

# Feilvandring hos oppdrettslaks og villaks

Bror Jonsson  
Nina Jonsson

## NINA•NIKUs publikasjoner

NINA•NIKU utgir følgende faste publikasjoner:

### NINA Fagrapport

#### NIKU Fagrapport

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

Opplag: Normalt 300-500

### NINA Oppdragsmelding

#### NIKU Oppdragsmelding

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

Opplaget er begrenset. (Normalt 50-100)

### NINA•NIKU Project Report

Serien presenterer resultater fra begge instituttene prosjekter når resultatene må gjøres tilgjengelig på engelsk. Serien omfatter original egenforskning, litteraturstudier, analyser av spesielle problemer eller tema, etc.

Opplaget varierer avhengig av behov og målgrupper

### Temahefter

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

Opplag: Varierer

### Fakta-ark

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

Opplag: 1200-1800

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

Jonsson, B. & Jonsson, N. 2001. Feilvandring hos oppdrettslaks og villaks. - NINA Oppdragsmelding 720: 1-21.

Trondheim, desember 2001

ISSN 0802-4103

ISBN 82-426-1274-9

Forvaltningsområde:

Arealforvaltning, Bærekraftig høsting, fisk, Naturovervåking  
Management of areas, Sustainable harvest, fish, Environmental monitoring

Rettighetshaver ©:

NINA•NIKU

Stiftelsen for naturforskning og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:

Erik Framstad

Design og layout:

Synnøve Vanvik

Sats: NINA•NIKU

Kopiering: Norservice

Opplag: 150

Kontaktadresse:

NINA•NIKU

Dronningensgt. 13

N-0105 Oslo

Telefon: 23 35 50 00

Telefax: 23 35 50 01

Tilgjengelighet:

Prosjekt nr.: 15462 Feilvandring hos oppdrettslaks og villaks

Ansvarlig signatur:

Oppdragsgiver:

Direktoratet for naturforvaltning

## Referat

Jonsson, B. & Jonsson, N. 2001. Feilvandring hos oppdrettslaks og villaks. - NINA Oppdragsmelding 720: 1-21.

Selv om de fleste laksene kommer tilbake til sin hjemelv for å gyte, er det også mange kjønnsmodne fisker som vandrer opp i andre elver. For laks som vandret ut fra Imsa var feilvandringen, som et minimumsestimat for perioden 1976-99, gjennomsnittlig 15,4% for utsatt oppdrettslaks og 5,8% for villaks, men med betydelig årlig variasjon. Graden av feilvandring økte med smoltalderen. Oppdrettslaks, utsatt som 2-årig smolt, feilvandret 20,1% mens de som ble utsatt som 1-årig smolt, feilvandret 13,7%. Tilsvarende innvirket varigheten av sjøoppholdet på feilvandringen. Dess lenger fisken var borte, dess høyere ble feilvandringen. Hos villaks var feilvandringen for 2-sjøvinterfisk 9,8% mot 5,1% for 1-sjøvinterfisk. Hos oppdrettslaks utsatt som 1-årig smolt, var de tilsvarende tallene 34,6% og 12,9%. Samme tendens gjorde seg gjeldende for oppdrettslaks utsatt som 2-årig smolt, men for denne gruppen var forskjellen bare marginalt signifikant ( $P = 0,05$ ). Dette støtter hypotesen om at dess lenger fisken er borte fra elva, dess vanskeligere er det for den å finne tilbake til opprinnelsesstedet.

Uavhengig av smoltalder spredte feilvandrende oppdrettsfisk og villfisk seg omtrent likt mellom elver som var nærmere og lengre vekk enn 60 km fra utløpet av Imsa. For alle laksetypene ble i gjennomsnitt 78,6% av de feilvandrende fiskene fanget i vassdrag som lå nærmere enn 60 km fra Imsa. Blant oppdrettslaks, utsatt som 1-årig smolt, spredte 2-sjøvinterfisk seg mer til andre vassdrag enn 1-sjøvinterlaksen. For 2-sjøvinterfisk ble 50% av feilvandrerne fanget i elver som lå lengre vekk enn 60 km fra hjemelva mot 19,9% hos 1-sjøvinterfisk. For de som var utsatt som 2-årig smolt, og for villfisk var de tilsvarende forskjellene ikke signifikante.

Feilvandrerne spredte seg til elver langs kysten fra Akershus til Finnmark fylker med hovedmengden til Vestlandselver fra Rogaland til Møre og Romsdal innen 420 km fra utsettingselva. Av oppdrettslaksen ble 75,8% fanget i elver på Jæren og i Boknafjorden. Tilsvarende tall for villaksen var 84,4%. Mer enn 3/4 av de feilvandrende fiskene vandret således tilbake til elver i nærheten av hjemelva. Laksen syntes å feilvandre mest til elver der laksefangsten var høy. Det samme gjelder for villaks og oppdrettslaks. For vassdrag innen 60 km fra Imsas utløp var det ingen signifikant sammenheng mellom graden av feilvandring og elvenes størrelse eller avstanden fra utsettingsstedet i Imsa.

Hos oppdrettsfisk påvirket størrelsen på årsklassen feilvandringen. Det var tendens til at sterke årsklasser feilvandret mindre enn svake årsklasser. Hos villaksen fant vi ingen slik sammenheng, dvs feilvandringprosenten varierte uavhengig av hvor mange fisk som kom tilbake til elva.

De kommersielle avlsstammene av oppdrettslaks (Sunndalsøra og MOWI) feilvandret mer enn tilsvarende oppdrettslaks fra

Imsastammen. Gjennomsnittlig feilvandret de avlede stammene 57,1%; 54,1% hos Sunndalsøralaks og 66,7% hos MOWI-stammen. Tilsvarende tall for kontrollgruppen av oppdrettslaks med ville foreldre fra Imsa var 15,5%. Spredningsmønsteret for feilvandrerne av de avlede stammene var nesten identisk med mønsteret til Imsalaksen selv om graden av feilvandring var større. Uansett opprinnelse synes det således å være mange av de samme elvene som tiltrekker seg laksen når den kommer tilbake for å gyte når utvandringssstedet er det samme.

Vi undersøkte om kjønnsmodning hos parrhanner førte til økt feilvandring hos fiskene når de etter ett til to år i havet kom tilbake til ferskvann for å gyte. Det var ingen forskjell i feilvandring mellom laks utsatt som umoden smolt og smolt av tidligere kjønnsmodne parrhanner. Andelen som vandret opp i Imsa for å gyte var imidlertid signifikant lavere for laks utviklet fra de kjønnsmodne parrhannene (3,0%) enn for umoden oppdrettssmolt av Imsastammen (4,1%), hvilket tyder på at dødeligheten etter utsetting hos tidligere kjønnsmodne parrhanner var høyere enn hos laks utviklet fra umoden parr. Men holdt vi de kjønnsmodne parrhannene i oppvarmet vann vinteren før smoltifisering ble forskjellen utvisket. Dette betyr at tidligere kjønnsmodning hos parr var uten betydning for fiskenes evne til å finne tilbake til Imsa, men at kjønnsmodningen kan redusere utvandring til saltvann eller den senere overlevelsen i havet.

Emneord: Laks - *Salmo salar* - feilvandring - spredning - kjønnsmodne parrhanner - smoltalder - sjøalder

Bror Jonsson & Nina Jonsson, Norsk institutt for naturforskning, Dronningensgt 13, Postboks 736 Sentrum, 0105 Oslo

## Abstract

Jonsson, B & Jonsson, N. 2001. Straying in Atlantic salmon of hatchery and wild origins. - NINA Oppdragsmelding 720: 1-21.

Although most of the Atlantic salmon that enter fresh water for spawning, return to the river they left as smolts, many stray to other rivers. For salmon leaving the River Imsa as smolts, mean estimated straying rates for the period 1976-99 were 15.4% for the sea ranched River Imsa salmon and 5.8% for their wild conspecifics. The figures were higher for fish smolting at 2 years of age than for those smolting as 1-year-olds. Independent of smolt age, the straying rate increased with the duration of the sea sojourn in both sea ranched and wild salmon. Furthermore, the salmon strayed to the same rivers whether they were of hatchery or wild origin. On average, 78.6% of the strayers entered rivers within 60 km of the mouth of the River Imsa, most of them rivers in the Boknafjord and the Jæren area. The only variation among groups we found was that sea ranched fish with smolt age 1 and sea-age 2 entered rivers farther away than the other smolt and sea-age groups.

The rate of strayers caught in rivers increased with the total reported catch of salmon in that river. The same holds true for both wild and sea ranched salmon. There was no significant relationship between the straying rate to a river and water discharge in that river, or the distance between river of release and recapture.

The straying rate of sea ranched salmon decreased with increasing abundance of salmon entering the River Imsa. There was no similar relationship for wild salmon, but their number of strayers were always quite low as the population size is small. This may indicate that there are social factors influencing the homing precision of the fish.

Sea ranched salmon selected for production traits (fast growth, high age at maturity) during three or more generations strayed more than the wild or hatchery reared River Imsa salmon (Sunndalsøra: 54.1% and MOWI: 66.7%). However, the Sunndalsøra and MOWI salmon strayed to the same rivers as the River Imsa fish.

Sexual maturation of parr males did not influence the straying tendency of Atlantic salmon. The return rate was, however, lower for salmon released as previously mature than immature smolts. But the return rates of the two groups were similar if the previously mature parr were reared in water heated from 2 to 4 °C during the winter before smolting and release, either because a higher proportion moved to sea, or because sea survival increased.

Key words: Atlantic salmon - *Salmo salar* - straying - dispersal - sea age - smolt age - sexually mature parr males

Bror Jonsson & Nina Jonsson, Norwegian Institute for Nature Research, Dronningensgt 13, P.O. Box 736 Sentrum, N-0105 Oslo

## Forord

På oppdrag fra Direktoratet for naturforvaltning (DN) (kontrakt nr. 00040089) har vi i denne rapporten vurdert feilvandring hos oppdrettet havbeitelaks i forhold til villaks med spesiell vekt på hvorvidt:

- tilbakevandring og spredning gir bakgrunn til å vurdere egnet størrelse på laksefjorder/sikringssoner for viktige laksevassdrag
- tilbakevandring og spredning i forhold til elvestørrelse gir mulighet til å vurdere betydningen av om det ligger store vassdrag i laksefjorden/sikringssonen
- kommersielle stammer i forhold til stedegen oppdrettet og vill laks for å avdekke om vurderinger basert på observasjoner fra villaks er relevant for vurderinger av spredning av oppdrettsfisk, og om avl har ført til økt spredning
- utsettingens omfang påvirker laksens tilbakevandring
- kjønnsmodning hos parrhanner bidrar til å forklare feilvandringen hos utsatt oppdrettsfisk

Prosjektet er basert på resultater fra merkeundersøkelser i Imsa med vill og oppforet laks fra henholdsvis 1976 og 1981 til 2000. Vi har også mottatt opplysninger fra Direktoratet for naturforvaltning om fangst av laks i aktuelle vassdrag og fra Norges vassdrags- og energiverk om elvenes gjennomsnittlige vannføring.

Prosjektet har også mottatt økonomisk støtte fra Forskningsrådets Villaksprogram.

