

# MASTEROPPGAVE

Emnekode: BIO5002

Navn på kandidat: Eskil Bendiksen

---

Vinterstøinger av Atlantisk laks (*Salmo salar* L.) og deres fjordutvandring; et akustisk telemetristudie fra Lærdalselva og Sognefjorden

Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) kelts and their fjord migration; an acoustic telemetry study from Lærdalselva and Sognefjorden

---

Dato: 15.05.2018

Totalt antall sider: 97

Vinterstøinger av Atlantisk laks (*Salmo salar* L.) og deres fjordutvandring;  
et akustisk telemetristudie fra Lærdalselva og Sognefjorden

Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) kelts and their fjord migration;  
an acoustic telemetry study from Lærdalselva and Sognefjorden

Eskil Bendiksen



*Feltarbeid i Lærdalselva. (Foto: Torstein Kristensen).*

## Forord

Med denne oppgaven avslutter jeg min toårige mastergradsutdanning i biologi og akvakultur ved Nord universitet i Bodø. Det har vært to fine og innholdsrike år, der jeg har tilegnet meg mye kunnskap og nye venner.

Jeg vil rette en stor takk til min hovedveileder Torstein Kristensen ved Nord universitet i Bodø for god hjelp, tips, kommentarer, drøfting, veiledning og støtte til oppgaven. Ditt åpne kontor og givende engasjement er satt veldig stor pris på. Også spesielt takk til min eksterne veileder Thron Oddvar Haugen ved Norges miljø- og biovitenskapelige universitet for sin svært nyttige kunnskap, gode holdning og veiledning for databehandlingen. Takk for at du tok deg tid til å hjelpe meg i en ellers travel feltsesong.

Jeg vil også takke Gunnel M. Østborg ved Norsk institutt for naturforskning for utførte skjellanalyser av fanget laks, og takk til Peder A. Jansen ved Veterinærinstituttet for tilsendt datamateriale av estimert smittepress av lakselus. Takk til gjengen på «masterrommet» på universitet for trivelige arbeidsstunder og gode kaffepauser, og takk til min gode venn Ingeborg Helene Johnsen for hjelp i innspurten.

Denne oppgaven inngår i FoU-prosjektet ViLL (Verdiskapning av laksefisket i Lærdal) (Prosjekt 248062) i regi av Lærdal Elveeigarlag SA, og er finansiert av Regionalt Forskningsfond Vestlandet (RFFVest), Fylkesmannen i Sogn og Fjordane, Sogn og Fjordane fylkeskommune, Sulefisk AS, Osland Havbruk AS, Marine Harvest Norway AS, Hauglandgruppen AS og Salmon Group AS. Stor takk til Lærdal Elveeigarlag SA, Torkjell Grimelid, Rein-Arne Golf, Olav Wendelbo og Hans Rasmus Astrup med flere for hjelp under feltarbeidet og bruk av lokale fasiliteter i Lærdal. Takk til prosjektleder Henning Andre Urke og Torstein Kristensen for at jeg fikk være med på prosjektet og feltarbeidet.

Nord universitet, Bodø, 15.05.2018

Eskil Bendiksen

## Sammendrag

Atlantisk laks (*Salmo salar* L.) er en anadrom fiskeart som gyter i ferskvann og kan bruke marine miljø som leveområder. Etter gjennomført gyting kan gytelaks overleve og stå i elva gjennom vinteren, før de utvandrer tilbake til sjøen som vinterstøinger. For å øke kunnskapen om bestanden av vinterstøinger av Atlantisk laks i Lærdalselva og deres fjordutvandring i Sognefjorden ble det til sammen merket 129 vinterstøinger i 2013, 2015, 2016 og 2017.

For å studere elvas gytebestand ble det brukt lengdemålinger og skjellprøver av merkede vinterstøinger og sportsfiskede laks. For å kartlegge vinterstøingers fjordutvandring ble akustisk telemetri brukt som metode, med merking av vinterstøinger med akustiske sendere og passive akustiske lyttebøyer i elva og fjordsystemet. Vannføring og vanntemperatur ble brukt for å analysere hvilke miljøfaktorer som påvirket utvandringen fra elva. Veterinærinstituttets modell for smittepress av lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) ble brukt for å estimere smittepress for utvandrende vinterstøinger.

Gytebestanden i Lærdalselva hadde en gjennomsnittlig smoltalder på over 3 år. Merkede vinterstøinger og sportsfiskede laks hadde en gjennomsnittlig gytealder på over 5 år for førstegangsgytere, og over 7 år for andregangsgytere. Flergangsgyterne brukte i gjennomsnitt over 2 år mellom gytingene. Førstegangsgyterne fra begge gruppene hadde en gjennomsnittlig størrelse på mellom 80 og 90 cm, og andregangsgyterne hadde en gjennomsnittlig størrelse på rundt 100 cm. Merkede vinterstøinger utvandret fra Lærdalselva fra tidlig april til tidlig juni, og gjennomsnittlig utvandningsdato for alle fire årene var i starten av mai. Over halvparten utvandret om natten. Utvandringen var hovedsakelig styrt av en kombinasjon av økt relativ forskjell i vannføring og vanntemperatur. Vinterstøingene hadde en gjennomsnittlig oppholdstid på  $6 \pm 3$  dager i hele fjordsystemet. De hadde et ensartet vandringsmønster ut fjordsystemet, med en gjennomsnittlig vandringshastighet på  $0,58 \pm 0,25$  kroppslengde i sekundet. Gjennomsnittlig utvandningsdybde var 2,1 meter, men noen individer hadde kortvarige dykk over 20 og 30 meter. Av alle merkede vinterstøinger ble 96,9 % registrert under utvandring i studieområdet, og de hadde en høy gjennomsnittlig estimert overlevelses- og deteksjonssannsynlighet under fjordutvandringen. Vinterstøingene utvandret både før og etter at estimert smittepress av lakselus i fjordsystemet økte gjennom de fire utvandningsperiodene. Merkede vinterstøinger hadde forskjellig estimert smittepress av

lakselus de fire årene, der vinterstøinger fra de to første årene opplevde høyere og mer variert smittepress enn vinterstøinger fra de to siste årene.

Dette studiet har økt kunnskapen om bestanden av vinterstøinger av Atlantisk laks fra Lærdalselva og deres fjordutvandring i Sognefjorden. I forhold til undersøkelsene tilknyttet elvas gytebestand og vinterstøingenes fjordutvandring, er resultatene fra dette studiet sammenlignbare og med lignende resultater som i tidligere studier. Funnene tyder på at førstegangsgytere med en forholdsvis høy alder dominerte elvas gytebestand i dette studiets tidsperiode. Økning i vannføring og vanntemperatur ser ut til å være gunstig for vinterstøingenes utvandring. Vinterstøingenes korte oppholdstid og raske utvandring i fjordsystemet kan tyde på at de ønsker å komme raskt ut til havet. En utvandringsdybde på rundt 2 meter ser ut til å være preferert, og eventuell dykkeatferd er trolig tilknyttet orientering i stratifiserte vannlag. Det kan antas at et høyt estimert smittepress av lakselus og eventuelle lusepåslag kan ha negativ påvirkning på vinterstøingene, og at vandrende individer kan frakte reproduserende lakselus fra kysten og ut til ulike havområder og andre laksebestander.

## Summary

Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) is an anadromous salmonid species that spawn in freshwater and mostly use marine environments as habitats for feeding and growth. Many salmon that survive spawning stay in the river through the winter before they migrate back to the sea as kelts. To increase knowledge about the kelt population in Lærdalselva and their fjord migration in Sognefjorden, 129 kelts were tagged in 2013, 2015, 2016 and 2017.

To study the spawning population in the river, length measurements and sampled fish scales from tagged kelts and salmon from sports fishing were used. The kelt fjord migration was investigated using acoustic telemetry as method, with acoustic tagging of kelts and passive acoustic receivers in the river and fjord system. Water flow and water temperature were used to analyse which environmental factors influenced the onset of migration. The Norwegian Veterinary Institute's model for infestation pressure of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) was used to estimate infestation pressure for migrating kelts.

The spawning stock in Lærdalselva had an average smolt age of over 3 years. Tagged kelts and sports fished salmon had an average spawning age over 5 years for first time spawners, and over 7 years for second time spawners. Multi spawners spendt on average over 2 years between spawnings. First time spawners from both groups had an average length between 80 and 90 cm, while second time spawners were ~100 cm. Tagged kelts migrated from Lærdalselva from early April to early June and the average emigration date was early May. Over half emigrated at night. The environmental cues affecting time of migration were a combination of increased relative difference in water flow and water temperature. Kelts spendt  $6 \pm 3$  days in the fjord system on average and had a uniform migration pattern with a mean migration speed of  $0,58 \pm 0,25$  body length per second. The migration swimming depth was 2,1 meters at average, but some individuals did dives over 20-30 meters for short time periods. 96,9 % of the tagged kelts were registered during migration in the study area, thus showing a high survival- and detection probability rate migrating through the fjord. Kelts emigrated both before and after the estimated seasonal peak in sea lice infestations. Kelts had a different estimated infestation pressure through the study period, with higher and more varied sea lice infestation pressure in 2013 and 2015 compared to 2016 and 2017.

This study has increased the knowledge on the population of Atlantic salmon kelts and their fjord migration in Sognefjorden. The results on the spawning stock and kelt fjord migration are comparable to other studies. During the study period, the first time spawners dominating the rivers spawning stock had a relatively high mean age. Apparently, an increased water flow and water temperature triggers the kelts migration instinct. Their fast migration and short time in the fjord system indicate that they want to go to open sea as fast as possible. It looks like a migration swimming depth of 2 meters are preferred, and deeper diving behaviour is probably caused by a need for orientation in the different stratified water layers. A higher sea lice infestation pressure may affect the kelts negatively, and they can potentially be a carrier of sea lice from the coast to seas and infect salmon populations.

# Innhold

Forord .....	ii
Sammendrag .....	iii
Summary .....	v
1. Innledning.....	1
1.1. Atlantisk laks.....	1
1.2. Laksens livssyklus.....	1
1.3. Livshistoriestrategi og bestandsstruktur hos Atlantisk laks .....	4
1.4. Vinterstøinger.....	8
1.5. Laksens trusselbilde .....	10
1.6. Studiets formål .....	17
2. Materiale og metode.....	18
2.1. Områdebeskrivelse: Lærdalselva og Sognefjorden.....	18
2.2. Akustisk telemetri: Stasjonsnett av passive akustiske lyttebøyer .....	21
2.3. Innsamling og akustisk merking av vinterstøinger .....	24
2.4. Vannføring og vanntemperatur .....	26
2.5. Behandling av datamateriale og statistiske analyser .....	26
2.5.1. Sammenligning av utvandringstidspunkt og miljøfaktorer.....	27
2.5.2. Oppholdstid, vandringsmønster og beregning av vandringshastighet .....	28
2.5.3. Estimering av overlevelseshets- og deteksjonssannsynlighet.....	28
2.5.4. Estimering av smitterisiko av lakselus .....	29
3. Resultat.....	32
3.1. Smoltalder, gytealder og størrelse for gytebestanden i Lærdalselva.....	32
3.1.1. Smoltalder .....	32
3.1.2. Gytealder .....	32
3.1.2. Størrelse.....	35
3.2. Utvandringstidspunkt og utvandringstriggere i elva for vinterstøinger .....	36
3.2.1. Utvandringstidspunkt .....	36
3.2.2. Utvandringstriggere.....	40
3.3. Fjordutvandring for vinterstøinger .....	43
3.3.1. Oppholdstid i fjordsystemet under utvandring.....	43



3.3.2. Vandringsmønster og vandringshastighet under fjordutvandring .....	46
3.3.3. Utvandringsdybde og dykkeatferd under fjordutvandring .....	48
3.3.4. Estimert overlevelses- og deteksjonssannsynlighet under fjordutvandring .....	51
3.4. Estimert smittepress av lakselus for utvandrende vinterstøinger i 2013, 2015, 2016 og 2017 .....	53
4. Diskusjon .....	55
4.1. Fangst og merking av vinterstøinger .....	56
4.2. Akustisk telemetri .....	57
4.3. Smoltalder, gytealder og kroppslengde for gytebestanden i Lærdalselva .....	58
4.4. Vinterstøingers utvandring fra elva og til fjorden .....	61
4.5. Vinterstøingers fjordutvandring .....	63
4.5.1. Oppholdstid, vandringsmønster og vandringshastighet .....	63
4.5.2. Utvandringsdybde .....	65
4.5.3. Overlevelses- og deteksjonssannsynlighet .....	67
4.6. Estimert smitterisiko av lakselus .....	69
4.7. Studiets nytteverdi og videre muligheter .....	72
4.8. Konklusjon .....	74
5. Litteratur .....	76
6. Vedlegg .....	86
Vedlegg 1. ....	86
Vedlegg 2. ....	87
Vedlegg 3. ....	88

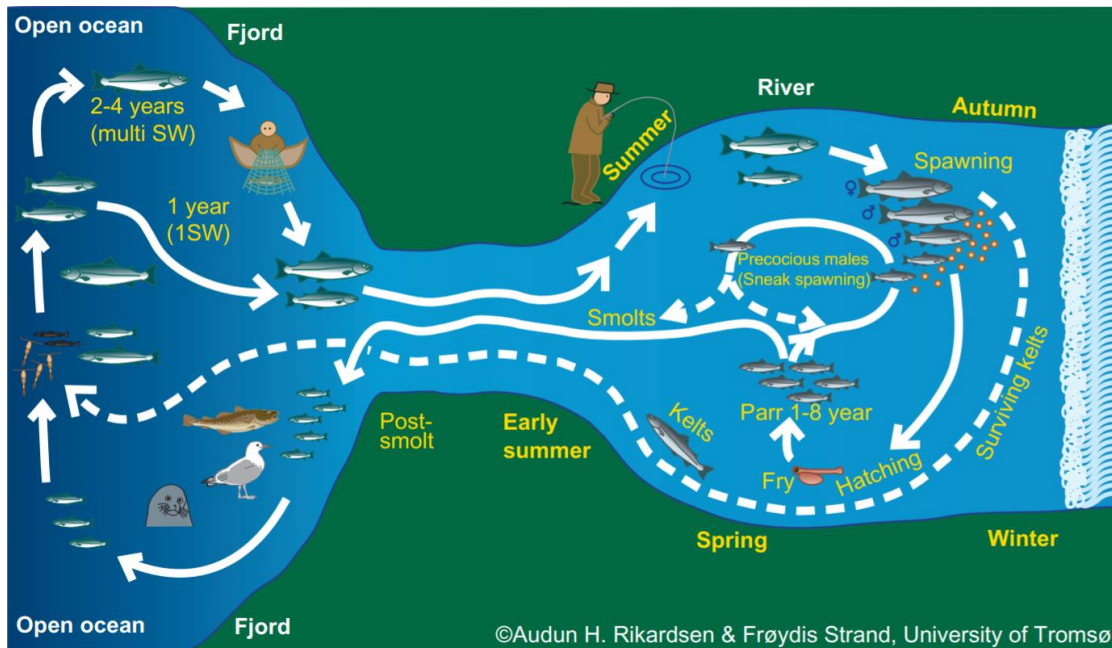
# 1. Innledning

## 1.1. Atlantisk laks

Atlantisk laks (*Salmo salar* L.) tilhører laksefamilien *Salmonidae*, og er ansett for å være en av verdens viktigste fiskearter grunnet dens historiske og nåværende høye næringsmessige, økonomiske, kulturelle og biologiske verdi. Gjennom årtusener har vi mennesker utnyttet oss av laksen og prøvd å forstå dens biologi over hele dens geografiske utbredelsesområde i vassdrag og landnære områder (Webb et al. 2007, Thorstad et al. 2011). Atlantisk laks finnes i vassdrag, sjø- og havområder tilhørende tempererte og subarktiske regioner i Nord-Atlanteren (Thorstad et al. 2011). I Nordøst-Atlanteren strekker villaksens leveområde seg fra nordlige Portugal i sør, til Storbritannia, Nordsjøen, Østersjøen og Norskekysten til Barentshavet og Kvitsjøen i øst, til havområdene rundt Island i vest og til havområdene ved Svalbard i nord. I Nordvest-Atlanteren strekker det seg fra nordlige USA i sør, til nordvest-enden av Canada og til havområdene rundt sør-enden av Grønland i nord (MacCrimmon & Gots 1979, Webb et al. 2007, Chittenden et al. 2012). Over sine leveområder lever den ville laksen i mange forskjellige miljø, og den benytter seg av flere ulike livshistoriestrategier, både på populasjons- og individnivå (MacCrimmon & Gots 1979, Kazakov 1992, Thorstad et al. 2011).

## 1.2. Laksens livssyklus

Atlantisk laks er en diadrom fiskeart, der de fleste populasjonene er anadrome. Det vil si at den foretar næringsvandring i marine miljø, og reproducerer ved gyting i ferskvann. Bare noen få bestander av Atlantisk laks gjennomfører hele sin livssyklus kun i ferskvann (relikt laks). Innad i bestander kan enkeltindivider velge å ikke migrere til saltvann men likevel delta under gytingen, og disse individene er oftest hannfisk (Mills 1989, Borgstrøm & Hansen 2000, Webb et al. 2007, Thorstad et al. 2011). En diadrom livsstil vil kunne oppstå gjennom naturlig seleksjon når vandringen mellom ferskvann og saltvann vil resultere i økt individuell fitness (økt overlevelse og reproduksjon), og dermed være mer verdt enn energikostnader og dødsrisiko tilknyttet vandringen (Gross et al. 1988, Rikardsen & Dempson 2011). Den Atlantiske laksens fascinerende anadrome livssyklus med utrolige vandring mellom ferskvann i små og store vassdrag, til saltvann i fjord, kyst, og åpent hav over lange og tidkrevende avstander, innebærer betydelige abiotiske og biotiske endringer og utfordringer for laksen (*Figur 1*).



**Figur 1.** «Livssyklus for Atlantisk laks» (Audun H. Rikardsen & Frøydis Strand, UiT, Norges Arktiske Universitet) (Hentet med tillatelse fra Thorstad et al. (2011)).

Anadrom Atlantisk laks gyter i rennende vann i vassdrag fra september til februar måned. Nordlige populasjoner gyter vanligvis tidligere enn populasjoner lenger sør. Hunnlaksen konkurrerer om gode gyteplasser i egnede substrat, og hannlaksen konkurrerer om og forsvarer hunnene og de beste territoriene. Normalt graver hunnen en gytegrep der hun under gytingen slipper sine rognkorn som en dominerende eller snikgytende hannlaks dekker med sin melke. Så graver hun over og skjuler de befruktete eggene. Rognen utvikles til øyerogn, som klekkes om våren og har da utviklet seg til yngel med plommesekk som de lever av i starten. Etter 3 til 8 uker stiger yngelen opp fra substratet nede i gytegroppen og begynner å innta næring. Yngelen utvikles til parr som har parrmerker langs siden, og individene blir mer territorielle. Tidlig det første året vil det være en tetthetsavhengig dødelighet for yngelen, før parren sprer seg og vandrer til nye territorier i løpet av det andre året. Det vil da være en stor dødelighet tilknyttet nærings- og habitatkonkurranse og predasjon. Etter 1-8 år, oftest 1-5 år, som parr i elva eller i sekundære habitater starter smoltifiseringen, og parren utvikles da til smolt (Mills 1989, Halvorsen & Jørgensen 1996, McCormick et al. 1998, Armstrong et al. 2003, Klemetsen et al. 2003, Webb et al. 2007, Fleming & Einum 2011, Thorstad et al. 2011, Bendiksen 2016). Dette er en prosess som innebærer fysiologiske, morfologiske og biokjemiske endringer. Laksungene blir slankere, sølvfarget på sidene, hvit på buken og mørk på ryggen og finnene. Ved

metamorfose utvikles det salttoleranse og en evne til å utskille saltioner før smoltutvandringen til saltvann begynner. Smoltifiserings- og utvandningsprosessen styres av ytre miljøfaktorer som økt daglengde, vanntemperatur, og vannføring. Når de rette forholdene inntreffer starter smoltutvandringen nedstrøms vassdraget til sjøen der smolten vandrer ut i stim (Jonsson 1991, McCormick et al. 1998, Klemetsen et al. 2003, Jonsson & Jonsson 2007). De 7-30 cm, oftest 10-20 cm, lange smoltene blir til post-smolt, og vil normalt vandre nært overflaten direkte ut til åpent hav, som oftest uten lengre opphold i kulper, estuarier eller fjorder (Klemetsen et al. 2003, Thorstad et al. 2011). Med en vandringsfart fra under en halv til 5 kroppslengder per sekund nedstrøms vassdrag, og under en halv til tre kroppslengder per sekund ut fjordssystemer (Finstad et al. 2005, Thorstad et al. 2007, Davidsen et al. 2009, Urke et al. 2013b), kan post-smolten raskt nå de viktige beiteområdene i havet, dekke over store områder og oppleve god vekst ved å ernære seg av forskjellig krepsdyr og fisk (Holm et al. 2003, Rikardsen et al. 2008, Rikardsen & Dempson 2011, Thorstad et al. 2011).

