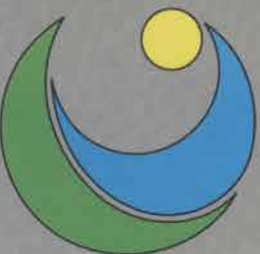


036

# Effekter av klimaendringer på laks i Norge

Arne J. Jensen



NINA

NORSK INSTITUTT FOR NATURFORSKNING

forskningsrapport

# Effekter av klimaendringer på laks i Norge

Arne J. Jensen

## NINAs publikasjoner

NINA utgir seks ulike faste publikasjoner:

### NINA Forskningsrapport

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

### NINA Utredning

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

### NINA Oppdragsmelding

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

### NINA Notat

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

### NINA Temahefter

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

### NINA Fakta-ark

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

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

Jensen, A.J. 1992. Effekter av klimaendringer på laks i Norge. - NINA Forskningsrapport 036: 1-21.

Trondheim, desember 1992

ISSN 0802-3093  
ISBN 82-426-0307-3

Forvaltningsområde:  
Norsk: Fiskeøkologi  
Engelsk: Fish Ecology

Rettighetshaver ©:  
NINA Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:  
Arne Jensen  
NINA, Trondheim

Design og layout:  
Eva M. Schjetne  
Kari Sivertsen  
Tegnekontoret NINA

Sats: NINA

Trykk: Strindheim trykkeri AL

Opplag: 300

Trykt på klorfritt papir

Kontaktadresse:  
NINA  
Tungasletta 2  
7005 Trondheim  
Tel: 07 58 05 00

## Referat

Jensen, A.J. 1992. Effekter av klimaendringer på laks i Norge. - NINA Forskningsrapport 036: 1-21.

Det er ventet at en økning i klimagassene tilsvarende en dobling av CO<sub>2</sub>-innholdet i atmosfæren i forhold til dagens nivå vil finne sted omkring år 2030. Det mest sannsynlige scenariet indikerer en økning i middeltemperaturen i Norge på fra 1,5 til 3,5°C, vesentlig på grunn av endringer i vintertemperaturen, og spesielt i innlandet. Nedbøren antas å øke med 5-15 prosent. Vannføringen i elvene vil mangedobles om vinteren, mens den vil avta om sommeren. Vårflommen vil bli betydelig redusert i vassdrag i Vest- og Midt-Norge. Vanntemperaturen vil øke, unntatt om vinteren i elver som fortsatt vil være dekket av is.

I denne rapporten har vi prøvd å forutsi hvilke effekter disse klimaendringene vil ha for laks i norske vassdrag. Laksebestandene i to vassdrag, et på Vestlandet (Stryneelva) og et i Nord-Norge (Altaelva) er benyttet som eksempler.

Forutsatt at laksens gytetidspunkt ikke endres, vil økt vanntemperatur vinter og vår framskynde klekkingen, og tidspunktet for når yngelen begynner å spise vil komme tidligere på våren enn i dag. Dette siste stadiet er svært ømfintlig, og kan bli kritisk i mange lakselver.

Ungfiskens vekst og overlevelse forventes å øke, og smoltalderen vil trolig avta. Derfor vil trolig smoltproduksjonen øke betydelig. Det er ventet at andelen av gyteparr vil øke i mange vassdrag.

Tidspunktet for smoltutvandring antas å bli endret på grunn av endringer i temperatur- og vannføringsregime. I elver der smoltutvandringen kontrolleres av vannføringen kan smoltutvandringen bli mindre konsentrert i tid, smoltstimene kan bli mindre og predasjonen fra marine fiskeslag kan øke. Dette kan føre til at overlevelsen fra smolt til voksen laks avtar.

Vi vet mindre om laksens liv i havet enn i ferskvann. Det er derfor vanskelig å spå hva som vil skje med laksen mens den er i havet. Det er ikke usannsynlig at utbredelsen av laksens oppvekstområder i havet vil endres. Endringer i havet kan også påvirke laksens alder ved kjønnsmodning og også den totale produksjonen av laks.

Gytevandringen opp i elvene antas å bli lettere tidlig på sommeren, mens hyppigere perioder med lav vannføring kan forsinke oppvandringen senere på sommeren. Redusert størrelse på vårflommen kan medføre at det blir en seleksjon mot en mindre størrelse på laksen i norske vassdrag enn i dag.

Emneord: Laks - klimaendring - vannføring - temperatur

Arne J. Jensen, NINA, Tungasletta 2, 7005 Trondheim.

## Abstract

Jensen, A.J. 1992. Possible effects of climatic changes on the ecology of Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). - NINA Forskningsrapport 036: 1-21.

Increases in the greenhouse gasses corresponding to a doubling of the CO<sub>2</sub> content of the atmosphere is expected to occur around 2030. The most likely scenario indicates an increase in mean temperature of 1.5 to 3.5°C in Norway, mainly due to changes in winter temperature and particular in inland areas. The precipitation is expected to increase by 5-15 percent. The winter runoff will increase manifold, while the summer runoff will decrease. The spring flood will be considerably reduced in rivers in western and central Norway. Water temperature will increase, except in winter in rivers which will continue to have an ice cover.

Possible effects of the climatic changes on the ecology of Norwegian Atlantic salmon are predicted. The salmon population in two Norwegian rivers, one in western Norway and one in northern Norway, are used as case studies.

Supposing that the spawning time of the salmon will not change, hatching of eggs as well as initial feeding of alevins will occur earlier in spring. Due to changes in water temperature and water flow regimes, the initial feeding time may be a critical period in many salmon rivers.

Growth and survival of parr are expected to increase, and smolt age will decrease. Hence, smolt production may probably increase considerably. A higher proportion of mature male parr is expected to occur in many rivers.

Altered temperature and flow regimes in rivers may change the timing of smolt runs. The smolt run may be less concentrated in time, schools may be of smaller size, and predation from marine fish species will probably increase. Hence, survival from smolt to adult may be lower than today.

In the ocean the change in climate may affect distribution, total salmon production, as well as sea age at maturity of the salmon.

The upward migration of adult salmon is expected to be easier in early summer, while in late summer droughts may more frequently prevent salmon ascent. Reduced spring peak flow may probably select for a smaller salmon size in Norwegian rivers.

Keywords: Atlantic salmon - climatic change - water flow - water temperature

Authors address: NINA, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim, Norway.

## Forord

På Det internasjonale havforskningsråds årsmøte i La Rochelle, Frankrike i oktober 1991 ble effekter av klimaendringer på laksefisk tatt opp som spesielt tema. Denne rapporten er en norsk, revidert utgave av NINAs bidrag til møtet.

De mest betydningsfulle effektene av klimaendringer for fisk i norske vassdrag er endringer i vannføring og vanntemperatur. Endringer i vannføring og vanntemperatur gjennom året er også vanlige effekter av visse typer kraftutbygginger. Når det gjelder å vurdere effekter av slike endringer på laksefisk, så har NINA opparbeidet betydelig kompetanse. Det var derfor inspirerende å forsøke å utnytte denne kompetansen på et nytt fagfelt.

Jeg vil takke Lars Petter Hansen, Bjørn Ove Johnsen, Bror Jonsson og Nils Roar Sæltun for verdifull kritikk av tidligere versjoner av rapporten.

Trondheim, november 1992

Arne Jensen

## Innhold

|  |    |
|--|----|
| <b>Referat</b> .....   | 3  |
| <b>Abstract</b> .....  | 4  |
| <b>Forord</b> .....  | 5  |
| <br>   |    |
| <b>1 Innledning</b> .....  | 6  |
| <br>   |    |
| <b>2 Endringer i vannføring og vanntemperatur</b> .....                          | 6  |
| <br>   |    |
| <b>3 Effekter av klimaendringene på laksens økologi</b> .....                    | 9  |
| 3.1 Gyting .....   | 9  |
| 3.2 Klekkeperioden .....   | 9  |
| 3.3 Tidspunkt for første næringsopptak .....                                     | 9  |
| 3.4 Vekst hos ungfisk .....  | 10 |
| 3.5 Effekter av økt vannføring og vanntemperatur<br>om vinteren på ungfisk ..... | 10 |
| 3.6 Smoltutvandring .....  | 11 |
| 3.7 Laksens liv i havet .....  | 12 |
| 3.8 Oppvandring av voksen laks i elvene .....                                    | 13 |
| <br>   |    |
| <b>4 Eksempel fra Vestlandet (Stryneelva)</b> .....                              | 14 |
| 4.1 Livshistorie .....   | 14 |
| 4.2 Mulige effekter av klimaendringen .....                                      | 14 |
| <br>   |    |
| <b>5 Eksempel fra Nord-Norge (Altaelva)</b> .....                                | 15 |
| 5.1 Livshistorie .....   | 15 |
| 5.2 Mulige effekter av klimaendringen .....                                      | 16 |
| <br>   |    |
| <b>6 Konklusjon</b> .....  | 16 |
| <br>   |    |
| <b>7 Litteratur</b> .....  | 17 |

# 1 Innledning

Målinger utført av flere uavhengige institusjoner har vist at konsentrasjonen av CO<sub>2</sub> i atmosfæren stadig øker (Bohlin 1986, Keeling 1986), og at den gjennomsnittlige globale temperaturen har økt omkring 0,5°C det siste hundreåret (Houghton & Woodwell 1989). Ei norsk ekspertgruppe har laget en rapport der de vurderer hvilke klimaendringer som vil finne sted i Norge i framtida (Eliassen et al. 1989, Eliassen & Grammelvedt 1990). Ekspertgruppa har prøvd å forutsi hvilke endringer i klimaet som vil finne sted dersom drivhusgassene øker tilsvarende en dobling av CO<sub>2</sub>-innholdet i atmosfæren i forhold til dagens nivå. Denne tilstanden antar de vil finne sted omkring år 2030.

På grunnlag av disse scenariene har Sælthun et al. (1990) spådd hvilke endringer som vil finne sted med hensyn til vannføring og vanntemperatur i norske vassdrag. Endringer i vannføring og vanntemperatur vil i sin tur påvirke livet i elver og innsjøer. Slike endringer er vanskelige å forutsi, delvis fordi vi mangler informasjon om dyrenes krav til miljøet. En art der en imidlertid har betydelig informasjon om miljøkravene, er laksen. På grunn av dens komplekse livssyklus både i ferskvann og i havet, vil effekter av endringer i klimaet være vanskelig å forutsi for laksen. På den annen side inspirerer den store mengden av informasjon som finnes om laksens miljøkrav til å lage en foreløpig vurdering av hvilke mulige effekter en klimaendring vil få for laksens økologi.

I denne rapporten er først det teoretiske grunnlaget som finnes for å kunne forutsi effekter av klimaendringer på norske laksebestander gjennomgått. Deretter har vi prøvd å forutsi konsekvensene av en dobling av CO<sub>2</sub>-innholdet i atmosfæren for laksebestandene i to norske vassdrag, et på Vestlandet og et i Nord-Norge, på grunnlag av de rapportene om endringer i vannføring og vanntemperatur som er referert ovenfor. Stryneelva i Sogn og Fjordane og Altaelva i Finnmark er valgt, på grunn av den betydelige kunnskapen vi har om disse to laksepopulasjonene.

