen. Comp. Endocrinol. 58: 436-442.
- Miwa, S., & Inui, Y. 1986. Inhibitory effects of 17 $\alpha$ -methyltestosterone and estradiol-17 $\beta$  on smoltification of sterilized amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*). - Aquaculture 53: 21-39.
- Murphy, T.M. 1980. Studies on precocious maturity in artificial reared 1+ Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.). - Ph.D. Thesis, University of Stirling, Scotland. 232 p.
- Myers, R.A. 1984. Demographic consequences of precocious maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1349-1353.
- Myers, R.A., Hutchings, J.A. & Gibson, R.J. 1986. Variation in male parr maturation within and among populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 1242-1248.
- Nagahama, Y., Adachi, S., Tashiro, F. & Grau, E.G. 1982. Some endocrine factors affecting the development of seawater tolerance during the parr-smolt transformation of amago salmon, *Oncorhynchus rhodurus*. - Aquaculture 28: 81-90.
- Nance, J.-M., Bornancin, M., Sola, F., Boeuf, G. & Dutil, J.-D. 1990. Study of transbranchial Na<sup>+</sup> exchange in *Salmo salar* smolts and post-smolt directly transferred to sea water. - Comp. Biochem. Physiol. 96A: 303-308.
- Natochin, Ye.V., Karyushkina, L.S., Maslova, M.N., Sokolova, M.M., Bakhteyeva, V.T. & Lavrova, Ye.A. 1975. Enzyme activity in gills and kidneys and endocrine factors in regulation of ion exchange in downstream migrating and spawning sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. - J. Ichthyol. 15: 115-124 (English translation of Vopr. Ikhtiol.).
- Neave, F. 1958. The origin and speciation of *Oncorhynchus*. - Trans. R. Soc. Can. Sect. 5 52: 25-39.
- Nichols, J.W., Wedermeyer, G.A., Mayer, F.L., Dickhoff, W.W., Gregory, S.V., Yasutake, W.T. & Smith, S.D. 1984. Effects of freshwater exposure to arsenic trioxide on the parr-smolt transformation of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Environ. Toxicol. Chem. 3: 143-149.
- Nikolskii, G.V., Gromchevskaya, N.A., Morovsova, G.I. & Pikuleva, V.A. 1947. Ryby basseina verkhnei Perchory. - Mater. Poznaniyu Fauny Flory SSSR Otd. Bot. 6: 1-202 (in Russian).
- Nishikawa, K.T., Hirashima, S., Suzuki, S. & Suzuki, M. 1979. Changes in circulating L-thyroxine and L-thiodothyronine of the masu salmon, *Oncorhynchus masu*, accompanying the smoltification, measured by radioimmunoassay. - Endocrinol. Jpn. 26 (6): 731-735.
- Nishioka, R.S., Bern, H.A., Lai, K.V., Nagahama, Y. & Grau, E.G. 1982. Changes in endocrine organs of coho salmon during normal and abnormal smoltification - an electron-microscopy study. - Aquaculture 28: 21-38.
- Nishioka, R.S., Young, G., Bern, H.A., Jochimsen, W. & Hiser, C. 1985. Attempts to intensify the thyroxine surge in coho and king salmon by chemical stimulation. - Aquaculture 45: 215-225.
- Nordeng, H. 1971. Is the local orientation of anadromous fishes determined by pheromones? - Nature 233: 411-413.
- Nordeng, H. 1977. A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids. - Oikos 28: 155-159.
- Norris, D.O. 1983. Evolution of the endocrine regulation of metamorphosis in lower vertebrates. - Amer. Zool. 23: 709-718.
- Northcote, T.G. 1984. Mechanisms of fish migration in rivers, 317-355. In: McCleave, J.D., G.P. Arnold, J.J. Dodson, and W.H. Neill (red.). Mechanisms of migration on fishes. - Plenum Publishing Corporation.
- Nævdal, G., Holm, M., Ingebrigtsen, O. & Møller, D. 1978. Variation in the age at first spawning in Atlantic salmon (*Salmo salar*). - J. Fish. Res. Board Can. 35: 145-147.

- Okumoto, M., Shimada, T. & Shikama, T. 1983. Studies on smoltification of juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masu*). - Marine Ranching Program, Progress Rep. Masu Salmon, Volume 3, Hokkaido Salmon Hatchery, Fishery Agency of Japan, pp. 18-25.