Et sentralt spørsmål tilknyttet villaksens anadrome livssyklus er når den velger å gyte (Hansen & Quinn 1998, Halttunen & Rikardsen 2011). Etter å ha føret seg opp og levd i havet i 1-5 år (1 sjøvinter-, som er vanligst, eller flersjøvinter-laks) vil laksen som da enten kan klassifiseres som smålaks (0-3 kg), mellomlaks (3-7 kg) eller storlaks (> 7 kg) normalt vandre tilbake mot kysten og til sin oppvekstelv for å gyte. Fra post-smolt til gyteklar laks kan vektøkningen være svært stor (fra under 50 g opp til mellom 1 kg til > 30 kg, men 1-3 kg er det vanligste). I forhold til antall sjøvintre og størrelser for gytelaks er det store variasjoner innad og mellom laksebestander. Laksen returner fra havet i god kondisjon og med en sølvblank farge, som endres til en mer rødbrun og pigmentert gytedrakt i elva (Klemetsen et al. 2003, Webb et al. 2007, Thorstad et al. 2011). Atlantisk laks kan begynne tilbakevandringen mot kysten og sine vassdrag og oppvekstelver lenge før selve gytingen, og tidspunktet for dette og selve kjønnsmodningen kan avhenge av alt fra genetiske forhold til vekstforhold i havet, men hvilke faktorer som trigger dette er noe uvisst (Hansen & Quinn 1998, Thorstad et al. 2011, Ulvan et al. 2018). Tilbakevandringen består av at laksen først returnerer fra næringsområdene i havet mot kyststripen i høy hastighet, for så å vandre mer langsomt og presist inn fra kyst og fjord til estuariet og hjemelva. Den oppholder seg mest i de øvre vannmassene (Hansen et al. 1993, Thorstad et al. 2011). Det er antatt at luktesansen er viktig for denne orienteringen tilbake til hjemelva (Døving et al. 1985). Når forholdene i elva er gode starter vandringen raskt oppstrøms mot gyteplassene. Ulike forhold som kan styre tidspunkt for oppvandring er tidevannsforhold,

vannstand, vanntemperatur, lys- og kjemiske forhold, og det er ofte eldre og større flersjøvinterlaks som går opp først (Jonsson et al. 1990, Jonsson 1991, Thorstad et al. 2011). De fleste nordlige populasjonene av Atlantisk laks starter elveoppvandringen i fra mai til oktober måned, og det kan være stor variasjon i og mellom populasjoner og elver (Klemetsen et al. 2003). Vandringsfasen oppstrøms vassdraget mot gyteplassen avhenger mye av vassdragets utforming og hydrografi. Normalt så vil oppvandringen starte med en jevn vandring med mulige hvileperioder underveis, så en mer detaljert vandring etter en egnet gyteplass som laksen vil søke rundt, og som den så til slutt vil oppholde seg fast ved før selve gytingen starter (Økland et al. 2001). Mange anadrome laksebestander, og spesielt stillehavslaks (*Oncorhynchus* spp.), har svært høy dødelighet etter gyting, men for Atlantisk laks har flere individer mulighet til å overleve. Dette er blitt knyttet til energibruk ved tilbakevandring og gyting, og det er vist at Atlantisk laks forbruker 60 til 70 % av sine energireserver for dette. Til sammenligning har stillehavslaks et energitap på over 80 %, og har da også høyere dødelighet etter gyting (Jonsson et al. 1997). Laks som overlever gytingen kan fortsette sin anadrome livssyklus ved å gjennomføre ny sjøtvandring og gjentatt gyting (Jonsson et al. 1991, Jonsson et al. 1997, Klemetsen et al. 2003, Halttunen et al. 2009, Thorstad et al. 2011).

### **1.3. Livshistoriestrategi og bestandsstruktur hos Atlantisk laks**

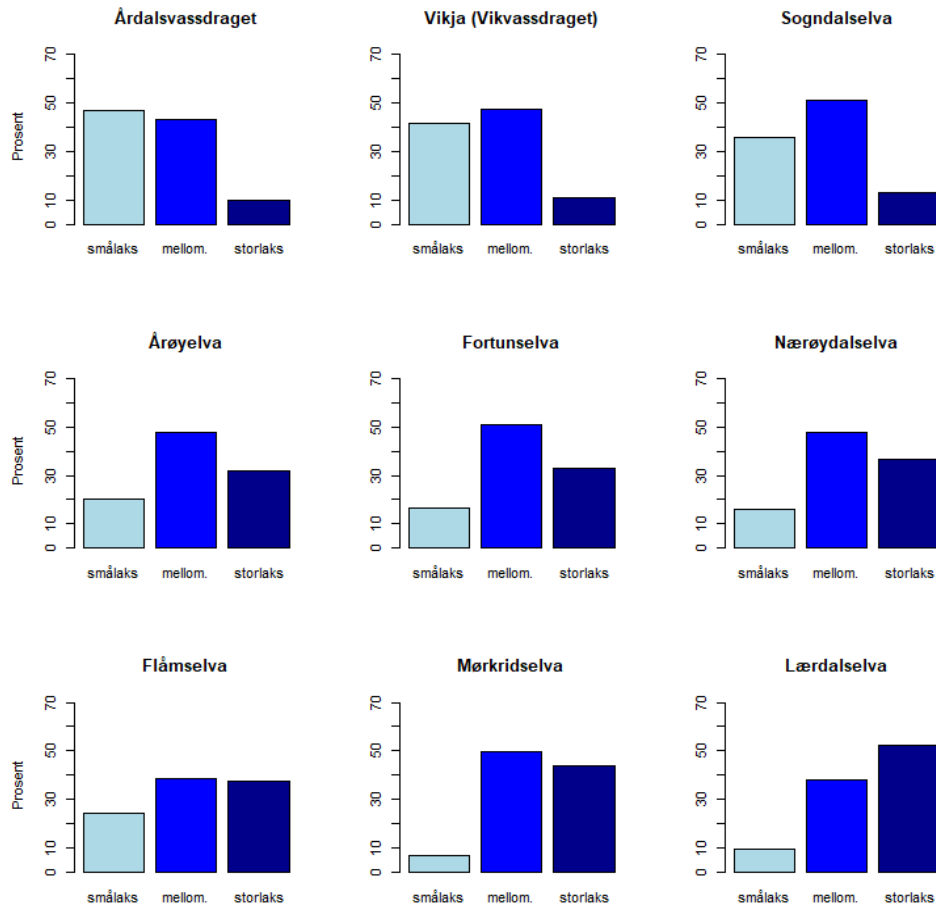
I og mellom villaksbestander kan det være betydelige forskjeller i livshistoriestrategier og bestandsstrukturer (Aas et al. 2011), og Atlantisk laks har kanskje den største variasjonen blant alle laksefisker for størrelse og alder ved kjønnsmodning (Fleming 1996). I tillegg til at det kan være stor variasjon i forhold til selve tidspunktene for eventuell smoltifisering, utvandring, antall år i havet, tilbakevandring, elveoppvandring, gyting og eventuell gjentatt gyting gjennom livssyklusen, er det også variasjon og ulike strategier tilknyttet gjennomføringen av disse faktorene (Thorstad et al. 2011). At noen bestander og enkeltindivider gjennomfører livssyklusen kun i ferskvann, og at enkeltindivider kan avvike fra den normale anadrome livshistoriestrategien, kan være tilknyttet avveininger mellom miljøfaktorer og egenskaper i forhold til alder og størrelse ved kjønnsmodning og reproduksjon (MacCrimmon & Gots 1979, Jonsson et al. 1991, Klemetsen et al. 2003). Eksempelvis så kan parr velge å ikke smoltifisere, og heller bli stående i elva å kjønnsmodne for å delta som «snikgytere» under gytingen med større individer. Slik gytepar er oftest hanner, og det er antatt at dette er et resultat fra en avveining mellom størrelse og konkurransestyrke, og reproduksjonssuksess. For hunner kan slike livshistorie-avveininger være tilknyttet rognstørrelse og fekunditet, der noen har store men

færre rognkorn, og andre mindre og flere rognkorn. Rognantall, rognstørrelse og fekunditet vil normalt øke med økt kroppsstørrelse (Klemetsen et al. 2003). Vanligvis har hanner og hunner av Atlantisk laks ulike livshistoriestrategier, der hanner vil kjønnsmodne tidligere og ved mindre kroppsstørrelse enn hunner. Det er også en mer tydelig sammenheng mellom kroppsstørrelse og reproduksjonssuksess for hunner (Fleming & Einum 2011). Dette kjønns spesifikke seleksjonsmønsteret for alder ved kjønnsmodning kan forklares ved en kjønnsavhengig dominans for to alleler i et enkelt locus, og dette vil opprettholde en variasjon for alder ved kjønnsmodning (Barson et al. 2015).

Ulike varianter av livshistoriestrategier og avveininger for begge kjønn, både innenfor og mellom bestander, kan resultere i kompliserte bestandsstrukturer i samme vassdrag. Gyteparr kan eksempelvis velge en anadrom livshistoriestrategi senere i livssyklusen, og relikte og anadrome laks, og engangsgytere og flergangsgytere, kan eksempelvis leve side om side i samme elv (Jonsson et al. 1991, Klemetsen et al. 2003, Thorstad et al. 2011, Erkinaro et al. 2018). Uansett om denne store variasjonen i livshistoriestrategier kan være vanskelig å forklare (Fleming 1996), er det antatt at denne diversiteten tilknyttet seleksjon av størrelse og alder ved kjønnsmodning og reproduksjon på individnivå kan fungere som en mekanisme for å opprettholde ulike genetiske egenskaper hos bestander, og slik maksimere overlevelse og bestandsstabilitet (Klemetsen et al. 2003, Barson et al. 2015).

Variasjonen innen livshistoriestrategier og bestandsstrukturer er i stor grad formet og tilpasset av overlevelses- og reproduksjonssuksessen tilknyttet det lokale miljøet i gyte- og oppvekstområdene (Jonsson et al. 1991). Vannføring i elv er antatt å være en viktig faktor for sjøalder og størrelse ved kjønnsmodning for Atlantisk laks, og det er vist at dette kan øke med økt vannføring og lengde for gytevandring fra sjø til ferskvann. Vannføringsfaktoren kan illustreres ved at elver med lav vannføring kan være for små til å huse stor laks, og lengdefaktoren for gytevandring kan illustreres ved at større laks kan ha mulighet til å gjennomføre lengre vandringer enn mindre laks (Jonsson et al. 1991, Fleming 1996). Slik kan de topografiske forholdene i det ytre miljøet være med å påvirke laksens selektive avveininger mellom størrelse, fekunditet og konkurranseevne (Fleming 1996), og dette kan også gjenspeiles i genetiske likheter for laks fra ulike elver (Cauwelier et al. 2018). Utnyttelsen av tilgjengelig areal i miljøet kan være tetthetsavhengig av mengde laks og vassdragslengde (Finstad et al.

2013). Forskjellige laksebestander kan ha ulike vandringstidspunkt, og ofte vil stor flersjøvinterlaks vandre til elva før mindre laks (Jonsson et al. 1990), og slik har vandringstidspunkter blitt brukt til å klassifisere lakseelver som enten «tidlige» eller «sene» elver (Klemetsen et al. 2003). Likeså har størrelsene på laks i fra tilhørende bestander blitt brukt til å klassifisere elver som enten smålaks-, mellomlaks- eller storlakselver. Laksestørrelser fra fangststatistikk fra ulike elver kan være med på å illustrere bestanders mønster for størrelse og alder for kjønnsmodning og reproduksjon (Borgstrøm & Hansen 2000, Barson et al. 2015, Bolstad et al. 2017, Harvey et al. 2017, Anon 2017c). I Norge er det store forskjeller mellom elver for alder og størrelse ved kjønnsmodning (Barson et al. 2015), og en størrelsesklassifisering av Atlantisk laks for hele landet kan illustreres ved Statistisk sentralbyrå sin totale fangststatistikk fra alle lakseelver, som viser at det fanges mest smålaks, nest mest mellomlaks og minst storlaks (<https://www.ssb.no/jord-skog-jakt-og-fiskeri/statistikker/elvefiske>). Dette stemmer også med innsig av laks til Norskekysten (Anon 2017c). En mer detaljert klassifisering av bestandsstrukturer kan fremvises ved å bruke fangststatistikk fra enkeltelver. Eksempelvis så kan fangststatistikk fra de mest betydningsfulle lakselvene de siste 10 år fra regionen Indre Sognefjord (lakseelver med mer enn 100 fangede laks) indikere at elver kan ha ulik bestandsstruktur i forhold til andel stor-, mellom- og smålaks. Disse elvene ligger nært hverandre, det er variasjoner i årsfangstene og flere elver har utsetting av klekkerikultivert fisk. Det er også blitt antatt at laks fra de største lakselvene og bestandene i regionen som Lærdalselva kan påvirke mindre elver og bestander ved mulige feilvandring (Rosseland 1965b, Sættem 1995, Hindar et al. 2011). Uansett så kan fangststatistikk likevel indikere bestandsstrukturforskjeller mellom elvene (Sættem 1995, Statistisk sentralbyrå 2018) (*Figur 2*).



**Figur 2.** Prosentvis gjennomsnittlig fordeling av størrelseskategorier av laks i fangster fra lakselver med mer enn 100 fangede laks i regionen Indre Sognefjord de siste 10 år. Lyseblå = andel (%) smålags, blå = andel (%) mellomlags og mørkeblå = andel (%) storlags. (Statistisk sentralbyrå 2018).

Generelt sett dominerer mellomlags i disse fangstene, og det er minst variasjon i fangstmengde av mellomlags mellom elvene. For smålags og storlags er det større variasjon. Utenom mellomlags tyder det på at i elver med mye smålags er det mindre storlags, og motsatt. Lærdalselva utpeker seg mest av alle ut som en typisk storlakselv, med mest storlags og minst smålags, og dermed høyere alder ved kjønnsmodning. Dette skiller seg også ut i fra landsstatistikken (Barson et al. 2015).

Innad bestander kan det være stor variasjon i forhold til antall gytinger per laks og strategier tilknyttet dette, og det er blitt vist at enkeltelver kan ha opp mot 20 ulike gytestrategier for alder, størrelse og antall gytinger. Det er vist at Atlantisk laks kan ha over hundre



livshistorievariasjoner i vassdrag. Mellom bestander kan slike variasjoner og antall flergangsgytere være enda mer tydelig og varierende (Jonsson et al. 1991, Fleming 1996, Klemetsen 2003, Erkinaro et al. 2018). Alle sjøaldergrupper av Atlantisk laks kan ha flergangsgytere, og dette øker antallet potensielle gytestrategier ytterligere (Klemetsen et al. 2003). De fleste flergangsgyterne overvintrer i elva etter gjennomført gyting, og kalles da for vinterstøinger (Jonsson et al. 1991, Niemä et al. 2000, Halttunen et al. 2009). I og med at laksebestander er forskjellige er det viktig å ha kunnskap om flergangsgytere og vinterstøinger, og betydningen av disse, for å forstå bestandsstrukturer og for å kunne drive en god forvaltning av disse (Halttunen & Rikardsen 2011).

#### **1.4. Vinterstøinger**

Etter selve gytingen vil mye laks dø på grunn av skader eller utmattelse tilknyttet vandring, konkurranse og gyting, men noen kan også overleve for så å kunne gjennomføre gjentatt gyting, en livshistoriestrategi som kalles iteropari (Fleming 1996, Thorstad et al. 2011). Slike anadrome flergangsgytere kan vandre ut til sjøen igjen kort tid etter gyting (oftest hannlaks), men de fleste vil stå i elva gjennom vinteren før de returnerer til sjøen om våren, og disse kalles da for vinterstøinger. En slik gjentatt vandring til sjøen med god mattilgang kan være avgjørende for at vinterstøingen kan klare flere gytinger. Alderen på anadrom gytelaks kan bestemmes av antall år den har vært i saltvann, og kalles for sjøvinter. Hvis laksen gyter om høsten samme år som den gikk ut som post-smolt om våren kalles den for 0-sjøvinter. Laks som returnerer etter 1 år i sjøen kalles for 1-sjøvinter, og laks som går mer enn ett år i sjøen før gyting blir flersjøgyter. Det vanligste er 1- og 2-sjøvinterlaks, og i noen tilfeller 3-sjøvinterlaks. Både 1-sjøvinter- og flersjøvinterlaks kan bli vinterstøinger. Gytelaks kan oppholde seg i havet fra bare 3-5 måneder til mer enn ett år før de gyter på nytt. Det vanligste for Atlantisk laks er 1 til 2 gytinger per individ, altså førstegangs- eller andregangsgytere, men hele 7 gytinger har også blitt dokumentert (Jonsson et al. 1991, Fleming 1996, Niemelä et al. 2000, Klemetsen et al. 2003, ICES 2004, Webb et al. 2007, Niemelä et al. 2011, Thorstad et al. 2011, Halttunen & Rikardsen 2011).

Flergangsgytere gyter normalt med 1-4 års mellomrom. 1-sjøvinterlaks gyter som regel hvert år, og 2-sjøvinterlaks gyter normalt etter det andre året. Innad i bestander vil som oftest andelen flersjøgytere øke med økt kroppsstørrelse ved første kjønnsmodning, noe som har blitt tilknyttet

forholdet mellom kroppsstørrelse og energikostnader ved gyting. Det er vist at 1-sjøvinterlaks kan bruke opp mot 50 % av sin energi for gyting, mens større flersjøgytere kan bruke 70 % (Jonsson et al. 1997, Klemetsen et al. 2003). Flersjøgytere, og også flergangsgytere, vil normalt oppnå større kroppsstørrelse og ved å oppholde seg flere år i havet (Rikardsen & Dempson 2011). Slik kan disse, og spesielt hunnlaks som da kan ha større fekunditet, bidra til økt produksjon av laks i elva og være svært viktig for bestanden. Det er vist at flergangsgytende hunnlaks kan stå for opptil 30 % av eggproduksjonen under gytingen (Halttunen & Rikardsen 2011). I år med fluktuerende eller nedadgående reproduksjon og rekruttering i laksebestander kan flergangsgytende vinterstøinger bidra til å stabilisere og opprettholde produksjonen i elva (Webb et al. 2007, Halttunen et al. 2009, Thorstad et al. 2011).

Når laksen velger å stå igjen i elva over vinteren etter gyting returnerer de oftest til sjøen om våren eller sommeren. Vinterstøingen har da en slank og ofte slitt kroppsfasong etter energikrevende vandring, konkurranse, gyting og lengre elveopphold uten å innta mye næring (Jonsson et al. 1990, Niemelä et al. 2000, Johansen et al. 2011, Halttunen & Rikardsen 2011). De kan ha rester av den rødbrune gytedrakten eller begynt å bli sølvblank (Fleming 1996). Det er antatt at vinterstøingene da er svakere og har lite energi, og at de kan begynne å innta næring før og under utvandringen (Jonsson et al. 1997, Halttunen et al. 2009, Halttunen & Rikardsen 2011). Det er antatt at miljøfaktorer som økt vannstand og temperatur mot våren trigger utvandringen fra elva og til sjøen (Niemelä et al. 2000, Halttunen et al. 2009, Niemelä et al. 2011). Høy overlevelse og rask utvandring i tidlig sjøfase indikerer at vandring fra elv til sjø ikke er en kritisk fase for vinterstøingene. Det er dokumentert at de kan vandre raskt ut gjennom fjord til hav med en gjennomsnittlig svømmehastighet på 1.6 km/t, og at de oppholder seg mest rundt 2 m under overflaten (Halttunen et al. 2009). Under utvandring er det også blitt registrert at vinterstøinger kan gjøre sporadiske dykk, og det er vist at laks fra både Norge og Canada kan dykke ned til over 700 og 900 meters dyp i havet (Strøm et al. 2017, Hedger et al. 2017a). Denne dykkeatferden har blitt relatert til orienteringsformål i den stratifiserte vannsøylen eller til næringsøk, og spesielt dype dykk har blitt tilknyttet dybden av stratifiseringslaget (Niemelä et al. 2000, Hubley et al. 2008, Halttunen et al. 2009, Hedger et al. 2009, Hedger et al. 2017a).