# 2 Endringer i vannføring og vanntemperatur

Grunnlaget for å forutsi endringer av vannføring og vanntemperatur (Sælthun et al. 1990), og dermed også effektene av disse endringene for laksen, er de klimatiske scenariene som er gitt av Eliassen & Grammelvedt (1990). Disse scenariene er gitt for lufttemperatur og nedbør. Det mest sannsynlige scenariet antyder en økning i midlere lufttemperatur på fra 1,5 til 3,5°C, vesentlig om vinteren og i innlandet. Nedbøren forventes å øke gjennomsnittlig med 7-8 prosent, mest vår og sommer (**tabell 1**).

Sælthun et al. (1990) simulerte avløpet fra sju norske vassdrag for en 30-årsperiode, både for klimaet i dag og for to forskjellige scenarier. Simuleringene beskriver endringene i tre høydenivåer; fjell, mellomnivå og lavland. Modellen som ble benyttet til disse simuleringene forutsa også endringer i snødekke, jordfuktighet og grunnvannsnivå. I denne rapporten er disse simuleringene benyttet som grunnlag for å forutsi klimaendringenes virkninger på den norske laksen.

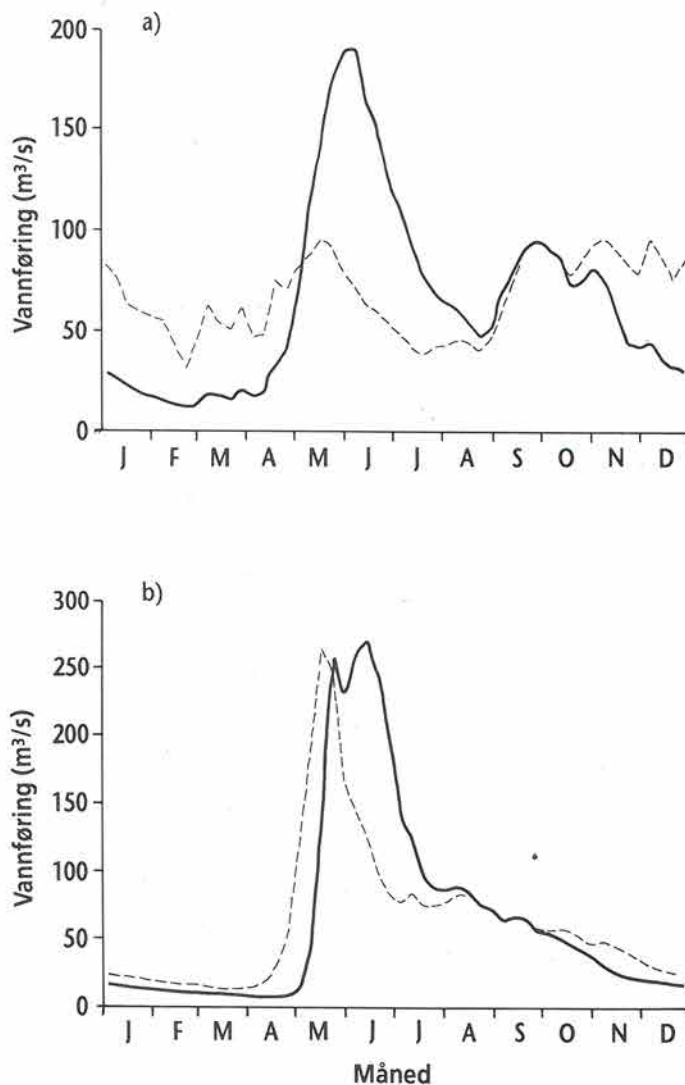
Det mest sannsynlige scenariet indikerer en moderat økning i årlig avrenning fra fjelldistrikter og distrikter med høy årlig nedbør. Den årlige avrenningen vil avta i lavlandet og i skogområder i innlandet på grunn av økt fordampning. Sesongvariasjonene vil endre seg betydelig, spesielt i områder mellom lavlandet og fjellet. Vårflommen vil bli kraftig redusert i mange vassdrag. Om vinteren vil vannføringen øke til det mangedobbelte, mens sommervannføringen vil avta. Det vil oftere bli flommer om høsten og vinteren.

**Tabell 1.** Forventet endring i lufttemperatur og nedbør i Norge på grunn av en dobling av CO<sub>2</sub>-innholdet (Eliassen & Grammelvedt 1990). - Expected change in air temperature and precipitation in Norway because of a doubling of CO<sub>2</sub> content in the atmosphere (Eliassen & Grammelvedt 1990).

|                      | Kyst | Innland |
|----------------------|------|---------|
| Lufttemperatur (°C): |      |         |
| vinter               | +3.0 | +3.5    |
| sommer               | +1.5 | +2.0    |
| Nedbør (%):          |      |         |
| vår                  | +15  | +10     |
| sommer               | +10  | +10     |
| høst                 | +5   | +5      |
| vinter               | +5   | +5      |

I denne rapporten ble laks fra en laksebestand for Vestlandet (Stryneelva) benyttet i den første simuleringen. Stryneelva ble valgt på grunn av den betydelige kunnskapen en har om denne populasjonen (Heggberget 1988, Jensen & Johnsen 1986, 1989, Jensen et al. 1991). Det eksisterer imidlertid ikke simuleringer for årlig avrenning på grunn av endringer i klima for dette vassdraget. Derfor er data fra Vosso benyttet i stedet (Sælthun et al.

1990) (**figur 1a**), idet en har antatt at det vil bli en tilsvarende endring i vannføring i disse to elvene. Den andre laksebestanden som er vurdert i denne rapporten er fra Altaelva. Endringer i vannføring i Altaelva er simulert av Sælthun et al. (1990) (**figur 1b**), og laksen er godt beskrevet av Heggberget (1988, 1989), Heggberget et al. (1986) og Saksgård & Heggberget (1987).



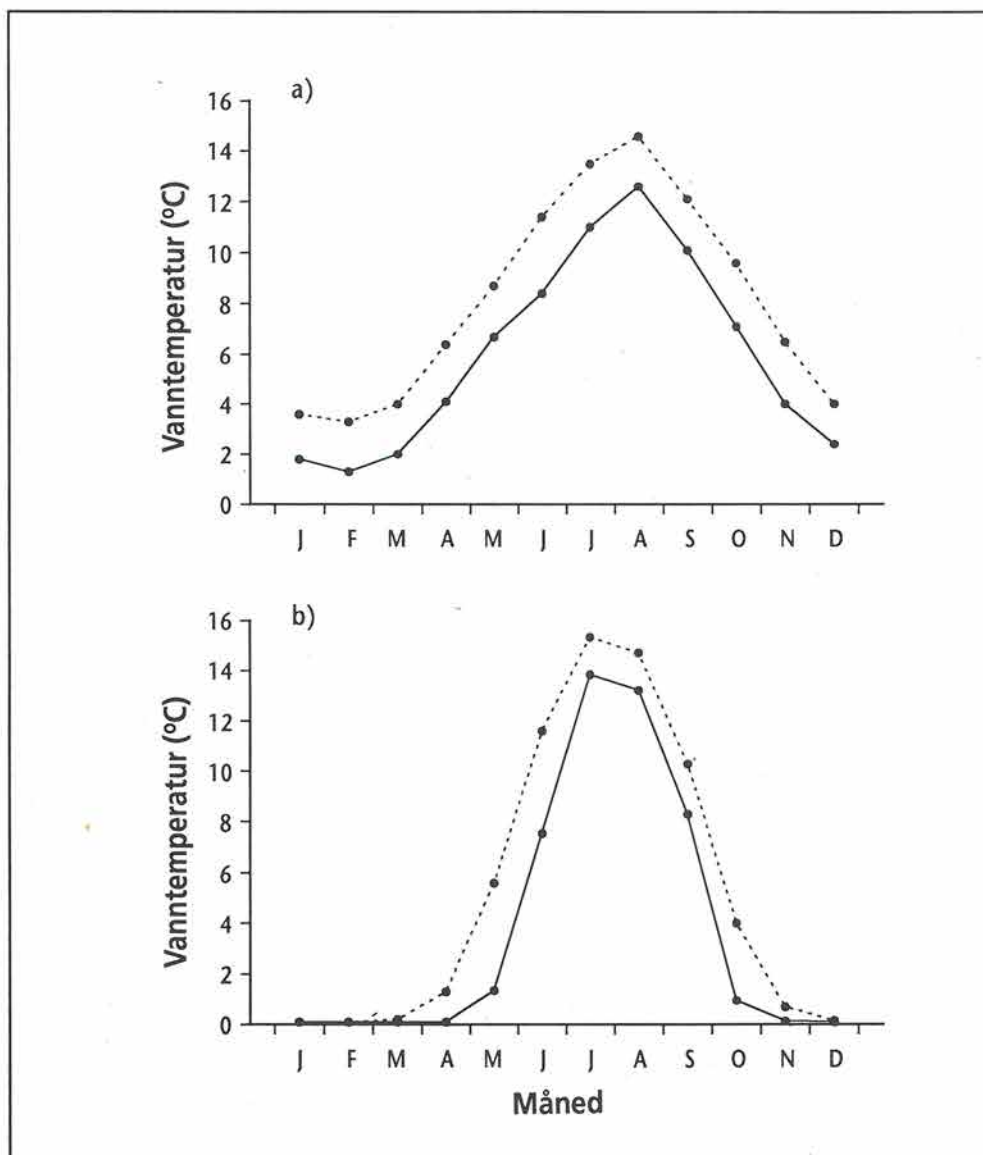
**Figur 1**

Årlig vannføring i a) Vosso (61°N), og b) Altaelva (70°N); dagens regime (heltrukket strek) og prognose for hvordan vannføringen vil bli etter en dobling av CO<sub>2</sub>-innholdet i atmosfæren (stiplet strek) (omtegnet etter Sælthun et al. 1990). - Annual water discharge in a) river Vosso (61°N), and b) river Altaelva (70°N); present regime (solid line) and predicted regime (stipled line) (redrawn with permission from Sælthun et al. 1990).



Sæltun et al. (1990) har ikke gitt noen detaljert prognose for hvordan vanntemperaturen vil endre seg i vassdragene, men de antar at vanntemperaturen vil øke tilsvarende lufttemperaturen om sommeren. Økningen av vanntemperaturen fra nær 0°C til omkring lufttemperaturen vil finne sted omkring en måned tidligere på grunn av tidligere avslutning av snøsmeltingsperioden. Derfor har vi i denne rapporten, på grunnlag av disse informasjonene og av meteorologiske data, foreslått et nytt temperaturregime etter klimaendringene for Stryneelva og Altaelva (figur

2). Stryneelva er noe påvirket av smeltevann fra Jostedalsbreen. Vanntemperaturen om sommeren vil trolig derfor ikke øke så mye som antydnet i figur 2, men det er lagt vekt på at økningen i vanntemperatur skal være representativ for vassdrag på Vestlandet. Altaelva ble regulert i 1987. I rapporten har en sett bort fra denne reguleringen.