- Okumoto, M., Ikuta, K., Aida, K., Hinayu, I. & Hirano, T. 1989. Effects of photoperiod on smolting and hormonal secretion in masu salmon, *Oncorhynchus masu*. - Aquaculture 82: 63-76.
- Oliveriau, M. 1975. Histophysiologie de l'axe hypophysocortico-surrenalien chez le saumon de l'Atlantique (cycle en eau douce, vie thalassique et reproduction). - Gen. Comp. Endocrinol. 27: 9-27.
- Omeljaniuk, R.J. & Eales, J.G. 1986. The effect of 3,5,3'-triiodo-L-thyronine on gill Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATPase of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, in fresh water. - Comp. Biochem. Physiol. 83A: 427-429.
- Orton, J.H., Jones, J.W., & King, G.M. 1938. The male sexual stage in salmon parr (*Salmo salar* L. juv.). - Proc. R. Soc. London, Ser. B 125: 103-114.
- Ota, T., & Yamada, M. 1971. Lipids of masu salmon *Oncorhynchus masou*. I. Variations of the lipid content and fatty acid composition of juvenile masu salmon during the period of smolt-transformation, and the influence of light upon those variations. - Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 22: 151-158.
- Ota, T. & Yamada, M. 1974a. Lipids of masu salmon. II. Seasonal variations in the lipids of masu salmon parr during the life in freshwater. - Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 40: 699-706.
- Ota, T. & Yamada, M. 1974b. Lipids of masu salmon. III. Differences in the lipids of residual type and seaward migration type of masu salmon during the period of seaward migration. - Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 40: 707-713.
- Orton, J.H., Jones, J.W. & King, G.M. 1938. The male sexual stage in salmon parr (*Salmo salar* L. juv.). - Proc. R. Soc. London, Ser. B 125, 103-114.
- Parker, N.C. 1984. Chronobiologic approach to aquaculture. - Trans. Am. Fish. Soc. 115: 545-552.
- Parker, R.R. & Vanstone, W.E. 1966. Changes in chemical composition of central British Columbia pink salmon during early sea life. - J. Fish. Res. Board Can. 23: 1353-1383.
- Parry, G. 1966. Osmotic adaptation in fishes. - Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 41: 392-444.
- Patino, R. & Schreck, C.B. 1986. Sexual dimorphism of plasma sex steroid levels in juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, during smoltification. - Gen. Comp. Endocrinol. 61: 127-133.
- Patino, R., Schreck, C.B. & Redding, J.M. 1985. Clearance of plasma corticosteroids during smoltification of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. - Comp. Biochem. Physiol. 82A: 531-535.
- Payan, P., Girard, J.P. & Mayer-Gostant, N. 1984. Branchial ion movements in teleosts: The roles of respiratory and chloride cells, p. 39-63. - In W.S. Hoar and D.J. Randall [eds.] Fish physiology: Gills. Ion and water transfer, volume XB. Academic Press, New York, NY.
- Peterson H.H., 1973. Adult returns to date from hatchery-reared one-year-old smolts. - In M.V. Smith and W.M. Carter (eds.). Int. Atl. Salmon Found. Spec. Publ. Vol.4: 219-226.
- Pepper, V.A., Oliver, N.P. & Blundon, R. 1985. Evaluation of an experiment in lacustrine rearing of juvenile anadromous Atlantic salmon. - N. Am. J. Fish. Mgmt 5: 507-525.
- Pickering, A.D., Pottinger, T.G. & Christie, P. 1982. Recovery of brown trout, *Salmo trutta* L., from acute handling stress: a time course study. - J. Fish Biol. 20: 229-244.
- Pisam, M., Prunet, P., Boeuf, G. & Rambourg, A. 1988. Ultrastructural features of chloride cells in the gill epithelium of the Atlantic salmon, *Salmo salar*, and their modification during smoltification. - Amer. J. Anat. 183: 235-244.
- Plisetskaya, E.M. 1990. Recent studies of fish pancreatic hormones: selected topics. - Zool. Sci. 7: 335-353.
- Plisetskaya, E.M., Swanson, P., Bernad, M.G. & Dickhoff, W.W. 1988. Insulin in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) during the parr to smolt transformation. - Aquaculture 72: 151-164.