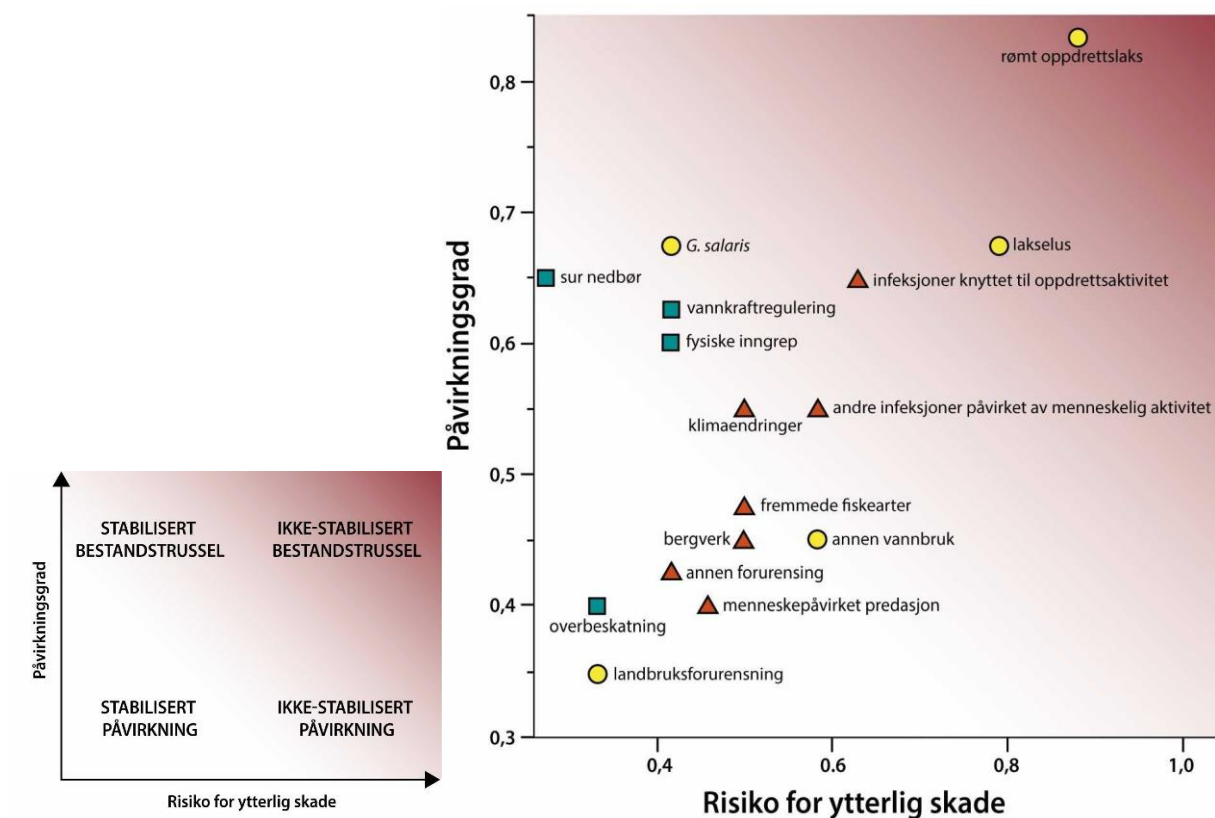
Det er utført forholdsvis få studier tilknyttet vinterstøinger, og kunnskapsnivået for vinterstøinger har blitt rangert som dårlig (Thorstad et al. 2011, Karlsen et al. 2016). Spesielt

finnes det lite kunnskap om deres atferd etter elve- og fjordvandring i det marine miljøet, variasjon i livshistoriestrategier, estimert reproduksjonsbidrag innen bestander, overlevelse og sårbarhet for trusselfaktorer. I mange vassdrag har det ikke blitt forsket på vinterstøinger, og bare i noen få har det blitt utført mer detaljerte studier (Webb et al. 2007, Hedger et al. 2009, Davidsen et al. 2009, Thorstad et al. 2011, Halttunen & Rikardsen 2011, Davidsen et al. 2013, Karlsen et al. 2016, Anon 2017c). Et tynt kunnskapsgrunnlag om en art som har ulike bestandsstrukturer, og kan bruke store arealer med mange trusselfaktorer, kan by på forvaltningsutfordringer (Halttunen & Rikardsen 2011). Økt kunnskap og forståelse av vinterstøinger kan derfor være viktig for å kunne forvalte og bevare disse viktige individene for villaksbestandene på en god og bærekraftig måte. Et bedret biologisk kunnskapsgrunnlag bør også være sentralt når våre populasjoner av Atlantisk laks har hatt, og fortsatt har en negativ rekrutterings- og produksjonstrend grunnet mange ulike trusselfaktorer (Aas et al. 2011, Halttunen & Rikardsen 2011, Forseth et al. 2017, Anon 2017c).

## **1.5. Laksens trusselbilde**

Gjennom hele livssyklusen lever Atlantisk laks i miljøer med mange trusselfaktorer. Naturlige trusselfaktorer og naturlig dødelighet er tilknyttet intra- og interspesifikk ressurskonkurranse, predasjon og hydrografiske parametere som temperatur og salinitet. I vassdrag er rogn, yngel, parr og smolt viktig næring for predatorer som fugl og større fisk, og kan være sårbare ovenfor lave temperaturer og isforhold. I ferskvannfasen som yngel og parr vil dødeligheten ofte være tetthetsavhengig, spesielt i fullrekrutterte elver. I sjøfasen blir dødeligheten mer tetthetsuavhengig og vil øke med økt mengde predatorer (Fleming 1996, Klemetsen et al. 2003, Thorstad et al. 2011, Forseth et al. 2017). Det er antatt at det er svært høy dødelighet tilknyttet smoltifisering med vandring fra ferskvann til saltvann. Smolten må da overkomme en betydelig fysiologisk endring når de skal utvikle seg til å utskille saltioner, og i tillegg kan smolt og postsmolt bli kraftig predatert. Disse utfordringene kan resultere i mer enn 90 % dødelighet for smolten (ICES 2008). Ettersom at laksen vokser seg større minker den naturlige predasjonsdødeligheten ovenfor andre fiskearter og mindre fugler, men nødvendigvis ikke ovenfor større fugler og pattedyr. Når laksen blir større og eldre vil den utvikle økt toleranse for endret miljø, og naturlig dødelighet vil bli mer tilknyttet dens egne høye energiforbruk relatert til vandring og gyting (Hubley et al. 2008, Hedger et al. 2009, Thorstad et al. 2011, Aas et al. 2011, Forseth et al. 2017).

I dag er mange laksebestander truet eller forsvunnet, og mange steder har artens utbredelsesområde og habitater blitt mindre, fragmentert eller borte. (WWF 2001, Thorstad et al. 2011). I sitt leveområde var Atlantisk laks opprinnelig utbredt i over 2600 vassdrag, men dette har hatt en svært negativ utvikling. Over sitt historiske store utbredelsesområde står bare de fire landene Norge, Island, Skottland og Irland i dag alene for hele 90 % av dagens bærekraftige laksebestander. For resten av bestandene er hele 85 % blitt kategorisert som sårbar, truet eller kritisk truet, og mange står i fare for å bli utryddet. Den store fellesfaktoren er menneskelig påvirkning. Dette har direkte eller indirekte vært med på å påvirke arten og dens leveområder negativt ved unaturlige forstyrrelser og trusselfaktorer, og dette foregår også i dag. Historisk sett har overbeskatning vært hovedfaktoren for nedgangen av laks, men dette har endret seg med tiden (WWF 2001, Thorstad et al. 2011). Forseth et al. (2017) har kategorisert de mest betydningsfulle trusselfaktorene for dagens norske laksebestander (*Figur 3*).



**Figur 3.** «System for vurdering av påvirkningsfaktorer og bestandstrusler for norske villaksbestander (venstre), og de ulike faktorenes plassering i diagrammet (høyre). Bakgrunnsfargen illustrer alvorlighetsgrad (mørk farge mest alvorlig). Fargene på punktene symboliserer god kunnskap og lav usikkerhet om utvikling (grønn), moderat kunnskap og moderat usikkerhet om utvikling (gul) og dårlig kunnskap og stor usikkerhet om utvikling (rød)». (Hentet med tillatelse fra Forseth et al. (2017)).

De rangerte trusselfaktorene for Atlantisk laks i ferskvann er tilknyttet *Gyrodactylus salaris*, sur nedbør, vannkraftreguleringer, fysiske inngrep, fremmede fiskearter, bergverk, annen vannbruk, annen forurensing, overbeskatning, menneskepåvirket predasjon og landbruksforurensing (Forseth et al. 2017). Mange av disse trusselfaktorene er antatt å ha lav påvirkning og liten sannsynlighet for ytterlig skade, men for flere er kunnskapsnivået lavt (Aas et al. 2011, Forseth et al. 2017, Anon 2017c). De mest betydningsfulle trusselfaktorene i ferskvann, og som fremstår som bestandstrusler, er *Gyrodactylus salaris*, sur nedbør, vannkraftreguleringer og andre fysiske inngrep (Forseth et al. 2017, Anon 2017c). Disse blir likevel ansett for å være stabiliserte bestandstrusler, spesielt gjelder dette for sur nedbør. I forhold til de marine trusselfaktorene utgjør disse trusselfaktorene lav risiko for fremtidig redusert lakseproduksjon og tap av bestander (Anon 2017c).

Med fysiske inngrep menes endrede habitatforhold. Dette kan være inngrep som kanalisering og terskelbygging i vassdrag, og dette er blitt gjort i veldig mange norske vassdrag. Dette har ofte en relativ høy negativ påvirkning for lakseproduksjon da disse inngrepene kan føre til dårlig habitatkvalitet ved å ødelegge viktige skjulesteder og gyteplasser for laksen. Det er ikke høy risiko for videre skadeomfang, og forebyggende tiltak kan være gjennomførbare (Forseth et al. 2017, Anon 2017c). Vannkraftregulering innebærer oppdemming og nedtapping av vassdrag, og kraftstasjoner med tilhørende infrastruktur ved vassdrag. Vannkraftregulering som vi kjenner det i dag har vært aktivt drevet i Norge siden 1970-tallet. Vannkraft påvirker vannføring, vanntemperatur, isforhold og vannkvalitet i vassdrag hovedsakelig, men også i fjordsystemer (Johnsen et al. 2011). Eksempelvis så kan mindre vannføring grunnet nedtapping føre til at gyte- og oppholdsområder kan bli tørrlagt, og rogn og ungfisk kan dermed få innskrenkede leveområder og i verste fall strande og dø. Vannkraftutbygginger og lite vannføring kan fungere som vandringshindre i vassdrag, og kan resultere i vandringsproblemer for smolt, gytefisk og vinterstøinger. Endret vanntemperatur ved vannkraftregulering vil ofte gi fluktuerende eller kaldere temperaturer, og kan føre til at ungfisk, yngel og rogn ikke opplever tilpasset vanntemperatur. Vassdragsregulering tilknyttet kraftproduksjon har en betydelig direkte og indirekte negativ påvirkning for fisk i mange vassdrag, men effektene varierer. Flere laksebestander er truet eller forsvunnet på grunn av denne trusselfaktoren. I dag drives det en aktiv forvaltning for miljøforbedringer tilknyttet vannkraft, og sannsynligheten er antatt å være lav for ytterlig forverring av lakseproduksjon (Johnsen et al. 2011, Forseth et al. 2017, Anon 2017c).

Parasitten *Gyrodactylus salaris* kom til Norge på 1970-tallet, og er den trusselfaktoren som har stått for at flest laksebestander i norske vassdrag har blitt kritisk truet eller utryddet. Parasitten har direkte påvirkningseffekt på lakseproduksjon ved høy yngeldødelighet, og indirekte påvirkning ved dødelighet for større fisk. Problemet ved *Gyrodactylus salaris* kan bli illustrert i en epidemiologisk sammenheng som relaterer genotypen til parasitten og verten og ytre miljøfaktorer. Samspillet mellom disse tre komponentene utgjør utfallet for infeksjonen på laksebestander. Det vanligste tiltaket og behandlingen mot parasitten har vært bruk av stoffet rotenon, som dreper parasitten men også all tilstedeværende fisk og vannlennende insekter. Behandling med stoffet aluminium, som kan sikre levedyktighet for fisk, har også vært brukt, og disse to behandlingsmåtene har også blitt kombinert. Etter omfattende tiltaksplaner og vellykkede utryddelser av parasitten i flere vassdrag de siste årene har denne trusselen nå blitt redusert og vurdert som stabil. De siste elvene som ble friskmeldt var Vefsna og Lærdalselva (Miljødirektoratet 2018). Det drives et kontinuerlig arbeid for å kunne friskmelde infiserte vassdrag og hindre spredning til nye (Harris et al. 2011, Forseth 2017, Anon 2017c).

Den reduserte mengden av Atlantisk laks skyldes delvis laksens lave overlevelse i sjøen, og de største trusselfaktorene for villaksbestander er antatt å ha et marint opphav (Klemetsen et al. 2003, Forseth et al. 2017). De rangerte trusselfaktorene for Atlantisk laks fra det marine miljøet er rømt oppdrettslaks, lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) og infeksjoner tilknyttet oppdrettsaktivitet (Forseth et al. 2017). Infeksjoner knyttet til oppdrett er en faktor som kan utgjøre en alvorlig trussel for laks, og det er antatt å ha økt påvirkningsgrad og høy risiko for ytterligere skadeomfang. Dette er på grunn av at oppdrettsaktiviteten er stor, og utbredt over store deler av norskekysten med høy biomasseproduksjon av fisk. Dette utgjør et potensielt stort smittepress ovenfor villfisk. Dette kan påvirke de fleste laksebestandene negativt, og det gjennomføres få effektive tiltak for villaks mot slike infeksjoner. Det er imidlertid lite kunnskap og mye usikkerhet om effekter og framtidig utvikling for infeksjoner tilknyttet oppdrettsaktivitet (Forseth 2017, Anon 2017c). Rømt oppdrettslaks og lakselus framstår som ikke-stabiliserte bestandstrusler. Disse to truslene kan hver for seg eller sammen, og i samspill med andre trusselfaktorer, true laksebestander (Svåsand et al. 2017, Anon 2017c, Grefsrud et al. 2018).

Rømt oppdrettslaks er i dag vurdert som den største nåværende og fremtidige trusselen til villaks. Trusselen kan ramme flere villaksbestander, og negative hendelser og effekter kan være vanskelig å reversere (Forseth et al. 2017, Bolstad et al. 2017, Anon 2017c, Castellani et al. 2018). Rømt oppdrettslaks, og hybride avkom fra krysninger mellom oppdrettslaks og villaks, kan påvirke villaks negativt ved å fungere som smittebærer av infeksjoner, bidra til økt smittepress av lakselus, påvirke økologiske effekter gjennom konkurranse og ødeleggelse på gytegrunner, og å kunne påvirke villaksbestandene genetisk ved å få levedyktige og reproduserende avkom med villaksen (Fleming 1996, Diserud et al. 2017, Forseth et al. 2017, Bolstad et al. 2017, Castellani et al. 2018). Oppdrettslaks har normalt lavere overlevelse og reproduksjonssuksess enn villaks. Derimot har oppdrettsavkom og krysninger raskere vekst enn villaks, og slike avkom og hybrider kan være konkurrenter og fortrengende ovenfor villaks i sine oppvekstområder. Ved konkurranse med oppdrettslaks eller hybrider er det antatt at villaksavkom kan få lavere vekst og økt ungfiskdødelighet. Krysninger mellom oppdrettslaks og villaks kan føre til redusert villaksproduksjon i vassdrag, noe som kan innebære en fremtidig negativ utvikling for villaksbestander (Karlsson et al. 2016, Bolstad et al. 2017, Anon 2017c, Castellani et al. 2018).

Effekter for villaks ved innkryssing med oppdrettslaks kan avhenge av bestanders ulike lokale tilpasninger til sine vassdrag (Forseth et al. 2017, Castellani et al. 2018). Små bestander kan være sårbare for tap av genetisk variasjon. For små laksebestander vil genetisk diversitet være viktig for å bevare genetisk variasjon tilknyttet økologiske tilpassede egenskaper til deres miljø. Laksebestander med redusert populasjonsstørrelse kan være mer utsatt for tap av genetisk variasjon, ytterligere reduksjon og i verste fall utryddelse enn større bestander, og et slikt tap kan føre til redusert mulighet til å tilpasse seg et endret miljø og eventuelle problemer tilknyttet reproduksjon mellom nært beslektede individer (Cooper & Mangel 1999, Consuegra & Nielsen 2007). Ved naturlig seleksjon kan naturen selv klare å motstå genetisk innblanding, men det er blitt modellert at hvis innblanding av oppdrettsgener i ville laksebestander blir for høy vil kanskje ikke naturen lenger klare å motvirke situasjonen (Castellani et al. 2018). Det er nylig vist at rømt oppdrettslaks har ført til endrede livshistoriestrategier i villaksbestander, der individer med høy andel oppdrettsgener hadde fått endret alder og størrelse ved kjønnsmodning (Bolstad et al. 2017). Dette er normalt egenskaper som er lokalt tilpasset laksebestander i sine vassdrag gjennom seleksjon (Diserud et al. 2017). Innkryssing av oppdrettslaks med villaks er påvist i to tredeler av Norges villaksbestander (Karlsson et al. 2016, Diserud et al. 2017), og en

tredjedel av bestandene har blitt klassifisert til å ha dårlig kvalitet i forhold til genetisk integritet (Anon 2017b, Anon 2018). Hvis slik innkryssing fører til langtidsendringer i livshistorieparametere og utvasking av lokale økologiske tilpasninger hos laksebestander vil dette kunne føre til redusert produksjon og levedyktighet for villaks (Glover et al. 2017, Disereud et al. 2017, Bolstad et al. 2017, Anon 2017c, Castellani et al. 2018). Det gjøres mange tiltak for å redusere nye rømminger av oppdrettslaks og forebygge negative påvirkninger fra rømminger. Oppdrettsnæringen selv forsøker å ha tettere oppfølging og bedre krav til oppdrettsanlegg, og å utvikle steril oppdrettslaks, større oppdrettssmolt og lukkede oppdrettsanlegg. I tillegg drives det utfiskingsprogrammer av rømt oppdrettslaks i fjorder og elver (Karlsen et al. 2016, Forseth et al. 2017, Anon 2017c).

Lakselus er en ektoparasitt på laks, sjørørret (*Salmo trutta* L.) og sjørøye (*Salvelinus alpinus* L.) i sjø. Lakselus har historisk sett vært observert i moderate mengder på villfisk, både på Atlantisk laks, sjørørret og sjørøye. Det storstilte og intensive lakseoppdrettet i sjøen de siste tiårene har ført til økt produksjon av lakselus i kystnære områder langs store deler av norskekysten, og lusenivået på villfisk er høyere og mer variabelt i disse områdene enn i oppdrettsfrie soner (Finstad et al. 2011, Svåsand et al. 2017, Grefsrud et al. 2018). Lakselus kan påvirke laks negativt ved redusert næringsinntak og vekst, fysiologisk stress, nedsatt osmoreguleringsevne, anemi, økt sjanse for infeksjoner, redusert sykdomsresistens og dermed økt dødelighet (Finstad et al. 2011, Thorstad & Finstad 2018). I oppdrettsintensive områder er det mellom år og lokaliteter vist at lakselus kan øke marin dødelighet for utvandrende vill laksesmolt og postsmolt med 0,6-39 % i gjennomsnitt (Skilbrei et al. 2013, Vollset et al. 2016, Forseth et al. 2017). Lakselus kan føre til senere vekst og økt alder ved kjønnsmodning (Vollset et al. 2014, Svåsand et al. 2017, Grefsrud et al. 2018), og dette kan på sikt redusere innsiget av returnerende gytelaks for bestander (Forseth et al. 2017). Uansett om påvirkningseffekten av lakselus vil variere mellom områder og år, vil et vedvarende høyt lusenivå kunne true levevilkår til våre bestander av Atlantisk laks. Siden lakselusa er en av hovedutfordringene for oppdrettsnæringen gjøres det kontinuerlige tiltak ved overvåking, avlusing og forskning mot lakselusa, spesielt i forhold til overvåking og modellering av lusenivå, lusesmittepress, avlusing og resistensutvikling hos lakselus mot ulike behandlingsmidler (Kristoffersen et al. 2014, Karlsen et al. 2016, Helgesen et al. 2017, Svåsand et al. 2017, Anon 2017c, Kristoffersen et al. 2017, Grefsrud et al. 2018, Skarðhamar et al. 2018). Det er blitt etablert god kunnskap om lakselus, og trusselfaktoren er antatt å ha en betydelig negativ påvirkning og høy risiko for laksebestander



(Finstad et al. 2011, Vollset et al. 2014, Karlsen et al. 2016, Forseth et al. 2017, Svåsand et al. 2017, Anon 2017c, Thorstad & Finstad 2018, Grefsrud et al. 2018).

Siden de største trusselfaktorene mot villaks er antatt å være i det marine miljøet er det viktig å kartlegge og innhente kunnskap om disse truslene (Anon 2017c). De store trusselfaktorene her har sitt opphav fra lakseoppdrett, og i Stortingsmelding 16 «Forutsigbar og miljømessig bærekraftig vekst i norsk lakse- og ørretoppdrett» (Anon 2015) ble de viktige risikofaktorene og handlingsreglene som skal styre en forutsigbar og bærekraftig utvikling i oppdrett beskrevet. I første omgang baseres handlingsregelen på lakselus og dens påvirkning på villfisk som eneste varslingsindikator for evaluering av videre produksjonsvekst av oppdrettsfisk (Anon 2015, Svåsand et al. 2017, Grefsrud et al. 2018). For å kunne regulere produksjonskapasiteten av laks- og ørretoppdrett basert på denne varslingsindikatoren har norskekysten blitt delt inn i 13 separate produksjonssoner. Denne soneinndelingen ble basert på storskala hydrodynamiske modeller av vannstrømmer og partikkelspredninger mellom oppdrettslokaliteter for å minimere spredning og tilknytning av lakselus mellom soner og lokaliteter. Dette nye forvaltningssystemet har blitt kalt for «trafikklyssystemet» (Anon 2015, Karlsen et al. 2016, Vollset et al. 2017). Systemet skal predikere lusepåslag på vill laksefisk og hovedsakelig villsmolt av laks ut i fra ukentlige lusetellinger og laksebiomassetall fra alle oppdrettsanlegg, noen steder fra lusetellinger på villfisk, og hydrodynamiske modelleringer av utslipp og fordeling av luselarver i avgrensede geografiske sjøområder (Karlsen et al. 2016). Dette skal ligge til grunn for at området oppdrettsfiskproduksjon kan øke, må holdes på samme nivå eller må reduseres (Anon 2015, ICES 2017). Det er videre blitt bestemt at effekten av lakselus på villfisk som miljøindikator skal evalueres hvert år (Anon 2017a, Kristoffersen et al. 2017). For å få best mulig kunnskap om populasjonseffekter på vill laksefisk i forhold til trafikklyssystemet og risikovurderingen av lakselus kreves det flere feltstudier av villfisk (Grefsrud et al. 2018). Lov av 15. mai 1992 om laksefisk og innlandsfisk mv. (lakse- og innlandsfiskloven) sier at forvaltningen av laksefisk skal være bestandsrettet og sikre økologiske funksjonsområder og deres betingelser slik at lokale bestander oppnår levedyktighet i sine naturlige utbredelsesområder. Kunnskap om lokale bestander, deres livssyklus og atferd vil da være viktig for å kunne ha bærekraftige bestander og forvaltning av disse.

