

Effekter av isdekke på vinteroverlevelse til laksunger i Altaelva

Anders G. Finstad, Torbjørn Forseth,
Tor F. Næsje & Ola Ugedal



Norsk institutt for naturforskning

**Effekter av isdekke på vinter-
overlevelse til laksunger i
Altaelva**

**Anders G. Finstad, Torbjørn Forseth,
Tor F. Næsje & Ola Ugedal**

Finstad, A.G., Forseth, T., Næsje, T.F. & Ugedal, O. 2005 Effekter av isdekke på vinter-overlevelse til laksunger i Altaelva - NINA Rapport 57. 23 pp.

Trondheim, Mai 2005

ISSN: 1504-3312

ISBN: 82-426-1593-4

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

REDAKSJON

Anders Gravbrøt Finstad

KVALITETSSIKRET AV

Arne Jensen

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningssjef Odd Terje Sandlund (sign.)

OPPDRAGSGIVER(E)

Statkraft Energi AS

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER

Arve Tvede

FORSIDEBILDE

Morten Stickler

NØKKEWORD

Kraftregulering, laks, Isdekke, energi, vinter-dødelighet

KEY WORDS

Hydropower regulation, Atlantic salmon, ice-cover, winter-mortality, energetics

KONTAKTOPPLYSNINGER

NINA Trondheim

NO-7485 Trondheim
Telefon: 73 80 14 00
Telefaks: 73 80 14 01

NINA Oslo

Postboks 736 Sentrum
NO-0105 Oslo
Telefon: 73 80 14 00
Telefaks: 22 33 11 01

NINA Tromsø

Polarmiljøsentret
NO-9296 Tromsø
Telefon: 77 75 04 00
Telefaks: 77 75 04 01

NINA Lillehammer

Fakkeltgården
NO-2624 Lillehammer
Telefon: 73 80 14 00
Telefaks: 61 22 22 15

<http://www.nina.no>

Sammendrag

Anders G. Finstad, Torbjørn Forseth, Tor F. Næsje & Ola Ugedal. 2005. Effekter av isdekke på vinteroverlevelse til laksunger i Altaelva. – NINA rapport 57. 23 pp

For å undersøke om det er en sammenheng mellom nedgangen i tetthet av lakseunger i øvre deler av Altaelva (Sautso) og redusert isdekke etter regulering, er det gjennomført laboratorieforsøk og feltstudier. Overflateis med snødekke reduserer seinvinters lysinnstrømmingen til elva med over 99 % på dagtid. Lys påvirker energiomsetningen til fisken. Laksunger av Altalaks holdt under lysforhold som i ei elv med isdekke (mørke), hadde 20 % lavere hvilemetabolisme og 30 % høyere veksteffektivitet enn lakseunger holdt i seks timers dagslys. Fisk holdt i semi-naturlig habitat (renner med naturlig substrat og næring) med simulert overflateis (lystett dekke) hadde i gjennomsnitt 20 % lavere energitap enn fisk holdt i renner uten isdekke (klart plastdekke). Bare en mindre andel (30 %) av forskjellen i energitap kunne forklares med fysiologisk respons på lys alene. Resten av forskjellen i energitap skyldtes blant annet et høyere næringsopptak i renner med simulert isdekke. Fisken spiser mer under isen fordi den sannsynligvis oppfatter predasjonsrisikoen som mindre og derfor bruker mer tid på fødesøk og mindre tid på predatorunntakelse. Laksunger av Imsa- og Suldal-laks, som ikke har vesentlig med isdekke i sitt naturlige miljø gjorde det imidlertid dårligere i mørke enn i lys. Det var heller ikke forskjeller i energitap mellom Imsalaks under simulert isdekke og uten slikt dekke i seminaturlig habitat. Dette viser at ulike bestander av laks reagerer ulikt på endringer i lysforhold, og at laks fra områder der elvene normalt er isdekket (som Altaelva) er spesielt utsatte.

Laksunger av Altalaks holdt i renner med simulert delvis isdekke (halvparten av arealet med simulert isdekke) hadde et gjennomsnittlig lavere energitap enn fisk holdt i renner uten slikt isdekke. Effekten av delvis isdekke var imidlertid mindre enn effekten av heldekkende overflateis (henholdsvis 5 % og 20 % lavere energitap). Fisken foretrakk områder i renna dekket av simulert is. Det var imidlertid individuelle variasjoner i bruken av områder under isdekket. Fisk som ikke ble observert utenfor isdekke hadde i gjennomsnitt et lavere energitap enn fisk som regelmessig ble observert utenfor isdekke.

Forandringer i kroppsenergi hos lakseunger i Sautso ble studert gjennom månedlige innsamlinger i tre vintersesonger (2000, 2001 og 2002). Det var flere episoder hvor fordeling av kroppsenergi i populasjonen hadde forandret seg slik at dette ikke kunne forklares på andre måter enn ved energiavhengig dødelighet (fisk med lavest energistatus dør). Det var indikasjoner på at dødelighet forekom på energinivåer mellom 4000 og 4700 Joule per gram, noe som sammenfaller med energinivåer hvor fisken har brukt opp reservene av lagringsfett (triglyserider). For å teste om effekten av endringer i fiskens energibudsjett som ble funnet under simulert isdekke, påvirker overlevelsen til laksunger i naturen, utviklet vi en bioenergetisk simuleringsmodell. I denne modellen var fiskens sannsynlighet for å overleve vinteren avhengig av netto energitap og nedre energigrenser for overlevelse. Vi beregnet reduksjon i energitap med isdekke ut fra renneforsøkene og simulerte andelen av vinterperioden (her satt til 150 dager) som er islagt, helt eller delvis, fra 0 til 100 %. Denne modellen viste at selv en 5 % reduksjon i energitap, som vi observerte i forsøk med delvis isdekke, kan ha en stor effekt (20 %) på vinteroverlevelse til laksunger.

Vi kan konkludere forsøkene med at det er sannsynlig at redusert isdekke i øvre deler av Altaelva som følge av regulering, har bidratt til nedgangen i produksjon av laksunger i denne delen av elva. Manøvreringstiltak som gir økning i isdekket areal, inkludert kantis, vil kunne bedre laksungenes overlevelse gjennom vinteren.

Anders G. Finstad, Norsk institutt for naturforskning, Tungasletta 2, 7485 Trondheim
anders.finstad@nina.no

Abstract

Anders G. Finstad, Torbjørn Forseth, Tor F. Næsje & Ola Ugedal 2005. Effects of ice cover on winter survival of juvenile Atlantic salmon in the River Alta. – NINA report 57. 23 pp.

We investigated if reduced production of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the upper reaches of the River Alta could be connected to reductions in ice cover after hydro-power regulation. Surface ice reduces daytime light influx to the river with over 99 % in late winter. In laboratory environment, juvenile Atlantic salmon from the River Alta population held in light conditions simulating ice-cover, reduced resting metabolic rate with over 20 % and had 30 % higher energy turnover efficiency compared to salmon reared under 6 h day-length. Juvenile salmon from the Alta population held in semi-natural stream channels with simulated ice-cover had 20 % lower energy loss rates than fish held in stream channels without simulated ice-cover. Physiological response to light could only partly (30 %) explain this reduction in energy loss rates under ice-cover. The rest was due to higher food consumption and decreased activity metabolism under ice-cover. The higher food consumption under ice cover is probably caused by a change in the fish's interpretation of the foraging to predation risk trade-off. In contrast to River Alta salmon, juvenile Atlantic salmon from the southern River Imsa and River Suldal, which normally are not ice covered during wintertime, experienced lower growth efficiency in darkness than in light. River Imsa salmon held in semi-natural stream channels had similar energy loss rates in semi-natural stream channels both with and without ice-cover.

Juvenile Atlantic salmon kept in artificial stream channels, partly covered with simulated ice-cover, 50 % ice-covered, had lower energy loss than salmon held in stream channels without cover. This effect was lower than the effect observed with 100% ice-cover (5 % and 20 % respectively). The fish preferred areas of the stream channels that were ice-covered. However, there was individual variation in the use of covered parts of the stream channel. Fish that preferred the covered part had lower mean energy loss than those who did not.

By comparing the population frequency distributions for specific somatic energy between samples using QQ-plots, we tested for energy related mortality of juvenile (2 and 3 yr old) Atlantic salmon sampled at monthly intervals throughout three consecutive winters (2000 - 2002) in the River Alta. Changes in the distributions of specific energy was observed between several of the sampling, corresponding to removal of low energy individuals. Our field study indicated that there is a critical body energy level for survival of juvenile salmon at 4000 to 4700 J g⁻¹. These values correspond to energy levels where the storage lipids (triglycerides) are depleted.

The effect of ice-cover on over-winter survival was studied using energetic modelling. The energy depletion rates between different ice-cover treatments in the semi-natural stream channels had a large effect on the modelled over-winter survival. Even a 5 % reduction in energy loss, as observed in stream channel experiments with partly ice-cover, increased survival significantly (20 %).

We conclude that the reduction in ice-cover is likely to have contributed to the decline in production of juvenile salmon in the upper reaches of the River Alta after the hydropower regulation. Flow regimes that increase the ice-covered areas, also a partly ice-cover, will most probably increase the winter survival of juvenile Atlantic salmon.