Personalet på Ims ved bestyrerne Christofer Senstad og Jon G Backer, har drettet opp og merket fisken samt daglig røktet fisken og fiskefellene i Imsa siden 1976. NINAs Merkesentral ved Berit Larsen har registrert gjenfangstene av merket fisk. Lars Petter Hansen har vært med å planlegge eksperimenter som rapporten bygger på. Sportsfiskere i vassdrag og sjø har bidratt med gjenfangster av merket fisk. Vi er alle stor takk skyldig.

Oslo, desember 2001

Bror Jonsson  
Nina Jonsson

## Innhold

Referat.....	3
Abstract .....	4
Forord.....	5
1 Innledning .....	6
1.1 Feilvandring.....	6
1.2 Hva skjer i Imsa? .....	7
1.3 Hypoteser.....	7
1.4 Mål .....	7
2 Materiale og metoder .....	8
2.1 Imsa og laksebestanden.....	8
2.2 Innsamling.....	8
2.3 Materialet.....	8
2.4 Begreper .....	8
3 Resultater .....	10
3.1 Hvilke fisk feilvandrer? .....	10
3.2 Spredning.....	10
3.3 Betydningen av oppvandrgens omfang .....	11
3.4 Fører avl til økt feilvandring? .....	13
3.5 Kjønnsmodne parrhanner .....	13
4 Diskusjon.....	17
4.1 Minimumsestimater for feilvandring.....	17
4.2 Feilvandringen er høy.....	17
4.3 Hvor spres gytelaksen? .....	17
4.4 Hvorfor feilvandre? .....	18
4.5 Spredning og sikringssoner for laks .....	19
5 Konklusjon .....	19
6 Litteratur .....	20

# 1 Innledning

Spres laks som rømmer fra smoltanlegg, mer og til større områder enn naturlig produsert laks? Bak opprettelsen av de midlertidige vernesonene mot fiskeanlegg i nærheten av viktige lakselver (opprettet etter det såkalte LENKA-programmet), lå en antakelse om at slik fisk i stor grad vil søke opp i vassdrag nær anlegget når de skal gyte. De representerer derfor en potensiell fare ved at de kan spre parasitter og smittsomme sykdommer og føre til uheldig genetisk hybridisering med den lokale, ville laksen som måtte forekomme naturlig i de samme elvene. En slik tankegang lå også bak forslaget om opprettelse av nasjonale laksefjorder som ble presentert i 1999 av det statlig opprettede Rieber-Mohnutvalget (Anonym 1999).

Det er kjent at feilvandrere fra naturlige laksepopulasjoner ofte spres til vassdrag i nærheten av hjemelva (Hansen et al. 1997). Men om dette også vil være tilfelle for kunstig produsert fisk vet man mindre om. I diskusjonen om laksefjorder og oppdrettsfrie soner er det viktig at vi har et realistisk bilde av feilvandringen. Vi må skaffe oss bedre kunnskaper om hvilke forhold det er som fører til økt feilvandring og spredning av laks enten fisken er vill eller fra et klekkeri, om fisken utsettes med hensikt eller om den rømmer fra fiskeoppdrettsanlegg.

## 1.1 Feilvandring

Under sin utvandring fra ferskvann "lærer" laksungene veien fra hjemelva til ernæringsområdet i havet og denne kunnskapen bruker fiskene som voksne når de skal tilbake til elva for å gyte (Hasler & Wisby 1951; Jonsson, B. et al. 1990; Fleming et al. 1997). Forsøk der laksesmolt har blitt utsatt direkte i sjøen, viser at de voksne returnerer dit før de søker opp i vassdrag for å gyte (Hansen et al. 1993). I den perioden laksungene er smolt synes de å ha spesielt god evne til å lære veien, og hukommelsen om hjemelvas beliggenhet synes ikke å kunne forandres etter at laksen har vært oppe i et vassdrag som gytefisk. Flytter man utgytt laks til andre vassdrag vil de som annengangsgytere likevel returnere til elva de forlot som smolt, og ikke til elva de vandret ut fra som utgytt laks (Hansen & Jonsson 1994).

Selv om laks med forbausende presisjon finner veien tilbake til sin hjemelv, feilvandrer noen individer til andre vassdrag (Jonsson, B. et al. 1991). Dette er en mekanisme som gjør at arten spres samtidig som det motvirker innavl i etablerte bestander. Høy grad av feilvandring betraktes imidlertid som uheldig fordi spredning av fremmede gener til bestander motvirker fiskens genetisk tilpasning til miljøforholdene i hjemelva der bestanden har gytt gjennom generasjoner.

Feilvandring tyder på at innlæringen under smoltutvandringen ikke har vært perfekt (Hindar 1991), enten fordi fiskenes evne til geografisk læring varierer individer imellom, eller fordi muligheten til å lære veien varierer med forhold utenfor

fiskene. Det første kan være tilfeldig og skyldes naturlig variasjon, eller være mer systematisk på grunn av seleksjon i oppdrettsanlegg der partnerne ikke velges på bakgrunn av hjemfinningsevnen og det ikke er "premie" for geografisk erindring. Det andre vil kunne skje under utvandring hvis smolten kommer til sjøen på et tidspunkt da viktige stimuli som den bruker under navigasjonen hjem, mangler, eller om tiden før utvandring er for kort til at mange av fiskene ikke helt greier å "huske" hvor den kom fra når den skal returnere. Det er derfor mulig at avl i anlegg fører til økt feilvandring. Videre kan feilvandringen øke med den tiden laksen er i havet fordi den kan glemme hvor den skal, eller den kommer for langt vekk slik at orienteringen tilbake blir vanskeliggjort.

Tidligere utsettingsforsøk har indikert at oppdrettsfisk feilvandrer mer enn villfisk fra samme stamme (Jonsson, B. et al. 1991; Hansen et al. 1997). En årsak til dette kan være at oppdrettsfisken har blitt utsatt ved elvemunningen eller direkte i sjøen og derved mangler viktig informasjon om hvor den skal, slik eksperimenter ved NINAs Forskningsstasjon på Imsa har vist (Jonsson, B. et al. 1991; Hansen et al. 1993). Slik fisk har ikke lært vassdraget å kjenne og kan nøle i flere uker etter at de kommer tilbake til utsettingsstedet, før de velger å vandre opp i Imsa (eller vandre opp i en annen elv), sammenlignet med fisk som er utsatt høyere opp i vassdraget (Jonsson et al. 1994a). Dette er antakelig også årsaken til at dess lengre fra vassdrag smolten utsettes, dess mer spres den til andre elver når den kommer tilbake og skal opp i ferskvann for å gyte (Hansen et al. 1993). Men er det kun utsettningsteknikken som fører til feilvandring, skulle man ikke vente forskjellig feilvandring hos forskjellig oppdrettslaks utsatt på samme måte. Dette er fortsatt et åpent spørsmål som er blant de forhold vi vil belyse i denne rapporten.

En mulig forklaring på økt feilvandring hos oppdrettslaks er tidlig kjønnsmodning i parrstadiet hos en del av hannfisken. Ved intensivt smoltoppdrett kan den delen av fiskene som blir kjønnsmodne i parrstadiet, øke. For den enkelte bestand vil sjansen for dette øke med økende veksthastighet (Hansen et al. 1989). En del av de tidlig kjønnsmodne hannene vil likevel smoltifisere, og hvis de rømmer eller blir satt ut, vandrer de til havs for senere å komme tilbake som voksne laks for å gyte (Hansen et al. 1989). Vil de da feilvandre mer enn umoden smolt? Svenske undersøkelser har vist at dødeligheten i sjøen hos slike hanner er langt større enn for de som forlater elva som umodne fisker (Lundqvist et al. 1988). Årsaken til dette er ikke kjent, men en mulig forklaring er at de feilvandrer mer slik at de i mindre grad blir fanget under innsamlingen i utsettingselva.

Berglund et al. (1991) viste gjennom eksperimenter i Imsa at andelen kjønnsmodne parr som senere smoltifiserte og vandret ut fra Imsa kunne økes ved å holde fisken ved forhøyet vanntemperatur (over 4 °C) om vinteren. Kanskje samme prosedyre vil være gunstig for fiskens evne til å huske hvor den skal når den kommer tilbake?

## 1.2 Hva skjer i Imsa?

Siden 1976 har villaksens vandring i Imsa blitt overvåket ved at smolten, som kommer ned i fella, er blitt merket individuelt med Carlin-merker (Carlin 1955). Voksen laks som kommer tilbake til Imsa, blir fanget i felle ved elvemunningen, mens feilvandrerne til andre vassdrag blir meldt av sportsfiskere som måtte fange merket fisk. Fra 1981 har også grupper av oppdrettet laks av Imsa stamme blitt utsatt hvert år. Foreldrefisken er fanget i Imsa og avkommet er drettet opp til utsetningsklar smolt ved NINAs Forskningsstasjon på Ims. Også oppdretts-smolt blir merket individuelt før utsetting nedenfor fella i Imsa. Laksemerkingen i Imsa som omfattes av denne rapporten, har vært drevet i 24 år, hvilket gir oss et stort materiale der vi også kan se på den geografiske fordelingen av feilvandrerne for å avdekke eventuelle mønstre i feilvandringen.

## 1.3 Hypoteser

Vi hadde følgende hypoteser:

- oppdrettslaks/havbeitelaks feilvandrer mer enn villaks, og feilvandringen øker med graden av avl i oppdrettet
- laksen feilvandrer mest til store vassdrag og til vassdrag med store laksebestander
- feilvandringen øker med den tiden laksen er i sjøen før kjønnsmodning
- eldre smolt feilvandrer mer enn yngre smolt
- tidlig kjønnsmodning hos parrhanner fører til økt feilvandring når disse etter år i havet kommer tilbake for å gyte
- den relative mengden feilvandrerne til en elv avtar med økende avstand fra vassdraget fisken forlot som smolt
- proporsjonen fra en bestand som feilvandrer avtar med økende mengde laks som søker opp i hjemelva.

## 1.4 Mål

I denne rapporten har vi som mål å belyse feilvandringen hos:

- oppdrettet laks av Imsa stamme (havbeitelaks) utsatt som smolt nedenfor fella i Imsa
- kommersiell smolt av Sunndalsøra og MOWI stammer utsatt nedenfor fella i Imsa
- villsmolt fra Imsa stamme (kontrollgruppe for oppdretts-laksen)
- tidligere kjønnsmodne parrhanner utsatt nedenfor fella.

Vi vil også se på mønsteret i feilvandring i forhold til:

- avstanden fra munningen av Imsa til munningen av elva fisken feilvandrer til
- vannføringen i de elvene fisken feilvandrer til
- antall fisk som vandrer opp i Imsa samme høst
- størrelsen på laksebestanden i de elvene laksen feilvandrer til, estimert på grunnlag av antall laks som blir fanget der (laksestatistikken).