For vinterstøinger av Atlantisk laks er kunnskapsstatusen for lokale bestandsstrukturer, fjordvandring og overlevelse generelt dårlig (Thorstad et al. 2011, Halttunen & Rikardsen 2011). Det er også lite kunnskap om vinterstøingers sårbarhet ovenfor lakselus, og det er lite eller ingen god kunnskap om vinterstøingers utvandringstidspunkt i forhold til eventuelt lokalt lusepress (Karlsen et al. 2016). Det vil derfor være nyttig for både lokal og regional forvaltningsmyndighet og oppdrettsnæring å få mer kunnskap om dette. I Sognefjorden og Lærdalselva har det ikke blitt utført moderne og detaljerte studier om elve- og fjordutvandring for vinterstøinger av Atlantisk laks. I gjennom FoU-prosjektet ViLL (Verdiskaping i Laksefisket i Lærdal), som hadde som mål å øke kunnskapsgrunnlaget og bedre forvaltningen av fiskestammene i Lærdal og å styrke dets verdiskapning (Uglem et al. 2017, Brendehaug et al. 2017, Sættem 2018b), ble det i 2013, 2015, 2016 og 2017 blant annet merket 129 vinterstøinger av Atlantisk laks i Lærdalselva med akustiske merker.

## **1.6. Studiets formål**

Det overordnede formålet med dette studiet var å øke kunnskapen om bestanden av vinterstøinger av Atlantisk laks i Lærdalselva og deres fjordutvandring i Sognefjorden ved bruk av akustisk telemetri.

Ut i fra dette ble følgende delmål satt opp:

- Dokumentere smoltalder, gytealder og størrelse for gytebestanden i elva.
- Kartlegge vinterstøingers utvandringstidspunkt fra elva til fjorden, og hvilke miljøfaktorer som er med på å påvirke dette.
- Kartlegge vinterstøingers oppholdstid i fjordsystemet og i de forskjellige sonene i fjorden under fjordutvandring.
- Kartlegge vinterstøingers vandringsmønster og estimere deres vandringshastighet under fjordutvandring.
- Kartlegge vinterstøingers utvandringsdybde under fjordutvandring.
- Estimere vinterstøingers overlevelseshastighet og deteksjonssannsynlighet under fjordutvandring.
- Estimere smittepress av lakselus i fjordsystemet for utvandrende vinterstøinger i 2013, 2015, 2016 og 2017.

## 2. Materiale og metode

### 2.1. Områdebeskrivelse: Lærdalselva og Sognefjorden

Lærdalselva er en nasjonal lakseelv i Lærdal kommune i indre Sogn, i Sogn og Fjordane fylke i Norge. Lærdalselva munner ut i Lærdalsfjorden, innerst i den nasjonale laksefjorden Sognefjorden (*Figur 4a, 4b og 5*). Sognefjorden er 204 km lang, og 1300 m på det dypeste, og er landets lengste og dypeste fjord. Lærdalselva er 44 km lang, og har et nedbørsfelt på 1188 km<sup>2</sup>. Vassdraget er det største i Sogn og Fjordane fylke. Gjennomsnittlig vannføring i elva er 34,4 m<sup>3</sup>/s, men dette varierer gjennom året med høyest vannføring om våren og tidlig sommer ved snøsmelting. Storparten av nedbørsfeltet ligger over 900 m.o.h., og vanntemperaturen er sjelden over 15 ° C om sommeren (Saltveit & Sonderup-Nielsen 1987, Urke et al. 2013b, Sættem 2016). Elva har en svært varierende topografi. I fra munningen er elva bred, flat og stilleflytende, før den blir preget av brede stryk, lange hølør og flere grunne områder (Sættem 2016). I midterste del av vassdraget er det en høy fallgradient, og elva blir smalere og preget av store steiner og ur, med strie stryk, fossefall og dype, trange kulper. Lengst opp er vassdraget langsomt flytende, før det til slutt går over i mange strie stryk, fossefall og kulper. Vassdraget har sitt utspring fra Filefjell og Hemsedalsfjellet (Kraabøl & Johnsen 2012).

Sjurhaugfoss er det naturlige oppvandringshinderet for anadrom fisk i Lærdalsvassdraget. I denne og tre andre fosser har det blitt bygget fisketrapper som muliggjør 17 km mer elvestrekning for anadrom fisk, men disse har vært stengt siden 1996 på grunn av påvist smitte av *Gyrodactylus salaris* (Urke et al. 2013b, Sættem 2016). Lakseparasitten ble første gang påvist i vassdraget våren 1996, og det ble igangsatt tiltak høsten 1997 (Johnsen et al. 1999, Kraabøl & Johnsen 2012). Laksen ble da fredet til år 2000 (Sættem 2016). Det har blitt utført mange tiltak mot gyroen i Lærdalselva, ved behandling med både sur aluminiumsløsning (AIS) og rotenon (CFT leugmin). Begge metodene har vært prøvd hver for seg, men de er også blitt kombinert. Etter behandlinger i 1997, 2005, 2006, 2009, 2011 og 2012 ble parasitten igjen påvist i 1999 og 2007. Siste tiltak ble gjennomført i 2012 (Kraabøl & Johnsen 2012, Hindar et al. 2013, Sættem 2016, Anon 2017c). Etter oppfølging ved etterundersøkelser og overvåking, og reetablering av laksestammen, ble elva erklært gyrofri og friskmeldt i november 2017 (Miljødirektoratet 2018).

I 1974 ble vassdraget regulert av Østfold Energi AS, og de 2 kraftverkene ved Borgund og Stuvane påvirker vannføringen i 24 km av elva fra fossen Sjurhaugfoss til elveutløpet. Kraftverket ved Borgund påvirker vassdraget ved fraføring av vann i øvre del, og kraftverket ved Stuvane påvirker vannføringen ved endret vannføring og vanntemperatur, med til dels markante døgnsvingninger. I 1973 ble Ljøsne klekkeri etablert som en kompensasjon for reguleringen. Der brukes stamfisk fra Lærdalselva til å produsere laksunger som blir satt ut i elva som smolt. Det har blitt utført flere fysiske inngrep i elva, eksempelvis ved kanalisering og mange terskelbygginger (Rosseland 1965, Saltveit & Sonderup-Nielsen 1987, Urke et al. 2013b, Sættem 2016, Sættem 2018a).

Atlantisk laks og sjøørret utgjør hovedandelen av fisk i vassdraget, men i øvre deler finnes også artene brunørret (*Salmo trutta* L.) og ørekyt (*Phoxinus phoxinus* L.) (Kraabøl & Johnsen 2012, Sættem 2018b). Med historiske totalfangster nærmere 20 tonn anadrom fisk har Lærdalselva vært den mest attraktive og betydningsfulle fiskeelva i Sogn og Fjordane. Det er vist at ca. 70 % av laksen i Sognefjorden stammer fra denne elva. Sportsfisket i elva har vært mest rettet mot Atlantisk laks, men også mot sjøørret (Sættem 1995, Sættem 2016). Lærdalselva kan kategoriseres som en storlakselv (*Figur 2*), og laksefisket i elva har vært, og er fortsatt eksklusivt og lukrativt, og tilknyttet store verdier (Rosseland 1965, Sættem 1995, Eggum 1997, Brendehaug et al. 2017). I fiskesesongen 2017 ble det ifølge Statistisk sentralbyrå fanget 615 laks på tilsammen 4761 kg i Lærdalselva. Av dette ble 179 laks avlivet, mens hele 436 laks ble satt ut tilbake i elva (<https://www.ssb.no/jord-skog-jakt-og-fiskeri/statistikker/elvefiske>).

Lærdalselva har et gytebestandsmål på 5017 kg hunnlaks (Hindar et al. 2007). Et årlig gytebestandsmål indikerer hvor mange kilo gytende hunnlaks som må til for at elva skal kunne produsere sitt maksimale smoltantall. Gytebestandsmål beregnes av lakseførende areal, og bestanders populasjonsdynamikker og produktivitet. Bak dette foreligger det arealberegninger av elver, og modelleringer av sammenhenger mellom gytebestand og rekruttering i norske laksebestander, der faktorene fangststatistikk, gytebestandsstørrelse, ungfisktetthet, smoltproduksjon, estimert overlevelse mellom leveår, vekst, eggproduksjon og eggtetthet ligger til grunn. Sammen med vassdragets areal brukes gytebestandsmålet til å beregne hvor mange egg som bør gytes for at bestanden skal nå sitt mål. Dette baseres igjen på antall kilo hunnfisk som bør delta under gyting for å nå gytebestandsmålet, der antall egg per kg hunnfisk er estimert

til 1450 egg/per kg (basert på en sammenheng mellom fekunditet og kroppsvekt), og vassdragets gjennomsnittlige kroppsvekt for hunnfisk, for å beregne hvor mange hunner som trengs (Sættem 1995, Klemetsen et al. 2003, Hindar et al. 2017).

I Lærdalselva har det helt fra midten av 1900-tallet blitt forsket systematisk på Atlantisk laks ved forskjellige merkinger og tellinger (Rosseland 1965, Rosseland 1979a, Rosseland 1979b, Sættem 2015, Sættem 2016, Sættem 2018a, Sættem 2018b). Helt fra 1960 og frem til i dag har det blitt gjennomført totalregistreringer av antall anadrom gytefisk i Lærdalselva om høsten (Rosseland 1965, Norsk standard 2015, Sættem 2015, Sættem 2016, Sættem 2018a), og i noen år totalregistreringer av vinterstøinger om våren (Rosseland 1965, Rosseland 1979b, Sættem 2018b). Dette har blitt gjort ved synkron telling av fisk langs elvebredden i hele den lakseførende strekningen i elva (Norsk standard 2015). Denne snart seksti år lange dataserien er unik, og kan vise langtidstrender for årlig gytebestandsstørrelse, og vurdere eventuell oppnåelse for elvas gytebestandsmål (Norsk standard 2015, Sættem 2015, Sættem 2016, Sættem 2018a, Sættem 2018b). Fiskeriinspektør Leiv Rosseland merket i tillegg vinterstøinger, sjølaks og smolt av Atlantisk laks i Lærdalselva med utvendige merker i fra midten av 1900-tallet (Rosseland 1979a, Rosseland 1979b). Vinterstøinger og sjølaks ble merket fra april til juli måned utover 1950-årene (Rosseland 1965, Rosseland 1979b). I denne perioden ble det til sammen merket hele 330 vinterstøinger i Lærdalselva, og 82 laks i Sognefjorden og Lærdalselva. Av disse ble 47 gjenfanget samme år som de ble merket, 22 etter ett år og 2 etter to år etter merking. Gjenfangsten skjedde både ved ordinært stangfiske i elva og ved sitte- eller kilenotfiske i fjorden. 5 merkede laks ble gjenfanget i andre vassdrag enn i Lærdal (Rosseland 1965).

I april 2016 ble det ble registrert 746 stk. vinterstøinger av Atlantisk laks i Lærdalselva, og i april 2017 ble det registrert 775 stk. For 2016 utgjorde disse vinterstøingene 69 % av antall registrert gytelaks om høsten 2015 (1082 stk.), og for 2017 utgjorde registrerte vinterstøinger 67 % av antall registrert gytelaks om høsten 2016 (1163 stk.) (Sættem 2018b). Gyteoverlevelsen og andel vinterstøinger i Lærdalselva er høyere i forhold til mange andre elver, men lignende estimater er også blitt vist fra flere vassdrag (Jonsson et al. 1991, Jonsson et al. 1997, Nielmä et al. 2006, Hubley et al. 2008, Halttunen 2009, Nielmä et al. 2011, Halttunen & Rikardsen 2011, Karlsen et al. 2016). Generelt er vinterstøinger fra Lærdalselva i god kondisjon og i godt

hold, og har lite synlige svakheter eller slitasje, utenom at de kan være noe avmagret etter vinteroppholdet i elva (Rosseland et al. 1965, Sættem 2018b).

I Sognefjorden og kystområdene ved fjordmunningen er det mange aktive akvakulturlokaliteter som produserer laks eller regnbueørret, og det finnes både settefisk-, matfisk-, stamfiskanlegg og fiskeslakteri i fjorden. I fra indre til ytre deler av fjorden er det i dag totalt 36 matfiskanlegg, 8 settefiskanlegg og 4 stamfiskanlegg, og disse sjølokalitetene kan utgjøre en maksimal tillatt biomasse på ca. 110 464 tonn. I de fleste tilfeller ved utført luseregistrering hadde nesten samtlige aktive sjølokaliteter lusetall over lusegrensen på 0,2 eller 0,5 hunnlus per fisk i løpet av denne studieperioden (barentswatch.no 2018).

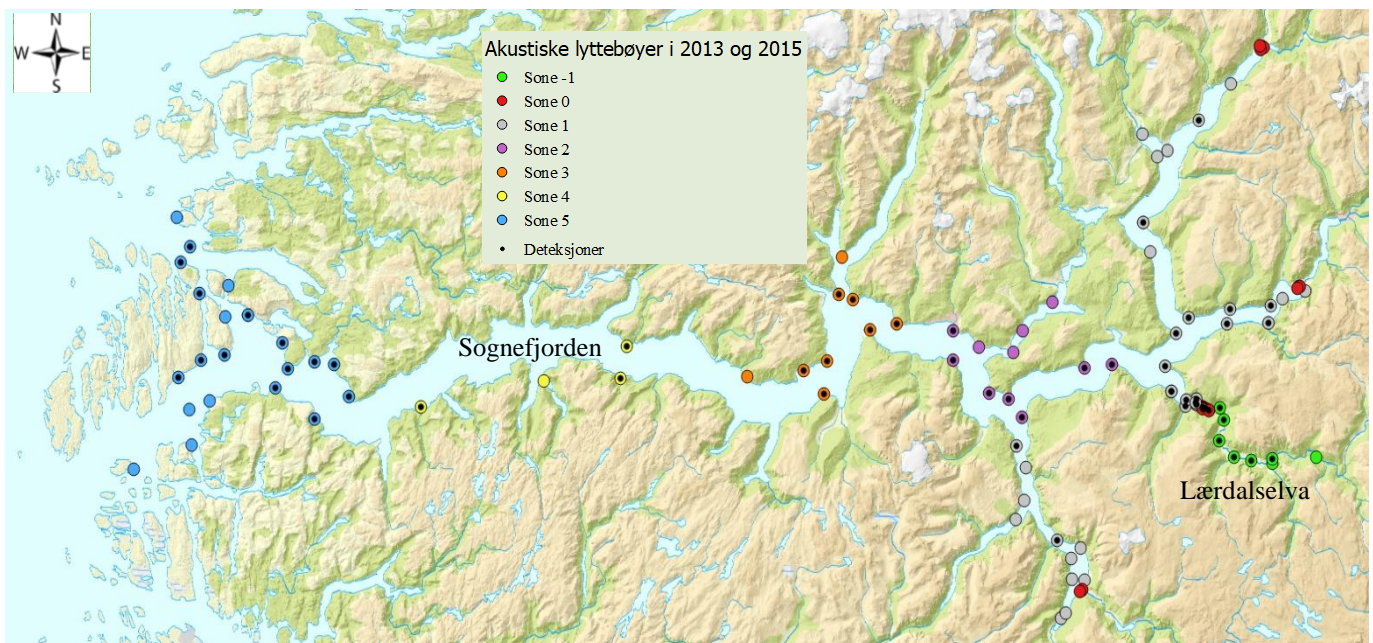
## **2.2. Akustisk telemetri: Stasjonsnett av passive akustiske lyttebøyer**

Akustisk telemetri baseres på utbredelse av lydbølger gjennom vannmasser, og fungerer både i ferskvann og saltvann. Akustiske merker kan plasseres i og på levende fisk, og de kan sende ut unike akustiske koder og ulike miljødata i tidsgitte signalintervaller. Passive akustiske lyttebøyer har innebygd en hydrofon som detekterer og mottar akustiske koder når akustiske merker er innenfor hydrofonens registreringsområde og på samme frekvens. Senderekkevidde og sendeforhold kan avhenge av akustiske og fysiske forhold i vannet i området. Det kan påvirkes av eksempelvis topografiske hindringer, rusk og uklart vann, bevegelige vannmasser som rennende vann og turbulens skapt av vind, bølger, vannstrømmer, stryk og fosser (Thorstad et al. 2000a, Halttunen & Rikardsen 2011, Urke et al. 2018).

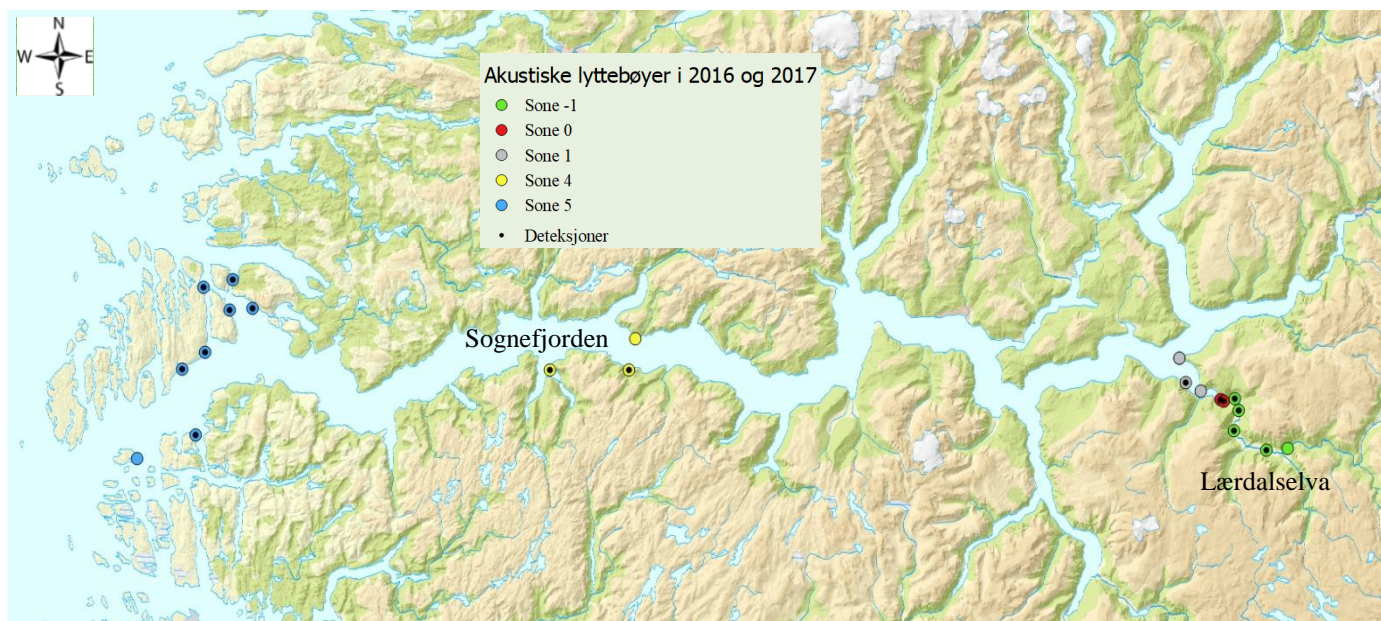
I 2013 ble det plassert ut et stasjonsnett bestående av 110 operative passive akustiske lyttebøyer (modell; VR2W; VEMCO Division AMIRIX Systems Inc. Halifax, NS, Canada ved 69 kHz (<http://vemco.com/products/vr2w-69khz/>)) i Lærdalselva og Sognefjorden for å registrere vandrende merkede vinterstøinger fra Lærdalselva (Urke et al. 2010, Urke et al. 2013b). I 2013 og 2015 utgjorde stasjonsnettet 111 lyttebøyer (*Figur 4a*), og i 2016 og 2017 ble det redusert til 26 lyttebøyer (*Figur 4b*). I selve Lærdalselva var det 9 operative lyttebøyer (*Figur 5*). Stasjonsnettet ble inndelt i totalt 7 soner, der sone -1 var Lærdalselva (9 lyttebøyer), sone 0 i elveutløp og estuarier i Lustra-, Årdals-, Lærdals- og Aurlandsfjorden (15 lyttebøyer), sone 1 i indre del av disse fjordarmene (40 lyttebøyer), sone 2 i fra Revsnes, Sogndalsfjorden og til

Leikanger (11 lyttebøyer), sone 3 i fra Suppam, Balestrand og til Kvamsøy (10 lyttebøyer), sone 4 i fra Måren til Indre Oppedal (4 lyttebøyer) og sone 5 i Sognesjøen og ytre del av fjorden (22 lyttebøyer) (Figur 4a og 5). Hovedforskjellen for lyttebøyedekningen mellom de to periodene (2013-2015 og 2016-2017) var en redusering av lyttebøyer i sone 0 og 1 i de andre fjordarmene enn i Lærdalsfjorden, og i sone 2 og 3 i midtre del av fjordsystemet (Figur 4a og 4b). Lyttebøylene i elva var fortøyd til metallkors på elvebunnen, og lyttebøylene i estuariet, indre, midtre og ytre del av fjorden var fortøyd 2 m nede på tau med flyteblåser og lodd. Noen lyttebøyer i ytre del var også fortøyd ved oppdrettslokalitetene Mjølsvik, Bekksneset, Hjartholm, Skredsvik og Kvernhusvika.

