

## Laks i framtidens klima

Kunnskapsoppsummering og scenario med vekt på temperatur og vannføring

Anders Gravbrøt Finstad (red.), Richard Hedger, Bror Jonsson, Ånund Sigurd Kvambekk, Ragnar Ekker, Torbjørn Forseth, Ola Ugedal, Line Sundt-Hansen, Ola H. Diserud



## **NINAs publikasjoner**

### **NINA Rapport**

Dette er en elektronisk serie fra 2005 som erstatter de tidligere seriene NINA Fagrapport, NINA Oppdragsmelding og NINA Project Report. Normalt er dette NINAs rapportering til oppdragsgiver etter gjennomført forsknings-, overvåkings- eller utredningsarbeid. I tillegg vil serien favne mye av instituttets øvrige rapportering, for eksempel fra seminarer og konferanser, resultater av eget forsknings- og utredningsarbeid og litteraturstudier. NINA Rapport kan også utgis på annet språk når det er hensiktsmessig.

### **NINA Temahefte**

Som navnet angir behandler temaheftene spesielle emner. Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. NINA Temahefte gis vanligvis en populærvitenskapelig form med mer vekt på illustrasjoner enn NINA Rapport.

### **NINA Fakta**

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. De sendes til presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivå, politikere og andre spesielt interesserte. Faktaarkene gir en kort framstilling av noen av våre viktigste forskningstema.

### **Annen publisering**

I tillegg til rapporteringen i NINAs egne serier publiserer instituttets ansatte en stor del av sine vitenskapelige resultater i internasjonale journaler, populærfaglige bøker og tidsskrifter.

**Norsk institutt for naturforskning**

## **Laks i framtidens klima**

**Kunnskapsoppsummering og scenario med vekt på temperatur og vannføring**

Anders Gravbrøt Finstad (red.), Richard Hedger, Bror Jonsson, Ånund Sigurd Kvambekk, Ragnar Ekker, Torbjørn Forseth, Ola Ugedal, Line Sundt-Hansen, Ola H. Diserud

Finstad, A.G., Hedger, R., Jonsson, B., Kvambekk, Å.S., Ekker, R.,  
Forseth, T., Ugedal, O., Sundt-Hansen, L. & Diserud, O.H. - NINA  
Rapport 646. 99 s.

Trondheim, desember 2010

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-2226-6

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

REDAKSJON

Anders Gravbrøt Finstad

KVALITETSSIKRET AV

Inbeborg Palm Helland

ANSVARLIG SIGNATUR

Kjetil Hindar (sign.)

OPPDRAGSGIVER(E)

Direktoratet for Naturforvaltning

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER

Steinar Sandøy

FORSIDEBILDE

Anders Gravbrøt Finstad

NØKKEWORD

Klima, laks, vanntemperatur, vannføring, Norge, scenario, *Salmo salar*.

KEY WORDS

Climate, salmon, waterdischarge, watertemperature, Norway,  
scenarios, *Salmo salar*.

KONTAKTOPPLYSNINGER

**NINA hovedkontor**

Postboks 5685 Sluppen

7485 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00

Telefaks: 73 80 14 01

**NINA Oslo**

Gaustadalléen 21

0349 Oslo

Telefon: 73 80 14 00

Telefaks: 22 60 04 24

**NINA Tromsø**

Polarmiljøsentret

9296 Tromsø

Telefon: 77 75 04 00

Telefaks: 77 75 04 01

**NINA Lillehammer**

Fakkalgården

2624 Lillehammer

Telefon: 73 80 14 00

Telefaks: 61 22 22 15

[www.nina.no](http://www.nina.no)

## Sammendrag

Finstad, A.G., Hedger, R., Jonsson, B., Kvambekk, Å.S, Ekker, R., Forseth, T., Ugedal, O., Sundt-Hansen, L. & Diserud, O.H. 2010 Laks i framtidens klima: Kunnskapsoppsummering og scenario med vekt på temperatur og vannføring – NINA Rapport 646. 99 pp.

Denne rapporten gir klimaframskrivninger (scenarioer) for temperatur og vannføring i typiske laksevasdrag i Nord-, Vest- og Sør-Norge, basert på nedskalerte data fra to forskjellige globale sirkulasjonsmodeller og to utslippsscenarioer fra FNs klimapanel. Disse temperatur- og vannføringsscenarioene blir brukt som grunnlag for å modellere effekten av klimaendringer på laksebestander. Videre gis det en oppsummering av dagens kunnskapsstatus (litteraturnomgang) for sammenhengen mellom laks og klima, med hovedvekt på vannføring og temperatur i ferskvann.

**Scenarioer for effekten av framtidige klimaendringer på temperatur og vannføring:** Vanntemperatursimuleringene baserer seg på klimadata og vannføringer beregnet under det nordiske CES-prosjektet for kontrollperioden 1961-1990 og 2017-2100. Til grunn ligger de globale sirkulasjonsmodellene HadAM3H fra Hadley Centre og ECHAM4 fra Max Planck Institute, som igjen er nedskalert ved HIRHAM modellen til 55 km x 55 km. Det ble brukt klimaprojeksjonene A2 og B2 fra FNs klimapanel. Elva Nausta (Vestlandet) ble brukt som standard vassdrag i simuleringene, og elveprofilen og lengden fra denne elva ble brukt ved simuleringene i de andre elvene Gjerstad (Østlandet sør) og Karpelv (Finnmark øst). Vannføringene for de egentlige elvene i Gjerstad og Karpelv ble skalert slik at middelvannføringen i kontrollperioden ble lik for de tre vassdragene. Elvene beholdt dermed sin karakteristiske form på avrenningen gjennom året.

Den endimensjonale modellen RICE ble brukt til å simulere vanntemperaturen på den lakseførende strekningen. Øvre grenseverdi ble bestemt som summen av dagens lufttemperatur og foregående beregnede vanntemperaturer, vektet eksponensielt avtagende. Faktorer i den eksponensielle vektningen avgjør virkningen av tidligere hendelser, og kan oppfattes som tregheten i systemet, eller mer konkret tolkes som andelen av grunnvann. Det ble bestemt vektforfaktorer som tok hensyn til årstid, og vanntemperaturen ble simulert med en variant som tilsa mest overflateavrenning, og en med mest grunnvannsavrenning. For ytterligere å forbedre den ukjente vanntemperaturen ved øvre grenseverdi ble det foretatt en kjøring med RICE, og deretter ble øvre grenseverdi satt slik at temperaturendringen fra øvre grense til midt på den lakseførende strekningen ble lik endringen på den nederste halvdel. Med denne justerte øvre grenseverden ble modellen kjørt på nytt og vanntemperaturene øverst, i midten og nederst ble input til laksemodellen.

Vanntemperaturen steg 3-4 grader om sommeren i alle tre elvene med lite grunnvann. Vintersesongen ble nesten to måneder kortere i Karpelv, men det ble fortsatt stabilt vinter med isdekke. I Gjerstad ble det en og en halv måned kortere vinter, noe mer ustabile isforhold og 1-1,5 grader varmere vann om vinteren, mens det ble lite is i Nausta, en måned kortere vinter og 1-1,5 grader varmere vann. Ved simuleringer med mye grunnvann ble det 2-4 grader varmere om sommeren. Om vinteren forsvant isen nesten helt i Nausta og ble sjelden i Gjerstad. I Karpelv ble det uansett en stabil, men kortere vinter.

**Kunnskapsstatus laks og klima:** Litteraturen som omhandler virkninger av klimaendringer på økosystemer og forskjellige organismegrupper vokser raskt, og her er det beskrevet mulige klimaeffekter på fiskeproduksjonen i ferskvann og hav. Virkninger av temperatur og vannføring på laksefiskenes økologi er godt undersøkt. Ikke minst skyldes dette flere studier knyttet til økologiske effekter av vannkraftreguleringer. Korttidsvariasjon i klima påvirker laksens atferd, fysiologi og livshistorie, noe som avspeiles i gytetid, eggutvikling, klekkesidspunkt, tidspunkt for når plommeseekkyngelen kommer til syne i elva, vekst, størrelse og alder ved vandring og kjønnsmodning og livslengde. Indirekte påvirker også klimaet bestandene av laksefisk ved ef-

fekter på konkurrenter, predatorer, patogener og vannkvalitet med følger for bestandenes tetthet og utbredelse.

Vannføring og temperatur er svært viktige parametre for laksen i ferskvannsfasen. Fordi fisk er vekselvarm, påvirker vanntemperaturen direkte hastigheten på alle de fysiologiske og biokjemiske reaksjonene i kroppen. Dette er en viktig årsak til at klimaet påvirker fiskenes utviklingshastighet, vekst og relaterte livshistorietrekk. Temperaturen kan også påvirke atferdsmessige reaksjoner slik som når fiskene vandrer fra et habitat eller område til et annet. Endring i vannføringen kan ha en tilsvarende effekt, men vannføringsendringer kan i tillegg påvirke bestandene gjennom forandringer i utnyttbart areal og dermed realisert fisketetthet, fødetilgang og gytemuligheter. Alle disse faktorene er derfor sterke påvirkningselementer for bestandenes rekruttering, tetthet, vekst, og dermed også populasjonens internregulering og gytebestandsmål.

Fisken kan svare på korttidsvariasjon i klima gjennom fenotypiske endringer uten at det nødvendigvis har skjedd noen forandring i genetisk sammensetning av bestanden. Mønsteret i de fenotypiske endringene på miljøvariabler kalles reaksjonsnorm. Graden av fenotypisk plastisitet varierer imidlertid mellom bestander, og over tid kan denne evnen til fleksibel respons på miljøendringer forandres gjennom naturlig seleksjon. Vi gjør derfor ofte en forenkling når vi skiller mellom genetiske og fenotypiske responser på miljøendringer. For eksempel er responsen på endringer i isdekke forskjellig mellom ulike laksebestander, hvor fravær av overflateis påvirker overlevelsessansynlighet til lakseunger i nordlige bestander mer negativt enn sørlige, hvor fisken er tilpasset vintre med lite is. Imidlertid vil det være individuelle responser på fravær av is som styres av individets ernæringsstatus og andre fysiologiske variabler. Videre har ofte forandringer i ett livshistoriestadium konsekvenser for etterfølgende stadier, ikke minst fordi overgangen mellom livshistoriestadiene er finstemte i forhold til leveforholdene i de forskjellige habitatene de bruker. Hos laksefisk er dette ofte svært forskjellige omgivelser fra bekker til hav. I tillegg har enkelte variabler, som vekst og fiskestørrelse innvirkning på mange andre variabler som alder ved smoltifisering, kjønnsmodning, livslengde, eggstørrelse og fekunditet.

Forekomsten av atlantehavslaks i Nord-Amerika har variert i takt med variasjonene i overflate-temperaturen i Atlanterhavet, karakterisert ved de såkalte atlantiske multidecale oscillasjonene (AMO). I Europa har mengden laks gradvis blitt redusert siden 1970-årene parallelt med økningen i overflatetemperaturen i Nord-Atlanteren, hvilket gir grunnlag for å tro at sjøoverlevelsen er påvirket av klima. Imidlertid er den observerte variasjon i havtemperaturen langt unna de temperaturene som skulle kunne påvirke laksens fysiologi kritisk. Det er derfor sannsynlig at andre underforliggende faktorer som samsvarer med klima, for eksempel byttetilgang, er årsak til laksens bestandsvariasjon i havet.

**Scenarier for effekten av framtidige klimaendringer på laksebestander:** Ingen av scenarioene vurdert i denne rapporten viser en temperaturøkning som i lengre perioder går over temperaturen for optimal vekst for lakseunger eller som overskrider kritisk temperatur for overlevelse. Resultatet av alle framskrivningene blir derfor en økning i vekst for alle aldersgrupper av lakseyngel sammenlignet med kontrollperioden. Denne effekten er størst for lakseunger i Karpelv og Nausta, og noe mindre i Gjerstad. De fleste framtidsscenarioene gir en høyere dødelighet i sommerperioden sammenlignet med kontrollperioden. Årsaken til dette er i all hovedsak høyere vekst og større eggdeponering som gir større tetthet av parr, målt i biomasse, og følgelig høyere tetthetsavhengig dødelighet. Som for vekst er det ingen klare forskjeller i dødelighet mellom ulike utslippsscenarioer. Som en følge av økt temperatur og dermed økt vekst oppnår lakseyngelen en størrelse hvor den smoltifiserer hurtigere under framtidige klimascenarioer. Smoltalder er følgelig lavere under framtidige klimascenarioer enn under kontrollperioden for alle klimascenarioer og lokaliteter. Selv om dødeligheten for laksyngel øker i sommerperioden, vil lavere smoltalder kompensere for dette. Summen av større vanddekt areal, spesielt om vinteren, sammen med raskere vekst og påfølgende lavere smoltalder gir derfor en høyere produksjon av smolt under alle klimascenarioer og i alle vassdrag. Siden marin overlevelse og vekst er satt til et konstant gjennomsnitt i de simuleringene som er presentert her, vil den høyere smoltproduksjonen gi høyere antall tilbakevandrende gytere i modellen. Dette gjør at model-

lert eggdeponering blir større i klimaframskrivningene. Endringer i vannføring og temperatur vil derfor isolert sett føre til økning i produksjon av laks i ferskvannfasen.

**Konklusjon og diskusjon:** Scenarier viser høyere vanntemperaturer for framskrivningsperioden (2071-2100), noe som vil bety økt vekst og tidligere smoltalder for laks. Det er ingen indikasjoner i temperaturscenarioene på at middels store lakseførende norske vassdrag vil oppleve temperaturer over lengre perioder som vil være direkte kritisk for overlevelsen til laks. På grunn av forventede endringer i nedbørsmønster vil også vannføringsregimiet bli endret. Spesielt vil høyere vintervannføring grunnet mindre lagring av nedbør som snø i nedbørsfeltet gi lavere konkurranse om plass for lakseunger i vinterhalvåret, som i dag er en sannsynlig kritisk periode. Dette vil isolert sett gi høyere fiskeproduksjon i ferskvannfasen.

Enkelte klimapåvirkninger blir ikke fanget opp av modellresultatene, da disse er utelatt fra modellparameteriseringen på grunn av manglende kvantitativ kunnskap. Det er imidlertid mulig å gi indikasjoner på retningen disse vil påvirke laksebestander på. Generell bakgrunnsdødelighet antas å øke med økende temperatur av flere årsaker. Vinterdødelighet kan antas å øke da perioden med isdekke reduseres. Dette vil ha negativ virkning på produksjonen av smolt i vassdragene, spesielt i nordlige bestander, men størrelsesorden er svært usikker. I et varmere klima vil smoltvandringen også sannsynligvis starte tidligere om våren på grunn av tidligere økning i temperatur og tidligere vårflo. Det er usikkert hvordan dette vil påvirke sjøoverlevelse, som også avhenger av forholdene i havet, men det er sannsynligvis en optimalperiode for overlevelsen for utvandrende smolt. Fisk som vandrer ut før eller etter denne perioden vil derfor ha høyere dødelighet. Hvis klimaet i elvene endrer seg raskere enn klimaet i havet, kan utvandringen komme for tidlig i forhold til det optimale og sjøoverlevelsen reduseres. Videre kan endringer i vekst i sjøfasen som følge av endrede temperatur eller næringsforhold, gi endringer i alder ved kjønnsmodning. Dette kan føre til at større andel av bestanden returnerer til elven som smålaks, med redusert eggdeponering som resultat.

Utenfor det geografiske området som dekkes av denne rapporten kan man særlig i sørlige deler av utbredelsen til laks vente en bestandsreduksjon som følge av temperaturøkning. I enkelte områder er vanntemperaturen i dag enn trussel for bestandenes eksistens. Motsatt kan laks også potensielt innvandre nye elver nord for dagens utbredelsesområde ettersom temperaturforholdene der blir akseptable. I nord kan dermed klimaet bli bedre for laksefiskene enn det er i dag.

Anders Gravbrøt Finstad, Richard Hedger, Torbjørn Forseth, Ola Ugedal, Line Sundt-Hansen, Ola H. Diserud, Norsk Institutt for Naturforskning, Postboks 5685 Sluppen, 7485 Trondheim; Bror Jonsson, Norsk Institutt for Naturforskning, Gaustadalléen 21, 0349 Oslo; Ånund Sigurd Kvambekk, Ragnar Ekker, Norges vassdrags- og energidirektorat, Norges Postboks 5091 Majorstuen 0301 Oslo.

e-post: [anders.finstad@nina.no](mailto:anders.finstad@nina.no)

## Abstract

Finstad, A.G., Hedger, R., Jonsson, B., Kvambekk, Å.S, Ekker, R., Forseth, T., Ugedal, O., Sundt-Hansen, L. & Diserud, O. 2010 Atlantic salmon in future climates: Review of current knowledge and scenarios with focus on water discharge and temperature – NINA Report 646. 99 pp.

Here, we give future temperature and discharge scenarios for model salmon rivers located in Southern, Western and Northern Norway based on downscaled climate data from two different global circulation models and two different emission scenarios. The temperature and discharge scenarios are then used as a basis for modeling the effects of possible future climate changes on freshwater production of Atlantic salmon. The report also includes a review study of present knowledge of the response of Atlantic salmon to climate variables, with special emphasis on discharge and temperature in freshwater.

**Temperature and discharge scenarios:** The water temperature simulations are based on previous discharge scenarios from the Nordic CES-project for the control period 1961-1990 and for 2071-2100. Climate data are from HadAM3H (Hadley Center) and ECHAM4 (Max Planck Institute), downscaled to 55 km<sup>2</sup> quadrants using the HIRAM model (Norwegian Meteorological Institute). Emission scenarios used are A2 and B2. A real river (Nausta, located at the Norwegian west-coast) is used as a standardized river profile, and discharges from Gjerstad (Southern watershed) and Karpelv (Northern watershed) are scaled so that the median discharge in the control period is equal for the three watersheds. The rivers thus retain their characteristics in terms of annual discharge pattern. Water temperatures is modeled using the one-dimensional model RICE, and boundary conditions in the upper part of the watershed are determined as a delayed function of water temperature. Two different scenarios (high or negligible) for groundwater inflow are also simulated.

In rivers with negligible groundwater input, water temperatures rise by 3 to 4°C during the summer period compared to the control period in all rivers and all climate scenarios. The winter period is reduced by two months in the Northern Norway, but continues to be stable with permanent ice-cover under future climate scenarios. In southern Norway the winter period is reduced by one and a half months, and becomes less stable with variable ice-cover and an increase in water temperature by 1 to 1.5°C compared to the control period. In western Norway, ice-cover disappears almost completely and winters became one month shorter. In rivers with modeled high groundwater input, summer temperatures increase on average by 2 to 4°C, with winter temperatures remaining similar to those of rivers with negligible groundwater input.

**Current knowledge, salmon and climate:** There has been a rapid increase in the amount of literature covering climate change and ecological responses. The effect of temperature and discharge on salmonid fishes is well covered, partly due to a bulk of studies covering effects of hydropower regulation. Short term variation in climate affects behavior, physiology and life-history as revealed by changes in e.g. spawning time, egg development time, swim-up time, growth, size and age of maturation. Climate also affects Atlantic salmon more indirectly through effects on competing fish species, predators, pathogens, and water quality. Such indirect climate effects are also expected to affect population size and species distribution.

Discharge and temperature are among the most important abiotic variables affecting the freshwater phase of Atlantic salmon. Temperature affects the physiology of the fish directly. This is an important rationale for why climate directly influences the development time, growth and life-history traits. Temperature also affects the behavior of the fish through temperature scaling of movement capability and scope for migration. Changes in discharge may also have a comparable effect, but discharge also affects salmon density and thus density-dependent mortality through changes in usable area.



Fish can respond to short term variation in climate through phenotypic plasticity without any change in genetic composition of the population. The pattern of phenotypic change with environmental variables is called the reaction norm. The degree of phenotypic plasticity is likely to vary between populations and with the trait in question, and the reaction norm is in itself evolvable. We therefore oversimplify if we regard phenotypic and genotypic responses to climate change as separate mechanisms. For example, the response of juvenile Atlantic salmon to changes in ice-cover differs between populations. Northern populations, adapted to long winters with stable ice-cover, are negatively affected by ice-cover removal, whereas southern populations are not. In addition some traits influence the expression on other traits, such as the link between growth and sexual maturation, egg-size and fecundity.

Links between large scale climate indicators and trends in Atlantic salmon population size have been observed. North American Atlantic salmon have historically fluctuated with the Atlantic multidecadal oscillation (AMO). In Europe, Atlantic salmon stock size has gradually been reduced since the 1970s concurrently with increases in surface water temperatures in the North Atlantic. However, observed sea temperatures are far from the thresholds critical for growth or survival, and it is therefore likely that factors other than temperature *per se* are responsible for the population trend. This may possibly include climate correlated factors such as prey availability.

**Salmon populations and temperature and discharge scenarios:** None of the future scenarios included in this report show predicted temperatures which exceed the upper thermal limits for survival or growth over long periods. The result of the simulations is therefore an increase in juvenile growth for all populations under all scenarios compared to the control period. This effect is largest for juvenile salmon in Nausta and Karpelv, but less pronounced for Gjerstad. Most scenarios give a higher summer mortality compared with the control period, mainly due to higher growth and larger egg deposition, which gives larger biomass of parr and higher density dependent mortality. As for growth, there are only minor differences in mortality between the different scenarios. Due to higher temperatures and more rapid growth, smolt age decreases significantly, and results in a net increase in smolt production of the rivers under all scenarios in all regions. Since marine survival is set constant in the present simulations, more smolts result in more returning adults. In isolation, the discharge and temperature scenarios therefore result in higher freshwater production of Atlantic salmon.

**Conclusion and discussion:** Downscaled climate scenarios HadAM3H and ECHAM4 using the A2 and B2 emission scenarios all showed increased water temperature for the projection period (2071-2100) compared to the control period (1961-1990). The modeled response of juvenile Atlantic salmon was increased growth and decreased smolt age. There was no indication in any of the scenarios that water temperatures exceeded critical limits for growth or survival. The projected changes in temperature and precipitation yielded increased discharge during the winter period, increased water covered area, and therefore decreased competition for space and lower density dependent mortality. The net result of decreased mortality and smolt age was a higher production of juvenile Atlantic salmon under both scenarios in all regions. However, outputs from global circulation models (GCMS) predict smoother temporal changes than are found in nature, and will therefore probably not capture extremes such as low flow and high temperature episodes satisfactory. This should be taken into account when inferring the results of the present study.

Some known climate effects on Atlantic salmon are excluded from the model parameterization due to the lack of quantitative knowledge. It is however possible to give indications of the direction of these effects. General background mortality is expected to increase with increased temperature. In northern populations, winter mortality is also expected to be higher under future climate scenarios than for the present day situation due to a shorter period of ice cover. This is likely to affect production of Atlantic salmon negatively, but the magnitude of the effect is unknown. In a warmer climate, the smolt migration is likely to start earlier due to increased spring

temperatures and discharge. It is uncertain how this will affect the sea-survival, but present knowledge suggests that timing of migration is important. Shifting migration dates could therefore potentially have a negative effect on the population given that the match between the river and sea environment changes.

It is possible that salmon rivers in southern areas not covered by this report could experience temperatures exceeding upper critical limits with detrimental effects on salmon populations. Conversely, river environments in northern systems could experience more beneficial temperature conditions. Potential effects are a shift in distribution, with retraction of the southern distribution range and expansion in the northern distribution range.

Anders Gravbrøt Finstad, Richard Hedger, Torbjørn Forseth, Ola Ugedal, Line Sundt-Hansen, Ola H. Diserud, Norwegian Institute for Nature Research, PO Box 5685 Sluppen, 7485 Trondheim; Bror Jonsson, Norwegian Institute for Nature Research, Gaustadalléen 21, 0349 Oslo; Ånund Sigurd Kvambekk, Ragnar Ekker, Norwegian Water Resources and Energy Directorate, PO Box 5091 Majorstuen 0301 Oslo.

e-mail: [anders.finstad@nina.no](mailto:anders.finstad@nina.no)

# Innhold

<b>Sammendrag</b> .....	<b>3</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>6</b>
<b>Innhold</b> .....	<b>9</b>
<b>Forord</b> .....	<b>11</b>
<b>1 Innledning</b> .....	<b>12</b>
<b>2 Klimascenarier og scenarier for vannføring og temperatur i ferskvann</b> .....	<b>15</b>
2.1 Utslippsscenarioer og klimaprojeksjoner.....	15
2.2 Vanntemperaturmodellering; metode.....	19
2.2.1 Rice .....	19
2.2.2 Øvre grenseverdi for vanntemperatur.....	20
2.2.3 Andre parametre som trengs til vanntemperatursimuleringene .....	23
2.3 Vanntemperaturmodellering; resultater og diskusjon .....	25
2.3.1 Vanntemperatur.....	25
2.3.2 Isforhold.....	32
2.3.3 Nøyaktighet .....	32
<b>3 Oppsummering av biologiske mekanismer</b> .....	<b>33</b>
3.1 Innledning .....	33
3.2 Temperaturtoleranse.....	34
3.2.1 Temperaturgrense.....	34
3.2.2 Variasjon mellom bestander .....	35
3.3 Aktivitet og vandring.....	36
3.3.1 Parr.....	36
3.3.2 Smoltvandring.....	37
3.3.3 Gytevandringen .....	38
3.4 Gyting.....	40
3.4.1 Seleksjon påvirker gytetiden.....	40
3.4.2 Variasjon i temperatur og gytetid .....	41
3.5 Fosterutvikling, klekking og tilsynekomst .....	42
3.5.1 Utviklingstemperatur .....	42
3.5.2 Inkubasjonstid.....	42
3.5.3 Fosterstørrelse .....	43
3.6 Tidlig dødelighet og bestandsrekruttering .....	43
3.6.1 Bestandsregulering.....	43
3.6.2 Vannføring .....	43
3.6.3 Temperatur.....	44
3.7 Vekst.....	44
3.7.1 Modeller.....	44
3.7.2 Variasjon mellom bestander? .....	45
3.8 Næringsopptak og veksteffektivitet .....	46
3.9 Vekst i havet .....	47
3.10 Livshistorievariabler .....	48
3.10.1 Smoltalder og -størrelse .....	48
3.10.2 Vandring eller stasjonærhet.....	48
3.10.3 Kjønnsmodning i postsmoltstadiet .....	49
3.10.4 Eggstørrelse og fekunditet.....	49
3.11 Dødelighet og sjøoverlevelse .....	50
3.12 Hva vil framtidens klima bety for laksen? .....	50

---

3.12.1 Ferskvannsfasen .....	51
3.12.2 Vandringstidspunkt .....	51
3.12.3 Postsmoltvekst og sjøoverlevelse.....	52
<b>4 Scenarier for effekten av framtidige klimaeffekter på laksebestander .....</b>	<b>54</b>
4.1 Innledning .....	54
4.2 iSalmon: generell modellbeskrivelse .....	54
4.3 Modell kalibrering og verifisering iSalmon.....	59
4.3.1 Metoder .....	59
4.3.2 Resultater modellverifisering .....	60
4.4 Scenarier for ulike type-elver og klimascenarier.....	62
4.4.1 Vanndekt areal .....	62
4.4.2 Vekst .....	63
4.4.3 Dødelighet lakseunger.....	66
4.4.4 Smoltalder .....	68
4.4.5 Populasjonsdynamikk.....	70
<b>5 Diskusjon og konklusjon .....</b>	<b>73</b>
<b>6 Referanser .....</b>	<b>76</b>

## Forord

Denne rapporten inneholder tre hovedeler. Den sammenfatter kunnskapsstatus for klimaeffekter på laks med fokus på vanntemperatur og vannføring i ferskvannsfasen, den gir framtidige klimascenarier for vannføring og temperatur for et sett med typevassdrag, og gir videre scenarier for laksepopulasjonen i disse ved hjelp av en prosessbasert populasjonsmodell.

Kunnskapsoppsummering og laksemodellen er utarbeidet med støtt fra Norges forskningsråd via NORKLIMA programmet og Norsk Institutt for Naturforskning. Norskspråklig utforming av resultater samt temperatur og vannføringsscenarioer er utarbeidet med støtte fra Direktoratet for Naturforvaltning og Norges Vassdrags og Energidirektorat.

Trondheim, desember 2010-12-17

Anders Gravbrøt Finstad  
Prosjektleder

# 1 Innledning

Etterspørsel etter kunnskap om økologiske responser til framtidige klimaendringer er økende. Dette er en følge av sterke indikasjoner på at det foregår økende menneskeskapt påvirkning av klimasystemet, og at disse sannsynligvis vil fortsette (Parry, 2007; Solomon, 2007). FNs klimapanel har konkludert med at fortsatt utslipp av drivhusgasser med stor sannsynlighet vil føre til endringer i det globale klimasystemet gjennom det 21. århundre som blir større enn endringer observert gjennom de siste hundre år. Kunnskap om økologiske responser til framtidige klimaendringer (framskrivninger) er generelt ønskelig både for å synliggjøre effekter av global oppvarming, for å kunne forutsi trusselbilder, og planlegge langsiktige forvaltningsmessige strategier. Slike framskrivninger er imidlertid i praksis bare mulig å gi i form av scenarier, fordi økologiske framskrivninger i seg selv inneholder store usikkerheter og baserer seg på forutsetninger og klimamodeller som inneholder ukjente faktorer. En nylig norskspråklig oppsummering av kunnskapsstatus for klimafremskrivninger og usikkerheter i klimamodeller er gitt i Hanssen-Bauer *et al.*, (2009).

Grovt sett kan usikkerhetene i globale sirkulasjons modeller (GCM; Global Circulation Models) knyttes til ufullstendig eller manglende viten om klimasystemet og dets drivere. Disse kan oppsummeres i fire hovedpunkter: manglende kunnskap om framtidige endringer i menneskeskapt klimapådrivere, ufullstendig viten om naturlig klimavariasjon, manglende kunnskap og forutsigbarhet i naturlige klimadrivere, samt manglende kunnskap om funksjonelle sammenhenger mellom drivere og klima (Hanssen-Bauer *et al.*, 2009). Menneskeskapt klimapådrivere er i hovedsak utslipp av klimagasser, men omfatter også partikkelutslipp og endringer i landskapsbruk. Naturlige klimadrivere som ikke kan forutsies er for eksempel vulkanutbrudd og solaktivitet. Det er også i praksis ikke mulig å ha fullstendig oversikt om alle mekanismer i klimasystemer, slik at klimamodeller som de aller fleste andre modeller blir karikaturer av virkeligheten. GCMs har videre for lav geografisk oppløsning til å kunne benyttes til praktisk konsekvensanalyser av effekter på økosystemer eller enkeltarter, ikke minst på grunn av begrensninger i regnekapasitet. Resultatet fra GCMs blir derfor "nedskalert" til en finere oppløsning, noe som introduserer ytterligere usikkerheter. Framskrivninger av klima må derfor forstås som mulige utfallsrom der resultater fra modeller med ulike forutsetninger, for eksempel forskjellige utslippsscenarioer for klimagasser, kan sammenlignes for å illustrere klimasystemets sensitivitet i forhold til påvirkningsfaktorer. Videre må sammenligninger av historisk klima og framtidens klima basere seg på å sammenligne "framskrivningsmodeller" med "tilbakeskrivningsmodeller". Det vil si, sammenligne modeller av framtidens klima med de samme modellene anvendt for å predikere historisk klima.

Denne rapporten fokuserer på hvilken effekt framtidige klimascenarier vil ha på temperatur og vannføring i et sett med typevassdrag plassert i Sør-Norge, Vest-Norge og Nord-Norge. Rapporten omfatter også en litteraturstudie med oppsummering av dagens kunnskap om sammenhenger mellom klima og effekter på laks, med spesiell vekt på vannføring og temperatur. Videre vil effekter av temperatur- og vannførings-scenarier på produksjonen av laks bli utforsket ved bruk av en empirisk-mekanisk simuleringsmodell. Med typevassdrag menes standardiserte elveprofiler, noe som muliggjør en direkte sammenligning mellom regioner i effekter på laksepopulasjonen ved endringer i vannføring og temperatur. Det er tatt utgangspunkt i en reell fysisk elv, Nausta i Sogn og Fjordane, slik at modellresultater kan valideres mot eksisterende fysiske og biologiske datasett.

Modeller for biologiske klimaresponser er også forbundet med mange usikkerhetsfaktorer. Disse omfatter ikke bare manglende eller upresis kunnskap om enkeltarters respons på klimarelaterte miljøvariabler. Også vår kunnskap om hvordan klima påvirker endringer i samspillet mellom ulike arter (biologiske interaksjon) svært mangelfull. I forbindelse med konstruering av scenarier for arter som laks er det i tillegg to vesentlige hovedutfordringer. Laksen livssyklus er kompleks, med forskjellige miljøkrav for ulike livsstadier og den vandrer også over store avstander i sjøfasen. Laks er også naturlig utbredt over et stort geografisk område, med oppvekstområder i ferskvannssystemer på begge sider av Nord-Atlanteren. Artens habitatkrav i

forhold til oppvekstområder er også ganske fleksibelt (Finstad *et al.*, 2011). I Norge blir derfor større og mindre vassdrag langs hele kysten, med delvis ganske forskjellige miljøforhold, brukt som gyte- og oppvekstområder.

Framtidige endringer i klima i Norge vil med stor sannsynlighet være forskjellig i ulike deler av landet. Ulike bestander kan derfor respondere ulikt på klimaendringer, både på bakgrunn av ulik geografisk plassering og på grunn av ulike karakteristika ved vassdragene. Samtidig er laks som art også i en positiv særstilling når det gjelder muligheter for å forutsi bestandsreaksjoner på endringer i klima. Den er en av verdens mest studerte arter og sammenhenger mellom klima og en hel rekke sentrale prosesser både på individ og bestandsnivå er svært godt beskrevet.

Innen økologi er det to ulike modelltilnærminger som er vanlige å bruke for å analysere koblinger mellom klimavariabler og populasjonseffekter. Det ene er empiriske modeller basert på korrelasjoner fra for eksempel tidsserier. Den andre er deduktive prosessbaserte modeller, basert på kunnskap om funksjonelle sammenhenger. Korrelative modeller har den fordelen at de er basert på observerte sammenhenger fra den virkelige verden. Imidlertid er prediksjoner fra disse ofte lite robuste siden årsakssammenhenger ikke er inkorporert. Falske korrelasjoner og ikke-lineære responser utenfor det empiriske parameterrommet gir derfor ofte tvilsomme resultater ved ekstrapolering i tid og rom. Prosessbaserte modeller har den fordelen at de har en større prediktiv kraft, forutsatt at de er korrekt formulert og parameterisert, men kan ha den ulempen at de krever svært god kunnskap om den organismen som skal modelleres. Prosessbaserte modeller varierer i presisjon mellom boksmodeller, hvor en populasjon er gruppert i år og lengdeklasser (se Borsányi *et al.*, 2004), og individbaserte modeller (Gurney *et al.*, 2008). Fordelen med individbaserte modeller er at variasjon innen populasjonen, slik som habitatforskjeller eller individuell variasjon i ulike karaktertrekk som vekstrater, enkelt kan inkluderes. Ulempen er ofte behovet for stor regnekapasitet.

Her bruker vi en individbasert prosessbasert modell til å sammenligne produksjon av laks i ferskvannsfasen under ulike scenarioer for temperatur og vannføring i perioden 2071 – 2100 med scenarioer for historisk kontrollperiode 1961 - 1990. Det er to hovedgrunner til at denne rapporten fokuserer på ferskvannsfasen. For det første er kunnskap om klimapåvirkning i lakses sjøfase mangelfull (Jonsson & Jonsson, 2009). Selv om det eksisterer noe litteratur på korrelative sammenhenger mellom sjøoverlevelse og vekst og havtemperaturer er disse relasjonene sannsynligvis et resultat av andre klimakorrelerte prosesser, som tilgang av byttedyr, og ikke temperatur i seg selv. Framskridningsscenarioer basert på havtemperaturer vil derfor ikke bli spesielt meningsfulle før bedre kunnskap om sammenhenger her er på plass. For det andre er ferskvannsfasen den delen av lakses livssyklus hvor populasjonens størrelse blir regulert gjennom tetthetsavhengige prosesser (Jonsson *et al.*, 1998). Gitt at en gjennomsnittlig havoverlevelse gir høyere antall laks tilbake i elva enn det som skal til for at alle gyteplasser tas i bruk, slik at denne blir fullrekruttert med lakseunger, vil havfasen sannsynligvis kun bidra til variasjon i populasjonsstørrelse mellom år og ikke til den langsiktige trenden. Det er derfor i hovedsak gjennom å forstå prosesser i ferskvannsfasen vi kan øke innsikten i hvordan klima påvirker dynamikken i bestanden og dermed også viktige forvaltningsrelevante parametre.

Denne rapporten er strukturert i fire hoveddeler.

- Scenarioer for effekten av framtidige klimaendringer på temperatur og vannføring
- Oppsummering av kunnskapsstatus for sammenhenger mellom laksepopulasjoner og vanntemperatur / vannføring
- Scenarioer for effekten av framtidige endringer i temperatur og vannføring på laksepopulasjoner
- Sammendrag og konklusjon

I kapittel 2 presenteres framtidige scenarioer for vannføring og temperatur i to forskjellige typeelver plassert i tre forskjellige klimasoner. I kapittel 3 gjennomgås en generell status for

sammenhenger mellom laks og vannføring temperatur. Dette kapitlet baserer seg på en nylig utgitt engelskspråklig samleartikkel om temaet (Jonsson & Jonsson, 2009). I kapittel 4 finnes effekten på laksebestanden når vannføring- og temperaturscenarioer blir koblet sammen med kunnskap om laksens biologi gjennom modeller.



## 2 Klimascenarier og scenarier for vannføring og temperatur i ferskvann

Ånund Sigurd Kvambekk og Ragnar Ekker

### 2.1 Utslippsscenarioer og klimaprojeksjoner

Mennesket tilfører i dag betydelige mengder gasser til atmosfære og hav fra blant annet burning av fossilt brennstoff, og det er stor bekymring for hvordan dette vil påvirke klimaet, og dermed livet på jorden. Modeller viste tidlig at drivhusgasser, og da særlig CO<sub>2</sub>, kunne føre til en oppvarming av jorden. Ved å anta noe om fremtidens utslipp av klimagasser kan man modellere klimaet i fremtiden, en såkalt klimaprojeksjon. For at forskere skal kunne bruke og sammenlikne resultatene fra hverandres modeller har FNs klimapanel valgt noen mulige fremtidige utslippsscenarioer (SRES) (Nakićenović, 2000) (fig. 2.1.1).

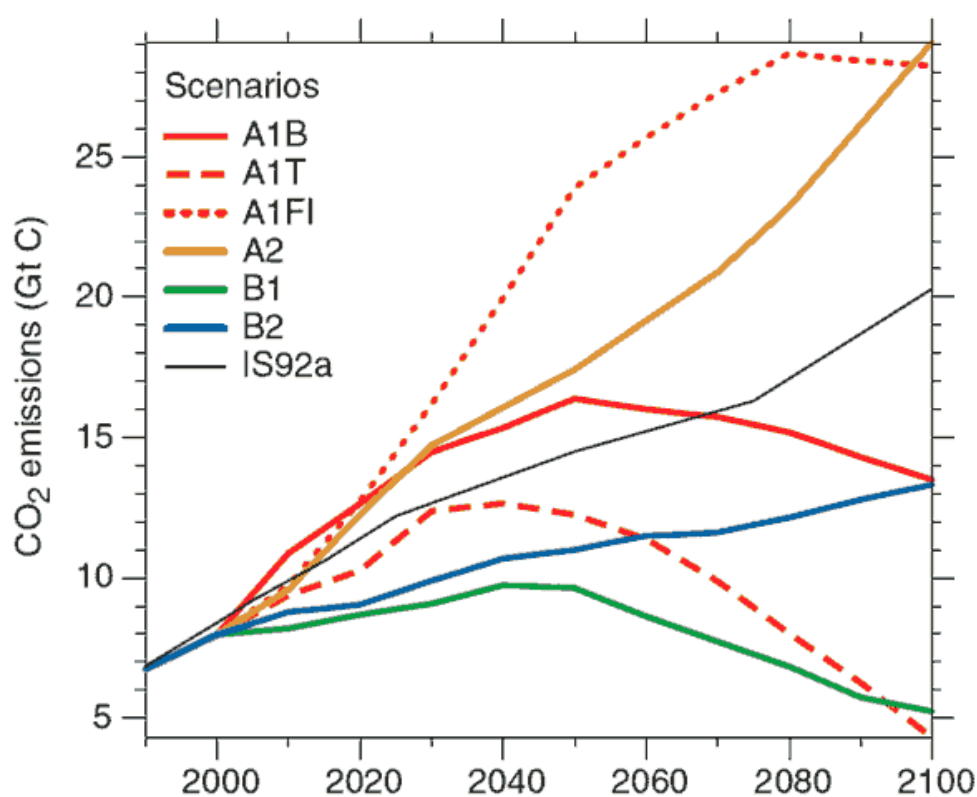


Fig. 2.1.1 Utslippsscenarioer av CO<sub>2</sub>-innholdet i atmosfæren etter SRES, FNs klimapanel.

Det brukes globale sirkulasjonsmodeller for å beregne hva det fremtidige klimaet vil bli ved de antatte scenarioene. Valg av modell vil også påvirke resultatet noe. Videre må resultatene fra de globale sirkulasjonsmodellene brukes som input i en ny regional modell med finere romlig oppløsning (nedskalering), og resultatene fra denne modellen må igjen behandles for å gi variasjoner i tidsseriene som samsvarer med virkeligheten.

Vår modellering bygger på resultater fra CES (Nordic project on Climate and Energy Systems) hvor Beldring *et al.*, (2010) har beregnet avrenningen fra flere nedbørfelt i Norge for perioden 2071-2100. Metoden er nærmere beskrevet i Beldring *et al.*, (2008). Utgangspunktet deres var nedskalerte klimavariabler fra CES prosjektet (Engen-Skaugen, 2008) som ble interpolert til eksisterende nedbør og temperaturstasjoner. Dataene ble så justert ved hjelp av en empirisk metode (Engen-Skaugen, 2007) for å gi en serie med samme månedsmidler og standardavvik i

døgndata som observert. Metoden tar også inn endringer i nedbørfrekvens. Videre ble dataene fra målestasjonene interpolert i et 1 km x 1 km gridnett og kjørt i en HBV-modell for å beregne daglig vannføring. Lufttemperaturen ble gitt en siste justering for å gi riktig avrenning i kontrollperioden. Samme justering av lufttemperaturen ble foretatt på data i fremtidens klima.

Vi valgte å bruke data fra de globale sirkulasjonsmodellene HadAM3H fra Hadley Centre (Gordon *et al.*, 2000) og ECHAM4 fra Max Planck Institute (Roeckner *et al.*, 1999), som igjen er nedskalert ved HIRHAM modellen til 55 km x 55 km (Bjørge *et al.*, 2000). For enkelhets skyld omtaler vi kombinasjonene HadAM3H-HIRHAM som Hadley og ECHAM4-HIRHAM som Echam. Vi valgte utslippsscenarioene A2 og B2 (**tabell 2.1**) som ut fra tilgjengelige modellerte vannføringsdata ga oss disse fem kombinasjonene, hvorav tre kjøring er mulige fremtids-scenarier:

- Hadley Kontroll 1961-1990
- Hadley A2 2071-2100
- Hadley B2 2071-2100
- Echam Kontroll 1961-1990
- Echam B2 2071-2100

**Tabell 2.1** Hovedpunktene i sosial, økonomisk og teknologisk utvikling i verden i scenarioene A2 og B2.

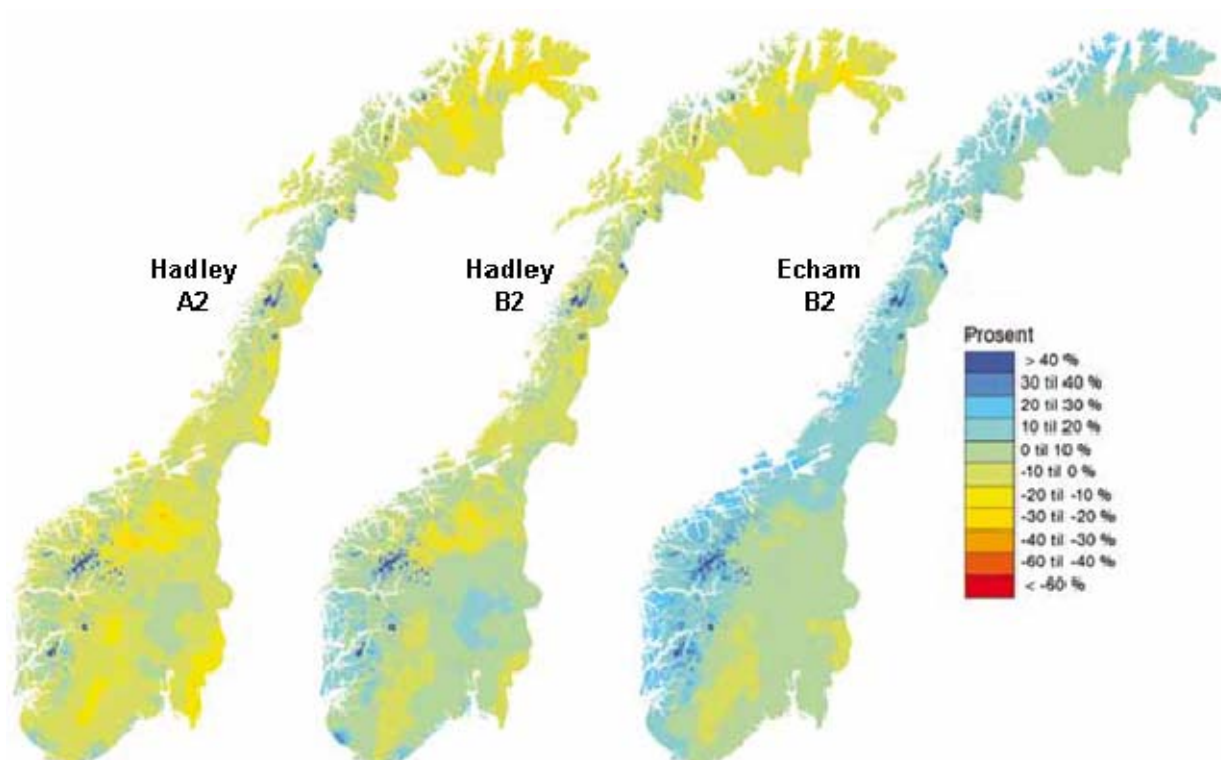
#### Scenario A2

- En verden med selvstendige selvhjulpne nasjoner. Liten vilje til å sette globale problemer foran egen vinning.
- Høy befolkningsvekst
- Regional utvikling prioriteres. Mer fragmentert og langsommere økonomisk og teknisk utvikling enn ved andre scenarier.

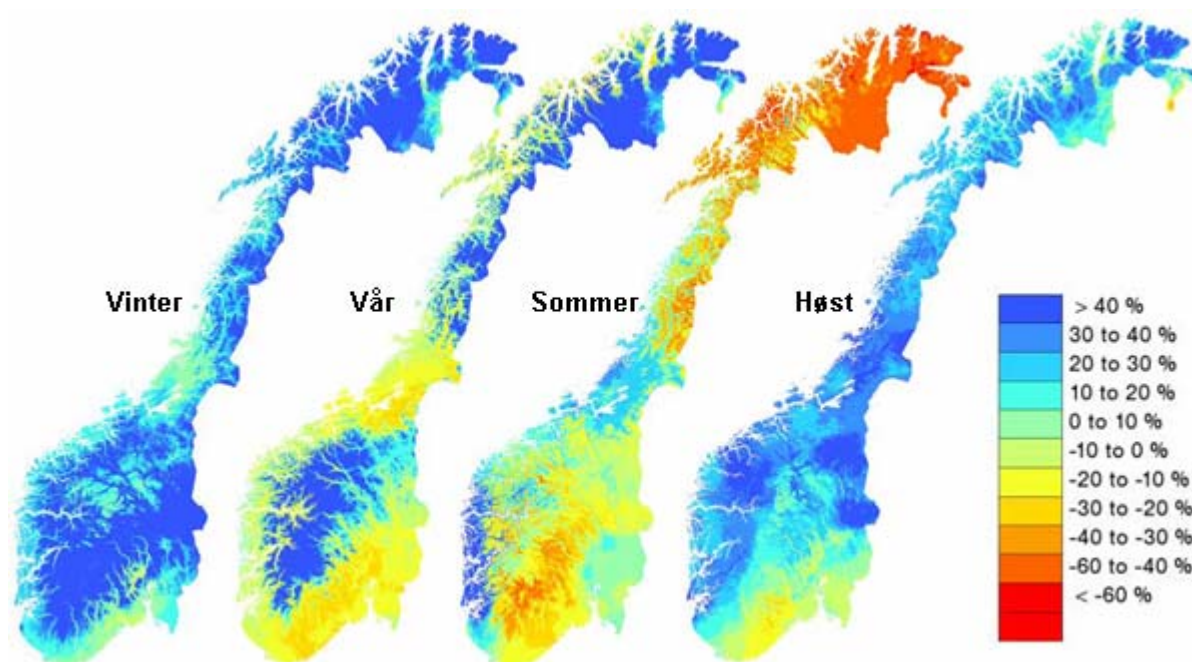
#### Scenario B2

- Fokus på løsninger på økonomiske og sosiale problemer, samt bevaring av miljøet, men mest på lokalt og regionalt nivå.
- Moderat befolkningsvekst
- Midlere nivåer på økonomisk utvikling, ikke så rask og mer spredt teknologisk utvikling enn i A1 og B1

Grovt sagt gir Echam-modellen mer vestavind og dermed større nedbørøkning i vestvendte strøk enn Hadley-modellen. **Figur 2.1.2** viser endring i årsavrenning fra 1961-1990 til 2071-2100 ved de tre klimaprojeksjonene. Deler man endringene inn i sesonger finner man betydelige endringer. Det er ennå ikke publisert noen figurer som viser endringene for våre kombinasjoner av modell, scenario og periode, men sesongforskjellene kan likevel illustreres ved **figur 2.1.3** som viser endringer til 2031-2050 med Echam-modellene og utslippsscenario IS92 (Beldring *et al.*, 2010). IS92 ligger omtrent midt mellom A2 og B2 i utslippsmengde.