Anders G. Finstad, Norwegian Institute for Nature Research, Tungasletta 2, NO-7485 Trondheim, Norway. anders.finstad@nina.no

Innhold

Abstract	4
Innhold	5
Forord	6
1 Innledning	7
2 Materiale og metode	8
2.1 Energiavhengig vinterdødelighet.....	8
2.2 Helt isdekke	9
2.2.1 Lys og metabolisme.....	9
2.2.2 Lys og vekst, næringsinntak og veksteffektivitet.....	9
2.2.3 Energitap med og uten isdekke i renner	10
2.3 Delvis isdekke	10
2.4 Isdekke og vinteroverlevelse	12
3 Resultat og Diskusjon	13
3.1 Energiavhengig vinterdødelighet.....	13
3.2 Helt isdekke	15
3.2.1 Lys og metabolisme.....	15
3.2.2 Lys og vekst, næringsinntak og veksteffektivitet.....	16
3.2.3 Energitap med og uten isdekke	17
3.3 Delvis isdekke	19
3.4 Isdekke og vinteroverlevelse	20
4 Konklusjon	21
5 Referanser	23

Forord

Flere alternative og gjensidig avhengige hypoteser har blitt foreslått for å forklare variasjon i produksjon av laksunger i øvre deler av Altaelva etter regulering. Vi vil i denne rapporten fokusere på en av disse, hvordan et endret isleggingsregime kan påvirke vinteroverlevelse. Det vil også bli vurdert i hvilken grad en delvis restaurering av isdekke, gjennom endret manøvrering, kan bidra til å forbedre situasjonen.

Resultatene som rapporteres her er en del av dr. grads oppgave finansiert gjennom prosjektet Miljøvennlig bruk av vannressursene i et endret klima-og energiregime (VAKLE). VAKLE finansieres av Norges forskningsråd, Statkraft Energi AS, EBL, og Direktoratet for naturforvaltning. Statkraft Energi AS har finansiert den praktiske gjennomføringen av forsøkene som presenteres her.

En rekke personer har vært involvert i feltarbeidet og i laboratorieforsøkene. Vi vil takke ansatte ved NINAs forskningsstasjon på Ims, Trond Andreassen, Marit Aursand, Bengt Finstad, Jon-Håvar Haukland, Karstein Hårsaker, Åse Kjellman, Svein Tore Nilsen, Ingrid Overrein, Laila Saksgård, Randi Saksgård, Marte Schei og Eva Thorstad for deres bidrag til ulike deler av arbeidet. Videre vil vi takke Alta Laksefiskeri Interessentskap for et godt samarbeide i forbindelse med feltundersøkelsene.

Arbeidet som presenteres baserer seg på reanalyse av tidligere rapporterte felldata samt laboratorieundersøkelser og modellering. I tillegg til upubliserte data baserer rapporten seg på resultater beskrevet i følgende arbeider:

Finstad, A.G., Forseth, T., Næsje, T. & Ugedal O. 2004a. The importance of ice cover for energy turnover in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Animal Ecology* 73: 959-966.

Finstad, A.G., Ugedal, O., Forseth, T. & Næsje, T. 2004b. Energy related juvenile winter mortality in a northern population of Atlantic Salmon, *Salmo salar* L. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 2358-2368.

13.05.04 Anders Gravbrøt Finstad

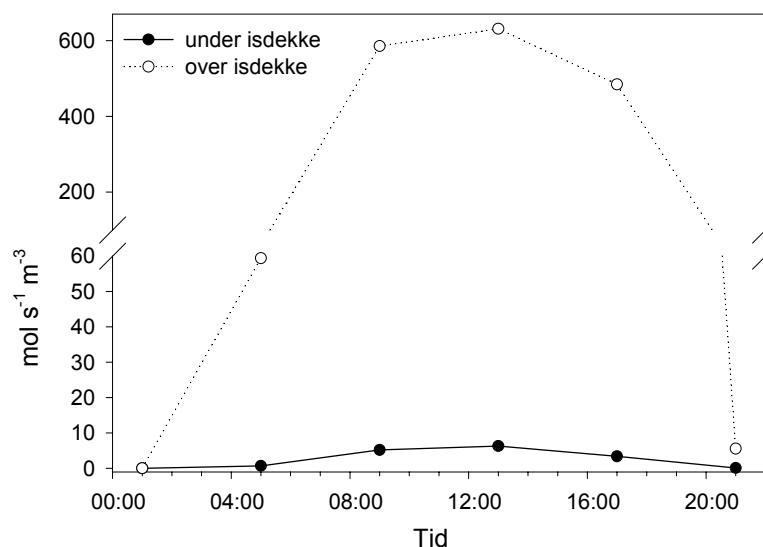
1 Innledning

Laksebestanden i Sautso, den øverste del av lakseførende strekning i Altaelva, gjennomgikk en negativ utvikling de første årene etter kraftverksreguleringen i Altaelva. Det har også vært registrert god sammenheng mellom reduksjonen i tetthet av laksunger og påfølgende redusert oppvandring og fangster av voksen laks (Ugedal m. fl. 2002a). Den observerte tilbakegangen skyldes sannsynligvis ulike forhold som kan relateres til kraftverksreguleringa. Disse kan sorteres i tre hovedgrupper: (i) Irregulære vannføringsforhold knyttet til turbinutfall i Alta kraftverk, det vil si økt dødelighet som følge av stranding. (ii) Reguleringen har gitt miljøforandringer om vinteren og våren (endringer i temperatur- og isforhold). (iii) Reguleringen i Altaelva har ført til økt dødelighet av laksunger eller smolt av andre årsaker.

Hypotesene er ikke gjensidig uavhengige av hverandre og sannsynligvis har flere forhold innvirket på utviklingen i ungfiskebestanden (Ugedal m. fl. 2002a). Det er vurdert som overveiende sannsynlig at stranding i forbindelse med raske fall i vannføring har bidratt til nedgangen i ungfiskebestanden, og det er gjennomført tiltak som har redusert risikoen og forekomsten av slike fall (Ugedal m. fl. 2002a). I denne rapporten vil vi fokusere på hvordan et endret isleggingsregime kan påvirke overlevelse til laksunger. Det vil også bli vurdert i hvilken grad reduksjon i isdekke i øvre deler av Altaelva kan ha påvirket produksjon av laksunger, og hvordan en delvis restaurering av isdekke, gjennom endret manøvrering, kan bidra til å bedre situasjonen.

En effekt av reguleringen i Altaelva er at vanntemperaturen om vinteren i Sautso er i gjennomsnitt er 0,3 til 0,4 grader høyere enn før regulering, med størst effekt øverst ved utløpet av kraftstasjonen. Sammen med økt vintervannføring har dette ført til at elva etter regulering med visse variasjoner har gått isfri ned til Sautsovannet etter regulering. Før regulering var denne strekningen islagt om vinteren med bare få råker. Etter hvert som vannet renner nedover i elva, utjevnes forskjellene mellom vanntemperatur og lufttemperatur. Effekten av regulering på vintertemperaturer og isforhold er derfor størst i Sautso.

Islegging gir dramatiske endringer i fiskens habitat. Innstråling av lys under is med snødekke er kraftig redusert i forhold til lysinnstråling til ei elv uten isdekke (**figur 1**). I tillegg gir isdekke mer stabile miljøforhold og skjul og delvis vern mot terrestriske predatorer (fugl og pattedyr).



Figur 1. Lysmålinger under og over 50 cm tykt isdekke med 20 cm snødekke på toppen i Altaelva 22. april 2001. Målingene ble foretatt i delvis skyet oppholdsvær.

For å kunne forstå effekten av miljøforandringer på produksjon av laksefisk må det framskaffes kunnskap om hvordan forandringene virker på fysiologiske parametere. Endringer i lysforhold påvirker laksefisks fysiologi direkte (McCormick & Saunders 1987, Hoar 1988, Strand & Finstad 2000) og kan antas å ha betydning for fiskens forbrenning (metabolisme), næringsinntak og veksteffektivitet (hvor mye av næringsinntaket som blir omgjort til kroppsmasse). Det er også mulig at islegging, gjennom å fjerne predasjonsrisiko fra eventuelle varmblodige predatorer, påvirker fiskens oppfattelse av den relative risikoen ved næringssøk. Mange laksefisk, inklusive laks, skifter fra å være dag- eller skumringsaktive i sommerhalvåret til å være nattaktive om vinteren (Fraser & Metcalfe 1997). Denne atferdsendringen er sannsynligvis en anti-predatoradferd som en følge av lave vanntemperaturer og lavt aktivitetspotensial, for eksempel svømmehastighet, hos fisken vinterstid. Fisken har derfor mindre mulighet til å unnsnippe varmblodige predatorer (pattedyr og fugl) og vil i størst mulig grad unngå å eksponere seg (Metcalfe m. fl. 1999). Gjennom å endre fiskens atferd påvirkes også energibudsjettet til fisken.