- 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.
- Power, G. 1959. Field measurement of the basal oxygen consumption of Atlantic salmon parr and smolts. - Arctic 12: 195-202.
- Power, G. 1981. Stock characteristics and catches of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Quebec, and Newfoundland and Labrador in relation to environmental variables. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1601-1611.
- Primmatt, D.R.N., Eddy, F. B., Miles, M.S., Talbot, C.A. & Thorpe, J.E. 1988. Transepithelial ion exchange in smolting salmon (*Salmo salar* L.). - Fish Physiol. Biochem. 5: 181-186.
- Prunet, P., & Boeuf, G. 1989. Plasma prolactin levels during smolting in Atlantic salmon, *Salmo salar*. - Aquaculture 82: 297-305
- Prunet, P., Boeuf, G., Bolton, J.P. & Young, G. 1989. Smoltification and seawater adaptation in Atlantic salmon (*Salmo salar*): plasma prolactin, growth hormone and thyroid hormones. - Gen. Comp. Endocrinol. 74: 355-364.
- Quinn, T.P. & Fresh, K. 1984. Homing and straying of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from Cowlitz River Hatchery, Washington. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1078-1082.

- Raymond, H.L. 1968. Migration rates of yearling chinook salmon in relation to flows and impoundments in the Columbia and Snake Rivers. - Trans. Am. Fish. Soc. 97 (4): 356-359.
- Raymond, H.L. 1979. Effects of dams and impoundments on migrations of juvenile chinook salmon and steelhead trout from the Snake River, 1966 to 1975. - Trans. Am. Fish. Soc. 108 (6): 505-529.
- Redding, J.M., & C.B. Schreck 1983. Influence of ambient salinity on osmoregulation and cortisol concentration in yearling coho salmon during stress. - Trans. Am. Fish. Soc. 112: 800-807.
- Refstie, T., Steine, T.A. & Gjedrem, T. 1977. Selection experiment with salmon. II. Proportion of Atlantic salmon smoltifying at 1 year of age. - Aquaculture 10: 231-242.
- Rich, A.A. 1983. Smolting: Circulating catecholamine and thyroxine levels in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Ph.D. Thesis, University of Washington, Seattle, WA, 97 pp.
- Richman III, 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.
- Richman III, N.H., Tai de Diaz, S., Nishioka, R.S., Prunet, P. & Bern, H.A. 1987a. Osmoregulatory and endocrine relationships with chloride cell morphology and density during smoltification in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Aquaculture 60: 265-285.
- Richman III, N.H., Nishioka, R.S., Young, G. & Bern, H.A. 1987b. Effects of cortisol and growth hormone replacement on osmoregulation in hypophysectomized coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Gen. Comp. Endocrinol. 67: 194-201.
- Riddell, B.E. & Leggett, W.C. 1981. Evidence of an adaptive basis for geographic variation in body morphology and time of downstream migration of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 308-320.
- Ritter, J.A. 1972. Preliminary observations on the influence of smolt size on tag return rate and age at first maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Int. Council. Explor. Sea C.M./M:14.
- Ritter, J.A., Farmer, G.J., Misra, R.K., Goff, T.R., Bailey, J.K. & Baum, E.T. 1986. Parental influences and smolt size and sex ratio effects on sea age at first maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*), p. 30-38. - In D.J. Meerburg [ed.] Salmonid age at maturity. - Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 89.
- Robertson, O.H. 1948. The occurrence of increased activity of the thyroid gland in rainbow trout at the time of transformation from parr to silvery smolt. - Physiol. Zool. 21: 282-295.
- Rosseland, B.O., Lea, T.B. & Hansen, L.P. 1982. Physiological effects and survival of Carlin-tagged and descaled Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in different water salinities. - ICES C.M. 1982/M:30, 23 s.
- Rounsefell, G.A. 1958. Anadromy in North American Salmonidae. - U.S. Fish Wildl. Ser. Fish Biol. 58: 171-158.
- Rowe, D.K. & Thorpe, J.E. 1990a. Suppression of maturation in male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr by reduction in feeding and growth during spring months. - Aquaculture 86: 291-313.
- Rowe, D.K. & Thorpe, J.E. 1990b. Difference in growth between maturing and non-maturing male Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr. - J. Fish Biol. 36: 643-658.