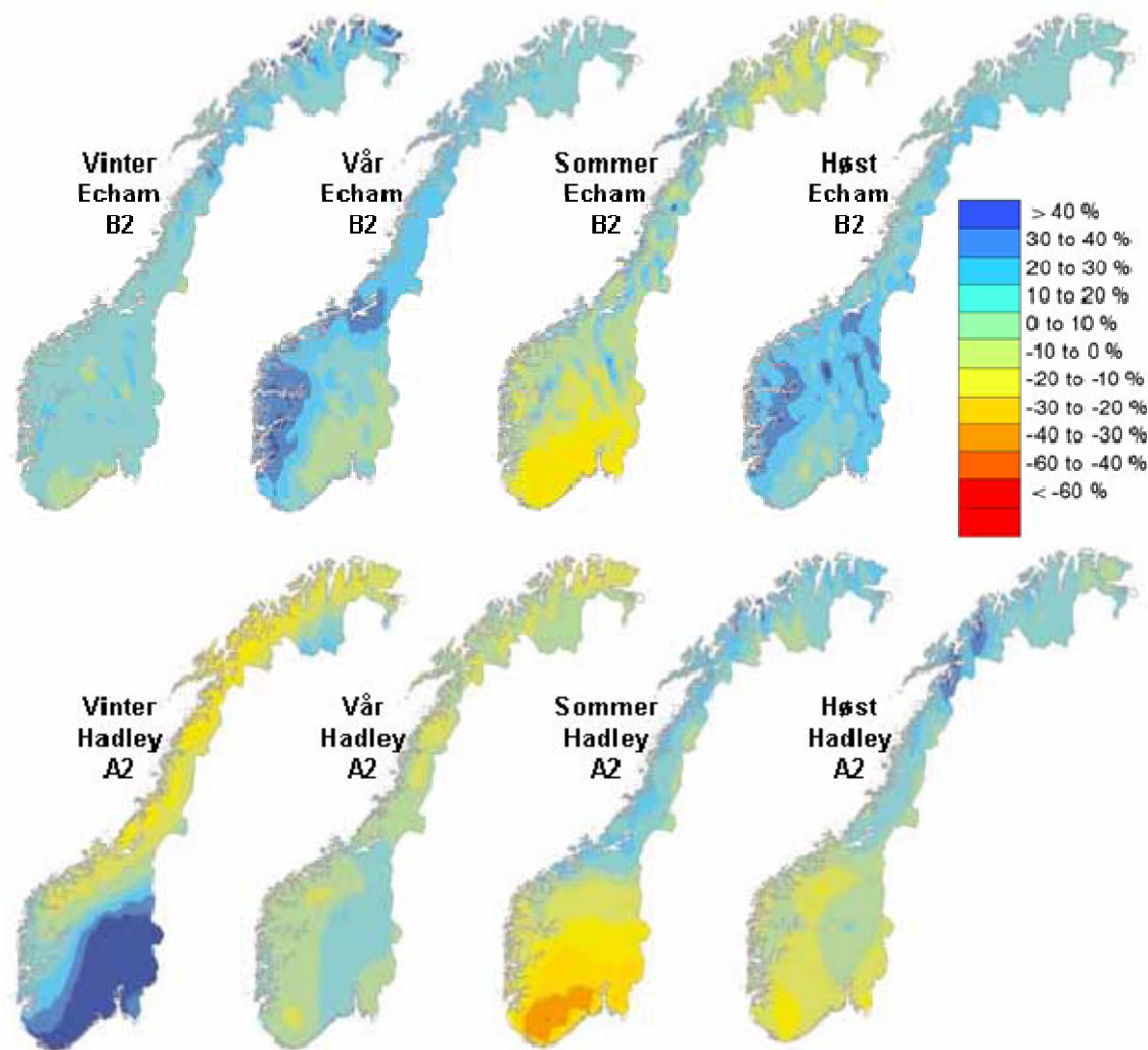


**Fig. 2.1.2** Beregnet endring i avrenningen i perioden 2071-2100 sett i forhold til perioden 1961-1990 for tre ulike kombinasjoner av modeller og utslippsscenario; Hadley A2 (venstre), Hadley B2 (midten) og Echam B2 (høyre) (Hanssen-Bauer, 2009).



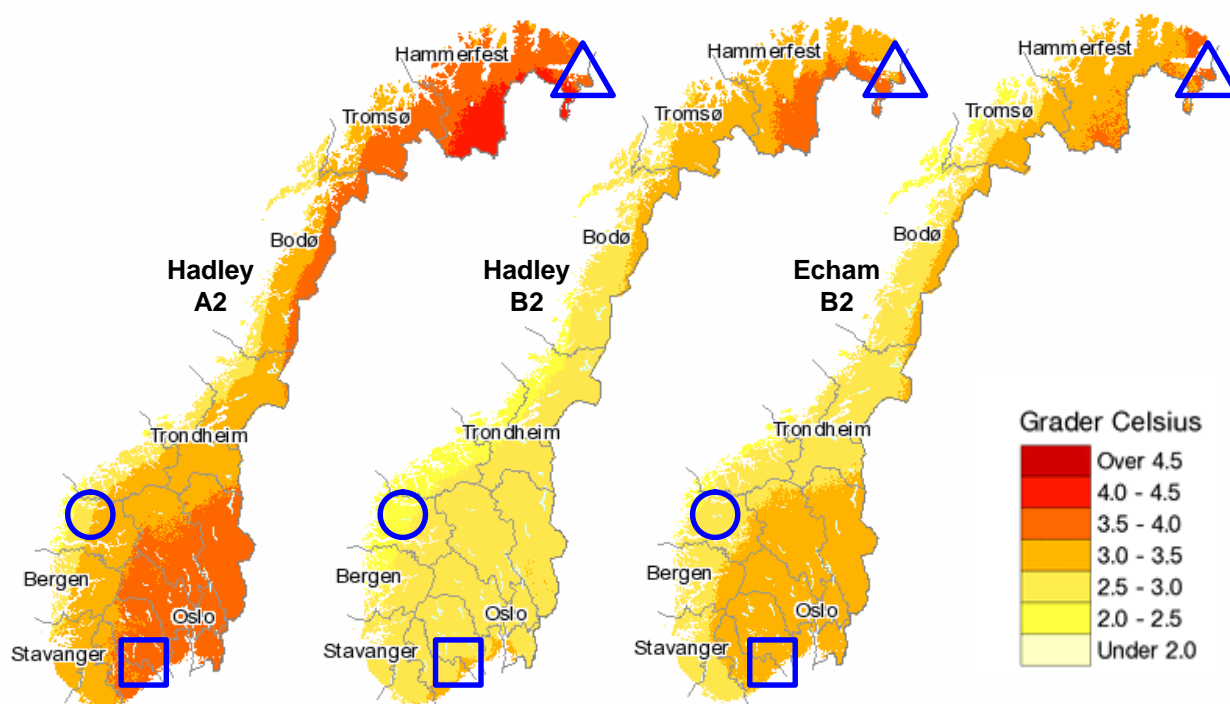
**Fig. 2.1.3** Prosentvis endring i årsavrenningen fra 1981-2000 til 2031-2050 basert på utslippsscenarioet IS92a, den globale sirkulasjonsmodellen ECHAM4/OPYC3, den regionale klimamodellen HIRHAM og den hydrologiske modellen HBV (Beldring et al., 2010). Årstidene er fra venstre: vinter (Des., Jan., Feb.), vår (mar., apr., mai), sommer (jun., jul., aug.) og høst (sep., okt., nov.).

Endringer i sesongavrenningen forårsakes av endring i nedbørmønsteret, men også lufttemperaturen virker inn. Ved temperaturer rundt frysepunktet avgjøres det om nedbøren faller som snø, og dermed akkumuleres til senere smelting, eller om nedbøren faller som regn og umiddelbart starter sin avrenning mot havet. **Fig. 2.1.4** viser sesongendringer i nedbør fra 1961-1990 til 2071-2100 (Hanssen-Bauer, 2009) beregnet ved modellene Echam B2 og Hadley A2. Størrelsen på endringene er påvirket av ulike utslippsscenarioer, men en ser også betydelige geografiske forskjeller som skyldes ulike modeller.



**Fig. 2.1.4** Prosentvis endring i nedbør fra 1961-1990 til 2071-2100. Øverst er det simulert med modellene ECHAM4-HIRHAM med utslippsscenarioet B2, og nederst modellene HadAM3H-HIRHAM med utslippsscenarioet A2. Årstidene er fra venstre: vinter (Des., Jan., Feb.), vår (mar., apr., mai), sommer (jun., jul., aug.) og høst (sep., okt., nov.).

Klimaprojeksjoner av lufttemperaturen viser også litt forskjell mellom modellene, men viktigst er valg av utslippsscenario, der A2 gir høyere temperaturstigning i østlige strøk enn B2 (**fig. 2.1.5**).



**Fig. 2.1.5** Beregnet endring i lufttemperaturen i perioden 2071-2100 sett i forhold til perioden 1961-1990 for tre ulike kombinasjoner av modeller og utslippsscenario (fra [www.SeNorge.no](http://www.SeNorge.no), Engen-Skaugen, 2008). I figuren er de tre vassdragene Nausta (sirkel), Gjerstad (firkant) og Karpelv (trekant) markert.

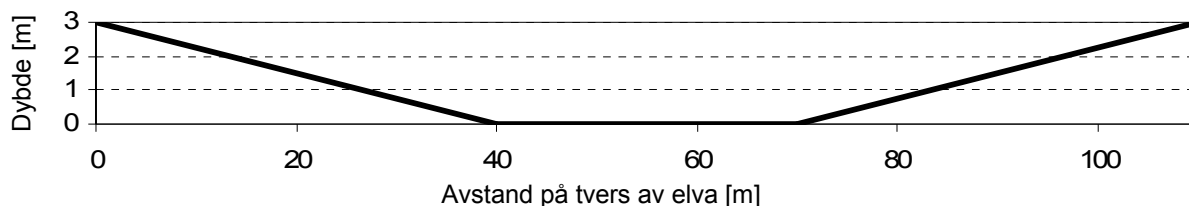
## 2.2 Vanntemperaturmodellering; metode

Den lakseførende strekningen i Nausta ble valgt som hovedvassdrag for simuleringene, primært fordi det fantes simulering av vannføringen nå og og i fremtiden, og fordi det fantes data om nåtidssituasjonen for laksen. For å lettere få frem virkningen av klimaendringene ble det bestemt å simulere en helt lik elv plassert andre steder i landet, sør på Østlandet (Gjerstad) og lengst nordøst i Nord-Norge (Karpelv). Se markeringer i **fig. 2.1.5**. Vi overførte det lokale vannføringmønsteret til denne tenkte elva ved å omregne simulerte vannføringer fra andre elver på stedet.

### 2.2.1 Rice

Vanntemperatur- og ismodellen RICE ble brukt. Det er en endimensjonal dynamisk modell (Wasantha & Shen, 1993) som har vist seg svært god i ikke alt for bratte vassdrag. Modellen virker kun for underkritisk strømhastighet, så fosser og bratte stryk må fjernes fra modellen. Som regel er dette korte strekninger som ikke gir noe vesentlig bidrag til vanntemperaturendringen på hele strekningen. RICE har gitt gode simuleringer selv ved enkle oppsett av elvegeometrien (Kvambekk, 2004).

Den lakseførende strekningen i Nausta er 10 km, og ble inndelt i 10 like lange strekninger. Fallet på strekningen ble tilpasset midlere fall på strekningen, men korte fosser ble tatt bort. I modellen ble det derfor litt større fall på de øverste strekningene og en total høydeforskjell i modellen på omtrent 24 m. Elveprofilene i modellen har en 30 m flat bunn med skrånende vegger på begge sider med en stigning på 3 m over 40 m (**fig. 2.2.1**).



**Fig. 2.2.1** Modellprofilen i RICE på tvers av elva.

Det ble brukt et Manningstall nær  $0,05 \text{ m}^{2/3}\text{s}$  (friksjon mot bunnen), som også ble brukt med godt resultat i Suldalslågen (Kvambekk, 2004).

Input til RICE er:

- Lufttemperatur
- Luftfuktighet (i vår versjon gitt som relativ luftfuktighet)
- Skydekke
- Vindhastighet
- Sikt

Fra disse variablene beregnes strålingsleddene som brukes i energiberegningene. I tillegg må det gis følgende grenseverdier:

- Øvre grense: Vannføring
- Øvre grense: Vanntemperatur
- Øvre grense: Drivende is (i vår kjøring ignorert)
- Nedre grense: Vannstand eller vannføring (i vår kjøring vannstand)

Vi har ikke lagt vekt på isdelen av RICE. Når vanntemperaturen faller under frysepunktet produseres det drivende is og kantis slik at vanntemperaturen ikke faller ytterligere. Isen kan enten drive ut av strekningen eller smelte ved mildvær, og dermed forsinke oppvarmingen.

## 2.2.2 Øvre grenseverdi for vanntemperatur

På en strekning på kun 10 km skjer det ikke så veldig stor endring i vanntemperaturen. Det blir derfor svært avgjørende for resultatene hva man setter som øvre grensebetingelse. En vanlig teknikk er å lage en regresjon mellom lufttemperatur og vanntemperatur (Mohseni & Stefan, 1999). Både lufttemperaturen og vanntemperaturen styres av energibudsjettet, og sammenhengen kan være god når elva har rent langt og vanntemperaturen er i likevekt med omgivelsene. Også mer avanserte sammenhenger er prøvd, som kunstige neurale nettverk (ANN), multipl regressjonsanalyse (MRA) og Kaotisk ikke lineær dynamisk algoritme (CNDA) (Sahoo *et al*, 2009).

Vi måtte altså lage en modell som ga oss input til øvre grenseverdi for RICE modellen. Ved parametrisering av vanntemperaturen fra lufttemperatur ser en at sammenhengen blir bedre når en midler dataene, og bedre jo lenger midlingsperioden er. Ofte blir resultatene også bedre om en tidsforskyver lufttemperaturen. En møter også dårligere sammenhenger i snøsmeltingsperioder og når vanntemperaturen går mot frysepunktet, og temperaturvariasjonene er mindre om vinteren. Dette er det gode fysiske forklaringer på.

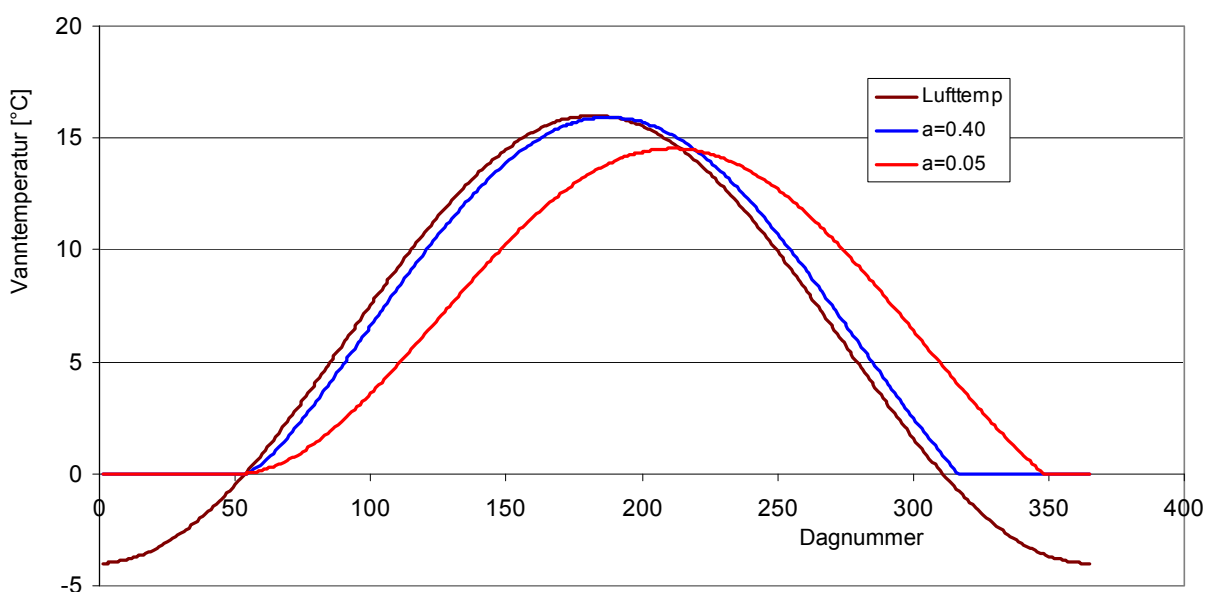
Vi ønsket en modell med en intuitiv sammenheng mellom vanntemperatur og lufttemperatur som ga oss daglige vanntemperaturer. Modellen måtte fange opp de forskjellene en ser i årstidene, for i fremtidens klima endrer årstidene seg noe, dvs. mot kortere vintre. Da Nausta skulle brukes som elveprofil også på Østlandet og i Finnmark, la vi mer vekt på å finne fornuftige sammenhenger mellom lufttemperatur og vanntemperatur med overførbarhet til fremtidens klima, enn å klare å gjenskape eksakt de målte verdiene i Nausta.

Den fysiske sammenhengen vi tok tak i er at vann som treffer et nedbørsfelt bruker ulik tid før det når et punkt lenger ned i elva. Noe vann renner på overflaten eller i de øvre jordlag, og noe lenger nede i vannmassene. Hastigheten avtar med dybden i jorda. I tillegg vil vannet bli påvirket av jordtemperaturen, som igjen er en funksjon av foregående vanntemperaturer og transporthastigheter, samt foregående lufttemperaturer, dybde og jordens ledningsevne. Jordtemperaturen gjennom året har som lufttemperaturen en sinusform, men amplituden avtar med dypet og temperaturtoppen oppstår senere på året desto dypere man kommer i jorda (Hillel, 1982).

Vår tanke var at vanntemperaturen kunne beregnes som en sum av foregående vanntemperaturer, og det falt naturlig å tenke eksponensielt avtagende ettersom mange naturlige prosesser kan beskrives slik. Det er også naturlig at dagens lufttemperatur må ha innvirkning på vannet med kortest transporttid. Vi satte da opp en formel hvor vanntemperaturen ved øvre grenseverdi i tidspunktet  $T$  ble beregnet som en sum av dagens lufttemperatur og tidligere vanntemperaturer, veiet med en eksponensielt avtagende funksjon:

$$V_T = \frac{L_T + \sum_{t=T-1}^{T-n} V_t \cdot e^{-a(T-t)}}{1 + \sum_{t=T-1}^{T-n} e^{-a(T-t)}}$$

$L_T$  er lufttemperaturen ved tidspunkt  $T$ ,  $n$  angir hvor mange dager man skal gå tilbake i tid, og  $a$  bestemmer hvor fort vekten skal avta. Vektparameteren  $a$  kan man implementere fysisk som andel grunnvann. Består vanntilstrømningen hovedsakelig av (nær) overflatevann renner det raskt, og andelen vann fra tidligere nedbørsepisoder avtar raskt, noe som kan simuleres med en stor  $a$ -verdi. Går vannet dypt i grunnen før det renner ut i elva tar dette lenger tid, og avrenningen i et gitt tidspunkt har en større andel av "gammelt" vann, altså en liten  $a$ -verdi.



**Fig. 2.2.2** Vanntemperaturen simulert etter formelen for  $V_T$  gitt i kapittel 2.2. Det er brukt  $n=10$  og variert mellom  $a=0.05$  (mye grunnvann) og  $a=0.40$  (mest overflatevann)

Om vinteren vil nedbør ofte falle som snø, og snødekket kan fange opp vann fra regnvær og isolere mot kortvarig mildvær. Avrenningen blir dermed mer grunnvann og en må ha en liten  $a$ -verdi. Samtidig satte vi vanntemperaturen til  $0,0$  °C dersom den beregnede verdien ble under frysepunktet.

I **figur 2.2.2** har vi tatt utgangspunkt i en sinusformet vanntemperatur og brukt formelen for  $a=0,05$  og  $a=0,40$ . I begge tilfellene brukte vi  $n=10$  dager, altså begrenset til å regne med bidrag i 10 dager. En ser da at temperaturforløpet ved  $a=0,40$  er nær lufttemperaturen, mens  $a=0,05$  gir en tidsforskyvet og amplitudedempet kurve som har samme karakteristika som jordtemperaturen noe under overflaten.

Ideen er så vidt vi vet ikke brukt til å beregne vanntemperatur tidligere. Derimot har Skaugen (personlig kommunikasjon) brukt metoden til å beregne bakketemperatur under et snødekke, en problemstilling med mange felles trekk.

I beregningen av vanntemperaturen vil lufttemperaturene dominere i de første beregningene, så de første tidsstegene gir markert dårligere beregning av vanntemperaturen. En bør derfor starte beregningene noe tidligere enn ved ønsket starttidspunkt.

Vi testet modellen på data fra 2007 og 2008 i Nausta, og bestemte oss for å gå 10 dager tilbake i tid i beregningene, og  $a$ -verdiene ble satt til 0,05 om vinteren, 0,4 om sommeren, og noe i mellom i snøsmeltingen. Vi beregnet en  $a$ -verdi for hver måned, og for å oppnå en klar overføring til fremtidens klima lagde vi regler for sammenhengen mellom  $a$ -verdi og månedlige lufttemperaturer ( $T$ ) som vi brukte på alle de tre lokalitetene.

- Om høsten settes  $a=0,40$  dersom  $T > 0$  °C
- Om vinteren/våren settes  $a=0,05$  dersom  $T < 7$  °C
- Er vårtemperaturen  $7$  °C  $\leq T \leq 10$  °C beregnes  $a=0,05+(0,40-0,05)*(T-7)/(10-7)$
- Om sommeren når  $T > 10$  °C er  $a=0,40$

I tillegg kjørte vi en ekstrem variant der grunnvann dominerer hele året, altså med  $a=0,05$  hele året. Det må poengteres at en elv med så stor andel grunnvannstilsig er sjelden, og utvilsomt representerer et ytterpunkt. **Fig. 2.2.3** viser lufttemperaturen, observert vanntemperatur og modellert vanntemperatur for Nausta. Som en ser er det ikke perfekt samsvar med observasjonene, men den gjensker et troverdig temperaturregime. Avviket kan skyldes at elva har rent et godt stykke som en forholdsvis stor elv før vi kommer til stedet hvor RICE-simuleringene ble foretatt, altså den lakseførende strekningen. Vanntemperaturen har da allerede fått en tilpasning til lufttemperaturen.

For å kompensere for dette har vi beregnet en ny øvre grenseverdi basert på midterste og nederste simulerte verdi. Vi har antatt at endringen fra øvre grenseverdi til midten er lik endring fra midten til nedre grenseverdi. Følgende notasjoner gjelder:

$T_0$  = Vanntemperaturen øverst  
 $T_5$  = Vanntemperaturen på midten (5 km)  
 $T_{10}$  = Vanntemperaturen nederst (10 km)

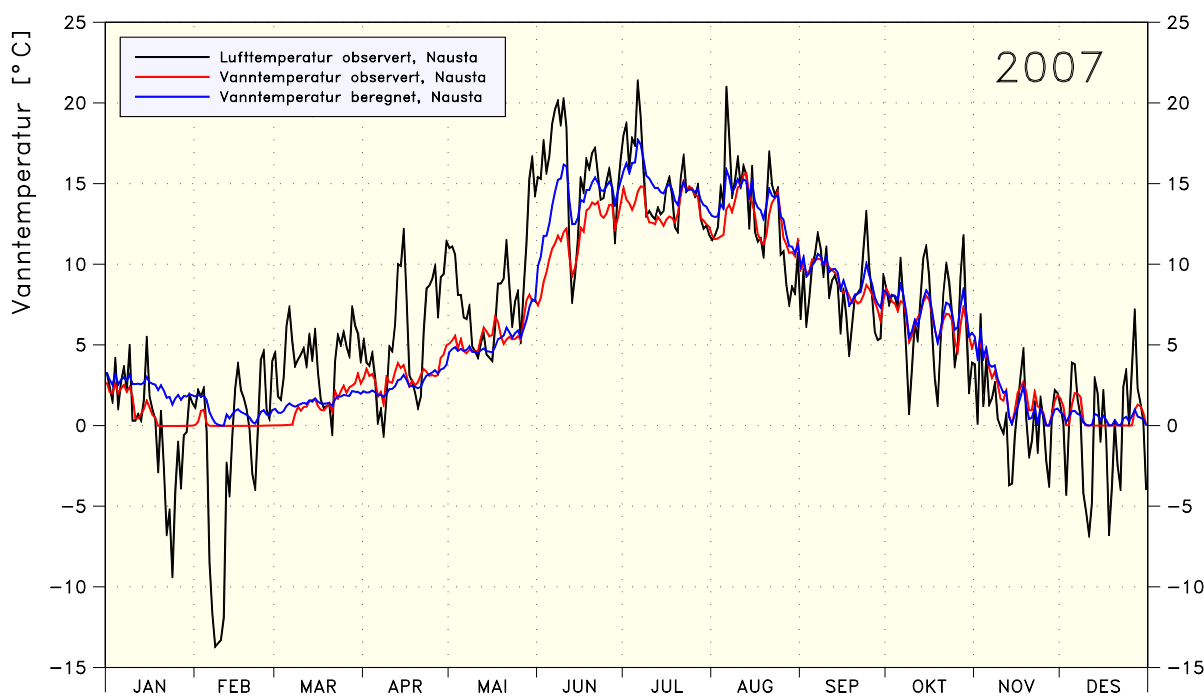
Antagelse:  $(T_5 - T_0) = (T_{10} - T_5)$

Som gir sammenhengen  $T_0 = T_5 - (T_{10} - T_5)$

Dette vil dra øvre grenseverdi i riktig retning. Har vi for eksempel antatt en for lav øvre grenseverdi forventer vi en solid oppvarming i første halvdel av elva, deretter mindre. Etter korreksjonen vil vi dermed heve øvre grenseverdi.

Vi brukte altså vanntemperaturene fra den empiriske modellen som øvre grenseverdi, og beregnet vanntemperaturen ved midtre og nedre grenseverdi ved hjelp av den fysiske modellen RICE. Fra temperaturendringen i nedre halvdel beregnet vi ny øvre grenseverdi, og igjen tillot vi ikke negative vanntemperaturer. Så kjørte vi RICE på nytt med de korrigerede øvre grenseverdiene og endte opp med de endelige vanntemperaturene på strekningene nedover elva, som igjen er brukt i laksesimuleringene.





**Fig. 2.2.3** Observert lufttemperatur i Førde (tilsvare Nausta) (svart), observert vanntemperatur i Nausta (rød) og beregnet vanntemperatur i Nausta (blå) med modellen beskrevet i kapittel 2.2. I januar skyldes avvikene blant annet at modellen må gå et par uker før den får tilstrekkelig gode tidligere vanntemperaturer å beregne fra.

### 2.2.3 Andre parametre som trengs til vanntemperatursimuleringene

Lufttemperaturen ble hentet fra Beldring sine simuleringer for Nausta, Gjerstad og Karpelv, som igjen baserer seg på nedskalerte vanntemperaturer fra CES-prosjektet. Lufttemperaturene var tilpasset midlere høyde for nedbørfeltet, og vi korrigerte dem ned til nærmere havsnivå (0,65 °C per 100 m) hvor den lakseførende strekningen lå. Det viste seg at lufttemperaturene stemte bra med observasjoner i nærliggende Førde, med unntak av vintermånedene. For å ha et mer realistisk temperatursett ble det derfor foretatt en korreksjon av lufttemperaturene, både i historiske og fremtidige data. Vi beregnet månedsmidler fra nærliggende meteorologiske stasjoner for en felles periode, og brukte differansen som korreksjon på alle de daglige lufttemperaturene. Hvis observert lufttemperatur i desember for eksempel var 0,5 grader kaldere enn den simulerte, ble alle døgnverdiene i desember fratrukket 0,5 grader. Dette gjaldt alle desembermånedene i alle simuleringårene. Temperaturendringen mellom dagens og fremtidens klima ble dermed bevart.

Skydekket, luftfuktigheten og vindstyrken ble hentet direkte fra nedskalerte data fra de respektive klimaprojeksjonene. Dataene var i 55 km x 55 km rutenett, og ble interpolert fra nærliggende noder vektet med invers avstandsmetode. Relativ luftfuktighet ble beregnet fra lufttemperaturen og duggpunkttemperaturen ved hjelp av Magnus-Teten approksimasjonen:

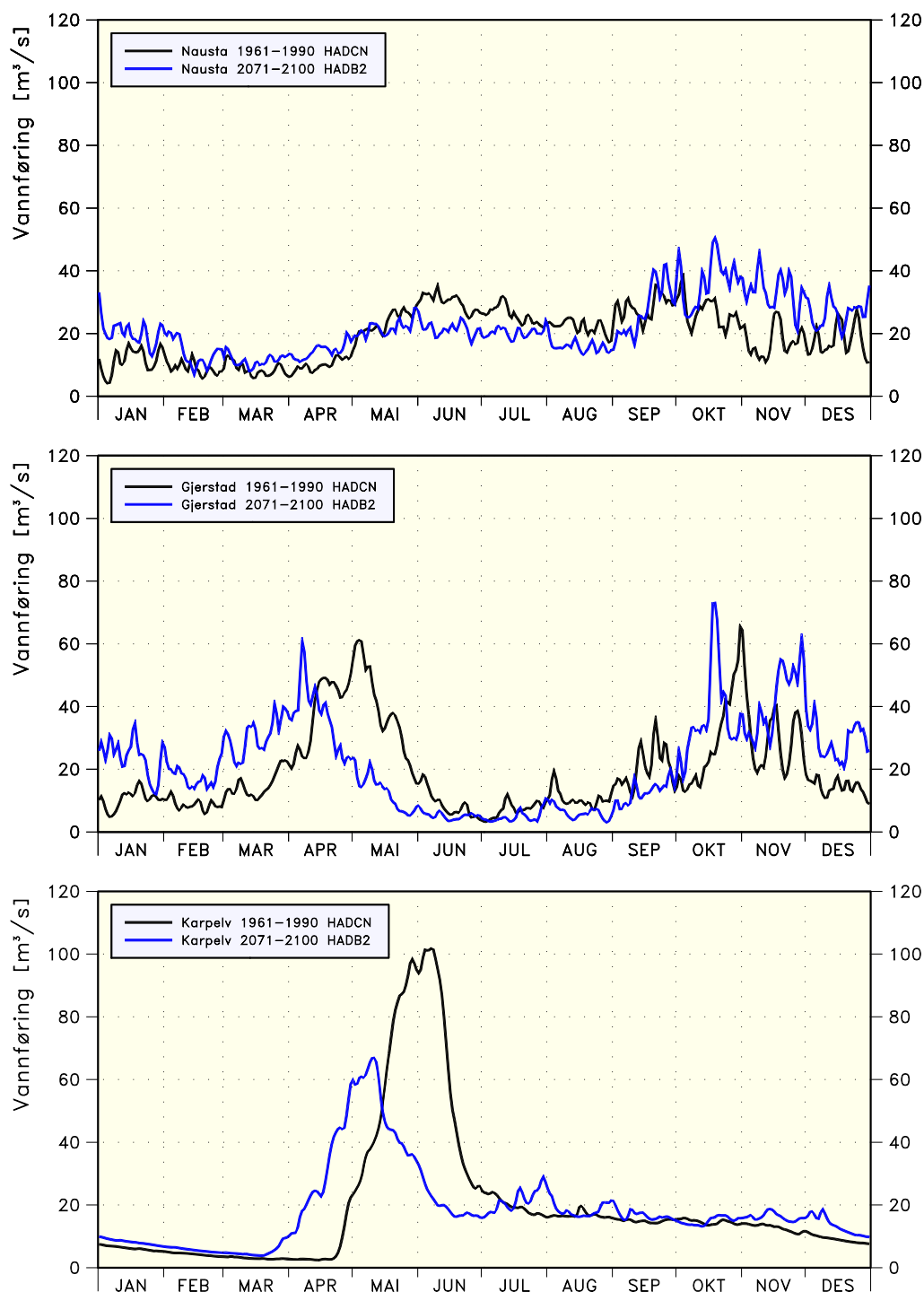
$$rh = 100 - 5 * (t2m - td2m)$$

der  $rh$  er relativ luftfuktighet,  $t2m$  er lufttemperaturen i 2 meters høyde, og  $td2m$  er duggpunkttemperaturen i samme høyde. Vi tillot ikke den relative luftfuktigheten å gå under 20 %.

Vannføringen ved øvre grense ble som lufttemperaturen hentet fra vannføringssimuleringene til Beldring. Middelvannføringen i de tre vassdragene var i kontrollperioden 1961-1990:

- Nausta = 19,318 m<sup>3</sup>/s
- Gjerstad = 6,315 m<sup>3</sup>/s
- Karpelv = 2,357 m<sup>3</sup>/s

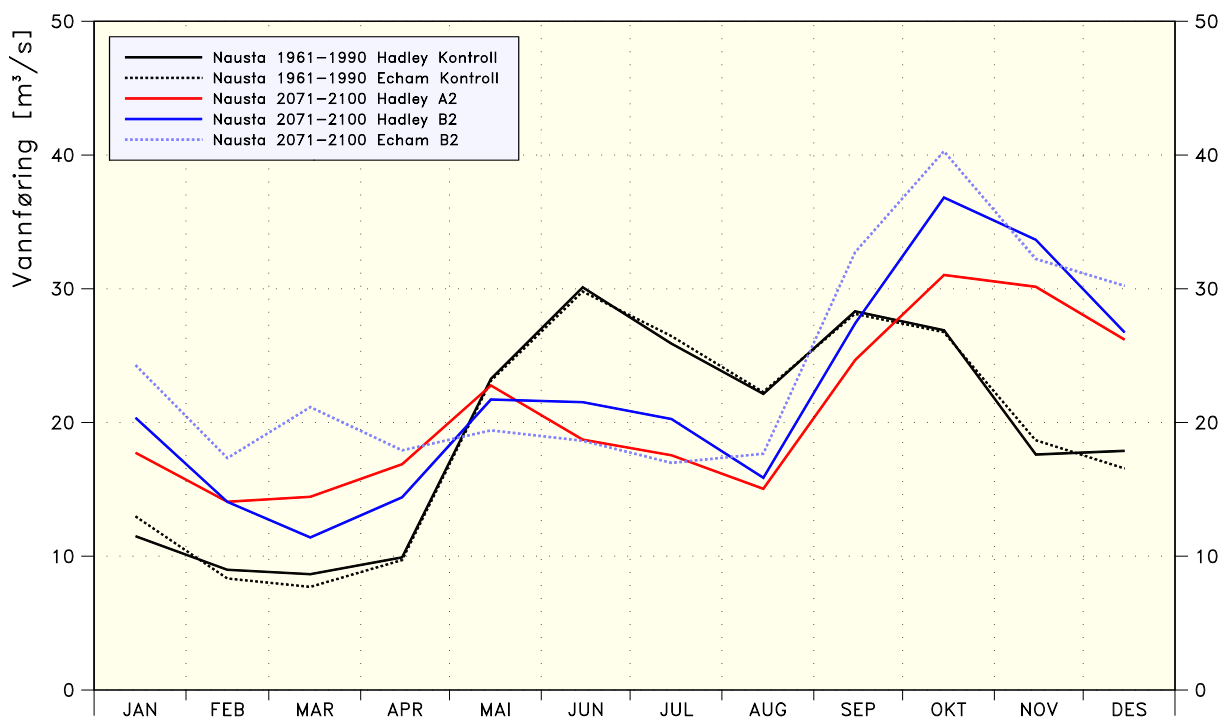
For å få samme gjennomsnitt som i Nausta skalerte vi de daglige vannføringene i Gjerstad og Karpelv med forholdet mellom middelveidene, både i kontrollperioden 1961-1990 og i fremtidens klima 2071-2100. Dette ga en vannføring tilpasset elveprofilen, siden vi brukte Naustas profil i alle simuleringene, mens det bevarte sesongvariasjonen for landsdelen. **Fig. 2.2.4** viser døgnmidler av vannføringene ved Hadley-simuleringene for kontrollperioden og utslippsscenarioet B2.



oet B2.

**Fig. 2.2.4** Daglig vannføring midlet over alle 30 år i kontrollperioden 1961-1990 (svart) og for utslippsscenarioet B2 i 2071-2100 (blå), begge ved Hadley simuleringer. Øverst Nausta, midten Gjerstad og neders Karpelv.

**Figur 2.2.5** viser månedsmidler av vannføringen i Nausta ved alle de fem klimaprojeksjonene som er simulert. Vinternedbøren vil falle mer som regn enn i dag, så vannføringen øker om vinteren og vårfloppen blir lavere. Lengst nord vil det bli liten vannføringen midtvinters. Vær klar over at flomtoppen dempes kraftig i et middelplott for 30 år da flomtoppen inntreffer til ulike tidspunkt i de enkelte år. Siden Nausta er på Vestlandet blir det som ventet mer nedbør ved Echam enn ved Hadley simuleringene i perioder der vestavind dominerer (høst og vinter). Kontrollperioden 1961-1990 viser god overensstemmelse mellom de to modellene.



**Fig. 2.2.5** Månedlig vannføring i Nausta midlet over alle 30 år i kontrollperioden 1961-1990 og 2071-2100 for modellene Echam og Hadley med utslippsscenarioene A2 og B2.

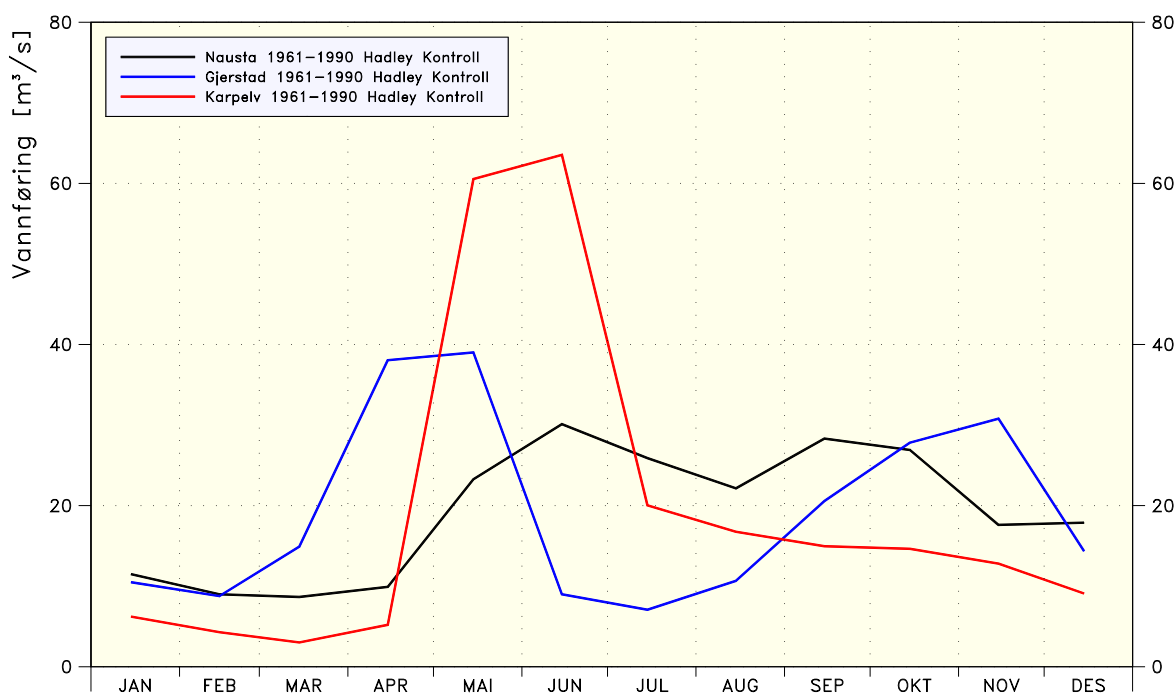
Vi antok ingen endringen i vannføringen på den lakseførende strekningen, så nedre grenseverdi ble satt lik øvre grenseverdi med en tidsforsinkelse på nesten 10 timer. Av simuleringensyn ble nedre grenseverdi omregnet til vannstand.

## 2.3 Vanntemperaturmodellering; resultater og diskusjon

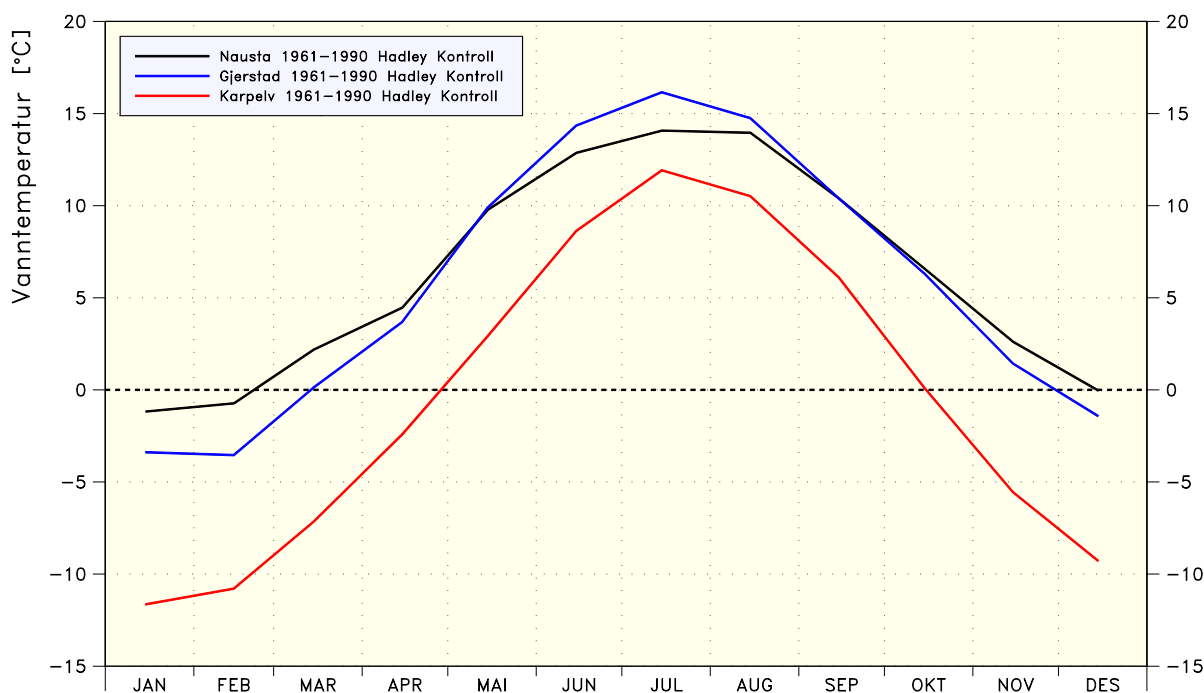
De tre vassdragene som vi simulerte ble tvunget til samme middelvannføring for kontrollperioden, men de hadde vidt forskjellig form på vannføringskurven gjennom året.

### 2.3.1 Vanntemperatur

**Fig. 2.3.1** viser månedsmidler av vannføringen i kontrollperioden (1961-1990) for de tre vassdragene beregnet ved Hadley, og **fig. 2.3.2** viser lufttemperaturen i de samme simuleringene.



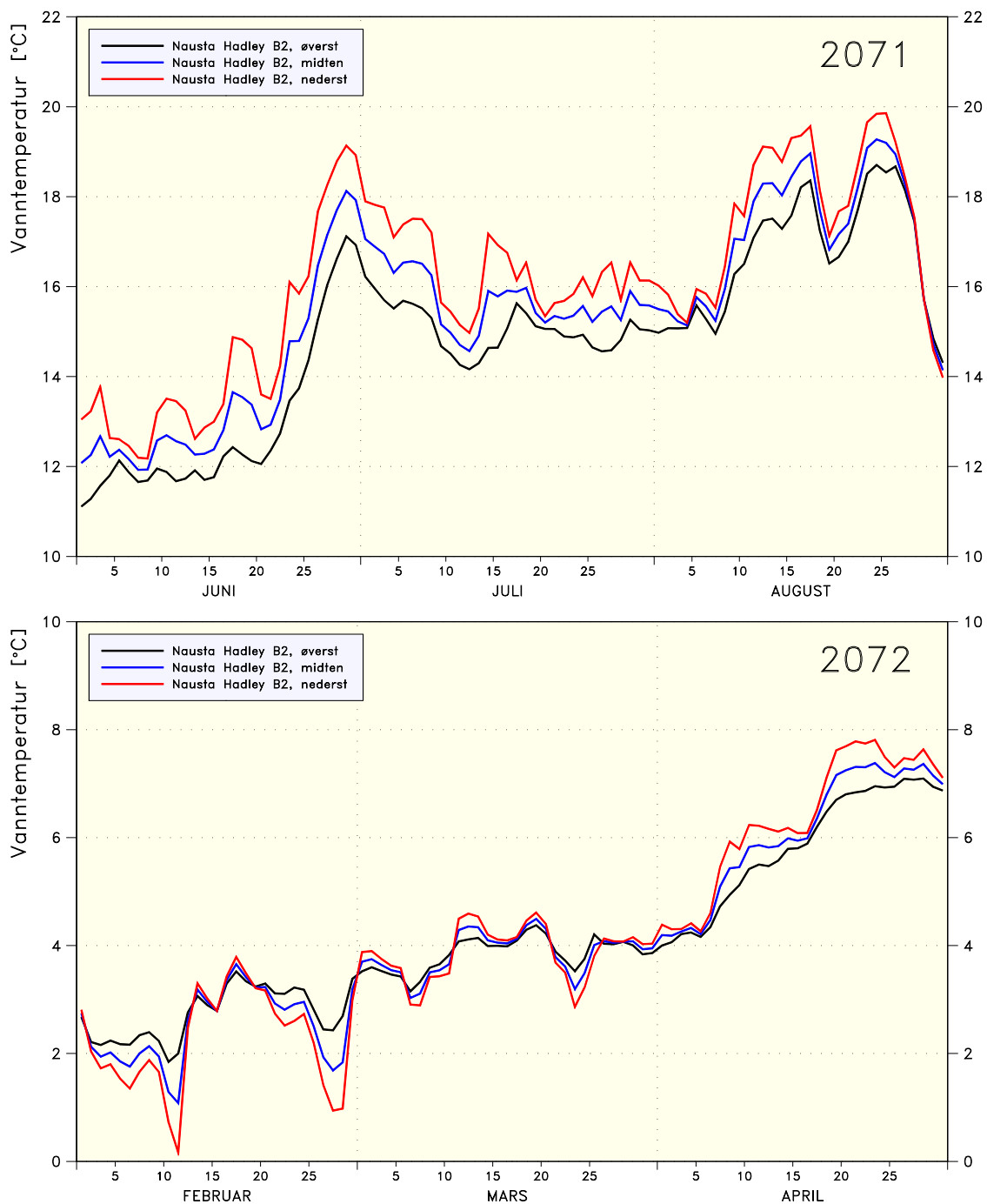
**Fig. 2.3.1** Vannføringen i kontrollperioden 1961-1990 for de tre vassdragene Nausta, Gjerstad og Karpelv, alle beregnet ved Hadley. Dataene er månedsmidler som igjen er midlet over alle år i perioden.



**Fig. 2.3.2** Lufttemperaturen i kontrollperioden 1961-1990 for de tre vassdragene Nausta, Gjerstad og Karpelv, alle beregnet ved Hadley. Dataene er månedsmidler som igjen er midlet over alle år i perioden.