Elvelevende laksefisk forbruker energi i form av lagringsfett, vesentlig triglyserider, gjennom vinteren. Overlevelse er antatt å avhenge av forholdet mellom forbruk av lagret energi og inntak av energi. For laks i en nordlig bestand som Altaelva, vil den lange vinteren gjøre at fisken er avhengig av et betydelig næringsinntak for å overleve vinteren (Berg & Bremseth 1998, Forseth m. fl. 2000b). Dette betyr videre at faktorer som påvirker energiomsetning og næringsinntak direkte kan påvirke vinteroverlevelsen. Selv om sammenhengen mellom energilagre og vinteroverlevelse hos laksefisk ofte er nevnt som en viktig bestandsregulerende faktor, er det få undersøkelser som har testet dette direkte. For å kunne koble overlevelse og effekter av endret isdekke på energiomsetning, er det viktig å fastslå om overlevelse til laksunger er avhengig av opplagsnæring, samt å kvantifisere nærmere eventuelle kritiske lave energinivåer for overlevelse.

Formålet med undersøkelsene som presenteres i denne rapporten, har vært å teste om det er en sammenheng mellom reduksjon i overflateis og overlevelse til laksunger. Vi fokuserer i denne rapporten på resultater fra eksperimenter på laksunger fra Altaelva, men sammenligner også med resultater fra andre laksebestander. Problemstillingene har krevd en kombinasjon av laboratorieeksperimenter, eksperimenter i seminaturlig habitat, feltinnsamlinger og modellering. Effekten av endrede lysforhold ble studert i karforsøk, den kombinerte effekten av endrede lys- og skjulforhold ble studert i semi-naturlig habitat (kunstige renner). Sammenhengen mellom vinteroverlevelse og dødelighet (inklusive kritiske energinivåer) for laksunger ble testet i fedltstudier i Sautso gjennom tre vintersesonger. Til slutt ble det utviklet energimodeller for hvordan endrede fysiologiske prosesser på individnivå påvirker bestanden gjennom endret vinteroverlevelse. Her ble observasjoner av nedre kritisk grense for overlevelse fra feltstudiet koblet sammen med effekten av isdekke på energibudsjettet til fisken observert i renneforsøkene.

2 Materiale og metode

2.1 Energiavhengig vinterdødelighet

For å teste om vinteroverlevelse til laksen i Altaelva er avhengig av energinivå og fettlagre, samt for å anslå nedre kritiske energigrenser for overlevelse, undersøkte vi endringer i fordeling av spesifikk kroppsenergi hos laksunger (2+ og nedre modal av 3+) fra Sautso. Disse undersøkelsene ble utført i løpet av vintrene 2000, 2001 og 2002. Innsamling av fisk og beregning av energiinnhold samt bestemmelse av lipidklasser er beskrevet nærmere i Ugedal m. fl. (2002b).

Hvis overlevelsen til lakseungene er avhengig av fiskens energinivå, vil vi forvente at frekvensfordelingen av spesifikk energi blant fisk i bestanden forandrer seg. Hvis det er slik at fisk med lave energireserver har en større sannsynlighet for å dø enn fisk med mye energireserver, forventer vi at det skjer en reduksjon i den venstre hale av energifordelingen. Forandringer i form på fordelinger kan kvantifiseres ved forandringer i kvantilene til fordelingen (QQ-plot). Bruk av relative forandringer i fordelinger er ofte brukt til å beregne størrelsesselektiv dødelighet i fiskebestander (for eksempel Post & Evans 1989), og prinsippet er direkte overførbart til andre variabler, som energiinnhold. Ved hjelp av simuleringer testet vi om de observerte forandringene i fordelinger mellom to innsamlingstidspunkt kunne skyldes tilfeldigheter. Forandringer i energifordelingene kan imidlertid også teoretisk skyldes individuell variasjon i metabolske prosesser. Fisk kan for eksempel tenkes å øke kroppsenergien gjennom økt næringsinntak. For å utelukke denne muligheten ble potensialet metabolske prosesser har til å påvirke energifordelinga testet i en bioenergetisk simuleringmodell. Metodikk i forbindelse med undersøkelsen av energiavhengig vinterdødelighet er nærmere beskrevet i Finstad m. fl. (2004b).

2.2 Helt isdekke

I løpet av vinteren 2003/2004 ble det gjennomført en serie med forsøk ved NINAs forskningsstasjon på lms, der formålet var å teste og kvantifisere effekten av isdekke på energibudsjettet til laks. Forsøkene tok sikte på å skille den direkte virkningen av lys fra indirekte effekter av isdekke på energibudsjettet til fisken. Effekten av lys ble undersøkt under laboratorieforhold hvor fisken ble holdt enten ved lysforhold tilsvarende under isdekke (mørke) eller lysforhold tilsvarende manglende isdekke (6 timers dag). I tillegg ble effekten av isdekke på energibudsjettet til fisken undersøkt i mer naturlig miljø ved å simulere is i kunstige elvestrekninger (renner). Individuelle forskjeller i størrelse ble korrigert for ved kovariansanalyse (ANCOVA) eller ved allometrisk skalering. For videre detaljer angående metodikk henvises det til Finstad m. fl. (2004a). I tillegg til fisk fra Altaelva ble det gjort forsøk med laksunger fra Suldalslågen (metabolisme og vekst i karforsøk) og lmsa (metabolisme og vekst i karforsøk samt energitap i renner). All fisk var førstegenerasjons avkom av villlaks fra de aktuelle elvene.

2.2.1 Lys og metabolisme

Effekten av lys på metabolsk rate (stoffsifte) til lakseunger fra Altaelva, lmsa og Suldalslågen som hadde blitt holdt i karseksjoner med 6 timers dag eller i 24 timers mørke i 48 dager, ble bestemt ved å måle oksygenforbruket i respirasjonskammer. Oksygenforbruket kan brukes som mål på metabolsk rate, fordi varmen som produseres er tilnærmet konstant for hver enhet oksygen som forbrukes (Weatherley & Gill 1987). Fisken ble plassert i et respirasjonskammer på 180 x 50 mm som var lite nok til at fisken ikke kunne bevege seg. Vannet ble sirkulert gjennom kammeret med ei pumpe og oksygenforbruk målt som nedgang i oksygenkonsentrasjon over tid. Våre målinger gir et uttrykk for hvilemetabolisme. For å være sikker på at bare inaktiv fisk ble inkludert i studiet, ble 15 fisk fra hver bestand målt i hvert av lysregimene. Bare de 10 fiskene med lavest oksygenforbruk ble brukt i videre beregninger. Oksygenforbruket ble regnet om til energiforbruk (Jobling 1994) og størrelseskorrigert til en fisk på 20 g.

2.2.2 Lys og vekst, næringsinntak og veksteffektivitet

Det ble også gjennomført vekstforsøk med lakseunger fra Altaelva, lmsa og Suldalslågen i kar under mørke og i 6 timers dag. Veksten ble beregnet som vekstspesifikke vekstrater, og næringsopptak og veksteffektivitet bestemt ved å bruke cesiumholdig (CsCl) fôr (se Forseth m. fl. 2000a). Hvert kar inneholdt ti fisk, og det ble brukt to replikater (kar) for hver lysbehandling.

2.2.3 Energitap med og uten isdekke i renner

For å se på totaleffekter av overflateis på energibudsjettet til laksunger (fra Altaelva og Imsa) ble isdekke simulert i kunstige elvestrekninger (renner) med naturlig substrat og inntaksvann fra et nærliggende vassdrag (**figur 2**). Ti renner (485 x 50 cm) ble delt i to, og den ene halvparten av hver renne ble dekket til med lystett materiale for å simulere isdekke. Den andre halvparten ble dekt med gjennomsiktig plast for å simulere mangel på isdekke (**figur 2**).



Figur 2. Renner brukt til å simulere 100% isdekke (lystett dekke) og mangel på isdekke (gjennomsiktig dekke).

Ti fisk ble brukt i hver halvdel. Etter 72 dager ble forsøket avsluttet og fiskens energiinnhold bestemt ut fra sammensetning av fett og proteiner (Berg & Bremseth 1998). Netto energitap i perioden ble beregnet. Mageinnhold ble tatt ut, tørket, veid og brukt til å bestemme næringsinntak (Finstad 2005).

2.3 Delvis isdekke

Vinteren 2004/2005 ble det gjennomført forsøk for å studere effekten av delvis isdekke, som simulert kantis, på energibudsjettet til lakseunger fra Altaelva. I tillegg til å se på netto energitap i kunstige renner med og uten delvis isdekke ble det gjort atferdsobservasjoner for å se om fisken foretrakk tildekket areal (isdekke) framfor areal uten dekke.

Rennene som ble brukt i dette forsøket, var sirkelforma hvor de ytterste delene utgjorde den kunstige elvestrekningen (**figur 3**). Vanddekt areal i hver renne var på 40 m². Totalt ble fire slike renner brukt i forsøket. Hver renne ble delt i to på tvers med finmaska netting. I den ene halvparten ble den indre halvdel av rennas bredde dekket med kryssfiner for å simulere et delvis isdekke. Den andre halvparten var ikke tildekket og fungerte som kontroll (uten isdekke). Isdekket del av renna ble lagt slik at denne kom oppstrøms (nærmest vanninntaket) i halvparten av rennene. Ved hjelp av nylonsnøre festet over vannspeilet ble det i hvert av replikatene avmerket åtte like store seksjoner på tvers av renna. I tillegg ble det i replikater uten isdekke avmerket areal tilsvarende isdekket areal med nylonsnøre på

langs av renna. Vanntemperaturen var i gjennomsnitt 3,0 °C og varierte fra 4,9 til 2,4 °C gjennom forsøksperioden.