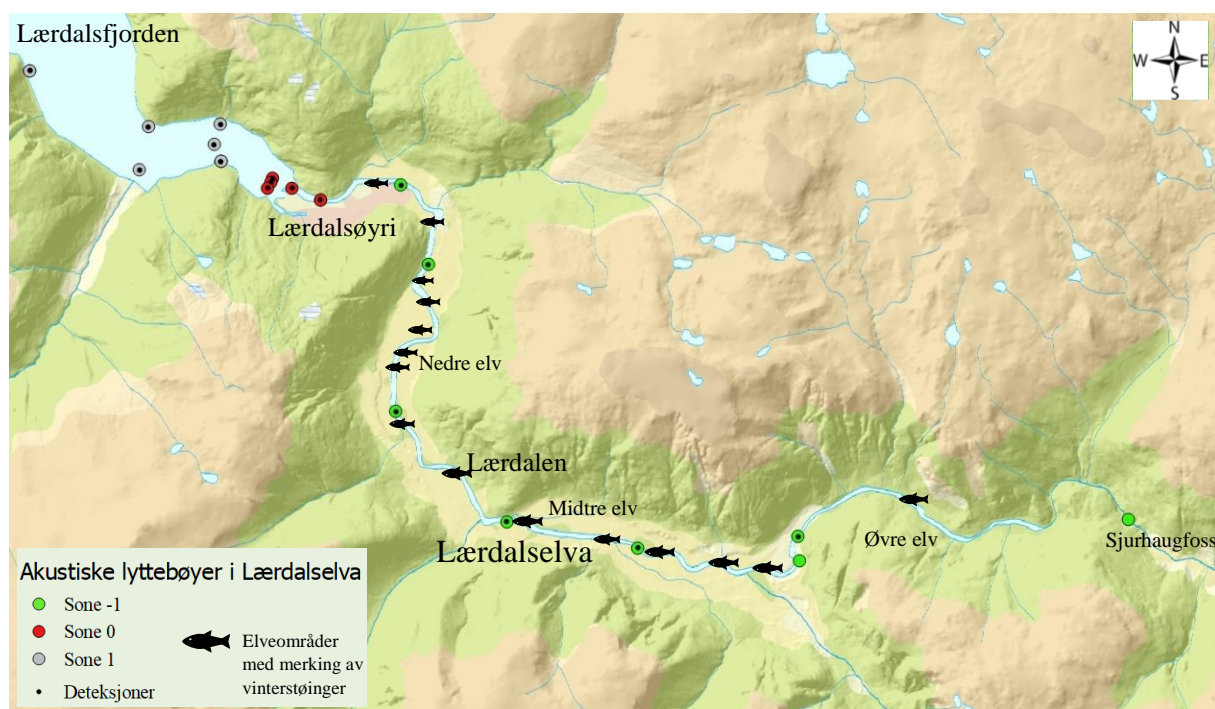
For å motta telemetriske data ved slike lyttebøyer som automatiske overvåkningsmottakere ble akustisk protokoll S256 brukt (Urke et al. 2013a, Urke et al. 2013b). De passive lyttebøylene registrerte forbigående fisk fra Lærdalselva merket med akustiske merker, og dato, tidspunkt og dyp ble registrert med en unik kode for hver deteksjon. Levetiden for batteriene i lyttebøylene var på ca. 15 måneder (<http://vemco.com/products/vr2w-69khz/>). Batteriene ble kontrollert og eventuelt skiftet, og lyttebøylene vedlikeholdt og tappet for data, 3 ganger hvert år. Data ble nedlastet trådløst fra lyttebøylene på en PC ved Bluetooth-kommunikasjon.



**Figur 4a.** Stasjonsnett av akustiske lyttebøyer i Sognefjorden og Lærdalselva i 2013 og 2015. Grønne lyttebøyer: sone -1, rød: sone 0, grå: sone 1, lilla: sone 2, oransje: sone 3, gul: sone 4, blå: sone 5 og svart prikk: lyttebøyer med deteksjoner av merkede vinterstøinger. (Målestokk: 1:580 000). (Kart: Eskil Bendiksen).



**Figur 4b.** Stasjonsnett av akustiske lyttebøyer i Sognefjorden og Lærdalselva i 2016 og 2017. Grønne lyttebøyer: sone -1, rød: sone 0, grå: sone 1, gul: sone 4, blå: sone 5 og svart prikk: lyttebøyer med deteksjoner av merkede vinterstøinger. (Målestokk: 1:580 000). (Kart: Eskil Bendiksen).

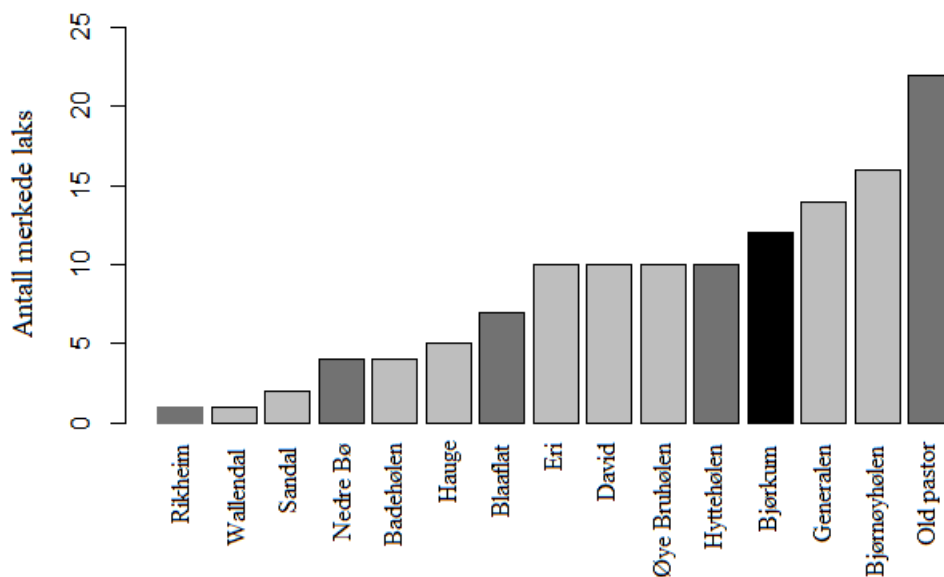


**Figur 5.** Stasjonsnett av akustiske lyttebøyer i Lærdalselva og indre Lærdalsfjorden. Grønne lyttebøyer: sone -1, rød: sone 0, grå: sone 1 og svart prikk: lyttebøyer med deteksjoner av merkede vinterstøinger. Fiskesymboler illustrerer områder i elva hvor det ble merket vinterstøinger gjennom studieperioden (Målestokk: 1:80 000). (Kart: Eskil Bendiksen).



### 2.3. Innsamling og akustisk merking av vinterstøinger

Det ble fanget og merket vinterstøinger i Lærdalselva i 2013 ( $n = 26$ , gjennomsnittslengde = 90,2 (standardavvik (std.) =  $\pm 12,4$ ) cm), i 2015 ( $n = 25$ , gj.sn.len. =  $84,5 \pm 11,5$  cm), i 2016 ( $n = 38$ , gj.sn.len. =  $77,1 \pm 16,3$  cm) og i 2017 ( $n = 40$ , gj.sn.len. =  $83,1 \pm 9,6$  cm). I alle de fire årene ble dette feltarbeidet utført i løpet av 3 dager i starten av april måned, i tidsrommet 1. april til 10. april, før vannføring og vanntemperatur økte i elva. For å få et godt representativt utvalg av elvas vinterstøinger ble det fanget og merket over store deler av den lakseførende sonen i elva (Figur 5 og 6).



**Figur 6.** Antall merkede laks fordelt på elvelokaliteter i Lærdalselva i 2013, 2015, 2016 og 2017 (Antall laks ( $n$ ) = 129). (Lysegrå farge = nedre elv, mørkegrå farge = midtre elv og svart farge = øvre elv).

Det ble gitt fisketillatelse fra Fylkesmannen, og forsøksløyver fra Mattilsynets forsøksdyrvalg (FOTS ID: 6330 (for 2013 og 2015) og FOTS ID 7855 (for 2016 og 2017)). All fisk ble fanget ved kontrollert stangfiske med kroker uten mothaker, og skånsomt avkroket og tatt hånd om i håv i elva. All laks som ikke hadde tydelige sår eller var synlig svake, ble tatt opp fra elva med vannfylte segl for å bli merket. Fisken ble først lagt i en stor holdetank med ferskvann. Så ble fisken fortløpende lagt i anestesibad med anestesimiddelet MS222, 60 mg/l, der full anestesi ble oppnådd innen 4 minutter. Opphør av respons og refleks på lett stimulering på haleroten ble brukt som kriterium for full anestesi.

Det ble målt totallengde av all fisk, og alle ble operert og merket med et akustisk merke av typen Thelma Biotel Acoustic ID and Depth Transmitters, modell ADT-MP-13 (i 2013) og modell D-MP13 (i 2015, 2016 og 2017), med unik ID-kode og dybdesensor. Merkene er 34,5 mm lange og har en diameter på 13 mm. Vekten på merkene i luft er på 12 g, og 5 g i vann. For å unngå signalkollisjon mellom merkene blir signaler sendt ut i periodiske intervaller på 120 til 180 sekunder. Senderekkevidden kan variere fra noen hundre meter og opp til en kilometer, og de har mulighet til å måle dybde fra 0 til 290 meters dyp. Merkene har en typisk batterilevetid på ca. 31 måneder (<http://www.thelmabiotel.com/depth-tags/>). Anbefalingene til Mulcahy (2003) og Cooke (2004) for kirurgisk implantering av merker i fisk ble brukt under merkingen. Protokollen og merkemetoden ved anestesi, analgesi og operasjon av fisk er tidligere beskrevet av Urke et al. (2013a). Når fisken skulle opereres og merkes ble den skånsomt lagt på ryggen på et v-formet kirurgibord tildekt med våte kluter for å hindre uttørking av fisken. Under operasjonen ble en akvariepumpe med påkoblet silikonslange brukt for å opprettholde konstant ventilering med luftet vann med lav anestesidoserings av MS222., 40 mg/l, over gjellene på fisken. Merket ble varsomt implantert i fiskens bukhule gjennom et 2-3 cm langt vertikalt snitt med skalpell midt på buken bak endene av brystfinnene. Snittet ble sydd igjen med tre sting med nål og monofilamenttråd (Resolon, 4/0 usp ([www.resorba.com](http://www.resorba.com))), og til slutt forseglet med vevslim (Histoacryl, Braun ([www.tissue seal.com](http://www.tissue seal.com))). Operasjonstiden per fisk tok under 2 minutter. Alt utstyr ble vasket med sprit før og etter bruk, og det ble jobbet så aseptisk som mulig. Fisken ble så lagt i et oppvåkningskar med ferskvann, og oppvåkningen ble observert. Alle merker ble testet før de ble implantert i fisken. Etter implanteringen ble merket igjen testet når den merkede fisken lå i oppvåkningskaret. Hver ID til hvert enkelt merke ble registrert, som indikerte at merket og utstyret fungerte. Når fisken oppnådde normal balanse og svømmeaktivitet, og reagerte normalt på lett stimulering, ble fisken tatt opp fra oppvåkningskaret og sluppet ut tilbake i elva på fangststedet. Oppvåkningstiden tok 5-10 minutter. Ingen av fiskene døde eller hadde unormal atferd under operasjon og merking, og alle hadde normal fluktnespons ved utsetting.

Det ble tatt skjellprøver av alle de 129 merkede vinterstøingene. I tillegg har det blitt tatt skjellprøver av 258 sportsfiskede fangede laks i 2013, 2014, 2015, 2016 og 2017. Alle fiskeskjell ble forsøkt avlest, og til sammen var 336 tydelige nok til å bli aldersbestemt. Skjellavlesingen ble utført av avdelingsingeniør Gunnel M. Østborg ved Norsk institutt for naturforskning (NINA) (Gunnel M. Østborg, Norsk institutt for naturforskning, pers. medd.).

## 2.4. Vannføring og vanntemperatur

Gjennomsnittlig vannføring og vanntemperatur i Lærdalselva per døgn under feltarbeidet for studieårene var 19,1 m<sup>3</sup>/s og 2,5 °C. Under feltarbeidsperiodene for de fire årene (2013, 2015, 2016 og 2017) var gjennomsnittlig vannføring per døgn på henholdsvis 10,0, 30,2, 17,0 og 19,2 m<sup>3</sup>/s, og gjennomsnittlig vanntemperatur per døgn på henholdsvis 1,5, 1,8, 2,8 og 3,7 °C. Vannføringsdata for 2013-2017 ble hentet fra Norges vassdrags- og energidirektorat (NVE) sin målestasjon Stuvane Nr. 73.2.0, ved lokaliteten Båthølen ved Lysne i Lærdalselva (<http://www2.nve.no/h/hd/plotreal/Q/0073.00002.000/>). Vanntemperaturdata for 2013-2017 ble registrert ved å bruke Vemco Mini- Log II temperaturloggere ved elvelokaliteten Hauge.

## 2.5. Behandling av datamateriale og statistiske analyser

Programmene Microsoft® Office Excel 2016, R versjon 3.2.5 (R Development Core Team 2018), RStudio versjon 0.99.903 - © 2009-2016 RStudio, Inc. og MARK (versjon 8.1, White & Burnham 1999) ble brukt for behandling av datamateriale. R/RStudio ble brukt for fremstilling av tabeller og figurer, og til statistiske analyser. QGIS - 64 bit versjon 2.18.16 ble brukt til å fremstille kartfigurer og analysere lakselusedata.

For statistiske tester mellom grupper for gytealder, størrelse, oppholdstid, vandringshastighet, overlevelses- og deteksjonssannsynlighet og estimert lusesmitterisiko, ble datamateriale først testet for normalfordeling, og deretter testet ved parametriske eller ikke-parametriske tester. En p-verdi < 0,05 ble ansett som signifikant forskjell.

For dokumenteringen av smoltalder, gytealder og størrelse for gytebestanden i Lærdalselva ble det gjort egne analyser for merkede vinterstøinger og for sportsfiskede laks, før disse så ble testet mot hverandre. Disse to gruppene representerte da elvas gytebestand. Smoltalder ble basert på skjellavlesingsanalysene, og gytealder ble basert på smoltalder addert med sjøalder. For at sjøaldre skulle være sammenlignbare mellom gruppene ble det korrigert for at fiskeskjell fra vinterstøingsmaterialet var innsamlet om våren i april (alder ble da ett år ekstra, som ble subtrahert med 1) og at fiskeskjell fra sportsfiskematerialet var innsamlet på sommeren i fiskesesongen rett etter et sjøopphold. Størrelse ble basert på oppmålte og oppgitte kroppslengder (totallengde) i centimeter.

### 2.5.1. Sammenligning av utvandringstidspunkt og miljøfaktorer

For å kartlegge vinterstøingers utvandringstidspunkt fra elva til fjorden, og tid på døgnet, ble det tatt utgangspunkt i deres første detekterte oppholdstidspunkt i elveutløpet og fjordestuariet (sone 0). Vinterstøingene kan forflytte og samle seg nedstrøms i elva lengde før selve utvandringen starter, men selve hovedutvandringen kan være nokså samlet (Sættem 2018b). For å kartlegge utvandringstidspunkt på døgnet ble soloppgang og solnedgang tilpasset tidsrommet for de fire årene ved bruk av R-biblioteket «StreamMetabolism» i programmet R, og sannsynligheten for utvandring på døgnet ble modellert ved fargeskalatetthet med de reelle utvandringstidpunktene som utgangspunkt.

Vannførings- og vanntemperaturdata ble brukt som ytre miljøfaktorer for å forklare hva som påvirker og trigger utvandringen til vinterstøingene. Utvandringen ble analysert med R-biblioteket «AICcmodavg» i programmet R, der GLM-modeller («Generalized Linear Models») (McCullagh & Nelder 1989) med tilhørende AIC-seleksjon («Akaike Information Criterion») ble brukt for å finne den modellen som mest effektivt forklarte hvilke kombinasjoner av miljøfaktorer (år, vannføring, relativ forskjell i vannføring, vanntemperatur og relativ forskjell i vanntemperatur) som trigget utvandringen. Disse modellene med tilhørende respons på utvandringstriggere som forklaringsvariabler (år, vannføring, relativ forskjell i vannføring, vanntemperatur og relativ forskjell i vanntemperatur) ble selektert på grunnlag av AIC-vektning. Kandidatmodellene ble rangert etter AICc-verdi fra AIC-modellen, og deretter kjørt som GLM-modeller med de forskjellige utvalgte påvirkningsfaktorene. Modellene ble satt opp i en AIC-tabell. Kandidatmodellen med lavest AICc-verdi ble ansett som å være den med mest støtte i dataene under gjerrighetsprinsippet («principle of parsimony») (Akaike 1974). Denne utvalgte modellen forklarte mest effektivt variasjonen i den modellerte utvandningsresponsen til vinterstøingene, og ble framstilt ved parameterestimat og ANOVA effekttest (Burnham & Anderson 1998, Burnham & Anderson 2002, Anderson 2008, Urke et al. 2014, Urke et al. 2018). Modellen ble i tillegg framstilt i et prediksjonsplot ved å bruke programvarepakkene «lattice» og «Hmisc» i R.

### **2.5.2. Oppholdstid, vandringsmønster og beregning av vandringshastighet**

For å kartlegge vinterstøingers oppholdstid i fjordsystemet og i de forskjellige sonene i fjorden under fjordutvandringen ble første og siste deteksjon («enter sone X» og «exit sone X») for hver enkelt sone brukt som utgangspunkt. Oppholdstid ble da beregnet ved gjennomsnitt med standardavvik, og aggregert for per sone per år, ved å se på hvor lenge vinterstøingene oppholdte seg i fjordsystemet («exit sone 5» - «enter sone 0»), og i de ulike sonene (eks.: «exit sone 0» - «enter sone 0»). R-biblioteket «reshape2» og «aggregate» ble brukt for oppsett av datamaterialet.

For å kartlegge vandringsmønsteret til vinterstøingene ble oppholds- og vandringsstid for hvert enkelt individ per sone («exit sone X» - «enter sone X») med faktiske deteksjoner plottet sammen med sonenes avstand til elveutløpet (sone 0) (avstand i km). Avstanden mellom sonene ble beregnet ut i fra sonenes senterpunkt. Programvarepakkene «lubridate» og «matlab» i R ble brukt for analysene.

For å estimere vinterstøingenes vandringshastighet ble det tatt utgangspunkt i individenes vandringsstid basert på oppholdstid (i dager) per sone fra elveutløpet («exit» sone 0) og til ytre fjord («enter» sone 5) (i km), en avstand på 177,1 km:  $(177,1 / ((\text{«enter sone 5»} - \text{«exit sone 0»}) * 24))$ . Vandringsstiden mellom sonene ble beregnet ved «enter sone X» - «exit sone X-1». Vandringshastighet i km/t ble omgjort til kroppslengde i sekundet ved å benytte seg av individenes kroppslengder i cm. Relativ vandringshastighet som kroppslengde i sekundet ble da beregnet som  $(\text{vandringshastighet} * 0,277) / (\text{Kroppslengde (cm)} * 0,01)$ .

### **2.5.3. Estimering av overlevelses- og deteksjonssannsynlighet**

Merke-gjenfangstmetodikk ble brukt for å estimere overlevelsesforløpet til utvandrende vinterstøinger baserer seg på en sekvensiell tilnærming til en CJS-modellering (Cormack-Jolly-Seber), som har parametertypene overlevelses- og deteksjonssannsynlighet (Lebreton et al.) 1992). Disse to parametertypene kan estimeres som en funksjon av både individuelle (eks. størrelse og alder) og miljømessige (eks. temperatur og vannføring) variabler, og de kan også estimeres til å være like mellom de ulike sonene i fjorden eller mellom deler av dem (sone 0 til 5), eller til å variere mellom sonene. Estimeringen for begge parametertypene baserte seg på en

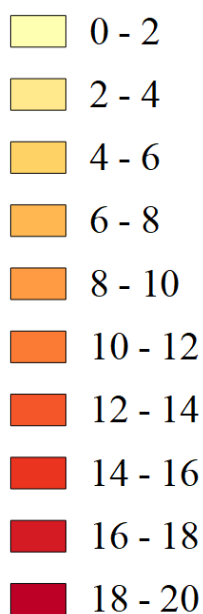
teoretisk utregning under full romlig variasjon ved å først fremstille alle mulige parameterestimater. Hver sone i fjorden fikk da egne estimater for både overlevelses- og deteksjonssannsynlighet. Ved å sette opp observasjonshistorier av vinterstøingsindividene basert på registreringer i sonene med jevne parameter for en CJS-modellstruktur, fikk man en observasjonshistorikk om individene ble observert eller ikke i alle de ulike sonene ut fjordsystemet. Dersom et individ ble registrert på en eller flere lyttbøyer i en sone fikk den verdien «1», og hvis den var uregistrert i en sone fikk den verdien «0». Overlevelsessannsynlighet ble beregnet ved observasjonshistorikk mellom en sone og til neste sone, og deteksjonssannsynligheten ble beregnet ved observasjonshistorikk i en sone. Ved å beregne avstanden (km) mellom senteret i de ulike sonene utover fjorden fikk man estimert sannsynlighet for overlevelse per km per sone per år for utvandrende individer. For den siste sonen (sone 5) kan ikke overlevelses- og deteksjonssannsynlighet estimeres hver for seg på grunn av at man ikke har en neste sone å beregne en observasjonshistorikk ut i fra. For dette siste soneintervallet ble verdiene for  $p$  fiksert til 1 slik at estimatet for overlevelse da utgjorde produktet mellom de to parametertypene. Overlevelsesestimater vil være minimumsverdier for dette siste intervallet ettersom  $p$  garantert vil være mindre enn 1. Ved å bruke disse observasjonshistorikkene som utgangspunkt i programmet MARK ble parameterestimaterne for modellstrukturene beregnet ved å bruke en log-likelihood metodikk (White & Burnham 1999, Urke et al. 2018). Denne metoden er også beskrevet og illustrert med figurer i Urke et al. (2018).