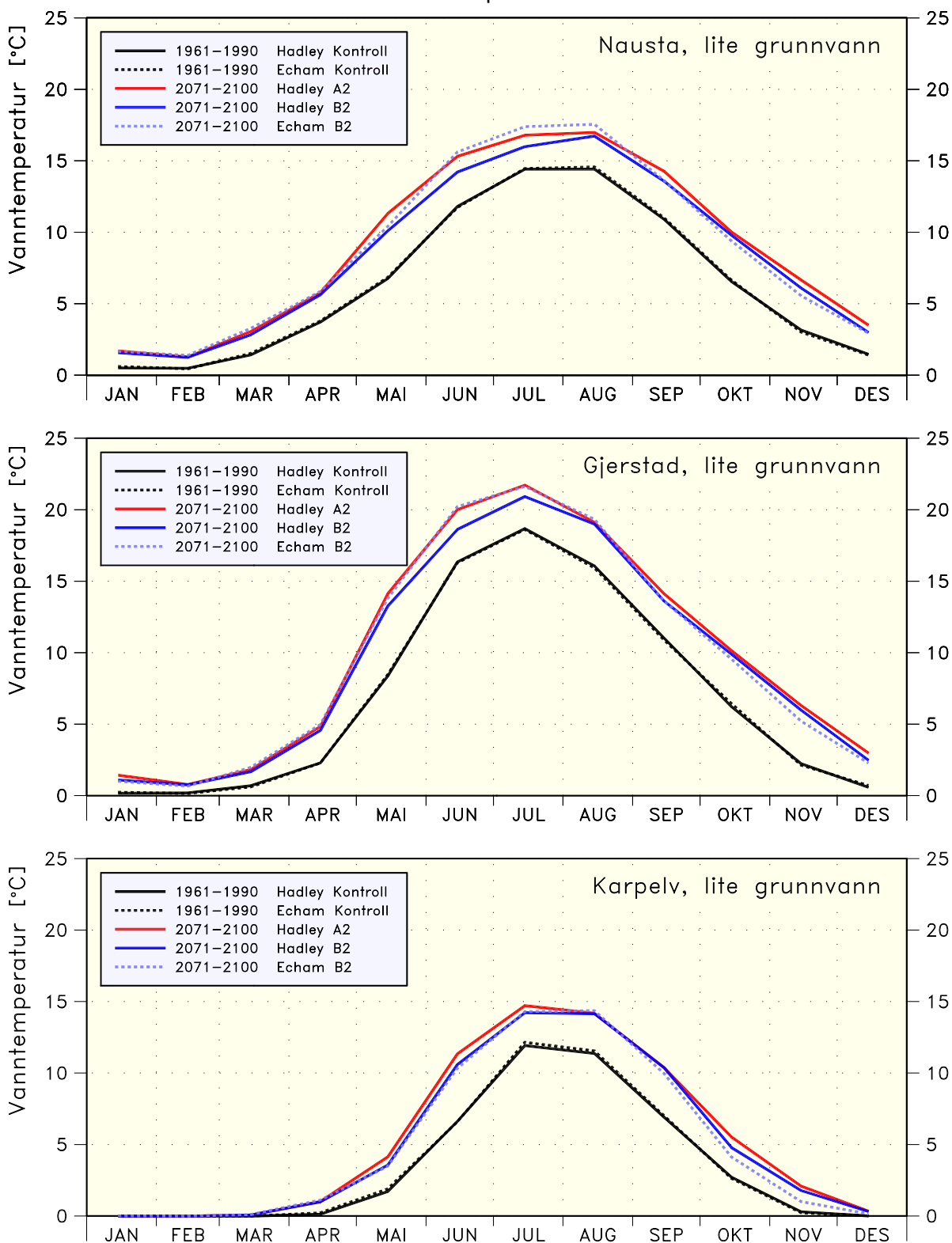
Vanntemperaturen ble beregnet for alle dager i både kontrollperioden (1961-1990) og fremtidens klima (2071-2100). Til sammen var det fem simuleringer i hver elv, og vanntemperaturen ble hentet ut for tre punkter i elva, øverst, midten (5 km) og nederst (10 km). Totalt gir dette 45 tidsserier.

Som tidligere nevnt er fastsettelsen av øvre grenseverdi for vanntemperaturen svært viktig, da endringene på 10 km er forholdsvis moderate. **Fig. 2.3.3** viser som eksempel forløpet i Nausta ved lite grunnvann og med klimaprojeksjon Hadley-B2 for en periode om sommeren og vinteren/våren. En ser en oppvarming om sommeren på inntil 2 grader ned vassdraget, mens forskjellen mellom høyeste og laveste temperatur i juli-august ved øvre grense er 5 grader, altså vesentlig mer.

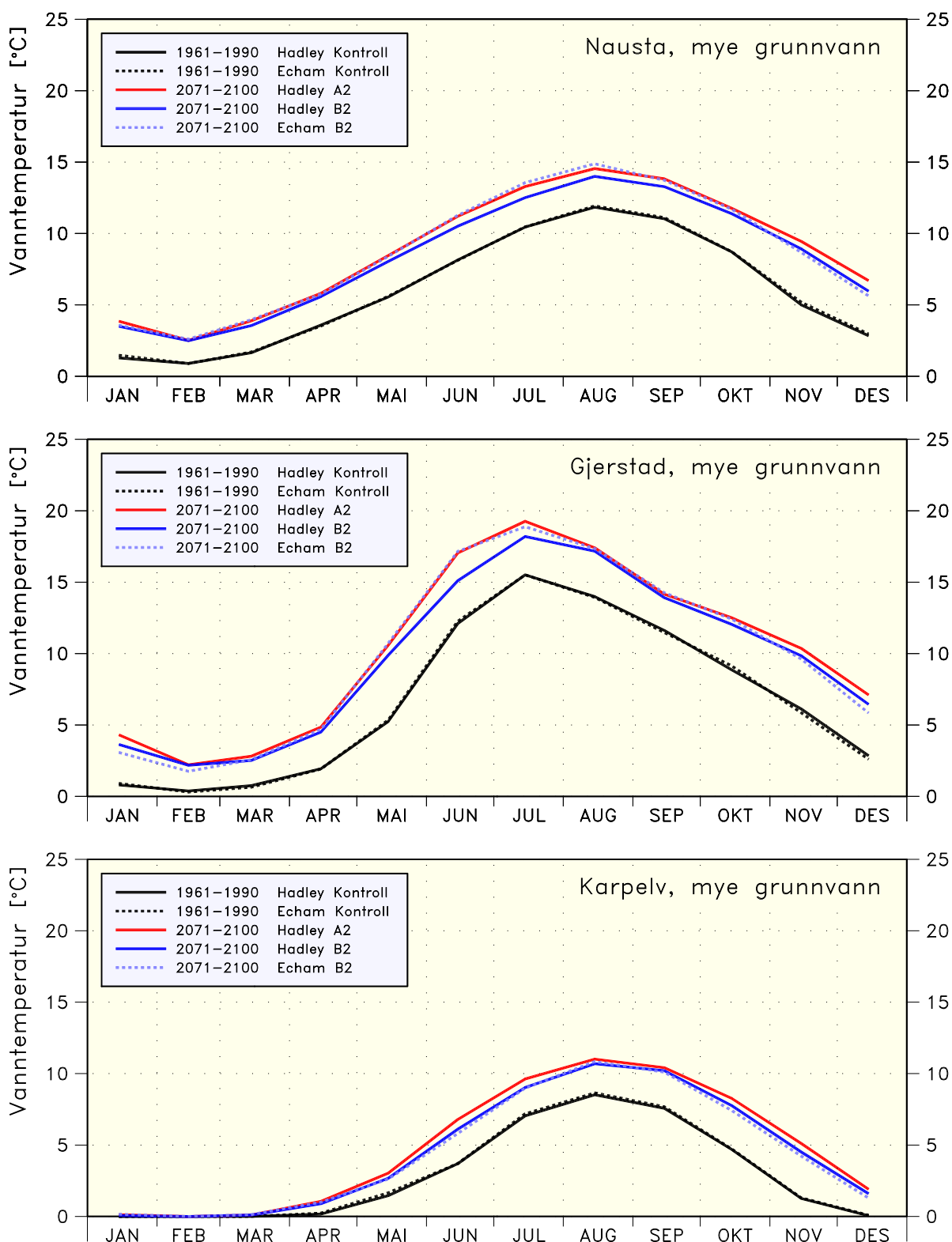


**Fig. 2.3.3** Simulert vanntemperatur i Nausta sommeren 2071 og vinteren 2072 øverst i den lakseførende strekningen, i midten (5 km) og nederst (10 km). Alle temperaturene er hentet fra en Hadley simulering med utslippsscenarioet B2. Figuren viser elv med lite grunnvann. Legg merke til at det er litt ulik vertikal skala på de to plottene.

**Figur 2.3.4** og **2.3.5** viser månedsmidler av vanntemperaturen nederst i elva for henholdsvis Nausta, Gjerstad og Karpelv ved de fem scenarioene og henholdsvis lite og mye grunnvann. Månedsmidlene er midlet over alle de 30 årene i periodene.

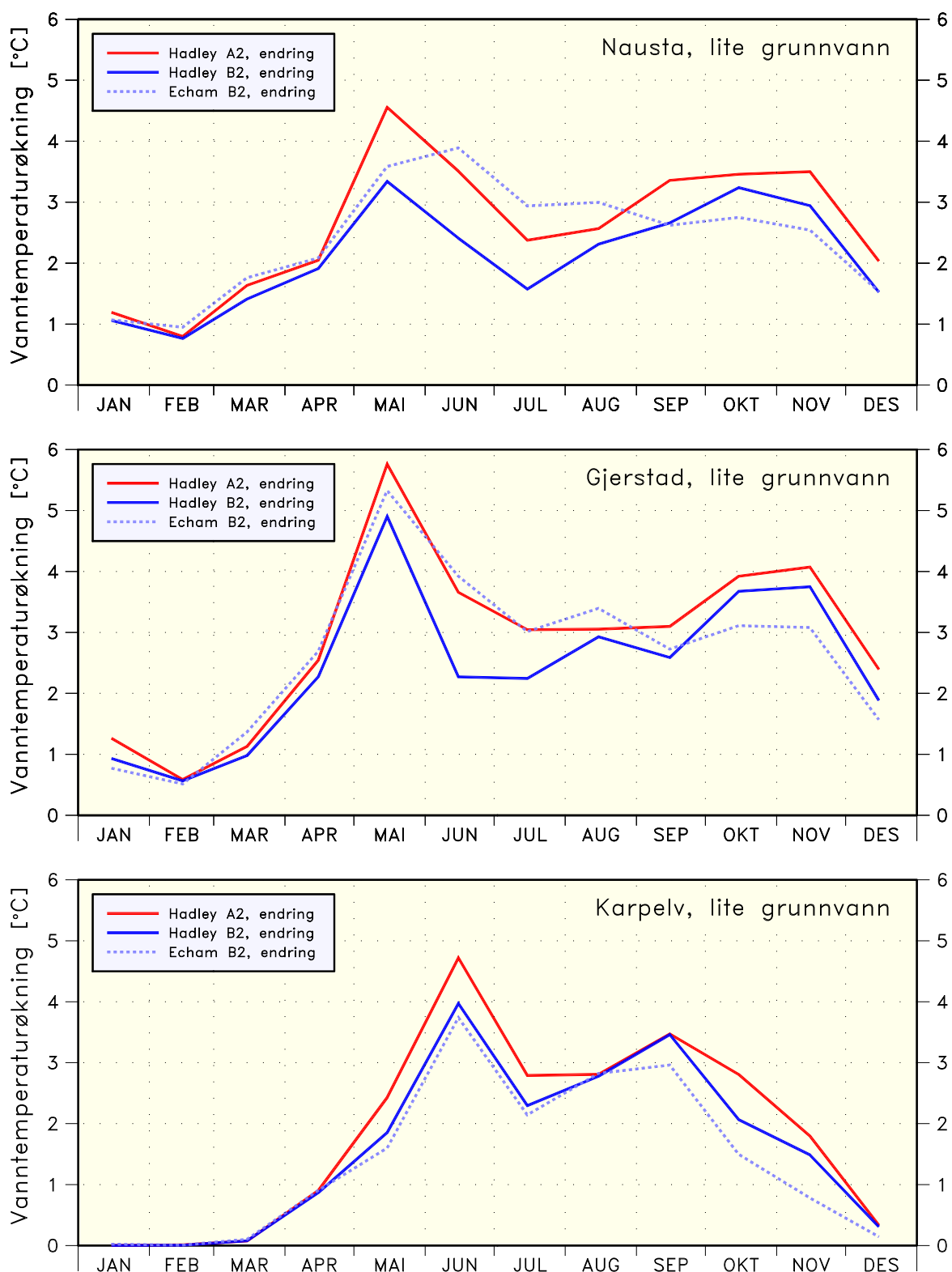


**Fig. 2.3.4** Vanntemperatur nederst i Nausta, Gjerstad og Karpelv for de fem klimaprojeksjonene i en elv med lite grunnvannstilsig. Dataene er månedsmidler midlet over alle 30 år i periodene. De to kontroll kurvene fra 1961-1990 ligger så godt som oppå hverandre, da de simulerer det samme.



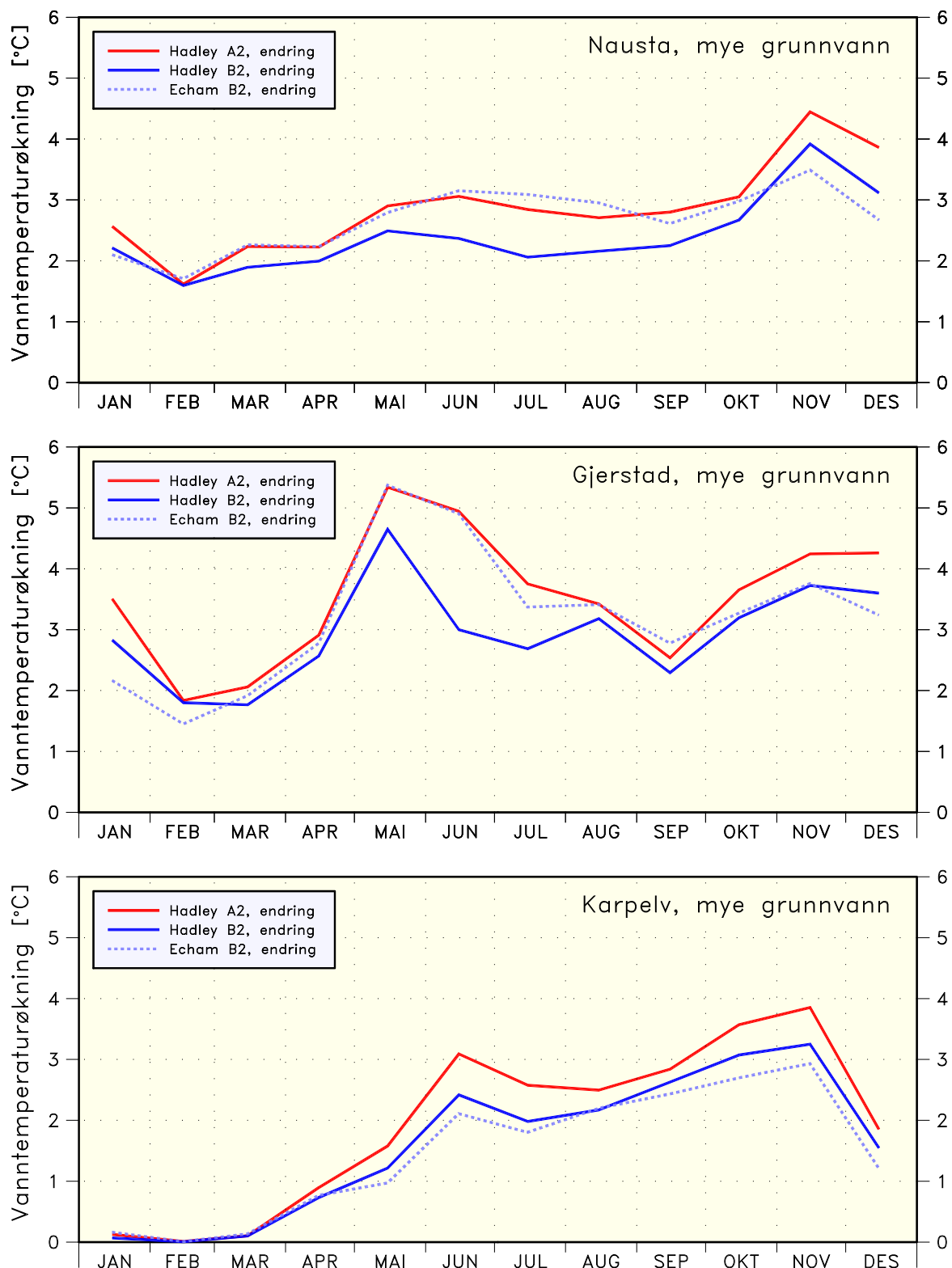
**Fig. 2.3.5** Vanntemperatur i Nausta, Gjerstad og Karpelv for de fem klimaprojeksjonene i en elv med mye grunnvannstilsig. Dataene er månedsmidler midlet over alle 30 år i periodene. De to kontroll kurvene fra 1961-1990 ligger så godt som oppå hverandre, da de simulerer det samme.

**Figur 2.3.6** og **2.3.7** viser temperaturøkningene fra kontrollperioden 1961-1990 til fremtidens klima i 2071-2100 ved de ulike projeksjonene og grunnvannsforhold.



**Fig. 2.3.6** Vanntemperaturøkning i Nausta, Gjerstad og Karpelv fra 1961-1990 til fremtidens klima i 2071-2100 i elv med lite grunnvannstilsig beregnet med Hadley A2, Hadley B2 og Echam B2. Dataene er månedsmidler midlet over alle 30 år i periodene.





**Fig. 2.3.7** Vanntemperaturøkning i Nausta, Gjerstad og Karpelv fra 1961-1990 til fremtidens klima i 2071-2100 i elv med mye grunnvannstilsig beregnet med Hadley A2, Hadley B2 og Echam B2. Dataene er månedsmidler midlet over alle 30 år i periodene.

Vi ser fra **fig. 2.3.4** og **fig. 2.3.6** at både A2 og B2 gir en vesentlig oppvarming av vannmassene i en elv med lite grunnvannstilsig, anslagsvis 3-4 grader om sommeren. I Karpelv, der det er en kald vinter i dag, vil det også i fremtiden bli is og null graders vann om vinteren, altså ingen

endring i vanntemperaturen, men vinteren blir anslagsvis en måned kortere i hver ende. I Gjerstad og Nausta stiger vanntemperaturen om vinteren med 1-1.5 grader.

Fra **fig. 2.3.5** og **fig. 2.3.7** ser vi at i elvene med stort grunnvannstilsig også blir godt oppvarmet om sommeren, 3-4 grader i Gjerstad og 2-3 grader i Nausta og Karpelv. Med unntak av Karpelv blir de oppvarmet noe mer om vinteren, anslagsvis 2-3 grader. Karpelv vil fortsatt ha en stabil, men kortere vinter selv med stort grunnvannstilsig.

### 2.3.2 Isforhold

For å simulere isforholdene har vi gått gjennom alle døgndataene for vanntemperatur og definert mulighet for islegging når vanntemperaturen er under 0.1°C. Vi teller så opp antall døgn med isleggingsmulighet i hvert år. **Tabell 2.3.1** viser årsmidlene for de tre elvene ved hver klimaprojeksjon, og endringer fra kontrollperioden til fremtidens klima.

Nausta ligger i et typisk vestlandsklima med innslag av mildvær, men en del islegging i dag. I Nausta går antall døgn med isleggingsmuligheter ned med 25-35 døgn, eller anslagsvis en måned kortere vinter. Dette gjelder for både elv med lite og mye grunnvann. Ved mye grunnvann blir elva så godt som isfri i fremtiden, og det blir også ganske lite is i elver med lite grunnvann.

Gjerstad ligger på Østlandet og er noe mer beskyttet for mildvær. Normalt er det et forholdsvis stabilt isdekke om vinteren. I Gjerstad går antall isdøgn ned med 40-52 døgn, eller anslagsvis en og en halv måned kortere vintersesong. Også her blir det så godt som isfritt i en elv med mye grunnvann. Elver med lite grunnvann vil fortsatt ha en 30-40 døgn med mulighet for is i vassdraget.

Karpelv ligger langt nord og har strenge vintre i dag. Også i fremtidens klima vil det være stabilt isdekke om vinteren, men isleggingen starter anslagsvis en måned senere og isløsningen kommer anslagsvis en måned tidligere. Det forventes 47 til 66 færre døgn med mulighet for islegging. Selv for en elv med mye grunnvann vil det være mulighet for islegging i rundt 90 døgn, eller omtrent som for en elv med lite grunnvann i Gjerstad i dag.

**Tabell 2.3.1** Middel av antall døgn pr. år for hver simulering hvor døgnmiddelet av vanntemperaturen er under 0,1°C, og endringer fra dagens til fremtidens klima.

Utslippsscenario:		Hadley			Echam		Minking 1961-1990 til 2071-2100		
		1961-1990	2071-2100		1961-1990	2071-2100	Hadley		Echam
		Kontroll	A2	B2	Kontroll	B2	A2	B2	B2
Nausta	Lite grv.	60	25	29	57	29	35	31	28
	Mye grv.	44	14	18	42	17	30	26	25
Gjerstad	Lite grv.	84	32	37	87	42	52	47	45
	Mye grv.	55	12	15	62	19	43	40	43
Karpelv	Lite grv.	172	118	125	171	125	54	47	46
	Mye grv.	152	86	94	150	88	66	58	62

### 2.3.3 Nøyaktighet

De simulerte vanntemperaturene ble sammen med vannføringen brukt som input i laksemodellen. Vanntemperaturene er generert fra simulerte lufttemperaturer og klimadata. De vil ikke gjenskape vanntemperaturene eksakt, men vanntemperaturene vil ha realistiske variasjoner både på en tidsskala av noen dager og av sesongvariasjoner. Siden den samme metoden er brukt for å generere fremtidens klima har vi god tro på at endringene i vanntemperatur blir beskrevet forholdsvis nøyaktig. Litt større usikkerhet er knyttet til endringer i isforholdene.

## 3 Oppsummering av biologiske mekanismer

Bror Jonsson

### 3.1 Innledning

I dette kapittelet gis en sammenfatning av status på kunnskap om effekter av vanntemperatur og vannføring på laks *Salmo salar* L. Referanser til andre arter av laksefisk er også lagt inn der det er naturlig og supplerer den artsspesifikke kunnskapen. Litteraturen som omhandler virkninger av klimaendringer på økosystemer og forskjellige organismegrupper vokser raskt (f.eks. Gilman *et al.*, 2006; Parmesan, 2006; Pörtner & Farrell, 2008), og har beskrevet mulige virkninger av dette på fiskeproduksjonen i ferskt og salt vann (Brander, 2007; Ficke *et al.*, 2007; Harrod *et al.*, 2009). Litteraturen har også behandlet effekter av klimaendringer på økologien til laksefisk i enkeltvassdrag slik som kongelaks *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) og rød-laks *O. nerka* (Walbaum) i Columbiaelva på Vestkysten av Nord-Amerika (Crozier *et al.*, 2008).

Korttidsvariasjon i klima fører til forandringer i fiskenes atferd, fysiologi og livshistorie (Wootton, 1998). Disse forandringene avspeiles også i økologiske variabler som gytetid, eggutvikling, klekketidspunkt, tidspunkt for når plommesekkkyngelen kommer til syne i elva, vekst, størrelse og alder ved vandring og kjønnsmodning og livslengde (Crozier *et al.*, 2008). Indirekte påvirker klimaet bestandene av laksefisk ved effekter på konkurrenter, predatorer, patogener og vannkvalitet med følger for bestandenes tetthet og utbredelse (Lehodey *et al.*, 2006).

Fordi fiskene er vekselvarme, påvirker vanntemperaturen deres fysiologiske og biokjemiske reaksjoner (Angilletta *et al.*, 2002). Dette er årsaken til at klimaet har direkte betydning for fiskenes utviklingshastighet, vekst og relaterte livshistorietrekk (Jonsson & L'Abée-Lund, 1993). Temperaturen kan også påvirke atferdsmessige reaksjoner slik som når fiskene vandrer fra ett habitat eller område til et annet (Jonsson, 1991). Vannføringsendringer kan ha en tilsvarende effekt (Tetzlaff *et al.*, 2005), men de kan i tillegg påvirke bestandene gjennom å forandre utnyttbart areal og muligheten til å vandre fra ett område til et annet (Bowen *et al.*, 2003). Det vil si at endringer i vannføring innvirker på byttedyrtilgangen og gytemulighetene, begge deler ytterst viktige for bestandenes rekruttering, tetthet, vekst, og levedyktighet. På denne måten er vannføring og temperatur ytterst viktige for laksefiskenes økologi (Heggenes *et al.*, 1999; Mather *et al.*, 2008).

Forekomsten av atlantehavslaks i Nord-Amerika har variert i takt med variasjonene i de atlantiske, multidecale oscillasjonene (AMO). AMO er en indikator for langtidsendringer i klimaet i Nord-Atlanteren som påvirker overflatetemperaturen i dette havområdet (Condrón *et al.*, 2005). I varme AMO-faser er forekomsten av laks lav, og i kalde faser er den høy. Undersøkelser i nærheten av Grand Banks, Newfoundland, der mye nord-amerikansk laks overvintrer, viser at forandringen i overflatetemperatur i samsvar med AMO, er størst om vinteren. I Europa har mengden laks gradvis blitt redusert siden 1970-årene parallelt med økningen i overflatetemperaturen i Nord-Atlanteren (Beaugrand & Reid, 2003; Jonsson & Jonsson, 2004a; Todd *et al.*, 2008), hvilket gir grunnlag for å tro at klimaet i overveiende grad styrer forekomsten av laks, selv om også mange andre forhold spiller inn, spesielt lokalt som vassdragsreguleringer, fiskeoppdrett og forurensing.

Bestandene svarer på korttidsvariasjon i klima gjennom fenotypiske endringer uten at det nødvendigvis har skjedd noen genetisk endring (L'Abée-Lund *et al.*, 1989; Crozier *et al.*, 2008). Mønsteret i de fenotypiske endringer på miljøvariabler kalles variabelens reaksjonsnorm (Angilletta *et al.*, 2003). Graden av fenotypisk plastisitet varierer imidlertid mellom bestander, og over tid kan denne evnen til fleksibel respons på miljøendringer forandres gjennom naturlig seleksjon (Angilletta *et al.*, 2002; Nussey *et al.*, 2005). Vi gjør derfor ofte en forenkling når vi skiller mellom genetiske og fenotypiske responser på miljøendringer (Crozier *et al.*, 2008). Videre har ofte forandringer i et livshistoriestadium konsekvenser for etterfølgende stadier, ikke minst fordi

overgangen mellom livshistoriestadiene er finstemte i forhold til leveforholdene i de forskjellige habitatene de bruker; for eksempel er det hos laksefisk ofte svært forskjellige omgivelser fra bekker til hav (Jonsson & Jonsson, 1993; Fleming et al., 1997). I tillegg har enkelte variabler, som vekst og fiskestørrelse, innvirkning på mange andre variabler som alder ved smoltifisering, kjønnsmodning, livslengde, eggstørrelse og fruktbarhet.

Anadrome laksefisker (de som gyter i ferskvann, men finner hovedmengden av mat i saltvann) påvirkes sterkt av klimaendringer og faktorer relatert til disse (Jonsson & Jonsson 2004b; Battin et al., 2007; Todd et al., 2008). Fosterutviklingen foregår nede i bunnsubstratet, og også plommesekkkyngelen lever der mens de forbruker det meste av plommemassen de bærer i en sekk under buken. Plommesekkkyngelen ligger ofte nedgravd mer enn en måned før de kommer opp og begynner å ta til seg føde fra omgivelsene. Når plommemassen er brukt opp, kalles fiskene parr. Parren er kjennetegnet ved vertikale bånd langs sidene (parrmerker eller fingermerker). Parren lever i perioder fra dager til år i rennende vann (bekker og elver). Noen vandrer ut i innsjøer om slike er tilgjengelige i nedslagsfeltet.

Parr av atlantehavslaks er ett til åtte år i ferskvann før de smoltifiserer og vandrer til havs. De er da mellom 10 cm og 30 cm lange. En stor del av hannene kan bli kjønnsmodne og gyte høsten før de smoltifiserer (kjønnsmodne parr) og de starter nedstrømsvandringen mot havet. Hvor stor denne andelen er, varierer mellom bestander og mellom år (Österdahl, 1969; Jonsson et al., 1998a). Smoltifiseringen forbereder fisken fysiologisk, atferds- og utseendemessig til et liv i de frie vannmassene i havet (Hoar, 1988). Etter utvandring kan laksen leve ett til fire år i havet før de blir kjønnsmodne og vandrer tilbake til ferskvann for å gyte (Klemetsen et al., 2003). Gytetiden er om høsten eller tidlig på vinteren. I Norge er vintergyting bare kjent fra noen få vassdrag på Sør-Vestlandet. Etter gytingen kan fisken samme høsten vandre tilbake til ernæringsområdene i havet, eller de venter til neste vår før de vandrer ut. Hannene er gjerne i overvekt blant de første, mens hunnene dominerer blant vinterstøingene i ferskvann (Jonsson et al., 1990). Samme individ kan gyte opptil 4 forskjellige år, smålaks gyter hvert år, mellomstor laks og storlaks ofte hvert annet år, etter at de har blitt kjønnsmodne. Frekvensen av flergangsgyting er større i smålaks enn i storlaksbestander (Jonsson et al., 1991b).

Virkninger av temperatur og vannføring på laksefiskenes økologi er vel undersøkt (f.eks. Jonsson et al., 2001a, 2007), ikke minst gjennom studier knyttet til økologiske effekter av vannkraftreguleringer (Jensen, 1990, 2003; Angilletta et al., 2008). Laksefiskene regnes som kaldtvannsarter med høye oksygenkrav. Fordi vannets oksygeninnhold synker med økende vanntemperatur, kan man som følge av en klimaendring vente endringer i bestandenes levedyktighet og artenes utbredelse. Man kan vente økt artsforekomst i nord og reduserte bestander i sør, særlig små bestander er utsatte (Bürger & Lynch, 1995). Hos alle anadrome arter lagrer individene mye av energien de får av næringen i havet i reserver (fett) for bruk under fasteperioder i forbindelse med gyting og overvintring (Jonsson & Jonsson, 2003). Høyere temperatur betyr at denne opplagsnæringen blir fortere oppbrukt.

Videre i dette kapitlet oppsummeres kunnskap om laksens temperaturløse og effekter av temperatur og vannføring på aktivitet, vandring, gyting, fosterutvikling, klekking, vekst og livshistorietrekk.

## 3.2 Temperaturløse

### 3.2.1 Temperaturløse

Temperaturen begrenser artenes utbredelse (Parmesan & Yohe, 2003; Reist et al., 2006). De overlever innen grenser som kalles øvre og nedre letaltemperatur (øvre og nedre kritisk temperaturløse for overlevelse). Kritisk temperatur blir antakelig bestemt av overgangen mellom fiskens aerobe og anaerobe metabolisme (Klok et al., 2004). Grensen er ikke definert av en helt bestemt temperatur fordi oksygenmangel vil redusere metabolismen og dermed øke fiskens temperaturløse, spesielt når temperaturen endrer seg sakte (Pörtner et al., 2004). Fis-

kens toleransesone, det vil si temperaturområde den kan overleve i over tid, defineres av hvor temperaturen begynner å påvirke overlevelsen (den begynnende letaltemperaturen). Graden av temperaturstress utenfor toleransesonen er imidlertid en kombinasjon av eksponeringstiden og hastigheten i temperaturforandringen. Øvre letaltemperatur er høyere for fisk akklimatisert ved høy enn lavere temperatur, og store, kraftige temperaturforandringer kan være dødelige selv innen det som er definert som artens toleransesone (Elliott, 1994). For laksefisk er nedre, begynnende letaltemperatur i ferskvann mellom  $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$  og  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Den øvre begynnende letaltemperaturen for laks er  $27,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ , for ørret er den  $24,7\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Jonsson & Jonsson 2009b). Temperaturgrensene for å ete er i nærheten av den begynnende kritiske grensen for overlevelse, mens temperaturområdet for å vokse er litt smalere enn områdene for å ete (Fry, 1947). For eksempel begynner ørret å ete ved eller like over  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ , mens arten ikke har positiv vekst før nærmere  $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Veksten opphører ved ca.  $23\text{ }^{\circ}\text{C}$ , mens fisken tar mat til ca.  $25\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Forseth et al., 2009).

Man kan studere reaksjonsnormen til fisken med hensyn på vekst og næringsopptak i forhold til temperaturen (Huey & Kingsolver, 1989; Gilchrist, 1995; Kingsolver et al., 2004). Basert på de tidlige arbeidene til Brett (1971, 1979) og Elliott (1975a, 1976) har man laget slike kurver for ungfiskvekst i ferskvann for mer enn 20 laksefiskpopulasjoner, slik som hos ørret (Elliott et al., 1995; Forseth et al., 2009), laks (Elliott & Hurley, 1997; Jonsson et al., 2001a) og røye (Larsen et al., 2005). Disse vekstkurvene fjerner forskjeller som skyldes fiskens variasjon i kroppsstørrelse, og representerer grunnlagsmodeller for hvordan artene vokser med hensyn på temperaturen (se kapitlet om vekstmodeller).

### 3.2.2 Variasjon mellom bestander

Det er liten eller ingen variasjon i temperaturløansen mellom populasjoner innen Atlantisk laks (Elliott, 1994). Bestandene dør ut om vanntemperaturen overstiger den ultimate, øvre temperaturgrensen, som er ca.  $33\text{ }^{\circ}\text{C}$ , om det ikke finnes kaldtvannsrefugier som fisken kan bruke i varmeperioder (Berman & Quinn, 1991). For eksempel når laksefisk er blitt funnet på særdeles varme lokaliteter, har man også funnet kaldtvannsrefugier i nærheten der fisken kan unnsnippe varmen (Kaya et al., 1977; Goniea et al., 2006). Imidlertid har man i noen kalde lokaliteter funnet noe som tyder på lokal tilpasning i temperaturløansen. For eksempel fant Beaucham & Withler (1991) arvbarehet for varmetoleranse hos kongelaks *O. tshawytscha* fra kalde, men ikke varme elver. Det ser ut til at det ikke er potensiale for ytterligere økning i varmetoleransen i de varme elvene, og dette synes å gjelde generelt for laksefisk (Brett, 1956; Konecki et al., 1995a,b; Jensen et al., 2000). Vi antar derfor at det er en artsspesifikk, øvre og nedre yttergrenser for temperaturløansen.

Temperaturløansen er imidlertid påvirket av fiskens størrelse, alder og fysiologiske status (Spaas, 1960). Unge stadier er for eksempel mest følsomme for høy temperatur (Brett, 1952) og variasjoner i temperatur, enn eldre stadier (Elliott, 1994). Hos laks ligger kritisk temperatur for overlevelse under fosterutviklingen på ca.  $16\text{ }^{\circ}\text{C}$ , mens den er på ca.  $14\text{ }^{\circ}\text{C}$  for ørret (Ojanguren et al. 2001; Ojanguren and Braña 2003). Plommeseekkyngel av laks tåler ca  $22\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Ojanguren et al. 1999). Til sammenligning er den begynnende letale temperaturgrensen for plommeseekkyngel hos røye mellom  $18,7\text{ }^{\circ}\text{C}$  og  $20,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ , mens den er  $22,7\text{ }^{\circ}\text{C}$  hos førsteårs ørret-parr fra Windermere, England (Baroudy and Elliott 1994). En lignende forskjell fant Elliott & Klemetsen (2002) og Lyytikäinen m. fl. (1997),  $19,3\text{--}21,0\text{ }^{\circ}\text{C}$  mot  $23\text{--}24\text{ }^{\circ}\text{C}$ , for plommeseekkyngel og førsteårs ørret-parr fra fenoskandinaviske innsjøer. Lignende forskjeller gjelder også for andre salmonider.

Laks har således høyere temperaturløansen enn ørret og røye. På den annen side er laksen mindre tolerant for kaldt vann enn ørret. Sjørøye i saltvann har lavest temperaturløansen bestemt til  $-0,99\text{ }^{\circ}\text{C}$  sammenlignet med  $-0,81\text{ }^{\circ}\text{C}$  for ørret og  $-0,75\text{ }^{\circ}\text{C}$  for laks (Elliott og Elliott 2010). Det er generelt antatt at det er vannets oksygeninnhold i forhold til de krav fisken har til oksygen, som bestemmer hvor disse grensene for temperaturløansen ligger (Pörtner and Knust 2007).

### 3.3 Aktivitet og vandring

Fiskenes mulighet for aktivitet øker med temperaturen til et optimalpunkt, og deretter begrenses aktiviteten gradvis mer og mer av oksygenmangelen i vannet (Brett, 1964; Svendsen et al., 2004; Salinger & Anderson, 2006). Fiskens maksimale svømmehastighet og reaksjonstid øker også til et optimalpunkt (Webb, 1978; Wardle, 1980; Claireaux et al., 2006), hvoretter den begynner å avta (Roussel et al., 2004).

#### 3.3.1 Parr

I perioder med ekstremt varmt vann søker fisken etter kaldere kilder. Dette ble først vist for unger av regnbueørret og kongelaks (Kaya et al., 1977; Torgersen et al., 1999; Goniea et al., 2006). Breau (2007), som studerte laks i New Brunswick, Canada. De demonstrerte at 1- og 2-årige laksunger trakk mot kaldere vann når vanntemperaturen oversteg 23 °C. Årets yngel, derimot, viste ingen slik reaksjon. Dette tyder på at denne atferden er knyttet til fiskestørrelse og muligens også tidligere erfaringer som gjør at de vet hvor de kaldere kildene er. Derfor kan de yngste fiskene komme til å bli mer eksponert for varmt vann enn eldre hvis temperaturen øker, samtidig som de er mer følsomme for varme og temperaturvariasjoner (Elliott, 1994).

Lakseparr forandrer døgnrytme med vanntemperatur. Lakseparr er vanligvis dagaktive om sommeren, og mer skumrings- og nattaktive utover høsten (Gries et al., 1997; Johnston et al., 2004). Årets unger er mindre nattaktive enn eldre parr (Imre & Boisclair, 2004). Ørretungene er skumringsaktive med høyest aktivitet om kvelden og en mindre aktivitetstopp om morgenen (Bachman et al., 1979). Selv om dette aktivitetsmønsteret hovedsakelig er styrt av skiftingen i lysintensiteten, forandrer det seg med variasjon i temperaturen, så vel som nærvær av predatorer og mulighetene for å finne mat (Ovidio et al., 2002).

Om vinteren foretrekker laksungene kaldere vann enn 10 °C (Morgan & Metcalfe, 2001). Fisken foretrekker høyere temperatur om sommeren enn vinteren samtidig med økt mattilgang, appetitt og vekst. Et tilsvarende skifte i foretrukket temperatur er også observert hos andre laksefisker slik som for eksempel røye (Mortensen et al., 2007). På dagtid om vinteren holder unger av laks seg mer i skjul enn det de gjør om sommeren (Valdimarsson et al., 1997). Når vannet blir kaldere enn mellom 7-11 °C, blir ungfisken lyssky (Cunjak, 1988; Rimmer & Paim, 1990; Fraser et al., 1993, 1995), forlater territoriene sine i rasktrennende vann og søker skjul i holer, mellom steiner i elvebunnen og under utoverhengende elvekanter (Allen, 1940; Gibson, 1978; Rimmer et al., 1984, 1985; Heggenes et al., 1993). Det samme gjelder for andre arter som regnbueørret (Contor & Griffith, 1995), men tendensen synes svakere i islagte og turbide elver enn i åpent vann i klarvannselver (Gregory & Griffith, 1996).

En nærliggende årsak til at fisken forlater områder med rasktstrømmende vann er nedsatt aktivitet og evne til å beholde sin posisjon i strømmen når vannet er kaldt (Rimmer et al., 1985; Graham et al., 1996). Evnen til å svømme i sterk strøm avtar raskt når temperaturen faller under 6-8 °C og metabolismen blir lav. Ved høy vinteraktivitet vil fiskene redusere glykogenreservene i muskler og lever samtidig som fettreservene raskt blir forbrukt (Berg & Bremset, 1998; Jonsson & Jonsson, 2003; Næsje et al., 2006). I kaldt vann er også fiskenes evne til å hente seg inn igjen etter energibruk og melkesyreproduksjon lav (Wendt & Saunders, 1973; Wilkie et al., 1997; Jain & Farrell, 2003). Den bakenforliggende årsaken til at fisken om dagen lever mer skjult i kaldt vann er antakelig nedsatt evne til å unnsnippe likevarme predatorer, som kan opprettholde høy aktivitet selv om temperaturen er lav (Valdimarsson et al., 1997).

Vannføring påvirker også aktivitetsmønsteret. Økt vannføring om vinteren har vanligvis liten effekt på lakseparrens habitatbruk, selv om nattaktiviteten i flomperioder kan bli redusert (Robertson et al., 2004; Stickler et al., 2007). Ved lav og synkende vannføring vil parren ofte bli igjen i grunne strykområder og dø (Armstrong et al., 1998; Berland et al., 2004).

Om sommeren kan redusert vannføring få fisken til å flytte seg til dypere holer eller nærliggende innsjøer og vann. Studier Huntingford m.fl. (2001) gjorde, viste at lakseparr hadde tendens

til å vandre motstrøms ved redusert vannføring. På den annen side viste undersøkelser foretatt av Landergren (2004), nedstrømsvandring hos ørretunger under tørkeperioder. I den siste undersøkelsen overlevde fisken ved å vandre ut i brakkvann. Antakelig varierer fiskens vandringsretninger under tørkeperioder mellom bestander, og er avhengig av forholdene i habitatet der de hører hjemme. Eksperimenter i Imsa viste at ørretunger fra ulike bestander vandret i motsatt retning, avhengig av om de hadde sin opprinnelse fra bestander som gyter oppstrøms eller nedstrøms fra en innsjø (Jonsson et al., 1994). Northcote (1981) testet retningsresponsen hos unger av regnbueørret fra bestander som levde ovenfor og nedenfor en stor foss. Ørret med opprinnelse nedenfor fossen vandret i større grad nedstrøms om høsten enn de som var fra bestanden ovenfor fossen.

Høstflom kan føre presmolt ut i brakkvann, slik man har observert i Girnock Burn, Scotland (Youngson et al., 1983) og i Imsa (Jonsson & Jonsson, 2002). I Imsa er høstutvandringen av ørret mer tydelig enn høstutvandringen av laksunger (Jonsson & Jonsson, 2009a). Årsaken er antakelig at laksungene bedre er i stand til å holde sin posisjon i elva når strømmen blir sterk. De har mer strømlinjeformet kropp og større brystfinner, begge deler tilpasninger til liv i sterk strøm. Overlevelsen til høstutvandrende unger av laksefisk kan være dårlig, slik situasjonen er i Imsa (Jonsson & Jonsson, 2009a). Årsaken er antakelig at parr i liten grad er i stand til å regulere sitt ioneinnhold i kaldt sjøvann (Hoar, 1988; Zydlewski et al., 2005). Riley et al. (2008) rapporterte at laksunger som vandret ut i brakkvann om høsten ikke var fysiologisk tilpasset til liv i sjøvann. Eksperimenter i Imsa har vist at lakseparr utsatt høst og vinter har dårlig evne til å finne hjem, og at de i liten grad overlever sjøoppholdet (Hansen & Jonsson, 1989, 1991), og det samme synes å gjelde for ørret (Jonsson and Jonsson, 2009a). Predasjon er antakelig den viktigste dødelighetsfaktoren for smolt (Hvidsten & Lund, 1988; Koed et al., 2006), og viktige predatorer for unger av laksefisk i brakkvann er måkearter, storskarv, kystsel og ulike arter torskefisk. De kan alle opptre utenfor og i elvemunningene.

Under tørkeperioder kan således unger av laksefisker unngåe tørrleggingen, enten ved å bevege seg mot eller med strømmen avhengig av hvilke spesielle tilpasninger bestanden har. De overlever i kulper i elva, innsjøer og i brakkvann. Høstflom kan gi utvandring til sjøen av presmolt, men deres overlevelse er mye lavere enn for smolt som utvandrer om våren.

### 3.3.2 Smoltvandring

Smoltvandringen påvirkes av en rekke faktorer, og blant disse er temperatur og vannføring viktige. Smolten vandrer hovedsakelig ut om våren. Før utvandringen gjennomgår ungene en smoltifiseringsprosess som forbereder dem til pelagisk liv i sjøvann. Byrne m.fl. (2004) delte variablene som påvirker smoltutvandringen i regulerende og kontrollerende faktorer. Regulerende faktorer er de som påvirker fisken før den vandrer, mens de kontrollerende faktorene påvirker dem mens de vandrer. De regulerende faktorene stimulerer den fysiologiske smoltifiseringen mens de kontrollerende faktorene påvirker vandringen selv, slik som for eksempel vandringshastigheten.

De viktigste regulerende faktorene er daglengden og vanntemperaturen. Daglengden påvirker når vandringen starter gjennom at økende og avtagende daglengde forteller fisken når på året det er (Wootton, 1998). Temperaturen, på den annen side, er en driver for utviklingshastigheten under smoltifiseringen (McCormick et al., 2002). Lav vanntemperatur (under 2 °C) begrenser laksungenes respons på økende daglengde (McCormick et al., 2000). Fordi daglengden er den samme på samme dato hvert år, er ikke dette en faktor som fører til årlig variasjon i tidspunktet for smoltifisering og vandring. Andre faktorer slik som vanntemperaturen er ansvarlig for slike variasjoner. For å smoltifisere trenger fisken en viss mengde varme som kan måles som et visst antall døgngrader (antall døgn multiplisert med gjennomsnittstemperaturen i perioden). Zydlewski m.fl. (2005) viste at temperaturen som fisken utsettes for, bestemmer både atferd og fysiologiske forandringer i forbindelse med smoltifiseringen, og i tillegg når vandringsperioden begynner og slutter. Smoltvandringen starter tidligere og varer kortere når våren er mild enn når den er kald. Denne siste sammenhengen demonstrerte Handeland m.fl. (2004) for oppdrettede laksunger. Parr som ble drept opp ved 12 °C, viste maksimum  $NA^+$ ,  $K^+$ -

ATPase aktivitet i gjellene (en fysiologisk smoltfiseringsindikator), i slutten av april sammenlignet med slutten av mai hos sammenlignbare grupper oppdrettet ved 8,9 °C. Tilsvarende undersøkelser er gjort for andre arter laksefisk slik som kongelaks (Negus, 2003), regnbueørret (Wagner, 1974), sjørøye (Jørgensen & Arnesen, 2002) og flere andre (Hoar, 1988).

Varigheten av perioden smolten regulerer ioneinnholdet i sjøvann avhenger av vanntemperaturen. Hos laks er dette mellom 280-350 døgngrader ved 10 °-12 °C og 450 døgngrader ved 14 °C (Stefansson et al., 1998). Smolt som forblir i ferskvann til etter denne perioden desmoltifiserer, men kan smoltifisere på nytt neste vår (Mortensen & Damsgård, 1998).

Vanntemperaturen, vannføringen og forandringer i vannføringen er de viktigste kontrollerende faktorene under smoltvandringen. Mange studier viser at vanntemperaturen og økningen i vanntemperatur om våren er vesentlige for når smoltvandringen starter (f.eks. McCleave, 1978; Jonsson & Ruud-Hansen, 1985; Veselov et al., 1998; Whalen et al., 1999; Jutila et al., 2005). For eksempel ved å bruke kurven for temperaturutvikling om våren, modellerte Jonsson & Ruud-Hansen (1985) med høy grad av nøyaktighet når laksesmolten i lmsa vandret ut. Tilsvarende har man funnet for røye på Island (Jonsson & Antonsson, 2005). Allerede tidlig viste henholdsvis Foerster (1937) og Melnikova (1970) at smolt av rødlaks og atlantehavslaks startet tidligere enn vanlig de årene vanntemperaturen om vinteren var høyere enn normalt. Det synes ikke å være en spesifikk vanntemperatur som utløser smoltvandringen, men en kombinasjon av aktuell temperatur og økningen i temperatur om våren før utvandring. Det er også god sammenheng mellom antall døgngrader smolten utsettes for de siste månedene før utvandring og vandringstidspunktet. Dette har man i senere år rapportert fra et stort antall laksevasdrag som for eksempel Burrishole, Vest-Irland (Byrne et al., 2004), norsk-finske Utsjoki og Tana (Zydlowski et al., 2005; Orell et al., 2007). Tilsvarende gjelder for ørretsmolt (Bjorn, 1971; Solomon, 1978).

Imidlertid synes vanntemperaturen ikke å være like viktig for vandringstidspunktet i enkelte elver. Høy og økende vannføring kan utløse smoltvandringen slik som i Rickleån i Sverige (Østerdahl 1969). Også i Orkla synes vannføringen å ha vesentlig betydning for starten på smoltutvandringen (Hesthagen & Garnås, 1986; Hvidsten & Johnsen, 1993). Videre har man i Snake River, Oregon funnet at smoltvandringen til kongelaksen ble stimulert av høy vannføring i mars (Connor et al., 2003). I Halselva, Talvik, Finnmark har man funnet at antall utvandrende smolt av laks og sjørøye økte med økende vannføring og avtok med økende vanntemperatur, mens mengden ørretsmolt økte med økende vanntemperatur (Carlsen et al., 2004). Hartman m. fl. (1982) fant en sammenheng mellom tidspunktet for utvandring og vårfloppen i Carnation Creek, British Columbia. Der vandret sølvlaksesmolt ut før toppen på vårfloppen var nådd. I Halselva økte smoltutvandringen med økende vannføring dagen etter smolten vandret ut (Carlsen et al., 2004). Muligens kan smolten svare ved å bruke andre fenomener enn temperatur, strømhastighet og dyp som indikasjon på vandring, som for eksempel lufttrykket, som påvirker været i de kommende dagene. Videre synes den relative betydningen av ulike omgivel-sesfaktorer å variere mellom vassdrag, og populasjonsspesifikke tilpasninger til lokale forhold synes å kunne innvirke på tidspunktet for smoltutvandringen (Jonsson, 1991).