**Figur 2**

Vanntemperatur i a) Stryneelva, og b) Altaelva; dagens regime (heltrukket strek), og forventet regime etter en dobling av CO<sub>2</sub>-innholdet i atmosfæren (stiplet strek). - Water temperature in a) river Stryneelva and b) river Altaelva; present regime (solid line), and expected regime after doubling of the CO<sub>2</sub> content of the atmosphere (dotted line).

## 3 Effekter av klimaendringene på laksens økologi

### 3.1 Gyting

Fotoperioden er den viktigste miljøfaktoren når det gjelder å kontrollere utviklingen av endokrine og andre fysiologiske endringer som regulerer gytetidspunktet hos laksefisk (deVlaming 1972, MacQuarrie et al. 1978, Whitehead et al. 1978). Men vanntemperaturen under kjønnsmodningen kan også ha innflytelse på gytetidspunktet (Henderson 1963, Morrison & Smith 1986). Gytetidspunktet kan variere med opp til to måneder hos geografisk nærliggende populasjoner av laks (Heggberget 1988). Dette tyder på at hvis daglengden er det viktigste signalet som setter i gang gytingen, er laksepopulasjoner som gyter ved forskjellige daglengder tilpasset til forskjellige fotoperioder.

Gjennomsnittlig vanntemperatur i ti norske elver varierte mellom 1,0 og 4,7°C i laksens viktigste gyteperiode. Dette viser at laks fra forskjellige elver gyter ved forskjellig vanntemperatur (Heggberget 1988). Peterson et al. (1977) observerte at laksen i Miramichi River gyter mens vanntemperaturen er 6°C og fallende. Dette kan tyde på at laks i Norge gyter ved lavere temperaturer enn laks i Canada.

Gytingen finner sted på et tidspunkt som gir optimal overlevelse for yngelen (Heggberget 1988, Jensen et al. 1991). Dette viser at gytingen i den enkelte laksebestand er tilpasset en helt spesiell fotoperiode. Det er usikkert om eventuelle klimaendringer vil påvirke gytetidspunktet, men vi forutsetter her at det ikke endres. Vanntemperaturens betydning for gytetidspunktet bør imidlertid studeres grundigere.

### 3.2 Klekkeperioden

Vanntemperaturen under eggutviklingen har stor innflytelse på klekkesidspunktet hos laksefisk, og det er utviklet modeller som beskriver utviklingen i forhold til vanntemperaturen (Alderdice & Velsen 1978, Crisp 1981, Jungwirth & Winkler 1984, Humpesch 1985, Tang et al. 1987, Elliott et al. 1987, Beacham & Murray 1990). Men i tillegg til vanntemperaturen kan utviklingstiden også være genetisk påvirket (McIntyre & Blanc 1973, Sato 1980, Beacham 1988). Videre kan den være påvirket av brå endringer i vanntemperatur (Heggberget & Wallace 1984), oksygeninnhold i vannet (Silver et al. 1963, Garside 1966) og lysintensitet (Kwain 1975).

Utviklingstida fra eggene befruktes og til de klekker er beskrevet matematisk for laks ved forskjellige temperaturer av Crisp (1981). Crisp hadde data fra klekkeeksperimenter utført ved temperaturer mellom 2,4 og 12°C da han laget sin modell. Eksperimenter ved temperaturer mellom 0,1 og 1,3°C er senere utført av Heggberget & Wallace (1984) og Wallace & Heggberget (1988). Deres konklusjon var at Crisps ligning 1b beskrev utviklingstida for egg også ved temperaturer nær null tilfredsstillende:

$$(1) \quad \log D = b \log (T - \alpha) + \log a \\ = -2.6562 \log (T + 11.0) + 5.1908$$

D = inkubasjonstid (dager), T = temperatur (°C), og a;  $\alpha$  and b er konstanter (Crisp 1981, ligning 1b).

En klimaendring vil gi økt vanntemperatur om vinteren, og dermed framskynde klekkingen.

### 3.3 Tidspunkt for første næringsopptak

Etter at eggene har klekket vil yngelen fortsatt holde seg skjult nede i grusen i flere uker, og i denne perioden overlever de på næringen fra plommesekken. En kort periode før plommesekken er brukt opp kommer yngelen opp fra grusen og begynner å beite på næringsdyr fra elva. Varigheten av stadiet fra klekking og til yngelen begynner å spise er nesten bare avhengig av vanntemperaturen, og denne sammenhengen er beskrevet matematisk av Jensen et al. (1989b) for temperaturer i området 3,9 - 10,4°C:

$$(2) \quad D = 472 T^{-1.27}$$

hvor D = antall dager etter klekking og T = vanntemperatur (°C).

Yngelen kommer opp fra grusen omtrent samtidig som de begynner å ta til seg ytre næring. Derfor kan vi som et alternativ til ligning (2) beregne tida fra klekking og til yngelen kommer opp av grusen etter en formel laget av Crisp (1988).

Økt vanntemperatur vinter og vår vil medføre at tida fra eggene klekker og til yngelen begynner å spise blir kortere. Dette, i tillegg til tidligere klekking, gjør at yngelen vil begynne å spise betydelig tidligere på våren enn de gjør i dag.

Stadiet når yngelen begynner å spise er svært kritisk, og dødeligheten er meget høy. Hver enkelt laksebestand er trolig tilpas-

set det fysiske miljøet på en slik måte at hovedmengden av yngelen kommer opp av grusen og begynner å spise når vannføring og vanntemperatur gir optimal overlevelse. Siden utviklingstida både for egg og plommeseekkyngel er sterkt avhengig av vanntemperaturen, virker seleksjonen sannsynligvis først og fremst på gytetidspunktet. Gytingen finner sted på det tidspunktet som gjør at yngelen blir ferdig utviklet til rett tid. I vintervarme elver gyter derfor laksen sent, mens den i vinterkalde elver gyter tidligere (Heggberget 1988). I norske elver er laksens gyting tilpasset slik at yngelen ikke blir ferdig utviklet til å begynne å spise før vanntemperaturen når 8°C om våren. I tillegg unngår de dette stadiet når vårflommen er på det høyeste (Jensen et al. 1991). Det synes som om det forekommer to forskjellige strategier for å oppnå dette: (1) tidspunktet for å begynne å spise oppnås før vårflommen kulminerer, eller (2) etter vårflommen. Valg av strategi avhenger av vanntemperatur- og vannføringsregime i hver enkelt elv.

Etter en klimaendring vil både vanntemperatur- og vannføringsregimet bli endret. Derfor risikerer trolig yngelen i enkelte elver å nå dette ømfintlige stadiet på et tidspunkt mens vanntemperatur eller vannføring er uakseptabel, noe som vil medføre økt dødelighet. Derfor synes det som om yngelstadiet kan bli kritisk for enkelte laksebestander i framtida.

### 3.4 Vekst hos ungfisk

Når plommesekken er oppbrukt, er laksungenes vekst hovedsaklig avhengig av næringsforholdene i elva, vanntemperaturen og vekta av fisken (Donaldson & Foster 1940, Baldwin 1957, Brett et al. 1969, Elliott 1975a, b, Spigarelli et al. 1982). Under forhold der det er rikelig med næring vil den optimale temperaturen for vekst variere fra art til art (Brett et al. 1969, Elliott 1975a, b, Hokanson et al. 1977). Hos sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) var veksten optimal ved 15°C når det var overskudd på mat, men den optimale temperaturen avtok gradvis ettersom næringstilgangen ble redusert (Brett et al. 1969). En tilsvarende modell for ørret ble utviklet av Elliott (1975a, b). Elliott fant at den optimale temperaturen for vekst av ørret var 13°C når næringstilgangen var ubegrenset, mens veksten stoppet helt opp når temperaturen avtok til lavere enn 4°C.

Det finnes ingen tilsvarende modell for vekst av laksunger, men den optimale temperaturen for vekst synes å være omtrent 16-17°C når det er overskudd på mat (Siginevich 1967, Dwyer & Piper 1987). Ved temperaturer lavere enn en viss grense endrer laksungene atferd. Da flytter de seg bort fra strykepe og skjuler seg under steiner i roligere vann, og slutter nesten helt å spise

(Allen 1940, 1941, Gibson 1978, Gardiner & Geddes 1980, Rimmer et al. 1983, 1984). Denne temperaturgrensen for endring av atferd synes ikke å være den samme over hele laksens utbredelsesområde, men varierer fra vassdrag til vassdrag avhengig av temperaturregimet i den enkelte elv (Jensen 1990). I kjølige norske lakseelver synes denne grensen å ligge ved ca. 7°C (Jensen & Johnsen 1986), som er det samme som er observert i Storbritannia av Allen (1940, 1941) og Gardiner & Geddes (1980). Det finnes også en øvre temperaturgrense for vekst (ca. 22,5°C), og øvre ultimate letale temperatur for laks er funnet å være 27,8°C (Garside 1973, Elliott 1991).

I mangel på en vekstmodell for laks er det i denne rapporten benyttet en modifisert versjon av Elliotts (1975a, b) vekstmodell for ørret. Den samme vekstraten er benyttet, men den optimale temperaturen for vekst er økt til 16°C. Det antas at det foregår lite vekst ved temperaturer under 7°C. Maksimumstemperaturen for vekst ble økt parallelt med den optimale temperaturen, dvs. fra 19,5°C to 22,5°C. Det ble forutsatt at næringsforholdene for laksungene vil være av samme størrelsesorden før og etter klimaendringen.

I elver hvor vanntemperaturen også etter klimaendringen vil forbli lavere enn 16-17°C og næringsforholdene er tilfredsstillende, vil økt temperatur på grunn av klimaendringen medføre økt veksthastighet hos laksunger, og dermed lavere smoltalder. I elver hvor vanntemperaturen i deler av året vil bli høyere enn denne grensen vil veksten bli langsommere i disse periodene. I elver med dårlige næringsforhold for laksungene kan veksthastigheten avta også ved temperaturer lavere enn 16-17°C. Men generelt vil lengden av vekstsesongen øke, og dette vil føre til bedre årlig tilvekst, og dermed lavere smoltalder enn i dag. Årlig dødelighet for lakseparr er estimert til 40-60 prosent (Elson 1975, Symons 1979), og smoltproduksjonen er omvendt proporsjonal med smoltalderen (Symons 1979). Derfor ventes smoltproduksjonen å øke i de fleste norske lakseelver.

God vekst gir høy andel av gyteparr (Thorpe et al. 1982, Dalley et al. 1983, Randall et al. 1986, Thorpe 1986), og derfor ventes andelen av gyteparr å øke i norske elver i framtida.