- Saunders, R.L. 1965. Adjustment of buoyancy in young Atlantic salmon and brook trout by changes in swimbladder volume. - J. Fish. Res. Board Can. 22: 235-252.
- Saunders, R.L. & Allen, K.R. 1967. Effects of tagging and fin-clipping on the survival and growth of Atlantic salmon between smolt and adult stages. - J. Fish. Res. Board Can. 24: 2595-2611.
- Saunders, R.L. & Henderson, E.B. 1969. Survival and growth of Atlantic salmon parr in relation to salinity. - Fish. Res. Board Can. Tech. Rep. 147.
- Saunders, R.L. & Henderson, E.B. 1970. Influence of photoperiod on smolt development and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - J. Fish. Res. Board Can. 27: 1295-1311.
- Saunders, R.L. & Henderson, E.B. 1978. Changes in gill ATPase activity and smolt status of Atlantic salmon, *Salmo salar*. - J. Fish. Res. Board Can. 35: 1542-1546.
- Saunders, R.L. & Schom, C.B. 1985. Importance of the variation in life history parameters of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 615-618.
- Saunders, R.L. & Sreedharan, H. 1977. The incidence and genetic implications of sexual maturity in male Atlantic salmon parr. - ICES CM 1977/M:21 (mimeo.).
- Saunders, R.L., Henderson, E.B. & Glebe, B. 1982. Precocious sexual maturation and smoltification in male Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Aquaculture 28: 211-229.
- Saunders, R.L., Henderson, E.B., Harmon, P.R., Johnston, C.E. & Eales, J.G. 1983. Effects of low environmental pH on smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1203-1211.
- Saunders, R.L., Henderson, E.B. & Harmon, P.R. 1985. Effects of photoperiod on juvenile growth and smolting of Atlantic salmon and subsequent survival and growth in sea cages. - Aquaculture 45: 55-66.
- Saxton, A.M., Iwamoto, R.N. & Hersberger, W.K. 1983. Smoltification in the net pen culture of accelerated coho salmon *Oncorhynchus kisutch* Walbaum: prediction of the salt-water performance. - J. Fish Biol. 22: 363-370.

- Schiefer, K. 1972. Ecology of Atlantic salmon, with special reference to occurrence and abundance of grilse, in north shore gulf of St. Lawrence. - Ph.D.thesis, University of Waterloo, 128 pp.
- Schreck, C.B. 1981. Stress and compensation in teleostean fishes.: Response to social and physical factors, p. 295-321. - In A.D. Pickering [ed.] Stress and fish. - Academic Press, London.
- Schreck, C.B. 1982. Stress and rearing of salmonids. - Aquaculture 28: 241-249.
- Schreck, C.B., Patino, R., Pring, C.K., Winton, J.R. & Holway, J.E. 1985. Effect of rearing density on indices of smoltification and performance of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. - Aquaculture 45: 345-358.
- Schreck, C.B., Solazzi, M.F., Johnson, S.I. & Nickelson, T.E. 1989. Transportation stress affects performance of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. - Aquaculture 82: 15-20.
- Scott, A.P. & Sumpter, J.P. 1983. The control of trout reproduction: basic and applied research on hormones, p. 176-199. - In J.C. Rankin, T.J. Pitcher, and R. Duggan [eds.] Control Processes in Fish Physiology. Croom Helm, London.
- Sheridan, M.A. 1986. Effects of thyroxine, cortisol, growth hormone, and prolactin on lipid metabolism of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, during smoltification. - Gen. Comp. Endocrinol. 64: 220-238.
- Sheridan, M.A. 1989. Alternations in lipid metabolism accompanying smoltification and seawater adaptation of salmonid fish. - Aquaculture 82: 191-203.
- Sheridan, M.A., Allen, W.V. & Kerstetter, T.H. 1983. Seasonal variations in the lipid composition of the steelhead trout, *Salmo gairdneri* Richardson, associated with the parr-smolt transformation. - J. Fish Biol. 23: 125-134.
- Sheridan, M.A., Allen, W.V. & Kerstetter, T.H. 1985a. Changes in the fatty acid composition of steelhead trout, *Salmo gairdneri* Richardson, associated with parr-smolt transformation. - Comp. Biochem. Physiol. 1980B: 671-676.