### 3.3.3 Gytevandringen

Laksens gytevandring tilbake mot hjemelva, starter tidlig om våren. Merkinger av laks i Norskehavet viste at fisken der begynte å vandre tilbake i mars, og de første nådde norske vassdrag i april, selv om de ikke skulle gyte før i november (Hansen et al., 1993). Så på tross av gode ernærings- og vekstforhold i havet, vandrer mange opp flere måneder før de skal gyte. Store individer kommer inn til kysten tidligere på året enn mindre fisker (Jonsson et al., 1990). Dette samsvarer med det såkalte "formuebeskyttelsesprinsippet" (definert av Clark, 1994). Det sier at dess større din nåværende reproduksjonsverdi er, dess viktigere er det å beskytte den. Fisken bør derfor være mer uvillig til å bli i havet dess større den er, fordi predasjonsfaren historisk har vært større til havs enn i ferskvann. Tidspunktet for oppvandring har også sammenheng med lokale forhold i elva. For eksempel i Dalälven i Sverige er hovedoppvandringen korrelert med vanntemperaturen om våren. Laksen kommer tidligere tilbake og vandrer opp tidli-



gere i varme enn i kalde år. Dette tyder på at vandringsstidspunktet er fleksibelt avhengig av omgivelsestemperaturen. Videre kommer laks som skal langt oppover vassdrag gjerne tidligere enn de som har kortere avstander fra sjøen til gyteplassen. Dette kan være fordi det er mer tidkrevende for fisken å vandre langt, og mer energikrevende å oppholde seg i varmt sommerkaldt vann i nedre deler av vassdraget, enn i kaldere øvre deler. Det er også mulig at fisk som skal langt oppover vassdrag bør passere varme partier lengst nede i vassdraget før varmen blir for sterk om sommeren, eller passere hindre på veien oppover når forholdene ligger til rette for det. I korte, små elver som Imsa (gjennomsnittlig årsvannføring 5,1 m<sup>3</sup>/s), vandrer gytelaksen opp først mellom august og november når de skal gyte i november – desember. I de minste lakselvene (0,5-1 m<sup>3</sup>/s) vandrer gytefisken opp like før de skal gyte (Jonsson et al., 1990). I slike vassdrag er tidspunktet for oppvandring nærmest uavhengig av vanntemperaturen. Det er vannføringen som er mest bestemmende for når fisken kommer (Jonsson et al., 2007). De kommer tidligere om vannføringen er høy enn lav, og størrelsen på vannføringen er viktigere for store enn små individer. Sammenhengene forklares nærmere i neste kapittel og gjelder ikke bare for atlantehavslaks, men også for sjøørret og stillehavslaks og ørret (Hodgeson & Quinn, 2002; Robards & Quinn, 2002; Hodgeson et al., 2006).

Ekstremtemperaturer kan påvirke oppvandring til laks. Laksefiskene kan ha vanskeligheter med å forsere fosser om vannet er kaldt (Jensen et al., 1989a, 1998). På den annen side kan varmt ellevann forsinke oppvandringen. Laksen forblir gjerne i sjøen om temperaturen på ellevannet overstiger 20 °C slik Hawkins (1989) observerte i elva Aberdeenshire Dee i Skottland. Tilsvarende er tilfelle i Imsa der flest fisk kommer opp når temperaturen er mellom 9 og 12 °C. Ekstremtemperaturer kan således innvirke på om fisken skal vandre opp. Dette skyldes at temperaturen innvirker på oksygeninnholdet i vannet og fiskens aktivitet (Brett, 1964; Salinger & Anderson 2006), samt på forbruk av lagrede energiressurser som skal vare helt til gytingen er overstått, og helst til fisken er tilbake i beiteområdet og kan oppta nye ressurser (Glebe & Leggett, 1981a).

Det er også variasjon mellom populasjoner i hva som styrer oppvandringstidspunkt. Nødvendig daglengde for igangsetting av vandring varierer mellom bestander. Det er populasjonsspesifikke tilpasninger når det gjelder tidspunktet for oppvandring i vassdrag. Disse er utviklet gjennom naturlig seleksjon over lang tid, slik at fisken trekker opp i ferskvann omkring det tidspunktet som over tid har gitt best overlevelse, vandrings- og reproduksjonssuksess i hjemelva (Jonsson et al., 2007). Fisk som har sitt ernæringsområde i nærheten av gyteelva, kan vandre opp over et forholdsvis vidt tidsrom. Sjøørret, for eksempel, kan vandre opp i ferskvann de fleste månedene i året (Jonsson & Jonsson, 2002). Fisk som beiter langt fra hjemelva har mer begrenset oppvandringsperiode, og spesielt arter som gyter kun en gang før de dør vandrer opp innen en begrenset tidsperiode, slik man ser hos stillehavslaksene. Rødlaks, for eksempel, ankommer gyteelva innen et tidsrom på ca. en måned (Hodgeson et al. 2006). Videre er dato for når stillehavslaksene kommer opp i ferskvann viktigst for hvor fort de svømmer mot gyteplassene. Seint ankomne individer svømmer raskere enn tidlig ankomne individer (Keefer et al. 2004).

Vannføringen er viktig for når laksen kommer opp i ferskvann (Banks, 1969; Jonsson, 1991). I Imsa øker antall voksne laks som kommer opp pr. døgn med økende vannføring (Jonsson et al., 1990, 2007). Allerede Saunders (1960) observerte i Eilerslie Brook, Prince Edward Island, Canada, at gytelaksen vandret opp ved flom i elva, og at de ventet ute i estuariet når vannføringen var lav. Potter (1988) rapporterte at laks i elva Fowey i England vandret opp på stigende vannføring, og at lav vannføring forsinket oppvandringen.

Likeledes dokumenterte Jonsson & Jonsson (2002) at høy vannføring stimulerte oppvandringen av sjøørret i Imsa tidlig under vandringsperioden, men at vannføringen hadde liten effekt når fisken var klar til å gyte. Da vandret de opp selv ved lav vannføring. Den klare effekten av høy vannføring tidlig i vandringsperioden kan muligens skyldes at vannføringen er på et minimum om sommeren. På den tiden kommer det kun opp sjøørret under tilfeldige regnflommer. Nærmere gytetiden er det nesten alltid god vannføring i elva og nok vann i forhold til det fisken

trenger. Men det er også slik at kravet til mye vann synker ettersom fisken nærmer seg gytetida. Tetzlaff m.fl. (2005) dokumenterte dette i studier av laks i Girnock Burn, en sideelv til Aberdeenshire Dee, Scotland. Om sommeren kom fiskene opp under regnflommer, mens de utover høsten trengte mindre og mindre vann for å vandre opp. Betydningen av høy vannføring støttes også av telemetristudier utført i elva Dee (f.eks. Hayes, 1953; Allen, 1966; Webb & Hawkins, 1989; Laughton, 1991), med tidlig oppvandring i våte år og forsinket oppvandring i tørre år (Tetzlaff et al., 2008). Dette blir videre støttet av vandringsstudier i elva Rohden, Danmark (Svendsen et al., 2004) og i Tana i Finmark og Nord-Finland (Erkinaro et al., 1999).

Svært høy vannføring kan imidlertid forsinke fisken under oppvandringen (Jonsson & Jonsson, 2002; Jonsson et al., 2007), og ved ekstremt høy vannføring kan oppvandringen stanse midlertidig (Davidson et al., 1943; Sørensen, 1951; Stuart, 1957; Jensen et al., 1989a). For eksempel i elva Mistassini i Quebec fant Trepanier m.fl. (1996) at mengden oppvandrende laks avtok med økende vannføring og at fisken foretrakk å vandre opp under fallende vannstand. Tilsvarende er funnet i laksevassdrag i Fennoskandia (Jensen et al., 1998; Lilja & Romakkaniemi, 2003), i ørretelver (Svendsen et al., 2004), og for kongelaks i Nord-Amerika (Keefer et al. 2004).

I noen studier har man funnet at vannføringen er uten betydning for når fisken kommer opp. Dette gjelder både laks (Karppinen et al., 2004; Lilja & Romakkaniemi, 2003; Thorstad & Heggberget, 1998; Thorstad et al., 2003), og ørret (Rustadbakken et al., 2004). Dette er muligens elver som er så store i forhold til de krav fisken har til vannføring, at det både sommer og høst er nok vann for fisken.

Vannføring kan virke både direkte og indirekte på vandringsmønsteret til laks. Virkningen av lav vannføring avhenger av størrelsen på fisken. Ved lav vannføring i bekker og småelver forsinkes store fisker mer enn mindre artsfrender (Jensen & Aass, 1995; Jonsson et al., 1990, 2007). Dette skyldes antakelig at store individer eksponeres lettere for fiender når vannføringen er lav, at deres mulighet til å bevege seg rundt blir redusert når det er lite vann, og at store individer er mer forsiktige enn mindre i henhold til "formuebeskyttelsesprinsippet" (Clark, 1994). Under flom, reduseres farene både fordi elvevannet blir mer grumset og dypere, og høyere vannhastighet gjør predasjon vanskeligere (Abrahams & Kattenfield, 1997). I Imsa, for eksempel, er det dokumentert at mellomlaks og storlaks blir mer forsinket ved lav vannføring enn smålaks (Jonsson et al., 1990, 2007). Tilsvarende er funnet for laks i elva Miramichi, Canada (Mitchell & Cunjak, 2007), og for andre laksearter slik som for eksempel sølv laks i Nord-Amerika (van den Berge & Gross, 1989).

Denne sammenhengen mellom vannføring og oppvandring av gytefisken har evolusjonære konsekvenser ved at fiskestørrelsen øker med elvestørrelsen i små, men ikke i store vassdrag (Schaffer & Elson, 1975; Scarnecchia et al., 1991). I norske vassdrag kan vannføringen være begrensende for laksestørrelsen i vassdrag med årlig middlevannføring under 20 m<sup>3</sup>/s og for ørret når gjennomsnittlig vannmengde er under 0,2 m<sup>3</sup>/s (Jonsson et al., 1991b, 2001b). Vannføringen kan også begrense størrelsen på gytebestanden. I Girnock Burn i Skottland vandret det opp færre laks i tørre enn i våte år (Tetzlaff et al., 2008), og i Catamaran Brook i Canada fant Mitchell & Cunjak (2007) en klar sammenheng mellom antall laks som vandret opp og vannføringen i oppvandringsperioden. Således kan redusert og lav vannføring i vandringsperioden innvirke på laksefiskenes oppvandring. I det lange løp kan lav vannføring redusere bestandsstørrelsen, føre til at gytefisken blir mindre, og at tidspunktet for oppvandring endres.

## 3.4 Gyting

### 3.4.1 Seleksjon påvirker gytetiden

Laksen vandrer tilbake til sitt fødeområde for å gyte, og denne atferden gir grunnlag for populasjonsspesifikke tilpasninger med hensyn på tiden de skal gyte. Slike tilpasninger vil avhenge mye av vanntemperaturen (Henderson, 1963). Opp til en viss temperatur følger biologiske

funksjoner, slik som kjønnskjerlernes utvikling, Van't Hoff's regel. Denne sier at biologisk aktivitet dobles for hver 10 °C økning i temperatur (Caissie, 2006). Betydningen av dette for laksefiskenes økologi er for eksempel demonstrert i elva North Esk, Skottland. Der kommer fisken som skal gyte i de nedre, varmeste delene av vassdraget, sist opp for å gyte (Summers, 1996). Tilsvarende har man funnet i Aberdeenshire Dee. Tidlig oppvandrende individer skal høyere oppover i elva enn de som kommer senere (Webb & McLay, 1996). Denne forskjellen synes å være nedarvet og utviklet gjennom seleksjon, siden de stemmer med forutsigelser basert på forskjellene i temperatur. Men gjennom seleksjon vil slike trekk også kontinuerlig være under endring ettersom klimaet endrer seg med tiden. Ulik beskatning av laks med ulikt oppvandringstid i lange elver kan derfor ha negativ effekt på vandringstidspunkt, bestandsstørrelsen og levedyktigheten til den samlede bestanden (Thorley et al., 2007).

Dokumentasjon på hvor sterk nedarvingen for gytetid er, finnes i studier av vill og oppdrettet laks. Lura & Sægrov (1993) undersøkte gytetiden til rømt oppdrettslaks i elva Vosso i Hordaland. Rømlingene ble kjønnsmodne 21-26 dager tidligere enn villfisken i Vosso, selv om begge opplevde samme vanntemperatur i vassdraget. Vosso er ei forholdsvis vintervarm elv, og villfisken er tilpasset dette temperaturregimet og gyter senere enn oppdrettslaksen som har sine røtter i mer nordlige og kalde elver, og har siden 1970-tallet vært utsatt for kunstig seleksjon over flere generasjoner (Gjedrem et al., 1991). Derfor responderte ikke modningsprosessen hos oppdrettsfisken på samme måte som hos villfisken på temperaturregimet i Vosso. Webb m.fl. (1991), på den annen side, observerte at i Skottland gytte rømt oppdrettslaks etter villfisken som hørte hjemme i vassdraget han arbeidet. Også dette skyldes antakelig forskjellig opprinnelse for de to typene av laks. Tilsvarende har man funnet hos andre arter. Gytetiden til sølvlaks og kongelaks, som har blitt drettet opp i klekkeriet til universitetet i Washington, Seattle, er tidligere nå enn de var da bestandene ble etablert på 1950- og 1960-tallet. Årsaken synes å være kunstig seleksjon. I naturlige bestander i området har forandringen vært motsatt på grunn av en generell heving av høsttemperaturen siden 1950-tallet (Quinn et al., 2002).

Årsaken til at gytetiden er avhengig av vanntemperaturen er antakelig at fosterutviklingen er temperaturavhengig (Elliott & Hurley, 1998a), og derved også tidspunktet for klekking (Crisp, 1981). Yngelens vekst og overlevelse avhenger av tilstedeværelse av egnet mat (Frank & Leggett, 1986), predatorbeskyttelse (Shephard & Cushing, 1980) og gunstige abiotiske forhold (Elliott & Elliott, 2006). Naturlig seleksjon favoriserer individer som begynner å ete på det tidspunktet når overlevelse og vekst er best mulig (Cushing, 1982; Einum & Fleming, 2000; Letcher et al., 2004).

### 3.4.2 Variasjon i temperatur og gytetid

Temperaturen fisken gyter ved varierer mellom bestander av samme art. Peterson m.fl. (1977) rapporterte at laksen i Miramichi-elva gyte ved en vanntemperatur på ca. 6 °C og under det. Heggberget (1988) anga lavere temperature fra 1,0 til 4,7 °C for hovedgytingen til norsk villaks.

Det er også populasjonsspesifikke forskjeller i gytetid mellom norske bestander. Ifølge Heggberget (1988), varierte hovedgytetiden mellom norske bestander fra 20. oktober til 10. januar. I nordlige elver fra Sør-Trøndelag og nordover (63-70° N), var hovedgytingen mellom 20. oktober og 5. november mens den i elvene lengre sør (59-63° N) varierte mellom 25. oktober and 10. januar. Han fant videre at dagen fisken begynte å gyte hadde sammenheng med vinter-vannstemperaturen i vassdraget. Dess varmere elv, dess seinere gyting, men de lokale variasjonene er store, antakelig fordi andre faktorer også spiller inn som for eksempel habitatets tilgjengelighet til forskjellige tider (Tallman & Healey, 1991), og energikravene som vandringen stiller til de voksne (Jonsson et al., 1997). I elva Dee gyter laksen tidligst i øvre deler og gradvis seinere om høsten nedover mot lavlandet (Webb & McLay, 1996). Der varierer antakelig optimal gytetid med når det er mest lønnsomt for yngelen å komme opp fra grusen for å begynne å ete. Tilsvarende er funnet for pukkellaks fra Alaska (Sheridan 1962).

Gytetida kan endre seg radikalt etter forholdsvis kort tids seleksjon. Kongelaks flyttet fra Nord-Amerika til New Zealand har forandret gytetida dramatisk siden de ble flyttet for 90 år siden.

Også der gyter fisken seinere om høsten når fosterutviklingen foregår i forholdsvis vintervarme enn i vinterkalde elver (Quinn et al., 2000, 2001; Unwin et al., 2000). En slik rask endring i gytetid er også ventet utfra arvbærhetsstudier som er foretatt for dette trekket (Carlson & Seamons, 2008).

## 3.5 Fosterutvikling, klekking og tilsynekomst

### 3.5.1 Utviklingstemperatur

Laksen gyter om høsten eller tidlig på vinteren. Den graver ned eggene sine på grus- og steinbunn i elver der eggene klekker neste vår, etter at de har opplevd en viss varmesum. Varmen som trengs fra befruktning av eggene til klekking, og til når de graver seg opp fra gytegroppen og opp på bunnen, varierer mellom bestander (Beacham & Murray 1987, 1990; Konecki et al. 1995a,b; Berg & Moen 1999). Også eggenes inkubasjonstid kan sannsynligvis endres gjennom seleksjon slik Hendry m.fl. (1998) rapporterte for nord-amerikansk rød laks. Resultater Wallace & Heggberget (1988) rapporterte skiller seg fra dette ved at de ikke fant forskjell i den varmen som trengtes for fosterutvikling hos fem bestander laks fra Nord- og Sør-Norge. De konkluderte med at det ikke var lokal tilpasning i eggenes inkubasjonstid hos laks. Hovedårsaken til at Wallace and Heggberget (1988) kom fram til dette kan, være at den klimatiske variasjonen mellom bestandene var liten, selv om de brukte egg som kom fra bestander spredt over en forholdsvis stor breddegradsgradient. Klimaet langs norskekysten domineres av Golfstrømmen hele veien fra Vestlandet og nordover.

Det er antakelig en optimaltemperatur for eggutviklingen. Ojanguren & Braña (2003) fant maksimal embryo-overlevelse mellom 8 og 10 °C, og ingen overlevelse når inkubasjonstemperaturen oversteg 16 °C. De anga en øvre temperaturgrense for larveutviklingen på mellom 14 og 16 °C for laks. Også den temperaturen morfisken opplever påvirker avkomoverlevelsen. Pankhurst m.fl. (1996) rapporterte normal eggoverlevelse og eggløsning hos regnbueørret holdt ved 9 og 12 °C, men redusert eggoverlevelse hos fisk holdt ved 15 og 18 °C. Ingen hunnfisk fikk eggløsning når de ble holdt ved 21 °C. Disse resultatene viser at høy temperatur under kjønnsmodningen har skadelig effekt på eggutvikling og eggløsning, hvilket kan være eller bli et problem i noen bestander i den sørlige delen av artenes utbredelsesområde, idet det har vært gradvis økning i elvetemperaturen i senere år (Webb, 1996; Jonsson et al., 2005), og allerede nå er temperaturen i noen sør-europeiske laksevassdrag faretruende høy.

### 3.5.2 Inkubasjonstid

Flere studier angir hvor mange døgngrader som trengs fra befruktning til klekking hos forskjellige arter laksefisk. For eksempel Crisp (1981) hevder at inkubasjonen fram til 50 % klekking hos laks i gjennomsnitt tar 63 døgn ved 8 °C og 37,8 døgn ved 12 °C. Fra befruktning til larvene kommer opp fra grusen tar det henholdsvis 99 døgn og 62 døgn ved de samme temperaturrene (Gunnes, 1979). Den nødvendige varmesummen er lavere når temperaturen nærmer seg frysepunktet (Wallace & Heggberget, 1988), og den er også 10 % lavere ved 12 °C enn ved 8 °C (Crisp 1981), hvilket tyder på at nødvendig varmemengde er høyest ved en intermedieær temperatur.

Inkubasjonstiden avhenger også av andre faktorer slik som omgivelsesmessig stress. Hvis eggene stresses mekanisk, for eksempel under flom eller på grunn av oksygenmangel, klekker eggene tidligere enn det tilsvarende ustressede egg gjør (Hamor & Garside, 1976; Næsje & Jonsson, 1988). Dette skyldes at klekking igangsettes på grunn av stress som gir økt fosteraktivitet inne i egget (Ciuhandu et al., 2005).

Laksungene kommer opp etter klekking til forskjellig tid hvert år. Elliott & Hurley (1998a) studerte årlig variasjon i tilsynekomst av ørretyngel i Black Brows Beck, i Lake District, England. I perioden 1967-1996, varierte dagen for første tilsynekomst mellom 4. april og 11. mai. Det meste av variasjonen i tilsynekomst skyldes årlige variasjoner i vanntemperatur med dato for gyting som nest viktigste faktor. Gytedato hadde imidlertid stor effekt på inkubasjonstidens lengde. Videre er det en generell tendens til at fisk som kommer fra kalde lokaliteter har høyere

temperaturspesifikk utviklingshastighet enn fisk som kommer fra kalde lokaliteter (Brannon, 1987; Brannon et al., 2004). På grunn av omgivelsesmessige påvirkninger vil tabeller som angir hvor lenge egginkubasjonen varer utfra temperaturen, bare gi en tilnærmet riktig dato for klekking.

### 3.5.3 Fosterstørrelse

Inkubasjonstemperaturen innvirker på effektiviteten i yngelens plommeabsorpsjon (Kamler, 1992) og larvestørrelsen (Beacham & Murray, 1990). Ifølge Atkinson (1994) vil larvenes størrelse ved samme utviklingsmessige stadium avta med økende vanntemperatur. Dette støttes tilsynelatende av undersøkelser som Ojanguren & Braña (2003) gjorde av fosterutviklingen hos ørret. De viste at størrelsen økte når temperaturen i vannet ble redusert fra 16 °C til 4 °C. Disse temperaturene er imidlertid svært forskjellige, og viser ikke om det er en gradvis økning i størrelse med redusert temperatur eller om kurven er buet slik Beacham & Murray (1990) fant for yngel av sølv laks. Hos denne arten var larvene større når de ble utviklet ved 4 °C enn ved både 1 °C og 8 °C. Yngelen til pukkellaks og ketalaks var størst når eggene ble inkubert ved 8 °C. Derfor kan Atkinson's (1994) regel være for enkel, og fostrene størst når eggene inkuberes ved en midlere vanntemperatur.

## 3.6 Tidlig dødelighet og bestandsrekruttering

### 3.6.1 Bestandsregulering

Størrelsen på laksefiskbestander reguleres ofte ved tetthetsavhengig dødelighet på et tidlig livs stadium. Dødeligheten inntreffer ofte kort tid etter yngelen kommer opp fra grusen og skal begynne å ete (Milner et al., 2003). Tetthetsavhengige faktorer er viktigst for tette fiskebestander (Elliott, 1987; Jonsson et al., 1998b), mens tetthetsuavhengige faktorer er viktige når tettheten er lavere enn bæreevnen til habitatet (Elliott & Hurley, 1998b; Lobón-Cervía, 2007). Tettheten av eldre fisker påvirkes ofte av tetthetsuavhengige faktorer. Vannføring kan være en slik faktor (Elliott & Elliott, 2006), og dødeligheten kan være spesielt høy om vinteren. Letcher m.fl. (2002), for eksempel, rapporterte at dødeligheten til lakseparr i West Brook, Massachusetts, USA, var dobbelt så stor om vinteren enn sommeren, og den var høyere for laksungene i deres første enn i deres andre vinter. En stor del av dødeligheten skjedde ved overgangen mellom sein høst og tidlig vinter (Carlson & Letcher, 2003).

### 3.6.2 Vannføring

Man antar at den pågående klimaendringen vil gi hyppigere forekomst av ekstremvær som kan føre til både storflommer og lange perioder med tørke (Milly et al., 2002; Palmer & Raisanen, 2002; IPCC 2007). Begge deler vil kunne innvirke på framtidig avkomoverlevelse hos laksefiskene. Det er for eksempel en positiv sammenheng mellom vannføring og overlevelse av egg og yngel hos laks, både sommer og vinter (Gibson & Myers, 1988). Men ekstremflommer kan gi høy dødelighet. I år med ekstra høy vannføring i den perioden plommesekeyngelen lever nede i substratet, har man observert forhøyet dødelighet hos laks i Saltdalselva, Nordland (Jensen & Johnsen, 1999). Høy vannføring i den perioden fosteret utvikler seg inne i egget, synes å være mindre kritisk. Generelt har ørret lavest avkomoverlevelse i år med tørke og lite vann i bekker og elver om våren og sommeren. Er det tørke i den perioden plommesekeyngelen kommer opp fra grusen eller i den første tiden etter det, blir dødeligheten høy (Elliott, 1985). Dette kan være et problem, spesielt i Sør-Europa slik som Spania (Lobon-Cervia & Rincón, 2004; Lobón-Cervía & Mortensen, 2005; Nicola et al., 2008). Variasjon i årlig dødelighet hos ørreten i Spruce Creek, Pennsylvania, USA, ble for eksempel best forklart ved vannføringsforholdene om våren (Carline, 2006). Tørke som hindrer gytefisken å nå fram til gyteplassen, kan også begrense rekrutteringen. Betydningen av høy vintervannføring har man sett i Orkla (Hvidsten, 1990). Etter reguleringen har vintervannføringen økt, og med det produksjonen av lakseparr og smolt. Tilsvarende har man sett hos kongelaks i Nord-Amerika. Connor et al. (2003) rapporterte at vannføringsøkning i Snake River, Idaho, USA, økte yngeloverlevelsen i elva.

### 3.6.3 Temperatur

Innen visse grenser er det positiv sammenheng mellom vanntemperaturen i et vassdrag og yngeloverlevelsen, slik man har vist for laks på Newfoundland og New Brunswick, Canada (Gibson & Myers 1988). Men ekstremtemperaturer virker motsatt, spesielt er fosterstadiet og tidlige yngelstadier utsatt hvis temperaturen blir høy (Connor et al. 2003). Jensen & Johnsen (1999) fant høyest dødelighet hos ørret i år med lav temperatur når plommeseekkyngelen kom opp og skulle begynne å ete (Jensen & Johnsen, 1999).

Varmt vann har lavt oksygeninnhold. Ved metning reduseres mengden løst O<sub>2</sub>- med omtrent 2 % per 1 °C temperaturen stiger (Atkins, 1998). Oksygenmangel, for eksempel på grunn av høy vanntemperatur, sammen med forurensing, gir dødelighet hos egg og ungfisk. Er vannføringen i tillegg lav, kan hulrommene mellom steinene bli tettet av fint sediment og redusere oksygentilførsel til egg og plommeseekkyngel (Merz & Setka, 2004; Merz et al., 2004). Således kan høy temperatur sammen med lavt oksygeninnhold og eventuelt annen forurensing, begrense laksefiskenes rekruttering. Foster og plommeseekkyngel er mest utsatt for slike problemer i varme lokaliteter slik som i Sør-Europa.

## 3.7 Vekst

Temperaturen styrer fiskenes metabolisme og vekst (Wootton, 1998). Det bestemmer utviklingshastigheten og lengden på livshistoriestadiene. De er vekselvarme og følsomme for temperaturendringer. Temperaturutvekslingen med vannet skjer over gjellene, men mest over kroppsveggene (Elliott, 1981). På grunn av den allometriske sammenhengen mellom fiskens volum og overflate, er småfisk mer utsatt for temperaturvariasjoner enn store individer av samme art (Elliott, 1994).

### 3.7.1 Modeller

Elliott m.fl. (1995) publiserte en videreutvikling av sin egen vekstmodell (Elliott 1975a) for sammenhengen mellom spesifikk vekstrate hos ørretunger og vanntemperatur. Parameterne i modellen ble estimert på grunnlag av laboratorieeksperimenter. Modellen beskriver et trekantet vekstforløp der hjørnene er nedre og øvre temperaturgrense for vekst samt optimaltemperaturen for vekst, som er henholdsvis ca. 4, 23 og 13 °C (Elliott & Hurley, 1997). Temperatureffekten på veksten avhenger av om den er høyere eller lavere enn optimaltemperaturen. Ved lavere temperaturer enn 13 °C gir temperaturøkninger økt vekst, og ved høyere temperaturer gir temperaturøkninger lavere vekst (f.eks. Connor & Burge, 2003; Brown, 2004). En bakenforliggende årsak til det trekantede vekstmønsteret er at muligheten for vekst øker gradvis med temperaturen inntil det begrenses av vannets oksygeninnhold (Brett, 1952, 1964).

Elliotts vekstmodell har vært brukt for en rekke arter og bestander av laksefisk (f.eks. Elliott, 1994; Larsson et al., 2005; Forseth et al., 2009). Men når mange individer fra samme bestand blir testet sammen, har den spisse toppen ved optimaltemperaturen ofte passet dårligere enn et avrundet toppunkt. Dette kommer av at maksimumsveksten til ulike individer fra samme bestand gjerne er forskjellig (Elliott & Hurley, 2003). En slik modell med avrundet toppunkt er Ratkowsky m.fl. (1983) sin model. Dette er en 4-parametermodell som først ble utviklet for vekst i bakteriekulturer. Denne modellen ble reparametrisert for vekst hos lakseparr av Forseth m.fl. (2001). Parametrene er temperatur ved maksimal veksthastighet, øvre og nedre temperaturgrense for vekst og maksimal specific veksthastighet, i.e. de samme fire parametrene som Elliott m.fl. (1995) har i sin vekstmodell.

Både Elliotts og Ratkowskys vekstmodeller kan brukes til å kontrollere for forskjeller i kroppsstørrelse og temperatur ved eksperimenter og feltstudier, og forenkler derved sammenligningen i vekst mellom individer eller grupper av individer. Denne metoden ble brukt av for eksempel Einum og Fleming (1999, 2000). De undersøkte effekter av variabel eggstørrelse. Modellen ble også benyttet av Vøllestad m.fl. (2002) som studerte tetthetseffekter hos ørret. Videre brukte Nislow et al. (2004) modellen til å studere forskjeller i vekst mellom lokaliteter og år

hos lakseparr. Til dette brukte de en versjon av vekstmodellen utviklet for laks (Jonsson et al., 2001a).

På de fleste bestander Elliotts og Radkowskys modeller har blitt testet, har modellene passet godt, med et lite unntak for fisk som lever i kalde elver (Jensen et al. 2000). I spesielt kalde lokaliteter blir veksten underestimert (Nicola & Almodóvar 2004), og andre modeller som beskriver sammenhengene bedre, har blitt utviklet. De fleste av disse modellene bruker imidlertid ikke biologisk meningsfulle parametre. Ofte har man brukt polynomer, slik Ojanguren og Braña (2003) gjør. Et annet eksempel er en analytisk model som den Bacon m.fl. (2005) presenterer. Den beskriver veksten i biomasse og lengde hos lakseparr som en funksjon av omgivelsestemperatur, kroppslengde, kondisjonsfaktor (masse multiplisert med lengde opphøyd i tredje potens), dag i året, interaksjonene mellom parametrene og med livsstilparametre som kjønnsmodning som parr og andel som smoltifiserer. Totalt har modellen til Bacon m.fl. (2005) 23 parametre inkludert polynomer opp til femte grad. Modellen er kompleks med flere vekstmaksima tilpasset laksungene i Gironck Burn, Skottland. Slike modeller kan brukes til å gi en ganske nøyaktig beskrivelse av vekstforløpet, men det er naturlig å være skeptisk til hvor generelle slike modeller er, og hvor gode de er til å forutsi veksten til fisken i andre vassdrag. Forfatterne vektlegger imidlertid det faktum at veksten endrer seg med årstiden, en faktor de fleste enkle vekstmodeller utelater. For eksempel er det vist at vinterakklimatisert lakseparr har positiv vekst selv om vanntemperaturen bare er ca. 1 °C (Finstad et al., 2004b; Murphy et al., 2006), hvilket er signifikant lavere enn det sommerakklimatiserte lakseparr har (5-6 °C) (Jonsson et al., 2001a). Videre kan fisk ha kompensatorisk vekst om våren etter sulting om vinteren, slik at veksten blir 2-3 ganger høyere enn det de har om de testes sommer eller høst (Larsson & Berglund, 2006). I tillegg mister fisken mer masse om vinteren hvis temperaturen er høy enn lav, hvilket har innvirkning på vekstforløpet (Murphy et al., 2006). Slike variasjoner vil bare bli reflektert om man bruker en relativt komplisert vekstmodell.

### 3.7.2 Variasjon mellom bestander?

Optimaltemperaturen for vekst hos laksunger er 18-20 °C, hvilket er noe høyere enn optimaltemperaturen for andre laksefisker som har blitt undersøkt (ca. 15 °C). Laks er den eneste av artene som er blitt testet i saltvann. For postsmolt er optimaltemperaturen for vekst ca. 13 °C (Handeland et al., 2003).

Optimaltemperaturen for vekst avtar med fiskestørrelsen. Dette gjelder ikke bare laks, men også andre arter som har blitt undersøkt slik som for eksempel torsk (Bjørnsson & Steinarsson 2002). Det er fysiologiske årsaker til dette (Ursin, 1967; Cuenco et al., 1985), og gjør at store individer ofte lever i kaldere vann enn mindre individer av samme art. Videre er temperaturvekst-kurvens forløp spissere hos små enn store individer, det vil si at den nedre grensen for vekst ligger ved høyere temperatur, og den øvre grensen for vekst ligger ved lavere temperatur hos små enn store artsfrender (Elliott, 1975a). Det er adaptive forskjeller i veksthastighet mellom individer (Bayley & Loudenslager 1986; Jonasson 1997; Garant et al., 2003; Vandeputte et al., 2004; Blanc, 2005). Arvbarhet er et mål på hvor stor del av den fenotypiske variasjonen til et trekk som skyldes genetisk variasjon. Arvbarheten varierer fra 0 (ingen genetisk årsak til variasjonen) til 1 (all variasjon skyldes arv). Resultatene har variert mellom studiene, men arvbarheten for vekst har vist seg forholdsvis høy, vanligvis mellom 0,1 og 0,4. Men til tross for dette, er vekstforløpet i forhold til temperaturen ganske lik for forskjellige laksebestander (Elliott 1991; Jonsson et al. 2001a), og undersøkelsene gir ikke grunnlag for å anta forskjellig optimaltemperatur eller temperaturgrenser for vekst mellom bestander av samme art. I disse studiene har man antatt ingen endring eller variasjon i temperaturløpningen framover (Bradshaw et al., 2000), eller at det er bestandsspesifikke tilpasninger til lokale temperaturforhold (Gilman et al., 2006). Men de empiriske undersøkelsene så langt, tyder altså på at det er liten eller ingen adaptiv variasjon i laksefiskenes veksthastighet i forhold til temperaturen. Det meste av den observerte variasjonen skyldes fenotypisk plastisitet (Jonsson et al., 2001a; Forseth et al., 2009).

Fiskenes maksimale næringsopptak øker med temperaturen, og følger samme forløp som veksten (Jonsson et al., 2001a). For ørret fant Elliott (1975a) at optimaltemperaturen for vekst øker med økende matrasjon og næringskvalitet. Derfor har fiskespisende ørret 3–4 °C høyere optimaltemperatur for vekst enn ørret som ernærer seg på virvelløse dyr (Forseth & Jonsson, 1994; Elliott & Hurley, 2000).

Det finnes altså lite støtte for hypotesen om lokal veksttilpasning i forhold til temperatur i hjemmelva. Jonsson m.fl. (2001a) fant ingen signifikant sammenheng mellom temperaturforholdene i laksens hjemmeelver og veksten. Tilsvarende fant heller ikke Larsson m.fl. (2005) noen adaptiv sammenheng mellom vekst og habitattemperatur hos røye. Men hos røye var det sammenheng mellom fiskens maksimale vekstrate og størrelse ved kjønnsmodning i naturen. Fisk med høyt vekstpotensial har tendens til å vente lenge og bli store før de blir kjønnsmodne, og det samme gjelder for ørret (Forseth et al., 2009), og antakelig også for laks (Jonsson et al. 1991a; Jonsson & Jonsson, 2007). Det synes således å være adaptiv variasjon i vekstpotensialet tilpasset andre livshistoriekarakterer (men ikke temperatur), hvilket har stor betydning for deres reproduktive suksess, men liten sammenheng med klimaforholdene.

Det kan være unntak fra dette i svært kalde elver. Hos ørret fant Jensen m.fl. (2000) variasjon i årlig vekst mellom bestander relatert til omgivelsesforholdene. Det meste av variasjonen kan imidlertid også være en fenotypisk respons til vanntemperaturen som yngelen opplever. Denne antakelsen støttes av funn Rungruangsak-Torrissen m.fl. (1998) gjorde. De oppdaget forskjellige varianter av trypsin i sammenlignbare grupper av laks som klekket ved 6 °C og 10 °C. Trypsin er et temperaturfølsomt fordøyelsesenzym som innvirker på fiskens evne til å fordøye mat og vokse gjennom hele livet (Rungruangsak-Torrissen & Male, 2000). Forskjellige trypsinvarianter påvirker opprettholdelsesmetabolismen og fiskenes evne til proteinsyntese i hvit muskulatur. Hvilken trypsinvariant som blir utviklet, syntes å være påvirket av vanntemperaturen under fosterutviklingen og yngelens startforing. Trypsinutskillelsen og mengden trypsin som utskilles, varierer med temperaturen. Dette kan muligens også forklare hvordan Alvarez m.fl. (2006) kunne vise at metabolismen til ørreparr forandret seg avhengig av temperaturen fisken erfarte under fosterutviklingen.

Metabolismeendringer påvirker fiskens veksthastighet. For eksempel viste Cutts m.fl. (1998) signifikant sammenheng mellom metabolsk rate og vekst til laks. Derfor kan tidlig temperaturerfaring være en viktig faktor å inkludere ved sammenligninger av veksten til forskjellige fiskebestander av samme art.

Noen forfattere hevder at fisk som kommer fra kalde områder, har en nedarvet tendens til å vokse bedre enn artsfrender som vokser opp i varmere lokaliteter. Denne såkalte motgradienthypotesen (Conover & Present, 1990) synes ikke å støttes fra de vekstundersøkelser som er gjort. Nicieza m.fl. (1994a,b) påsto imidlertid at deres resultater om vekstbimodalitet og fordøyelse hos laksunger i Spania og Skottland støttet denne hypotesen. Men deres undersøkelse har liten statistisk styrke idet bare to bestander ble brukt i undersøkelsen. Dette kan, som nevnt ovenfor, være en fenotypisk respons på temperaturen fisken erfarer under fosterutviklingen, hvilket lett kan bli forvekslet med støtte for motgradienthypotesen som bygger på at forskjeller skyldes arv. Årsaken til at laksefisk viser liten grad av temperaturmessig veksttilpasning kan muligens være at de er utviklet i sesongmessig og årlig varierende klima, der fenotypisk plastisitet er mer effektivt enn genetisk tilpasning.

### 3.8 Næringsopptak og veksteffektivitet

Elliott (1975b) fant støtte for hypotesen om at temperaturen ved maksimum næringsopptak er vesentlig høyere enn temperaturen for optimal (maksimal) vekst. Det er imidlertid lite annen støtte for denne hypotesen. I de tilfeller der man har observert vesentlig forskjell mellom disse to verdiene, kan det skyldes at fisken ikke er føret til maksimum, eller at vannet ikke har vært mettet med oksygen (Forseth & Jonsson, 1994; Elliott & Hurley, 2000). I begge tilfeller kan veksten opphøre før hele vekstpotensialet er utnyttet.



Veksteffektivitet er fiskens evne til å omsette inntatt næring til kropsvekst. Temperaturen ved maksimum veksteffektivitet derimot er lavere enn temperaturen ved maksimalt næringsopptak, som funnet for laksunger av Jonsson m.fl. (2001a) (1,5-4,5 °C). Det er heller ikke noen tydelig topp i veksteffektiviteten slik det er for optimaltemperaturen for vekst. Jonsson m.fl. (2001a) fant at maksimum veksteffektivitet for laksunger var mellom 42 % og 58 %. Verdiene er lavere for ørret (20-30 %), antakelig fordi denne arten har høyere aktivitet og aggresjonsnivå. Hos røye er maksimum veksteffektivitet på samme nivå som hos laks, mellom 45-55 %, og bare lavere enn hos ørret ved temperaturer høyere enn 21° C (Larsson & Berglund, 2005; Finstad et al., 2010).

Forholdet mellom næringsopptak og vekst varierer noe mellom bestander (Jonsson et al., 2001a). Hos laks har veksteffektiviteten vist seg å være høyere i bestander som kommer fra kalde enn varmere lokaliteter. Videre synes maksimum veksteffektivitet å være ved en lavere temperatur hos disse bestandene som kommer fra kalde lokaliteter (Jonsson et al., 2001a).

Det er et videre sammenheng mellom veksteffektiviteten og veksthastigheten. Forseth m.fl. (2001) rapporterte at maksimum veksteffektivitet hos laksunger var ved 14 °C når de vokste maksimalt, og at temperaturen ved den maksimale veksteffektiviteten økte til 17 °C hos saktevoksende individer fra samme bestand. Dette tyder på at temperaturen ved maksimum veksteffektivitet kan variere avhengig av bestandsbakgrunn og veksthastigheten til individet.

### 3.9 Vekst i havet

Veksten til anadrome laksefisker øker når de kommer ut i saltvann (Jonsson & Jonsson, 2003), og temperaturen synes viktig for hvor godt fisken vokser. Undersøkelser av kongelaks viste at arten vokste bedre i varme enn i kaldere år (Macfarlane et al., 2005). Tilsvarende vokser atlantehavslaksen i havet bedre de årene det er store områder med relativt varmt vann i mai i Norskehavet, sammenlignet med år disse områdene er mindre (Friedland et al., 2000).

Todd m.fl. (2008) rapporterte imidlertid at laksens vekst i Nord-Atlanteren var redusert i senere år, samtidig som overflatetemperaturen hadde økt, spesielt om vinteren. Årsaken til dette er fortsatt ukjent, men dårligere ernæringsforhold kan være hovedårsaken, spesielt i sammenheng med redusert forekomst av raudåte (*Calanus finmarchicus* Gunnerus), en nøkkelart i de marine næringskjedene i Nord-Atlanteren, og stor økning i biomassen av sild, en direkte eller indirekte næringskonkurrent til post-smolten (Beaugrand & Reid, 2003).

Handeland m.fl. (2003) viste at optimaltemperaturen for postsmoltvekst var 13 °C, mens den maksimale veksteffektiviteten var ved 10,5 °C. Reddin et al. (2006) rapporterte at post-smolten helst oppholdt seg ved 12 °C de første månedene etter at de vandret ut fra vassdragene. Dette er en temperatur som ligger mellom optimaltemperaturen for vekst og temperatur for høyeste veksteffektivitet. Dette tyder på at laksen verken maksimerer sin vekst eller veksteffektivitet når den lever i havet, men velger en midlere temperatur.

## 3.10 Livshistorievariabler

### 3.10.1 Smoltalder og -størrelse

Det er bestandsspesifikk variasjon i alder ved smoltifisering. Dette er for eksempel indikert av arvbarhetsestimater for dette trekket (0,08-0,25, Refstie et al., 1977). Men det meste av den variasjonen man ser mellom naturlige bestander, er fenotypiske og skyldes forskjeller i veksthastighet på parrstadiet. Klimatiske forhold ungene møter i fosterstadiet, kan også innvirke på alder ved smoltifisering. Studier i lmsa indikerte at befruktete rogn som utviklet seg gjennom forholdsvis våte og varme vintrer, ga avkom som vokste bedre senere i livet og ga mer ung, ettårig smolt, enn de som utviklet seg i kaldere og tørrere vintrer (Jonsson et al., 2005). Strothotte m.fl. (2005) rapporterte en lignende sammenheng mellom førsteårs vekst og alder ved smoltifisering hos canadisk laks. Ved høy vintervanntemperatur gjennom fosterutviklingen vil eggene klekke tidligere, og gi en forlenget første veksts sesong, som kan føre til bedre førsteårs tilvekst (Elliott et al., 2000). Videre kan fødetilgangen bli bedre etter en varm, mild vinter med store vanndekte arealer. Derfor kan slike forhold bidra til at parren blir stor ved slutten av første veksts sesong, hvilket gir mer tidlig smoltifiserende fisk.

Alder ved smoltifisering påvirkes av både parrens veksthastighet og størrelse. Parr som vokser raskt smoltifiseres tidlig og ved en mindre kroppsstørrelse, enn parr fra mer saktevoksende bestandsfrender (Ricker, 1938; Økland et al., 1993; Strothotte et al., 2005). Effekten av vann-temperaturen for smoltalder og -størrelse formidles gjennom veksthastigheten (Edmundson & Mazumder, 2001). Men vann-temperaturen kan også ha en mer direkte påvirkning på smoltstørrelsen. Lakseparr som vokser opp i elver som renner ut i forholdsvis varmt sjøvann, er mindre enn smolt fra elver som renner ut i kaldere sjøvann (Power, 1981; Jensen et al., 1989b; L'Abée-Lund et al., 1989). Ioneregulering i kaldt sjøvann er meget energikrevende, men belastningen er mindre for store enn små individer, blant annet fordi deres overflate i forhold til volumet er mindre (Finstad et al., 1988; Hoar, 1988).

Variasjon i sommertemperatur synes å ha mindre effekt enn variasjon i vintertemperatur på alder ved smoltifisering. Dette er vist ved studier i lmsa. Siden veksthastigheten er temperatur-avhengig er årsaken antakelig at det også er andre variabler som spiller inn, slik som vannføring, næringstilbud og fisketetthet som overskygger en eventuell effekt av sommertemperaturen. Men uansett årsak øker parrveksten fra nord og sydover i Europa både for laks og ørret (Metcalf & Thorpe, 1990; Jonsson & L'Abée-Lund, 1993), hvilket indikerer at det er en generell temperatureffekt på ungeveksten. I de sørligste delene av disse artenes naturlige utbredelsesområde, slik som Spania, kan sommertemperaturen være så høy at den virker begrensende på veksten (Ojanguren et al., 1999; Forseth et al., 2001). Dette er antakelig årsaken til at smoltalderen i disse sørligste bestandene er høyere enn man kanskje kunne tro utfra beliggenheten. En annen årsak er at vann-temperaturen i sør er så høy at laksefiskene ofte bare trives og vokser opp i høyereliggende lokaliteter der vann-temperaturen er relativt lav, og veksten derfor ikke er bedre enn i lokaliteter lengre nord (Swansburg et al., 2002).

### 3.10.2 Vandring eller stasjonærhet

Hos laks er det normalt bare hannene som kjønnsmodnes i parrstadiet, og disse smoltifiserer ofte allerede våren etter at de ble kjønnsmodne. Men individer som har høyt testosterin-nivå, f.eks. fordi de ikke fikk gytt og tømt gonadene foregående høst, kan bli kjønnsmodne på nytt isteden for å smoltifisere og vandre til havs. Smoltifisering og kjønnsmodning er til en viss grad konkurrerende prosesser (Hansen et al., 1989; Berglund et al., 1991). Avkom av sjørørret og sjørøye vil vanligvis ikke smoltifisere om de blir kjønnsmodne i parrstadiet. I stedet blir slike fisker ferskvannstasjonære resten av sitt liv (Nordeng, 1983; Jonsson, 1985). Dette betyr at både sjørørret og sjørøye danner delvis vandrende bestander der noen individer går til havet, mens andre forblir i ferskvann livet igjennom (McDowall, 1987; Foote et al., 1989; oversikt i Jonsson & Jonsson, 1993). I et varmere klima med bedre vekst er det ventet at andelen som kjønnsmodnes i parrstadiet vil øke, og med vesentlig bedre vekst vil det sannsynligvis også bli kjønnsmodne hunnparr.

### 3.10.3 Kjønnsmodning i postsmoltstadiet

Det er arvbarhet for alder ved kjønnsmodning (0,1-0,48; Glebe & Saunders, 1986; Gjerde et al., 1994; Wild et al., 1994), men andelen flersjøvinterlaks i vassdragene har endret seg mye raskere i senere år, enn det man skulle vente om dette bare skyldes arv. Andelen flersjøvinterlaks i Nord-Atlanteren har endret seg parallelt med temperaturforandringen i overflatevannet (Friedland, 1998). Dette tyder på at det også er en direkte forbindelse mellom kjønnsmodning i postsmoltstadiet og omgivelsesfaktorer. I Øst-Atlanteren har sjøalder ved kjønnsmodning avtatt med avtagende sjøvekst. Det er også sammenheng mellom sjøalder ved kjønnsmodning og klimaet. Dess høyere den nord-atlantiske klimaindeksen (NAO) har vært om vinteren, dess større andel av fisken i lmsa har blitt kjønnsmodne etter ett år i havet (Jonsson & Jonsson, 2004b). Dette synes hovedsakelig å være et fenotypisk svar på redusert sjøvekst. Det er de største blant ensjøvinterfisken som blir i havet og kjønnsmodne etter 2 (3) år. Antakelig er predasjonen på liten laks stor, mens større individer stort sett unnslipper predatorene, hvilket gjør det lønnsomt for dem å vente med kjønnsmodningen.

Også hos arter av stillehavslaks har bestandsstørrelsen blitt redusert i senere år. For eksempel Morita & Fukuwaka (2007) rapporterte at hos japansk ketalaks, er dette et fenotypisk svar på redusert vekstrate. Men i Japan har man også sett at den dårlige veksten har ført til at gytefisken har blitt eldre. Det samme vil antakelig kunne skje for laks i Nord-Atlanteren. Det kreves et minimum av opplagsnæring for å utvikle kjønnskjertlene og gjennomføre vandring og gyting. Kommer fisken under denne grensen, vil ikke kjønnskjertlene utvikle seg, og fisken venter ett år til før de blir kjønnsmodne selv om dødelighetsrisikoen i havet er stor. Derfor kan redusert vekst først gi redusert alder ved kjønnsmodning, mens enda dårligere vekst kan gi økt alder ved kjønnsmodning.