#### **2.5.4. Estimering av smitterisiko av lakselus**

For å estimere smitterisiko av lakselus i fjordsystemet for utvandrende vinterstøinger i 2013, 2015, 2016 og 2017 ble Veterinærinstituttet sin lakselusemodell brukt som grunnlag. Dette er en deterministisk modell som baserer seg på ukentlige rapporteringer av antall reproduserende hunnlus av lakselus på akvakulturlokaliteter, og skal vise estimert tilvekst av mobile lakselus ved spredning av lus som kan predikere tetthet av luselarver i sjøen avhengig av målt temperatur i sjøen. Estimert tilvekst av nye lakselus, deres reproduksjon, utviklingsstadier og overlevelse fram til mobile stadier på laksefisk baseres på veletablert lusebiologi og luseinformasjon fra hver oppdrettslokalitet. Ut i fra dette blir det estimert et smittepress fra hvert oppdrettsanlegg, og dette illustrerer et lokalt smittepress for påslag av lakselus på fisk. Dette avtar desto lengre unna man kommer det tilhørende anlegget. Ved at det slik blir beregnet et avstandsbasert smittepress mellom lokaliteter har modellen også blitt kalt for sjøavstandsmodellen. Modelldataene ble plottet inn som et smittekart for lakselus per uke, som ligger åpent og

tilgjengelig på Veterinærinstituttets hjemmesider. For å lage kvantitative kartbilder av kysten for lusepressmodellen ble det laget rasterkart med en oppløsning på 100 m<sup>2</sup> for hvert oppdrettsanlegg hver uke. Kartet ble ferdigstilt ved å summere opp hver piksel for alle oppdrettsanlegg i en gitt uke. Dette lusekartet vil kunne representere et varsel for en forventet relativ tilvekst av lakselus. Denne modellen tar ikke hensyn til bevegelige vannmasser. Tiden fra lusepåslag, og frem til tilvekst og utviklingsrater av nye mobile smittsomme lakselus, og deres overlevelse og dødsrate, vil her være avhengig av fysiske miljøfaktorer som sjøtemperatur. Lusekartet har en fargeskala for å illustrere estimert smittepress, der lys og gul farge illustrerer et lavt smittepress, og mørkere og rød farge et høyt smittepress. Fargeskalaen har tilknyttede tallverdier for smittepress, som går fra 0-20, og som er inndelt i 10 klasser (*Figur 7*). Skalaen skal illustrere smittepress i forhold til lusedata fra 2012 til 2015, der landets gjennomsnittsverdi for smittepress var på ca. 11,5. Smittepresset av lakselus vil variere, da dette normalt varierer gjennom året og er normalt høyere om sommeren enn om vinteren. Ved å beregne og legge sammen justerte smittepressverdier basert på avstander mellom oppdrettsanlegg i et område, er det mulig å beregne et totalt smittepress for et gitt sted i sjøområder med nærliggende oppdrettsaktivitet (Kristoffersen et al. 2014, Karlsen et al. 2016, Kristoffersen et al. 2017, Veterinærinstituttet 2018).

#### Estimert smittepress av lakselus



**Figur 7.** Veterinærinstituttets skala for estimert smittepress av lakselus. (Veterinærinstituttet 2018).

Datsett for estimert smittepress og smittekart for lakselus for de aktuelle årene og ukene når de merkede utvandrende vinterstøingene oppholdte seg i fjordsystemet ble tilsendt fra forsker Peder A. Jansen ved Veterinærinstituttet (Peder A. Jansen, Veterinærinstituttet, pers. medd.). Datasettet ble fremstilt og analysert i programmet QGIS som et lusekart (Veterinærinstituttet 2018). Ved å legge til et punkt i senteret av hver sone i fjordsystemet, og å bruke programvarepakken «Point sampling tool» i QGIS, fikk man hentet ut en smittepressverdi for hver sone per uke per år (2013, 2015, 2016 og 2017). Gjennomsnitts-, minimums- og maksimumsverdi for beregnet smittepress fra alle sonene lagt sammen per år er vist i *Tabell 1*.

**Tabell 1.** Gjennomsnitts-, minimums- og maksimumsverdi for beregnet smittepress av lakselus i senter av sonene i fjordsystemet i 2013, 2015, 2016 og 2017.

År	2013	2015	2016	2017
Gjennomsnitt	5,4	7,1	9,2	9,4
Minimum	1,4	3,4	5,0	5,8
Maksimum	12,3	12,1	13,7	12,5

For å se hvor mange merkede utvandrende vinterstøinger som var i fjordsystemet de ulike ukene i de fire årene ble oppholdstidspunktet fra sone 0 til sone 5 for hvert individ brukt som grunnlag for å finne ut i hvilke uker vinterstøingene var tilstede. Estimert smitterisiko av lakselus i fjordsystemet for vinterstøingene ble beregnet ved å addere vinterstøingenes gjennomsnittlige oppholdstid og vandringstid (basert på distansen (km) mellom sonene dividert på gjennomsnittshastigheter i km/t fra de ulike årene) og multiplisere med estimert smittepressverdi (fra Veterinærinstituttets lusemodell (Kristoffersen et al. 2014)) fra senterpunktet i sonene ((oppholdstid + vandringstid) \* estimert smittepress). For å analysere reelle data ble det gjort et utvalg for de vinterstøingene som ble registrert i sone 5. Hvert individ fikk da en egen estimert smittepressverdi.

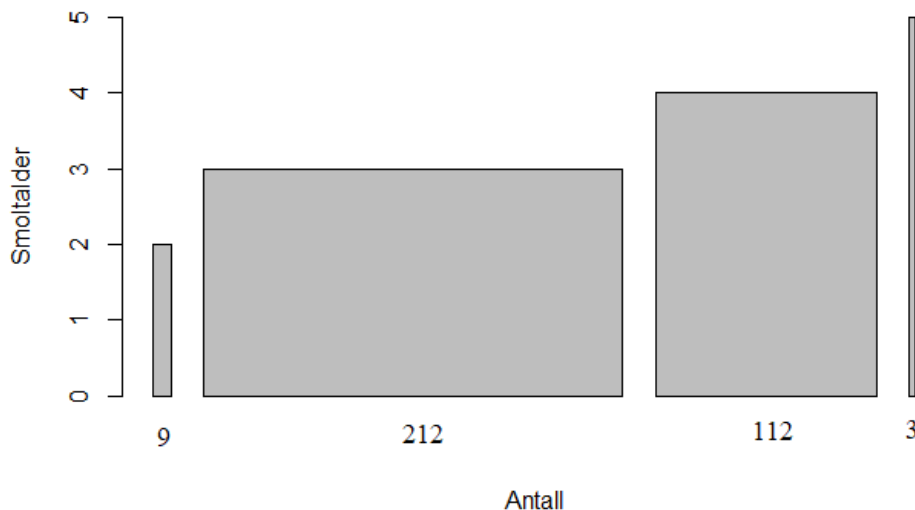


### 3. Resultat

#### 3.1. Smoltalder, gytealder og størrelse for gytebestanden i Lærdalselva

##### 3.1.1. Smoltalder

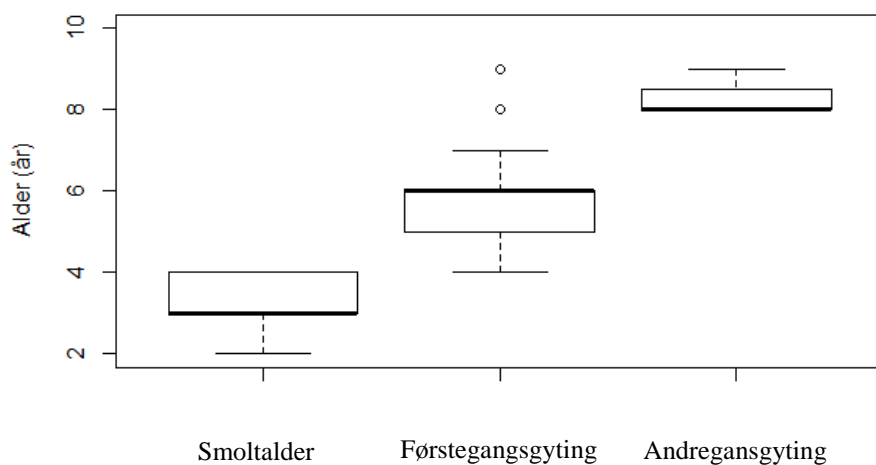
Aldersbestemte merkede vinterstøinger og sportsfiskede laks fra Lærdalselva i 2013-2017 hadde en gjennomsnittlig smoltalder (alder ved smoltifisering) på  $3,3 \pm 1,2$  år ( $n = 336$ ). Laveste smoltalder var 2 år og høyeste smoltalder var 5 år (*Figur 8*).



**Figur 8.** Smoltalder for aldersbestemte merkede vinterstøinger og sportsfiskede laks fra Lærdalselva i 2013-2017 ( $n = 336$ ).

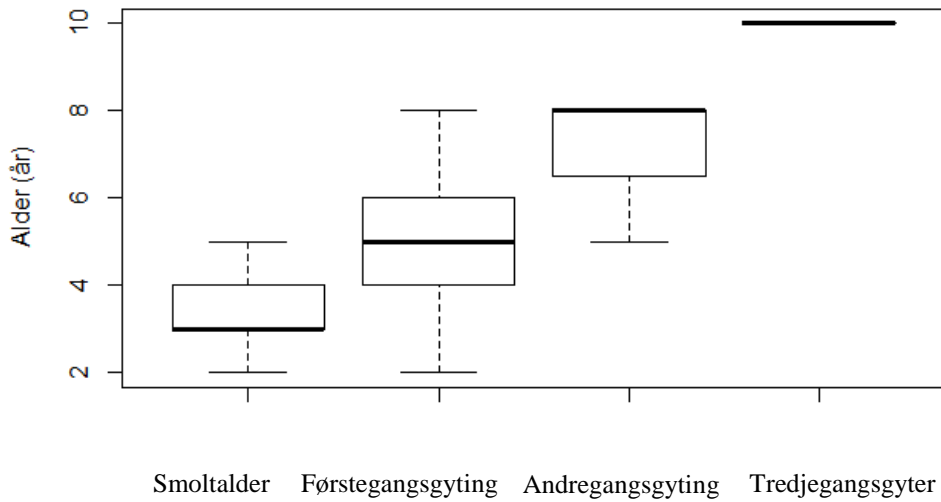
##### 3.1.2. Gytealder

Av de 129 merkede vinterstøingene fra alle de fire studieårene ble 99 aldersbestemt. Alle var betegnet som gytelaks (førstegangsgytere), og 7 stk. av disse var andregangsgytere og flergangsgytere. Gjennomsnittlig smoltalder var  $3,3 \pm 1,5$  år (minimum 2 år og maksimum 4 år). Gjennomsnittlig alder ved førstegangsgyting var  $5,5 \pm 1$  år (min. 4 år og maks. 9 år) og gjennomsnittlig alder ved andregangsgyting var  $8,3 \pm 1,9$  år (min. 8 år og maks. 9 år) (*Figur 9*).



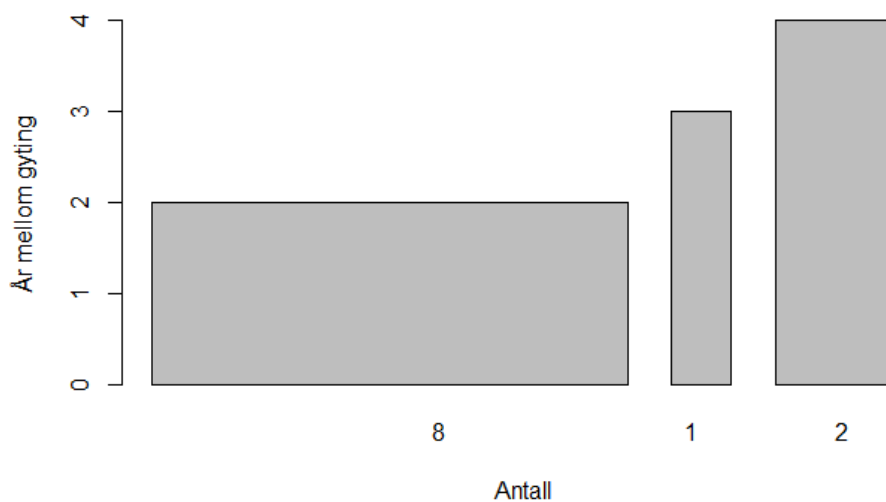
**Figur 9.** Smoltalder ( $n = 99$ ), alder ved førstegangsgyting ( $n = 99$ ) og alder ved andregangsgyting ( $n = 7$ ) for aldersbestemte merkede vinterstøinger fra Lærdalselva i 2013, 2015, 2016 og 2017. (Fet horisontal linje illustrerer medianverdi, boksen representerer 25 til 75 persentil (intervall med 50 %), horisontal linje er 5-95 persentil (intervall med 90 %) og sirkelpunkt illustrerer enkeltpunkt utenfor dette intervallområdet.)

Av de 258 laksene fra sportsfiskematerialet fra alle studieårene (2013-2017) ble 237 aldersbestemt. 236 ble vurdert til å være kommende førstegangsgytere, der 3 av disse var kommende andregangsgytere og 1 av disse var kommende tredjegangsgyter. Gjennomsnittlig smoltalder var 3,3 år (min. 2 år og maks. 5 år). Gjennomsnittlig alder ved førstegangsgyting var  $5,1 \pm 1,1$  år (min. 2 år og maks. 8 år), gjennomsnittlig alder ved andregangsgyting var  $7 \pm 0,8$  år (min. = 5 år og maks. = 8 år) og tredjegangsgyteren var 10 år (Figur 10).



**Figur 10.** Smoltalder ( $n = 237$ ), alder ved førstegangsgyting ( $n = 236$ ), alder ved andregangsgyting ( $n = 3$ ) og alder for tredjegangsgyter ( $n = 1$ ) for aldersbestemte sportsfiskede laks fra Lærdalselva i 2013, 2014, 2015 og 2016.

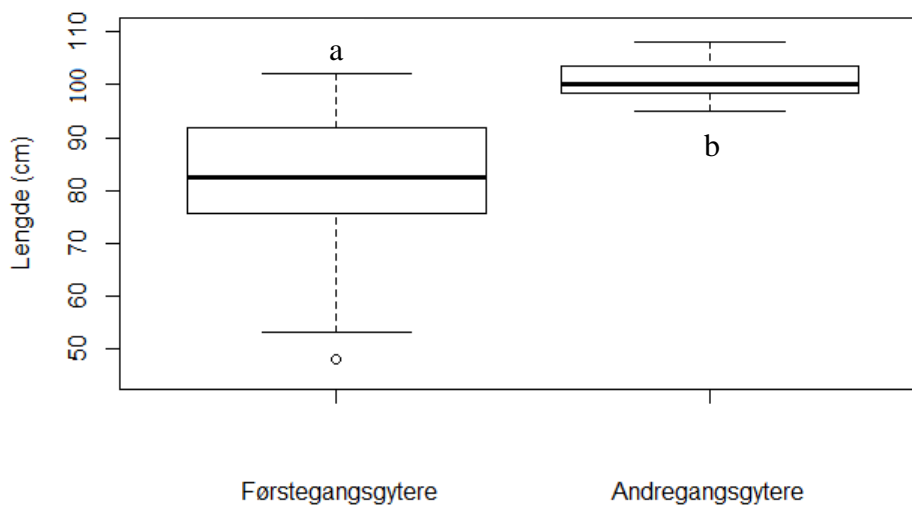
Flergangsgytere av aldersbestemte merkede vinterstøinger og sportsfiskede laks fra Lærdalselva hadde i gjennomsnitt  $2,4 \pm 0,6$  år mellom gytingene ( $n = 11$ , min. 2 år og maks. 4 år) (Figur 11).



**Figur 11.** Antall år mellom gyting for flergangsgyterende aldersbestemte merkede vinterstøinger og sportsfiskede laks fra Lærdalselva i 2013-2017 ( $n = 11$ ).

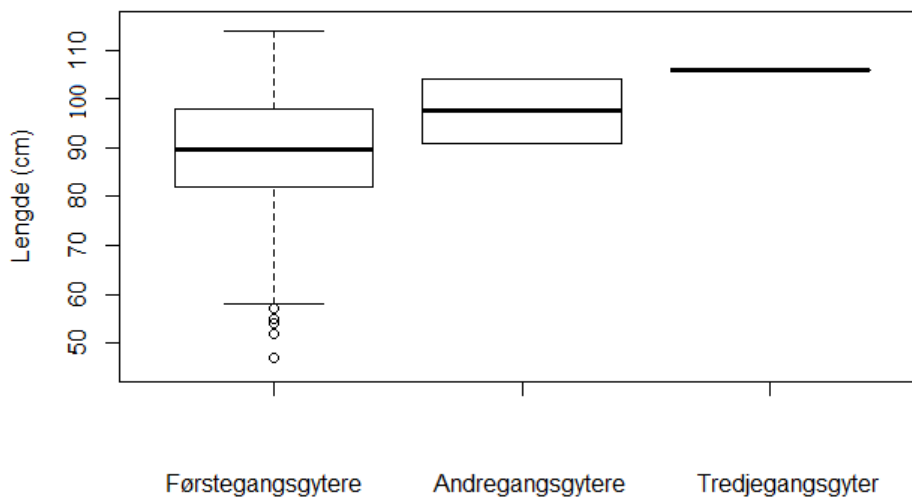
### 3.1.2. Størrelse

Førstegangsgytere av aldersbestemte merkede vinterstøinger hadde en gjennomsnittslengde på  $82 \pm 24,4$  cm (min. 48 cm og maks. 102 cm). Andregangsgytere av disse hadde en gjennomsnittslengde på  $101 \pm 4,3$  cm (min. 95 cm og maks. 108 cm). Den gjennomsnittlige tilveksten fra førstegangsgyter til andregangsgyter var 19 cm. Andregangsgytere var signifikant lengre enn førstegangsgytere (Wilcoxon signed rank test,  $W = 54$ ,  $p < 0,05$ ) (Figur 12).



**Figur 12.** Lengde (cm) for førstegangsgytere ( $n = 99$ ) og andregangsgytere ( $n = 7$ ) for aldersbestemte merkede vinterstøinger fra Lærdalselva i 2013, 2015, 2016 og 2017 (ulike bokstaver (a og b) indikerer signifikant forskjell ( $p < 0,05$ )).

Førstegangsgytere av aldersbestemte sportsfiskede laks hadde en gjennomsnittslengde på  $88,6 \pm 16,9$  cm (min. 47 cm og maks. 114 cm). Andregangsgytere av disse hadde en gjennomsnittslengde på  $97,5 \pm 8,6$  cm (min. 91 cm og maks. 104 cm), og tredjegangsgyteren hadde en lengde på 106 cm. Den gjennomsnittlige tilveksten fra førstegangsgyter til andregangsgyter var 8,9 cm. Andregangsgytere hadde lengre gjennomsnittslengde enn førstegangsgytere, og tredjegangsgyteren var lengre enn gjennomsnittslengden for både første- og andregangsgyterne (Figur 13).