Vi vil besvare om:

- smolt utviklet fra kjønnsmodne parr spres mer enn umodne (kjønnsmodning hindrer læring av veien)
- kommersielle oppdrettsstammer viser tegn på økt feilvandring i forhold til stedegen vill og oppforet laks (navigeringsevnen reduseres gjennom avl)
- laks feilvandrer mest til store elver i nærheten av Imsa (ferskvann tiltrekker fisken)
- laks feilvandrer prosentvis mer i år når oppvandringen er lav (store stimer navigerer sikrere enn små)
- utsettingens omfang påvirker presisjonen i laksens tilbakevandring.

Resultater fra forsøk med utsatt smolt brukes således til å belyse hva som kan skje når laks rømmer fra fiskeoppdrettsanlegg, og resultater fra gjenfangst av merket laks brukes som indikator på fiskens overlevelse. Gjenfangstene av voksen laks som har kommet tilbake fra havet for å gyte i vassdrag, brukes som indikator på graden av hjemfinning/feilvandring. Hvor stor spredningen av den utsatte fisken blir, gir et viktig grunnlag for forvaltningen når den i sin kystsoneplanlegging skal vurdere effekten av sikringssoner ved viktige lakseelver.

## 2 Materiale og metoder

### 2.1 Imsa og laksebestanden

Elva Imsa, som ligger i Sandnes kommune i Rogaland, er 1 km lang og gjennomsnittlig 10 m bred. Den renner fra Liavatnet (20 m over havet) og ut i Høgsfjorden (**figur 1**). Omkring 1 km fra utløpet ble det i 1993 bygd en 3 m høy foss som hindrer fisk i å vandre videre oppover i vassdraget. Årlig gjennomsnittsvannføring er  $5,1 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$  (Jonsson et al. 1989, 1998). Elva har flomtopper vår og høst med vannføringer opptil  $25 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ .

Imsa er en smålakselv, det vil si at hovedmengden av laksen kjønnsmodnes etter ett år i havet. Fra 1976 til 1994 var 82% av gytelaksen i elva ensjøvinterfisk og 18% flersjøvinterfisk (Jonsson, N. et al. 1991, 1998). Gjennomsnittlig vekt hos ensjøvinterfisken var 2 kg og hos flersjøvinterfisken 5,5 kg.

Laksen gyter mellom Liavatnet og elvemunningen. Før fossen ble bygd, ble laks også sporadisk observert i Liavatnet og høyere oppover i vassdraget. Laksungene smoltifiserer hovedsakelig etter 2 år i ferskvann. Basert på innsamlinger av hver 10. smolt som kom ned i fella, var gjennomsnittlig andel 1-, 2- og  $\geq 3$ -årig smolt estimert til henholdsvis 14, 78 og 8% (Jonsson et al. 1998).

### 2.2 Innsamling

Omkring 100 m ovenfor munningen av Imsa er det bygd fiskefeller som fanger all opp- og nedvandrende fisk i vassdraget (**figur 1**). En "box trap" fanger all oppvandrende fisk, og en Wolf-felle (Wolf 1951) fanger all nedvandrende fisk større enn 10 cm. I undersøkelsesperioden (1976-99) ble fellene tømt for fisk to ganger hver dag. Lengde og vekt på fiskene ble målt før de ble sluppet videre, enten oppstrøms eller nedstrøms fellene avhengig av deres vandringsretning. Umerket fisk ble individuelt merket med et ytre, nummerert Carlin-merke (Carlin 1955), og allerede merket fisk ble registrert før de ble sluppet tilbake til elva.

Gjenfangster av Imsa-laks fra andre elver enn Imsa ble rapportert fra fiskere. De oppga fiskenes lengde og vekt samt hvor og når de ble fanget.

### 2.3 Materialet

Fra 1976-99 ble 24 477 villsmolt fra Imsa merket med Carlin-merker. Av oppdrettet laks av Imsa stamme ble 133 875 ett- og toårig smolt utsatt nedenfor fella i Imsa fra 1981-1999. Før utsetting ble disse merket med et ytre Carlin-merke. Av disse fiskene er det gjenfanget 781 villaks og 1 984 oppdrettslaks som har vandret opp i ferskvann for å gyte, minst ett år etter at de ble utsatt som smolt (**tabell 1**).

For å undersøke om avl påvirker feilvandring og spredning ble 2 760 Carlin-merket smolt av MOWI - og 6 937 Sunndalsøra-stammene utsatt nedenfor fella i Imsa. Mowi-laksen ble utsatt i 1985 og Sunndalsøralaksen i 1986, 1989, 1990, 1993 og 1997. Gjenfangster av voksne laks fra disse stammene ble registrert i fella i Imsa og rapportert av fiskere fra andre vassdrag. Oppdrettsstammene er utviklet fra en blanding av norsk laks (Gjedrem et al. 1991) som har vært selektert i 3 generasjoner eller mer avhengig av når utsettingsforsøket ble gjort. MOWI-laksen er avlet fram ved MOWI-anlegget på Sotra ved Bergen, og Sunndalsøralaksen ved Akvaforsks anlegg på Sunndalsøra (Gjedrem et al. 1991). Begge disse stammene er utviklet gjennom avlsprogrammer der fisken har blitt selektert på bakgrunn av viktige produksjonsmessige trekk som høy veksthastighet, stor kroppsstørrelse og høy alder ved kjønnsmodning. Dette opplegget gjorde det mulig å teste om oppdrett, avl, kjønnsmodning som parr og lengden på perioden fram til smoltifisering eller kjønnsmodning i havet fører til økt feilvandring og spredning av fisken til andre elver.

For å undersøke om kjønnsmodning på parrstadiet påvirker feilvandringen hos voksne laks, ble 2 317 oppdrettet Imsasmolt av tidlig kjønnsmodne parr og 980 umodne Imsasmolt (kontroll) utsatt nedenfor fella i Imsa i 1987. For å undersøke om oppvarmet vann om vinteren påvirker feilvandringen, ble 1 447 kjønnsmodne parrhanner av Loneelvstammen holdt ved vanntemperaturer over  $4 \text{ }^\circ\text{C}$  om vinteren før de ble utsatt som smolt i 1989. Kontrollgruppen, som besto av 1 491 fisk fra samme gruppe smolt som den eksperimentelle fisken, ble holdt i naturlig Imsavann (ca.  $2 \text{ }^\circ\text{C}$ ) vinteren før smoltifisering. Begge gruppene ble utsatt nedenfor fiskefellene i Imsa.

### 2.4 Begreper

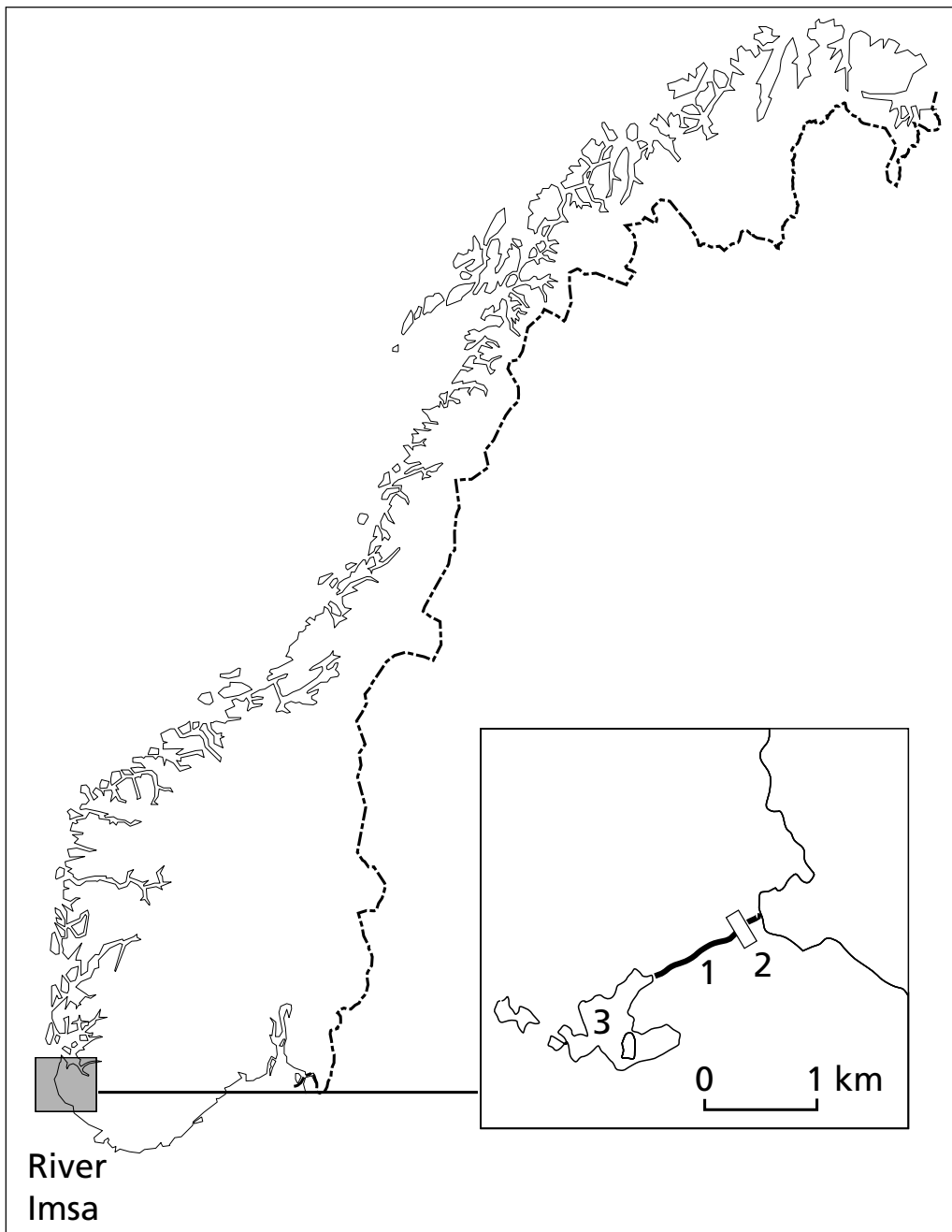
I rapporten er feilvandrere definert som voksne laks som har vandret opp i andre vassdrag enn Imsa der de vokste opp eller ble utsatt som unger. Fisk som ble gjenfanget samme år som de ble smolt, er ikke tatt med i resultatene. Feilvandringsprosentene er, som forklart i diskusjonen, underestimerer fordi kontrollen av tilbakevandringen til Imsa er mye bedre enn for andre vassdrag.

Som mål for bestandsstørrelsen til laksen i utvalgte vassdrag brukte vi gjennomsnittlig årlig antall laks fanget i disse vassdragene fra 1981-99 ifølge Norges offisielle laksestatistikk.

Gjennomsnittlig årlig vannføring ( $\text{m}^3\text{s}^{-1}$ ) hos utvalgte vassdrag ble brukt som et mål for elvestørrelsen. Vannføringen ble estimert ved elvemunningene og oppgitt av Norges vassdrags- og energiverk.

Vandringsavstandene er gitt i antall km i luftlinje fra Imsas utløp til munningen av de elvene der laksen ble gjenfanget, og elvene er lokalisert til det fylket der utløpet ligger. Avstandene er gruppert som  $\leq 60$ , 61-120, 121-180, 181-240, 241-300, 301-360, 361-420 og  $> 420$  km. Sekstikilometersintervaller ble valgt fordi vassdragene i Boknafjorden (fjorden der Imsa renner ut) ligger innen 60 km fra Imsa.