### 3.10.4 Eggstørrelse og fekunditet

Eggstørrelsen øker i et varmere klima, men avtar med økende produktivitet i leveområdet (Johnston & Leggett, 2002). Det meste av variasjonen man ser mellom bestander av samme art, skyldes forhold i omgivelsene (men se Heath et al., 2003 for en annen mening), slik man har påvist hos laks fra lmsa (Jonsson et al., 1996). For ørret rapporterte Jonsson & Jonsson (1999) at eggstørrelsen hos ørret avtok og fekunditeten økte fra Sør-Norge og nordover. Men det meste av denne variasjonen forvant når fisken ble drettet opp under like forhold. Tilsvarende rapporterte Fleming & Gross (1990) at eggstørrelsen avtok og eggantallet økte med breddegraden hos rød laks, ketalaks og kongelaks. De postulerte at naturlig seleksjon favoriserer økt plommemasse med økende vanntemperatur, fordi larvenes effektivitet ved bruken av plomme avtar med økende temperatur. Derfor bør mengden plomme variere i henhold til den dominerende vanntemperaturen i den perioden fosteret og senere plommesekkkyngelen lever av plomme, og mer plomme er nødvendig dess varmere vannet er.

Jonsson m.fl. (1996) viste eksperimentelt at tidlig parrvekst kan påvirke eggstørrelse og fekunditet hos laks. Dess fortore parren vokste, dess mindre ble eggene de produserte som voksne. Et lignende resultat ble rapportert for japansk masulaks (Tamate & Maekawa, 2000), men dette synes ikke å gjelde for ørret (Jonsson & Jonsson, 1999) og sølv laks (Quinn & Vøllestad, 2003). Hos de to sistnevnte artene er det fiskestørrelsen som er den langt viktigste faktor for variasjonen i eggstørrelse. Den vesentligste virkningen av temperatur på eggstørrelse og fekunditet synes således å ha sammenheng med absorpsjonen av plommemasse, parrvekst og størrelsen på den voksne fisken.

### 3.11 Dødelighet og sjøoverlevelse

Dødeligheten hos fisk øker gradvis med økende vanntemperatur. Pauly (1980) fant at det er signifikant korrelasjon mellom den naturlige dødeligheten, og hvor varmt vannet er for en rekke arter både i ferskvann og i havet. Jonsson m.fl. (1991a) testet dette for sjøørret og fant at livslengden til norsk sjøørret økte med avtagende vanntemperatur i ferskvann. Årsaken er antakelig at økende vanntemperatur øker metabolsk rate og oksideringen av arvestoffet, hvilket gir økt dødelighet og kortere livslengde (Glebe & Leggett, 1981a,b).

Mindre er kjent om laksefiskenes dødelighet i saltvann, men samvarierende dødelighet og års-klassestykke over store geografiske områder tyder på at det er de samme dødelighetsfaktorene som gjelder for store geografiske områder. Antakelig er dødeligheten sterkest de første dagene etter utvandringen fra ferskvann. Både fiskens størrelse og atferd ved overgangen til sjøvann synes viktig for denne dødeligheten (Friedland, 1998). Små, aktive individer er mest utsatt. Korrelasjon mellom overflatetemperatur og overlevelse i Nordøst-Atlanteren tyder på at vanntemperaturen også er av betydning. Det kan skyldes at temperaturen påvirker vekst, nærings-tilbud og den geografiske fordelingen av fisken i forhold til deres viktigste fiender (Friedland et al., 2000; Beaugrand & Reid, 2003).

Sjøoverlevelsen påvirkes av vanntemperaturen når smolten vandrer ut i sjøen (Hvidsten et al., 1998). Friedland m.fl. (2000) rapporterte at høy overflatetemperatur langs norskekysten i mai var positivt korrelert med postsmoltoverlevelsen hos laks. De fant også at det var positiv korrelasjon mellom sjøoverlevelsen og størrelsen på områdene der vanntemperaturen var 8-10 °C i mai (når smolten vandrer til havet) (Friedland et al., 1998). Negativ korrelasjon var det mellom overlevelsen og størrelsen på områdene der vanntemperaturen var mellom 5 og 7 °C. Antakelig er det varme vannet gunstig for at fisken skal finne mat og ete etter utvandringen til saltvann. Varmt vann senere utover sommeren synes derimot å være negativt for overlevelsen. Hos laks er det negativ korrelasjon mellom temperaturen i overflatevannet allerede i juni (Friedland et al. 2003). Antakelig er det ikke vanntemperaturen som er kilden til problemet, men at det varme overflatevannet er fattig på egnede næringsdyr for laksen (Beaugrand & Reid, 2003).

Sjøoverlevelsen til østersjølaksen er hovedsakelig påvirket av miljøforholdene i kystområdene ved utvandring og den første tiden deretter (Jutila et al., 2006). Der har man funnet at post-smoltoverlevelsen er dårlig i kalde somrer (Kallio-Nyberg et al. 2004). Hos andre arter som pukkellaks, rød laks og ketalaks er temperaturen før, ved og like etter utvandring viktig for sjøoverlevelsen (Mueter et al. 2005). For rød laks var spesielt temperaturen om vinteren og våren før utvandring av betydning. Mueter m.fl. (2005) ga ingen forklaring på dette, men en tenkbar hypotese kan være at milde vintre tillater tidlig utvandring, som kan være av betydning. Alternativt er de milde vintrene gunstige for oppbyggingen av viktige næringsressurser for arten. Pukkellaksen hadde også høy overlevelse etter milde vintre. Denne arten starter vandringen til havet straks etter at plommemassen er oppbrukt. De er da svært små og ioneregulering i kaldt saltvann kan være problematisk (Hoar, 1988). Relativt varmt vann kan derfor være positivt for ionereguleringen, næringsopptak og vekst, alle viktige for høy overlevelse.

Gode forhold i havet når postsmolten kommer ut i saltvann, synes således å være en viktig årsak til at noen årsklasser av anadrome laksefisker blir spesielt sterke. Klimapåvirkningen er da regional, og påvirker bestander fra elver som ellers har liten eller ingen innbyrdes påvirkning.

### 3.12 Hva vil framtidens klima bety for laksen?

Klimaendring fører til korttidsvariasjon i laksens atferd, fysiologi og livshistorie, og inkluderer endringer i variabler som tidspunkt for gyting, klekking av rogn og tilsynekomst av yngelen i elvene. Andre forhold som endres er fiskens veksthastighet, alder og størrelse ved kjønnsmodning samt livslengden. Indirekte kan klimaet påvirke konkurransen med andre arter, effek-

ten av patogener, parasitter og predatorer, og ha konsekvenser for bestandenes levedyktighet og geografiske utbredelse (Lehodey *et al.* 2006). Reaksjonen på samme påvirkning kan variere mellom bestander, og graden av fleksibilitet er også varierende. Videre kan forandringen i en variabel, slik som vekst, ha store konsekvenser for andre, slik som smoltalder og størrelse, kjønnsmodningsalder og størrelse og eggantall og –størrelse.

### 3.12.1 Ferskvannsfasen

#### Gyting og fosterutvikling

På grunn av forventet klimaendring er det sannsynlig at gytetiden blir forsinket. Eggklekkingen og plommesekkkyngelens oppvandring fra substratet vil imidlertid komme tidligere siden begge deler er underlagt sterk seleksjon (Hendry & Day, 2005; Carlson & Seamons, 2008). Energiforbruket til gytefisken vil øke på grunn av temperaturøkningen. Leggett & Carscadden (1978) viste at sørlige bestander av amerikansk maisild *Alosa sapidissima* (Wilson) bare gytte en gang, mens fisken i nordlige bestander var flergangsgytere. Årsaken er antakelig økt energiforbruk på grunn av høyere temperatur i de sørlige elvene som gjør at fisken ikke overlever gytingen (Glebe & Leggett, 1981a). Det samme kan muligens skje med våre laksefisker siden overlevelsen avtar med økende energikostnader til gytingen (Jonsson *et al.*, 1997), som hos mange andre laksefiskarter (Glebe & Leggett, 1981b).

#### Ungenes vekst i elva

Med mildere og fuktigere vintrer og tidligere vår vil laksungenes ernæringsmuligheter bli bedret og vekstsesongen lengre. Det betyr at årlig tilvekst skulle øke slik man har observert i Imsa i senere år (Jonsson *et al.* 2005). Samtidig har andelen ung, liten smolt økt. Dødeligheten antas å øke med økende temperatur, men hvor punktet for maksimal ungeproduksjon ligger, er dårlig kjent. I henhold til Swansburg *et al.* (2002) er for eksempel produksjonen av laksunger i Miramichielven i Canada allerede nå negativt påvirket av økende vanntemperatur, og muligens er det samme tilfelle i sør-norske lakselver.

#### Vinterdødelighet hos parr

I henhold til klimaforutsigelsene vil perioden med isdekke på elver og vann bli redusert. Dette antas å ha negative virkning på parroverlevelsen. Finstad *et al.* (2004a) rapporterte at lakseparr hadde lavere metabolisme i mørke under isen enn i åpent vann om vinteren, og at vinterdødelighet hos parr har sammenheng med hvor mye opplagsnæring de har igjen (Finstad *et al.*, 2004c).

Islegging skaper forhold som gjør at lakseparren kan bruke elvehabitater som ellers vil vært ubrukte på grunn av manglende skjulmuligheter (Linnansaari *et al.* 2008). Milde vintrer er vanligvis våtere (IPCC, 2007), og Cunjak *et al.* (1998) observerte at høy eggdødelighet hos laks ble utløst av nedbør som ga isskuring i gyteområdene. Også flommer om vinteren kan gi stor eggdødelighet, fordi dette kan flytte på bunnssubstratet (Battin *et al.*, 2007). På den andre siden vil økt vintervannføring være gunstig og redusere dødeligheten, fordi større arealer blir tilgjengelige for fisken (Hvidsten, 1990; Linnansaari *et al.*, 2008). Det er derfor grunn til å anta at det vil bli økt egg til parrdødelighet på grunn av økt vintertemperatur, men økt vannføring og mindre isdannelse kan redusere denne negative påvirkningen.

### 3.12.2 Vandringstidspunkt

#### Smoltvandring

I et varmere klima vil smoltvandringen starte tidligere om våren. Hvordan dette vil påvirke vandringssuksessen avhenger av forholdene i havet. Det er en optimalperiode for overlevelsen. Fisk som vandrer ut før eller etter dette vandringstvindu har høy dødelighet og dårlig hjemfinningsevne (Hansen & Jonsson, 1989, 1991; McCormick, 1999). Hvis klimaet i elvene

endrer seg raskere enn klimaet i havet, kan utvandringen komme for tidlig og vandringssuksessen bli redusert.

I tillegg til temperatur kan smoltvandringen igangsettes av flom om våren. Dette kan være forårsaket av snøsmelting eller kraftig regn (Hvidsten *et al.*, 1995; Hembrel *et al.*, 2000). Med økt nedbør som regn høst og vinter, og mer ekstreme værforhold, vil flere fisk antakelig vandre ut om høsten (Youngson *et al.*, 1983; Jonsson & Jonsson, 2002). Disse vil ikke være smolt og antakelig overleve dårligere slik høstutvandrende laksefisk gjør nå (Hansen & Jonsson 1989; Riley *et al.* 2008; Jonsson & Jonsson, 2009a.).

### Tilbakevandring

Hvordan klimaendringen vil påvirke tilbakevandringen til gyteplassen vil i stor grad avhenge av de lokale forholdene. Økt vannføring er fordelaktig under oppvandringen, men ekstremflom virker forsinkende (Solomon & Sambrook, 2004; Jonsson *et al.*, 2007) og gir økt feilvandring (Jonsson *et al.*, 2003). Solomon & Sambrook (2004) viste at laksen entret gyteelva raskt etter at de kom inn til estuariet. Ved lav vannføring, derimot, ble det meste av fisken stående i estuariet eller vendte tilbake til sjøen der de kunne bli i flere måneder, før de eventuelt vandret opp i ferskvann. Men mange unnlot å komme tilbake til hjemelva, når forholdene igjen ble gode. Rikelig med vann i elva er spesielt viktig for oppvandringen av stor laks (Jonsson *et al.*, 1990, 1991b; Jensen & Aass, 1995).

Variasjonen i tidspunktet laksefiskene kommer tilbake til gyteelva er delvis en fenotypisk respons på de lokale vandringsforholdene i elva (Webb & McLay, 1996; Lilja & Romakkaniemi, 2003). I småelver er vannføringen spesielt viktig for fiskens oppvandring. I slike elver venter fisken ofte på egnede oppvandringsforhold i estuariet utenfor elvemunning (Jonsson *et al.*, 2007). En forutsagt reduksjon i sommerregn (Harrod *et al.*, 2009) kan gi både tidligere og senere oppvandring (vår og høst). Dette har allerede skjedd i elvene Fowey og Camel i Cornwall og Plym i Devon i Sør-England (Solomon & Sambrook, 2004).

Det er imidlertid også genetiske forskjeller mellom bestander i tidspunkt for oppvandring (Jonsson *et al.*, 2007). I vassdrag der fisken er tilpasset gode vannføringsforhold, vil antakelig gytefisken i et varmere klima komme tidligere enn de har gjort hittil, slik man har observert i Sverige (Dahl *et al.* 2004), og på østkysten av Nord Amerika. I Connecticut River har laksen kommet tilbake gjennomsnittlig 0,5 dager tidligere pr. år iløpet av en periode på 23 år (Juanes *et al.*, 2004). Tidligere oppvandring er også observert i en rekke elver i Maine, USA og i Canada, slik man har observert for arter på vestkysten av Nord-Amerika (Quinn & Adams 1996; Robards & Quinn, 2002). Disse forfatterne tolker forandringen som et resultat av genetisk seleksjon.

### 3.12.3 Postsmoltvekst og sjøoverlevelse

Friedland *et al.* (1998, 2000) var blant de som tidlig rapporterte om en sammenheng mellom klima i havet og laksens vekst og overlevelse. De foreslo at variasjon i vanntemperatur var den ultimate årsaken til de dramatiske bestandsendringene man så gjennom 1980- og 1990-tallet. Det er positiv sammenheng mellom vekst og overlevelse i havet (Peyronnet *et al.* 2007), og det var tydelig at marine forhold sterkt påvirket disse. Både vekst og overlevelse synes spesielt påvirket av vanntemperaturen postsmolten møter første høst og vinter i havet. At marint klima er viktig for lakseproduksjonen blir også støttet av undersøkelsene til Jonsson and Jonsson (2004a,b) i Imsa som blant annet demonstrerte positiv korrelasjon mellom den Nord-Atlantiske klimaindeksen (NAO) for det året postsmolten vandret til havs, og deres biomasseøkning første år. Klimaets betydning for lakseproduksjonen ble videre underbygd i en studie av Boylan and Adams (2006). De fant negativ korrelasjon mellom laksefangstene og NAO om vinteren når indeksen var under 0,15 med 70 % av variasjonen i fangst forklart av vinterforholdene i havet. Denne sammenhengen mellom reduserte laksebestander og klimaforholdene i havet, har også blitt rapportert i en rekke nylig avsluttede undersøkelser (for eksempel Todd *et al.* 2008; Fried-

land et al. 2009). Det er derfor god grunn til å anta at klimavariasjonen i havet er en av driverne bak langtidsvariasjonene i laksemengde man har kunnet observere i senere år. Tilsvarende er vist for stillehavslaks (Finney et al. 2002).

I Europa synes produksjonen av villaks redusert hovedsakelig på grunn av økt dødelighet og redusert vekst i havet (Hansen and Quinn 1998; Jonsson and Jonsson 2004a)). For eksempel har laksen i irske elver vist dårlig vekst og kommer svært små tilbake for å gyte (Crozier and Kennedy 1999; Quinn et al. 2006), og i skotske fangster er fiskens kondisjonsfaktor kraftig redusert (Todd et al. 2008). Videre er det vist positiv korrelasjon mellom postsmoltvekst om sommeren, overlevelse og rekruttering (Friedland et al. 2009). Hvis man bruker temperaturen i Nord-Atlanteren i den siste delen av det 20. århundre, og mengden raudåte (*Calanus finmarchicus*) i havet som uavhengige variable, kan man forklare en stor del av de observerte variasjonene i bestandsstørrelse (Beaugrand and Reid 2003). Laksen spiser ikke raudåte slik silda gjør, men tar større krepsdyr. Dette tyder på at det ikke er direkte konkurranse mellom sild og laks, men at silda kan beite ned næringsgrunnlaget for arter postsmolten er avhengig av gjennom en såkalt trofisk kaskade- eller domino-effekt. Denne siste hypotesen er imidlertid ennå ikke undersøkt vitenskapelig, men bygger på observasjoner av hva artene spiser.

Før 2000 observerte man også gradvis økt dødelighet i havet. Dette er en tendens man kan vente vil vedvare så lenge ernæringsforhold er dårlige og temperaturen øker. Begge disse forholdene påvirker overlevelsen negativt. Generelt drives variasjonene i produksjon av marine fisker av klimavariasjonene (Cushing 1982). For laksen synes denne påvirkningen å være sterkest i tidlig marin fase.

Hvordan er sammenhengen mellom klimaet og alder ved kjønnsmodning? I første fase av klimaendringen på 1980- og 1990-tallet observerte man mange steder redusert alder ved kjønnsmodning (Jonsson & Jonsson 2004a). Dette hang sammen med redusert vekst i havet. Men med ytterligere redusert vekst etter årtusenskiftet, synes ikke denne trenden å ha fortsatt. Isteden er det nå flere steder observert økende alder ved kjønnsmodning. Dette skyldes antakelig at smålaksen ikke har nok energiresurser til å vende tilbake for å gyte etter ett år i havet, og mange må vente ytterligere ett år før de blir kjønnsmodne.

### **Redusert rekruttering**

I et framtidig scenario med mer smålaks på grunn av klimaendringen, vil lakseproduksjonen mest sannsynlig bli redusert. Det er godt belegg for at lakseproduksjonen i en del vassdrag har blitt redusert i senere år, skjønt bildet ikke er entydig (Hutchings & Jones, 1998; Scott, 2001). Det er flere årsaker til produksjonsnedgangen, inkludert dårligere vannkvalitet og økt vanntemperatur (Arkoosh & Collier, 2002). I noen elver har smoltstørrelsen blitt redusert (Scott, 2001), hvilket kan ha økt predasjonsraten for postsmolt. Det er imidlertid lite detaljkunnskap om laksepredasjonen i havet.

I sørlige deler av utbredelsesområdet venter man en bestandsreduksjon. Allerede i dag er vanntemperaturen en trussel for bestandenes eksistens, og høyere temperatur blir derfor et enda større problem. Derimot, i nordlige deler av dagens utbredelsesområde, kan man vente forbedrede ernæringsforhold med god vekst og overlevelse. Laksefiskene kan også invadere nye elver ettersom temperaturforholdene der blir akseptable. I nord kan således klima bli bedre for laksefiskene enn det er i dag.

## 4 Scenarier for effekten av framtidige klimaeffekter på laksebestander

Anders G. Finstad, Richard Hedger, Ola H. Diserud, Torbjørn Forseth, Ola Ugedal og Line Sundt-Hansen

### 4.1 Innledning

I dette kapitlet presenterer vi scenarier for utviklingen i laksebestander for en typeelv plassert i Nord-, Vest- og Sør-Norge, basert på framskrivinger av vannføring og vanntemperatur presentert i kapittel 2. Det gis først en generell beskrivelse av modellverktøyet som er brukt som grunnlag for simuleringer av effekter av framtidige endringer i temperatur og vannføringer på norske laksepopulasjoner (iSalmon). Deretter blir modellen kalibrert og verifisert ved å teste modellprediksjoner mot observerte data. Til dette blir det anvendt temperatur og vannføringsdata fra Nausta i perioden 2002 til 2009 og data for ungfisk og voksen laks i Nausta fra det samme tidsrommet. Til slutt blir modellen anvendt med temperatur- og vannføringsscenarier presentert i kapittel 2 og resultater av de ulike nedskalerte utslippsscenarioene i perioden 2071 til 2100 sammenlignet med kontrollperioden 1961 til 1990.

Funksjoner implementert i denne versjonen av iSalmon tar sikte på å fange opp de viktigste prosessene som kobler vannføring og temperatur opp mot regulering av laksepopulasjoner. Dette betyr at noen enkeltprosesser er utelatt av hensyn til regneeffektivitet. For eksempel er tetthetsuavhengig dødelighet som funksjon av temperatur utelatt *ad hoc*, da simuleringer fra kapittel 2 viser at vanntemperatur i scenarier ikke ventes å overstige kritisk grense for dødelighet hos laks. Vi har heller ikke implementert marine miljøfaktorer eller linker mellom fiskens ytelse i ferskvannstadier (for eksempel vekst) og smolt / post-smolt overlevelse, da det i) ikke eksisterer tilfredsstillende gode parametergrunnlag og ii) disse faktorer ikke vil ha betydning for bestandens dynamikk sett i forhold til forvaltningsrelevante parametre som gytebestandsmål. Vi har i stede valgt ulike scenarier for marin overlevelse som grunnlag for å undersøke effekter av denne.

### 4.2 iSalmon: generell modellbeskrivelse

iSalmon er et romlig eksplisitt individbasert modellerammeverk for livssyklussimuleringer for laks. Modellen er utviklet ved Norsk institutt for naturforskning. I denne rapporten er modellen brukt til å undersøke effekter av ulike temperatur og vannførings scenarier på dynamikk og produksjon hos laksepopulasjoner i ferskvannsfasen. Modellen er en hybrid mellom funksjonelle laboratoriegenererte sammenhenger (for eksempel vekstrespons på temperaturendringer) og korrelative observasjoner fra felldata (for eksempel modeller for smoltifisering som funksjon av størrelse). Modellen er programert i R (R Development Core Team, 2008). En detaljert beskrivelse av funksjoner og parametre er gitt i appendix A.

Ferskvannsfasen iSalmon er eksplisitt romlig, med elv delt langsetter i seksjoner. I simuleringer beskrevet i denne rapporten brukes seksjoner med lengde på 50 m. Den marine fasen er i simuleringer brukt i denne rapporten satt til en "svart boks", hvor vekst og overlevelse er gitt av predefinerte parametre og år til år variasjon gitt ved tilfeldig variasjon, og ikke definert som en funksjon av miljøvariabler. Modellen er individbasert og hvert enkelt individ er gitt følgende karakteristikk; (i) uke-nummer for "swim-up", (ii) alder i uker, (iii) alder i år, (iv) antall sjøvintre, (v) vekt i gram, (vi) vekstvariasjon (parametre i vekstfunksjon trukket fra fordeling for å simulere individuelle forskjeller i vekst), (vii) stadium (parr, smolt, sjøfase, gyter), (viii) kjønn, (ix) elve-seksjon (seksjon av elven hvor individet til en hver tid oppholder seg). Lengde er ikke lagret for å spare minne, men kalkulert fra vekt i subrutiner inne i funksjoner som krever input i form av lengde. Hvert levende individ i populasjonen er lagret som en rad i en matrise. For å spare



minne er individdata ikke lagret for egg og yngel. En rad blir lagt til i matrisen for hvert individ som går inn i parrstadiet og fjernet fra matrisa når individer dør. Informasjon om antall døde individer blir lagret for hvert tidsintervall.

iSalmon kjører med en tidsoppløsning på en uke, slik at opplysninger om hvert individ blir oppdatert på ukeshet. Noen av funksjonene anvendes kontinuerlig hver uke (for eksempel vekstfunksjon), mens andre som representerer diskrete hendelser som forekommer på bestemte tidspunkt i livssyklusen (for eksempel smoltifisering), kjøres i forhåndsdefinerte tidsrom. Når funksjoner kjøres på forhåndsdefinerte tidspunkt er dette en forenkling av virkeligheten og er anvendt i tilfeller hvor dette ikke forventes å ha stor innvirkning på hovedresultatet i simuleringene. For eksempel er oppvandring til elva i modellen satt til en bestemt uke, mens oppvandringa i virkeligheten vil være spredt ut over et lengre tidsrom og delvis bestemt av vannføring.

Fysiske input til iSalmon blir gitt av modulen GenerateRiver, som for hver tidsperiode (uke) gir vanddekt areal på enkeltseksjoner som funksjon av vannføring. Input til GenerateRiver er vannføring og temperatur, samt parametre som relaterer vanddekt areal til vannføring for hver enkeltseksjon. For simuleringer presentert i denne rapporten er Nausta brukt som typeelv (for nærmere beskrivelse av fysisk struktur i Nausta se kapittel 2). Elva er delt opp i 203 seksjoner à 50 meters lengde, som dekker totalt 10150 m elv (anadrom strekning). Forholdet mellom vannføring og vanddekt areal på enkeltseksjoner ble bestemt ved hjelp av flyfoto tatt på tre ulike datoer; 30/4/2004, 31/5/2004 og 12/8/2004 (som representerer høy, middels og lav vannføring) hentet fra Norge Digital (tilgjengelig på [www.norgebilder.no](http://www.norgebilder.no)). Parametre og funksjoner for GenerateRiver er gitt i appendix A.

Ferskvannsfasen av modellen involverer funksjoner for egg deponering, "swim-up", tetthetsavhengig regulering umiddelbart etter "swim-up", tetthetsavhengig regulering av parr, tetthetsuavhengig dødelighet, vekst og smoltifisering (**figur 4.2.1**). Den marine fasen involverer funksjoner for dødelighet og vekst. iSalmon er stokastisk, ved at enkelthendelser som smoltifisering, kjønnsmodning og død for hvert individ trekkes tilfeldig fra en gitt fordeling. Nedenfor gis en verbal beskrivelse av de viktigste funksjonene i iSalmon. Fullstendig funksjonsoversikt samt matematisk formulering og parameterverdier med referanser på disse er gitt i appendix A.

**Eggdeponering:** Gyting er satt til en periode rundt månedskiftet oktober og november (gjennomsnitt uke 44, med  $sd = 1$ ). Sannsynlighet for gyting i en gitt seksjon i elva er gitt i forhold til kvalitet på gytehabitat i seksjonen. Antall egg lagt er en funksjon av antall og vekt av gytere, basert på data for laks i Imsa (Fleming *et al.*, 1997).

**"Swim-up":** Dato for "swim-up" er gitt ut fra Andel-Crisp modellen (Crisp, 1988). Denne estimerer dato for "swim-up" som en funksjon av temperatur.

**Regulering hos yngel:** Tetthetsavhengig regulering i den initiale fasen etter "swim-up", satt til den første uka, er gitt ved hjelp av en Beverton-Holt bestand-rekrutterings funksjon (**figur 4.2.2 a**), hvor bestand er antall yngel på starten av en gitt uke i en gitt seksjon og rekruttering er antall overlevende yngel som rekrutteres til parr stadiet.

**Regulering hos parr:** For hver seksjon og uke er sannsynligheten for overlevelse til parr gitt som en funksjon av parrtetthet i den enkelte seksjon ved starten av uka, pluss en fiksert bakgrunnsoverlevelse (**figur 4.2.2 b**). Tetthetsregulering av overlevelse følger et en "hockey stick" bestands-rekrutterings kurve. Tetthetsmål er basert på biomasse, siden tetthetseffekter er antatt å avhenge av fiskens størrelse, jamfør selvtynningsprinsippet (Armstrong, 2005). Hvis biomasse i seksjonen overstiger bærekapasiteten, vil de overskytende individer enten bli forflyttet til naboseksjoner eller tatt ut av modellen (drept) etter en predefinert fordelingsnøkkel. Reguleringsfunksjonen til parr avhenger altså av hvordan bestandsstørrelsen (i biomasse) relateres til bærekapasitet. For eksempel, antatt en bærekapasitet på  $4 \text{ gm}^{-2}$  og en ukentlig bakgrunnsoverlevelse på 99,5 %: En bestandstørrelse mindre enn bærekapasiteten i uke  $t-1$ , for eksempel  $2 \text{ gm}^{-2}$ , vil da gi en bestandstørrelse på  $1,99 \text{ gm}^{-2}$  ( $0,995 \times 2$ ) i uke  $t$ . En bestandstørrelse

større enn bærekapasiteten, for eksempel  $6 \text{ gm}^{-2}$  i uke t-1, vil gi en bestandsstørrelse på  $3,98 \text{ gm}^{-2}$  ( $0,995 \times 4$ ) i uke t. Bakgrunnsdødelighet utgjør av dette  $0,03 \text{ gm}^{-2}$  ( $(1-0,995) \times 6$ ) og de overskytende  $1,99 \text{ gm}^{-2}$  vil emigrere oppstrøms eller nedstrøms til naboseksjoner. En predefinert andel (tilfeldig utvalgt) av migrerende individer vil dø.

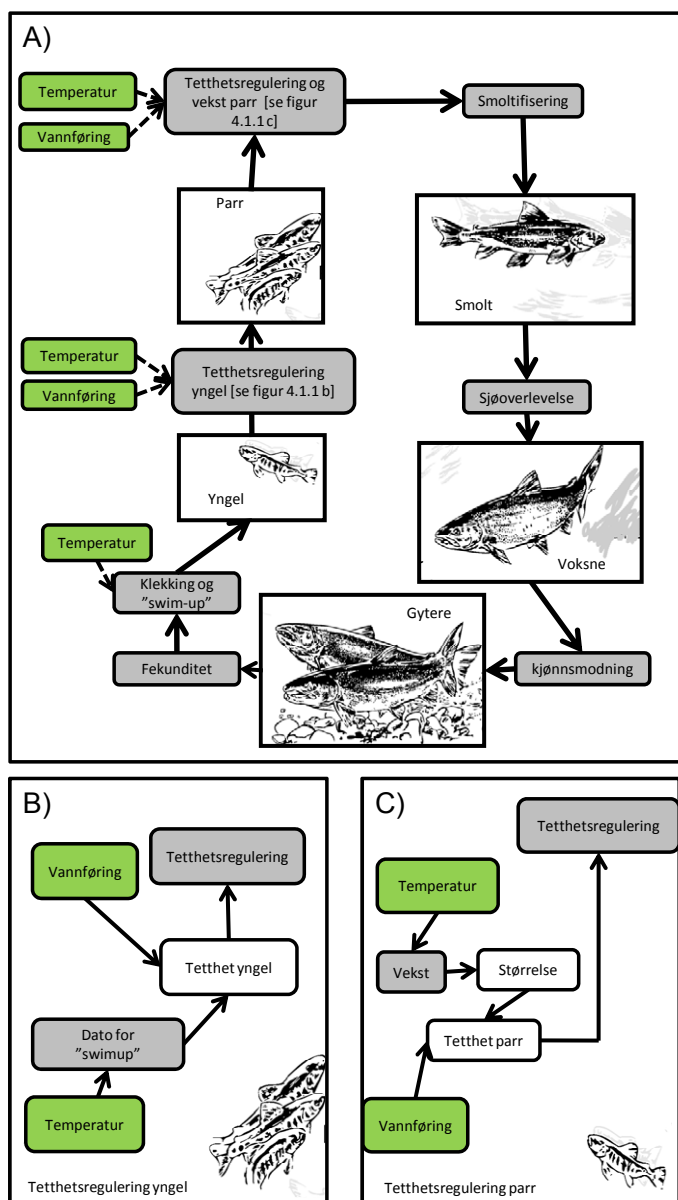
**Vekst hos parr:** Vekstrater er gitt som en funksjon av temperatur med en vekstmodell av Ratkowsky type (Ratkowsky *et al.*, 1983) (**figur 4.2.1 c**). Denne er tidligere brukt for å modellere vekst hos laksunger i norske elver basert på eksperimentelt estimerte parametre for norsk laks (Forseth *et al.*, 2001). Vekstmodellen er tidligere kalibrert for døgn-intervaller og derfor kjørt sju ganger per ukeperiode for å få kumulativ vekst per tidsenhet brukt i iSalmon. Parameter som angir veksthastighet i Ratkowsky-modellen ( $d$ ) er variert mellom individer for å representere den observerte naturlige variasjon i veksthastighet.

**Smoltifisering:** Sannsynligheten for smoltifisering er gitt som en logistisk funksjon av lengde (**figur 4.2.1 c**), basert på felldata for laks fra Stryneelva. Smoltifisering og påfølgende utvandring fra elv til sjø er fiksert til uke 20.

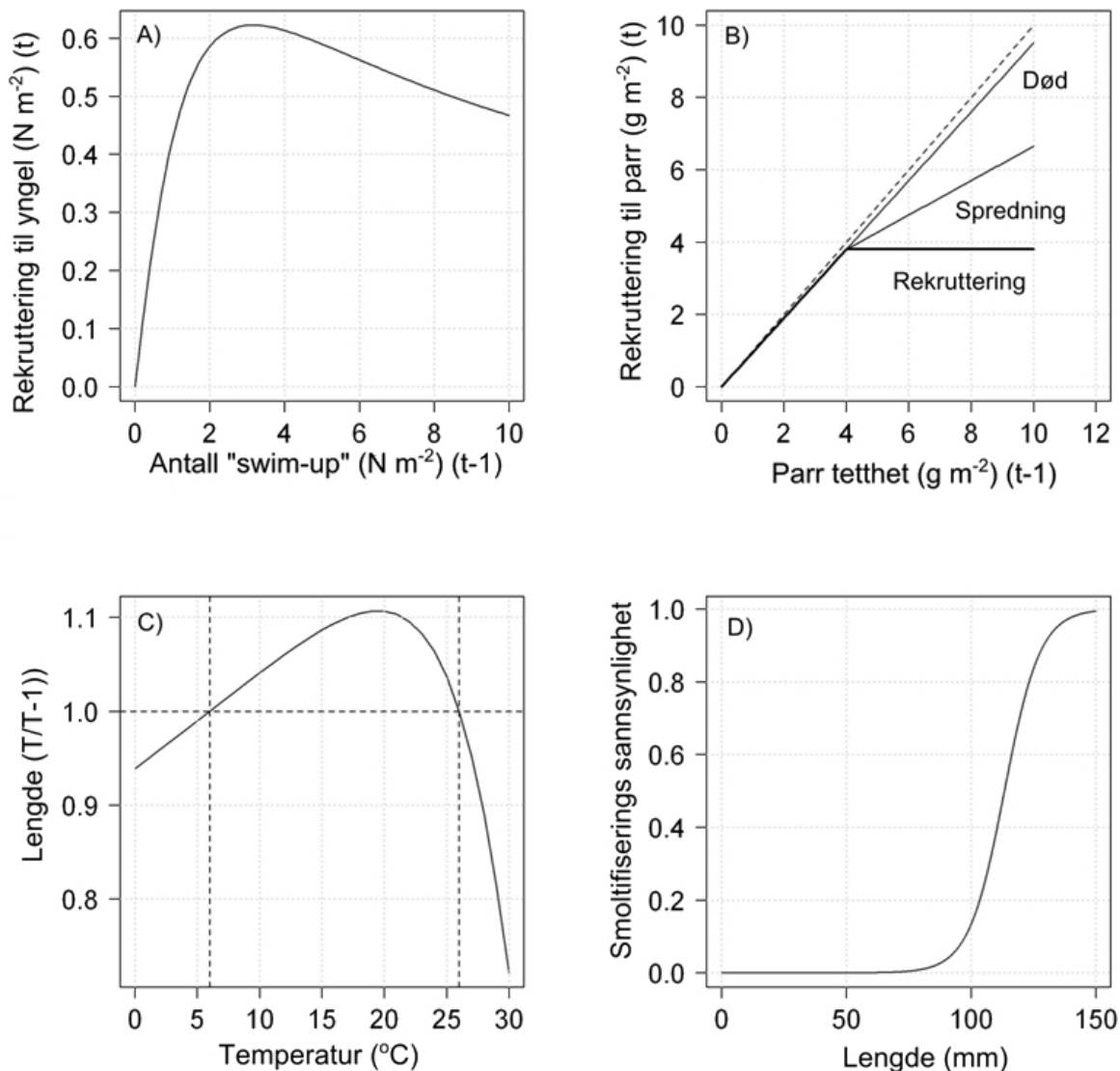
**Sjøoverlevelse:** Sannsynligheten for overlevelse under sjøvandringen er avhengig av antall sjøvintre. Denne er parameterisert som en stokastisk variabel slik at sjøoverlevelse varierer mellom år for å simulere år til år variasjon i marint miljø. Siden årsakssammenhenger mellom miljøforhold i havet og overlevelse ikke er klarlagt er fordeling og gjennomsnitt av sjøoverlevelse satt lik observasjoner fra Nausta i perioden 2002 til 2009 i initiale modell kjøring.

**Kjønnsmodning og tilbakevandring til elv:** Sannsynligheten for kjønnsmodning er avhengig av antall sjøvintre og parameterisert i henhold til observasjoner fra Nausta. Størrelsesfordeling på oppvandrende gytefisk innen hver sjøaldersgruppe er også fiksert basert på observasjoner fra Nausta, fordi det ennå ikke finnes gode kvantitative modeller for sammenhenger mellom marine miljøfaktorer, vekst og kjønnsmodning. Størrelse ved tilbakevandring er satt til 1442 ( $\pm 391$  SD) g, 3857 ( $\pm 943$  SD) g og 6860 ( $\pm 1355$  SD) g for henholdsvis 1, 2 og 3 sjøvintre fisk.

**Fangstdødelighet:** Dødelighet som følge av fiske i elva er, basert på observasjoner fra Nausta, fiksert til 50%.



**Figur 4.2.1:** (A) Flytdiagram over de viktigste prosessene og påvirkning av temperatur og vannføring. Antall **yngel** i en gitt tidsperiode og for et gitt transekt er en funksjon av antall gytere og fekunditet, og påvirkes også av klekkespunkt (temperaturstyrt). Antall fisk som rekrutteres til **parr**stadiet er avhengig av tetthetsregulerende prosesser på yngelstadiet (beskrevet i panel B). Antall parr som overlever til **smoltifisering** er avhengig av tetthetsregulerende prosesser på parrstadiet, bakgrunnsdødelighet som er tetthetsuavhengig, samt vekst som er temperaturavhengig og bestemmer når fisken oppnår en størrelse hvor den smoltifiserer. Tetthetsregulerende prosesser hos parr er beskrevet nærmere i panel C. Antall **smolt** som når kjønnsmodning og returnerer til elva som **gytere** er avhengig av sjøoverlevelse og kjønnsmodningsandeler på ulike sjøalderstrinn. Disse parametrene er i modellkjøringene som er presentert i denne rapporten holdt som fikserte parametre på grunn av manglende kunnskap om årsakssammenhenger eller gode empirisk baserte modeller. (B) Tetthetsregulering på yngelstadiet er avhengig av temperatur, som påvirker tidspunkt for "swim-up", og dermed tetthet av yngel i en gitt tidsperiode. Vannføring påvirker tilgjengelig areal for yngel og dermed også realisert tetthet. (Form på funksjon for tetthetsregulering hos yngeler er illustrert i **figur 4.2.2 a**). (C) Tetthetsregulering på parrstadiet avhenger av temperatur som styrer vekst og dermed biomasse, samt vannføring som bestemmer tilgjengelig areal og dermed realisert tetthet.



**Figur 4.2.2:** Hovedfunksjoner for (A) tetthetsregulering på yngelstadiet, (B) tetthetsregulering på parrstadiet, (C) vekst som funksjon av temperatur og (D) sannsynlighet for smoltifisering som funksjon av størrelse. (A) Tetthetsregulering på yngelstadiet er en Beverton-Holt bestands-rekrutteringskurve, hvor rekruttering (antall overlevende) på en gitt seksjon i tidsperioden (t) er avhengig av tettheten av yngel (antall  $m^2$ ) som kommer opp av grusen i seksjonen i forrige tidsperiode (t-1). (B) Tetthetsregulering hos parr er en logistisk hockey-kølle funksjon, hvor tetthet av rekrutter ( $gm^2$ ) i en gitt seksjon i tidsperiode (t) er avhengig av tetthet av parr ( $gm^2$ ) i seksjon i forrige tidsperiode (t-1). Utfallsrommene i panelet angir henholdsvis andel av parr rekruttert, andel som spres til andre seksjoner og andel som dør. Stipla linje angir tetthetsuavhengig bakgrunnsdødelighet. (C) Ukentlig relativ vekst (lengde periode t delt på lengde periode t-1) som funksjon av temperatur. (D) Smoltifiseringssannsynlighet som funksjon av lengde.

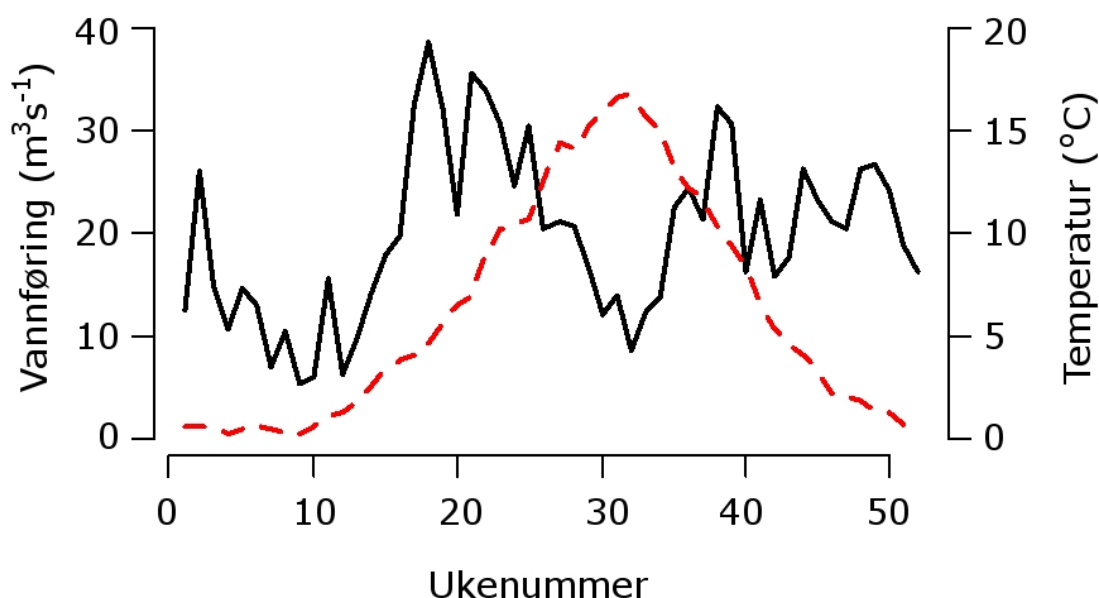
### 4.3 Modellkalibrering og verifisering i Salmon

For å kalibrere og verifisere modellen ble simuleringsresultater fra modellkjøringer, med vannføring og temperatur fra Nausta i perioden 2002 til 2009 som grunnlag, sammenlignet med observerte data på laks fra Nausta i samme tidsperiode.

#### 4.3.1 Metoder

Data for tetthet av ungfisk av laks og presmolt er basert på elektrofiske og metoder for innsamling og databehandling er nærmere beskrevet i Forseth et al. (2005) og Finstad et al. (2009). Elektrofisket ble utført som en kombinasjon av en, to og tre gangers overfiske av opptil 31 stasjoner i månedsskiftet september/oktober (slutten av august i 2003) i perioden 2003 til 2009, og tetthet av årsyngel og eldre laksunger ble estimert for hver enkelt stasjon. Total bestandsstørrelse for ulike årsklasser av lakseunger og presmolt (lakseunger større enn 100 mm) ble oppskalert fra totalt areal av ulike habitatklasser i elva og estimerte tettheter på elektrofiskestasjoner i disse ulike habitatklassene. Tetthet av fisk i habitatklasser som ikke lar seg elfiske (høler og dypstryk) ble skjønsmessig satt etter en vurdering av bunnssubstratets egnethet for produksjon av laksunger (Forseth et al. 2005, Forseth & Forsgren 2008). Aldersfordeling av smolt ble bestemt ut fra skjellprøver av totalt 1232 voksen laks fanget i Nausta på 2000-tallet. Data for antall gytefisk og eggdeponering er basert på observasjoner fra fisketeller og video i fiske-trappa ved Hovefossen fratrukket fangstene av laks på oversida av trappa.

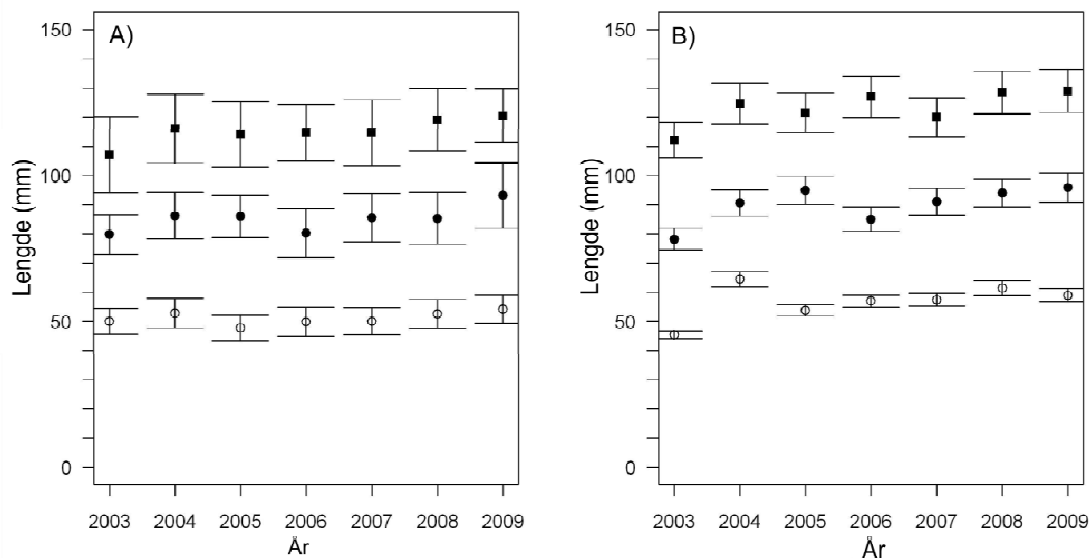
Temperatur og vannføringsdata for perioden er gitt av NVE (**Figur 4.3.1**). Simuleringer ble kjørt for en sjuårs-periode, repetert tre ganger, hvor vannføring og temperatur fra perioden 2002 til 2009 ble resirkulert. Det er i utgangspunktet brukt en "innkjøringsperiode" på 10 år for å unngå effekter av startverdier for blant annet eggdeponering. Vannføring og temperatur for innkjøringsperioden ble satt til ukentlige gjennomsnitt fra observasjonsperioden.



**Figur 4.3.1** Ukegjennomsnitt for temperatur (rød stiplede linje, aritmetrisk gjennomsnitt) og vannføring (svart heltrukket linje, median) for Nausta i kontrollperioden 2002 til 2009.

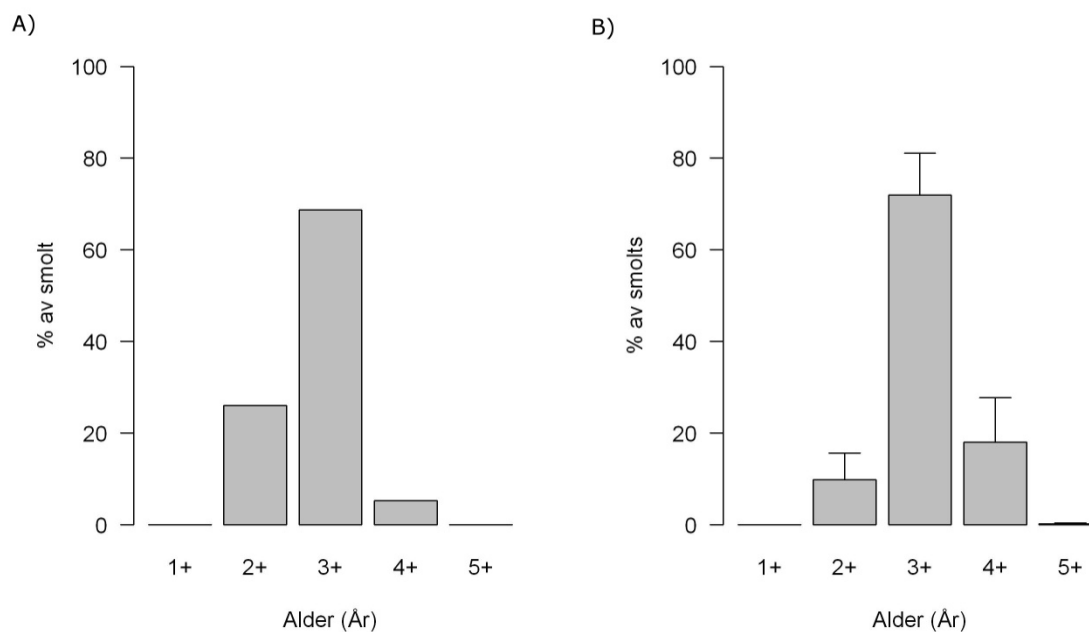
### 4.3.2 Resultater modellverifisering

Størrelse ved alder er bestemt av tidspunkt for når yngelen begynner å spise ("swim-up") og veksthastighet, begge temperaturstyrte variabler. Det var en god sammenheng mellom observert og modellert størrelse for verifiseringsperioden (**figur 4.3.2**). Dette tyder på at både vekstfunksjonen og eggutviklingsfunksjonene fanger observert variasjon på en god måte. Disse resultatene er også i samsvar med tidligere forøk på å modellere vekst hos vill lakseparr som funksjon av temperatur (Forseth *et al.*, 2001). Forseth *et al.* (2001) brukte de samme vekstmodeller som de som er implementert i iSalmon og var i stand til å reprodusere både gjennomsnittsvekst og variasjon i vekst for en årsklasse av lakseunger i Stryn.