### 3.5 Effekter av økt vannføring og vanntemperatur om vinteren på ungfisk

Økt vannføring og vanntemperatur om vinteren medfører trolig økt overlevelse av laksunger. I norske elver er vannføringen van-

ligvis lavest om vinteren, og det arealet som er dekket av vann på den tida er trolig begrensende for både produksjon av bunn- dyr og for antall tilgjengelige skjulesteder for laksunger. Laksungene blir fotonegative om vinteren, dvs. at de skyr lyset, og gjemmer seg derfor under steiner og på andre skjulesteder om vinteren (Lindroth 1955, Gibson 1978, Rimmer et al. 1983, 1984, Rimmer & Paim 1990). Derfor er størrelsen på det tilgjengelige habitat om vinteren viktig for overlevelse av laksunger (Rimmer et al. 1983). Bygging av terskler øker vannstanden i kulpene, og øker dermed overlevelsen av laksefisk om vinteren (Saunders & Smith 1962, Näslund 1987). Chadwick (1982) rapporterte høy dødelighet av lakseegg i perioder med lav vannføring etter at gytingen hadde foregått på høy vannføring. Orkla i Sør-Trøndelag er regulert, og vannføringsregimet er betydelig endret. Om vinteren er det nå pålegg om at vannføringen skal være minst 10 m<sup>3</sup>/s på strekningen ovenfor Brattset kraftverk, mens det hendte at vannføringen var så lav som 1 m<sup>3</sup>/s før utbyggingen. Dette er trolig hovedårsaken til at produksjonen av lakse-smolt har økt fra 4 pr. 100 m<sup>2</sup> før kraftutbyggingen til 5-11 pr. 100 m<sup>2</sup> i dag (Hvidsten 1993). Tilsvarende har Wolff et al. (1990) registrert mer enn en dobling av bestanden av ørret etter at minimumsvannføringen ble øket i Douglas Creek, Wyoming, USA.

Økt vanntemperatur om vinteren kan medføre at andelen av gyte-parr som vandrer ut av elva som smolt neste vår øker. Berglund et al. (1991) viste i et eksperiment at ved å oppbevare utgytt gyte-parr ved en temperatur på 4-7°C høyere enn den vanlige elvetemperaturen fra desember til april, så økte andelen av fisk som vandret ut som smolt til samme nivå som for umoden laks.

### 3.6 Smoltutvandring

Fotoperioden om våren er identifisert som den viktigste miljø-faktoren som kontrollerer forvandlingen fra ungfisk til smolt (Wedemeyer et al. 1980). Etter at forvandlingen fra parr til smolt har funnet sted, er det spesielle miljøvariable som initierer smoltutvandringen. Hvilke variable som er viktigst, varierer fra elv til elv. Vanntemperatur, vannføring, skydekke og månefase er nevnt som aktuelle triggerere for smoltutvandringen (Foerster 1937, White 1939, Österdahl 1969, Baglinière 1976, Solomon 1978, Grau 1982, Jonsson & Ruud-Hansen 1985, Hesthagen & Garnås 1986). Noen forfattere har spesielt trukket fram at en spesiell temperaturgrense må passeres før smoltutvandringen finner sted, enten 5°C (Fried et al. 1978) eller 10°C (Elson 1962, Jessop 1975). I Imsa i Rogaland ble ikke smoltutvandringen initiert av en spesiell temperaturgrense eller et bestemt antall dag-

grader, men ble kontrollert av en kombinasjon av aktuell temperatur og økning i vanntemperaturen i løpet av våren (Jonsson & Ruud-Hansen 1985). I Orkla i Sør-Trøndelag ble smoltutvandringen korrelert til endringer i vannføringen. Temperaturen var bare 2-3°C da smoltutvandringen tok til, og dette tyder på at vanntemperaturen i denne elva har liten innflytelse på smoltutvandringen (Hesthagen & Garnås 1986). Også i andre elver er det registrert en klar sammenheng mellom smoltutvandring og vannføring (Allen 1944, Hoar 1953, Österdahl 1969, Baglinière 1976, Nott 1973).

Uansett hvilke av disse faktorene det er som initierer smoltutvandringen, så kan endringer i vannføring eller vanntemperatur endre tidspunktet for smoltutvandring, med betydelige skader for laksebestanden. Dette skyldes at laksens overlevelse i sjøen delvis avhenger av tidspunktet for når smolten går ut i sjøen. Forsinket smoltutvandring har forårsaket redusert overlevelse til voksen laks (Cross & Piggins 1982, Hansen 1987), og eksperimenter der en har satt ut merket smolt med regelmessige mellomrom har vist at en kort periode om våren var det optimale tidspunktet for å forlate elva (Larsson 1977, Hansen & Jonsson 1989).

Idet smolten vandrer ut i havet er den utsatt for betydelig predasjon fra fugl (Piggins 1959, Thurow 1966, Larsson 1985, Reitan et al. 1987, Hvidsten & Møkkelgjerd 1987, Hvidsten & Lund 1988). I brakkevannsområder og fjorder i Midt-Norge er også smolten utsatt for predasjon fra marine fiskeslag, spesielt torsk og sei (Hvidsten & Møkkelgjerd 1987, Hvidsten & Lund 1988). For å unngå predasjon forlater smolten elva i stimer, og om natta (Hayes 1953, Thorpe & Morgan 1978, Thorpe et al. 1981, Hesthagen & Garnås 1986). Hvidsten & Hansen (1988) satte ut Carlin-merket lakse-smolt gjennom flere år, og fant at vannføringen da smolten ble satt ut var av stor betydning for overlevelsen. Høy vannføring forbedret overlevelsen betydelig. De mente at den viktigste årsaken til dette var at høy vannføring like etter utsetting beskyttet smolten mot predasjon fra marin fisk. I Orkla observerte Hvidsten & Johnsen (1993) økt gjenfangst fra smolt når de ble satt ut i store stimer av villsmolt. Dette viser at stiming er viktig for å unngå predasjon.

En endring i klimaet vil redusere vårflommen i mange norske vassdrag. I elver hvor det er vannføringen som er triggeren for å sette i gang smoltutvandring, kan utvandringen bli mindre konsentrert i tid, stimene av smolt kan bli mindre, og predasjonen fra torsk og sei så vel som fra fugl vil trolig øke. Derfor kan overlevelsen fra smolt til voksen laks i slike elver bli lavere etter klimaendringen.

### 3.7 Laksens liv i havet

Det er antatt at en klimaendring av den størrelse som er antydnet i tabell 1 forventes å gi en generell oppvarming av havet utenfor norskekysten på omkring 2°C (Øiestad 1990). Øiestad (1990) tror at denne temperaturøkningen fører til en økning av bestandene av fiskearter som torsk, sild og lodde nord for 62°N til et nivå på høyde med de historiske maksimalsverdier. Spådommer for både evertebrater og fiskefauna indikerer at næringstilgangen for laksen på beiteområdene i havet vil øke eller i det minste bli like gode som i dag (Øiestad 1990).

Så snart laksesmolten har vandret ut i sjøen er lite kjent om dens bevegelser. Kunnskapen om laksens biologi i denne perioden er sparsom (Reddin & Short 1991), og vi vet omtrent ingenting om norske populasjoner fra de forlater kysten og til de kommer til beiteområdene i havet. Beiteområdene for norsk laks er i nordlige del av Norskehavet, og laksen er funnet både utenfor Færøyene og utenfor norskekysten (Mills 1989).

Selv om temperaturer på 16-17°C synes å være optimale for vekst av ungfisk av laks (Siginevich 1967, Dwyer & Piper 1987), er slike temperaturer sjeldent tilgjengelige for dem i havet. Erfaringer fra forskjellige fiskerier og fra forsøksfartøy viser at akseptable temperaturer i det marine stadiet er mellom 4 og 12°C (Saunders 1986). Temperaturmålinger fra beiteområdene for norske stammer av laks er sparsomme, men laks nær Vest-Grønland og ved Davisstredet er sjelden funnet i kaldere vann enn 2°C (May 1973). De beste fangstene på og øst for Grand Bank i mai er gjort ved temperaturer på 5-8°C (Reddin 1985), og i området ved Vest-Grønland om sommeren og høsten ved temperaturer fra 3 til 8°C (May 1973). Alm (1958) rapporterte at laksen i Østersjøen vandrer til dypere, kaldere vann når overflate-temperaturen overstiger 11-12°C, og returnerer til overflatelagene igjen når de avkjøles til 11-12°C. Thurow (1966) mener at sjøtemperaturer fra 2 til 8°C er optimale for laksen i Østersjøen.

Laksen kan takle oppvarmingen av havet enten ved fortsatt å bli i det samme beiteområdet som i dag, og dermed godta en temperaturøkning i havet på ca. 2°C, eller vandre nordover til nye områder med temperaturer tilsvarende de som foretrekkes i dag. Beiteområdene kan være sterkt bundet til roterende havstrømmer (Stewart 1978). Forandringer i klimaet kan påvirke styrken på havstrømmene, og dermed også plasseringen av strømvirvlene.

At en klimaendring kan påvirke utbredelse og populasjonsstørrelse hos mange marine fiskeslag er påvist av Cushing (1983).

Dunbar & Thomson (1979) forklarte nærvær eller fravær av laks ved Vest-Grønland med klimatiske forandringer. Perioder med mye laks i området synes å ha sammenheng med synkende temperaturer i overflatelagene, og ikke med varmeperioder. De antok at grunnen til at laksen er blitt mer vanlig i området skyldes at virvelstrømmen i Labradorhavet har trukket nordover, samtidig med at Vest-Grønlandsstrømmen har blitt sterkere.

Den nordlige grensen for utbredelsen av laksen i Nordøst-Atlanteren var ved århundreskiftet elva Pechora og øya Varandei i USSR (MacCrimmon & Gots 1979). Men sannsynligvis på grunn av varmere klima i perioden 1919 til 1938, fulgt av en kraftig strøm av varmt vann fra Atlanterhavet, bredte laksen seg østover til Karahavet, og gytte i Karaelva fra 1932 av (Jensen 1939, Berg 1948).

Temperaturforholdene i havet har sannsynligvis innvirkning på total lakseproduksjon. Scarnecchia (1984) oppnådde signifikant korrelasjon mellom lav sjøtemperatur i april-juli og reduksjon i primærproduksjon, biomasse av zooplankton, reduserte mengder og endret utbredelse av pelagiske småfisk og fangstmengde av laks i Nordøst-Atlanteren. Reddin (1988) antydnet lignende sammenheng i Nordvest-Atlanteren.

Temperaturen kan også ha betydning for laksens alder ved kjønnsmodning. Scarnecchia (1983) påpekte at laks fra elver på Sør-Island og Vest-Island kommer ut i relativt varmt sjøvann og returnerer som smålaks. De fra nordlige og nordøstlige elver går ut i kaldt sjøvann og produserer en mindre andel smålaks. Han påviste at sjøtemperaturen i juni forklarer mye av variasjonen i forholdet mellom ensjø vinter- og flersjø vinter-laks på Island. Tilsvarende viste Saunders et al. (1983) at kalde vintrer hemmet kjønnsmodningen hos laks som ble oppdrettet i oppdrettsanlegg, og reduserte forholdet ensjø vinter-/flersjø vinterlaks. Men resultater oppnådd av Martin & Mitchell (1985) peker i direkte motsatt retning av det som Scarnecchia (1983) og Saunders et al. (1983) fant. Martin & Mitchell (1985) undersøkte mulige påvirkninger av sjøtemperaturen på alderen til laks som returnerte til kysten av England. De benyttet fangstdata fra området ved River Dee, og fant at en økning i temperaturen i Subarktisk var korrelert til økende antall av flersjø vinter-laks og færre som ensjø vinter-laks. Martin & Mitchell (1985) foreslo som mulig forklaring på forskjellene fra det Scarnecchia (1983) og Saunders et al. (1983) fant, at de som returnerte til området ved River Dee fritt kunne unngå områder med kaldt vann, mens de andre ble holdt innesperret eller av andre grunner ikke kunne unngå de kalde sjøtemperaturene.