**Figur 1.** Elven Imsa (1) med fiskefeller (2) og Liavatnet (3). – The River Imsa (1) with fish traps (2) and Lake Liavatnet (3).

**Tabell 1.** Antall voksne villaks og utsatt oppdrettslaks av lmsa stamme gjenfanget i ferskvann. – Number of wild and sea ranched adult Atlantic salmon recaptured in fresh water.

Smolt år/Year	Vill/Wild	Oppdrettslaks/Sea ranched
1976	30	
77	38	
78	24	
79	24	
80	2	
81	87	69
82	12	36
83	42	5
84	37	20
85	19	77
86	13	162
87	50	229
88	89	131
89	65	40
90	45	43
91	71	159
92	35	71
93	31	213
94	0	231
95	3	2
96	13	40
97	19	50
98	22	115
99	10	291
Totalt	781	1984

## 3 Resultater

### 3.1 Hvilke fisk feilvandrer?

Selv om flertallet av de overlevende lmsalaksene synes å komme tilbake til lmsa for å gyte, var det et betydelig antall feilvandrerere. I gjennomsnitt for forsøksperioden feilvandret havbeitelaksen 15,4% (utsatt 1981-99) og villaksen 5,8% (utvandret 1976-99) (**figur 2**). Den høyere feilvandringen hos fisk med oppdrettsbakgrunn er signifikant ( $\chi^2 = 47,30$ , 1 d.f.,  $P < 0.001$ ). Hos oppdrettslaksen var feilvandringen høyest i 1983 med ca. 40% og lavest i 1995 med 0%. Oppdrettslaks, utsatt som 2-årig smolt, feilvandret mer enn de som ble utsatt som 1-årig smolt ( $\chi^2 = 12,34$ , 1 d.f.,  $P < 0.001$ ). Feilvandringen for de to gruppene var henholdsvis 20,1% og 13,7%.

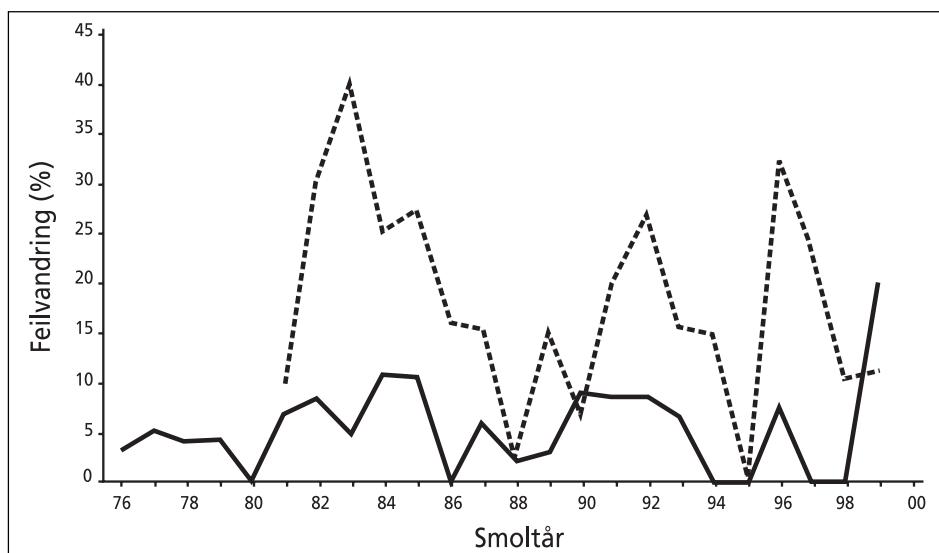
Lengden på sjøoppholdet før kjønnsmodning (ett eller to år) innvirket på graden av feilvandring. Hos villaks var feilvandringen til 2-sjøvinterfisk signifikant høyere enn for 1-sjøvinterfisk ( $\chi^2 = 3,87$ , 1 d.f.,  $P < 0,05$ ). Totalt for alle årene feilvandret 2-sjøvinterfisken 9,8% og 1-sjøvinterfisken 5,1%. Hos havbeitelaksen skilte vi mellom fisk utsatt som 1- og 2-årig smolt. To-sjøvinterfisk utsatt som 1-årig smolt, vandret mer feil enn tilsvarende 1-sjøvinterfisk ( $\chi^2 = 20,05$ , 1 d.f.,  $P < 0,001$ ); 34,6% av 2-sjøvinterfisken vandret til andre elver enn lmsa mot 12,9% hos 1-sjøvinter fisken. Hos voksne som ble utsatt som 2-årig smolt, var forskjellen i feilvandring mellom 1- og 2-sjøvinterfisk bare marginalt signifikant ( $\chi^2 = 3,8$ , 1 d.f.,  $P = 0,05$ ).

### 3.2 Spredning

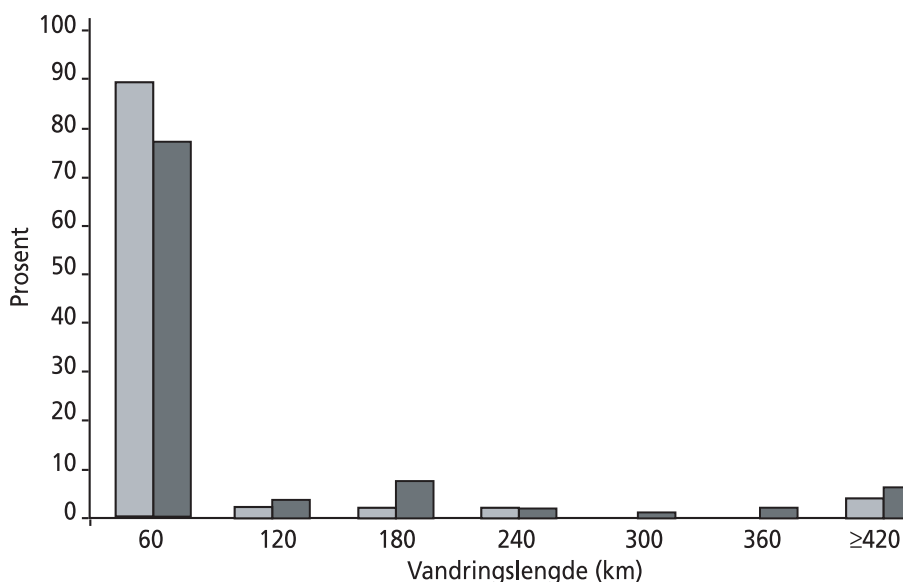
Uavhengig av smoltalder, spredte feilvandrende havbeitefisk og villfisk seg likt mellom elver som var nærmere og lengre vekk enn 60 km fra utløpet av lmsa ( $\chi^2 = 1,09$ , 1 d.f.,  $P > 0,05$ ; **figur 3, tabell 2**). For alle laksetypene ble i gjennomsnitt 78,6% av feilvandrerne fanget i vassdrag mindre enn 60 km fra lmsa, mens det for havbeitelaksen alene var 77,1% som vandret opp i elver med munning innen 60 km fra lmsas utløp. Blant oppdrettslaksene utsatt som 1-årig smolt, spredte 2-sjøvinterfisken seg mer til andre vassdrag enn 1-sjøvinterlaksen ( $\chi^2 = 8,45$ , 1 d.f.,  $P < 0,01$ ). Av 2-sjøvinterfisken ble 50% av feilvandrerne fanget i elver som var mer enn 60 km fra hjemelva. Tilsvarende tall hos 1-sjøvinterfisken var 19,9%. For de som var utsatt som 2-årig smolt, var forskjellen ikke signifikant ( $\chi^2 = 1,81$ , 1 d.f.,  $P > 0,05$ ). Hos villfiskene var det heller ikke signifikant forskjell i spredning mellom 1- og 2-sjøvinterfisk ( $\chi^2=2,66$ , 1 d.f.,  $P > 0,05$ ). Totalt ble 88,9% av de feilvandrende villfiskene fanget i elver mindre enn 60 km fra lmsa.

Hvor vandret de feilvandrende fiskene? Selv om fiskene spredte seg til elver langs kysten fra Akershus til Finnmark fylker, ble hovedmengden (96%) fanget i elver fra Rogaland til Møre og Romsdal mindre enn 420 km fra utsettingselva. Av oppdrettslaksen ble 75,8% fanget i elver på Jæren og i

**Figur 2.** Prosent feilvandring hos voksne villaks som utvandret som smolt fra Imsa 1976-99 (heltrukken linje) og oppdrettet laks av Imsa stamme utsatt som smolt i Imsa fra 1981-99 (stiplet linje). – Per cent straying of adult wild Atlantic salmon leaving the River Imsa 1976-99 (solid line) and sea ranched Atlantic salmon of the River Imsa stock released in the River Imsa (broken line).



**Figur 3.** Spredning (% feilvandring) hos voksne villaks 1976-99 (grå) og oppdrettslaks 1981-99 (svart) av Imsa stamme. Avstanden er antall km i luftlinje fra munningen av Imsa der laksen vandret ut som smolt til munningen av gjenfangstelva. – Dispersal (% straying) of adult wild (grey) and sea ranched (black) Atlantic salmon of the River Imsa stock. Distance is the length of the straight line (km) from the outlet of the River Imsa left by the salmon as smolts to the outlet of the river of recapture.



Boknafjorden (**figur 4a**). Hos villaksen var det tilsvarende tallet for Boknafjorden og Jæren 84,4%. Hos villfisken hadde feilvandrerne gått opp i vassdrag så langt vekk fra Imsa som Smørfjordelva i Finnmark, Driva i Møre og Romsdal og Numedalslågen i Vestfold (**figur 4b**).

Hvilke forhold fører til feilvandring? Prosentvis ble de fleste feilvandrerne av oppdrettslaks av Imsa stamme ( $Y$ , arcsinus transformert) gjenfanget i elver der laksefangsten ( $X$ ) var høy ( $\ln Y = 0,56 \ln X - 8,43$ ,  $r^2=0,79$ ,  $F_{1,1}= 41,1$ ,  $P < 0,001$ ; **figur 5a**). Regresjonsanalyse viste at for vassdrag innen 60 km, var det ingen signifikant sammenheng mellom graden av feilvandring til ei elv og elvestørrelsen, målt som gjennomsnittlig vannføring, eller avstanden fra utsettingsstedet ( $P > 0,05$ ). Det var markant reduksjon i feilvandringen til elver som lå lengre vekk enn 60 km (**figur 3**). Inkludering av elvene som lå lengre vekk enn 60 km ga heller ingen signifikant sammenheng mellom graden av feilvandring og avstanden til elva, utover det skillet som gikk ved 60 km.

Hos villaksen økte også den prosentvise feilvandringen ( $Y$ , arcsinus transformert) med laksefangsten ( $X$ ) i elva fisken feilvandret til ( $Y = 4,8 \cdot 10^{-6} X + 0,0002$ ;  $r^2 = 0,62$ ,  $F_7 = 11,44$ ,  $P = 0,01$ ; **figur 5b**).