Figur 3. Renner brukt for å simulere delvis (50%) isdekke og mangel på isdekke. Hver av de sirkelformete rennene ble delt på tvers av strømretningen i to like deler. En av delene brukt til å simulere 50% isdekke og den andre til å simulere mangel på isdekke.

Det ble brukt førstegenerasjons anleggsgfisk av Alta-stammen til forsøket. Før forsøket ble fisken veid og individmerket både med forskjellige kombinasjoner av fluoriserende perler, samt med tatovering av finner i ulike kombinasjoner (**figur 4**). Dobbel merking med perler og finnetatovering gjorde at alle fiskene hadde sin unike kombinasjon. Ved hjelp av en UV-spotlight (LABINO AB H135 Uv spot, Sverige) kunne fiskens posisjon og identitet (individuelle kombinasjoner av merker) registreres i mørket. Forsøket ble startet i midten av januar og avslutta etter 55 dager. Ved tre perioder, fordelt på to, fem og sju uker etter oppstart, ble fiskens bruk av arealet i hver av strekningene registrert. Posisjonen til individuelle fisk i arealer uten isdekke (både i replikater med og uten simulert isdekke) ble registrert med tre til fire timers intervaller gjennom en to-døgns periode.

Gjennomsnittlig startvekt på fisken var 28,1 g ($\pm 4,5$ SD). Ved avslutning av forsøket ble rennene tømt for vann, fisken innsamlet, avlivet og veid. Mageinnhold ble tatt ut og brukt til å beregne næringsinntak (Finstad 2005) og fisken tørket. Forholdet mellom tørrvekt og våtvekt ble brukt til å beregne energiinnhold (Ugedal m. fl. 2002b, Finstad m. fl. 2004a) og netto energitap til fisken (Finstad m. fl. 2004a).



Figur 4. Laksunge i forsøk med 50% isdekke merka med fluoriserende merker for avstandsobservasjoner av individuell habitatbruk.

Av totalt 184 fisk ble 32 ekskludert fra resultatbehandlingen. Dette var fisk som enten døde i løpet av forsøket ($n = 3$), eller hoppet over sperringene mellom replikater eller inn i midten av rennene ($n = 29$). Laksen som "skiftet" replikat i løpet av forsøket lot seg identifisere til riktig startrenne ut fra merking med fargestoff på finnene. I tillegg viste to av kombinasjonene med fluoriserende perler seg i praksis vanskelig å skille fra hverandre på avstand. Laksungene med disse to merkekombinasjonene ble inkludert i resultatene for energiforskjeller, men ble ekskludert fra atferdsresultatene.

Effekten av delvis isdekke på netto energitap hos laksen ble testet i en nøstet ANOVA modell, hvor effekten av isdekke ble testet innenfor renne (Underwood 1997).

2.4 Isdekke og vinteroverlevelse

For å undersøke om den observerte effekten av isdekke fra laboratorieforsøkene er stor nok til å påvirke vinteroverlevelse i naturen, simulerte vi vinteroverlevelse som en funksjon av netto energitap, en nedre kritisk energigrense for overlevelse (satt til 4000 J g^{-1}) og en gitt fordeling av energi på starten av vinteren ($5500 \text{ J g}^{-1} \pm 275 \text{ SD}$). Netto energitap ble tatt fra fisk i renneforsøk. Effekten av isdekke ble variert mellom observert reduksjon i energitap ved delvis isdekke og ved heldekkende is. Nedre kritisk grense for overlevelse samt fordeling og nivå av energi i starten av vinteren, er tatt fra feltundersøkelser i Altaelva (Finstad m. fl. 2004a og denne rapporten).

I en simulert bestand på 1000 individer ble individuelt energitap modellert gjennom en 150 dager lang vinterperiode, hvor andelen dager med isdekke ble variert fra 0 til 100 % av tiden. Energitap på en gitt dag ble satt til å avhenge av om det var is eller ikke. Effekten av isdekke ble variert fra 5 % (kantis som dekker 50 % av arealet) til 20 % (heldekkende is) reduksjon i energitap.

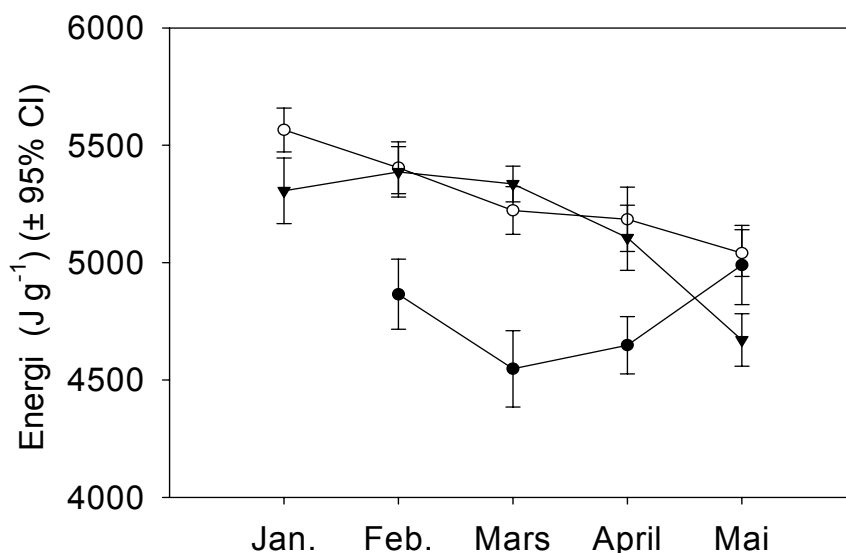
Det presiseres at modelleringstilnærmingen kun er konseptuell og ment å fremskaffe informasjon om de relative effektene av forskjellige isdekkeregimer på vinteroverlevelse. Over-

levelsestallene skal derfor ikke tolkes som reelle eller forventet overlevelse i elva, men illustrerer den relative effekten av ulike isdekkeregimer.

3 Resultat og Diskusjon

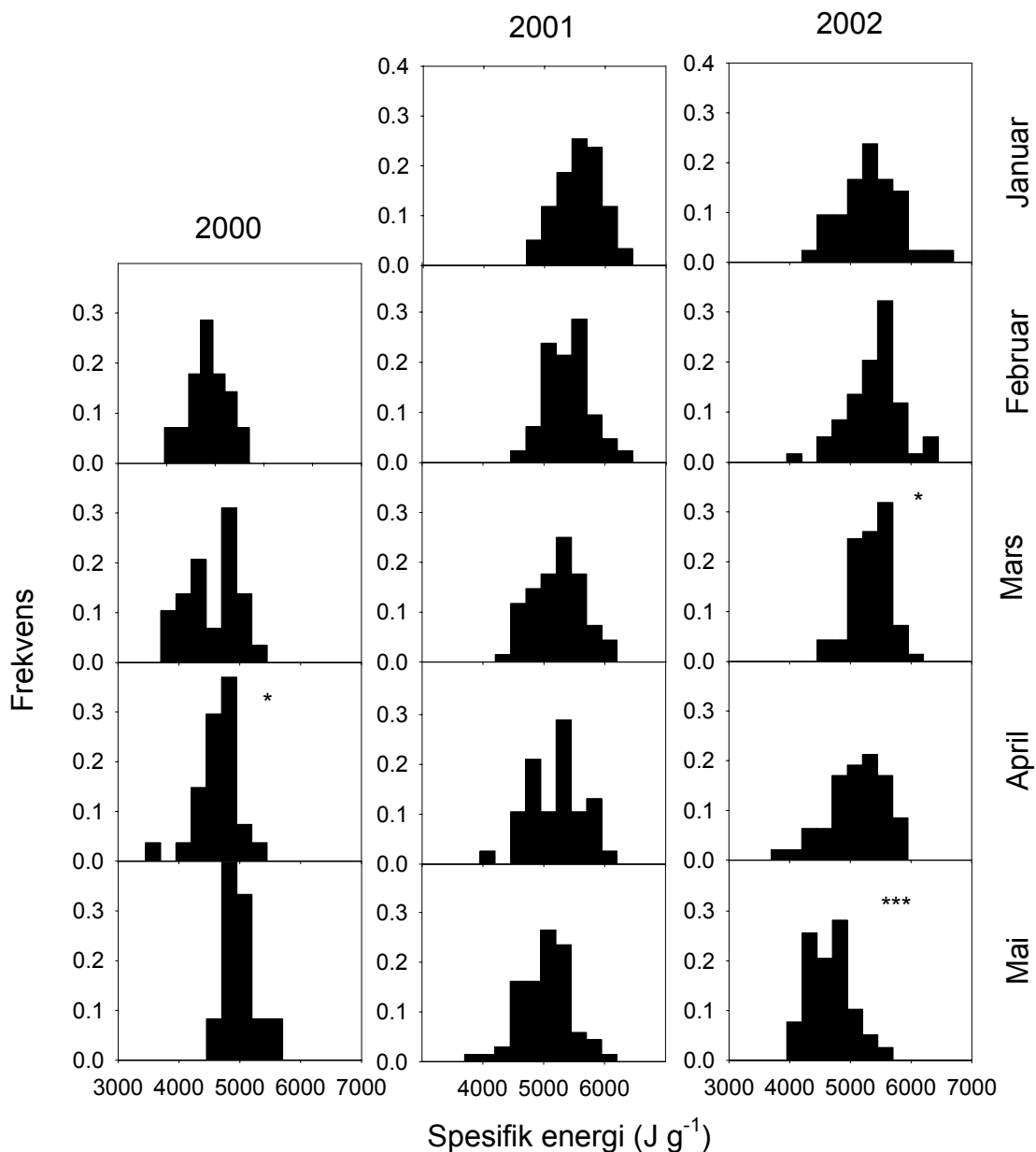
3.1 Energiavhengig vinterdødelighet

Gjennomsnittlig energiinnhold i fisk innsamlet i Sautso avtok både gjennom vinteren 2001 og 2002 (**figur 5**). Utviklingen vinteren 2000 var noe annerledes og gjennomsnittlig energiinnhold så ut til å øke mellom april og mai. Energiinnholdet var imidlertid svært lavt allerede i februar dette året, og en tilsynelatende økning på slutten av vinteren kan enten skyldes tilfeldigheter i innsamlingsprosessen (få fisk i mai prøvene) eller at bare fisk med høyest energiinnhold har overlevd.