Denne oversikten over forholdene for laksen i havet viser at en økt sjøtemperatur trolig vil påvirke utbredelsen av laks i havet, produksjonen av laks, og forholdet mellom smålaks og storlaks. Men dagens kunnskaper er for begrenset til å kvantifisere endringene.

### 3.8 Oppvandring av voksen laks i elvene

Vannføringen er den faktoren som oftest blir sitert som den som har størst påvirkning på oppvandringen av voksen laks i elvene. Men vannføringens betydning blir ofte påvirket av andre faktorer, slik som vanntemperatur, skydekke, lufttrykk, turbiditet, vannkvalitet og generelle værforhold, vind og tidevann (Banks 1969). Økninger i vannføring stimulerer laksen til å vandre opp i elva, både i tilfeller med og uten fysiske hindringer (Huntsman 1939, 1948, Hayes 1953, Harriman 1961, Jensen et al. 1986, Jensen & Hvidsten 1986). Men i enkelte tilfeller klarer laksen å passere vanskelige hindringer bare ved helt spesielle vannføringer (Stuart 1962, Jensen et al. 1989a). Oppvandringen blir forsinket i øvre del av Vefsna i år med høy vannføring i forhold til i tørre år, noe som viser at vannføringen periodevis kan bli for høy til at laksen klarer å passere enkelte av fossene i vassdraget. Men også ved for lav vannføring hender det at oppvandringen stoppes (Jensen et al. 1986, 1989a).

Vanntemperaturen er en viktig faktor for oppvandring av laks, spesielt tidlig på sommeren. Selv små hindringer er vanskelige å passere ved vanntemperaturer lavere enn ca. 5-8°C (Menzies 1939, Pyefinch 1955, Jackson & Howie 1967, Jensen et al. 1989a). Laksen klarer ikke å passere den første fossen (Forsjordfossen) i Vefsna i Nordland før vanntemperaturen har økt til 8°C, og vannføringen har sunket til under 300 m<sup>3</sup>/s.

I Vefsna førte temperaturøkninger til at laksen vandret oppover vassdraget (Jensen et al. 1986). I motsetning til dette konkluderte Hayes (1953), MacKinnon & Brett (1953) og Jackson & Howie (1967) med at når vanntemperaturen har økt til over den kritiske grensen som er nødvendig for at laksen skal kunne vandre oppover vassdraget, så har temperaturen liten innflytelse på oppvandringen.

For høye vanntemperaturer kan medføre redusert oppvandring. Elson (1969) konkluderte med at intensiteten i lakseoppgangen økte med økende vanntemperatur opp til 22°C, og deretter avtok den igjen i Miramichi River. I elva Dee beregnet Alabaster (1991) at oppvandringen avtok til det halve når gjennomsnittlig maksimum uketemperatur økte til 19,5°C, og ble redusert til en fjerdedel ved 25,5°C.

Andelen av smålaks i en laksestamme synes å være omvendt proporsjonal med vannføringen i elva og lengden av elva (Schaffer & Elson 1975, Power 1981, Scarnecchia 1983). Høy vannføring i perioden når laksen vandrer opp i elva synes å være viktigere for storlaks enn smålaks. I lmsa i Rogaland var storlaks mer avhengig av høy vannføring under oppvandringen enn smålaks (Jonsson et al. 1990). Noen av de mest storvokste laksestammene i Norge finnes i elver der både flomvannføringen og gjennomsnittsvannføringen er spesielt høy (f. eks. Altaelva, Eira, Stryneelva og Drammenselva). Dette tyder på at en redusert flomvannføring som følge av klimaendringen kan føre til en seleksjon mot en mindre størrelse på laksen i norske elver.

Klimaendringen medfører både en tidligere temperaturøkning om våren og en reduksjon i størrelsen på vårfloppen (**figur 1**, **figur 2**). Av begge grunner vil det bli lettere for laksen å vandre forbi hindringer tidlig på sommeren, og det antas at oppvandringen i enkelte elver vil kunne skje tidligere enn i dag. På den annen side vil vannføringen bli lavere i juli og august, og perioder med for lav vannføring for oppvandring vil forekomme oftere enn i dag.

## 4 Eksempel fra Vestlandet (Stryneelva)

### 4.1 Livshistorie

Stryneelvas nedslagsfelt er 546 km<sup>2</sup>, og gjennomsnittlig årlig vannføring er 33 m<sup>3</sup>/s. Laksen kan vandre 27 km opp fra elvemunningen, medregnet det 13 km lange Strynevatnet. Årlig fanges ca. 2 tonn laks i vassdraget. Også aure og røye finnes i vassdraget.

Laksen gyter i Stryneelva i november-desember, men den viktigste gyteperioden er 15.-25. november (Heggberget 1988). Eggene klekkes i slutten av april, og yngelen begynner å spise først på juni (figur 3) (Jensen et al. 1991).

Gjennomsnittlig smoltalder er  $3,3 \pm 0,1$  år (variasjon 2-5), og gjennomsnittlig smoltlengde er  $124,7 \pm 1,4$  mm. Ett år gamle laksunger er i gjennomsnitt 45 mm. Årlig tilvekst for 1+ og 2+ ungfisk er i gjennomsnitt 28 mm, og på grunn av at vekstsesongen (definert som antall dager med en vanntemperatur høyere enn 7°C) i gjennomsnitt er 149 døgn (variasjon 119-178), er gjennomsnittlig daglig lengdeøkning 0,19 mm (Jensen & Johnsen 1989).

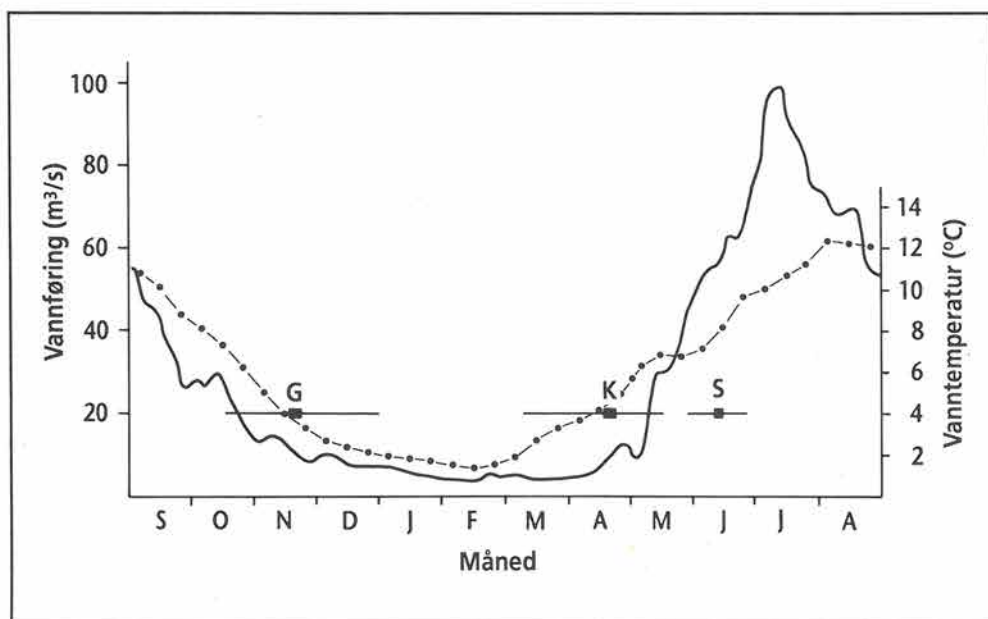
Jensen & Johnsen (1989) beregnet tettheten av laksunger (unntatt årsyngel) til å være 54-102 pr. 100 m<sup>2</sup>, mens tettheten av

aureunger, den eneste andre arten av betydning i elva, var 6-10 pr. 100 m<sup>2</sup>.

Laksen i Stryneelva er en typisk storlaksstamme. Omkring 75 prosent av både hannfisk og hunnfisk tilbringer tre vintrer i havet etter smoltutvandring før de vender tilbake til elva for å gyte. Gjennomsnittsvakta for laksen etter en, to og tre vintrer i havet er henholdsvis 1,9, 6,9, og 10,3 kg (Jensen & Johnsen 1989).

### 4.2 Mulige effekter av klimaendringen

På grunn av høyere vanntemperatur i Stryneelva vinterstid etter klimaendringen (figur 2a) venter en at klekking av lakseeggene vil skje ca. 32 dager tidligere enn i dag. Det betyr at midtpunktet for klekkingen forventes å finne sted omkring 19. mars, sammenlignet med ca. 20. april i dag. Tidspunktet for yngelens første fødeopptak vil inntre omkring 31 dager tidligere enn i dag (ca. 5. mai, sammenlignet med ca. 5. juni i dag). Siden både temperaturøkningen om våren og tidspunktet for yngelens første næringsopptak antas å finne sted en måned tidligere enn i dag, vil vanntemperaturen etter klimaendringen sannsynligvis bli omtrent som i dag (omkring 8°C) ved dette kritiske stadiet (figur 2a). Som figur 2 viser, vil vannføringen på dette tidspunktet av året bli betydelig redusert i forhold til i dag. Derfor venter en ikke at stadiet for første næringsopptak vil bli mer kritisk enn i dag i dette vassdraget.



**Figur 3**

Dagens vannføring (heltrukket strek) og vanntemperatur (stiplet strek) i Stryneelva. Gytetida (G), klekketida (K) og tidspunkt for når yngelen begynner å spise (S) er også angitt. - Present water discharge (solid line) and water temperature (stippled line) regimes in the river Stryneelva. Spawning time (G), hatching time (K) as well as time for initial feeding of alevins (S) are also given.

Økt sommertemperatur og lengre vekstsesong, slik som antydnet i **figur 2a**, vil ifølge vekstmodellen føre til at yngelens gjennomsnittslengde etter første sommer øker fra 45 til ca. 65 mm. Andre sommer antas tilveksten å øke fra 28 til ca. 46 mm. Dette vil føre til en ny smoltalder på ca. 2,0 år. Siden normal årlig dødelighet for laksunger er omkring 40-60 prosent (Elson 1975, Symons 1979), synes den reduserte smoltalderen å føre til en dobling av smoltproduksjonen i Stryneelva.

Eventuelle effekter av klimaendringen på smoltutvandringen fra Stryneelva er umulig å forutsi, siden vi verken vet tidspunktet for smoltutvandring eller de omgivelsesfaktorene som regulerer smoltutvandringen fra elva.

Etter en eventuell klimaendring slik som beskrevet ovenfor vil den voksne laksen som vandrer opp i vassdraget møte ei elv med et helt annet vannføringsregime enn i dag (konferer **figur 1a**). Vårflommen vil sannsynligvis bli betydelig redusert, og når den voksne laksen kommer til elva (vanligvis i juni/juli i dag), vil vannføringen bare være omtrent halvparten så stor som nå. Dette vil igjen føre til at storlaksen, som er i flertall i dag, vil nøle med å vandre opp i vassdraget. Den reduserte vannføringen i denne perioden vil trolig føre til en seleksjon mot en mindre laksetype i vassdraget, og til at laksen vandrer opp i vassdraget tidligere på sommeren enn i dag.