### 3.3 Betydningen av oppvandringens omfang

Hos oppdrettsfisken påvirket størrelsen på en årsklasse feilvandringen. Var årsklassen tallrik, og det var mange laks som skulle opp i Imsa, var feilvandringen mindre enn om årsklassen var mer fåtallig. Det vil si at det var signifikant negativ sammenheng mellom prosent feilvandring ( $Y$ , arcsinus-transformert) og årlig antall laks som vandret opp i Imsa ( $X =$  all gytelaks som kom tilbake til fella i et år):  $\ln Y = 0,131 - 0,308 \ln X$ ;  $r^2 = 0,34$ , 17 d.f.,  $P < 0,01$  (**figur 6**). Hos villaksen fant vi ingen slik sammenheng, dvs feilvandringens prosent varierte

**Tabell 2.** Prosent feilvandring hos voksen oppdrettet og vill laks av Imsa stamme til ulike norske lakseelver. Oppdrettsfisken ble utsatt som smolt i Imsa. – Per cent straying of adult hatchery reared and wild Atlantic salmon to Norwegian salmon rivers. Both the wild and sea ranched fish left the River Imsa as smolts.

Fylke/County	Vassdrag/River	% oppdrettslaks/ % hatchery salmon	% villaks/ % wild salmon
Oslo	Akerselva	0,05	
Vestfold	Numedalslågen	0,20	0,13
Telemark	Kammerfossvassdraget	0,05	
Aust-Agder	Nidelva	0,10	
Vest-Agder	Audna	0,10	
	Helldalsbekken		0,13
	Mandalselva	0,25	
	Otra	0,40	0,13
	Tovdalselva	0,10	
Rogaland	Dirdalselva	0,20	0,13
	Eia	0,05	
	Espedalselva	0,55	
	Figgjo	2,17	1,02
	Frafjordelva	0,25	
	Hellvikvatnet	0,25	
	Hetlandselva		0,13
	Håelva	3,43	1,80
	Jørpelandselva	0,10	
	Lyseelva	0,05	0,13
	Ogna	0,66	0,13
	Rødneelva	0,05	0,13
	Sokndalselva	0,05	
	Storelva	0,05	
	Suldalslågen	0,76	0,13
	S. Varhaugselva	0,25	
	Tau	0,15	0,26
	Tengs	1,56	0,51
	Ulla	0,05	
	Vormo	0,25	0,13
	Åmselva		0,13
	Årdalselva	0,96	0,26
Hordaland	Arnaelv	0,05	
	Daleelva	0,05	
	Etneelva	0,30	0,26
	Matreelva	0,05	
	Mosneselva	0,05	
	Nordåsvatnet	0,05	
	Storelva	0,15	
	Tysselva	0,10	
	Uskedalselva	0,05	
	Vosso	0,05	
Sogn og Fjordane	Eidselva	0,15	
	Ervikelva	0,05	
	Gaula	0,05	
	Gloppenelva	0,05	
	Hopselva	0,05	
	Jølstra	0,05	

Tabell 2 forts.

Fylke/County	Vassdrag/River	% oppdrettslaks/ % hatchery salmon	% villaks/ % wild salmon
Møre og Romsdal	Loelva	0,05	
	Nausta	0,05	
	Oldenelva	0,05	
	Storeelva	0,05	
	Strynselva	0,05	
	Vikja	0,05	
	Ytrialv	0,05	
	Driva	0,05	0,13
	Eidsdalselva	0,05	
	Eira	0,15	
	Farstadelva	0,10	
	Oselva	0,05	
	Solnørelva	0,05	
	Stordalselva	0,05	
Strandaelva	0,05		
Nordland	Straumgjerdeelva	0,10	
	Vardalselva	0,05	
Finnmark	Sundsfjordelva	0,05	
	Åelva	0,05	
	Smørfjordelva		0,13

uavhengig av hvor mange fisk som kom tilbake til elva (**figur 7**,  $r^2 = 0,02$ , 19 d.f.,  $P = 0,56$ ). Det var heller ikke signifikant sammenheng om feilvandringen hos villaks ble analysert i forhold til oppvandringen av villaksen i Imsa ( $r^2 = 0,01$ , 19 d.f.,  $P = 0,63$ ; **figur 8**).

### 3.4 Fører avl til økt feilvandring?

For å undersøke om avl fører til økt feilvandring, sammenliknet vi feilvandringen for oppdrettsfisk fra Imsa (foreldrene fanget i Imsa) med feilvandringen hos utsatt fisk fra to kommersielle oppdrettsstammer, Sunndalsørslaks og MOWI-laks. Gjennomsnittlig feilvandring hos disse stammene var 57,1%; 54,1% hos Sunndalsørslaksstammen og 66,7% hos Mowistammen. Dette er signifikant høyere enn for oppdrettslaks med ville foreldre fra Imsa (15,5%;  $\chi^2 = 59,66$  1 d.f.,  $P < 0,001$ ). Det var ikke signifikant forskjell i lengde på den fisken som feilvandret og den som vandret opp i Imsa (MOWI: gjennomsnittlig lengde i Imsa =  $84,1 \pm 3,1$  cm, i andre elver =  $79,4 \pm 7,6$  cm,  $t = 1,58$ ; Sunndalsørslaks: i Imsa =  $64,6 \pm 11,6$  cm, i andre elver =  $68,2 \pm 9,5$  cm,  $t = 1,05$ ,  $P > 0,05$ ). Gjenfangstene fra de fremmede oppdrettsstammene er for små ( $n = 49$ ) til at vi kan bruke dem til å analysere om feilvandringen har endret seg på grunn av avl i utsettingsperioden fra 1985 til 1997.

Hvor vandret feilvandrerne fra de selekterte stammene? I alt ble 75% av gjenfangstene gjort i andre vassdrag innen 60 km fra Imsa. Dette er nesten helt samme spredning fra Imsa som

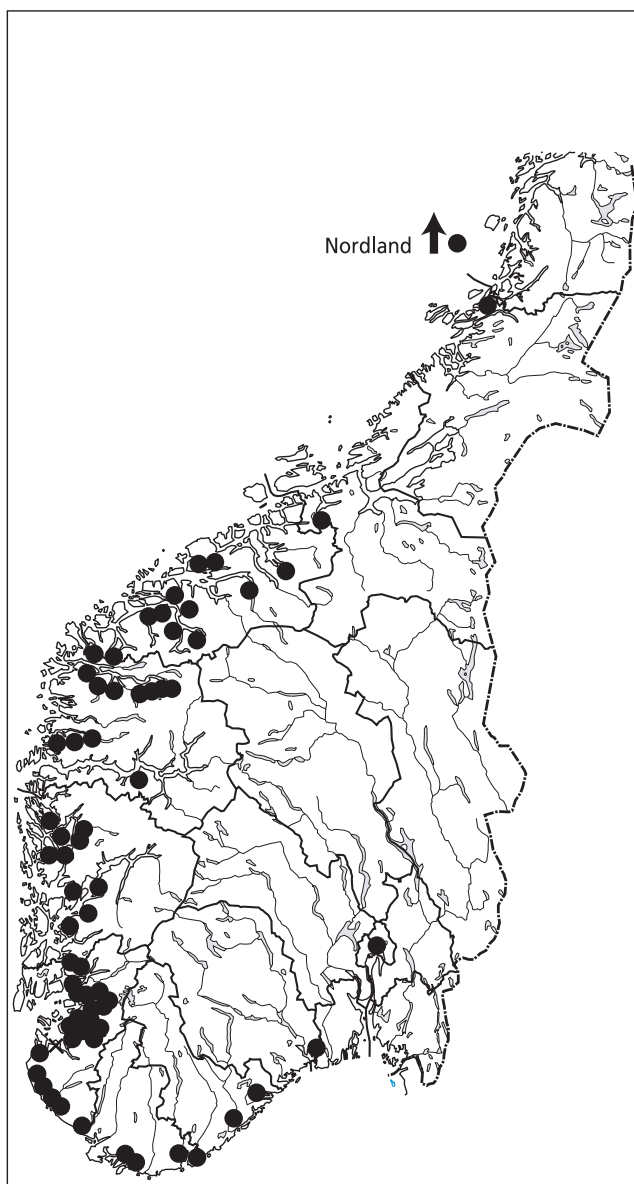
feilvandringen for den oppdrettede Imsa-fisken ( $\chi^2 = 0,08$ , 1 d.f.,  $P > 0,95$ ).

### 3.5 Kjønnsmodne parrhanner

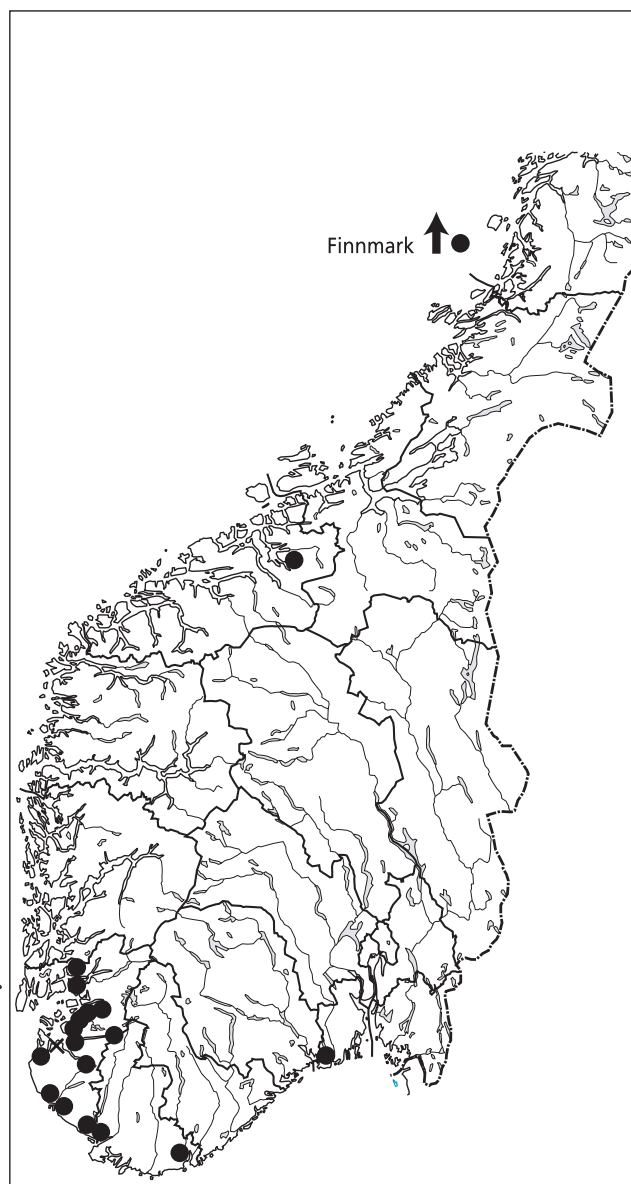
Vi undersøkte om kjønnsmodning hos parrhanner førte til økt feilvandring når disse fiskene senere kom tilbake for å gyte etter år i havet. Fra utsatt smolt av tidligere umoden og kjønnsmoden parr fant vi ingen forskjell i feilvandring (**tabell 3**,  $\chi^2 = 0,6$ , 1 d.f.,  $P > 0,9$ ). Andelen smolt som vandret opp i Imsa for å gyte, var imidlertid høyere for vanlig oppdrettet Imsasmolt (4,1%) enn tidligere kjønnsmodne hanner (3,0%).