- Sheridan, M.A., Woo, N.Y.S. & Bern, H.A. 1985b. Changes in the rates of glycogenesis, glycogenolysis, lipogenesis, and lipolysis in selected tissues of the coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) associated with the parr-smolt transformation. - J. Exp. Biol. 236: 35-44.
- Sheridan, M.A., Woo, N.Y.S. & Bern, H.A. 1985c. Biochemical basis of smoltification-associated lipid and carbohydrate depletion. - Gen. Comp. Endocrinol. 64: 220-238.
- Sigholt, T., Järvi, T. & Lofthus, R. 1989. The effect of constant 12-hour light and simulated natural light on growth, cardiac-somatic index and smolting in the Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Aquaculture 82: 127-136.
- Simpson, T.H. 1985. Epilogue (Salmonid Smoltification Workshop II). - Aquaculture 45: 395-398.
- Simpson, T.H. & Thorpe, J.E. 1976. Growth bimodality in the Atlantic salmon. - ICES CM 1976/M:22. (mimeo.).
- Skilbrei, O.T. 1988. Growth pattern of pre-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): the percentile increment method (PIM) as a new method to estimate length-dependent growth. - Aquaculture 69: 129-143.
- Smith, D.C.W. 1956. The role of endocrine organs in the salinity tolerance of trout. - Mem. Soc. Endocrinol. 5: 83-101.
- Smith, L.S. 1982. Decreased swimming performance as a necessary component of the smolt migration in salmon in the Columbia River. - Aquaculture 28: 153-161.
- Solomon, D.J. 1978. Observation on smolt migration in a chalk stream. - J. Fish Biol. 12: 571-574.
- Soivio, A. & Virtanen, E. 1984. Physiological effects of stocking stress on Baltic salmon (*Salmo salar*). - EIFAC H/CECP/T42 (Suppl.) 1: 217-226.
- Soivio, A., Muona, M. & Virtanen, E. 1989. Temperature and daylengths as regulators of smolting in cultured Baltic salmon, *Salmo salar*. - Aquaculture 82: 137-145.
- Soivio, A., Nyholm, K. & Huhti, M. 1977. Effects of anaesthesia with MS 222, neutralized MS 222 and benzocaine on the blood constituents of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. - J. Fish Biol. 10: 91-101.
- Soivio, A., Virtanen, E. & Muona, M. 1988. Desmoltification of heat-accelerated Baltic salmon (*Salmo salar*) in brackish water. - Aquaculture 71: 89-97.
- Sower, S.A., Sullivan, C.V. & Gorbman, A. 1984. Changes in plasma estradiol and effects of triiodothyronine on plasma estradiol during smoltification of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Gen. Comp. Endocrinol. 54: 486-492.
- Specker, J.L. 1982. Interrenal function and smoltification. - Aquaculture 28: 59-66.
- Specker, J.L. & Schreck, S.B. 1980. Stress response to transportation and fitness for marine survival in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) smolts. - J. Fish. Res. Board Can. 37: 765-769.
- Specker, J.L. & Schreck, S.B. 1982. Changes in plasma corticosteroids during smoltification of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. - Gen. Comp. Endocrinol. 46: 53-58.
- Specker, J.L. & Schreck, S.B. 1984. Thyroidal responses to mammalian thyrotropin during smoltification of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Comp. Biochem. Physiol. 76A: 441-444.
- Specker, J.L., DiStefano, J.J., Grau, E.G., Nishioka, R.S. & Bern, H.A. 1984. Development-associated changes in thyroxine kinetics in juvenile salmon. - Endocrinology 115: 399-406.
- Strange, R.J., Schreck, C.B. & Ewing, R.D. 1978. Cortisol concentrations in confined juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). - Trans Am. Fish. Soc. 107: 812-819.



- Staurnes, M., Blix, P. & Reite, O.B. 1989. Effects of acid water and aluminium on smolting and seawater tolerance in Atlantic salmon, *Salmo salar*. - *Aquaculture* 82: 383.
- Stefansson, S.O., Nævdal, G. & Hansen, T. 1989. The influence of three unchanging photoperiods on growth and parr-smolt transformation in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - *J. Fish Biol.* 35: 237-247.