## 5 Eksempel fra Nord-Norge (Altaelva)

### 5.1 Livshistorie

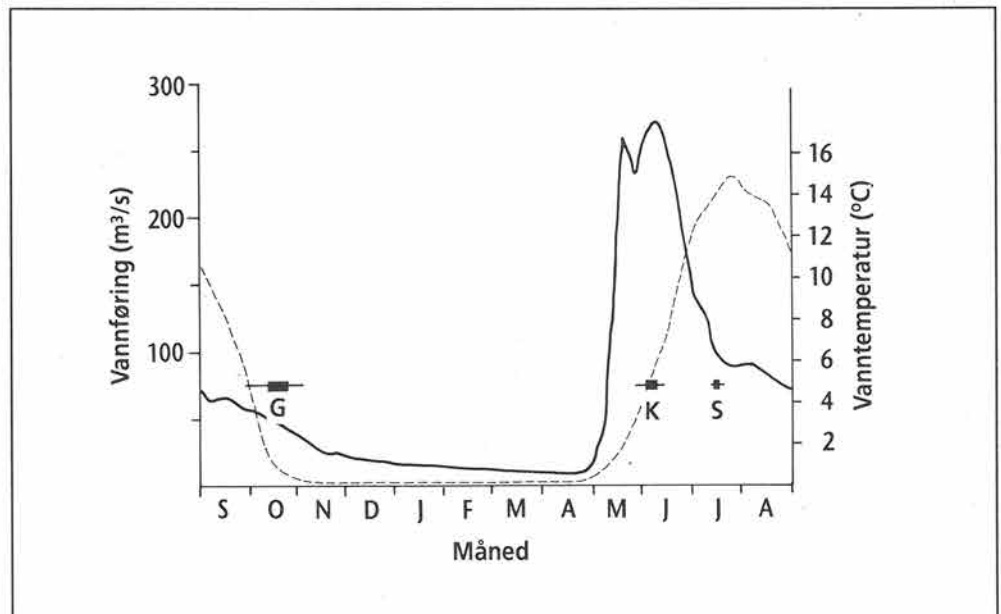
Altaelva har et nedslagsfelt på 7 400 km<sup>2</sup>, og gjennomsnittlig årlig vannføring er omkring 77 m<sup>3</sup>/s. Laksen kan vandre 46 km oppover i vassdraget. Laksen er det viktigste fiskeslaget i Altaelva, og gjennomsnittlig årlig fangst de ti siste årene var ca. 19 tonn. Den gytemodne hunnfisken domineres av fisk som har vært 3 vintrer i sjøen, mens hannfisken domineres av to grupper; en-sjøvinter-fisk og tre-sjøvinter-fisk. Laksens gjennomsnittsvekt etter en, to og tre vintrer i sjøen er 2,1, 6,7 og 10,7 kg (Saksgård & Heggberget 1987, Heggberget 1989).

Altalaksen gyter mellom 5. oktober og 5. november, med hovedtyngden omkring 20. oktober (Heggberget 1988). Ut fra vanntemperaturen har vi beregnet at eggene klekker først på juni, og yngelen begynner å spise omkring 10. juli (**figur 4**).

Både tetthet og vekst hos ungfisk av laks er høyest i den øverste tredjedel av elva, og i dette området er smoltens gjennomsnittsalder og -størrelse henholdsvis  $3,85 \pm 0,07$  år, og  $153 \pm 3$  mm (Heggberget 1989). Gjennomsnittslengden for ett år gammel fisk er 43 mm, og årlig tilvekst for 1+ og 2+ ungfisk er i gjen-

**Figur 4**

Dagens vannføring (heltrukket strek) og vanntemperatur (stiplet strek) i Altaelva. Gytetida (G), klekketida (K) og tidspunkt for når yngelen begynner å spise (S) er også angitt. - Present water discharge (solid line) and water temperature (stippled line) in the river Altaelva. Spawning time (G), hatching time (K) as well as initial feeding time (S) are also given.





nomsnitt 31 mm (Heggberget et al. 1986). Vekstsesongens lengde, dvs. antall dager med en vanntemperatur høyere enn 7°C, er i gjennomsnitt ca. 98 dager (variasjon 82-112). Gjennomsnittlig daglig lengdeøkning blir dermed 0,32 mm.

## 5.2 Mulige effekter av klimaendringen

Til tross for høyere vintertemperatur vil Altaelva trolig forbli dekket av is i flere måneder hver vinter. Men denne perioden vil bli kortere enn i dag. Lakseeeggenes inkubasjonstid vil ifølge ligning (1) bli ca. 23 dager kortere. Dersom gytingen foregår til samme tid som i dag, vil eggene i gjennomsnitt klekke omkring 18. mai, mot ca. 10. juni i dag. Beregninger tyder på at yngelen vil begynne å spise ca. 23 dager tidligere enn i dag (17. juni mot 10. juli i dag). Både temperaturøkningen om våren og vårflommen synes å komme tre uker tidligere enn i dag. Dette gjør at yngelen vil begynne å spise ved omtrent samme vanntemperatur (12-13°C, **figur 4**) og vannføring (**figur 1b**) som i dag, noe som tyder på at yngelens overlevelse vil bli omtrent som nå.

Ifølge vekstmodellen vil økt sommertemperatur og lengre vekstsesong (**figur 2b**) medføre at årsyngelen i gjennomsnitt blir ca. 54 mm ved vekstsesongens slutt, og årlig tilvekst for 1+ og 2+ laksunger vil øke til ca. 43 mm. Dette tilsvarer en ny smoltalder på i underkant av 3 år, sammenlignet med 3,85 år i dag. Den lavere smoltalderen medfører trolig en betydelig økning i smoltproduksjonen, kanskje en fordobling, i år 2030.

I dag finner smoltutvandringen sted i slutten av juni eller begynnelsen av juli. Smolten vandrer ut ved synkende vannføring og ved en vanntemperatur på omkring 10°C. Vanntemperaturen er sannsynligvis den faktoren som utløser smoltutvandringen (T.G. Heggberget pers. medd.). Hvis dette er tilfelle, vil smoltutvandringen bli framskyndet med ca. tre uker etter klimaendringen. Uansett om smoltutvandringen blir framskyndet eller ikke, vil vannføringen i denne perioden bli lavere enn i dag (**figur 1b**). Dette kan medføre større predasjon fra fisk i munningsområdet av elva enn i dag.

Den voksne laksen vandrer opp i elva hovedsaklig i juni og juli. Etter klimaendringen vil vårflommen opptre tidligere om våren, og vannføringen i juni/juli vil bli lavere enn i dag (**figur 1b**). På grunn av den lavere vannføringen vil det sannsynligvis bli vanskeligere for stor laks å vandre opp i elva i juni/juli i framtida. Derfor må en forvente at det skjer en seleksjon mot en mindre laksestørrelse, eller en seleksjon mot tidligere oppvandring i elva (mai/juni), eller en kombinasjon av disse to alternativene i framtida.

## 6 Konklusjon

En endring i klimaet tilsvarende en dobling av CO<sub>2</sub>-innholdet i atmosfæren vil endre vannførings- og vanntemperaturregimet i norske vassdrag. Vannføringen vil øke om vinteren, og vårflommen vil bli betydelig redusert i de fleste elver. Vanntemperaturen vil øke både sommer og vinter.

Tidspunktene for når laksens egg klekker og yngelen begynner å spise om våren vil framskyndes med flere uker. Avhengig av temperatur og vannføring kan stadiet når yngelen begynner å spise bli kritisk i mange lakseelver.

Lengre vekstsesong og økt sommertemperatur vil i de fleste elver føre til at laksungene får økt årlig tilvekst. Økt vannføring og vanntemperatur om vinteren vil trolig føre til økt overlevelse. Smoltalderen blir dermed lavere, og smoltproduksjonen vil sannsynligvis øke betydelig.

På grunn av endringer i vanntemperatur- og vannføringsregimet vil tidspunktet for når smolten vandrer ut av vassdragene endres, et stadium som kan bli kritisk i enkelte vassdrag. Smoltutvandringen kan bli mindre konsentrert i tid, smoltstidene kan bli av mindre størrelse, og predasjonen fra marin fisk vil muligens øke. Dette fører til at overlevelsen fra smolt til voksen fisk kan bli lavere enn i dag.

Klimaendringen kan føre til at laksen velger andre oppvekstområder i havet enn i dag. Temperaturforholdene i sjøen kan virke inn på den totale produksjonen av laks, og kan også påvirke kjønnsmodningen. Men dagens kunnskaper på dette feltet er for små til å gå i detaljer.

Oppvandringen av voksen laks i vassdragene antas å bli lettere på forsommeren, mens tørkeperioder på sensommeren oftere enn i dag kan hindre oppvandringen. Redusert vårflom vil trolig føre til en seleksjon mot en mindre størrelse på laksen i norske vassdrag enn i dag.