En gruppe tidligere kjønnsmodne hanner ble holdt i oppvarmet vann (over 4 °C) vinteren før smoltifiseringen for å øke metabolismen og sjansen for smoltifisering (Berglund et al. 1991). Kontrollsmolten ble holdt i naturlig Imsavann (ca. 2 °C). Begge gruppene hadde lik feilvandring og lignende grad av tilbakevandring til Imsa (4,2% og 4,7%, **tabell 4**,  $\chi^2 = 0,25$ , 1 d.f.,  $P > 0,9$ ).

Dette betyr at tidligere kjønnsmodning hos parr var uten betydning for fiskenes evne til å finne tilbake til Imsa. Kjønnsmodningen som parr synes imidlertid å influere på fiskens sjanse til å overleve i sjøen fram til kjønnsmodning som voksen. Dette kan enten skyldes redusert tendens til utvandring eller økt dødelighet i saltvann.

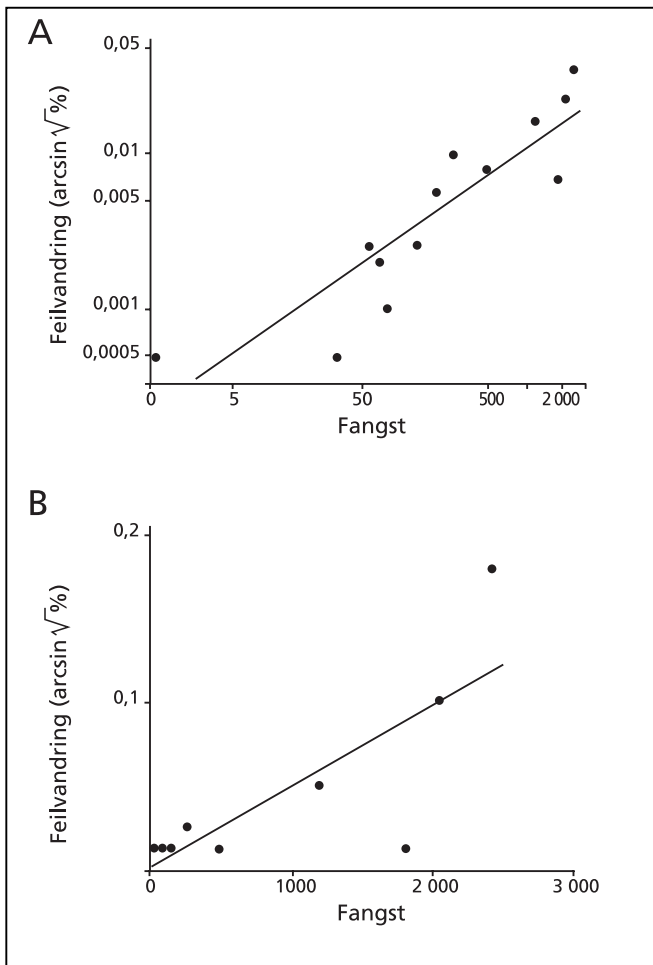


Figur 4a

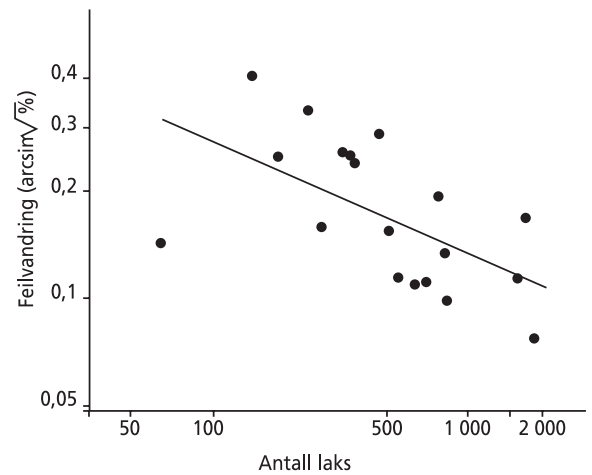


Figur 4b

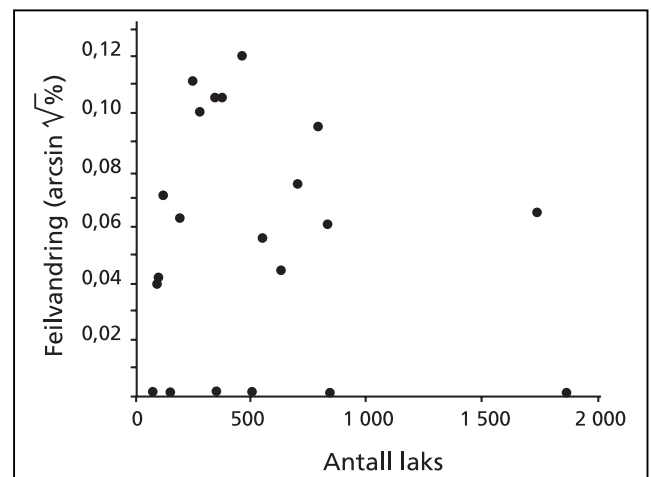
**Figur 4.** (a) Gjenfangster av voksne oppdrettslaks av Imsa stamme utsatt som smolt nedenfor Fella i Imsa mellom 1981 og 1999. X viser utsetningsstedet. (b) Gjenfangster av voksne villaks av Imsa stamme fra smoltårsklassene 1976 til 1999. – (a) Recaptures of adult, sea ranched Atlantic salmon of the River Imsa stock, released downstream the fish trap in the River Imsa between 1981 and 1999. X gives place of release. (b) Recaptures of adult, wild Atlantic salmon of the River Imsa stock of the smolt year classes 1976 to 1999.



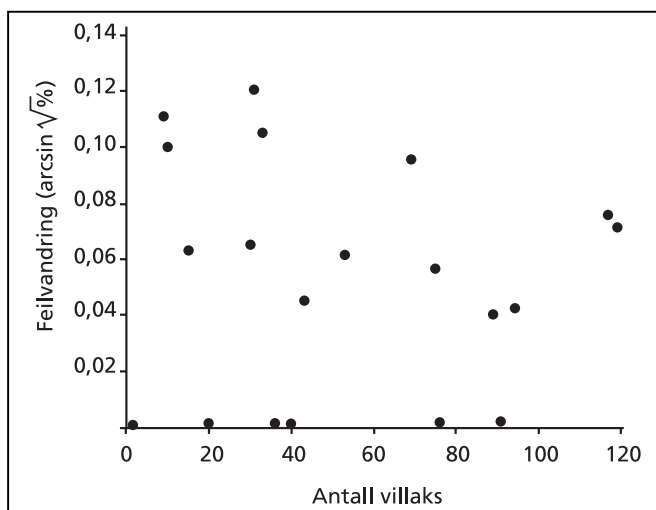
**Figur 5.** Sammenhengen mellom feilvandring ( $\arcsin\sqrt{\%}$ ) til de enkelte vassdrag hos (a) voksne oppdrettslaks og (b) villaks og rapportert laksefangst (Norges offisielle laksestatistikk) for disse vassdragene som har utløp innen 60 km fra munningen av Imsa. Merk log-skala på x-aksen på figur (a), men ikke (b). – The relationship between straying rate ( $\arcsin\sqrt{\%}$ ) to various rivers of (a) sea ranched and (b) wild adult Atlantic salmon of the River Imsa stock and reported salmon catch in these rivers with outlet within 60 km of the mouth of the River Imsa. Notice the log-scale on the abscissa of (a) but not (b).



**Figur 6.** Sammenhengen mellom årlig feilvandring ( $\arcsin\sqrt{\%}$ ) hos voksne oppdrettslaks av Imsa stamme og totalt antall tilbakevandrende laks til Imsa. – The relationship between straying rate ( $\arcsin\sqrt{\%}$ ) of sea ranched adult Atlantic salmon of the River Imsa stock and annual number of returning salmon to the River Imsa.



**Figur 7.** Sammenhengen mellom årlig feilvandring ( $\arcsin\sqrt{\%}$ ) hos voksne villaks av Imsa stamme og totalt antall oppvandrende laks i Imsa. – The relationship between straying ( $\arcsin\sqrt{\%}$ ) of wild adult Atlantic salmon of the River Imsa stock and total number of ascending salmon.



**Figur 8.** Sammenhengen mellom årlig feilvandring (arcsin  $\sqrt{\%}$ ) hos og totalt antall oppvandrende villaks i Imsa. – The relationship voksne villaks av Imsa stamme between straying (arcsin  $\sqrt{\%}$ ) of wild adult Atlantic salmon from the River Imsa and annual number of wild salmon returning to the River Imsa.

**Tabell 3.** Gjenfangster til Imsa og andre elver av oppdrettet Imsalaks utsatt som smolt av tidligere kjønnsmodne hanner (N = 2 317), og tilsvarende gruppe av tidligere umodne Imsasmolt (N = 980). - Number of recaptures of Atlantic salmon recaptured in the River Imsa and rivers other than the Imsa. The fish were released in the River Imsa as previously (precociously) mature male parr (N = 2 317) and regular, hatchery reared smolts (N = 980), produced from the same brood of fish of the River Imsa stock.

	Imsa	Andre elver/Other rivers	Totalt antall/Total numbers
Modne hanner/Mature males	62	8	70
Kontrollsmolt/Regular smolts	36	4	40
Totalt antall/Total numbers	98	12	110

**Tabell 4.** Gjenfangster til Imsa og andre elver av oppdrettet Loneelvs laks holdt i vintervarmet (over 4 °C, (N = 1 447) og naturlig Imsavann (2 °C, N = 1 491) vinteren før smoltifisering og utsetting. Fisken var produsert fra tidligere kjønnsmodne parrhanner - Number of recaptures of Atlantic salmon recaptured in the River Imsa and rivers other than the Imsa. The fish were released in the River Imsa as previously (precociously) mature male parr retained in heated (N = 1 447) and unheated (N = 1 491) River Imsa water during the winter before smolting. The fish were produced from the same brood of fish of the River Lone stock.

	Imsa	Andre elver/Other rivers	Totalt antall/Total numbers
Varmet vann/Heated water	54	6	60
Naturlig vann/Ambient temperature	61	9	70
Totalt antall/Total numbers	115	15	130



## 4 Diskusjon

### 4.1 Minimumsestimater for feilvandring

De observerte feilvandringsprosentene er minimumsestimater. I Imsa blir all oppvandrende laks kontrollert, mens bare en del av fisken som vandrer opp i andre elver blir fanget og merket innsendt. Fra enkelte norske vassdrag er fangsttrykket estimert. I Drammenselva har man beregnet fangsttrykket for smålaks og mellomlaks (som Imsalaksen (Jonsson, N. et al. 1991)) til mellom 20 og 50 % i perioden 1995-99 (Sandhaugen & Hansen 2001). Sættem (1995) fant høyere fangstdødeligheter for smålaks i 10 vassdrag i Sogn og Fjordane fylke. Han estimerte fangstdødelighet til 83%. Han bestemte imidlertid bestandsstørrelsen gjennom visuell observasjon ved dykking, og det kan være vanskelig å se alle fiskene i ei elv. Hans estimat kan derfor være et overestimat. I Lærdalselva ble fangstdødelighet estimert til mellom 43 og 70% for årene 1960-77 (Rosseland 1979), mens den for samme periode i Eira ble estimert til mellom 40-83% (Jensen 1979). Hvis det samme fangsttrykket gjør seg gjeldende i de elvene laksen fra Imsa feilvandret til, er faktisk feilvandring omtrent det dobbelte av den observerte verdien fra våre forsøk. I tillegg melder ikke alle som fanger merket laks fra om gjenfangsten, hvilket fører til ytterligere underestimering av den faktiske feilvandringen i vår undersøkelse.