Figur 5. Gjennomsnittlig vektspesifikk energiinnhold (Joule per gram \pm SE) for laksunger innsamla i Sautso 2000 (svarte sirkler), 2001 (åpne sirkler) og 2002 (svarte triangler).

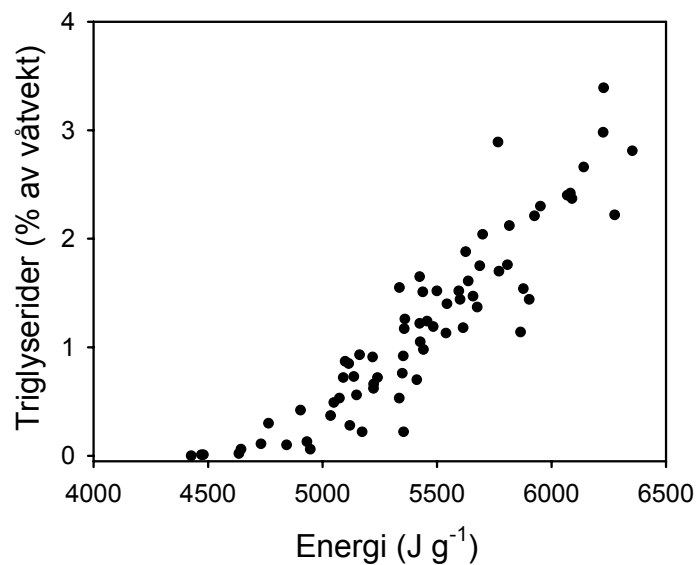
Forandringer i energifordelingen til bestanden av laksunger innsamlet i Sautso vintrene 2001 og 2002 viste at lav-energifisk hadde forsvunnet fra bestanden ved flere episoder gjennom disse vintrene (**figur 6**). Dette indikerer at vinteroverlevelsen er energiavhengig. Videre viser analyser av teststyrke i metodikken brukt til å sannsynliggjøre forandringer i energifordelinga at vi med en stor grad av sannsynlighet (over 80 %) skulle ha oppdaget energiavhengig dødelighet også på andre tidspunkt hvis dette hadde forekommet (Finstad m. fl. 2004b). Dette indikerer at energiavhengig vinterdødelighet forekommer episodisk. Selv om vi i vårt materiale ikke var i stand til å avdekke sammenhenger mellom miljøvariable og episoder med energiavhengig dødelighet, er det ikke usannsynlig at det finnes slike sammenhenger mellom dødelighet og variasjoner i fysiske forhold.



Figur 6. Fordeling av vektspesifikk kroppsenergi (Joul per gram) for laksunger innsamlet i Sautso vintrene 2000, 2001 og 2002. Stjerne angir signifikant reduksjon i andelen individer med lavt energiinnhold (venstre hale av fordelinga) i forhold til foregående måned (* $p < 0,05$, *** $p < 0,001$).

Selv om energiselektiv dødelighet tidligere har blitt foreslått som en hovedårsak til vinterdødelighet hos ferskvannsfisk (Gardiner & Geddes 1980, Post & Evans 1989, Miranda & Hubbart 1994), er dette sjelden vist direkte. Som oftest er en slik sammenheng mellom energinivå og vinterdødelighet basert på indisier. Stor fisk har i forhold til kroppsvekta relativt større energilagre enn små fisk. Størrelsesavhengig vinteroverlevelse blir derfor tatt som indikasjon på energiavhengig dødelighet (Post & Evans 1989, Miranda & Hubbart 1994). Gardiner & Geddes (1980) observerte at perioder med stor dødelighet hos laksunger sammenfalt med perioder hvor fisken hadde stort energitap, noe som indikerte at energiavhengig dødelighet kunne være årsaken. Direkte målt sammenheng mellom energinivå og overlevelse har imidlertid nylig blitt målt hos settefisk av regnbueørret (Biro m. fl. 2004).

Et kritisk nivå for lagringsfett nødvendig for overlevelse er tidligere vist for andre ferskvannsfisk enn laks (Newsom & Leduc 1975, Biro m. fl. 2004). Observasjoner fra Altaelva viser at episoder med dødelighet forekommer på nivåer av spesifikk energi på rundt 4000 til 4700 J g⁻¹. En nedre grense for spesifikk kroppsenergi nødvendig for overlevelse på 4000 J g⁻¹ er tidligere også foreslått for voksen stillehavslaks (Crossin m. fl. 2004). Interessant i denne sammenhengen er at disse nivåene hos laksunger fra Altaelva sammenfaller med energinivåer der lagringsfett (triglyserider) blir oppbrukt (**figur 7**). Etter at fisken har brukt opp lagringsfettet, må energiforbruk ut over næringsinntaket dekkes ved forbrenning av muskelmasse og strukturlipider. Dette reduserer sannsynligvis fiskens muligheter til å overleve.

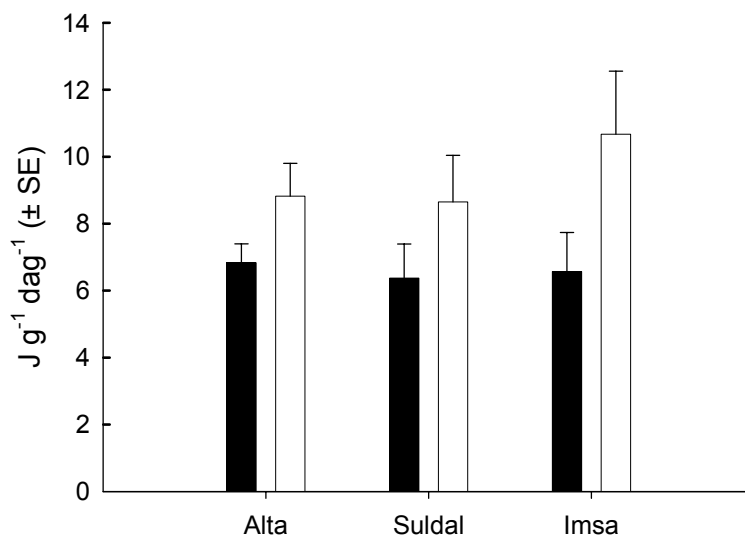


Figur 7. Sammenhengen mellom andel triglyserider (%) og vektspesifikk kroppsenergi for laksunger i Altaelva.