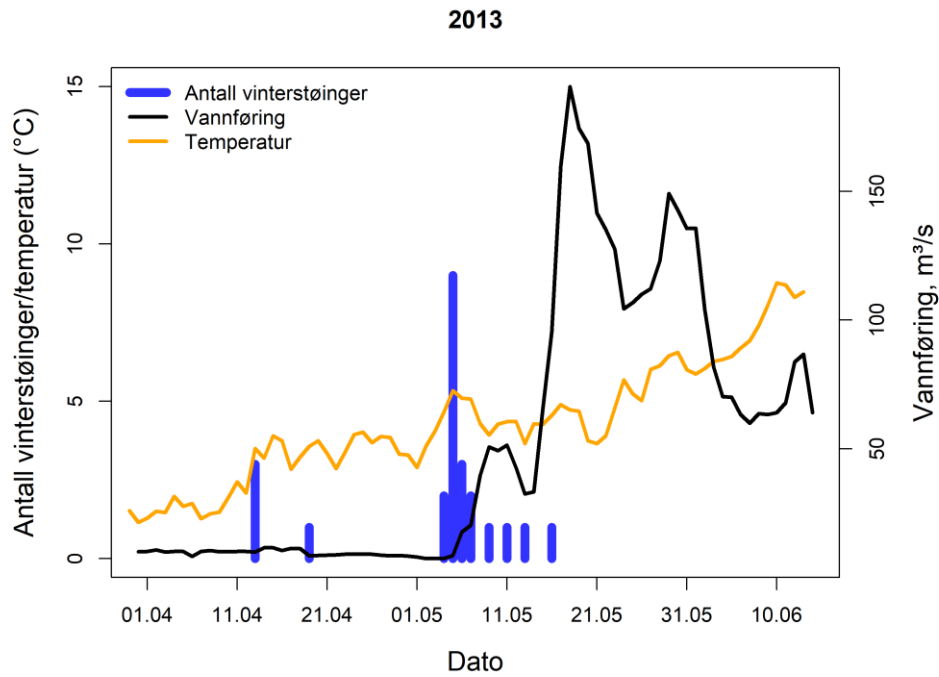
**Figur 13.** Lengde (cm) for førstegangsgytere ( $n = 236$ ), andregangsgytere ( $n = 2$ ) og tredjegangsgyter ( $n = 1$ ) for aldersbestemte sportsfiskede laks fra Lærdalselva i 2013, 2014, 2015 og 2016.

Førstegangsgytere av merkede vinterstøinger hadde en signifikant forskjellig alders- og størrelsesfordeling i forhold til sportsfiskede laks (Welch Two Sample t-test,  $p < 0,05$ ). Oppsummerende statistikk fra disse to gruppene viser at vinterstøingene hadde en høyere gjennomsnitts- og medianalder enn sportsfiskede laks (0,4 år og 1 år mer), og at gjennomsnitts- og medianlengden for sportsfiskede laks var 7,5 cm og 6,7 cm lengre enn for vinterstøingene. Det var ikke en signifikant forskjell for alder og størrelse mellom andregangsgyterne fra gruppene (Welch Two Sample t-test,  $p > 0,05$ ).

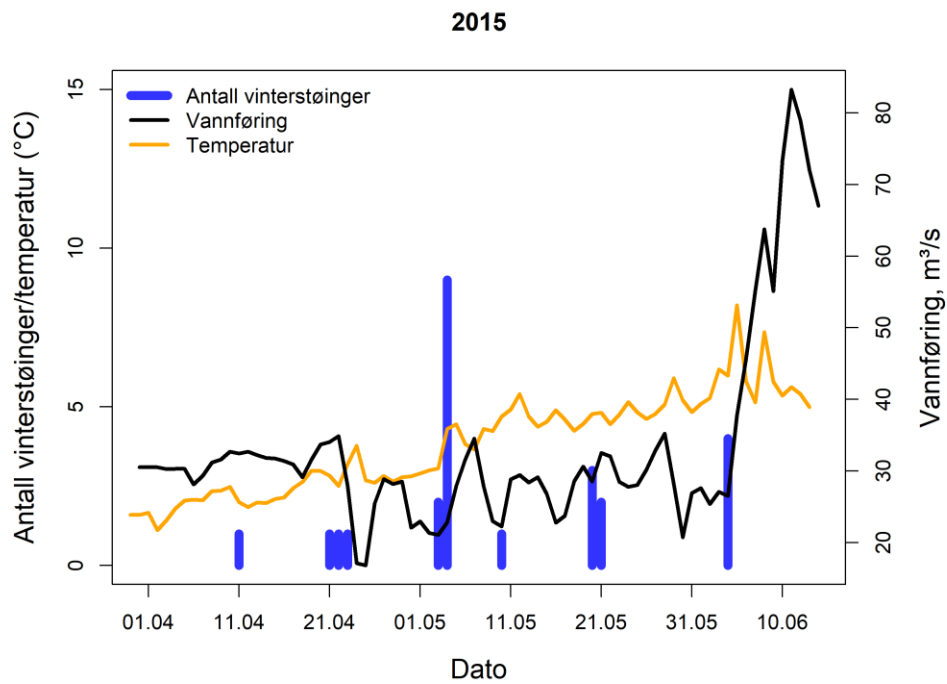
## 3.2. Utvandringstidspunkt og utvandringstriggere i elva for vinterstøinger

### 3.2.1. Utvandringstidspunkt

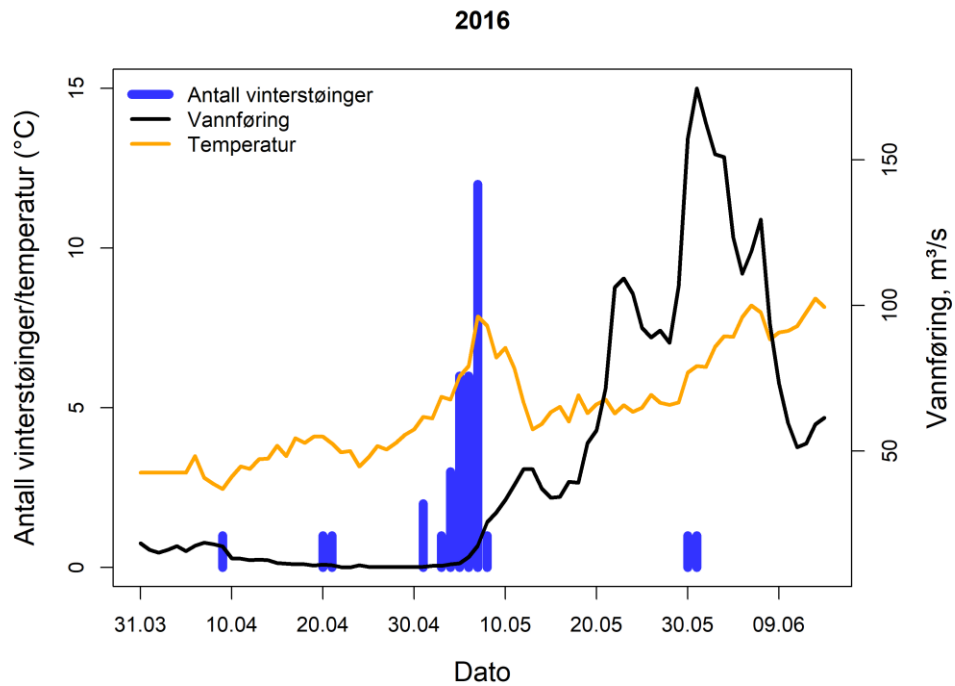
I gjennomsnitt utvandret merkede vinterstøinger fra Lærdalselva til elveutløpet og estuariet i fjorden (sone 0 (*Figur 4a*)) den 5. mai i 2013 (tidligst 14. april og senest 18. mai), den 11. mai i 2015 (tidligst 13. april og senest 6. juni), den 7. mai i 2016 (tidligst 21. april og senest 1. juni) og den 2. mai i 2017 (tidligst 2. april og senest 7. mai) (*Figur 14-18* og *Figur 20*).



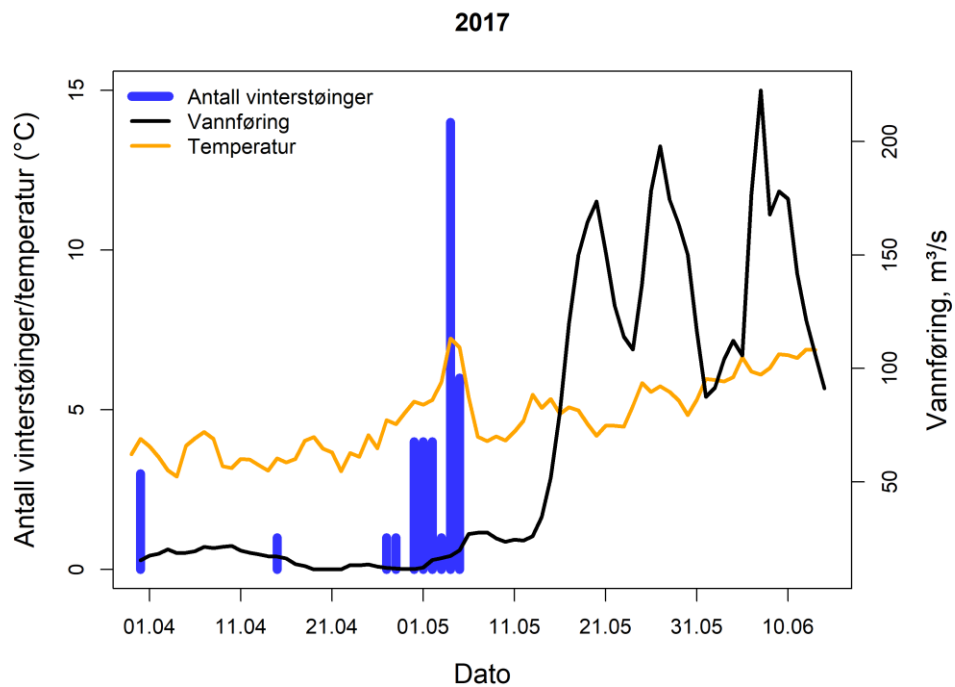
**Figur 14.** Utvandningsdato for merkede vinterstøinger i Lerdalselva med tilhørende vanntemperatur og vannføring i 2013.



**Figur 15.** Utvandningsdato for merkede vinterstøinger i Lerdalselva med tilhørende vanntemperatur og vannføring i 2015.

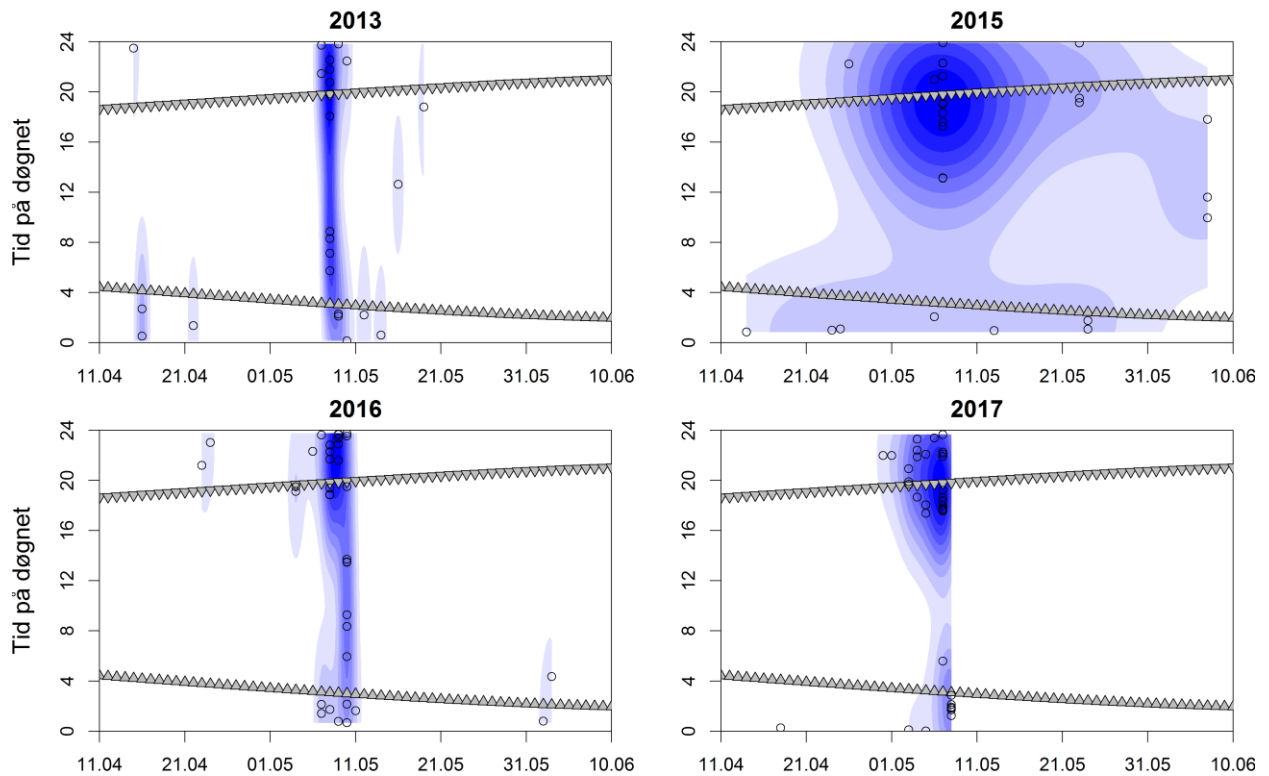


**Figur 16.** Utvandringsdato for merkede vinterstøinger i Lærdalselva med tilhørende vanntemperatur og vannføring i 2016.



**Figur 17.** Utvandringsdato for merkede vinterstøinger i Lærdalselva med tilhørende vanntemperatur og vannføring i 2017.

Utvandringen fra elva og til fjorden for alle årene foregikk hovedsakelig sent på kvelden og tidlig om natten for vinterstøingene. 75 vinterstøinger utvandret om natten (60,5 %), 42 om dagen (33,9 %) og 7 i demring og skumring (5,6 %). For alle årene lagt sammen utvandret vinterstøinger til alle døgnet tider, men få utvandret sent på morgenen og på formiddagen (Figur 18).



**Figur 18.** Utvandringstidspunkt på døgnet (kl.) for merkede vinterstøinger fra Lærdalselva og til fjorden (sone 0) i 2013, 2015, 2016 og 2017 (dato). Desto mørkere farge illustrerer større sannsynlighet for utvandring. Sirkelpunkt er eksakte tidspunkt fra elv til fjord for utvandrende merkede vinterstøinger. Trekantlinjer som peker oppover illustrerer soloppgang, og trekantlinjer som peker nedover tilsvarer solnedgang.



### 3.2.2. Utvandringstriggere

Elveutvandringen for vinterstøinger i Lærdalselva var hovedsakelig styrt av en kombinasjon av økning i relativ forskjell i vannføring og vanntemperatur (*Tabell 2, og Figur 14-17 og 19*). En rekke kandidatmodeller for elveutvandring med ulike kombinasjoner av år, vannføring og vanntemperatur ble tilpasset utvandningsdataene. De 10 modellene med mest støtte for å forklare sammenhengen mellom elveutvandring og vannføring og vanntemperatur er fremstilt som en AIC-tabell i *Tabell 2*. En modell med prediktorvariablene år, relativ forskjell i vanntemperatur, vanntemperatur og relativ forskjell i vannføring ble valgt ut i fra lavest AIC-verdi ( $> 2$  til neste modell). Denne utvalgte modellen fra *Tabell 2* er framstilt ved parameterestimat og ANOVA effekttest i *Tabell 3*, og som et prediksjonsplot i *Figur 19*. Spesielt viktig var det at interaksjonen mellom prediktorvariablene hadde mest støtte som utvandringstriggere (*Tabell 3*).

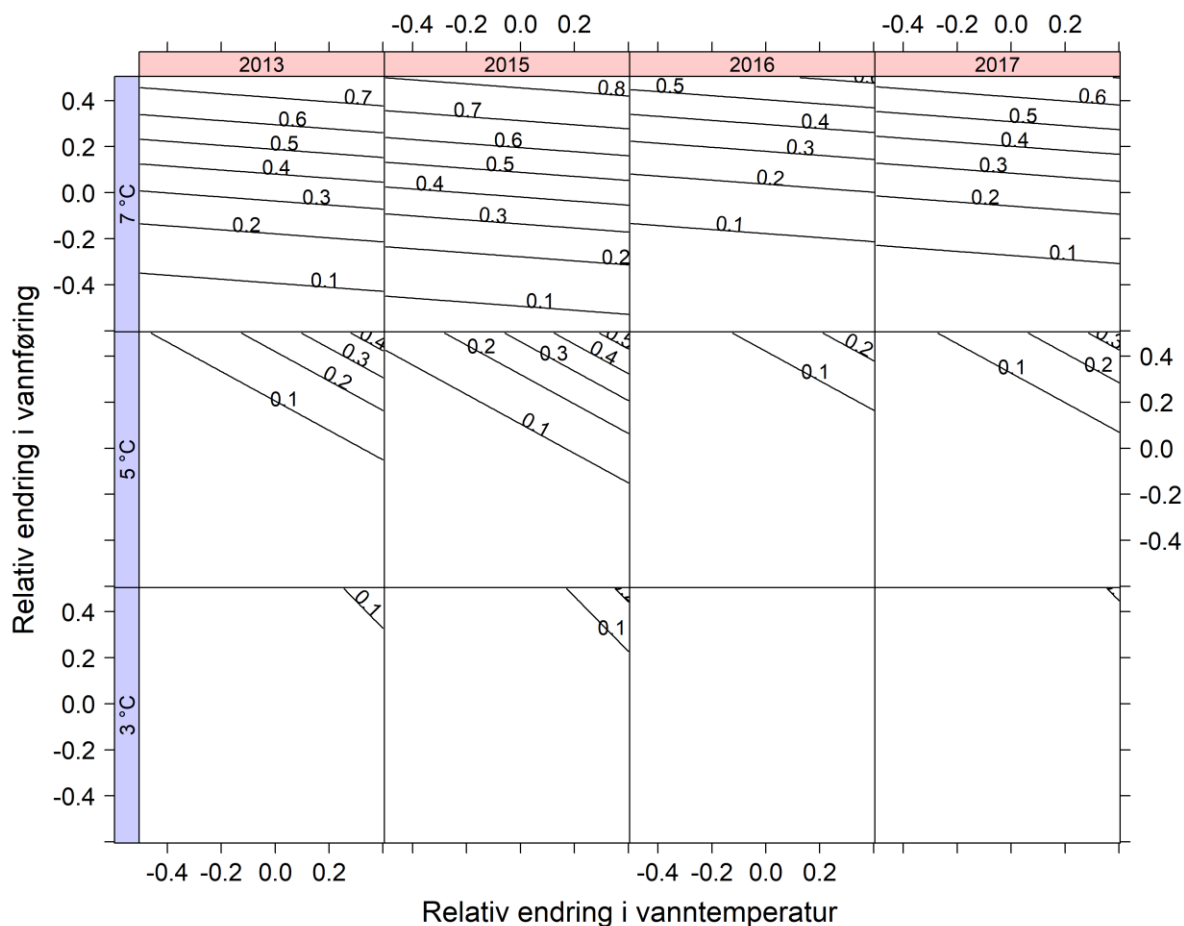
Fra prediksjonsplottet i *Figur 19* av den utvalgte modellseleksjonen fra *Tabell 2* vises det at det er veldig liten sannsynlighet for at vinterstøingene utvandrer ved lav temperatur ( $3^{\circ}\text{C}$ ). Det er noe større sannsynlighet ved en kombinasjon av økning i relativ endring i vannføring og vanntemperatur ved økt temperatur ( $5^{\circ}\text{C}$ ), men det er størst utvandringssannsynlighet ved høyere temperatur ( $7^{\circ}\text{C}$ ), der relativ endring i vannføring har større påvirkning for utvandring enn relativ endring i vanntemperatur (*Figur 19*).

**Tabell 2.** Rangerte glm-modellseleksjoner for prediksjon av utvandringstriggere for merkede vinterstøinger fra Lærdalselva i 2013, 2015, 2016 og 2017. ( $K$  = antall estimerte parametre,  $AICc$  = AIC-verdi,  $\Delta AICc$  = delta (differanse) AIC-verdi,  $AICcWt$  = AIC-vekt,  $LS$  = log sannsynlighet og  $kum.vt$  = kumulativ vekt (relativ støtte)).

<b>Modell</b>	<b>K</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta AICc</math></b>	<b>Mod.sannsyn.</b>	<b>AICcVt</b>	<b>LS</b>	<b>Kum.Vt</b>
år + rel. forskj. temp. * temp. + rel. forskj. vannf.	8	277,5	0	1	0,69	-130,5	0,69
år + rel. forskj. temp. * temp. + rel. forskj. vannf. * vannf.	10	279,7	2,2	0,33	0,23	-129,5	0,92
år + temp. + rel. forskj. vannf.	6	283,3	5,8	0,05	0,04	-135,5	0,96
rel. forskj. temp. * temp. + rel. forskj. vannf	5	284,8	7,2	0,03	0,02	-137,3	0,98
rel. forskj. temp. * temp. + rel. forskj. vannf. * vannf.	7	285,3	7,8	0,02	0,01	-135,5	0,99
år + rel. forskj. vannf. * vannf. * temp.	11	286,7	9,2	0,01	0,01	-131,9	1,00
rel. forskj. vannf. * vannf. * temp.	8	292,4	14,8	0,01	0,00	-137,9	1,00
år * temp.	8	296,7	19,1	0,00	0,00	-140,1	1,00
år + temp.	5	301,5	23,9	0,00	0,00	-145,6	1,00
år + rel. forskj. temp. + rel. forskj. vannf.	6	386,2	108,6	0,00	0,00	-186,9	1,00

**Tabell 3.** Parameterestimer med tilhørende effekttest (ANOVA)-statistikk for den øverste glm-modellen fra Tabell 2 med mest støtte for tilpasning for elveutvandring for merkede vinterstøinger fra Lærdalselva i 2013, 2015, 2016 og 2017.