## 7 Litteratur

- Alabaster, J.S. 1991. The temperature requirements of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., during their upstream migration in the River Dee. - J. Fish Biol. 37: 659-661.
- Alderdice, D.F. & Velsen, F.P.J. 1978. Relation between temperature and incubation time for eggs of chinook salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). - J. Fish. Res. Board Can. 35: 69-75.
- Allen, K.R. 1940. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). I. Growth in the river Eden. - J. Anim. Ecol. 9: 1-23.
- Allen, K.R. 1941. Studies on the early stages of the salmon (*Salmo salar*). III. Growth in the Thurso river system, Caithness. - J. Anim. Ecol. 10: 273-295.
- Allen, K.R. 1944. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). 4. The smolt migration in the Thurso River in 1939. - J. Anim. Ecol. 13: 63-85.
- Alm, G. 1958. Seasonal fluctuations in the catches of salmon in the Baltic. - J. Cons. Int. Explor. Mer 23: 399-433.
- Baglinière, J.L. 1976. Étude des populations de Saumon atlantique (*Salmo salar* L., 1766) en Bretagne - Basse-Normandie. II. Activité de dévalaison des smolts sur l'Elle. - Ann. Hydrobiol. 7: 159-177.
- Baldwin, N.S. 1957. Food consumption and growth of brook trout at different temperatures. - Trans. Am. Fish. Soc. 86: 323-328.
- Banks, J.W. 1969. A review of the literature on the upstream migration of adult salmonids. - J. Fish Biol. 1: 85-136.
- Beacham, T.D. 1988. A genetic analysis of early development in pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) at three different temperatures. - Genome 30: 89-96.
- Beacham, T.D. & Murray, C.B. 1990. Temperature, egg size, and development of embryos and alevins of five species of Pacific salmon: A comparative analysis. - Trans. Am. Fish. Soc. 119: 927-945.
- Berg, L.S. 1948. Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries. - Vol. 1. 4th. ed. Academy of Sciences of the U.S.S.R. Zoological Institute, Moscow. 504 p. (Transl. from Russian by Israel Program for Sci. Transl., Jerusalem, No. 792, 1962).
- 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 maturation, and downstream migratory behaviour in mature male Atlantic salmon parr (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 1041-1047.
- Bohlin, B. 1986. How much CO<sub>2</sub> will remain in the atmosphere? - pp. 93-156 In the Greenhouse Effect, Climatic change and Ecosystems. Bohlin, B., Doos, B.R.O., Jager, J. & Warrick, R.A. (eds). Scope 29. Chichester. Wiley.
- Brett, J.R., Shelbourn, J.E. & Shoop, C.T. 1969. Growth rate and body composition of fingerling Sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. - J. Fish. Res. Board Can. 26: 2363-2394.
- Chadwick, E.M.P. 1982. Stock recruitment relationship of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Newfoundland rivers. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 1496-1501.
- Crisp, D.T. 1981. A desk study of the relationship between temperature and hatching time for eggs of five species of salmonid fishes. - Freshw. Biol. 11: 361-368.
- Crisp, D.T. 1988. Prediction, from temperature, of eyeing, hatching and "swim-up" times for salmonid embryos. - Freshwater Biol. 19: 41-48.
- Cross, T.F. & Piggins, D.J. 1982. The effects of abnormal climatic conditions on the smolt run of 1980 and subsequent returns of Atlantic salmon and sea trout. - I.C.E.S. C.M. 1982/M:26: 8 p.
- Cushing, D. 1983. Climate and Fisheries. - Academic Press, London.
- Dalley, E.L., Andrews, C.W. & Green, J.M. 1983. Precocious male Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) in insular Newfoundland. Can. - J. Fish. Aquat. Sci. 40: 647-652.
- DeVlaming, V.L. 1972. Environmental control of teleost reproductive cycles: a brief review. - J. Fish Biol. 4: 131-10.
- Donaldson, L.K. & Foster, F.J. 1940. Experimental study of effect of various water temperatures on growth, food utilization, and mortality rates of fingerling sockeye salmon. - Trans. Am. Fish. Soc. 70: 339-346.
- Dunbar, M.J. & Thomson, D.H. 1979. West Greenland salmon and climatic change. - Medd. Grøn. 202: 109-113.
- Dwyer, W.P. & Piper, R.G. 1987. Atlantic salmon growth efficiency as affected by temperature. - Prog. Fish.-Culturist 49: 57-59.
- Eliassen, A. & Grammeltvedt, A. 1990. Scenarier (2\*CO<sub>2</sub>) i Norge. - Notat til Den interdepartementale klimagruppen. 1.2.1990.
- Eliassen, A., Grammeltvedt, A., Mork, M., Pedersen, K., Weber, J.E., Braaten, G. & Dovland, H. 1989. Klimaendringer i Norge ved økt drivhuseffekt. - Rapport til Miljøvern-departementets klimautredningsgruppe.
- Elliott, J.M. 1975a. The growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on maximum rations. - J. Anim. Ecol. 44: 805-821.
- Elliott, J.M. 1975b. The growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on reduced rations. - J. Anim. Ecol. 44: 823-842.

- Elliott, J.M. 1991. Tolerance and resistance to thermal stress in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. - Freshwater Biology 25: 61-70.
- Elliott, J.M., Humpesch, U.H. & Hurley, M.A. 1987. A comparative study of eight mathematical models for the relationship between water temperature and hatching time of eggs of freshwater fish. - Archiv für Hydrobiologie 109: 257-277.
- Elson, P.F. 1962. Predator-prey relationship between fish-eating birds and Atlantic salmon (with a supplement on fundamentals of merganser control). - Bull. Fish. Res. Board Can. 133: 1-87.
- Elson, P.F. 1969. High temperature and river ascent by Atlantic salmon. - Int. Council Explor. Sea. C.M.1969/M: 12, 9 pp.
- Elson, P.F. 1975. Atlantic salmon rivers, smolt production and optimal spawning: an overview of natural productions. - Int. Atl. Salmon Found. Spec. Publ. Ser. 6: 96-119.
- Foerster, R.E. 1937. The relationships of temperature to the seaward migration of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). - J. Fish. Res. Board Can. 3: 421-438.
- Fried, S.M., McCleave, J.D. & LaBar, G.W. 1978. Seaward migration of hatchery-reared Atlantic salmon, *Salmo salar*, smolts in the Penobscot River estuary, Maine: riverine movements. - J. Fish. Res. Board Can. 35: 76-87.
- Gardiner, W.R. & Geddes, P. 1980. The influence of body composition on the survival of juvenile salmon. - Hydrobiologia 69: 67-72.
- Garside, E.T. 1966. Effects of oxygen in relation to temperature on the development of embryos of brook trout and rainbow trout. - J. Fish. Res. Board Can. 23: 1121-1134.
- Garside, E.T. 1973. Ultimate upper lethal temperature of Atlantic salmon *Salmo salar* L. - Can. J. Zool. 51: 898-900.
- Gibson, R.J. 1978. The behavior of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) with regard to temperature and to water velocity. - Trans. Am. Fish. Soc. 107: 703-712.
- Grau, E.G. 1982. Is the lunar cycle a factor timing the onset of salmon migration? - p. 184-189. In Brannon, E.L. & Salo, E.O. (eds.) Salmon and trout migratory behavior symposium, 1981. School of Fisheries, University of Washington, Seattle, WA.
- Hansen, L.P. 1987. Growth, migration and survival of lake reared juvenile anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* L. - Fauna Norv. Ser. A, 8: 29-34.
- Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1989. Salmon ranching experiments in the River Imsa: Effect of timing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt migration on survival to adults. - Aquaculture 82: 367-373.
- Harriman, P. 1961. Water control and artificial freshets = Atlantic salmon. - Maine Atlantic Salmon Federation Document No. 2, 14 p.
- Hayes, F.R. 1953. Artificial freshets and other factors controlling the ascent and population of Atlantic salmon in Le Have River. - N. S. Bull. Fish. Res. Board Can. 99, 47 p.
- Heggberget, T.G. 1988. Timing of spawning in Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 845-849.
- Heggberget, T.G. 1989. The population structure and migration system of Atlantic salmon *Salmo salar*, in the River Alta, North Norway. A summary of the studies 1981-1986. - pp. 124-139 In: E. Brannon & B. Jonsson (eds.). Proceedings of the Salmonid Migration and Distribution Symposium. Trondheim, Norway 23-25 June 1987.
- Heggberget, T.G. & Wallace, J.C. 1984. Incubation of the eggs of Atlantic salmon, *Salmo salar*, at low temperatures. - Can. J. Fish. Aquat. sci. 41: 389-391.
- Henderson, N.E. 1963. Influence of light and temperature on the reproductive cycle of the eastern brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). - J. Fish. Res. Board Can. 20: 859-897.
- Hesthagen, T. & Garnås, E. 1986. Migration of Atlantic salmon smolts in River Orkla of Central Norway in relation to management of a hydroelectric station. - North Am. J. Fish. Managem. 6: 376-382.
- Hoar W.S. 1953. Control and timing of fish migration. - Biol. Rew. Cambr. Phil. Soc. 28: 437-452.
- Hokanson, K.E., Kleiner, C.F. & Thorslund, T.W. 1977. Effects of constant temperatures and diel temperature fluctuations on specific growth and mortality rates and yield of juvenile rainbow trout, *Salmo gairdneri*. - J. Fish. Res. Board Can. 34: 639-648.
- Houghton, R.A. & Woodwell, G.M. 1989. Global climatic change. - Scientific American 260 (4): 18-26.
- Humpesch, U.H. 1985. Inter- and intra-specific variation in hatching success and embryonic development of five species of salmonids and *Thymallus thymallus*. - Arch. Hydrobiol. 104: 129-144.
- Huntsman, A.G. 1939. Salmon for angling in the Margaree River. - Bull. Fish. Res. Bd Can. 57, 77 p.
- Huntsman, A.G. 1948. Freshets and fish. - Trans. Am. Fish. Soc. 75: 257-266.
- Hvidsten, N.A. 1993. High winter discharge after regulation increases production of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in the River Orkla, Norway. - Bidrag til symposium i St. John's, Newfoundland, juni 1991. (manus.).
- Hvidsten, N.A. & Hansen, L.P. 1988. Increased recapture rate of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocked as smolts at high water discharge. - J. Fish Biol. 32: 153-154.
- Hvidsten, N.A. and Johnsen, B.O. 1993. Increased recapture rate of adult Atlantic salmon released as smolts into large shoals of wild smolts in the River Orkla, Norway. - N. Am. J. Fish. Management (In press).

- Hvidsten, N.A. & Lund, R.A. 1988. Predation on hatchery-reared and wild smolts of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the estuary of River Orkla, Norway. - J. Fish Biol. 33: 121-126.
- Hvidsten, N.A. & Møkkelgjerd, P.I. 1987. Predation on salmon smolts, *Salmo salar* L., in the estuary of the River Surna, Norway. - J. Fish Biol. 30: 273-280.
- Jackson, P.A. & Howie, D.I.D. 1967. The movement of salmon (*Salmo salar*) through an estuary and a fish-pass. - Irish Fish. Invest. Ser. A. 2, 1-28.
- Jensen, A.J. 1990. Effects of water temperature on early life history, juvenile growth and prespawning migrations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*). - Dr. Philos. thesis. Univ. of Trondheim, Norway.
- Jensen, A.J. & Hvidsten, N.A. 1986. Oppgang av laks og sjøaure i Fyrdsfossen i Fyrdselva, Møre og Romsdal i 1986. - Direktoratet for naturforvaltning. Reguleringsundersøkelsene. Rapport nr. 15-1986. 15 s.
- Jensen, A.J. & Johnsen, B.O. 1986. Different adaptation strategies of Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations to extreme climates with special reference to some cold Norwegian rivers. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 980-984.
- Jensen, A.J. & Johnsen, B.O. 1989. Laks og sjøaure i Stryneelva 1982-1988. Norwegian Institute for Nature Research. - Forskningsrapport 4: 27 p.
- Jensen, A.J., Heggberget, T.G. & Johnsen, B.O. 1986. Upstream migration of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L. in the River Vefsna, northern Norway. - J. Fish Biol. 29: 459-465.
- Jensen, A.J., Johnsen, B.O. & Hansen, L.P. 1989a. Effect of river flow and water temperature on the upstream migration of adult Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the River Vefsna, northern Norway. - pp. 140-146 in: Brannon, E. & Jonsson, B. (eds.). Proceedings of the Salmonid Migration and Distribution Symposium. Trondheim, Norway.
- Jensen, A.J., Johnsen, B.O. & Saksgård, L. 1989b. Temperature requirements in Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from hatching to initial feeding compared with geographic distribution. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46: 786-789.
- Jensen, A.J., Johnsen, B.O. & Heggberget, T.G. 1991. Initial feeding time of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) alevins compared to river flow and water temperature in Norwegian streams. - Env. Biol. Fish. 30: 379-385.
- Jensen, A.S. 1939. Concerning a change of climate during recent decades in the Arctic and Subarctic regions, from Greenland in the west to Eurasia in east, and contemporary biological and geophysical changes. - Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab. Biol. medd. 14 (8), 75 p.
- Jessop, B.M. 1975. Investigation of the salmon (*Salmo salar*) smolt migration of the Big Salmon River, New Brunswick, 1966-72. - Tech. Rep. Ser. No MAR/T-75-1: 1-57.
- Jonsson, B. & Ruud-Hansen, J. 1985. Water temperature as the primary influence on timing of seaward migrations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 593-595.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1990. Partial segregation in the timing of migration of Atlantic salmon of different ages. - Anim. Behav. 40: 313-321.
- Jungwirth, M. & Winkler, H. 1984. The temperature dependence of embryonic development of grayling (*Thymallus thymallus*), Danube salmon (*Hucho hucho*), Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta fario*). - Aquaculture 38: 315-327.
- Keeling, C.D. 1986. Atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. - Mauna Loa Observatory, Hawaii 1958-1986. NDP-001/R1. Carbon dioxide information analysis center. Oak Ridge, Tenn. Oak Ridge Natl. Lab.
- Kwain, W. 1975. Embryonic development, early growth, and meristic variation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) exposed to combinations of light intensity and temperature. - J. Fish. Res. Board Can. 32: 397-402.
- Larsson, P.-O. 1977. The importance of time and place of release of salmon and sea trout on the results of stockings. - I.C.E.S. C.M. 1977/M:42: 4 p.
- Larsson, P.-O. 1985. Predation on migrating smolt as a regulating factor in Baltic salmon, *Salmo salar* L., populations. - J. Fish Biol. 26: 391-397.
- Lindroth, A. 1955. Distribution, territorial behaviour and movements of sea trout fry in the River Indalsälven. - Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 36: 104-119.
- MacCrimmon, H.R. & Gots, B.L. 1979. World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*. - J. Fish. Res. Board Can. 36: 422-457.
- MacKinnon, D. & Brett, J.R. 1953. Fluctuations in the hourly rate of migration of adult coho and spring salmon up the Stamp Falls fish ladder. - Fish. Res. Board Can., Pac. Prog. Rep. No. 95: 53-55.
- MacQuarrie, D.W., Markert, J.R. & Vanstone, W.E. 1978. Photoperiod induced off season spawning of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Ann. Biol. Anim. Biochim. Biofys. 18: 1051-1058.
- Martin, J.H.A. & Mitchell, K.A. 1975. Influence of sea temperature upon the numbers of grilse and multi-sea-winter Atlantic salmon (*Salmo salar*) caught in the vicinity of the River Dee (Aberdeenshire). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1513-1521.