- Strand, R. 1991. Alder, størrelse og smoltutvandring hos røye (*Salvelinus alpinus* (L.)) i Halselva, Finnmark. - Hovedfagsoppgave i ferskvannøkologi, Universitetet i Trondheim, AVH. 53 s.
- Sutterlin, A.M. & MacLean, D. 1984. Age at first maturity and the early expression of oocyte recruitment processes in the two forms of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and their hybrids. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1139-1149.
- Swanson, P. & Dickhoff, W.W. 1987. Variation in thyroid response to thyroid-stimulating hormone in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - *Gen. Comp. Endocrinol.* 68: 473-485.
- Sweeting, R.M. & McKeown, B.A. 1989. Changes in plasma growth hormone and various metabolic factors during smoltification of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. - *Aquaculture* 82: 279-295.
- Sweeting, R.M., Wagner, G.F. & McKeown, B.A. 1985. Changes in plasma glucose, amino acid nitrogen and growth hormone during smoltification and seawater adaption of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. - *Aquaculture* 45: 185-197.
- Symons, P.E. 1976. Behaviour and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and three competitors at two stream velocities. - *J. Fish. Res. Board Can.* 33: 2766-2773.
- Symons, P.E. 1979. Estimated escapements of atlantic salmon (*Salmo salar*) for maximum smolt production in rivers of different productivity. - *J. Fish. Res. Board Can.* 36: 132-140.
- Taylor, L.R. & Taylor, R.A.J. 1977. Aggregation, migration and population mechanisms. - *Nature* 265: 415-421.
- Tchernavin, V. 1939. The origin of the salmon. - *Salmon Trout - Mag.* 95: 1-21.
- Thorarensen, H. & Clarke, W.C. 1989. Smoltification induced by a "skeleton" photoperiod in underyearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - *Fish. Physiol. Biochem.* 6: 11-18.
- Thorarensen, H., Clarke, W.C. & Farrell, A.P. 1989. Effect of photoperiod and various intensities of night illumination on growth and seawater adaptability of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - *Aquaculture* 82: 39-49.
- Thorpe, J.E. 1977. Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under artificial rearing conditions. - *J. Fish Biol.* 11: 175-184.
- Thorpe, J.E. & Morgan, R.I.G. 1978. Parental influence on growth rate, smolting rate and survival in hatchery reared juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - *J. Fish Biol.* 17: 451-460.
- Thorpe, J.E. 1982. Migration in salmonids, with special reference to juvenile movements in freshwater, p. 86-97. - In E.L. Brannon and E.O. Salo [eds.]. *Proceedings of the Salmon and Trout Migratory Behaviour Symposium*, Seattle, June 1981. University of Washington Press, Seattle, USA.
- Thorpe, J.E. 1984. Downstream movements of juvenile salmonids: a forward speculative view. - Pages 387-396. - In J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson, and W.H. Neill, eds. *Mechanisms of migration in fishes*. Plenum, New York.
- 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. 1987a. Environmental regulation of growth patterns in juvenile Atlantic salmon, p. 463-474. - In R.C. Summerfeld and G.E. Hall [eds.]. *Age and growth in fishes*. Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA.
- Thorpe, J.E. 1987b. Smolting versus residency: Developmental conflicts in salmonids. - *Am. Fish. Soc. Symp.* 1: 244-252.
- Thorpe, J.E. 1989. Development and variation in salmonid populations. - *J. Fish Biol.* 35 (Suppl. A): 295-303.
- Thorpe, J.E. & Morgan, R.I.G. 1978. Periodicity in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolt migration. - *J. Fish Biol.* 12: 541-548.
- Thorpe, J.E. & Morgan, R.I.G. 1980. Growth-rate and smolting-rate of progeny of male Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. - *J. Fish Biol.* 17: 451-459.
- Thorpe, J.E., Talbot, C. & Villarreal, C. 1982. Bimodality of growth and smolting in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - *Aquaculture* 28: 123-132.
- Thorpe, J.E., Morgan, R.I.G., Ottaway, E.M. & Miles, M.S. 1980. Time of divergence of growth groups between potential 1+ and 2+ smolts among sibling Atlantic salmon. - *J. Fish Biol.* 17: 13-21.
- Thorpe, J.E., Ross, L.G., Struthers, G. & Watts, W. 1981. Tracking salmon smolts, *Salmo salar* L., through Loch Voil, Scotland. - *J. Fish Biol.* 19: 519-537.