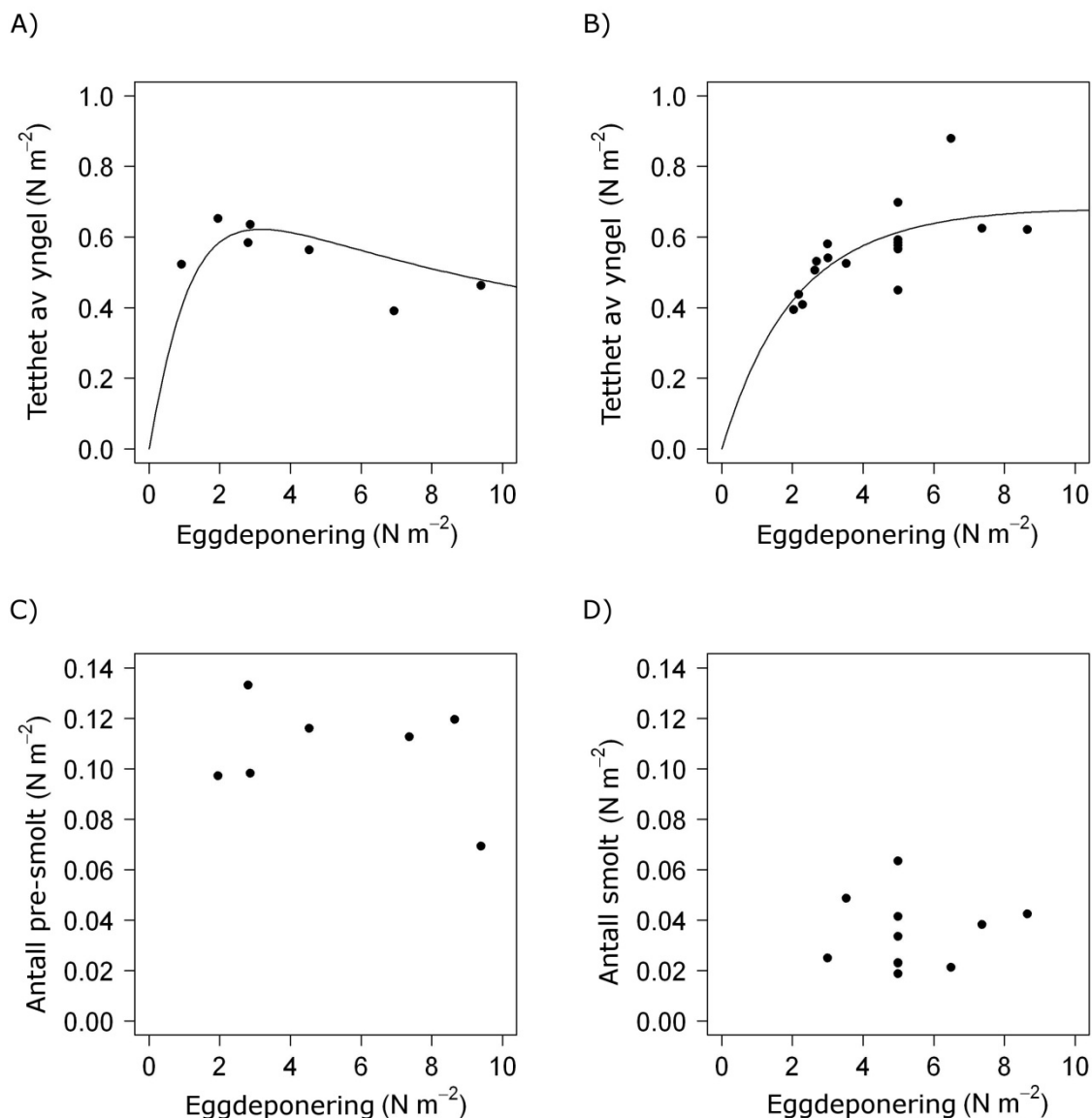
**Figur 4.3.2** (A) Gjennomsnittlig observert vekst, gitt som lengde ved alder en gitt uke om høsten, for laksunger i Nausta i perioden 2003 til 2009. Åpne symboler illustrerer 0+, lukkede sirkler 1+ og lukkede firkanter 2+ år gamle laks. (B) Simulert gjennomsnittlig vekst for samme periode. Feilgrenser angir standardavvik.

Gjennomsnittlig alder ved smoltifisering var på tre år både i observerte og simulerte data (**figur 4.3.3**). Siden laksunger må oppnå en viss størrelse før smoltifisering (gjenskapt i modellen ved en reaksjonsnorm for størrelse ved smoltifisering) er alder ved smoltifisering et resultat av oppnådd størrelse om våren, og dermed foregående vekst. Det gode samsvaret mellom observert og simulert smoltalder tyder derfor på at parametre for reaksjonsnormen, som i dette tilfellet er bestemt empirisk med data fra Strynselva, også passer for laksen i Nausta.



**Figur 4.3.3** (A) observert alderfordeling for smolt i Nausta og (B) simulert aldersfordeling

Det var også et godt samsvar mellom den observerte (A) og simulerte (B) bestandsrekrutteringskurven for forholdet mellom eggdeponering og yngel (**figur 4.3.4**). Dette er ikke overraskende siden parametre for denne sammenhengen er etablert med basis i felldata fra Nausta. Vi har imidlertid ikke grunnlag for å vurdere sammenhengen mellom eggdeponering og smoltproduksjon direkte, siden det ikke finnes estimater av mengde utvandrende smolt i Nausta.



**Figur 4.3.4** Bestand-rekrutterings kurver som angir forholdet mellom (A) observert tetthet av egg og tetthet av yngel i Nausta i perioden 2003 til 2008 og (B) sammenhengen mellom simulert tetthet av egg og tetthet av yngel ved observerte vannføring og temperatur for samme periode. (C) forholdet mellom observert tetthet av egg og tetthet av presmolt (lakseyngel over 100 mm) og (D) forhold mellom simulert tetthet av egg og simulert antall utvandrende smolt.

## 4.4 Scenarier for ulike type-elver og klimascenarier

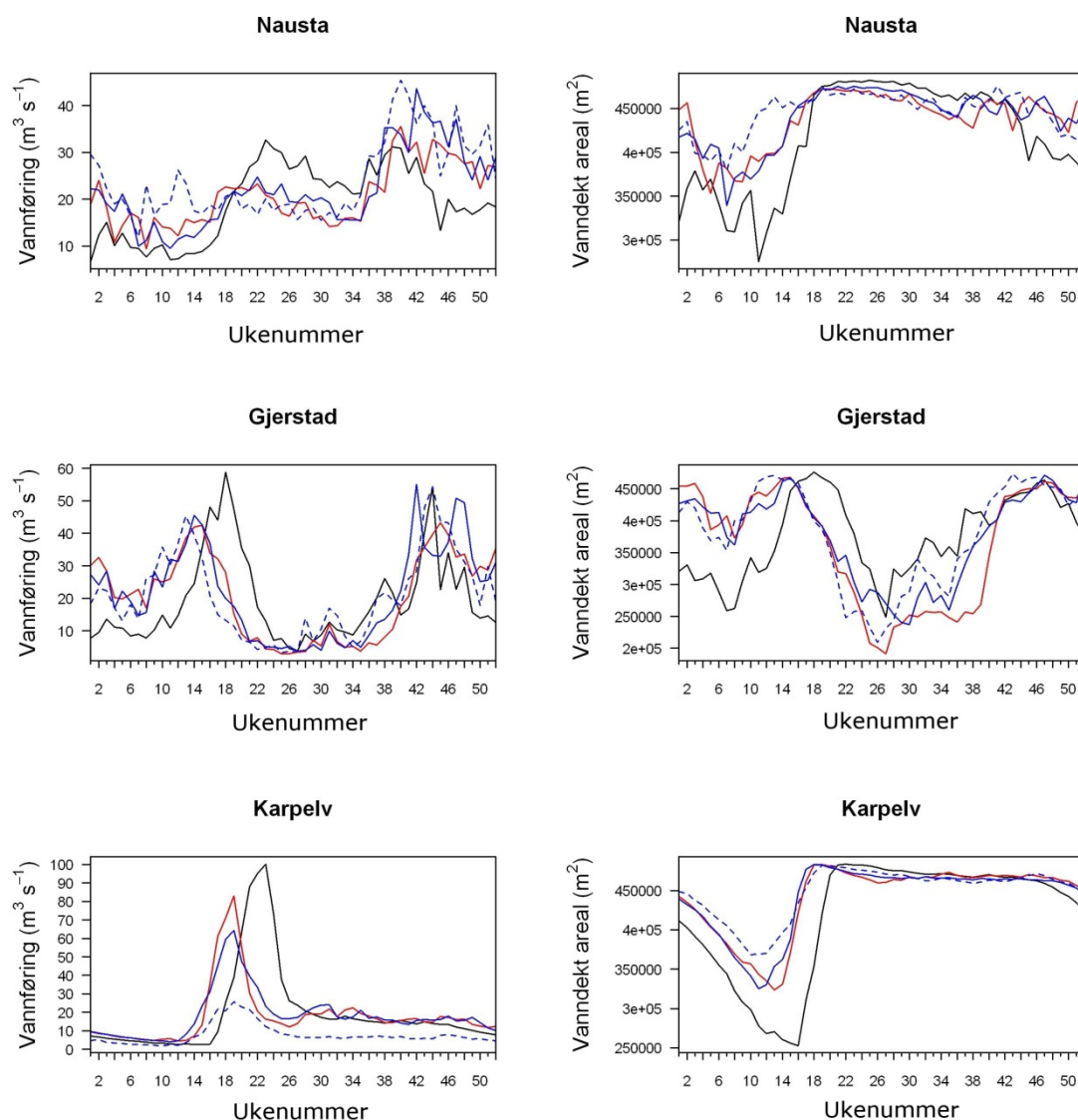
Her sammenligner vi simuleringsresultater fra modellkjøringer med temperatur og vannføringsscenarioer for kontrollperiode Hadley (1961-1990) med Hadley A2, B2 og Echam B2 (2071-2100) fra nedbørsfelt plassert i Nausta, Gjerstad og Karpelv. Kontrollperiode for Echam gir nær identiske vannføring og temperaturer som kontrollperiode for Hadley og er derfor utelatt i presentasjonen.

### 4.4.1 Vanndekt areal

Vanndekt areal er viktig i forhold til å bestemme opplevd tetthet for lakseunger og styrer dermed tetthetsreguleringsfunksjoner i modellen. Utvikling i vanndekt areal følger utvikling i vann-



føring (beskrevet i kap. 2). Generelt er det derfor lite variasjon mellom ulike framskridningsscenarioer i vanddekt areal. Det er midlertid noe forskjell mellom de ulike regionene (**figur 4.4.1**). Mens framtidsscenarioer fra Nausta og Gjerstad generelt har en økning i vanddekt areal om våren og etterjulsvinteren sammenlignet med kontrollperioden, er sommer- og høstvannføring en stor sett uforandret. For Karpelv viser framskridningsscenarioer også en økning i vanddekt areal for etterjulsvinter og vår, mens sommervannføringen er noe redusert.

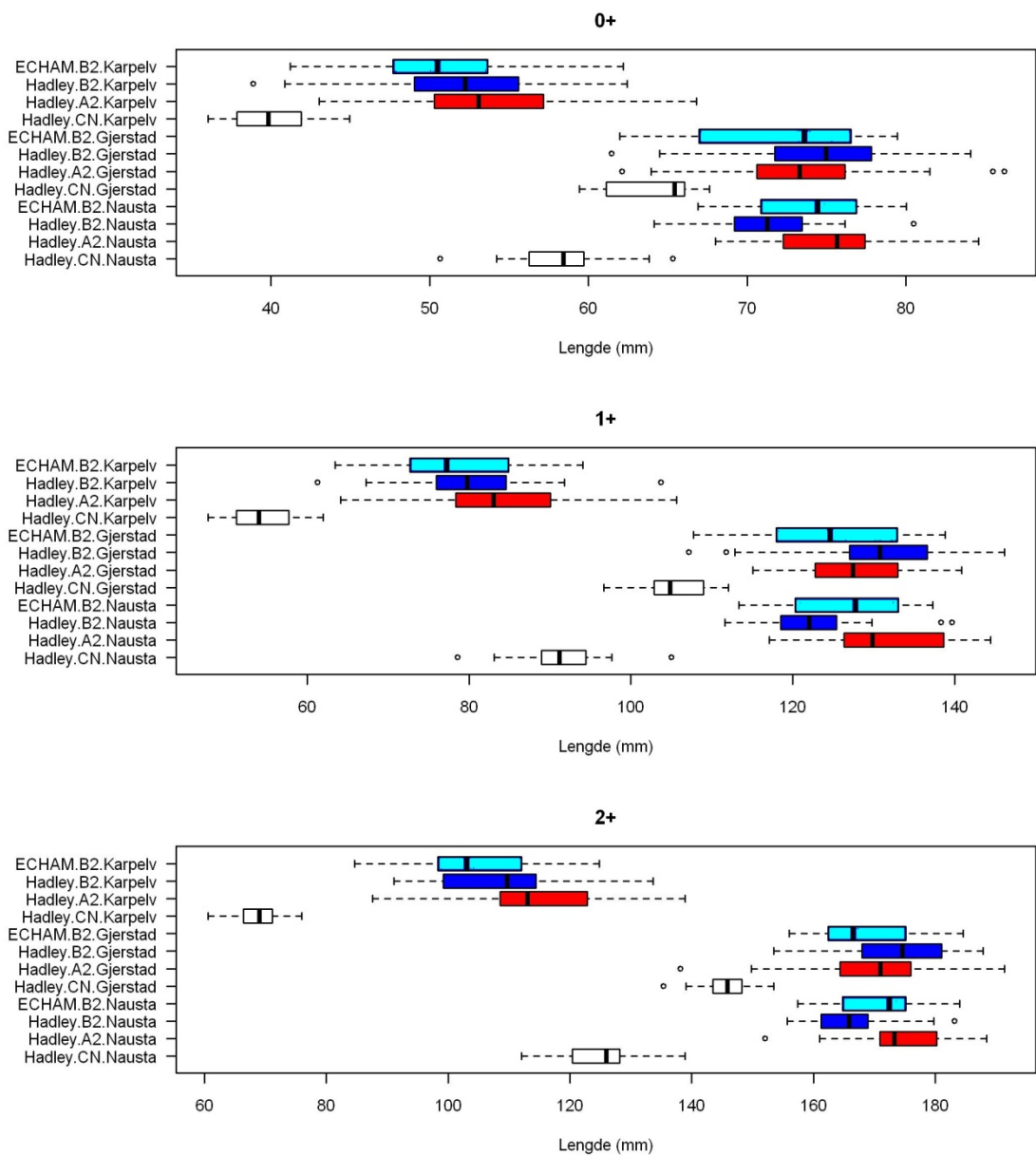


**Figur 4.4.1** Vannføring (venstre side) og modellert vanddekt areal (høyre side): Hadley kontroll (svart); Hadley A2 scenario (rød); Hadley B2 scenario (blå heltrukket); ECHAM B2 scenario (blå striplet).

#### 4.4.2 Vekst

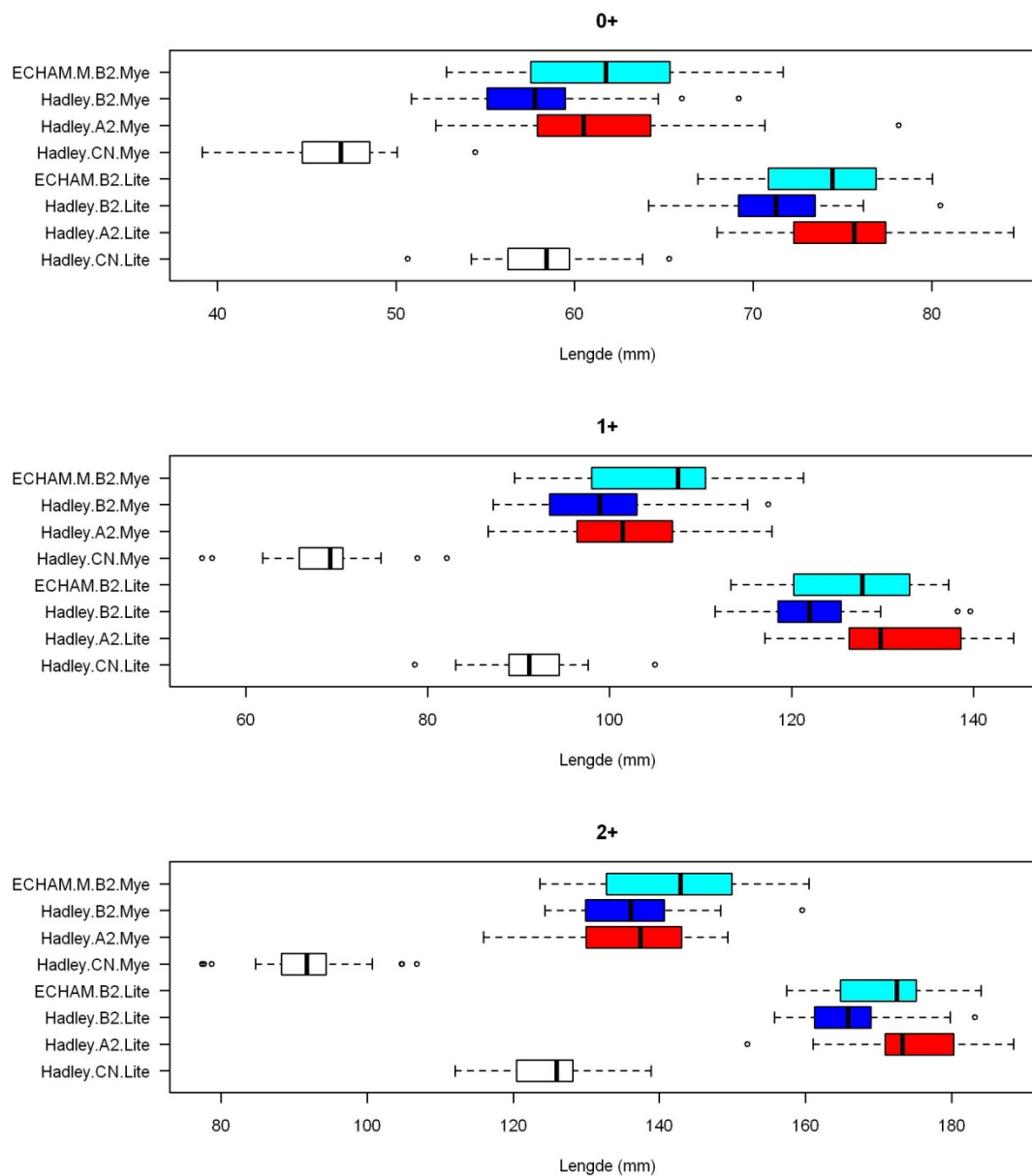
Alle framtidsscenarioer gir en økning i temperatur sammenlignet med kontrollperioden. Dette gir seg utslag i en direkte effekt på vekst for lakseunger (**figur 4.4.2**). Ingen av scenarioene viser en temperaturøkning som for lengre perioder går over temperaturen for optimal vekst (som er  $18,4^{\circ}\text{C}$  i vekstmodellen). Resultatet blir derfor en økning i vekst for alle aldersgrupper av laksunger i alle scenarioer, sammenlignet med kontrollperioden. Effekten er størst for laksunger i Karpelv og Nausta, og noe mindre i Gjerstad. Det kan synes som om temperaturscenarioer gir

en utjevning i vekst mellom Nausta og Gjerstad, slik at vekst i framtidsscenarioer er nogenlunde lik for disse to elvene, mens vekst i kontrollperioden er raskest i Gjerstad sammenligna med Nausta. Vekst for laksunger i Karpelv i framtidsscenarioene nærmer seg nivået på vekst for Nausta i kontrollperioden.



**Figur 4.4.2** Gjennomsnittlig simulert vekst, gitt som lengde ved alder (0+, 1+ og 2+) for laksunger. Kontrollperiode (hvit), Hadley A2 scenario (rød); Hadley B2 scenario (mørk blå); ECHAM B2 scenario (lys blå). Merk at det er ulik skala på x-aksene.

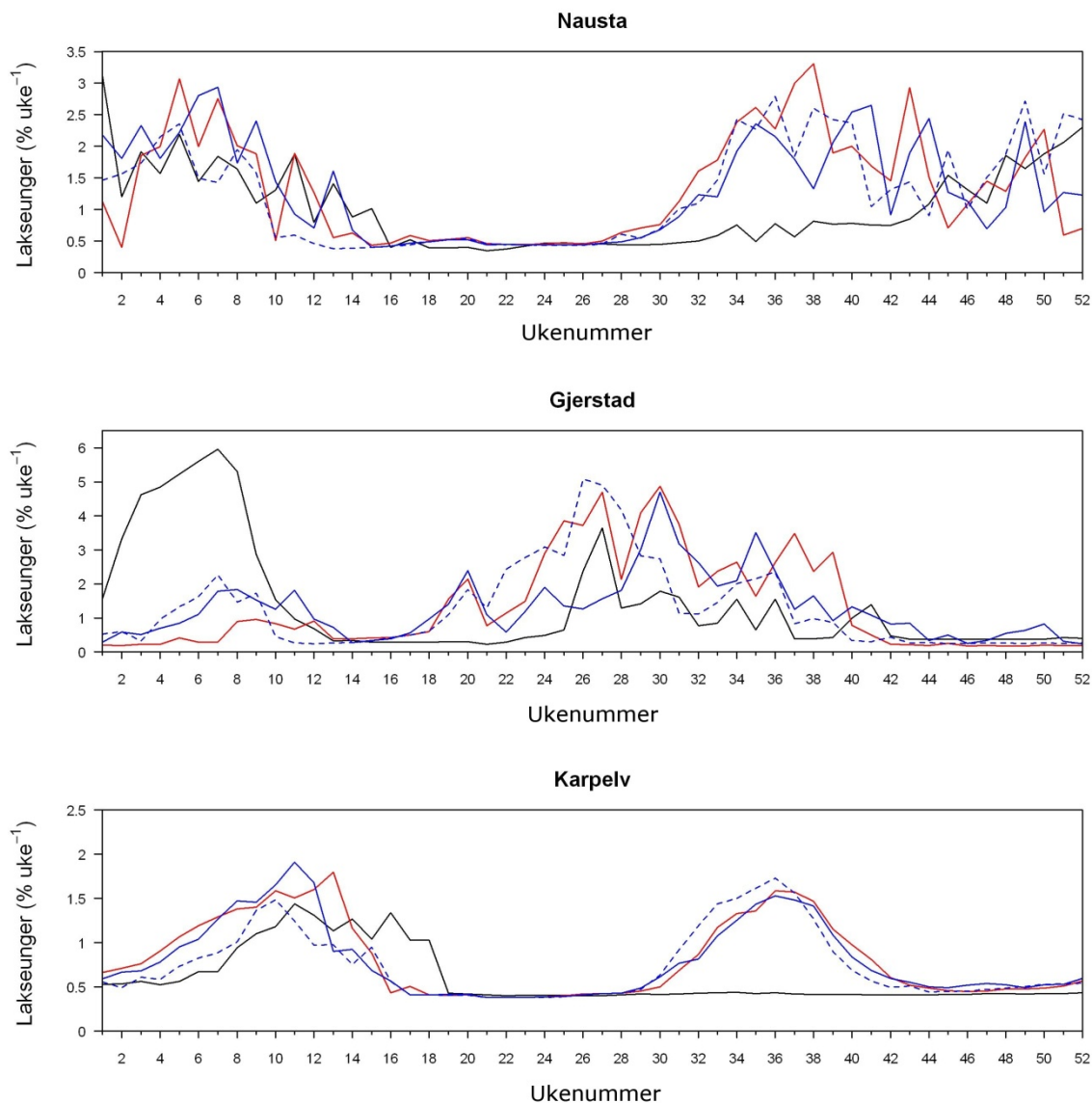
Det var markert dårligere vekst for alle aldersgrupper i simuleringer med mye grunnvannstilsig sammenlignet med lite grunnvannstilsig. Dette skyldes i hovedsak lavere vanntemperaturer i vekstperioden for simulert elv med mye grunnvannstilsig, sammenlignet med simulert elv med lite (se kapittel 2).



**Figur 4.4.3** Gjennomsnittlig simulert vekst gitt som lengde ved alder (0+, 1+ og 2+) for laksunger i Nausta under ulike klimascenarier med hennholdsvis mye og lite grunnvannstilsig. Merk at det er ulik skala på x-aksene. Kontrollperiode (hvit), Hadley A2 scenarier (rød); Hadley B2 scenarier (mørk blå); ECHAM B2 scenarier (lys blå).

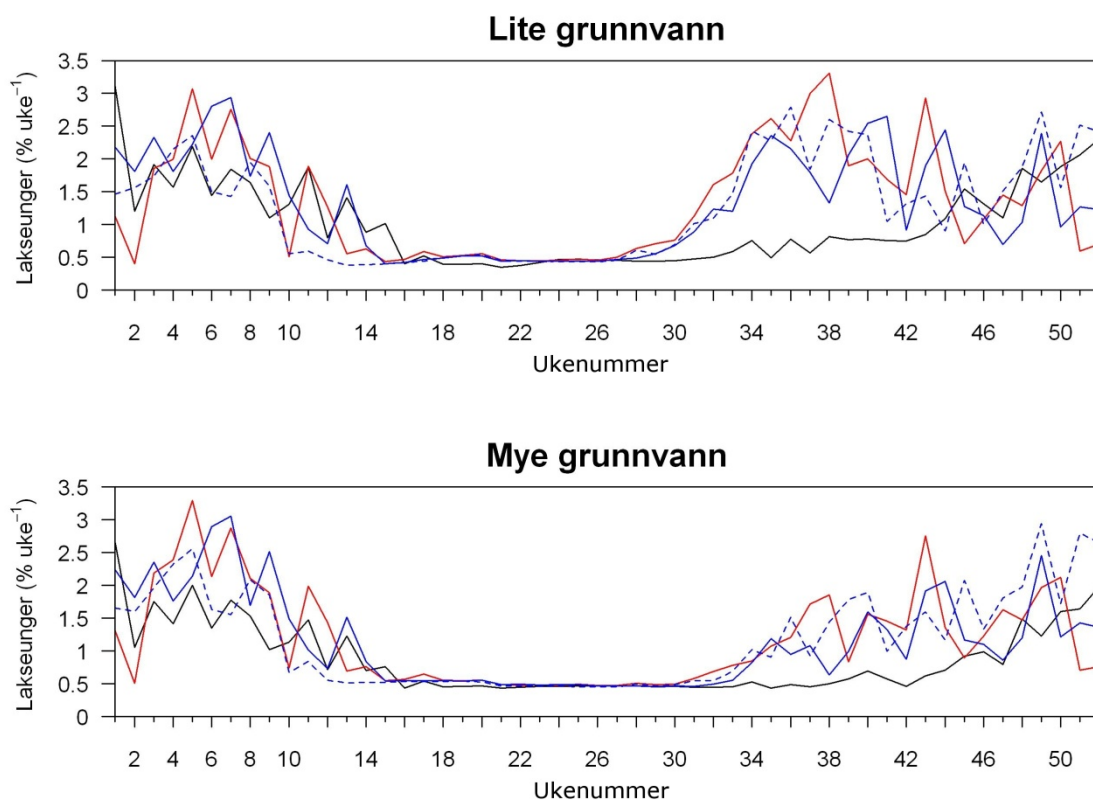
### 4.4.3 Dødelighet lakseunger

De fleste framtidsscenarioer gir en høyere dødelighet i sommerperioden enn simulert for kontrollperioden (**figur 4.4.3**). Årsaken til dette er i all hovedsak høyere vekst og større eggdeponering som gir større tetthet av parr, målt i biomasse. Som for vekst er det ingen klare forskjeller mellom ulike utslippsscenarioer. Siden modellert temperatur for framtidsscenarioer ikke når over kritisk grense for overlevelse i noen av scenarioene er simulert dødelighet kun et resultat av tethetsavhengige prosesser samt en fiksert bakgrunnsdødelighet.



**Figur 4.4.4** Gjennomsnittlig simulert dødelighet for lakseparr (prosent per uke). Hadley kontroll (åpne sirkler); Hadley kontroll (svart linje); Hadley A2 scenario (rød linje); Hadley B2 scenario (hel blå linje); ECHAM B2 scenario (stipplet blå linje).

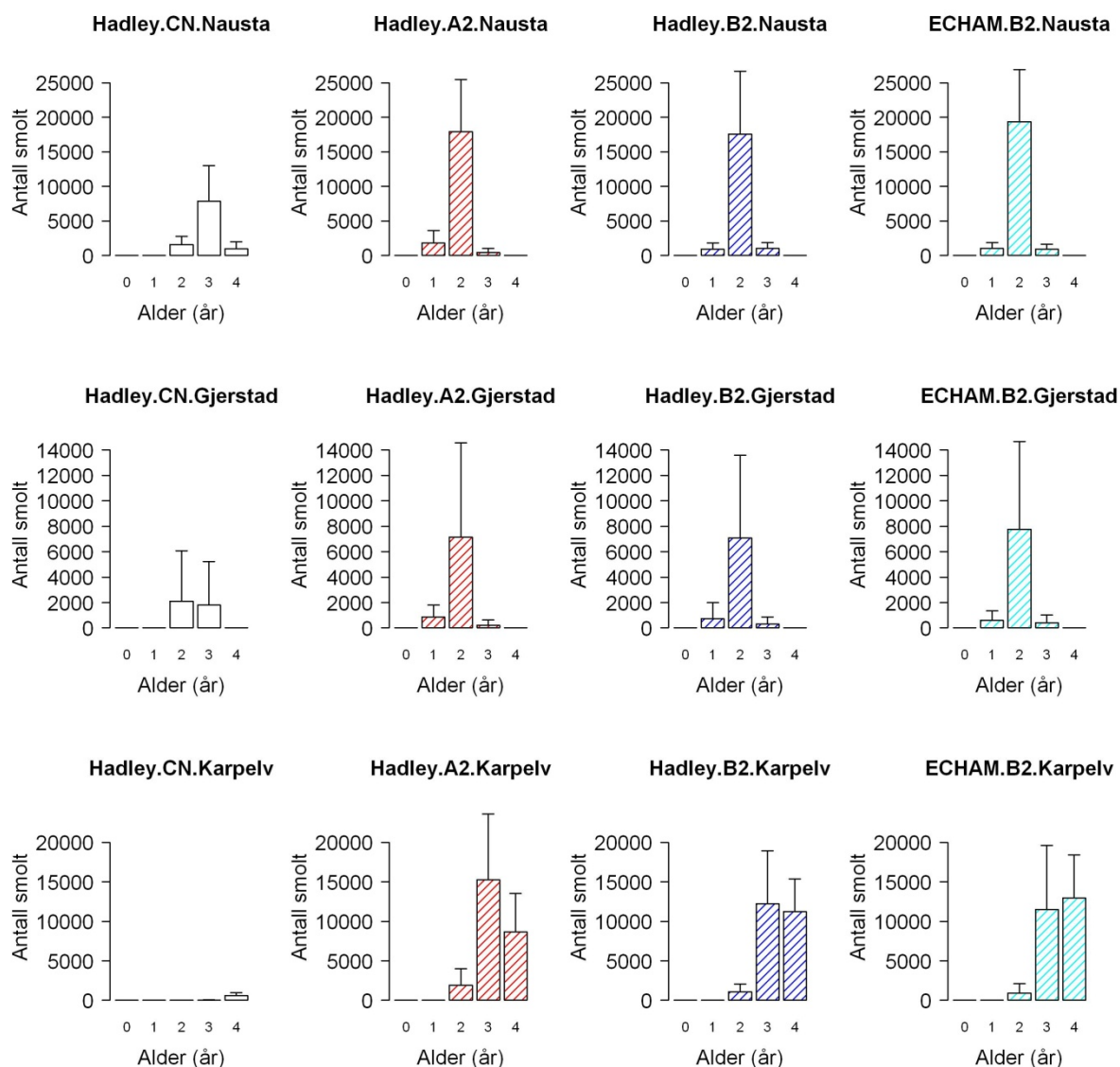
Det var liten forskjell i overlevelse mellom de to forskjellige scenarioene for grunnvannstilisig for Nausta. Hovedårsaken til dette er at overlevelse i stor grad styres av vannføring gjennom vanddekt areal, og dermed ikke påvirkes av grunnvanns-scenariot. En noe lavere dødlighet i sommerperioden under scenario med mye grunnvann skyldes økt vekst på grunn av høyere temperatur og dermed raskere økning i biomasse.



**Figur 4.4.5** Gjennomsnittlig simulert dødlighet (%) for lakseparr Nausta i scenario for lite og mye grunnvann, gitt som prosent. Hadley kontroll (svart linje); Hadley A2 scenario (rød linje); Hadley B2 scenario (hel blå linje); ECHAM B2 scenario (stiplet blå linje).

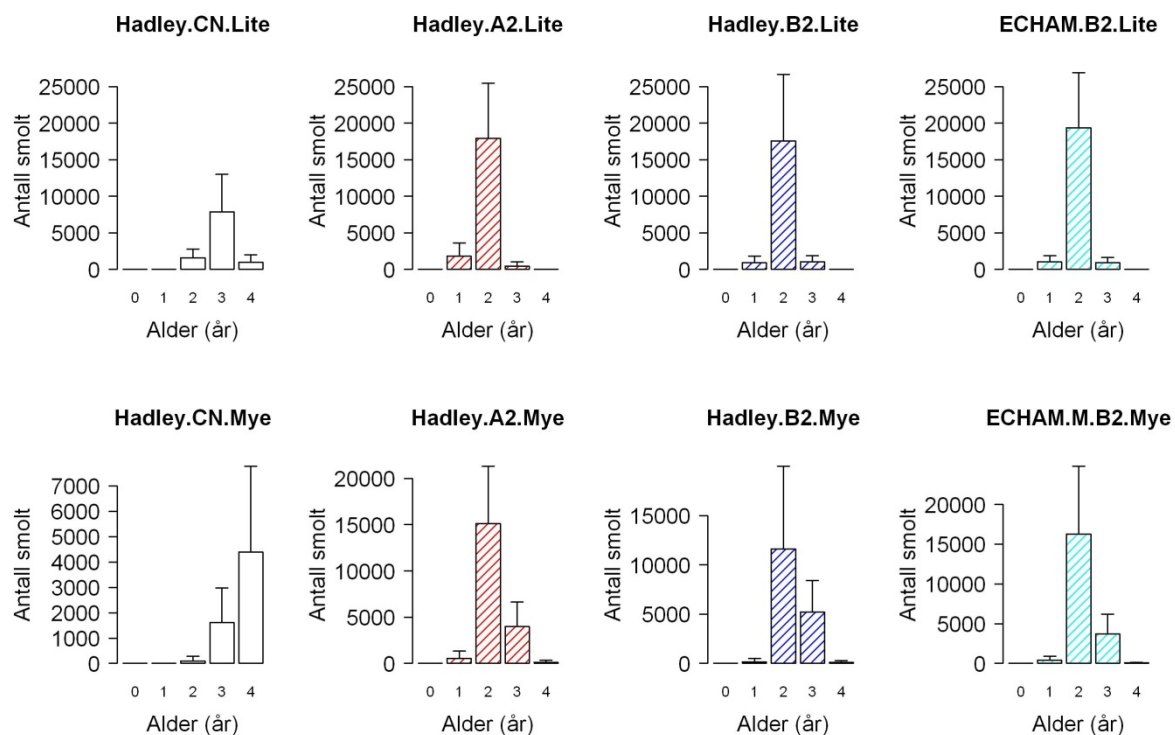
#### 4.4.4 Smoltalder

Som en følge av økt temperatur og dermed økt vekst når lakseyngelen en størrelse hvor den smoltifiserer hurtigere under framtidige klimascenarioer. Smoltalder er følgelig lavere under framtidige klimascenarioer enn under kontrollperioden for alle klimascenarioer og lokaliteter (**figur 4.4.4**). Effekten er størst i Karpelv i nord, hvor gjennomsnittlig smoltalder i kontrollperioden er simulert til >4 år, noe som stemmer overens med observert gjennomsnittlig smoltalder i nærliggende vassdrag. Under framtidige klimascenarioer vil gjennomsnittlig smoltalder minke til mellom tre og fire år. For Nausta og Gjerstad synker simulert gjennomsnittlig smoltalder til to år i begge vassdrag under framtidige klimascenarioer.



**Figur 4.4.6** Simulert aldersfordeling for smolt for ulike scenarier og for kontrollperioden. Kontrollperiode (hvit), Hadley A2 scenario (rød); Hadley B2 scenario (blå); ECHAM B2 scenario (lys blå).

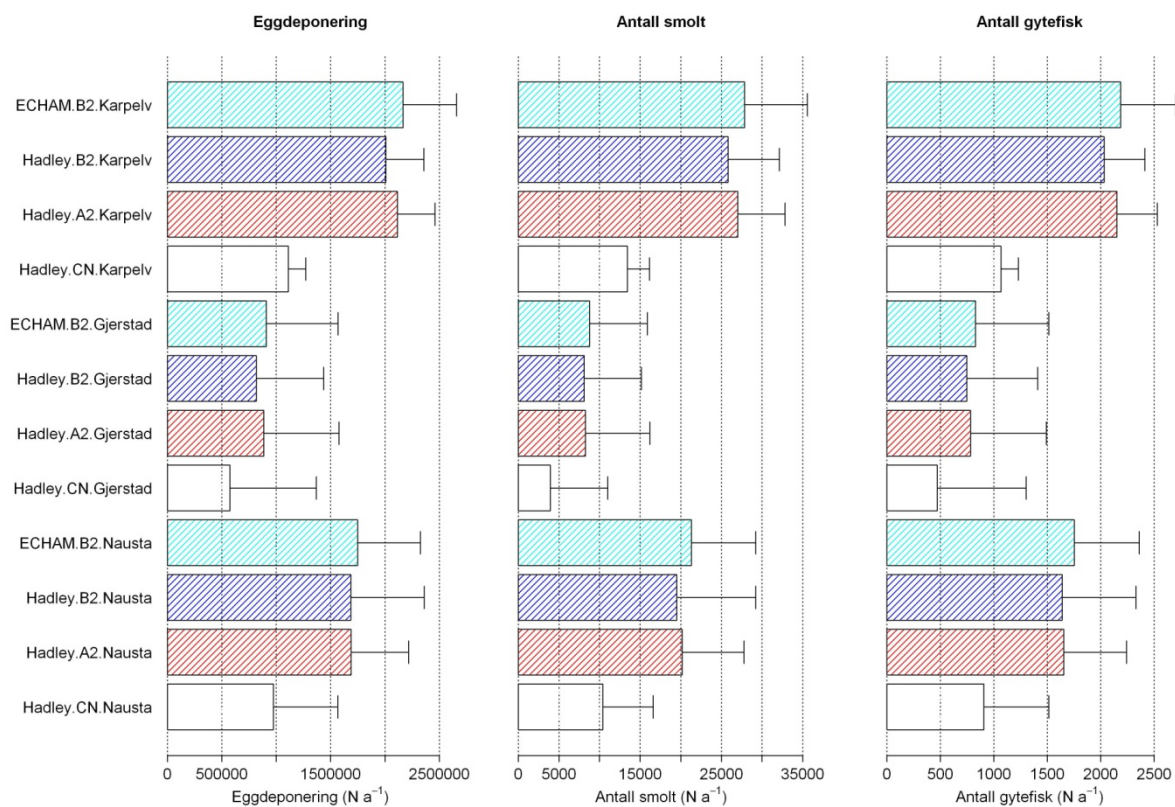
Simulert smoltalder for Nausta er høyerer for scenarier med mye grunnvannstilsig enn under scenarier med lite, noe som skyldes saktere vekst.



**Figur 4.4.7** Simulert alderfordeling for smolt i Nausta under ulike klima- og grunnvannsscenarier og kontrollperiode. Kontrollperiode (hvit), Hadley A2 scenario (rød); Hadley B2 scenario (blå); ECHAM B2 scenario (lys blå). Øverste rad viser smoltalder ved lite grunnvannstilsig og nedre rad med mye tilsig.

#### 4.4.5 Populasjonsdynamikk

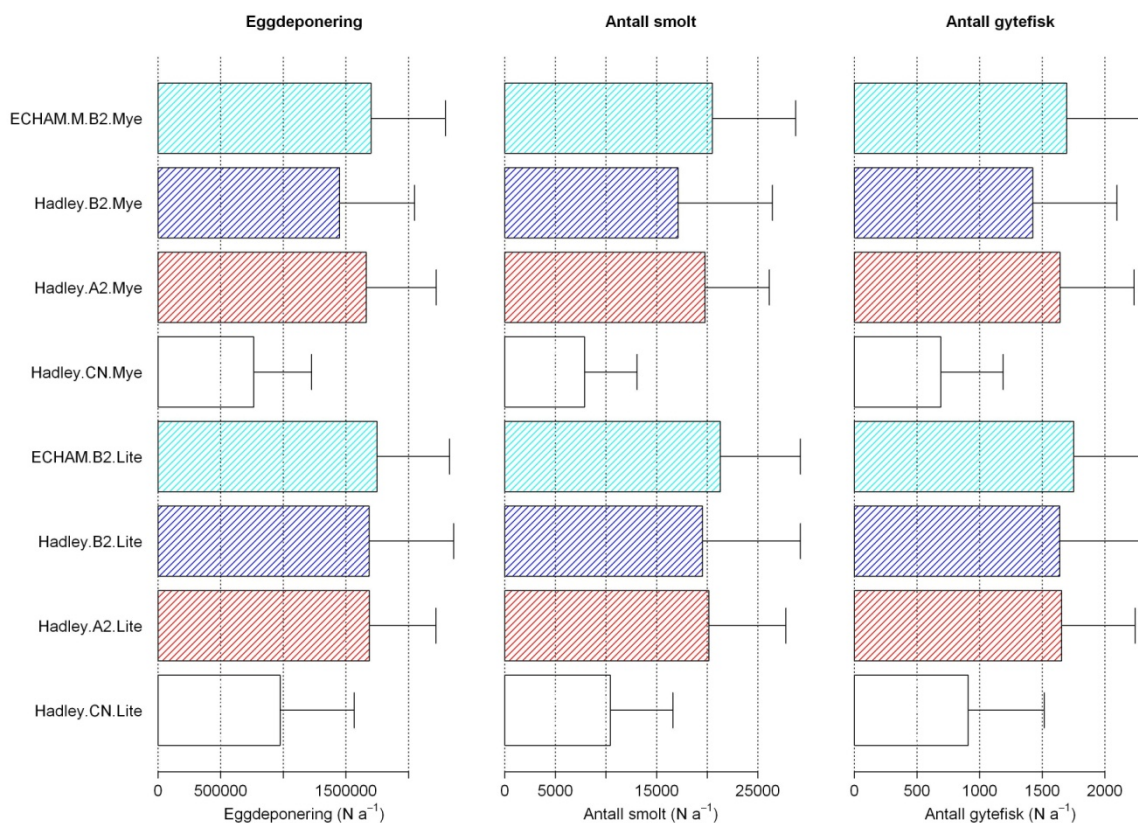
Summen av større vanddekt areal, spesielt i vintersituasjon, sammen med raskere vekst og påfølgende lavere smoltalder gir en høyere produksjon av smolt under alle klimascenarioer og i alle vassdrag. Selv om dødelighet for laksyngel øker i sommerperioden, vil lavere smoltalder kompensere for dette. I modellen vil høyere smoltproduksjon gi høyere antall returnerende gytere siden marin overlevelse og vekst er satt med konstant gjennomsnitt i simuleringene. Dette gjør også at eggdeponering blir større i klimaframskrivingene. Endringer i vannføring og temperatur vil derfor isolert sett føre til økning i produksjon av laks i ferskvannfasen.



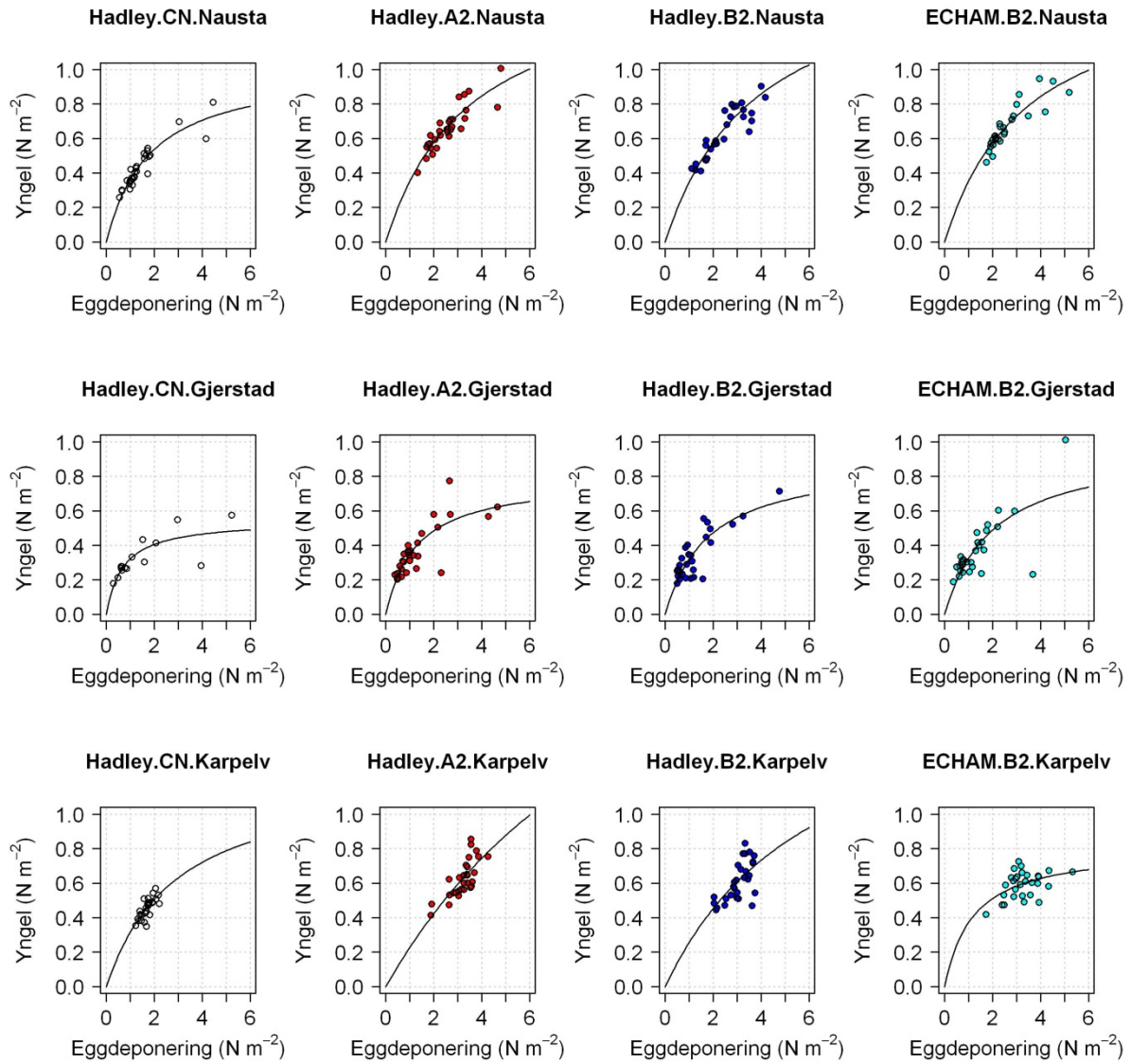
**Figur 4.4.8** Gjennomsnittlig ( $\pm$  SD) antall egg, smolt og gytefisk for ulike scenarier og kontrollperioden. Kontrollperiode (hvit), Hadley A2 scenario (rød); Hadley B2 scenario (blå); ECHAM B2 scenario (lys blå).



For Nausta, hvor både scenarier med og uten sterkt påvirkning av grunnvann er simulert var det små forskjeller i klimarespons for de ulike grunnvannsscenarioene.



**Figur 4.4.9** Gjennomsnittlig ( $\pm$  SD) antall egg, smolt og gytefisk i Nausta for ulike klima- og grunnvannsscenarioer (mye og lite grunnvann) samt kontrollperioden. Kontrollperiode (hvit), Hadley A2 scenario (rød); Hadley B2 scenario (blå); ECHAM B2 scenario (lys blå).



**Figur 4.4.10** Simulerte bestand-rekrutterings kurver for ulike elver og klimascenarier. Figurene viser forholdet mellom antall egg ( $Nm^{-2}$ ) og antall yngel ( $Nm^{-2}$ ). Kontrollperiode (hvit), Hadley A2 scenario (rød); Hadley B2 scenario (blå); ECHAM B2 scenario (lys blå).