### 4.2 Feilvandringen er høy

Selv om laksen navigerer forholdsvis presist tilbake til stedet de vandret fra som smolt, er det en betydelig andel som spres til andre vassdrag. Dette gjelder spesielt oppdrettslaksen, men også villfisk fra Imsa. Den observerte feilvandringen av Imsalaksen kan virke høy sammenlignet med de fleste tallene fra andre lakseundersøkelser der feilvandringen har vært undersøkt (Stabell 1984). Det vil si at laksen har en metapopulasjonsstruktur der det er betydelig utveksling av gener mellom de forskjellige delbestandene, spesielt mellom laks fra vassdrag i samme fjord. Vi vil imidlertid bemerke at hybridiseringen delbestandene imellom kan være mindre enn det den observerte feilvandringen skulle tilsi (Ståhl 1981), idet en del feilvandrere kan forlate elven uten å gyte.

Den store feilvandringen motvirker innavl og sikrer genetisk variasjon i bestandene. Det sikrer også at elver koloniseres og motvirker utdøing av bestander (Jonsson et al. 1999). Samtidig kan laksen skaffe seg egnet gytehabitat om forholdene i egen elv skulle være ugunstige, og deres avkom vil annektere den nye elva som hjemmelv (Jonsson, B. et al. 1990).

### 4.3 Hvor spres gytelaksen?

Selv om oppdrettslaks feilvandrer mer enn villaks, viser de begge samme feilvandringsmønstre. De synes å feilvandre til mange av de samme elvene, og fordelingen i forhold til avstanden fra Imsa er omtrent lik. Dette betyr at begge kan brukes ved undersøkelser av spredningen av oppdrettslaks og villaks og hvor rømt oppdrettslaks vil søke opp for å gyte etter rømming. Det er bare graden av spredning som er forskjellig, idet oppdrettslaks feilvandrer mer enn villaks.

Feilvandringen var størst til nærliggende, gode lakseelver. De fleste av feilvandrerne gikk opp i elver som drenerer til samme fjord som Imsa (Boknafjorden), eller nærliggende kystområder på Jæren, selv om en enkelt gjenfangst ble gjort så langt vekk som i Finnmark. For fisken som vandrer ut fra elva Imsa, ble 3/4 eller mer gjenfanget i elver som renner ut i Boknafjorden eller på Jæren, i luftlinje mindre enn 60 km fra Imsa.

Prosent feilvandring til ei elv økte med fangsten av laks i elva. Det kan tenkes minst to årsaker til dette. (1) Laks fra ulike elver kan stime sammen under vandringen i havet og tilbake til elva. Er bestanden av laks i elva stor, er sjansen for at feilvandrere blir trukket med følgelig tilsvarende stor. Denne hypotesen sier således at det er sosiale forhold, som beskyttelse i stim, som bidrar til feilvandringen. NINAs merkeforsøk viser at fisk fra forskjellige vassdraget fanges innen de samme sektorene i havet, hvilket muliggjør at fisk fra forskjellige elver holder sammen der og tilbake til elvene for å gyte (Hansen et al. 1993). (2) Sjansen for å oppdage feilvandrere øker med fangstintensiteten. Fanges en større del av bestanden vil sjansen for å ta feilvandrere også øke. Denne hypotesen sier altså at det er fangstintensiteten som gjør at de fleste feilvandrerne blir fanget i elver der laksefangsten generelt er høy. Det finnes ingen undersøkelse som viser hvordan fangstintensiteten varierer mellom vassdrag i Boknafjorden. Vi kan således ikke skille mellom disse to hypotesene, men vi antar at elementer fra begge bidrar til den observerte sammenhengen mellom feilvandring og laksefangst.

Overført til en situasjon med rømming av laks fra oppdrettsanlegg tyder dette på at fisken vil orientere bedre og komme tilbake mer presist ved store enn små rømminger. Når store antall av laks rømmer sammen, øker dette muligheten for sosial kontakt i havet og at fiskene kan hjelpe hverandre under navigasjonen tilbake dit de kom fra som kjønnsmoden fisk. Dette støttes av observasjoner av laksens overlevelse i havet som synes å øke svakt med antall utvandrende smolt (Jonsson et al. 1998).

Det var ingen sammenheng mellom avstand til elva og feilvandringen om elva ligger i nærområdet innen 60 km eller lengre vekk. Det var heller ingen sammenheng mellom vannføringen i elvene og feilvandringen utover det at store elver ofte kan bære en større laksebestand og gi større fangst enn mindre elver.

Både ved utsetting av smolt i ferskvann og sjø kommer laksen tilbake til utsettingsstedet når de blir kjønnsmodne og skal gyte (Hansen et al. 1993). Tilsvarende vil laks som rømmer fra anlegg gjøre, men spredningen er minst når fisken rømmer som smolt om våren og størst når den rømmer som voksen fisk om vinteren, da laksen oppfører seg som om den skulle være "hjemløs" (Hansen et al. 1987; Hansen & Jonsson 1991; Pascual et al. 1995).

## 4.4 Hvorfor feilvandre?

Oppdrettslaks feilvandrer mer enn villaks og feilvandringen øker med graden av avl i oppdrettet. Estimert spredning av vill lmsalaks til andre vassdrag var ca. 6 %, mens den for oppdrettet lmsalaks i gjennomsnitt var vel 15%. I eksperimentet med utsatt Loneelvs smolt med hjemstavn på Osterøya ved Bergen, var feilvandringen 11,5 % og innen den årlige variasjonen for oppdrettet lmsalaks. Feilvandringen for de to kommersielle oppdrettsstammene var mye høyere og mer enn 50%.

Det kan være flere årsaker til den lavere feilvandringen hos villaksen.

- (1) Oppdrettslaksen kan ha redusert hjemfinningsevne. Hos villaks er det i hver generasjon sterk seleksjon for hjemfinning. Slik seleksjon mangler for oppdrettsfiskene. Siden hjemfinningen er ytterligere redusert hos oppdrettslaks avlet gjennom flere generasjoner i anlegg, tyder dette på at naturlig seleksjon kan være viktig for presis tilbakevandring til vassdraget. Resultater fra utsetting av regnbueaure *Oncorhynchus mykiss* tyder i samme retning. I Nord-Amerika er regnbueaure kjent for presis navigering tilbake til eget vassdrag (Shapovalov & Taft 1954). Etter ca. 100 år i oppdrett i Europa viser regnbueauren ingen hjemfinningsevne i det hele tatt (Jonsson et al. 1993, 1994b). Dette kan være resultat av manglende seleksjon for orientering hjem over mange generasjoner slik at evnen til hjemfinning har gått tapt.
- (2) Oppdrettslaksen kan være større enn villaksen fra lmsa. Den kan derfor nøle med å gå opp i lmsa som er ei lita elv. Spesielt de kommersielle MOWI- og Sunndalsørastammene er selektert for rask vekst og stor kroppstørrelse. Det er derfor rimelig å anta at lmsa ville være lite egnet som gyteelv for disse (konferer Jonsson, N. et al. 1991). Det var imidlertid ingen signifikant forskjell i størrelse mellom de oppdrettsfiskene som fant veien til lmsa, og de som vandret andre steder, hvilket taler i mot at dette skal være årsaken til forskjellen i feilvandringen i vår undersøkelse.
- (3) Oppdrettsfiskene kan feilvandre på grunn av for sein utsetting. Hvis viktige stimuli mangler når den kommer ut i vassdraget, eller den fysiologiske smoltifiseringen ikke er synkronisert med tidspunktet for utsetting, er det mulig at dette kan redusere fiskens mulighet til å finne hjem. Utsettingseksperimenter som har vært gjort tidlig under villaksens utvandringstid i lmsa, viser at oppdrettslaksen starter utvandringen med det samme den blir satt ut (Hansen & Jonsson 1985). Dette kan tyde på at opp-

drettssmolten er vandringsklar før villaksen, og at utsettingstidspunktet er noe sent for dennes vedkommende. I tråd med dette fant Pascual et al. (1995) at sein utvandring økte feilvandringen hos stillehavslaks. Hvis dette skulle være hele forklaringen, burde imidlertid feilvandringen vært den samme uansett stamme. Feilvandringen til de kommersielle stammene er imidlertid større enn for den "uselekterte" lmsafisken, hvilket kan tyde på at heller ikke dette gir hele forklaringen. Man bør imidlertid teste om vandringen til oppdrettsfiskene bli mer presis om fisken settes ut tidligere på sesongen slik at den selv kan bestemme det presise tidspunktet for utvandring i henhold til sine egne behov.

- (4) Oppdrettsfiskene kan feilvandre mye fordi smolten er for kort tid i elva før utvandring. Mens villaksen oppholder seg i vassdraget flere år før utsetting, er oppdrettslaksen vanligvis i lmsa bare noen få timer før de kommer ut i sjøen. Denne tiden kan være for knapp for presis læring av hjemområdet. Fisken utsettes nedenfor fella, 100 m ovenfor utløpet av lmsa. Under tilbakevandringen nøler disse fiskene flere uker før de vandrer videre oppover lmsa til gyteplassene (Jonsson et al. 1994a). Heller ikke dette punktet kan imidlertid forklare hvorfor de kommersielle stammene feilvandrer mer enn oppdrettslaks fra lmsa.

Kjønnsmodning hos parrhanner kan ikke forklare feilvandringen hos laks. Vi testet både hannfisk som var kjønnsmodne som parr og kjønnsmodne parr behandlet med oppvarmet vann om vinteren for å øke metabolsk rate og eventuelt redusere steroidhormon-nivået i blodet (Berglund et al. 1991). Det viste seg imidlertid at begge deler var uten betydning for feilvandringen. Dette kan komme av at tidligere kjønnsmodne hanner er smolt når de velger å vandre til havet, og at de derfor oppfører seg på samme måte som umoden smolt.

Feilvandringen økte med den tiden fisken oppholder seg i havet. Dette gir indirekte støtte til Hindars (1991) hypotese om at feilvandring hos laks skyldes at fisken tar feil av veien og derfor ender opp feil sted. Dess lenger tid fisken er borte fra vassdraget, dess større sjans er det for at den skal glemme veien. En alternativ forklaring kan være at den økende feilvandringen med økende sjøalder kan skyldes at gammel fisk er større og derfor vil nøle med å vandre opp i en liten elv som lmsa (årlig gjennomsnittsvannføring  $5,1 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ). Spesielt tidlig i sesongen er det lite vann i elva (Jonsson et al. 1989), og stor fisk vil da nøle med å vandre opp (Jonsson, N. et al. 1990, 1991). Fisk som kommer tidlig kan da kanskje søke til nærliggende, større elver. Våre resultater strider imidlertid mot dette ved at det ikke var forskjell i størrelse mellom den oppdrettsfiskene som vandret opp i lmsa og den som ble gjenfanget i andre vassdrag.