- May, A.W. 1973. Distribution and migrations of salmon in the Northwest Atlantic. - Int. Atl. Salmon Sympos., 1972. Spec. Publ. Int. Atl. Salmon Found., 4: 373-382.
- Menzies, W.J.M. 1939. In Conference on Salmon Problems (F.R. Moulton, ed.). - Publs. Am. Ass. Advmt Sci. 8: 100-101.
- McIntyre, J.D. & Blanc, J.M. 1973. A genetic analysis of hatching time in steelhead trout (*Salmo gairdneri*). - J. Fish. Res. Board Can. 30: 137-139.
- Mills, D. 1989. Ecology and management of Atlantic salmon. - Chapman and Hall. London. New York. 351 pp.
- Morrison, J.K. & Smith, C.E. 1986. Altering the spawning cycle of rainbow trout by manipulating water temperature. - Prog. Fish-Cult. 48: 52-54.
- Näslund, J. 1987. Effekter av biotopvårdåtgärder på öringpopulationer i Lektäckan. - Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm, Sweden. No. 3-1987. 27 p.
- Nott, F.J. 1973. Production of salmon smolts under natural conditions in Devon rivers. - Int. Atl. Salmon Found. Spec. Publ. Ser. 4: 157-168.
- Øiestad, V. 1990. Konsekvenser av klimaendringer for fiskeri- og havbruksnæringen. Bidrag til den interdepartementale klimautredningen. - Fisken og Havet Nr. 2-1990.
- Österdahl, L. 1969. The smolt run of a small Swedish river, p. 205-215. - In Northcote, T.G. (ed.) Symposium on salmon and trout in streams. H.R. MacMillan Lectures of Fisheries, University of British Columbia, Vancouver, B.C.
- Peterson, R.H., Spinney, H.C.E. & Sreedharan, A. 1977. Development of Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs and alevins under varied temperature regimes. - J. Fish. Res. Board Can. 34: 31-43.
- Piggins, D.J. 1959. Investigation on predators of salmon smolts and parr. - Salmon Research Trust Ireland 5, Appendix 1.
- Power, G. 1981. Stock characteristics and catches of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Quebec, and Newfoundland and Labrador in relation to environmental variables. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1601-1611.
- Pyefinch, R.A. 1955. A review of the literature on the biology of the Atlantic salmon. - Sci. Invest. Freshwat. Fish. Scot. No. 9, 24 p.
- Randall, R.G., Thorpe, J.E, Gibson, J. & Reddin, D.G. 1986. Biological factors affecting age at maturity in Atlantic salmon (*Salmo salar*). - In: Salmonid age at maturity (Meerburg, D.E. ed.), pp. 90-96. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 89.
- Reddin, D.G. 1985. Atlantic salmon (*Salmo salar*) on and east of the Grand Bank. - J. Northw. Atl. Fish. Sci. 6: 157-164.
- Reddin, D.G. 1988. Ocean life of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the northwest Atlantic. - In: Atlantic salmon: Planning for the future (Mills, D. & Piggins, D., eds.). Croom Helm, London, pp. 483-511.
- Reddin, D.G. & Short, P.B. 1991. Postsmolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Labrador Sea. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 2-6.
- Reitan, O., Hvidsten, N.A. & Hansen, L.P. 1987. Bird predation on hatchery reared Atlantic salmon smolts, *Salmo salar* L., released in the River Eira, Norway. - Fauna Norv. Ser. A. 8: 35-38.
- Rimmer, D.M. & Paim, U. 1990. Effects of temperature, photoperiod, and season on the photobehaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Zool. 68: 1098-1103.
- Rimmer, D.M., Paim, U. & Saunders, R.L. 1983. Autumnal habitat shift of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a small river. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 671-680.
- Rimmer, D.M., Paim, U. & Saunders, R.L. 1984. Changes in the selection of microhabitat by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the summer-autumn transition in a small river. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 469-475.
- Saksgård, L. & Heggberget, T.G. 1987. Fiskeribiologiske undersøkelser i Alta-Kautokeinovassdraget før utbygging. - Direktoratet for Naturforvaltning. Reguleringsundersøkelsene. Rapport Nr. 8-1987. 98 pp.
- Sælthun, N.R., Bogen, J., Flood, M.H., Laumann, T., Roald, L.A., Tvede, A.M. & Wold, B. 1990. Klimaendringer og vannressurser. Bidrag til den interdepartementale klimautredningen. - NVE-Vassdragsdirektoratet. No. V-30.
- Sato, R. 1980. Variations in hatchability and hatching time, and estimation of heritability for hatching time among individuals within the strain of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). - Bull. Nat. Res. Inst. Aquac. 1: 21-28.
- Saunders, J.W. & Smith, M.D. 1962. Physical alteration of stream habitat to improve brook trout population. - Trans. Am. Fish. Soc. 91: 185-188.
- Saunders, J.W., Henderson, E.B., Glebe, B.D. & Loudenslager, E.J. 1983. Evidence of a major environmental component in determination of the grilse : larger salmon ratio in Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Aquaculture 33: 107-118.
- Saunders, R.L. 1986. The thermal biology of Atlantic salmon: influence of temperature on salmon culture with particular reference to constraints imposed by low temperature. - Inst. Freshwater Res. Drottningholm Rep. 63: 77-90.
- Scarnecchia, D.L. 1983. Age at sexual maturity in Islandic stocks of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1456-1468.
- Scarnecchia, D.L. 1984. Climatic and oceanic variations affecting yield of Icelandic stocks of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 917-935.
- Schaffer W.M. & Elson, P.F. 1975. The adaptive significance of variations in life history among local populations of Atlantic salmon in North America. - Ecology 56: 577-590.

- Siginevich, G.P. 1967. Nature of the relationship between increase in size of Baltic salmon fry and the water temperature. - (Gidrob. Zhurnal 3, 43-48); Fish Res. Board Can. Transl. Ser. No. 952. 14 p.
- Silver, S.J., Warren, C.E. & Doudoroff, P. 1963. Dissolved oxygen requirements of developing steelhead trout and chinook salmon embryos at different water velocities. - Trans. Am. Fish. Soc. 92: 327-343.
- Solomon, D.J. 1978. Some observations on salmon smolt migration in a chalk stream. - J. Fish Biol. 12: 571-574.
- Spigarelli, S.A., Thommes, M.M. & Prepejchal, W. 1982. Feeding, growth, and fat deposition by brown trout in constant and fluctuating temperatures. - Trans. Am. Fish. Soc. 111: 199-209.
- Stewart, L. 1978. Why no southern hemisphere salmon? The gyre theory. - Salmon and Trout Magazine 213: 46-50.
- Symons, P.E.K. 1979. Estimated escapement of Atlantic salmon (*Salmo salar*) for maximum smolt production in rivers of different productivity. - J. Fish. Res. Board Can. 36: 132-140.
- Tang, J., Bryant, M.D. & Brannon, E.L. 1987. Effect of temperature extremes on the mortality and development rates of coho salmon embryos and alevins. - Prog. Fish.-Cult. 49: 167-174.
- Thorpe, J.E. 1986. Age at first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*: freshwater period influences and conflicts with smolting. - In: Salmonid age at maturity (D.J. Meerburg, ed.), pp. 7-14. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 89.
- Thorpe, J.E. & Morgan, R.I.G. 1978. Periodicity in Atlantic salmon *Salmo salar* L. smolt migration. - J. Fish Biol. 12: 541-548.
- Thorpe, J.E., Ross, L.G., Strulthers, G. & Watts, W. 1981. Tracking Atlantic salmon smolts, *Salmo salar* L., through Loch Voil, Scotland. - J. Fish Biol. 19: 519-537.
- Thorpe, J.E., Talbot, C. & Villarreal, C. 1982. Bimodality of growth and smolting in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - Aquaculture 28: 123-132.
- Thurrow, F. 1966. Beiträge zur Biologie und Bestandeskunde die Atlantischen Lachses (*Salmo salar* L.) in der Ostsee. - Ber. dt. wiss. Kommn. Meeresforsch. 18 (3/4): 223-379.
- Wallace, J.C. & Heggberget, T.G. 1988. Incubation of eggs of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from different Norwegian streams at temperatures below 1 °C. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 193-196.
- Wedemeyer, G.A., Saunders, R.L. & Clarke, W.C. 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids. - Mar. Fish. Rev. 42: 1-14.
- White, H.C. 1939. Factors influencing descent of Atlantic salmon smolts. - J. Fish. Res. Board Can. 4: 323-326.
- Whitehead, C., Bromage, N.R., Forster, J.R.M. & Matty, A.J. 1978. The effects of alterations in photoperiod on ovarian development and spawning time in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). - Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys. 18: 1035-1043.
- Wolff, S.W., Wesche, T.A., Harris, D.D. & Hubert, W.A. 1990. Brown trout population and habitat changes associated with increased minimum low flows in Douglas Creek, Wyoming. - Biological Report 90(11): 1-20.

0 36

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

ISSN 0802-3093  
ISBN 82-426-0307-3

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