## 5 Diskusjon og konklusjon

Anders G. Finstad, Richard Hedger, Ånund Sigurd Kvambekk, Ola H. Diserud, Torbjørn Forseth, Ola Ugedal og Line Sundt-Hansen

I dette kapitlet vurderes mulige virkninger av effekten av de foreliggende klimascenarioene med hensyn på laks, sett i lys av modellresultater presentert i denne rapporten, samt kunnskap om virkningsmekanismer som ikke inngår i modellgrunnlaget, men som er oppsummert i kapittel 3. Vi har ikke vurdert mulige effekter av endringer i havmiljø på produksjonen av laksefisk. Vi har heller ikke vurdert mulige samvirkende effekter mellom klima og andre menneskeskapt trusselfaktorer (Anon, 2010). Et sammendrag av kunnskap om mulige interaksjoner mellom rømt oppdrettslaks og villaks ble publisert av Jonsson *et al.* (2007).

Alle framtidsscenarioer for vannføring indikerer et skifte i årsmønster med tidligere vårflo, men på Vestlandet blir vårfloen mindre markant enn i dag. Vintervannføringen øker generelt, men lite lengst nord. Simuleringene viste at vanntemperaturen stiger 3-4 grader om sommeren i alle tre elvene med lite grunnvann. Vintersesongen ble nesten to måneder kortere i Karpelv, men det ble fortsatt stabilt vinter med isdekke og vanntemperatur ved frysepunktet. I Gjerstad ble det en og en halv måned kortere vinter, noe mer ustabile isforhold og 1-1,5 grader varmere vann om vinteren, mens det ble lite is i Nausta, en måned kortere vinter og 1-1,5 grader varmere vann. Ved simuleringer med mye grunnvann ble det 2-4 grader varmere om sommeren. Om vinteren forsvant isen nesten helt i Nausta og ble sjelden i Gjerstad. I Karpelv ble det uansett en stabil, men kortere vinter.

Endringer i vannføring og temperatur vil føre til korttidsvariasjon i laksens atferd, fysiologi og livshistorie, og inkluderer endringer i tidspunkt for klekking av rogn og når yngelen for første gang kommer opp av grusen for å spise ("swim up"). Andre forhold som endres direkte som en følge av temperatur er fiskens veksthastighet. Simuleringene viser økt vekst og dette innebærer at stående biomasse øker, noe som i vår modell gir økende tetthetsavhengig dødelighet. Med økende vekst avtar imidlertid smoltalderen, noe som virker i motsatt retning. Eventuelle negative effekter av økt biomasse (og økt intraspesifikk konkurranse) blir også motvirket av økende vannføring, spesielt i vinterperioden, som gir større vanddekt areal og lavere tetthetsavhengig dødelighet. Økt tilvekst og synkende smoltalder samsvarer med observasjoner fra Imsa i de senere år (Jonsson *et al.*, 2005). Nettoresultatet av forventete klimaendringer i ferskvannsfasen, gitt modellparametre vurdert i denne rapporten, er derfor en økt produksjon og bærekapasitet i ferskvann i framtidens klima.

Det var små forskjeller i klimarespons for laksebestanden under de ulike scenarioer for grunnvannstilsig i Nausta. I tillegg kan avrenning av næringstoffer, sedimenteringsprosesser og andre hydromorfologiske variabler enn temperatur og vannføring ventes å endre seg i et endret temperatur- og nedbørsregime. Det er sannsynlig at endringer i terrestrisk vegetasjonsmønster vil gi økt avrenning av næringstoffer og bidra til økt produktivitet i vassdragene (Finstad *et al.*, 2010). Dette kan også bidra til høyere bæreevne for fiskeproduksjon i vassdragene i fremtiden.

Endringer i vanntemperatur kan også påvirke konkurransen med andre arter, og effektene av patogener, parasitter og predatorer på laksebestandene kan bli forskjellig fra idag. Enkelte fiskesykdommer, som for eksempel PKD, kan få større negativ virkning på fiskebestander i et varmere klima (Sterud *et al.*, 2007, Marcos-López *et al.*, 2010). Utbrudd av denne sykdommen er temperaturavhengig, og som en tommelfingerregel oppstår sykdom i fisk som er infisert av parasitten først når vanntemperaturen er 15°C eller høyere (Tops *et al.*, 2006). Vi har imidlertid dårlig kunnskap om mekanismer og størrelsesorden av mulige endringer i dødelighet på grunn av patogener, parasitter og predatorer som følge av økt vanntemperatur, og slike prosesser er derfor ikke inkludert i modellen per i dag.

I tillegg til usikkerheter i den biologiske delen av modelleringen knyttet til manglende modellparametre er responsen til populasjoner over tid også under innflytelse av evolusjonære prosesser. På grunn av forventet klimaendring er det sannsynlig at gytetiden blir forsinket gjennom høyere vanntemperaturer om høsten. Eggklekkingen og plommeseckyngelens oppvandring fra substratet vil også komme tidligere på grunn av høyere vintertemperaturer. Imidlertid er både gytetidspunkt og eggutviklingstid sansynligvis underlagt seleksjon (Hendry & Day, 2005; Carlson & Seamons, 2008), noe som gjør langtidseffekter på disse parametrene vanskelig å vurdere.

I henhold til klimaforutsigelsene vil perioden med isdekke på elver og vann bli redusert. Dette antas å ha negative virkning på parroverlevelsen. Finstad *et al.*, (2004a) rapporterte at lakseparr hadde lavere metabolisme i mørke under isen enn i åpent vann om vinteren, og at vinterdødelighet hos parr har sammenheng med hvor mye opplagsnæring de har igjen på senvinteren (Finstad *et al.*, 2004c). Islegging skaper forhold som gjør at lakseparren kan bruke elvehabitater som ellers vil vært ubrukte på grunn av manglende skjulmuligheter (Linnansaari *et al.*, 2008). Milde vintrer er vanligvis våtere (IPCC, 2007), og Cunjak *et al.*, (1998) observerte at høy egg- og parrdødelighet hos laks ble utløst av nedbør som ga isskuring i gyteområdene. Også flommer om vinteren kan gi stor eggdødelighet fordi dette kan flytte på bunnssubstratet (Battin *et al.*, 2007). På den andre siden vil økt vintervannføring være gunstig og redusere dødeligheten fordi større arealer blir tilgjengelige for fisken (Hvidsten, 1990; Cunjak *et al.*, 1998; Linnansaari *et al.*, 2008). Det er derfor grunn til å anta at det vil bli økt parrdødelighet på grunn av økt vintertemperatur, men økt vannføring og mindre isdannelse kan redusere denne negative påvirkningen. Nordlige og sørlige populasjoner av laks reagerer også forskjellig på redusert isdekke (Finstad & Forseth, 2006), hvor nordlige populasjoner har en negativ respons på manglende isdekke. Dette skyldes genetiske forskjeller, men arvbarehet, og derfor muligheten for rask evolusjon av egenskaper som ligger til grunn for disse forskjellene, er ukjente.

I et varmere klima er det sannsynlig at smoltvandringen starter tidligere om våren. Hvordan dette vil påvirke smoltens sjøoverlevelse avhenger av forholdene i havet. Det er en optimalperiode for overlevelsen av smolt. Fisk som vandrer ut før eller etter dette vandringsvinduet har høyere dødelighet og dårligere hjemfinningsevne (Hansen & Jonsson, 1989, 1991; McCormick, 1999). Hvis klimaet i elvene endrer seg raskere enn klimaet i havet, kan utvandringen komme for tidlig og sjøoverlevelsen til smolten bli redusert. Med økt nedbør som regn høst og vinter, og mer ekstreme værforhold, vil flere fisk antakelig vandre ut om høsten (Youngson *et al.*, 1983; Jonsson & Jonsson, 2002). Disse vil ikke være smolt og antakelig overleve dårligere, slik høstutvandrende laksefisk gjør idag (Hansen & Jonsson, 1989; Riley *et al.*, 2008; Jonsson & Jonsson, 2009a).

Energiforbruket til gytefisken vil også øke på grunn av temperaturøkningen i elvene. Overlevelsen til gytefisk avtar med økende energikostnader til migrasjon og gyting (Jonsson *et al.*, 1997). Økt dødelighet hos gytefisk kan gi redusert innslag av flergangsgyttere i laksebestandene, noe som kan påvirke eggdeponeringen negativt. Havklima og effekten på laksebestander er ikke modellert i simuleringer presentert i denne rapporten, men i kapittel 3 er det gitt en gjennomgang av kunnskapsnivået med hensyn på sammenhenger mellom havklima og laksens vekst og overlevelse i havet. Flere undersøkelser viser at det er positiv sammenheng mellom laksens vekst og overlevelse i havet (Friedland *et al.*, 1998, 2000; Peyronnet *et al.*, 2007), og både vekst og overlevelse synes spesielt påvirket av vanntemperaturen postsmolten møter første høst og vinter. Sammenhengen mellom reduksjon i laksebestander og klimaforholdene i havet har blitt rapportert i en rekke undersøkelser (for eksempel Boylan & Adams, 2006; Todd *et al.*, 2008; Friedland *et al.*, 2009). I Europa synes produksjonen av villaks å være redusert hovedsakelig på grunn av økt dødelighet og redusert vekst i havet (Hansen & Quinn, 1998; Jonsson & Jonsson, 2004a). Klimavariasjonen i havet kan derfor være en av driverne bak langtidsvariasjonene i laksemengde man har kunnet observere i senere år. Imidlertid er bevisene for en slik sammenheng relativt svake siden ulike studier ofte rapporterer sprikende resultat. Det er imidlertid generelt grunnlag for å si at variasjonene i produksjon av marine fis-

---

ker ofte drives av klimarelaterte forhold (Cushing, 1982). For laksen synes denne påvirkningen å være sterkest i tidlig marin fase.

Når det gjelder sammenhengen mellom klimaet i havet og laksens alder ved kjønnsmodning, observerte man mange steder redusert alder ved kjønnsmodning i første fase av klimaendringen på 1980- og 1990-tallet (Jonsson & Jonsson, 2004a). Dette falt sammen med redusert vekst i havet. Men med ytterligere redusert vekst etter årtusenskiftet, synes ikke denne trenden å ha fortsatt. I stedet er det nå flere steder observert økende alder ved kjønnsmodning. Dette skyldes antakelig dårlige ernæringsforhold og at smålaksen ikke har nok energiressurser til å vende tilbake for å gyte etter ett år i havet, og mange må vente ytterligere ett år før de blir kjønnsmodne. Før 2000 observerte man også gradvis økt dødelighet i havet. Dette er en tendens man sansynligvis kan vente vil vedvare så lenge ernæringsforhold er dårlige.

## 6 Referanser

- Abrahams, M. & Kattenfield, M. (1997). The role of turbidity as a constraint on predatory-prey interactions in aquatic environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **40**, 169-174.
- Allen, I. R. H. (1966). Counting fences for salmon and sea-trout and what can be learned from them. *Salmon and Trout Magazine* **176**, 19-21.
- Allen, K. R. (1940). Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). I. Growth in the River Eden. *Journal of Animal Ecology* **9**, 1-23.
- Alvarez, D., Cano, J. M. & Nicieza, A. G. (2006). Microgeographic variation in metabolic rate and energy storage of brown trout: countergradient selection or thermal sensitivity? *Evolutionary Ecology* **20**, 345-363.
- Angilletta, M. J., Niewiarowski, P. H. & Navas, C. A. (2002). The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* **27**, 249-268.
- Angilletta, M. J., Steel, E. A., Bartz, K., Kingsolver, J. G., Scheuerell, M. D., Beckman, B. R. & Crozier, L. G. (2008). Big dams and salmon evolution: changes in thermal regimes and their potential evolutionary consequences. *Evolutionary Applications* **1**, 286-299.
- Angilletta, M. J., Wilson, R. S., Navas, C. A. & James, R. S. (2003). Tradeoffs and the evolution of thermal reaction norms. *Trends in Ecology and Evolution* **18**, 234-240.
- Anon (2010). Status for norske laksebestander i 2010. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 2, 213 s.
- Arkoosh, M. R. & Collier, T. K. (2002). Ecological risk assessment paradigm for salmon: Analyzing immune function to evaluate risk. *Human and Ecological Risk Assessment* **8**, 265-276.
- Armstrong, J. D., Braithwaite, V. A. & Fox, M. (1998). The reponse of wild Atlantic salmon parr to acute reductions in water flow. *Journal of Animal Ecology* **67**, 292-297. doi:10.1046/j.1365-2656.1998.00193.x
- Armstrong, J. D. (2005). Spatial variation in population dynamics of juvenile Atlantic salmon: implications for conservation and management. *Journal of Fish Biology* **67**, 35-52.
- Atkins, P. W. (1998). *Physical Chemistry*, 6th ed. Oxford University Press, Oxford.
- Atkinson, D. (1994). Temperature and organism size – a biological law for ectotherms. *Advance Ecological Research* **25**, 1-58.
- Bachman, R. A., Reynolds, W. & Casterlin, M. E. (1979). Diel locomotor activity pattern of wild brown trout (*Salmo trutta* L.) in an electronic shuttlebox. *Hydrobiologia* **66**, 45-47.
- Bacon, P. J., Gurney, W. S. C., Jones, W., McLaren, I. S. & Youngson, A. F. (2005). Seasonal growth patterns of wild juvenile fish: partitioning variation among explanatory variables, based on individual growth trajectories of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Journal of Animal Ecology* **74**, 1-11. doi:10.1111/j.1365-2656.2004.00875.x
- Banks, J. W. (1969). A review of the literature on the upstream migration of adult salmonids. *Journal of Fish Biology* **1**, 85-136. doi: 10.1111/j.1095-8649.1969.tb03847.x
- Baroudy, E. & Elliott, J. M. (1994). The critical thermal limits for juvenile Arctic char *Salvelinus alpinus*. *Journal of Fish Biology* **45**, 1041-1053. doi:10.1111/j.1095-8649.1994.tb01071.x
- Bartholow J. B. (2005) . Recent Water Temperature Trends in the Lower Klamath River, California. *North American Journal of Fisheries Management* **25**,152–162.
- Battin, J., Wiley, M. W., Ruckelshaus, M. H., Palmer, R. N., Korb, E., Bartz, K. K. & Imaki, H. (2007). Projected impacts of climate change on salmon habitat restoration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**, 6720-6725.
- Bailey, J. K. & Louenslager, J. E. (1986). Genetic and environmental components of variation for growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **57**, 125-139.
- Beacham, T. D. & Murray, C. B. (1987). Adaptive variation in body size, and, morphology, egg size and developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **44**, 244-261.
- Beacham, T. D. & Murray, C. B. (1990). Temperature, egg size, and development of embryos and alevins of five species of Pacific salmon: a comparative analysis. *Transactions of the American Fisheries Society* **119**, 927-945.
- Beacham, T. D. & Withler, R. E. (1991). Genetic variation in mortality of chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) challenged with high water temperatures. *Aquaculture and Fisheries Management* **22**, 125-133.

- Beaugrand, G. & Reid, P. C. (2003). Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* **9**, 801-817. doi:10.1046/j.1365-2486.2003.00632.x
- Beldring, S., Engen-Skaugen, T., Førland, E. J. & Roald, L. (2008) Climate change impacts on hydrological processes in Norway based on two methods for transferring regional climate model results to meteorological station sites. *Tellus*, **60A**, 439–450.
- Berg, O. K. & Bremset, G. (1998). Seasonal change in the body composition of young riverine Atlantic salmon and brown trout. *Journal of Fish Biology* **52**, 1272-1288. doi:10.1111/j.1095-8649.1998.tb00971.x
- Berg, O. K. & Moen, V. (1999). Inter- and intrapopulation variation in temperature sum requirements at hatching in Norwegian Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **54**, 636-647. doi:10.1111/j.1095-8649.1999.tb00642.x
- Berglund, I., Hansen, L. P., Lundqvist, H., Jonsson, B., Eriksson, T., Thorpe, J. E. & Eriksson, L. O. (1991). Effects of elevated winter temperature on seawater adaptability, sexual rematuration and downstream migratory behaviour in mature male Atlantic salmon parr (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 1041-1047.
- Berland, G., Nickelsen, T., Heggenes, J., Økland, F., Thorstad, E. B. & Hallraker, J. (2004). Movements of wild Atlantic salmon parr in relation to peaking flows below a hydropower station. *River Research and Applications* **20**, 957-966.
- Berman, C. H. & Quinn, T. P. (1991). Behavioural thermoregulation and homing in spring chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum), in the Yakima River. *Journal of Fish Biology* **39**, 301-312. doi: 10.1111/j.1095-8649.1991.tb04364.x
- Bjorn, T. C. (1971). Trout and salmon movements in two Idaho streams as related to temperature, food, stream flow, cover, and population density. *Transactions of the American Fisheries Society* **100**, 423-438.
- Björnsson, B. & Steinarsson, A. (2002). The food-unlimited growth rate of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 494-502.
- Bjørge D., Haugen J. E. & Nordeng T. E. 2000: Future climate in Norway. Dynamical downscaling experiments within the RegClim project. Research Report no. 103, Norwegian Meteorological Institute, Oslo, Norway.
- Blanc, J. M. (2005). Contribution of genetic and environmental variance components to increasing body length in juvenile brown trout *Salmo trutta*. *Journal of the World Aquaculture Society* **36**, 51-58.
- Bowen, Z. H., Bovee, K. D. & Waddle, T. J. (2003). Effects of flow regulation on shallow-water habitat dynamics and floodplain connectivity. *Transactions of the American Fisheries Society* **132**, 809-823.
- Boyle, P. & Adams, C. E. (2006). The influence of broad scale climatic phenomena on long term trends in Atlantic salmon population size: an example from the River Foyle, Ireland. *Journal of Fish Biology* **68**, 276-283. doi:10.1111/j.0022-1112.2006.00893.x
- Bradshaw, W. E., Fujiyama, S. & Holzapfel, C. M. (2000). Adaptation to the thermal climate of North America by the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Ecology* **81**, 1262-1272.
- Brander, K. M. (2007). Global fish production and climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**, 19709-19714.
- Brannon, E. L. (1987). Mechanisms stabilizing salmonid fry emergence timing. *Canadian Special Publications of Fisheries and Aquatic Sciences* **96**, 120-124.
- Brannon, E. L., Powell, M. S., Quinn, T. P. & Talbot, A. (2004). Population structure of Columbia River Basin chinook salmon and steelhead trout. *Reviews in Fisheries Science* **12**, 99-232.
- Breau, C., Cunjak, R. A. & Bremset, G. (2007). Age-specific aggregation of wild juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* at cool water sources during high temperature events. *Journal of Fish Biology* **71**, 1179-1191. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01591.x
- Brett, J. R. (1952). Temperature tolerance in young Pacific salmon genus *Oncorhynchus*. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* **9**, 265-323.
- Brett, J. R. (1956). Some principles of the thermal requirements of fishes. *Quarterly Review of Biology* **31**, 75-87.
- Brett, J. R. (1964). The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* **21**, 1183-1226.
- Brett, J. R. (1971). Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of the sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *American Zoologist* **11**, 99-113.

- Brett, J. R. (1979). Environmental factors and growth. In *Fish Physiology*. Vol. 8 (Hoar, W. S., Randall, D. J. & Brett, J. R., eds), pp. 599-675. New York, NY: Academic Press.
- Brown, P. (2004). Predicting growth and mortality of brown trout (*Salmo trutta*) in the Goulburn River after mitigation of cold-water discharge from Lake Eildon, Australia. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **38**, 279-287.
- Bürger, R. & Lynch, M. (1995). Evolution and extinction in a changing environment: a quantitative-genetic analysis. *Evolution* **49**, 151-163.
- Byrne, C. J., Poole, R., Dillane, A., Rogan, G. & Whelan, K. F. (2004). Temporal and environmental influences on the variation in sea trout (*Salmo trutta* L.) smolt migration in the Burrishoole system in the west of Ireland from 1971 to 2000. *Fisheries Research* **66**, 85-94.
- Caissie, D. (2006). The thermal regime of rivers: a review. *Freshwater Biology* **51**, 1389-1406. doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01597.x
- Carline, R. F. (2006). Regulation of an unexploited brown trout population in Spruce Creek, Pennsylvania. *Transactions of the American Fisheries Society* **135**, 943-954.
- Carlsen, K. T., Berg, O. K., Finstad, B. & Heggberget, T. G. (2004). Diel periodicity and environmental influence on the smolt migration of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in northern Norway. *Environmental Biology of Fishes* **70**, 403-413.
- Carlson, S. M. & Letcher, B. H. (2003). Variation in brook and brown trout survival within and among seasons, species and age classes. *Journal of Fish Biology* **63**, 780-794. doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00191.x
- Carlson, S. M. & Seamons, T. R. (2008). A review of quantitative genetic components of fitness in salmonids: implications for adaptation to future change. *Evolutionary Applications* **1**, 222-238.
- Chown, S. L. & Gaston, K. J. (2008). Macrophysiology for a changing world. *Proceedings of the Royal Society Series B-Biological Sciences* **275**, 1469-1478.
- Ciuhandu, C. S., Stevens, E. D. & Wright, P. A. (2005). The effect of oxygen on the growth of *Oncorhynchus mykiss* embryos with and without a chorion. *Journal of Fish Biology* **67**, 1544-1551. doi:10.1111/j.1095-8649.2005.00856.x
- Claireaux, G., Couturier, C. & Groison, A. L. (2006). Effect of temperature on maximum swimming speed and cost of transport in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Journal of Experimental Biology* **209**, 3420-3428.
- Clark, C.W. (1994). Antipredator behavior and the asset-protection principle. *Behavioral Ecology* **5**, 159-170.
- Condrón, A., DeConto, R., Bradley, R.S. & Juanes, F. (2005). Multidecadal North Atlantic climate variability and its effect on North American salmon abundance. *Geophysical Research Letter* **32**, L23703, doi:10.1029/2005GL024239
- Connor, W. P. & Burge, H. L. (2003). Growth of wild subyearling fall chinook salmon in the Snake River. *North American Journal of Fisheries Management* **23**, 594-599.
- Connor, W. P., Piston, C. E. & Garcia, A. P. (2003). Influence of flow and temperature on survival of wild subyearling fall chinook salmon in the Snake River. *North American Journal of Fisheries Management* **23**, 362-375.
- Conover, D. O. & Present, T. M. C. (1990). Countergradient variation in growth rate: compensation for length of the growing season among Atlantic silversides from different latitudes. *Oecologia* **83**, 316-324.
- Cantor, C. R. & Griffith, J. S. (1995). Nocturnal emergence of juvenile rainbow trout from winter concealment relative to light intensity. *Hydrobiologia* **299**, 179-183.
- Crisp, D. T. (1981). A desk study of the relationship between temperature and hatching time for the eggs of five species of salmonid fishes. *Freshwater Biology* **11**, 361-368. doi:10.1111/j.1356-2427.1981.tb01267.x
- Crisp, D. (1988). Prediction, from temperature, of eyeing, hatching and 'swim-up' times for salmonid embryos. *Freshwater Biology* **19**, 41-48.
- Crozier, L. G., Hendry, A. P., Lawson, P. W., Quinn, T. P., Mantua, N. J., Battin, J., Shaw, R. G. & Huey, R. B. (2008). Potential responses to climate change in organisms with complex life histories: evolution and plasticity in Pacific salmon. *Evolutionary Applications* **1**, 252-270.
- Crozier, W. W. & Kennedy, G. J. A. (2003). Freshwater influences on marine survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): evidence from the River Bush, Northern Ireland. In *Marine Mortality of Atlantic salmon, Salmo salar L.: Methods and Measures* (Potter, E. C. E.,



- Ó'Maoileidigh, N. & Chaput, G., eds), pp. 124-129. Ottawa: DFO Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2003/101.
- Cuenco, M. L., Stickney, R. R. & Grant, W. E. (1985). Fish bioenergetics and growth in aquaculture ponds: II. Effects of interactions among size, temperature, dissolved oxygen, unionized ammonia and food on growth of individual fish. *Ecological Modeling* **27**, 191-206.
- Cunjak, R. A. (1988). Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**, 2156-2169.
- Cunjak, R. A., Prowse, T. D. & Parrish, D. L. (1998). Atlantic salmon in winter: "the season of parr discontent"? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55** (Suppl. 1), 161-180.
- Cushing, D. H. (1982). *Climate and Fisheries*. London: Academic Press.
- Cutts, C. J., Metcalfe, N. B. & Taylor, A. C. (1998). Aggression and growth depression in juvenile Atlantic salmon: the consequences of individual variation in standard metabolic rate. *Journal of Fish Biology* **52**, 1026-1037. doi:10.1111/j.1095-8649.1998.tb00601.x
- Dahl, J., Dannewitz, J., Karlsson, L., Petersson, E., Löf, A. & Ragnarsson, B. (2004). The timing of spawning migration: implications of environmental variation, life history and sex. *Canadian Journal of Zoology* **82**, 1864-1870.
- Davidson, F. A., Vaughan, E., Hutchinson, S. J. & Pritchard, A. L. (1943). Factors affecting the upstream migration of pink salmon. *Ecology* **24**, 149-168.
- Dellefors, C. & Faremo, U. (1988). Early sexual maturation in males of wild sea trout, *Salmo trutta* L., inhibits smoltification. *Journal of Fish Biology* **33**, 741-749. doi: 10.1111/j.1095-8649.1988.tb05519.x
- Edmundson, J. A. & Mazumder, A. (2001). Linking growth of juvenile sockeye salmon to habitat temperature in Alaskan lakes. *Transactions of the American Fisheries Society* **130**, 644-662.
- Einum, S. & Fleming, I. A. (1999). Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **266**, 2095-2100.
- Einum, S. & Fleming, I. A. (2000). Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution* **54**, 628-639.
- Elliott, J. M. (1975a). The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on maximum rations. *Journal of Animal Ecology* **44**, 805-821.
- Elliott, J. M. (1975b). The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on reduced rations. *Journal of Animal Ecology* **44**, 823-842.
- Elliott, J. M. (1976). The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. *Journal of Animal Ecology* **45**, 923-948.
- Elliott, J. M. (1981). Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. In *Stress and Fish* (Pickering, A.D., ed.), pp. 209-245. London: Academic Press.
- Elliott, J. M. (1985). Population regulation for different life-stages of migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream, 1966-83. *Journal of Animal Ecology* **54**, 617-638.
- Elliott, J. M. (1987). Population regulation in contrasting populations of trout *Salmo trutta* in two Lake District streams. *Journal of Animal Ecology* **56**, 83-98.
- Elliott, J. M. (1991). Tolerance and resistance to thermal stress in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Freshwater Biology* **25**, 61-70. doi:10.1111/j.1356-2427.1991.tb00473.x
- Elliott, J. M. (1994). *Quantitative Ecology and the Brown Trout*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford: Oxford University Press.
- Elliott, J. M. & Elliott, J. A. (2006). A 35-year study of stock-recruitment relationships in a small population of sea trout: Assumptions, implications and limitations for predicting targets. In *Sea Trout: Biology, Conservation and Management* (Harris, G. & Milner, N., eds), pp. 257-278. Oxford: Blackwell Publishing.
- Elliott, J.M., & Elliott, J.A. (2010). Temperature requirements of Atlantic salmon, brown trout and Arctic charr: predicting the impacts of climate change. *Journal of Fish Biology*, in press.
- Elliott, J. M. & Hurley, M. A. (1997). A functional model for maximum growth of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from two populations in Northwest England. *Functional Ecology* **11**, 592-603.
- Elliott, J. M. & Hurley, M. A. (1998a). An individual-based model for predicting the emergence period of sea trout fry in a Lake District stream. *Journal of Fish Biology* **53**, 414-433. doi: 10.1111/j.1095-8649.1998.tb00990.x

- Elliott, J. M. & Hurley, M. A. (1998b). Population regulation in adult, but not juvenile, resident trout (*Salmo trutta*) in a Lake District stream. *Journal of Animal Ecology* **67**, 280-286. doi:10.1046/j.1365-2656.1998.00185.x
- Elliott, J. M. & Hurley, M. A. (2000). Daily energy intake and growth of piscivorous brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biology* **22**, 237-245. doi:10.1046/j.1365-2427.2000.00560.x
- Elliott, J. M. & Hurley, M. A. (2003). Variation in the temperature preference and growth rate of individual fish reconciles differences between two growth models. *Freshwater Biology* **48**, 1793-1798. doi:10.1111/j.1356-2427.2003.01129.x
- Elliott, J. M. & Klemetsen, A. (2002). The upper critical thermal limits for alevins of Arctic charr from a Norwegian lake north of the Arctic circle. *Journal of Fish Biology* **60**, 1338-1341. doi:10.1111/j.1095-8649.2002.tb01727.x
- Elliott, J. M., Hurley, M. A. & Fryer, R. J. (1995). A new, improved growth model for brown trout, *Salmo trutta* L. *Functional Ecology* **9**, 290-298.
- Elliott, J. M., Hurley, M. A. & Maberley, S. C. (2000). The emergence period of sea trout fry in a Lake District stream correlates with the North Atlantic Oscillation. *Journal of Fish Biology* **56**, 208-210. doi:10.1111/j.1095-8649.2000.tb02096.x
- Enders, E. C., Boisclair, D. & Roy, A. G. (2005). A model of total swimming costs in turbulent flow for juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 1079-1089.
- Engen-Skaugen, T. (2007). Refinement of dynamically downscaled precipitation and temperature scenarios. *Climatic Change* **84**, 365-382
- Engen-Skaugen, T., Haugen, J. E. & Hanssen-Bauer, I. (2008). Dynamically downscaled climate scenarios available at the Norwegian Meteorological Institute. per December 2008. Met.no rapport no. 24/2008
- Erkinaro, J., Økland, F., Moen, K., Niemelä, E. & Rahiala, M. (1999). Return migration of Atlantic salmon in river Tana: the role of environmental factors. *Journal of Fish Biology* **55**, 506-516. doi: 10.1111/j.1095-8649.1999.tb00695.x
- Ficke A, Myrick C, Hansen L (2007) Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **17**, 581-613.
- Finstad, A. G., Forseth, T., Næsje, T. F. & Ugedal, O. (2004a). The importance of ice cover for energy turnover in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Animal Ecology* **73**, 959-966. doi:10.1111/j.0021-8790.2004.00871.x
- Finstad, A. G., Næsje, T. F. & Forseth, T. (2004b). Seasonal variation in the thermal performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Freshwater Biology* **49**, 1459-1467. doi:10.1111/j.1356-2427.2004.01279.x
- Finstad, A.G., Einum, S., Ugedal, O. & Forseth, T. 2009. Spatial distribution of limited resources and local density regulation in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Animal Ecology* **78**: 226-235.
- Finstad, A. G., Ugedal, O., Forseth, T. & Næsje, T. F. (2004c). Energy related juvenile winter mortality in a northern population of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2358-2368.
- Finstad, A. G., Armstrong, J. D. & Nislow, K. H. (2011). Freshwater habitat requirements of Atlantic salmon. In *Atlantic salmon Ecology* (Aas, Ø., Klemetsen, A., Einum, S. & Skurdal, J., eds.): Wiley-Blackwell.
- Finstad, A. G., Forseth, T., Jonsson, B., Bellier, E., Hesthagen, T., Jensen, A. J., Hessen, D. O. & Foldvik, A. (2010). Competitive exclusion along climate gradients: energy efficiency influences the distribution of two salmonid fishes. *Global Change Biology*
- Finstad, B., Staurnes, M. & Reite, O. B. (1988). Effect of low temperature on sea water tolerance in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Aquaculture* **72**, 319-328.
- Fleming, I. A. & Gross, M. R. (1990). Latitudinal clines: a trade-off between egg number and size in Pacific salmon. *Ecology* **71**, 1-11
- Fleming, I. A., Lamberg, A. & Jonsson, B. (1997). Effects of early experience on the reproductive performance of Atlantic salmon. *Behavioral Ecology* **8**, 470-480.
- Forseth, T., Hurley, M., Jensen, A. & Elliott, J. (2001). Functional models for growth and food consumption of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from a Norwegian river. *Freshwater Biology* **46**, 173-186.
- Foerster, R. E. (1937). The relationships of temperature to the seaward migration of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Journal of Fisheries Research Board of Canada* **3**, 421-438.

- Foote, C. J., Wood, C. C. & Withler, R. E. (1989). Biochemical genetic comparison of sockeye salmon and kokanee, the anadromous and nonanadromous forms of *Oncorhynchus nerka*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**, 149-158.
- Forseth, T. & Forsgren, E. (red.) 2008. El-fiskemetodikk. Gamle problemer og nye utfordringer. NINA Rapport 488. 74 s.
- Forseth, T., Ugedal, O., Fiske, P., Lamberg, A., Bongard, T., Harby, A., Barlaup, B.T., Jensås, J.G. & Backer, J.G. 2005. Naustaprojektet. Rapport 2. Norsk Institutt for Naturforskning. 34 s.
- Forseth, T. & Jonsson, B. (1994). The growth and food ration of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*). *Functional Ecology* **8**, 171-177.
- Forseth, T., Hurley, M. A., Jensen, A. J. & Elliott, J. M. (2001). Functional models for growth and food consumption of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from a Norwegian river. *Freshwater Biology* **46**, 173-186. doi:10.1111/j.1356-2427.2001.00631.x
- Forseth, T., Larsson, S., Jensen, A. J., Jonsson, B., Näslund, I. & Berglund, I. (2009). Thermal performance of juvenile brown trout, *Salmo trutta* L.: no support for thermal adaptation hypotheses. *Journal of Fish Biology* **74**, 133-149. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.02119.x
- Frank, K. T. & Leggett, W. C. (1986). Effect of prey abundance and size on the growth and survival of larval fish: an experimental study employing large volume enclosures. *Marine Ecology Progressive Series* **34**, 11-22.
- Fraser, N. H. C., Metcalfe, N. B. & Thorpe, J. E. (1993). Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **252**, 135-139.
- Fraser, N. H. C., Heggenes, J., Metcalfe, N. B. & Thorpe, J. E. (1995). Low summer temperature cause juvenile Atlantic salmon to become nocturnal. *Canadian Journal of Zoology* **73**, 446-451.
- Friedland, K. D. (1998). Ocean climate influences on critical Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history events. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55** (Suppl. 1), 119-130.
- Friedland, K. D., Hansen, L. P. & Dunkley, D. A. (1998). Marine temperatures experienced by postsmolts and the survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the North Sea area. *Fisheries Oceanography* **7**, 22-34.
- Friedland, K. D., Hansen, L. P., Dunkley, D. A. & MacLean, J. C. (2000). Linkage between ocean climate, post-smolt growth, and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North Sea area. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 419-429.
- Friedland, K. D., MacLean, J. C., Hansen, L. P., Peyronnet, A. J., Karlsson, L., Reddin, D. G., Ó Maoiléidigh, N. & McCarthy, J. L. (2009). The recruitment of Atlantic salmon in Europe. *ICES Journal of Marine Science* **66**, 289-304.
- Friedland, K. D., Reddin, D. G. & Castonguay, M. (2003). Ocean thermal conditions in the post-smolt nursery of North American Atlantic salmon. *ICES Journal of Marine Science* **60**, 343-355.
- Garant, D., Dodson, J. J. & Bernatchez, L. (2003). Differential reproductive success and heritability of alternative tactics in wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) *Evolution* **57**, 1133-1141.
- Gibson, R. J. (1978). The behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) with regard to temperature and to water velocity. *Transactions of the American Fisheries Society* **107**, 703-712.
- Gibson, R. J. & Myers, R. A. (1988). Influence of seasonal river discharge on survival of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**, 344-348.
- Gilchrist, G. W. (1995). Specialists and generalists in changing environments. Fitness landscapes of thermal sensitivity. *American Naturalist* **146**, 252-270.
- Gilman, S. E., Wethey, D. S. & Helmuth, B. (2006). Variation in the sensitivity of organismal body temperature to climate change over local and geographical scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103**, 9560-9565.
- Gjedrem, T., Gjøen, H. M. & Gjerde, B. (1991). Genetic origin of Norwegian farmed salmon. *Aquaculture* **98**, 41-50.
- Glebe, B. D. & Leggett, W. C. (1981a). Temporal, intra-population differences in energy allocation and use by American shad (*Alosa sapidissima*) during the spawning migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**, 795-805.

- Glebe, B. D. & Leggett, W. C. (1981b). Latitudinal differences in energy allocation and use during the freshwater migrations of American shad (*Alosa sapidissima*) and their life history consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**, 806-820.
- Glebe, B. D. & Saunders, R. L. (1986). Genetic factors in sexual maturity of cultured Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and adults reared in sea cages. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* **89**, 24-29.
- Goniaea, T. M., Keefer, M. L., Bjornn, T. C., Peery, C. A., Bennett, D. H. & Stuehrenberg, L. C. (2006). Behavioral thermo-regulation and slowed migration by adult fall chinook salmon in response to high Columbia River water temperatures. *Transactions of the American Fisheries Society* **135**, 408-419.
- Gordon C., Cooper C., Senior C. A., Banks H., Gregory J. M. & co-authors (2000) The simulation of SST, sea ice extents and ocean heat transport in a version of the Hadley Centre coupled model without flux adjustments. *Clim. Dyn.* **16**, 147-168.
- Graham, W. D., Thorpe, J. E. & Metcalfe, N. B. (1996). Seasonal current holding performance of juvenile Atlantic salmon in relation to temperature and smolting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**, 80-86.
- Gregory, J. S. & Griffith, J. S. (1996). Winter concealment by subyearling rainbow trout: space size selection and reduced concealment under surface ice and in turbid water conditions. *Canadian Journal of Zoology* **74**, 451-455.
- Gries, G., Whalen, K. G., Juanes, F. & Parrish, D. L. (1997). Nocturnal activity of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in late summer: evidence of diel activity partitioning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**, 1408-1413.
- Gunnes, K. (1979). Survival and development of Atlantic salmon eggs and fry at three different temperatures. *Aquaculture* **16**, 211-219.
- Hamor, T. & Garside, E. T. (1976). Developmental rates of embryos of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in response to various levels of temperature, dissolved oxygen, and water exchange. *Canadian Journal of Zoology* **54**, 1912-1917.
- Hanssen-Bauer, I., Drange, H., Førland, E. J., Roald, L. A., Børshheim, K. Y., Hisdal, H., Lawrence, D., Nesje, A., Sandven, S., Sorteberg, A., Sundby, S., Vasskog, K. & Ådlandsvik, B. (2009). *Klima i Norge 2100. Bakgrunnsmateriale til NOU Klimatilpassing*. Oslo: Norsk klimasenter.
- Handeland, S. O., Bjørnsson, B. T., Arnesen, A. M. & Stefansson, S. O. (2003). Seawater adaptation and growth of post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) of wild and farmed strains. *Aquaculture* **220**, 367-384.
- Handeland, S. O., Wilkinson, E., Sveinsbø, B., McCormick, S. D. & Stefansson, S. O. (2004). Temperature influence on the development and loss of seawater tolerance in two fast-growing strains of Atlantic salmon. *Aquaculture* **233**, 513-529.
- Hansen, L. P. & Jonsson, B. (1989). Salmon ranching experiments in the River Imsa: effect of timing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt migration. *Aquaculture* **82**, 367-373.
- Hansen, L. P. & Jonsson, B. (1991). The effect of timing of Atlantic salmon smolt and post-smolt release on the distribution of adult return. *Aquaculture* **98**, 61-67.
- Hansen, L. P., Jonsson, N. & Jonsson, B. (1993). Oceanic migration of homing Atlantic salmon. *Animal Behaviour* **45**, 927-941.
- Hansen, L. P., Jonsson, B., Morgan, R. I. G. & Thorpe, J. E. (1989). Influence of parr maturity on emigration of smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**, 410-415.
- Harrod, C., Graham, C. & Mallela, J. (2009). Climate change and the fishes of Britain and Ireland. *Journal of Fish Biology*, in press.
- Hartman, W. L., Andersen, B. C. & Scrivener, J. C. (1982). Seaward movement of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) fry in Carnation Creek, an unstable coastal stream in British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **39**, 588-597.
- Hawkins, A. D. (1989). Factors affecting the timing of entry and upstream movement of Atlantic salmon in the Aberdeenshire Dee. In *Salmon and Trout Migratory Behaviour and Dispersal Symposium* (Brannon, E. & Jonsson, B., eds), pp. 100-105. Seattle: School of Fisheries, University of Washington.
- Heath, D. D., Heath, J. W., Bryden, C. A., Johnson, R. M. & Fox, C. W. (2003). Rapid evolution of egg size in captive salmon. *Science* **298**, 1738-1740.
- Heggberget, T. G. (1988). Time of spawning of Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**, 845-849.

- Heggenes J., Bagliniere J. L. & Cunjak R. A. (1999). Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish* **8**, 1-21. doi:10.1111/j.1600-0633.1999.tb00048.x
- Heggenes, J., Krog, O. M. W., Lindås, O. R., Dokk, J. G. & Bremnes, T. (1993). Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *Journal of Animal Ecology* **62**, 295-308.
- Hembrel, B., Arnekleiv, J. V. & L'Abée-Lund, J. H. (2001). In addition to high temperature, the migration can be initiated by high water current. *Ecology of Freshwater Fish* **10**, 61-64. doi:10.1111/j.1600-0633.2001.tb00195.x
- Henderson, N. E. (1963). Influence of light and temperature on the reproductive cycle of the eastern brook trout (*Salvelinus fontinalis* (Mitchill)). *Journal of Fisheries Research Board of Canada* **20**, 859-897.
- Hendry, A. P. & Day, T. (2005). Population structure attributable to reproductive time: isolation by time and adaptation by time. *Molecular Ecology* **14**, 901-916. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02480.x
- Hendry, A. P., Hensleigh, J. E. & Reisenbichler, R. R. (1998). Incubation temperature, developmental biology, and the divergence of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) within Lake Washington. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 1387-1394.
- Hesthagen, T. & Garnås, E. (1986). Migration of Atlantic salmon in River Orkla of Central Norway in relation to management of a hydroelectric station. *North American Journal of Fisheries Management* **6**, 376-382.
- Hillel, D. (1982) *Introduction to soil physics*. Academic Press, San Diego, CA
- Hoar, W. S. (1988). The physiology of smolting salmonids. In *Fish Physiology*, Vol. 11B (Hoar, W.S. & Randall, D.J., eds), pp. 275-343. New York, NY: Academic Press.
- Hodgeson, S. & Quinn, T. P. (2002). The timing of adult sockeye salmon migration into fresh water: adaptations by populations to prevailing thermal regimes. *Canadian Journal of Zoology* **80**, 542-555.
- Hodgeson, S., Quinn, T. P., Hilborn, R., Francis, R. C. & Rogers, D. E. (2006). Marine and freshwater climatic factors affecting interannual variation in the timing of return migration to fresh water of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Fisheries Oceanography* **15**, 1-24.
- Huey, R. B. & Kingsolver, J. G. (1989). Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance: *Trends in Ecology and Evolution* **4**, 131-135.
- Huntingford, F. A., Aird, D., Joiner, P., Thorpe, J. E., Braithwaite, V. A. & Armstrong, J. D. (2001). How juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., respond to falling water levels: experiments in an artificial stream. *Fish Management and Ecology* **6**, 357-364. doi:10.1046/j.1365-2400.1999.00161.x
- Hutchings, J. A. & Jones, M. E. B. (1998). Life history variation in growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55** (Suppl. 1), 22-47.
- Hvidsten, N. A. (1990). High winter discharge after regulation increases the production of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in the River Orkla, Norway. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* **118**, 175-177.
- Hvidsten, N. A. & Johnsen, B. O. (1993). Increased recapture rate of adult Atlantic salmon released as smolts into large shoals of wild smolts in the River Orkla, Norway. *North American Journal of Fisheries Management* **13**, 272-276.
- Hvidsten, N. A. & Lund, R. A. (1988). Predation on hatchery-reared and wild smolts of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in the estuary of River Orkla, Norway. *Journal of Fish Biology* **33**, 121-126.
- Hvidsten, N. A., Heggberget, T. G. & Jensen, A. J. (1998). Sea water temperatures at Atlantic salmon smolt entrance. *Nordic Journal of Freshwater Research* **74**, 79-86.
- Hvidsten, N. A., Jensen, A. J., Vivås, H., Bakke, Ø. & Heggberget, T. G. (1995). Downstream migration of Atlantic salmon smolts in relation to water flow, water temperature, moon phase and social interaction. *Nordic Journal of Freshwater Research* **70**, 38-48.
- Imre, I. & Boisclair, D. (2004). Age effect on diurnal activity pattern of juvenile Atlantic salmon: parr are more nocturnal than young-of-the-year. *Journal of Fish Biology* **64**, 1731-1736. doi:10.1111/j.0022-1112.2004.00380.x
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis: Intergovernmental Panel on Climate Change Fourth Assessment Report*. [Http://www.ipcc.ch/](http://www.ipcc.ch/)

- Jain, K. E. & Farrell, A. P. (2003). Influence of seasonal temperature on the repeat swimming performance of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Experimental Biology* **206**, 3569-3579.
- Jensen, A. J. (1990). Growth of young migratory brown trout *Salmo trutta* correlated with water temperature in Norwegian rivers. *Journal of Animal Ecology* **59**, 603-614.
- Jensen, A. J. (2003). Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the regulated River Alta: Effects of altered water temperature on parr growth. *River Research and Application* **19**, 733-747.
- Jensen, A. J. & Aass, P. (1995). Migration of a fast-growing population of brown trout and water temperature. *Regulated River-Research & Management* **10**, 217-228.
- Jensen, A. J. & Johnsen, B. O. (1999). The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Functional Ecology* **13**, 778-785. doi:10.1046/j.1365-2435.1999.00358.x
- Jensen, A. J., Forseth, T. & Johnsen, B. O. (2000). Latitudinal variation in growth of young brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* **69**, 1010-1020. doi:10.1111/j.1365-2656.2000.00457.x
- Jensen, A. J., Hvidsten, N. A. & Johnsen, B. O. (1998). Effects of temperature and flow on the upstream migration of adult Atlantic salmon in two Norwegian Rivers. In *Fish Migration and Fish Bypasses* (Jungwirth, M., Schmutz, S. & Weiss, S., eds), pp. 45-54. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science.
- Jensen, A. J., Johnsen, B. O. & Hansen, L. P. (1989a). Effect of river flow and water temperature on the upstream migration of adult Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the River Vefsna, northern Norway. In *Salmonid Migration and Distribution Symposium* (Brannon, E. & Jonsson, B., eds), pp. 140-146. Seattle: School of Fisheries, University of Washington.
- Jensen, A. J., Johnsen, B. O. & Saksgård, L. (1989b). Temperature requirements in Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from hatching to initial feeding compared with geographical distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**, 786-789.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2009). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology* **75**, 2381-2447.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (1998). The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **67**, 751-762.
- Johnston, P., Bergeron, N. E. & Dodson, J. J. (2004). Diel activity pattern of juvenile Atlantic salmon in rivers with summer temperatures near the temperature-dependent suppression of diurnal activity. *Journal of Fish Biology* **65**, 1305-1318. doi:10.1111/j.0022-1112.2004.00532.x
- Johnston, T. A. & Leggett, W. C. (2002). Maternal and environmental gradients in the egg size of an iteroparous fish. *Ecology* **83**, 1777-1791.
- Jonasson, J. (1997). Selection experiment in salmon ranching. 1. Genetic and environmental sources of variation in survival and growth in freshwater. *Aquaculture* **109**, 225-236.
- Jonsson, B. (1985). Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society* **114**, 182-194.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (1993). Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **3**, 348-365.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2004a). Factors affecting marine production of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2369-2383.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2005). Lipid energy reserves influence life history decision of salmonid parr. *Ecology of Freshwater Fish* **14**, 296-301. doi:10.1111/j.1600-0633.2005.00098.x
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2006). Cultured salmon in nature: a review of their ecology and interactions with wild fish. *ICES Journal of Marine Science* **63**, 1162-1181.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2009a). Migratory timing, marine survival and growth of anadromous brown trout in the River Imsa, Norway. *Journal of Fish Biology* **74**, 621-638. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.02152.x
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2009b). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *J Fish Biol* **75**:2381-2447. doi:10.1111/j.1095-8649.2009.02380.x
- Jonsson, B. & L'Abée-Lund, J. H. (1993). Latitudinal clines in life history variables of anadromous brown trout in Europe. *Journal of Fish Biology* **43** (Suppl. A), 1-16. doi:10.1111/j.1095-8649.1993.tb01175.x

- Jonsson, B. & Ruud-Hansen, J. (1985). Water temperature as the primary influence on timing of seaward migrations of Atlantic salmon smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**, 593-595.
- Jonsson, B., Boxaspen, K., Fiske, P., Gjerde, B. & Vennevik, V (2007). Interaksjoner mellom lakseoppdrett og villaks (Interactions between salmon farming and wild salmon). Kunnskapsserien for laks og vannmiljø 2.
- Jonsson, B., Forseth, T., Jensen, A. J. & Næsje, T. F. (2001a). Thermal performance of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Functional Ecology* **15**, 701-711. doi: 10.1046/j.0269-8463.2001.00572.x
- Jonsson, B., Jonsson, N., Brodtkorb, E. & Ingebrigtsen, P.-J. (2001b). Life history traits of brown trout vary with the size of small streams. *Functional Ecology* **15**, 310-317. doi: 10.1046/j.1365-2435.2001.00528.x
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen, L. P. (2007). Factors affecting river entry of adult Atlantic salmon in a small river. *Journal of Fish Biology* **71**, 943-956. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01555.x
- Jonsson, B., L'Abèe-Lund, J. H., Heggberget, T. G., Jensen, A. J., Johnsen, B. O., Næsje, T. F. & Sættem, L. M. (1991a). Longevity, body size and growth in anadromous brown trout. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 1838-1845.
- Jonsson, I. R. & Antonsson, T. (2005). Emigration of age-1 Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, into a brackish lagoon. *Environmental Biology of Fishes* **74**, 195-200.
- Jonsson, N. (1991). Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nordic Journal of Freshwater Research* **66**, 20-35.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (1999). Trade-off between egg mass and egg number in brown trout. *Journal of Fish Biology* **55**, 767-783. doi:10.1111/j.1095-8649.1999.tb00716.x
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2002). Migration of anadromous brown trout *Salmo trutta* in a Norwegian river. *Freshwater Biology* **47**, 1391-1401. doi:10.1111/j.1356-2427.2002.00873.x
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2003). Energy density and content of Atlantic salmon: variation among developmental stages and types of spawners. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 506-516.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2004b). Size and age of maturity of Atlantic salmon correlate with the North Atlantic Oscillation Index (NAOI). *Journal of Fish Biology* **64**, 241-247. doi: 10.1111/j.1095-8649.2004.00269.x
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2007). Growth and sexual maturation in Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology* **71**, 245-252.
- Jonsson, N., Hansen, L. P. & Jonsson, B. (1991b). Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. *Journal of Animal Ecology* **60**, 937-947.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Fleming, I. A. (1996). Does early growth rate cause a phenotypically plastic response in egg production of Atlantic salmon? *Functional Ecology* **10**, 89-96.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (1990). Partial segregation in the timing of migration of Atlantic salmon of different ages. *Animal Behaviour* **40**, 313-321.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (1997). Changes in proximate composition and estimates of energetic costs during upstream migration and spawning in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **66**, 425-436.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. (1998a). Long-term study of the ecology of wild Atlantic salmon smolts in a small Norwegian river. *Journal of Fish Biology* **52**, 638-650. doi:10.1111/j.1095-8649.1998.tb02023.x
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (1998b). Density-dependent and density-independent relationships in the life cycle of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **67**, 751-762. doi:10.1046/j.1365-2656.1998.00237.x
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (2003). Marine survival and growth of sea ranched and wild Atlantic salmon. *Journal of Applied Ecology* **40**, 900-911. doi: 10.1046/j.1365-2664.2003.00851.x
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (2005). Does climate during embryonic development influences parr growth and age of seaward migration in Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 2502-2508.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Skurdal, J. & Hansen, L. P. (1994). Differential response to water current in offspring of inlet and outlet spawning brown trout (*Salmo trutta* L.). *Journal of Fish Biology* **45**, 356-359. doi:10.1111/j.1095-8649.1994.tb01316.x

- Jørgensen, E. H. & Arnesen, A. M. (2002). Seasonal changes in osmotic and ionic regulation in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from a high- and a subarctic anadromous population. *Environmental Biology of Fishes* **64**, 185-103.
- Juanes, F., Gephard, S. & Beland, K. (2004). Long-term changes in migration timing of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the southern edge of the species distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2392-2400.
- Jutila, E., Jokikokko, E. & Julkunen, M. (2005). The smolt run postsmolt survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in relation to early summer water temperatures in the northern Baltic Sea. *Ecology of Freshwater Fish* **14**, 69-78. doi:10.1111/j.1600-0633.2005.00079.x
- Jutila, E., Jokikokko, E. & Julkunen, M. (2006). Long-term changes in the smolt size and age of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a northern Baltic river related to parr density, growth opportunities and postsmolt survival. *Ecology of Freshwater Fish* **15**, 321-330. doi:10.1111/j.1600-0633.2006.00171.x
- Kallio-Nyberg, I., Jutila, E., Saloniemä, I. & Jokikokko, E. (2004). Association between environmental factors, smolt size and the survival of wild and reared Atlantic salmon from the Simojoki River in the Baltic Sea. *Journal of Fish Biology* **65**, 122-134. doi: 10.1111/j.0022-1112.2004.00435.x
- Kamler, E. (1992). *Early Life History of Fish: An Energetic Approach*. London: Chapman & Hall.
- Karppinen, P., Erkinaro, J., Niemela, E., Moen, K. & Økland, F. (2004). Return migration of one-sea-winter Atlantic salmon in the River Tana. *Journal of Fish Biology* **64**, 1179-1192. doi:10.1111/j.0022-1112.2004.00380.x
- Kaya, C. M., Kaeding, L. R. & Burkhalter, D. E. (1977). Thermal resistance of rainbow trout from a permanently heated stream, and two hatchery streams. *The Progressive Fish-Culturist* **39**, 37-39.
- Keefer, M. L., Peery, C. A., Jepson, M. A. & Stuehrenberg, L. C. (2004). Upstream migration rates of radio-tagged adult chinook salmon in riverine habitats of the Columbia River Basin. *Journal of Fish Biology* **65**, 1126-1141. doi:10.1111/j.0022-1112.2004.00522.x
- Kingsolver, J. G., Ragland, G. J. & Shlichta, J. G. (2004). Quantitative genetics of continuous reaction norms: Thermal sensitivity of caterpillar growth rates. *Evolution* **58**, 1521-1529.
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon, brown trout and Arctic charr: a review of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 1-59. doi:10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x
- Klok, C. J., Sinclair, B. J. & Chown, S. L. (2004). Upper thermal tolerance and oxygen limitation in terrestrial arthropods. *Journal of Experimental Biology* **207**, 2361-2370.
- Koed, A., Baktoft, H. & Bak, B. D. (2006). Causes of mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) smolts in a restored river and its estuary. *River Research and Applications* **22**, 69-78.
- Konecki, J. T., Woody, C. A. & Quinn, T. P. (1995a). Critical thermal maxima of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) fry under field and laboratory acclimation regimes. *Canadian Journal of Zoology* **73**, 993-996.
- Konecki, J. T., Woody, C. A. & Quinn, T. P. (1995b). Temperature preference in two populations of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Environmental Biology of Fishes* **44**, 417-421.
- Kvambekk, Å. S. (2004). Vanntemperaturer i Suldalslågen. Simulering av uregulert tilstand i 1931-2002 og ulike skisseforslag til nytt vannføringsregime. Suldalslågen – Miljørapport nr. 31, NVE, Oslo.
- L'Abée-Lund, J. H., Jonsson, B., Jensen, A. J., Sættem, L. M., Heggberget, T. G., Johnsen, B. O. & Næsje, T. F. (1989). Latitudinal variation in life history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* **58**, 525-542.
- Landergren, P. (2001) Survival and growth of sea trout parr in fresh and brackish water. *Journal of Fish Biology* **58**, 591-593.
- Landergren, P. (2004). Factors affecting early migration of sea trout *Salmo trutta* parr to brackish water. *Fisheries Research* **67**, 283-294.
- Larsson, S. & Berglund, I. (2005). The effect of temperature on the energetic growth efficiency of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) from four Swedish populations. *Journal of Thermal Biology* **30**, 29-36.
- Larsson, S. & Berglund, I. (2006). Thermal performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) of Baltic Sea origin. *Journal of Thermal Biology* **31**, 243-246.