- Thorpe, J.E., Morgan, R.I.G., Talbot, C. & Miles, M.S. 1983. Inheritance of developmental rates in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - *Aquaculture* 33: 119-128.
- Thorpe, J.E., McConway, M.G., Miles, M.S. & Muir, J.S. 1987. Diel and seasonal changes in resting plasma cortisol levels in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. - *Gen. Comp. Endocrinol.* 65: 19-22.
- Thorpe, J.E., Adams, C.E., Miles, M.S. & Key, D.S. 1989. Some influence of photoperiod and temperature on opportunity for growth in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - *Aquaculture* 82: 119-126.
- Underwood, H. & Goldman, B.D. 1987. Vertebrate circadian and photoperiodic systems: role of the pineal gland and melatonin. - *J. Biol. Rhythms* 2: 279-315.

- Usher, M.L., Talbot, C. & Eddy, F.B. 1988. Drinking in Atlantic salmon smolts transferred to seawater and the relationship between drinking and feeding. - *Aquaculture* 73: 237-246.
- Usher, M.L., Talbot, C. & Eddy, F.B. 1991. Intestinal water transport in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) during smolting and following transfer to seawater. - *Comp. Biochem. Physiol.* 100A: 813-818.
- Vanstone, W.E. & Markert, J.R. 1968. Some morphological and biochemical changes in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, during the parr-smolt transformation. - *J. Fish. Res. Board Can.* 25: 2403-2418.
- Vanstone, W.E., Roberts, E. & Tsuyuki, H. 1964. Changes in the multiple hemoglobin patterns of some Pacific salmon, genus *Oncorhynchus*, during the parr-smolt transformation. - *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 42: 697-703.
- Villarreal, C.A., Thorpe, J.E. & Miles, M.S. 1988. Influence of photoperiod on growth changes in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - *J. Fish Biol.* 33: 15-30.
- Virtanen, E. & Forsman, L. 1987. Physiological responses to continuous swimming in wild salmon (*Salmo salar*) parr and smolt. - *Fish Physiol. Biochem.* 4: 157-163.
- Virtanen, E. & Sovio, A. 1985. The patterns of T<sub>3</sub>, T<sub>4</sub>, cortisol and Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>-ATPase during smoltification of hatchery-reared *Salmo salar* and comparison with wild smolts. *Aquaculture* 45: 97-109.
- de Vlaming, V. L. 1980. Actions of prolactin among vertebrates, p. 561-642. - In E.J.W. Barrington [ed.] *Comparative endocrinology*, volume 2. Academic Press, New York.
- Wagner, H.H. 1969. Effect of stocking location of juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*) on adult catch. - *Trans. Am. Fish. Soc.* 98: 27-34.
- Wagner, H.H. 1974. Photoperiod and temperature regulation of smolting in steelhead trout (*Salmo gairdneri*). - *Can. J. Zool.* 52: 219-234.
- Wagner, H.H., Frost, 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.
- Wagner, G.F., Fargher, R.C., Brown, J.C. & McKeown, B.A. 1985. Further characterization of growth hormone from the chum salmon (*Oncorhynchus keta*). - *Gen. Comp. Endocrinol.* 60: 27-34.
- Wedemeyer, G. 1972. Some physiological consequences of handling stress in the juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*). - *J. Fish. Res. Board 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: 8 s.
- Wedemeyer, G.A., Saunders, R.L. & Craig Clarke, W. 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids. - *Marine Fisheries Reviews* 42: 1-14.
- Weisbart, M. 1968. Osmotic and ionic regulation in embryos, alevins, and fry of five species of Pacific salmon. - *Can. J. Zool.* 46: 385-397.
- Weidt, C.A.G. & Saunders, R.L. 1973. Changes in the carbohydrate metabolism in young Atlantic salmon in response to different forms of stress. - *Int. Atl. Salmon Found., Spec. Publ. Ser.* 4 (1): 55-82.
- Wickes, E.G., Smith, L.T. & Meade, T.L. 1983. Changes in Key-Willmer cell numbers in the gills of steelhead trout during smoltification. - *Prog. Fish-Cult.* 45: 195-198.