Feilvandringen øker med den tiden fisken er i oppdrett før utsetting. Vi har ingen fullgod forklaring på dette. En mulighet er at 2-årig smolt ikke alltid er gode smolt. Dette er fisk som kan ha vært smolt året før, men likevel ikke blitt utsatt, f.eks. fordi de er for små til merking. Ofte vil slike individer resmoltifisere året etter, men enkelte, spesielt hannene, kan være på vei mot kjønnsmodning. Når de kommer ut i sjøvann

vil kjønnsmodningen for en stor del bli inhibert (Lundqvist & Fridberg 1982), og de fleste kommer først tilbake til ferskvann for å gyte året etter som smålaks. I slike tilfeller er det mulig at evnen til læring er nedsatt uten at vi vet dette med sikkerhet.

## 4.5 Spredning og sikringssoner for laks

For å beskytte villaksen har fiskerimyndighetene opprettet midlertidige sikringssoner for laksefisk. Sonene ble opprettet for å hindre videre spredning av lakseparasitten *Gyrodactylus salaris* og for å forebygge genetiske skadevirkninger av rømt oppdrettslaks på villaksen. Ordningen omfatter sjøområder utenfor 125 vassdrag med bestander med nedarvete særtrekk som gjorde dem verdifulle å ta vare på, og vassdrag med en relativt individrik laksestamme med god naturlig reproduksjon. De fleste av sonene er små, mens enkelte som hele Trondheimsfjorden, er store. Sonene ble evaluert i 1996 der evalueringsutvalget framholdt at det var først og fremst er de store sonene og andre områder med få eller ingen anlegg (Skagerrak, Sognefjorden, Trondheimfjorden, Øst-Finnmark) som hadde effekt i forhold til å redusere innslaget av rømt laks i vassdragene, og begrense smitten av lakselus. De framholdt imidlertid at evalueringen av sonene manglet vitenskapelig dokumentasjon.

I NOU 1999:9 ble situasjonen for den norske villaksen vurdert, og et flertall i utvalget foreslo opprettelse av nasjonale laksefjorder for å styrke villaksbestandene. Dette er oppdrettsfrie fjorder eller større kystavsnitt som hele området øst for Kinnarodden i Øst-Finnmark og hele området øst for Jomfruland på Skagerrakkysten med betydning for villaksen.

Resultatene fra Imsutsettingene viser betydningen av å la slike soner omfatte hele fjorder og kystavsnitt. Feilvandringen fra utsettinger så vel som rømming, vil under gunstige forhold som ved våre smoltutsettinger, hovedsakelig være i samme fjord og nærliggende kystområder. Fisk som rømmer på et senere tidspunkt i livet eller til en annen tid på året vil spres mer (Hansen et al. 1987, Hansen & Jonsson 1989, 1991), og man kan vanskelig opprette store nok vernesoner til å unngå at slik fisk kan komme opp i vassdrag. For å være et effektivt hinder mot innvandring av rømt oppdrettsfisk etter havari på et oppdrettsanlegg, må sonene således være så store at de dekker hele fjorder. For fisk fra Imsa var 60 km optimal sonestørrelse. Utenfor denne sonen var spredningen av feilvandrere jevnt fordelt utover.

Vassdragenes størrelse innvirket lite på feilvandringen. Feilvandringen til elvene varierte ikke med elvestørrelsen utover den variasjonen som eventuelt skyldes at store elver kan ha større laksebestander enn små elver.

## 5 Konklusjon

- (1) Sikringssoner for villaks bør for å fungere tilfredsstillende, være store nok til å dekke hele fjorder og kystavsnitt i samsvar med anbefalingen om opprettelse av laksefjorder. I Boknafjorden synes 60 km å være optimal sonestørrelse. Mindre soner vil ikke gi effektiv beskyttelse mot innvandring av rømt oppdrettslaks til potensielt verdifulle laksevassdrag, til beskyttelse mot sykdomsspredning og genblanding.
- (2) Feilvandrerne trekker først og fremst opp i vassdrag med gode laksebestander. Dette kan være store elver, uten at dette alltid er tilfelle. Dette betyr at det er de elvene man ofte ønsker å beskytte med sikringssonen/laksefjorden, som også vil trekke til seg flest av feilvandrerne/rømlingene av laks.
- (3) Observasjoner over spredningen av villaks er relevant også for spredningen til andre vassdrag av oppdrettsfisk, selv om graden av feilvandring er mindre hos villaks enn oppdrettslaks.
- (4) Utsettingens/rømmingens omfang kan påvirke graden av presisjon under tilbakevandringen. Dess flere fisk som rømmer, dess mindre synes den relative spredningen å være.
- (5) Kjønnsmodning hos parr bidrar ikke til å forklare hvorfor feilvandringen ofte er større hos oppdrettslaks enn villaks.
- (6) Kommersielle oppdrettsstammer viser tegn på økt feilvandring i forhold til stedegen vill og oppforet laks. Årsaken til dette er ikke klarlagt.

## 6 Litteratur

- Anonym. 1999. Til laks åt alle kan ingen gjera? Om årsaker til nedgangen i de norske villaksbestandene og forslag til strategier og tiltak for å bedre situasjonen. - Norges Offentlige Utredninger 1999:9, 297s.
- 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.
- Carlin, B. 1955. Tagging of salmon smolts in the river Lagan. - Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm 35: 57-74.
- Fleming, I.A., Lamberg, A. & Jonsson, B. 1997. Effects of early experience on the reproductive performance of Atlantic salmon. - Behaviour Ecology 8: 470-480.
- Gjedrem, T., GjØen, H.M. & Gjerde, B. 1991. Genetic origin of Norwegian farmed Atlantic salmon. - Aquaculture 98: 41-50.
- Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1985. Downstream migration of reared smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Imsa. - Aquaculture 45: 237-248.
- 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, B. 1994. Homing in Atlantic salmon: effects of juvenile learning on transplanted post-spawners. - Animal Behaviour 47: 220-222.
- Hansen, L.P., DØving, K.B. & Jonsson, B. 1987. Migration of farmed adult Atlantic salmon with and without olfactory sense, released on the Norwegian Coast. - Journal of Fish Biology 30: 713-721.
- Hansen, L.P., Jonsson, B. & Jonsson, N. 1997. Overvåking av laks fra Imsa og Drammenselva. - NINA Oppdragsmelding 401: 1-28.
- 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.
- Hasler, A.D. & Wisby, W.J. 1951. Discrimination of stream odors by fishes and relation to parent stream behavior. - American Naturalist 85: 223-238.
- Hindar, K. 1991. Ecological and genetic studies on salmonid populations with emphasis on identifying causes for their variation. - Dr. Philos. thesis, University of Oslo, Norway.
- Jensen, K.W. 1979. Lakseundersøkelser i Eira. - I Gunnerød, T.B. & Melquist, P., red. Vassdragsregulerings biologiske virkninger i magasiner og lakseelver, Norges vassdrags- og elektrisitetsvesen, Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Trondheim. s. 165-173.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen, L.P. 1990. Does juvenile experience affect migration and spawning of adult Atlantic salmon. - Behavioural Ecology and Sociobiology 26: 225-230.
- Jonsson, B., Jonsson, N., Hansen, L.P. 1991. Differences in life history and migratory behaviour between wild and hatchery reared Atlantic salmon in nature. - Aquaculture 98: 69-78.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Ruud-Hansen, J. 1989. Downstream displacement and life history variables of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in a Norwegian river. - Physiology Ecology Japan Special Volume 1: 93-105.
- Jonsson, B., Waples, R.S. & Friedland, K.D. 1999. Extinction considerations for diadromous fishes. - ICES Journal of Marine Science 56: 405-409.
- Jonsson, N., Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1991. 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., Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1994a. Juvenile experience influences timing of adult river ascent in Atlantic salmon. - Animal Behaviour 48: 740-742.
- 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. 1998. Long-term study of the ecology of wild Atlantic salmon smolts in a small Norwegian river. - Journal of Fish Biology 52: 638-650.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Hansen, L.P. & Aass, P. 1993. Coastal movement and growth of domesticated rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* (Walbaum)) in Norway. - Ecology of Freshwater Fish 2: 152-159.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Hansen, L.P. & Aass, P. 1994b. Potential for sea ranching rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum); evidence from trials in two Norwegian fjords. - Aquaculture and Fisheries Management 24: 653-661.
- Lundqvist, H. & Fridberg, G. 1982. Sexual maturation versus immaturity: different tactics with adaptive values in Baltic salmon (*Salmo salar* L.) male smolts. - Canadian Journal of Zoology 60: 1822-1827.
- Lundqvist, H., Clarke, W.C. & Johansson, H. 1988. The influence of precocious sexual maturation on survival to adulthood of river stocked Baltic salmon, *Salmo salar*, smolts. - Holarctic Ecology 11: 60-69.
- Pascual, M.A., Quinn, T.P. & Fuss, H. 1995. Factors affecting the homing of fall chinook salmon from Columbia River. - Transactions of the American Fisheries Society 124: 308-320.
- Quinn, T.P. 1984. Homing and straying in Pacific salmon. - I McCleave, J.D., Arnold, G.P., Dodson, J.J. & Neill, W.H., red. Mechanisms of Migration in fishes. Plenum Press, New York. S. 357-362.

- Rosseland, L. 1979. Litt om bestand og beskatning av laks i Lærdalselva. – I Gunnerød, T.B. & Melquist, P., red. Vassdragsregulerings biologiske virkninger i magasiner og lakseelver. Norges vassdrags- og elektrisitetsvesen, Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Trondheim. s. 174-186
- Sandhaugen, A.I. & Hansen, L.P. 2001. Beskatning av atlantisk laks (*Salmo salar* L.) i Drammenselva. - NINA Fagrapport 51: 1-44.
- Shapovalov, L. & Taft, A.C. 1954. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell Creek, California, and recommendations regarding their management. - State of California Department of Fish and Game, Fisheries Bulletin 98: 1-303.
- Sættem, L.M. 1995. Gytebestander av laks og sjøaure. En sammenstilling av registreringer fra ti vassdrag i Sogn og Fjordane. 1960-1994. - Utredning for DN 1995-7: 1-107.
- Stabell, O. 1984. Homing and olfaction in salmonids: A critical review with special reference to the Atlantic salmon. - Biological Reviews and Proceeding of the Cambridge Society 59: 333-388.
- Ståhl, G. 1981. Genetic differentiation among natural populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in northern Sweden. – I Ryman, N., red. Fish Gene Pools. Ecological Bulletins (Stockholm) 35: s. 95-105
- Wolf, P.A. 1951. A trap for the capture of fish and other organisms moving downstream. - Transactions of the American Fisheries Society 80: 41-45.