- Larsson, S., Forseth, T., Berglund, I., Jensen, A. J., Näslund, I., Elliott, J. M. & Jonsson, B. (2005). Thermal adaption of Arctic charr: experimental studies of growth in eleven charr populations from Sweden, Norway and Brittain. *Freshwater Biology* **50**, 353-368. doi:10.1111/j.1356-2427.2004.01326.x
- Laughton, R. (1991). The movements of adult salmon in the River Spey as determined by radio telemetry during 1988 and 1989. *Scottish Fisheries Research Report* **50**, 1-14.
- Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G., Drinkwater, K., Fromentin, J. -M., Hare, S. R., Ottersen, G., Perry, R. I., Roy, C., van der Lingen, C. D. & Werner, F. (2006). Climate variability, fish, and fisheries. *Journal of Climate* **19**, 5009-5030.
- Leggett, W. C. & Carscadden, J. E. (1978). Latitudinal variation in reproductive characteristics of American shad (*Alosa sapidissima*): evidence for population specific life history strategies in fish. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* **35**, 1469-1478.
- Letcher, B. H., Dubreuil, T., O'Donnell, M. J., Obedzinski, M., Griswold, K. & Nislow, K. H. (2004). Long-term consequences of variation in timing and manner of fry introduction of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) growth, survival, and life-history expression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2288-2301.
- Letcher, B. H., Gries, G. & Juanes, F. (2002). Survival of stream-dwelling Atlantic salmon: effects of life history variation, season and age. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**, 838-854.
- Lilja, J. & Romakkaniemi, A. (2003). Early-season river entry of adult Atlantic salmon: its dependency on environmental factors. *Journal of Fish Biology* **62**, 41-50. doi:10.1111/j.1095-8649.2003.00005.x
- Linnansaari, T., Alfredsen, K., Stickler, M., Arnekleiv, J. V., Harby, A. & Cunjak, R. A. (2008). Does ice matter? Site fidelity and movements by Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr during winter in a substrate enhanced river reach. *River Research & Applications* **24**, 1325-1342.
- Lobón-Cerviá, J. (2007). Numerical changes in stream-resident brown trout (*Salmo trutta*): uncovering the roles of density-dependent and density-independent factors across space and time. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**, 1429-1447.
- Lobón-Cerviá, J. & Mortensen, E. (2005). Population size in stream-living juveniles of lake-migratory brown trout *Salmo trutta* L.: the importance of stream discharge and temperature. *Ecology of Freshwater Fish* **14**, 394-401. doi:10.1111/j.1600-0633.2005.00111.x
- Lura, H. & Sægvog, H. (1993). Timing of spawning in cultured and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in the River Vosso. *Ecology of Freshwater Fish* **2**, 167-172. doi:10.1111/j.1600-0633.1993.tb00099.x
- Lyytikäinen, T., Koskela, J. & Rissanen, I. (1997). Thermal resistance and upper lethal temperature of underyearling Lake Inari Arctic charr. *Journal of Fish Biology* **51**, 515-525. doi:10.1111/j.1095-8649.1997.tb01509.x
- Marcus-López, M., Gale, P., Oidtmann, B.C. & Peeler, E.J. 2010. Assessing the impact of climate change on disease emergence in freshwater fish in the United Kingdom. *Transboundary and Emerging Diseases* **57**: 293-304.
- McCleave, J. D. (1978). Rhythmic aspects of estuarine migration of hatchery reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Journal of Fish Biology* **12**, 559-570. doi:10.1111/j.1095-8649.1978.tb04202.x
- McCormick, S. D., Cunjak, R. A., Dempson, B., O'Dea, M. F. & Carey, J. B. (1999). Temperature-related loss of smolt characteristics in Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 1649-1667.
- McCormick, S. D., Moriyama, S. & Björnsson, B. T. (2000). Low temperature limits photoperiod control of smolting in Atlantic salmon through endocrine mechanisms. *American Journal of Physiology* **47**, 1352-1361.
- McCormick, S. D., Shrimpton, J. M., Björnsson, B. T. & Moriyama, S. (2002). Effects of an advanced temperature cycle on smolt development and endocrinology indicate that temperature is not a zeitgeber for smolting in Atlantic salmon. *Journal of Experimental Biology* **205**, 3553-3560.
- MacCrimmon, H. & Gots, B. (1979). World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* **36**, 422-457.
- McDowall, R. M. (1987). Evolution and the importance of diadromy: the occurrence and distribution of diadromy among fishes. *American Fisheries Society Symposium* **1**, 1-13.

- Macfarlane, R. B., Ralston, S., Royer, C. & Norton, E. C. (2005). Juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) growth on the central California coast during the 1998 El Nino and 1999 La Nina. *Fisheries Oceanography* **14**, 321-332.
- Mather, M. E., Parrish, D. L., Campbell, C. A., McMenemy, J. R. & Smith, J. M. (2008). Summer temperature variation and implications for juvenile Atlantic salmon. *Hydrobiologia* **603**, 183-196.
- Melnikova, M. N. (1970). Some features of young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in several rivers in the White Sea Basin. *Journal of Ichthyology* **10**, 311-319.
- Merz, J. E. & Setka, J. D. (2004). Evaluation of a spawning habitat enhancement site for chinook salmon in a regulated California River. *North American Journal of Fisheries Management* **24**, 397-407.
- Merz, J. E., Setka, J. D., Pasternack, G. B. & Wheaton, J. M. (2004). Predicting benefits of spawning-habitat rehabilitation to salmonid (*Oncorhynchus* spp.) fry production in a regulated California river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 1433-1446.
- Metcalfe, N. B. & Thorpe, J. E. (1990). Determinants of geographical variation in the age of seaward migrating salmon, *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **59**, 135-145.
- Milly, P. C. D., Wetherald, R. T., Dunne, K. A. & Delworth, T. L. (2002). Increasing risk of great floods in a changing climate. *Nature* **415**, 514-517.
- Milner, N. J., Elliott, J. M., Armstrong, J. D., Gardiner, R., Welton, J. S. & Ladled, M. (2003). The natural control of salmon and trout populations in streams. *Fisheries Research* **62**, 111-125.
- Mitchell, S. C. & Cunjak, R. A. (2007). Relationship of upstream migrating adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) and stream discharge within Catamaran Brook, New Brunswick. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**, 563-573.
- Mohseni, O. & Stefan, H. G. (1999). Stream temperature/air temperature relationship: a physical interpretation. *Journal of Hydrology* **218**, 128-141
- Morgan, I. J. & Metcalfe, N. B. (2001). The influence of energetic requirements on the preferred temperature of overwintering juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 762-768.
- Morita, K. & Fukuwaka, M. (2007). Why age and size at maturity have changed in Pacific salmon. *Marine Ecology Progressive Series* **335**, 289-294.
- Mortensen, A. & Damsgård, B. (1998). The effect of salinity on desmoltification in Atlantic salmon. *Aquaculture* **168**, 407-411.
- Mortensen, A., Ugedal, O. & Lund, F. (2007). Seasonal variation in the temperature preference of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Journal of Thermal Biology* **32**, 314-320.
- Mueter, F. -J., Pyper, B. J. & Peterman, R. M. (2005). Relationships between coastal ocean conditions and survival rates of Northeast Pacific salmon of multiple lags. *Transactions of the American Fisheries Society* **134**, 105-119.
- Murphy, M. H., Connerton, M. J. & Stewart, D. J. (2006). Evaluation of winter severity on growth of young-of-the-year Atlantic salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **135**, 420-430.
- Myrick, C. A. & Cech Jr, J. J. (2000). Temperature influences on Californian rainbow trout physiological performance. *Fish Physiology and Biochemistry* **22**, 245-254.
- Nakićenović N., Alcamo, J., Davis, G., de Vries B., Fenhann, J. & co-authors(2000). *IPCC Special Report on Emission Scenarios*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 599 pp.
- Næsje, T. F. & Jonsson, B. (1988). Impacted stress: a causal agent of reduced whitefish egg incubation time. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**, 27-31.
- Næsje, T. F., Torstad, E. B., Forseth, T., Aursand, M., Saksgård, R. & Finstad, A. G. (2006). Lipid class content as an indicator of critical periods for survival in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Ecology of Freshwater Fish* **15**, 572-577. doi:10.1111/j.1600-0633.2006.00173.x
- Negus, M. T. (2003). Determination of smoltification status in juvenile migratory rainbow trout and chinook salmon in Minnesota. *North American Journal of Fisheries Management* **23**, 913-927.
- Nicieza, A. G., Reiriz, L. & Braña, F. (1994a). Variation in digestive performance between geographically disjunct populations of Atlantic salmon: countergradient in passage time and digestion rate. *Oecologia* **99**, 243-251.
- Nicieza, A. G., Reyes-Gavilán F. G. & Braña, F. (1994b). Differentiation in juvenile growth and bimodality patterns between northern and southern populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Canadian Journal of Zoology* **72**, 1603-1610.

- Nicola, G. G. & Almodóvar, A. (2004). Growth pattern of stream-dwelling brown trout under contrasting thermal conditions. *Transactions of the American Fisheries Society* **133**, 66-78.
- Nicola, G. G., Almodovar, A., Jonsson, B. & Elvira, B. (2008). Recruitment variability of resident brown trout in peripheral populations from southern Europe. *Freshwater Biology* **53**, 2364-2374. doi:10.1111/j.1365-2427.2008.02056.x
- Nislow, K. H., Sepulveda, A. J. & Folt, C. L. (2004). Mechanistic linkage of hydrologic regime to summer growth of age-0 Atlantic salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **133**, 79-88.
- Nordeng, H. (1983). Solution to the 'charr problem' based on Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **40**, 1372-1387.
- Northcote, T. G. (1981). Juvenile current response, growth and maturity of above and below waterfall stocks of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Journal of Fish Biology* **18**, 741-751. doi:10.1111/j.1095-8649.1981.tb03815.x
- Nussey, D. H., Postma, E., Gienapp, P. & Visser, M. (2005). Selection on heritable phenotypic plasticity in wild birds. *Science* **310**, 304-307.
- Ojanguren, A. F. & Braña, F. (2003). Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. *Journal of Fish Biology* **62**, 580-590. doi:10.1111/j.1095-8649.2003.00049.x
- Ojanguren, A. F., Reyes-Gavilán, F. G. & Braña, F. (2001). Thermal sensitivity of growth, food intake and activity of juvenile Brown trout. *Journal of Thermal Biology* **26**, 165-170.
- Ojanguren, A. F., Reyes-Gavilán, F. G. & Rodriguez-Munoz, R. (1999). Effects of temperature on growth and efficiency of yolk utilization in eggs and pre-feeding larval stages of Atlantic salmon. *Aquaculture International* **7**, 81-87.
- Økland, F., Jonsson, B., Jensen, A. J. & Hansen, L. P. (1993). Is there a threshold size regulating smolt size in brown trout and Atlantic salmon? *Journal of Fish Biology* **42**, 541-550. doi:10.1111/j.1095-8649.1993.tb00358.x
- Orell, P., Erkinaro, J., Svenning, M.-A., Davidsen, J. G. & Niemelä, E. (2007). Synchrony in the downstream migration of smolts and upstream migration of adult Atlantic salmon in the subarctic River Utsjoki. *Journal of Fish Biology* **71**, 1735-1750. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01641.x
- Österdahl, L. (1969). The smolt run of a small Swedish river. In *Salmon and Trout in Streams* (Northcote, T.G., ed.), pp. 205-215. Vancouver: University of British Columbia.
- Ovidio, M., Baras, E., Goffaux, D., Giroux, F. & Philipart, J. G. (2002). Seasonal variation of activity pattern of brown trout (*Salmo trutta*) in a small stream as determined by radio-telemetry. *Hydrobiologia* **470**, 195-202.
- Palmer, T. N. & Raisanen, J. (2002). Quantifying the risk of extreme seasonal precipitation events in a changing climate. *Nature* **415**, 512-514.
- Pankhurst, N. W., Purser, G. J., van der Kraak, G., Thomas, P. M. & Forteach, G. N. R. (1996). Effect of holding temperature on ovulation, egg fertility, plasma levels of reproductive hormones and in vitro ovarian steroidogenesis in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture* **146**, 277-290.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **37**, 637-669.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**, 37-42.
- Pauly, D. (1980). On the relationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil permanent International pour l'Exploration de la Mer* **39**, 175-192.
- Parry, M. (2007). *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability : contribution of Working Group II to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Peterson, R. H., Spinney, H. C. E. & Sreedharan, A. (1977). Development of Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs and alevins under varied temperature regimes. *Journal of Fisheries Research Board Canada* **34**, 31-43.
- Peyronnet, A., Friedland, K. D., Poole, R., Ó'Maoiléidigh, N. & Manning, M. (2007). Links between marine growth and survival of Irish Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Fish Biology* **71**, 691-700. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01538.x
- Pörtner, H. O. & Farrell, A. P. (2008). Ecology, physiology and climate change. *Science* **322**, 690-692.

- Pörtner, H. O., Mark, F. C. & Bock, C. (2004). Oxygen limited thermal tolerance in fish?: Answers obtained by nuclear magnetic resonance techniques. *Respiratory Physiology & Neurobiology* **141**, 243-260.
- Potter, E. C. E. (1988). Movements of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in an estuary in South-west England. *Journal of Fish Biology* **33** (Suppl. A), 153-159. doi:10.1111/j.1095-8649.1988.tb05569.x
- Power, G. (1981). Stock characteristics and catches of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Quebec, and Newfoundland and Labrador in relation to environmental variables. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**, 1601-1611.
- Quinn, T. P. & Adams, D. J. (1996). Environmental changes affecting the migratory timing of American shad and sockeye salmon. *Ecology* **77**, 1151-1162.
- Quinn, T. P. & Vøllestad, L. A. (2003). Influences of freshwater and marine growth on the egg size – egg number trade-off in coho and chinook salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **133**, 55-65.
- Quinn, T. P., Kinnison, M. T. & Unwin, M. J. (2001). Evolution of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) populations in New Zealand: pattern, rate, and process. *Genetica* **112/113**, 493-513.
- Quinn, T. P., Peterson, J. A., Gallucci, V. F., Hershberger, W. K. & Brannon, E. L. (2002). Artificial selection and environmental change: countervailing factors affecting the timing of spawning by coho and chinook salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**, 591-598.
- Quinn, T. P., Unwin, M. J. & Kinnison, M. T. (2000). Evolution of temporal isolation in the wild: genetic divergence in timing of migration and breeding by introduced chinook salmon populations. *Evolution* **54**, 1372-1385.
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna.
- Ratkowsky, D. A., Lowry, R. K., McMeekin, T. A., Stokes, A. N. & Chandler, R. E. (1983). Model for bacterial culture growth rate throughout the entire biokinetic temperature range. *Journal of Bacteriology* **154**, 1222-1226.
- Reddin, D. G., Downton, P. & Friedland, K. D. (2006). Diurnal and nocturnal temperatures for Atlantic salmon postsmolts (*Salmo salar* L.) during their early marine life. *Fisheries Bulletin* **104**, 415-428.
- Refstie, T., Steine, T.A. & Gjedrem, T. (1977). Selection experiments with salmon II. Proportion of Atlantic salmon smoltifying at 1 year of age. *Aquaculture* **10**, 231-242.
- Reist, J. D., Wrona, F. J., Prowse, T. D., Power, M., Dempson, J. B., King, J. R. & Beamish, R. J. (2006). An overview of effects of climate change on selected Arctic freshwater and anadromous fishes. *Ambio* **35**, 381-387.
- Ricker, W. E. (1938). 'Residual' and kokanee salmon in Cultus Lake. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* **4**, 192-218.
- Riley, W. D., Ibbotson, A. T., Lower, N., Cook, A. C., Moore, A., Mizuno, S., Pinder, A. C., Beaumont, W. R. & Privitera, L. (2008). Physiological seawater adaptation in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) autumn migrants. *Freshwater Biology* **53**, 745-755. doi:10.1111/j.1365-2427.2007.01933.x
- Rimmer, D. M. & Paim, U. (1990). Effects of temperature, photoperiod, and season on the photobehavior of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Zoology* **68**, 1098-1103.
- Rimmer, D. M., Paim, U. & Saunders, R. L. (1984). Changes in the selection of microhabitat by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the summer-autumn transition in a small river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **41**, 469-475.
- Rimmer, D. M., Saunders, R. L. & Paim, U. (1985). Effects of temperature and season on the photobehavior of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Zoology* **68**, 1098-1103.
- Robards, M. D. & Quinn, T. P. (2002). The migratory timing of adult summer-run steelhead in the Columbia River over six decades of environmental change. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**, 523-536.
- Robertson, M. J., Pennell, C. J., Scruton, D. A., Robertson, G. J. & Brown, J. A. (2004). Effect of increased flow on the behaviour of Atlantic salmon parr in winter. *Journal of Fish Biology* **65**, 1070-1079. doi:10.1111/j.0022-1112.2004.00516.x

- Roeckner, E., Bengtsson, L., Feichter, J., Lelieveld, J. & Rodhe, H. (1999) Transient climate change simulations with a coupled atmosphere-ocean GCM including the tropospheric sulphur cycle. *J. Clim.* **12**, 3004–3032.
- Roussel, J. M., Cunjak, R. A., Newbury, R., Caissie, D. & Haro, A. (2004). Movements and habitat use by PIT-tagged Atlantic salmon parr in early winter: the influence of anchor ice. *Freshwater Biology* **49**, 1026-1035. doi:10.1111/j.1356-2427.2004.01246.x
- Rustadbakken, A., L'Abée-Lund, J. H., Arnekleiv, J. V. & Kraabøl, M. (2004). Reproductive migration of brown trout in a small Norwegian river studied by telemetry. *Journal of Fish Biology* **64**, 2-15. doi:10.1111/j.1095-8649.2004.00275.x
- Rungruangsak-Torrissen, K. & Male, R. (2000). Trypsin isozymes: development, digestion and structure. In *Seafood Enzymes: Utilization and Influence on Postharvest Seafood Quality* (Haard, N. F. & Simpson, B. K., eds), pp. 215-269. New York, NY: Marcel Dekker, Inc.
- Rungruangsak-Torrissen, K., Pringle, G. M., Moss, R. & Houlihan, D. F. (1998). Effects of varying rearing temperatures on expression of different trypsin isozymes, feed conversion efficiency and growth in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Fish Physiology and Biochemistry* **19**, 247-255.
- Salinger, D. H. & Anderson, J. J. (2006). Effects of water temperature and flow on adult salmon migration swim speed and delay. *Transactions of the American Fisheries Society* **135**, 188-199.
- Sahoo, G. B., Schladow, S. G. & Reuter, J. E. (2009) Forecasting stream water temperature using regression analysis, artificial neural network, and chaotic non-linear dynamic models. *Journal of Hydrology* **378**, 325-342
- Saunders, J. W. (1960). The effect of impoundment on the population and movement of Atlantic salmon in the Eilerslie Brook, Prince Edward Island. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* **17**, 453-473.
- Scarnecchia, D. L., Isaksson, Á. & White, S. E. (1991). Effects of the Faroese long-line fishery, other oceanic fisheries and oceanic variations on age at maturity of Icelandic north-coast stocks of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Fisheries Research* **190**, 207-228.
- Schaffer, W. M. & Elson P. E. (1975). The adaptive significance of variations in life history among local populations of Atlantic salmon in North America. *Ecology* **56**, 577-590.
- Scott, D. (2001). Chemical pollution as a factor affecting the sea survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Fisheries Management and Ecology* **8**, 487-499. doi:10.1046/j.1365-2400.2001.00277.x
- Shephard, J. G. & Cushing, D. H. (1980). A mechanism for density dependent survival of larval fish as the basis of a stock-recruitment relationship. *Journal du Conseil permanent International l'Exploration de la Mer* **39**, 160-167.
- Sheridan, W. L. (1962). Relation of stream temperature to timing of pink salmon escapements in south eastern Alaska. In *Symposium on Pink Salmon* (Wilimovsky, N.J., ed.), pp. 87-102. Vancouver: MacMillan Lectures in Fisheries, University of British Columbia.
- Skaugen T. (2010) Personlig kommunikasjon, ansatt NVE.
- Solomon, D. J. (1978). Some observations on salmon smolt migrations in a chalkstream. *Journal of Fish Biology* **12**, 571-574. doi:10.1111/j.1095-8649.1978.tb04203.x
- Solomon, D. J. & Sambrook, H. T. (2004). Effects of hot dry summers on the loss of Atlantic salmon, *Salmo salar*, from estuaries in South West England. *Fisheries Management and Ecology* **11**, 353-363.
- Solomon, S. (2007). *Climate change 2007: the physical science basis : contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sörensen, I. (1951). An investigation of some factors affecting the upstream migration of the eels. *Institute of Freshwater Research Drottningholm Report* **32**, 126-132.
- Stefansson, S. O., Berge, Å. I. & Gunnarsson, G. S. (1998). Changes in seawater tolerance and gill Na<sup>+</sup>,K<sup>+</sup>-ATPase activity during desmoltification in Atlantic salmon kept in freshwater at different temperatures. *Aquaculture* **168**, 271-277.
- Sterud, E., Forseth, T., Ugedal, O., Poppe, T.T., Jørgensen, A., Bruheim, T., Fjelstad, H.P. and Mo, T.A. 2007. Severe mortality in wild Atlantic salmon *Salmo salar* due to proliferative kidney disease (PKD) caused by *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa). *Diseases of Aquatic Organisms* **77**: 191-198.

- Stickler, M., Alfredsen, K., Scruton, D. A., Pennell, C., Harby, A. & Økland, F. (2007). Mid-winter activity and movement of Atlantic salmon parr during ice formation events in a Norwegian regulated river. *Hydrobiologia* **582**, 81-89.
- Strothotte, E., Chaput, G. J. & Rosenthal, H. (2005). Seasonal growth of wild Atlantic salmon juveniles and implications on age at smoltification. *Journal of Fish Biology* **67**, 1585-1602. doi:10.1111/j.1095-8649.2005.00865.x
- Stuart, T. A. (1957). The migration and homing of brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwater Salmon Fisheries Research* **18**, 1-27.
- Summers, D.W. (1996). Differences in the time of river entry of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., spawning in different parts of the River North Esk. *Fisheries Management and Ecology* **3**, 209-218.
- Svendsen, J. C., Koed, A. & Aarestrup, K. (2004). Factors influencing the spawning migration of female anadromous brown trout. *Journal of Fish Biology* **64**, 528-540. doi:10.1111/j.0022-1112.2004.00319.x
- Swansburg, E., Chaput, G., Moore, D., Caisse, D. & El-Jabi, N. (2002). Size variability of juvenile Atlantic salmon: links to environmental conditions. *Journal of Fish Biology* **61**, 661-683. doi:10.1111/j.1095-8649.2002.tb00903.x
- Tallman, R. F. & Healey, M. C. (1991). Phenotypic differentiation in seasonal ecotypes of chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 661-671.
- Tamate, T. & Maekawa, K. (2000). Interpopulation variation in reproductive traits of female masu salmon (*Oncorhynchus masou*). *Oikos* **90**, 209-218. doi:10.1034/j.1600-0706.2000.900201.x
- Tetzlaff, D., Gibbins, C., Bacon, P. J., Youngson, A. F. & Soulsby, C. (2008). Influence of hydrological regimes on the pre-spawning entry of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) into an upland river. *River Research & Applications* **24**, 528-542.
- Tetzlaff, D., Soulsby, C., Youngson, A. F., Gibbins, C., Bacon, P. J., Malcolm, I. A., & Langan, S. (2005). Variability in stream discharge and temperature: a preliminary assessment of the implications for juvenile and spawning Atlantic salmon. *Hydrology and Earth System Science* **9**, 193-208.
- Thorley, J. L., Youngson, A. F. & Laughton, R. (2007). Seasonal variation in rod recapture rates indicates differential exploitation of Atlantic salmon, *Salmo salar*, stock components. *Fisheries Management and Ecology* **14**, 191-198. doi:10.1111/j.1365-2400.2007.00540.x
- Thorstad, E. B. & Heggberget, T. G. (1998). Migration of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*): the effects of artificial freshets. *Hydrobiologia* **372**, 339-346.
- Thorstad, E. B., Økland, F., Johnsen, B. O. & Næsje, T. F. (2003). Return migration of adult Atlantic salmon, *Salmo salar*, in relation to water diverted through a power station. *Fisheries Management and Ecology* **10**, 13-22. doi:10.1046/j.1365-2400.2003.00324.x
- Todd, C. D., Hughes, S. L., Marshall, T., MacLean, J. C., Lonergan, M. E. & Biow, E. M. (2008). Detrimental effects of recent ocean surface warming on growth condition of Atlantic salmon. *Global Change Biology* **14**, 1-13. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01522.x
- Tops, S., Lockwood, W. & Okamura, B. 2006. Temperature-driven proliferation of *Tetracapsuloides bryosalmonae* in bryozoan hosts portend salmonid decline. *Diseases of Aquatic Organisms* **70**: 227-236.
- Torgersen, C. E., Price, D. M., Li, H. W. & McIntosh, B. A. (1999). Multi-scale thermal refugia and stream habitat associations of chinook salmon in northeastern Oregon. *Ecological Applications* **9**, 301-319.
- Trepanier, S., Rodriguez, M. A. & Magnan, P. (1996). Spawning migrations in landlocked Atlantic salmon: Time series modelling of river discharge and water temperature effects. *Journal of Fish Biology* **48**, 925-936. doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb01487.x
- Unwin, M. J., Quinn, T. P., Kinnison, M. T. & Boustead, N. C. (2000). Divergence in juvenile growth and life history in two recently colonized and partially isolated chinook salmon populations. *Journal of Fish Biology* **57**, 943-960. doi:10.1111/j.1095-8649.2000.tb02203.x
- Ursin, E. (1967). A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration, and mortality. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* **24**, 2355-2453.
- Valdimarsson, S. K., Metcalfe, N. B., Thorpe, J. E. & Hundtingford, F. A. (1997). Seasonal changes in sheltering: effect of light and temperature on diel activity in juvenile salmon. *Animal Behaviour* **54**, 1405-1412.

- Veselov, A. J., Sysoyeva, M. I. & Potutkin, A. G. (1998). The pattern of Atlantic salmon smolt migration in the Varzuga River (White Sea Basin). *Nordic Journal of Freshwater Research* **74**, 65-78.
- Vøllestad, L. A., Olsen, E. M. & Forseth, T. (2002). Growth-rate variation in brown trout in small neighbouring streams: evidence for density dependence? *Journal of Fish Biology* **61**, 1513-1527. doi:10.1111/j.1095-8649.2002.tb02494.x
- Wasantha, A. M. & Shen, H. T. (1993) A mathematical Model for River Ice Processes. *CRRELL Report 93-4*, USA
- Wagner, H. H. (1974). Photoperiod and temperature regulation of smolting in steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *Canadian Journal of Zoology* **52**, 219-234.
- Wallace, J. C. & Heggberget, T. G. (1988). Incubation of eggs of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from different Norwegian streams at temperatures below 1° C. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**, 193-196.
- Wardle, C. S. (1980). Effect of temperature on maximum swimming speed of fishes. In *Environmental Physiology of Fishes* (Ali, M.A., ed.), pp. 519-531. London: Plenum Press.
- Webb, B. W. (1996). Trends in stream and river temperature. *Hydrological Processes* **10**, 205-226.
- Webb, J. H. & Hawkins, A. D. (1989). The movement and spawning behaviour of adult salmon in the Gironck Burn, a tributary of the Aberdeenshire Dee, 1986. *Scottish Fisheries Research Report* **40**, 1-41.
- Webb, J. H. & McLay, H. A. (1996). Variation in the spawning of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and its relationship to temperature in the Aberdeenshire Dee, Scotland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**, 2739-2744.
- Webb, J. H., McLaren, I. S., Donaghy, M. J. & Youngson, A. F. (1991). Spawning of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the second year after their escape. *Aquaculture Research* **24**, 557-561.
- Webb, P. W. (1978). Hydrodynamics and energetic of fish. In *Fish Physiology*, Vol. 7 (Hoar, W. S. & Randall, D. J., eds), pp. 190-237. London: Academic Press.
- Wendt, C. A. G. & Saunders, R. L. (1973). Changes in carbohydrate metabolism in young Atlantic salmon in respect to various forms of stress. *International Atlantic Salmon Foundation Special Publication Series* **4**, 55-82.
- Whalen, K. G., Parrish, D. L. & McCormick, S. D. (1999). Migration timing of Atlantic salmon smolts relative to environmental and physiological factors. *Transactions of the American Fisheries Society* **128**, 289-301.
- Wild, V., Simianer, H., Gjøen, H. M. & Gjerde, B. (1994). Genetic-parameters and genotype x environment interaction for early maturity in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **128**, 51-65.
- Wilkie, M. P., Brobbel, M. A., Davidson, K. G., Forsyth, L. & Tufts, B. L. (1997). Influence of water temperature upon the postexercise physiology of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**, 503-511.
- Wootton, R. J. (1998). *Ecology of Teleost Fishes*. 2nd edition. Dordrecht: Kuwer Academic Publishers.
- Youngson, A. F., Buck, R. J. G., Simpson, T. H. & Hay, D. W. (1983). The autumn and spring emigrations of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., from the Gironck Burn, Aberdeenshire, Scotland – environmental release of migration. *Journal of Fish Biology* **23**, 625-639. doi:10.1111/j.1095-8649.1983.tb02942.
- Zydlowski, G. B., Haro, A. & McCormick, S. D. (2005). Evidence for cumulative temperature as an initiating and terminating factor in downstream migratory behavior of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 68-78.

**Appendix A: Funksjoner og parametre brukt i iSalmon simuleringer presentert i denne rapporten.****Tabell A1.** Basis funksjoner for input data genererende modul GenerateRiver

<b>Funksjons formål:</b> <i>Funksjons navn</i>
<i>Ligninger</i>
<b>Vanndekt areal</b>
$SecWid_{Sec,t} = c1 \cdot sec_{Sec} (1 - \exp(-1 \times Dis_t / a \cdot sec_{Sec}))$ $WA_{Sec,t} = SecWid_{Sec,t} \times SecLen_{Sec}$



**Tabell 2A.** Hovedfunksjoner i iSalmon.

<b>Funksjons formål:</b> <i>Funksjons navn</i> <i>Ligninger</i>
<b>Antall egg:</b> <i>eggs()</i> $NrEggs_t = W_t \times 1.22 + 745$
<b>"Swim-up":</b> <i>swimup()</i> $AC_t = \left(100 \times \left(0.1^{(-2.6562 \times \log_{10}(F.T_t + 11) + 5.1908)}\right)\right) \times 7$ If $AC_t \leq 170$ : SUP = 0 If $AC_t > 170$ : SUP = 1
<b>Regulering yngel:</b> <i>bh.stockrec()</i> $SUPm_t = SU_t/WA_t$ $Rpm_t = c_1 \times \left(1 - \exp(-1 \times SUPm_t/a_1)\right)$ $R_t = Rpm_t \times WA_t$
<b>Add individuals to parr array:</b> <i>add.ind()</i> $W_t = IniWeiDistn(\text{Mean} = F. ini. wei. mean \ SD = F. ini. wei. sd)$ $Len_t = (W_t \times 10000/0.84)^{(1/3)}$ $Sex = IniSex$ $GroVar = GroVarDistn(\text{Mean} = 0 \ SD = Gro. var. sd)$
<b>Vekst parr:</b> <i>freshwater growth()</i> $F. d. i = \left(F. d + (F. d \times (GroVar/100))\right)$ $W_t = \left(W_{t-1}^{F.b} + F. b \times \left(\left((F. d. i \times (F. T_t - F. T_L)) \times (1 - \exp(F. T_t - F. T_U))\right)\right)/100\right)^{1/3}$
<b>Regulering parr:</b> <i>parr.recruitment.migration()</i> $SWpm_t = SW_t/WA_t$ If $SWpm_t < F. PCC$ : $RWpm_t = SWpm_t \times F. PSR$ If $SWpm_t > F. PCC$ : $RWpm_t = F. PCC \times F. PSR$ $EWpm_t = SWpm_t - RWpm_t$ $RW_t = RWpm_t \times WA_t$
<b>Spredning i ferskvann :</b> <i>freshwater.dispersal()</i> $Sec_t = Sec_{t-1} + F. disp. pro$
<b>Smoltifiserings sansynlighet:</b> <i>smolting.pro()</i> If $Len_t \leq 250$ : $SP = \exp(\text{smpr1} + (\text{smpr2L})) / (1 + \exp(\text{smpr1} + (\text{smpr2L})))$ If $Len_t > 250$ : $SP = 1$
<b>Marin overlevelses sannsynlighet:</b> <i>smolt.sea.survival()</i> (uke 25) $M. SP_{NSW} = M. SurvProbDistn(\text{Mean} = M. S. mean_{NSW} \ SD = M. S. sd_{NSW} \ Skew = M. S. skew_{NSW})$
<b>Sannsynlighet for tilbakevandring til elv:</b> <i>sea.return()</i> (uke 26) $M. RP_{NSW} = M. RetProb_{NSW}$
<b>Vekt gytefisk:</b> <i>sea.return()</i> : (uke 26) $W_{NrSeaWin} = RetWeiDistn(\text{Mean} = M. wei. mean_{NSW} \ SD = M. wei. sd_{NSW})$
<b>Harvesting rate:</b> <i>freshwater.fishing.survival()</i> : (uke 26) $F. SP = 1 - F.FSP$

**Tabell 3A.** Parameterverdier for modulene iSalmon() og Generate River().

a.sec	5	Parameter relaterer vannføring til areal på seksjon (seksjon <sup>-1</sup> )																				
c <sub>1</sub> .sec	0.5	Parameter relaterer vannføring til areal på seksjon (seksjon <sup>-1</sup> )																				
F.b	0.31	Parameter i vekstmodell for parr																				
F.d	0.3	Parameter i vekstmodell for parr																				
F.FSP	0.5	Høstingsrate; parameter regulerer sannsynligheten fiskedødelighet (individual <sup>-1</sup> )																				
F.T <sub>L</sub>	6.9	Nedre temperaturgrense for parrvekst																				
F.T <sub>U</sub>	24.3	Øvre temperaturgrense for parrvekst																				
F.PCC	4	Bærekapasitet parr (g m <sup>2</sup> )																				
F.PSR	0.99	Ukentlig bakgrunnsoverlevelse parr																				
F.disp.pro	<table border="1"> <thead> <tr> <th>F.dist.pro</th> <th>P(F.dist.pro)</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>-1</td> <td>0.0075</td> </tr> <tr> <td>0</td> <td>0.9900</td> </tr> <tr> <td>1</td> <td>0.0025</td> </tr> </tbody> </table>	F.dist.pro	P(F.dist.pro)	-1	0.0075	0	0.9900	1	0.0025	<p>Sannsynlighet for ferskvannsspredning</p> <p>Retning på spredning ferskvann  -1 = spredning nedstrøms  0 = stasjoner i samme seksjon  1 = spredning oppstrøms</p>												
F.dist.pro	P(F.dist.pro)																					
-1	0.0075																					
0	0.9900																					
1	0.0025																					
Gro.var.sd	7																					
IniSex	<table border="1"> <thead> <tr> <th>Sex</th> <th>P(Sex)</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>M</td> <td>0.5</td> </tr> <tr> <td>F</td> <td>0.5</td> </tr> </tbody> </table>	Sex	P(Sex)	M	0.5	F	0.5															
Sex	P(Sex)																					
M	0.5																					
F	0.5																					
M.S.mean M.S.sd M.S.skew	<table border="1"> <thead> <tr> <th>NSR</th> <th>M.S.mean</th> <th>M.S.sd</th> <th>M.S.skew</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>0.1</td> <td>0.1</td> <td>10</td> </tr> <tr> <td>2</td> <td>0.5</td> <td>0.1</td> <td>10</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>0.5</td> <td>0.1</td> <td>10</td> </tr> <tr> <td>4</td> <td>0.5</td> <td>0.1</td> <td>10</td> </tr> </tbody> </table>	NSR	M.S.mean	M.S.sd	M.S.skew	1	0.1	0.1	10	2	0.5	0.1	10	3	0.5	0.1	10	4	0.5	0.1	10	<p>Antall sjøvintre</p> <p>Årlig marin overlevelse</p> <p>Årlig sannsynlighet for kjønnsmodning og returnering til elv fra sjø</p>
NSR	M.S.mean	M.S.sd	M.S.skew																			
1	0.1	0.1	10																			
2	0.5	0.1	10																			
3	0.5	0.1	10																			
4	0.5	0.1	10																			
M.RetProb	<table border="1"> <thead> <tr> <th>NSR</th> <th>M.RetProb</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>0.00</td> </tr> <tr> <td>2</td> <td>0.45</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>0.90</td> </tr> <tr> <td>4</td> <td>1.00</td> </tr> </tbody> </table>	NSR	M.RetProb	1	0.00	2	0.45	3	0.90	4	1.00											
NSR	M.RetProb																					
1	0.00																					
2	0.45																					
3	0.90																					
4	1.00																					
M.wei.mean M.wei.sd	<table border="1"> <thead> <tr> <th>NSR</th> <th>M.wei.mean</th> <th>M.wei.sd</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>0</td> <td>0</td> </tr> <tr> <td>2</td> <td>1442</td> <td>391</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>3857</td> <td>943</td> </tr> <tr> <td>4</td> <td>6860</td> <td>1355</td> </tr> </tbody> </table>	NSR	M.wei.mean	M.wei.sd	1	0	0	2	1442	391	3	3857	943	4	6860	1355	<p>6.1.1 Antall sjøvintre</p> <p>6.1.2 Standardavvik vekt gytefisk (individual<sup>-1</sup>)</p>					
NSR	M.wei.mean	M.wei.sd																				
1	0	0																				
2	1442	391																				
3	3857	943																				
4	6860	1355																				
smpr1	-15.87	Koeffisient for smoltifiserings sannsynlighets modell																				
smpr2	0.14	Koeffisient for smoltifiserings sannsynlighets modell																				

**Tabell 4A.** Variables of salmon characteristics

<i>Variabelnavn</i>	Beskrivelse	Oppløsning	Tidsintervall
WoYSpawn	Uke når egg er gytt	individ	Gytetidspunkt
SecSpawn	Seksjon hvor egg er lagt	individ	Gytetidspunkt
<i>W</i>	Individuell biomasse	individ	ukentlig
<i>Len</i>	Lengde (mm)	individ	ukentlig
<i>GroVar</i>	Vekst variasjon	individ	ukentlig
<i>Sex</i>	Kjønn: hunn eller hann	individ	ukentlig
<i>Stage</i>	Utviklings-stadium	individ	ukentlig
<i>AgeW</i>	Alder (i uker)	individ	ukentlig
<i>AgeY</i>	Alder (i år).	individ	uke 1
<i>WSea</i>	Antall sjøvintre	individ	uke 1
<i>SecRes</i>	Seksjon fisken oppholder seg i	individ	ukentlig

**Tabell 4B.** Variable med variasjonsenhet (per seksjon eller individ) og tidsoppløsning (ukenr per år i simulering) for oppdatering i modulene iSalmon() og GenerateRiver().

Variabelnavn	Beskrivelse	Oppløsning	Tidsintervall
<i>AC</i>	Andel-Crisp verdi	seksjon	ukentlig
<i>Dis</i>	vannføring ( $\text{m s}^{-1}$ )	seksjon	ukentlig
<i>EWpm</i>	Sum vekt på parr som spres fra seksjon	seksjon	ukentlig
<i>F.d.i</i>	Individuell variasjon i vekstrater	individ	Fiksert en gang ved overgang fra yngel til parr og siden konstant
<i>F.SP</i>	Overlevelsesrate i ferskvann	individ	uke 26
<i>F.T</i>	Temperatur	seksjon	ukentlig
<i>GroVarDistn</i>	Variasjon i vekstparameter: tilfeldig normalfordelt variable med gjennomsnitt = 0 and standard avik ( <i>Gro.var.sd</i> )	-	ukentlig
<i>IniWeiDistn</i>	Initiell vekt fordeling	-	-
<i>NrEggs</i>	Antall egg	seksjon	ukentlig
<i>NSR</i>	Number of sea winters	individ	uke 1
<i>M.SP</i>	Sannsynlighet for marin overlevelse	individ	uke 25
<i>M.SurvProbDistn</i>	Marine survival probability: a random variable following a skewed normal distribution of mean ( <i>M.S.mean</i> ), standard deviation ( <i>M.S.sd</i> ) and skew ( <i>M.S.skew</i> )	-	uke 25
<i>M.RP</i>	Sannsynlighet for kjønnsmodning og oppvandring elv	individ	uke 26
<i>R</i>	Rekruttering yngel i antall	seksjon	ukentlig
<i>RetWeiDistn</i>	Returning weight: a random variable following a normal distribution of mean ( <i>M.wei.mean</i> ) and standard deviation ( <i>M.wei.sd</i> )	-	uke 26
<i>Rpm</i>	Tetthet av yngel ( $\text{N m}^{-2}$ )	seksjon	ukentlig
<i>RW</i>	Vekt av parr-rekrutter (g)	seksjon	ukentlig
<i>RWpm</i>	Sum biomasse parr rekrutter ( $\text{g m}^{-2}$ )	seksjon	ukentlig
<i>Sec</i>	Seksjons nummer	seksjon	fiksert
<i>SecWid</i>	Seksjonsbredde (m)	seksjon	ukentlig
<i>SecLen</i>	Seksjonslengde (m)	-	-
<i>SP</i>	Smoltifiseringssannsynlighet	individ	ukentlig
<i>SU</i>	Antall "swim-up"	seksjon	ukentlig
<i>SUP</i>	"Swim-up" sannsynlighet	individ	ukentlig
<i>SUpm</i>	Tetthet av yngel i "swim-up" fasen ( $\text{N m}^{-2}$ )	seksjon	ukentlig
<i>SW</i>	Biomasse parr	seksjon	ukentlig
<i>SWpm</i>	Biomasse tetthet parr ( $\text{g m}^{-2}$ )	seksjon	ukentlig
<i>t</i>	Tidssteg i modellen	-	-
<i>WA</i>	Vanndekt areal ( $\text{m}^2$ )	seksjon	ukentlig



# NINA Rapport 646

ISSN:1504-3312

ISBN: 978-82-426-2226-6



## Norsk institutt for naturforskning

NINA hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685, 7485 Trondheim

Besøks/leveringsadresse: Tungasletta 2, 7047 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00

Telefaks: 73 80 14 01

Organisasjonsnummer: NO 950 037 687 MVA

[www.nina.no](http://www.nina.no)