3.2 Helt isdekke

3.2.1 Lys og metabolisme

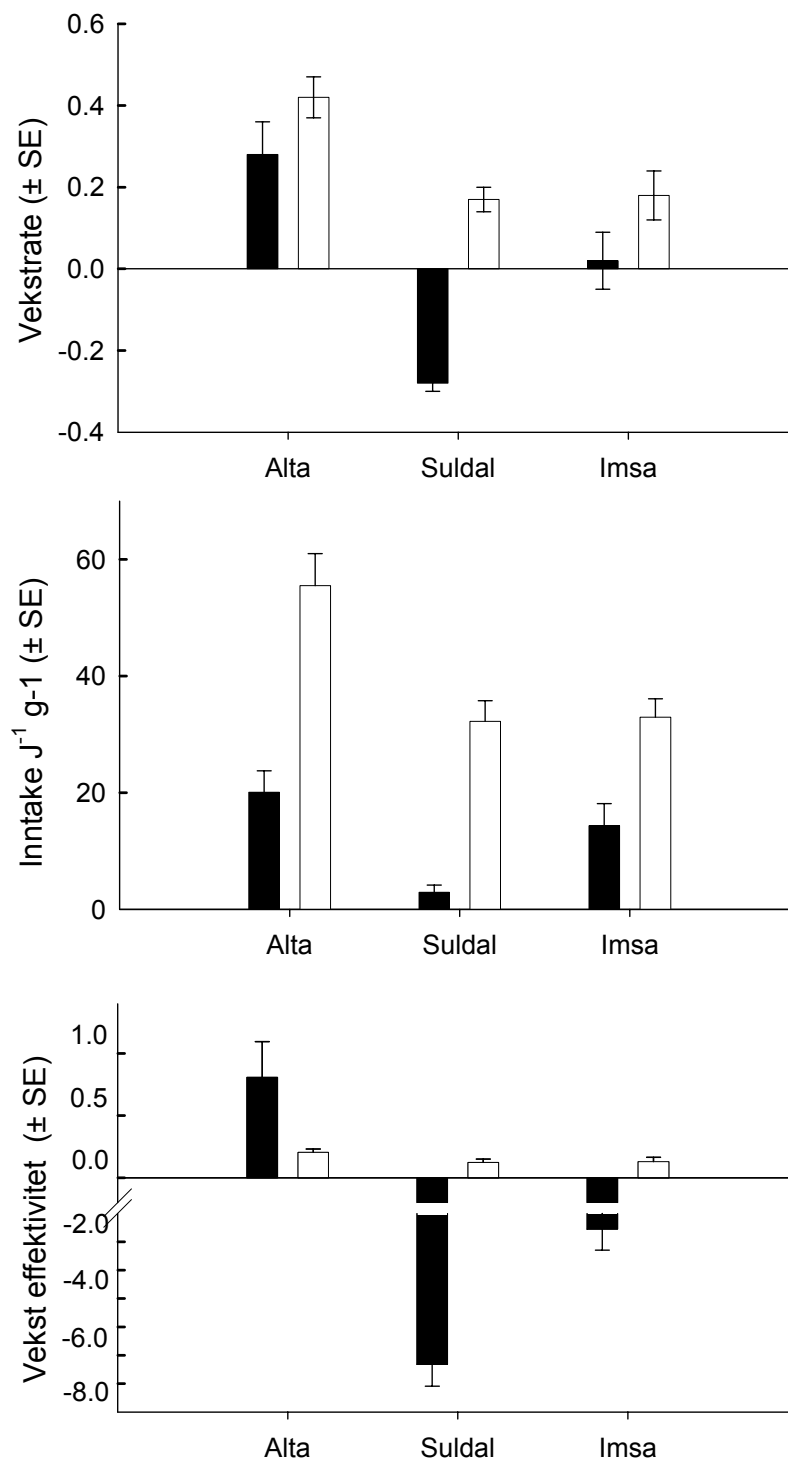
Laksunger fra både Altaelva, Suldalslågen og Imsa hadde ca. 23 % lavere metabolisme (forbrenning) under simulert isdekke (mørke) enn når de ble holdt under naturlig kort daglengde (6 timers dag) (**figur 8**). Disse resultatene er i samsvar med hva vi fra før kjenner til av lyseffekt på laksefiskenes fysiologiske prosesser (McCormick & Saunders 1987, Hoar 1988, McCormick m. fl. 1995, Strand & Finstad 2000).



Figur 8. Effekten av endret lysregime på hvileforbrenning for ungfisk av Altalaks, Imsalaks og Suldalslaks med henholdsvis 6 timers dagslys (hvite stolper) og i mørke (svarte stolper).

3.2.2 Lys og vekst, næringsinntak og veksteffektivitet

Altalaks holdt under simulert isdekke (mørke) vokste like bra som når de ble holdt under simulert naturlig daglengde (6 timers dag) (**figur 9a**). Næringsinntaket var imidlertid høyere for fisk holdt under naturlig daglengde ($55 \text{ J g}^{-1} \text{ dag}^{-1}$) enn under simulert isdekke ($20 \text{ J g}^{-1} \text{ dag}^{-1}$) (**Figur 9b**). Når Altalaks holdt under simulert isdekke (mørke) vokser like bra som fisk holdt uten simulert isdekke skyldes dette en høyere veksteffektivitet (**Figur 9c**). Dette kan blant annet knyttes til reduserte metabolske kostnader under isdekke. Laks fra Suldalslågen og Imsa hadde derimot dårligere vekst under simulert isdekke enn uten dekke (**figur 9a**). Disse laksestammene hadde også et lavere næringsinntak (**Figur 9b**). Dette indikerer at det er forskjeller i respons på isdekke mellom nordlige og sørlige laksebestander i Norge. Disse forskjellene samsvarer godt med forskjeller i lengden av isdekt periode i Nord-Norge og på Sør-Vestlandet. I Altaelva er det vanligvis 5-6 måneder isdekt hvert år. Suldalslågen var før regulering sannsynligvis isdekt i kortere perioder på vinteren, mens Imsa kun sjelden har isdekke.



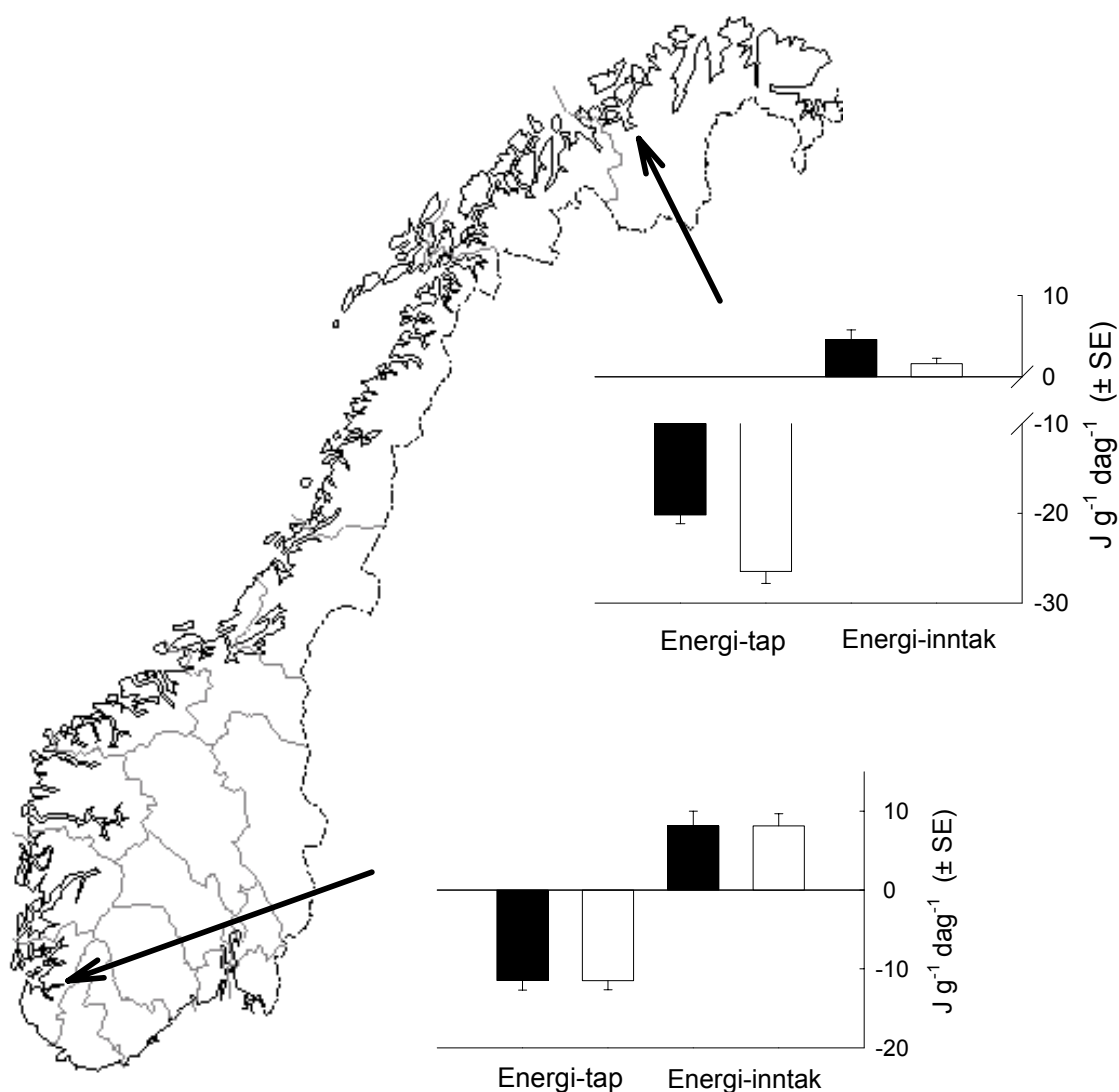
Figur 9. Effekten av lys på (a) vektspesifikk daglig vekstrate, (b) daglig energi-inntak (Joule per gram), og (c) netto veksteffektivitet for ungfisk av Altalaks, Imsalaks og Suldalslaks holdt i kar med henholdsvis 6 timers dagslys (hvite stolper) og i mørke (svarte stolper).