- Wilkins, N.P. 1968. Multiple hemoglobins of the Atlantic salmon (*Salmo salar*). - *J. Fish. Res. Board Can.* 25: 2651-2663.
- Withey, K.G. & Saunders, R.L. 1973. Effect of a reciprocal photoperiod regime on standard rate of oxygen consumption of post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*). - *J. Fish. Res. Board Can.* 30: 1898-1900.
- White, H.C. & Huntsman, A.G. 1938. Is local behaviour in salmon heritable. - *J. Fish. Res. Board Can.* 4: 1-18.
- Woo, N.Y.S., Bern, H.A. & Nishioka, R.S. 1978. Changes in the body composition associated with smoltification and premature transfer to seawater in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and king salmon (*O. tshawytscha*). - *J. Fish Biol.* 13: 421-428.
- Yamauchi, K., Koide, N., Adachi, S. & Nagahama, Y. 1984. Changes in seawater adaptability and blood thyroxine concentrations during smoltification of the masu salmon, *Oncorhynchus masu*, and the amago salmon, *Oncorhynchus rhodurus*. - *Aquaculture* 42: 247-256.
- Yamauchi, K., Ban, M., Kasahara, N., Izumi, T., Kojima, H. & Harako, T. 1985. Physiological and behavioural changes occurring during smoltification in the masu salmon, *Oncorhynchus masu*. - *Aquaculture* 45: 227-235.
- Young, G. 1988. Enhanced response of the interrenal of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) to ACTH after growth hormone treatment in vivo and in vitro. - *Gen. Comp. Endocrinol.* 71: 85-92.
- Young, G. & Lin, R.J. 1988. Response of the interrenal to adrenocorticotropin after short term thyroxine treatment of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - *J. Exp. Zool.* 245: 53-58.
- Young, G., Björnsson, B.T., 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. & Simpson, T.H. 1984. Changes in serum thyroxine levels during smolting in captive and wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - J. Fish Biol. 24: 29-39.
- Zaks, M.G. & Sokolova, M.M. 1961. On the mechanisms of adaption to changes in water salinity by sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walb.). - Vopr. Ikhtiol. 1: 333-346 (in Russian). [(1962) Fish. Res. Board Can. Transl. Ser. 372: 1-18 (English translation)].
- Zaugg, W.S. 1981. Advance photoperiod and temperature effects on gill Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup> adenosine triphosphatase activity and migration of juvenile steelhead (*Salmo gairdneri*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 758-764.
- Zaugg, W.S. & McLain, L.R. 1970. Adenosine triphosphatase activity in gills of salmonids: seasonal variations and salt water influence in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Comp. Biochem. Physiol. 35: 587-596.
- Zaugg, W.S. & McLain, L.R. 1972. Changes in gill adenosine triphosphatase activity associated with parr-smolt transformation in steelhead trout, coho and spring chinook salmon. - J. Fish. Res. Board Can. 29: 161-171.
- Zaugg, W.S. & McLain, L.R. 1976. Influence of water temperature on gill sodium, potassium-stimulated ATPase activity in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Comp. Biochem. Physiol. 54A: 419-421.
- Zaugg, W.S. & McLain, L.R. 1986. Changes in blood levels of nucleoside triphosphates, hemoglobin and hematocrits during parr-smolt transformation of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Comp. Biochem. Physiol. 84A: 487-493.
- Zaugg, W.S. & Wagner, H.H. 1973. Gill ATPase activity related to parr-smolt transformation and migration in steelhead trout (*Salmo gairdneri*): Influence of photoperiod and temperature. - Comp. Biochem. Physiol. 45B: 955-965.
- Zaugg, W.S., Adams, B.L. & McLain, L.R. 1972. Steelhead migration: Potential temperature effects as indicated by gill adenosine triphosphatase activities. - Science 176: 415-416.
- Østerdahl, L. 1969. The smolt run of a small Swedish river, p. 205-215. - In T.G. Northcote [ed.] Salmon and trout in streams. H.R. MacMillan Lectures in Fisheries, University of Columbia, Vancouver, B.C.

031

**nina**  
**forsknings-**  
**rapport**

ISSN 0802-3093  
ISBN 82-426-0227-1

Norsk institutt for  
naturforskning  
Tungasletta 2  
7005 Trondheim  
Tel. (07) 58 05 00