3.2.3 Energitap med og uten isdekke

Vi har også undersøkt effekter av isdekke på energiomsetningen til laksunger fra Altaelva og Imsa under semi-naturlige forhold i kunstige renner med naturlig bunnssubstrat og naturlig byttedyrfauna (Finstad m. fl. 2004b). I naturlig habitat vil fisken miste opplagsnæring gjennom vinteren (for eksempel Berg & Bremset 1998, Finstad m. fl. 2004a). Vi fant at

energitapet var lavere for laksunger fra Altaelva i renner med simulert kunstig isdekke enn for fisk i renner uten isdekke (**figur 10**). Av det reduserte energitapet hos fisk i renner med simulert isdekke kunne imidlertid bare en mindre andel (30 %) tilskrives direkte fysiologiske effekter (økt metabolisme) av endringer i lysforhold. Resten av forskjellen i energitap skyldes blant annet et økt næringsopptak i renner med simulert isdekke (**figur 10**). Dette økte næringsopptaket kan ikke tilskrives fysiologisk respons da laksens effektivitet som predator i mørke er langt lavere (under 35 %) enn i dagslys (Fraser & Metcalfe 1997). Det er derfor sannsynlig at islegging, gjennom å fjerne eller redusere predasjonsrisiko fra eventuelle varmblodige predatorer (fugl og pattedyr), påvirker fiskens oppfattelse av den relative risikoen av næringsøk.

Laksunger fra Imsa, som i sitt naturlige miljø nesten ikke opplever isdekke, hadde likt energitap og likt energiinntak i renner med simulert isdekke som i renner uten slikt dekke (**figur 10**).

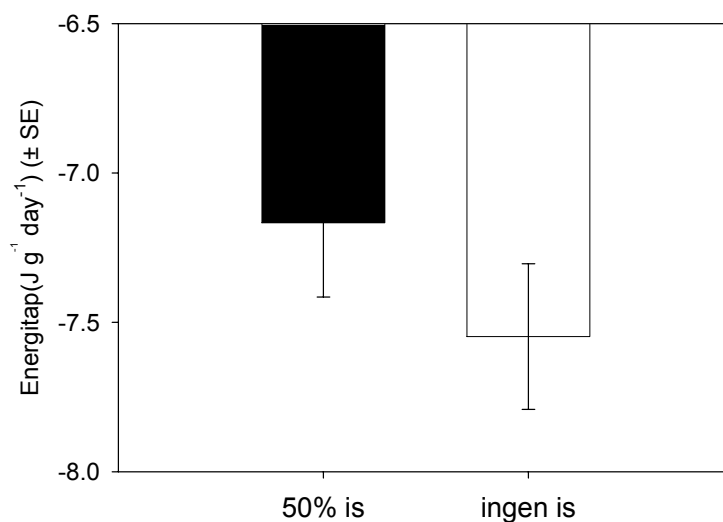


Figur 10. Energitap og næringsinntak (Joule per gram per dag) for ungfisk av Altalaks og Imsalaks holdt i renner med simulert isdekke (svarte stolper) og i renner uten simulert isdekke (hvite stolper).

Sammen med den direkte effekten av lys vist i karforsøk, understreker forsøkene i seminatlurlike renner at isforhold er en svært viktig habitatfaktor for laksefisk. Forskjellene mellom de to bestandene antyder at is er spesielt viktig for nordlige laksebestander, eller bestander som normalt lever under isdekke om vinteren.

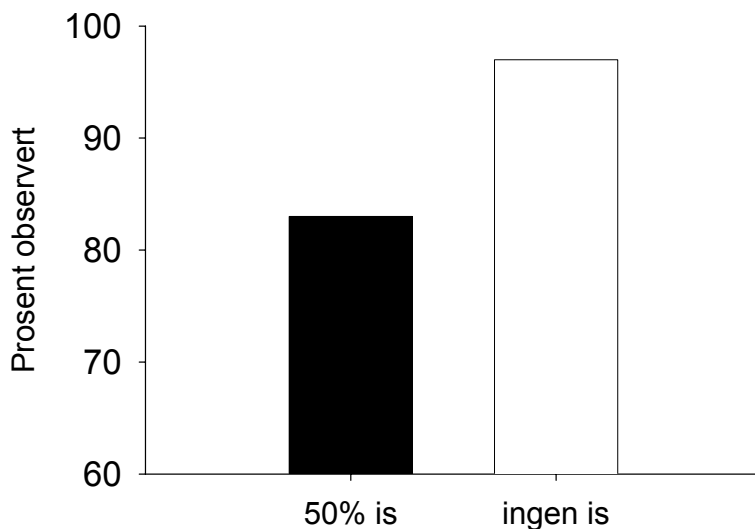
3.3 Delvis isdekke

Med unntak av en fisk med nøytral vekst hadde alle fisk i forsøket med delvis isdekke tapt vekt og kroppsenergi. Fisk holdt i replikater med simulert delvis isdekke hadde i gjennomsnitt 5 % lavere energitap ($7,16 \text{ J g}^{-1} \text{ dag}^{-1} \pm 0,24 \text{ SE}$) enn fisk holdt i replikater uten delvis isdekke ($7,55 \text{ J g}^{-1} \text{ dag}^{-1} \pm 0,24 \text{ SE}$) (**figur 11**). Energitalpet varierte mellom renner og forskjeller mellom isdekkebehandlinger ble derfor korrigert for renneeffekten i analysene (ANOVA med isdekke nøstet innenfor renner: renne, $F_{3,137} = 3,81$, $p = 0,01$; delvis is, $F_{4,137} = 2,99$, $p = 0,02$).



Figur 11. Energitalp for ungfisk av Altalaks holdt i renner med simulert 50 % isdekke (svarte stolper) og i renner uten isdekke (hvite stolper).

I gjennomsnitt ble hver av fiskene i delvis isdekke replikatene sett 3,0 ($\pm 2,8 \text{ SD}$) ganger i løpet av de tre periodene med adferdsobservasjoner. Hver av fiskene i replikater uten isdekke ble i gjennomsnitt sett 6,7 ($\pm 2,8 \text{ SD}$) ganger. I gjennomsnitt ble 83 % av fisken observert i replikater med simulert isdekke. I motsetning til dette ble nesten alle (97 %) fiskene observert i de områdene i replikater uten isdekke som tilsvarte områder uten is i renner med delvis isdekke (**figur 12**). Sannsynligheten for å observere en fisk i dette arealet var forskjellig mellom delvis is og ingen is ($p < 0,001$). Også gjennomsnittlig antall observasjoner av hver enkelt fisk i delvis is replikatene var lavere enn i tilsvarende områder i replikater uten is (Mann-Whitney U test; $z = -3,78$, $p < 0,001$). Dette tyder på at fisken foretrakk å skjule seg under isdekke hvis de var gitt muligheten til det.



Figur 12. Andel (%) av unfisk fra Altalaks som er observert utenfor isdekkede arealer i renner med simulert 50 % isdekke og andel observert i de tilsvarende arealer i renner uten isdekke.

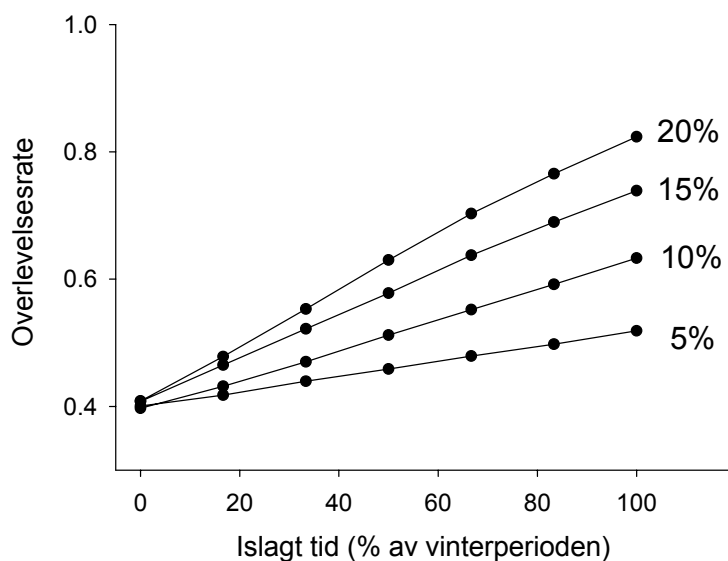
Fordelinga av antall ganger enkeltfisk ble observert var forskjellig mellom områder med delvis isdekke og uten isdekke. Mens antall observasjoner av hver fisk var tilnærmet normalfordelt i replikater uten isdekke var den tilsvarende fordelinga av fisk i delvis isdekke replikatene høyreskjev. Dette skyldtes at et stort antall fisk (35 %) aldri ble observert, eller bare ble observert en gang, og tyder på at det var individuelle forskjeller i bruken av islagte områder. Tilsvarende ble bare et lite antall (3 %) fisk observert en eller færre ganger i replikater uten isdekke. Fisk i delvis isdekke replikatene som ble observert en eller færre ganger hadde lavere energitap ($6,45 \pm 0,47$ SE) enn fisk som ble observert ofte ($7,48 \pm 0,29$ SE) (ANOVA med observert (flere enn en gang) eller ikke observert som uavhengig faktor, nøsta innenfor replikat: replikat, $F_{3,129} = 3,81$, $p = 0,011$; delvis is, $F_{4,137} = 3,69$, $p = 0,007$).

Det var ingen forskjell i andelen fisk med og uten mageinnhold mellom isdekkebehandlinger ved forsøksavslutning (kji-kvadrat = 0,17, $p = 0,89$). Det var imidlertid en tendens til at fisk som hadde mageinnhold ved avslutning av forsøket hadde et høyere næringsinntak i replikater med delvis isdekke ($6,53 \text{ J g}^{-1} \text{ dag}^{-1} \pm 0,85$) enn i replikater uten is ($3,17 \text{ J g}^{-1} \text{ dag}^{-1} \pm 1,06$) (ANOVA med isdekke nøsta innenfor renner: renne, $F_{3,43} = 4,31$, $p = 0,009$; delvis is, $F_{4,43} = 2,73$, $p = 0,041$). Dette kan tyde på at fisken var mer aktiv i sitt næringsøk under simulert delvis isdekke.

3.4 Isdekke og vinteroverlevelse

Forskjellene i energitap mellom isdekkebehandlinger i renner ga en klar effekt på modellert vinteroverlevelse. En fem prosents reduksjon i energitap (observert effekt i forsøk med delvis isdekke) vil gjennom en 150 dagers periode gi en økning i modellert overlevelse på fem prosent (**figur 13**). Tilsvarende vil en 20 % reduksjon i energitap (observert effekt i forsøk med heldekkende is) gi en økning i modellert overlevelse på over 40 prosent. Dette viser at selv tilsynelatende små forskjeller i energitap, kan gi store utslag på overlevelse.

Både netto energitap og opplagsnæring om høsten vil variere noe i en naturlig situasjon. Selv om dette vil påvirke forholdet mellom energitap og overlevelse vil ikke den relative effekten av isdekke bli forandret, unntatt ved svært høye eller svært lave overlevelsesserater.



Figur 13. Vinteroverlevelse hos laksunger modellert som funksjon av lengde på isleggingsperioden. Effekten av isdekke på energiomsetning er variert fra 5 % (observert i forsøk med delvis-isdekke) til 20 % (observert i forsøk med heldekkende is).

Våre resultater viser at tap av isdekke vil ha en klar effekt på vinteroverlevelse av laksunger i Altaelva. Laksungenes energitap, som vi målte i semi-naturlige renner, vil imidlertid være forskjellig fra energitapet i en naturlig situasjon. Dette fordi tilgangen til næringsdyr vil være forskjellig og fisken vi brukte i forsøkene er oppalet i anlegg. Det er imidlertid ikke forventet at dette vil forandre skaleringen av forskjellene i energitap mellom isdekke, delvis isdekke og ikke isdekke, i en slik grad at de relative forskjellene i dødelighet predikert i modellen blir feil. Effekten av isdekke kan også tenkes å være forskjellig gjennom vinteren siden lysforholdene på 70 °N endrer seg dramatisk fra desember til mai. En nærmere kvantifisering av betydningen isdekke har for vinteroverlevelse i Altaelva må derfor basere seg på modellparametre på energitap fra felldata.

4 Konklusjon

- Vinteroverlevelse til laksunger i Sautso, Altaelva er avhengig av energistatus. Fisk med lave nivåer av lagringsenergi har større sannsynlighet for å dø i løpet av vinteren enn fisk med høye nivåer. Nedre energigrense for overlevelse ligger mellom 4000 og 4700 Joule per gram. Dette sammenfaller med energinivåer der lagringslipider (triglyserider) er oppbrukt.
- Energiavhengig dødelighet forekommer episodisk. Selv om det ikke har vært mulig å påvise sammenhenger mellom slike episoder og miljøfaktorer i dette studiet, er det sannsynlig at ytre stress som øker energiforbruket til fisken i perioder med lavt energinivå, kan være kritisk for fisken. Dette gjelder spesielt i vårsituasjonen hvor fisken har svært lite opplagsnæring.
- I renneforsøk har laksunger fra Altaelva et lavere (20 %) energitap under simulert isdekke enn uten slikt dekke. Det økte energitapet uten is skyldes en kombinasjon av endret atferd som gir redusert energiinntak og samtidig økt forbrenningen på grunn av økt lysinnstråling. Også delvis isdekke (kantis) ga et redusert energitap, men effekten (5 %) var mindre enn under simulert heldekkende is.

- Forskjeller i energitap mellom isdekkebehandlinger i renner var av en slik størrelsesorden at den ville kunne ha en betydelig effekt på overlevelse. Sammen med den direkte effekten av lys vist i karforsøk, understreker forsøkene i seminaturlige renner at isforhold er en svært viktig habitatfaktor for laksefisk. Forskjellene mellom Alta-, Imsa- og Suldal-laks viser at is er spesielt viktig for nordlige laksebestander, og bestander som normalt lever under isdekke om vinteren.
- Det er sannsynlig at redusert isdekke i øvre deler av Altaelva som følge av regulering har bidratt til nedgangen i tetthet av laksunger i denne delen av elva. Manøvreringstiltak som gir økning i isdekket areal, som kantis, vil delvis kompensere for de negative effektene av bortfall av isdekke.

Referanser

- Berg, O.K., & Bremset, G. 1998. Seasonal changes in the body composition of young riverine Atlantic salmon and brown trout. *J. Fish Biol.* 52, 1272-1288.
- Biro, P.A., Morton, A.E., Post, J.R. & Parkinson, E.A. 2004. Over-winter depletion and mortality of age-0 rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61, 1513-1519.
- Crossin, G.T., Hinch, S.G., Farrell, A.P., Higgs, D.A., Lotto, A.G., Oakes, J.D. & Healey, M. C. 2004. Energetics and morphology of sockeye salmon: effects of upriver migratory distance and elevation. *J. Fish Biol.* 65, 788-810.
- Finstad, A.G., Forseth, T., Næsje, T. & Ugedal O. 2004a. The importance of ice cover for energy turnover in juvenile Atlantic salmon. *J. Anim. Ecol.* 73, 959-966.
- Finstad, A.G., Ugedal, O., Forseth, T. & Næsje, T. 2004b. Energy related juvenile winter mortality in a northern population of Atlantic Salmon, *Salmo salar* L. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61, 2358-2368.
- Finstad, A.G. 2005. Effect of sampling interval and temperature on the accuracy of food consumption estimates from stomach contents. *J. Fish Biol.* 66, 33-44
- Forseth, T., Hurley, M.A., Jensen, A.J. & Elliott, J.M. 2000a. Functional models for growth and food consumption of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from a Norwegian river. *Freshw. Biol.* 46, 173-186.
- Forseth, T., Næsje, T.F., Saksgård, R., Ugedal, O., Aursand, M., Thorstad, E.B. & Hårsaker, K. 2000b. Fettforbrenning og fysiologisk kondisjon hos laksunger fra Altaelva. Altaelva - rapport nr. 14. 37 s.
- Fraser, N.H.C. & Metcalfe, N.B. 1997 The cost of becoming nocturnal: feeding efficiency in relation to light intensity in juvenile Atlantic salmon. *Func. Ecol.* 11, 385-391.
- Gardiner, V.R. & Geddes, P. 1980. The influence of body composition on the survival of juvenile salmon. *Hydrobiologia* 69, 67-72.
- Hoar, W.S. 1988. The physiology of smolting salmonids. p. 275-343. I: Hoar, W.S and D.J. Randall (red.) *Fish physiology: The physiology of developing fish. Viviparity and posthatching juveniles*, volume XIB. Academic Press, New York.
- Jobling, M. 1994. *Fish Bioenergetics*. Chapman & Hall, London.
- McCormick, S.D. & Saunders R.L. 1987. Preparatory physiological adaptations for marine life of salmonids: osmoregulation, growth and metabolism. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1, 211-229.
- Metcalfe, N.B., Fraser, N.H.C. & Burns, M.D. 1999. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. *J. Anim. Ecol.* 68, 371-381.
- Miranda, L.E. & Hubbard, W.E. 1994. Length dependent winter survival and lipid composition of age-0 largemouth bass in Bay Springs Reservoir, Mississippi. *Trans. Am. Fish. Soc.* 123, 80-87.
- Newsome, G.E. & Leduc, G. 1975. Seasonal changes of fat content in the yellow perch (*Perca flavescens*) of two Laurentian lakes. *J. Fish. Res. Board Can.* 32, 2214-2221.
- Post, J.R. & Evans, D.O. 1989. Size dependent overwintering mortality of young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*): Laboratory, in situ enclosure, and field experiments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 1958-1968.
- Strand, R. & Finstad, B. 2000. Smoltproduksjonsforsøk og utsettinger av laks i Halselva og Altaelva - 1999. NINA Oppdragsmelding, 631. 23 s.
- Ugedal, O., Forseth, T., Jensen, A.J., Koksvik, J.I., Næsje, T.F., Reinertsen, H., Saksgård, L. & Thorstad, E.B. 2002a. Effekter av kraftutbyggingen på laksebestanden i Altaelva: Undersøkelser i perioden 1981-2001. Altaelva-rapport nr. 22. 166 s.
- Ugedal, O., Næsje, T., Forseth, T., Saksgård, R., Thorstad, E.B. & Aursand, M. 2002b. Fysiologisk kondisjon hos lakseunger fra Altaelva vintrene 2000 og 2001. Altaelva-rapport nr 21. 35 s.
- Underwood, A.J. 1997. *Experiments in Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Weatherley, A.H. & Gill, H.S. 1987. *The biology of fish growth*. Academic Press, Toronto.

NINA Rapport 57

ISSN:1504-3312

ISBN: 82-426-1593-4



Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: NO-7485 Trondheim

Besøks/leveringsadresse: Tungasletta 2, NO-7047 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00

Telefaks: 73 80 14 01

Organisasjonsnummer: 9500 37 687

<http://www.nina.no>