<b>Parameterestimat</b>			<b>Effekttest (ANOVA)</b>			
<b><u>Parameter</u></b>	<b><u>Estimat</u></b>	<b><u>Standard error</u></b>	<b><u>Prediktor</u></b>	<b><u>Df</u></b>	<b><u>Devians</u></b>	<b><u>Pr (&gt;Chi)</u></b>
år [2013] Skjæringspunkt	-8,63	0,58	år	3	1,21	0,75
år [2015]	0,38	0,36	rel. forskj. temp.	1	60,92	5,94E-15
år [2016]	-0,81	0,40	temp.	1	283,45	2,20E-16
år [2017]	-0,46	0,38	rel. forskj. vannf.	1	23,13	1,52E-06
rel. forskj. temp.	7,63	3,27	rel. forskj. temp. : temp.	1	2,61	1,06E-01
temp.	1,13	0,13				
rel. forskj. vannf.	3,78	0,87				
rel. forskj. temp. : temp.	-1,04	0,65				



**Figur 19.** Modellprediksjonsplott for utvandringssannsynlighet (plotlinjer) av merkede vinterstøinger fra Lærdalselva i 2013, 2015, 2016 og 2017 i forhold til relativ endring i vannføring og vanntemperatur, for 3, 5 og 7 °C. Konturlinjene presenterer sannsynligheter for utvandring. (Prediksjonene er generert fra modell presentert i Tabell 2 og 3).

### 3.3. Fjordutvandring for vinterstøinger

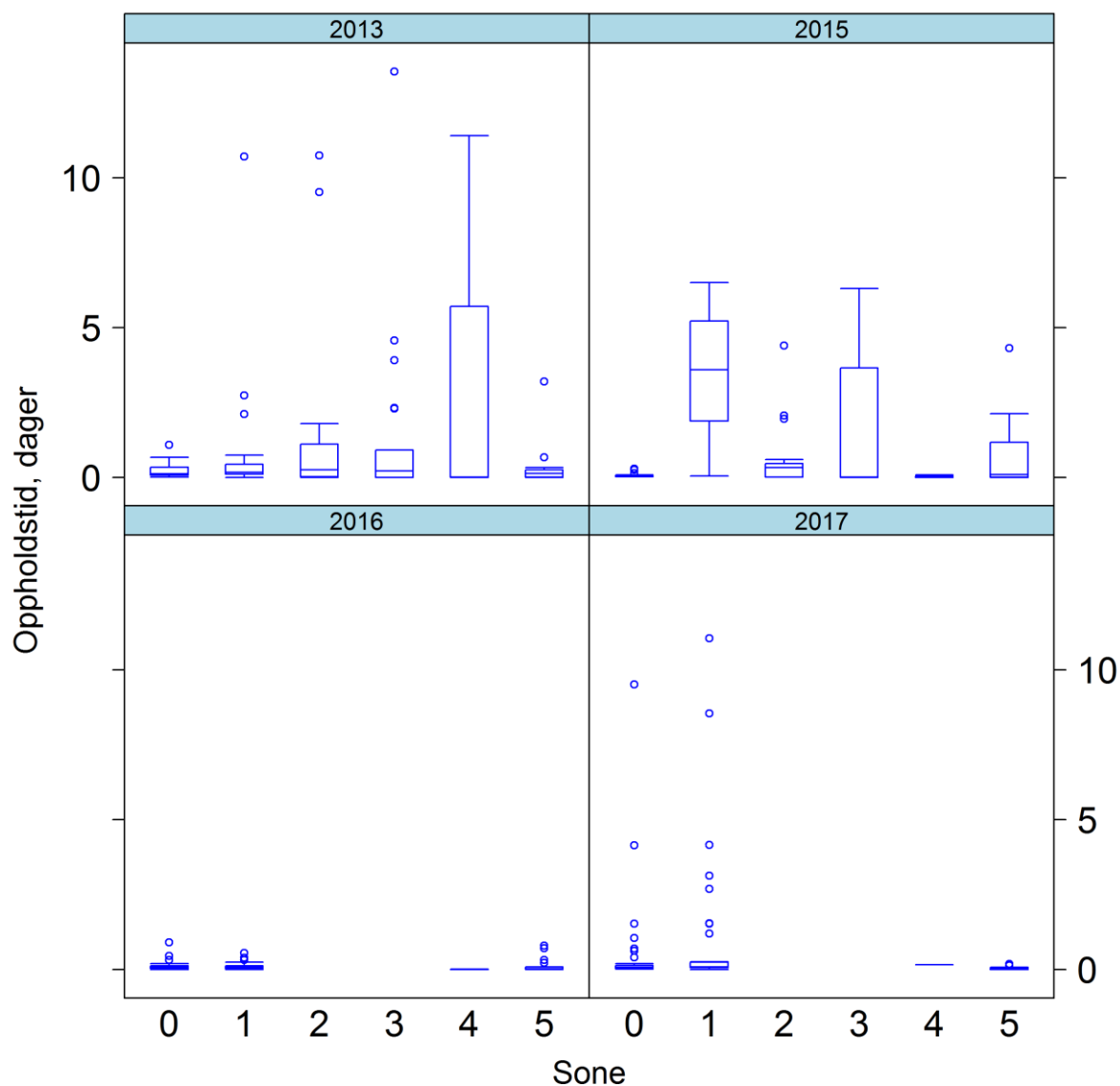
#### 3.3.1. Oppholdstid i fjordsystemet under utvandring

Vinterstøingene oppholdte seg gjennomsnittlig i  $6 \pm 3$  dager) i fjordsystemet (fra sone 0 til ut av sone 5) under den 204 km lange fjordutvandringen. Utvandrende vinterstøinger brukte gjennomsnittlig  $8 \pm 6$  dager ut fjorden i 2013 ( $n = 24$ ),  $7 \pm 2$  dager i 2015 ( $n = 25$ ),  $5 \pm 3$  dager i 2016 ( $n = 37$ ) og  $5 \pm 2$  dager i 2017 ( $n = 39$ ). Vinterstøingene hadde en kortere oppholdstid i fjordsystemet for hvert år, og vinterstøinger merket i 2013 hadde en signifikant lengre oppholdstid enn vinterstøinger merket i 2017 (Welch Two Sample t-test,  $p < 0,05$ ).

Vinterstøingene hadde en gjennomsnittlig oppholdstid på 0,8 dager (20,1 timer) per sone for alle år (min. 0,04 dager (0,9 timer) og maks 3,8 dager (91,4 timer)) (Tabell 4). Det var ingen tydelig variasjon i oppholdstid i antall dager mellom de ulike sonene i fjorden mellom alle år (Figur 20 og 21), og det var ingen signifikant forskjell i oppholdstid i de ulike sonene for merkede vinterstøinger mellom alle år (Wilcoxon signed rank test,  $p > 0,05$ ). Dette unntatt for årene 2013 og 2016, der vinterstøinger fra 2013 hadde en signifikant lengre oppholdstid i de ulike sonene enn merkede vinterstøinger fra 2016 (Wilcoxon signed rank test,  $W = 24$ ,  $p < 0,05$ ) (Tabell 4 og Figur 20).

**Tabell 4.** Oppholdstid i dager (gjennomsnitt (gj.sn.) med standardavvik (std.)) i sone 0 til 5 i fjordsystemet for utvandrende merkede vinterstøinger i 2013, 2015, 2016 og 2017 (lyttebøyer i sone 2, 3 og delvis sone 4 i 2016 og 2017 mangler).

Sone	År	Oppholdstid (dager)	
		gj.sn.	std.
0	2013	0,2	0,3
1	2013	0,8	2,2
2	2013	1,4	3,0
3	2013	1,4	3,0
4	2013	3,8	6,6
5	2013	0,4	0,9
0	2015	0,1	0,1
1	2015	3,4	2,2
2	2015	0,6	1,1
3	2015	1,7	2,7
4	2015	0,02	0,04
5	2015	0,7	1,2
0	2016	0,1	0,2
1	2016	0,1	0,1
2	2016	-	-
3	2016	-	-
4	2016	0,1	-
5	2016	0,1	0,2
0	2017	0,5	1,6
1	2017	0,9	2,3
2	2017	-	-
3	2017	-	-
4	2017	0,15	-
5	2017	0,04	0,06



**Figur 20.** Oppholdstid i dager i sone 0 til 5 i fjordsystemet for utvandrende merkede vinterstøinger i 2013, 2015, 2016 og 2017.

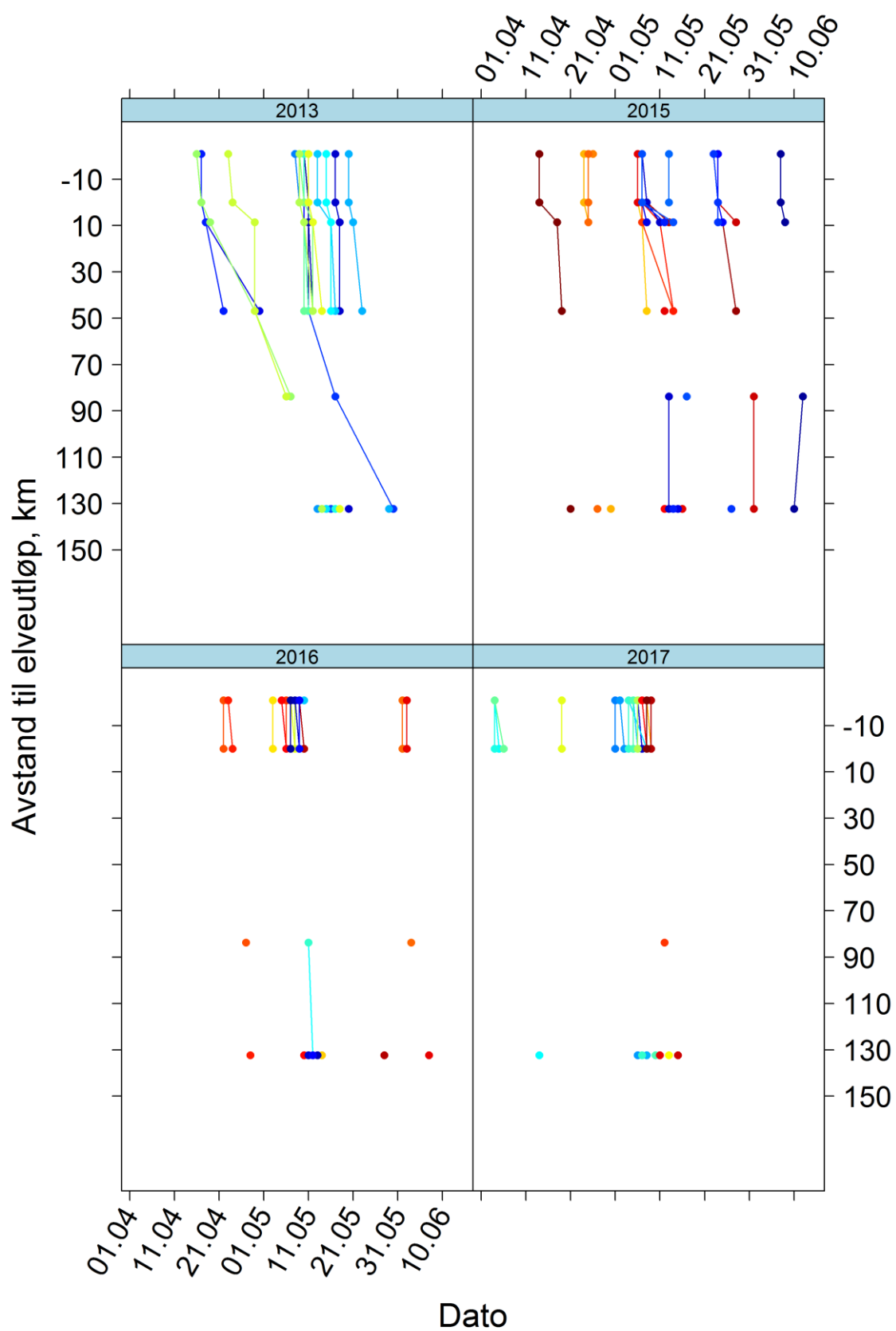
Merkede vinterstøinger fra alle studieårene forlot Sognefjorden (sone 5) før midten av juni måned. I 2013 hadde merkede vinterstøinger vandret ut fra Sognefjorden innen 31. mai, i 2015 innen 13. juni, i 2016 innen 6. juni og i 2017 innen 13. mai (Figur 21).

### 3.3.2. Vandringsmønster og vandringshastighet under fjordutvandring

Vinterstøingene hadde et veldig ensartet vandringsmønster fra elveutløpet og ut fjordsystemet. Vandringen hadde en kontinuerlig progresjon ut fjordsystemet, med svært få lengre pauser eller tilbakevandring innover fjordsystemet (*Figur 21*).

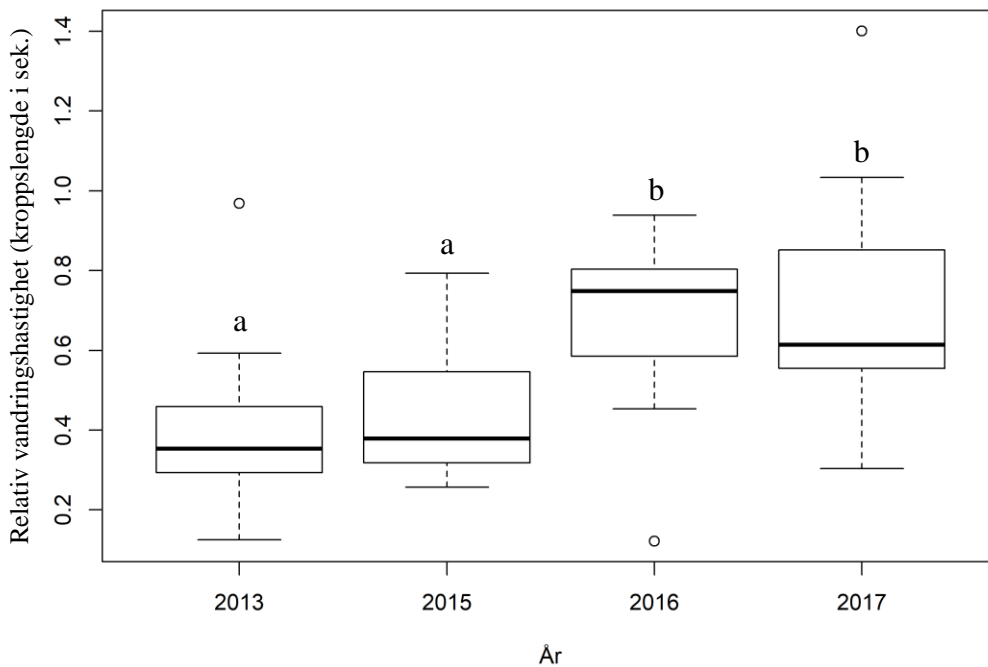
Merkede vinterstøinger fra alle år hadde en gjennomsnittlig vandringshastighet på  $0,58 \pm 0,25$  kroppslengde i sekundet ( $1,67 \text{ km/t}$ ) ut fjordsystemet (min. =  $0,12$  og maks. =  $1,40$  kroppslengde i sekundet) ( $n = 65$ ). I 2013 hadde merkede vinterstøinger en gjennomsnittlig vandringshastighet på  $0,40 \pm 0,21$  kroppslengde i sekundet ( $1,35 \text{ km/t}$ ),  $0,45 \pm 0,19$  kroppslengde i sekundet ( $1,47 \text{ km/t}$ ) for vinterstøinger fra 2015,  $0,69 \pm 0,18$  kroppslengde i sekundet ( $1,84 \text{ km/t}$ ) for vinterstøinger fra 2016 og  $0,70 \pm 0,28$  kroppslengde i sekundet ( $2,03 \text{ km/t}$ ) for vinterstøinger fra 2017.

Det var en tendens til at merkede vinterstøinger fra de to siste årene utvandret raskere enn vinterstøinger fra de to første. Det var ikke en signifikant forskjell i relativ vandringshastighet for vinterstøinger fra 2013 og 2015 (Welch Two Sample t-test,  $p > 0,05$ ), men det var en signifikant forskjell for 2013 i forhold til vinterstøinger fra 2016 og 2017 (Welch Two Sample t-test,  $p < 0,05$ ). Vinterstøinger fra 2015 hadde også en signifikant forskjellig i relativ vandringshastighet i forhold til vinterstøinger fra 2016 og 2017 (Welch Two Sample t-test,  $p < 0,05$ ). Det var ikke en signifikant forskjell mellom 2016 og 2017 (Welch Two Sample t-test,  $p > 0,05$ ) (*Figur 22*).



**Figur 21.** Utvandringstidspunkt (dato) i forhold til avstand til elveutløp for merkede vinterstøinger i sone -1 til 5 i 2013, 2015, 2016 og 2017.





**Figur 22.** Relativ vandringshastighet som kroppslengde i sekundet for merkede vinterstøinger fra 2013, 2015, 2016 og 2017. (Ulike bokstaver (a og b) indikerer signifikant forskjell ( $p < 0.05$ )).

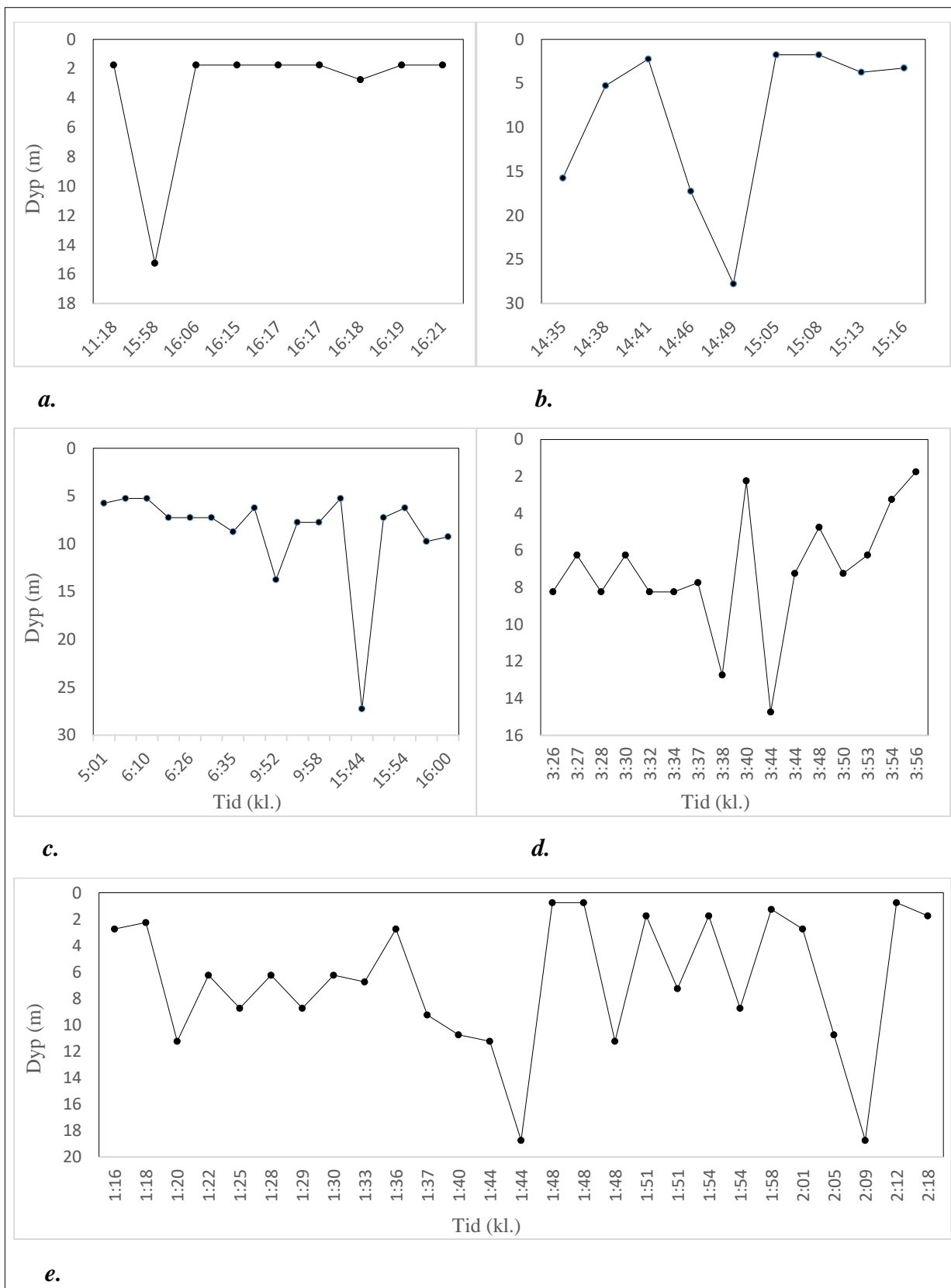
### 3.3.3. Utvandringsdybde og dykkeatferd under fjordutvandring

Merkede vinterstøinger fra alle år oppholdte seg som oftest på rundt 2 meters dybde under fjordutvandringen (sone 0 til 5) (gjennomsnittsdyp for alle utvandrende merkede vinterstøinger per år per sone var 2.1 meter). Det dypeste dykket som ble registrert var på 35,3 meter i 2015 i sone 1. Gjennomsnittsdypet i sonene varierte fra 1.3 m (sone 2) til 2,8 m (sone 4). I forhold til gjennomsnittdyp og maks dykkedybde under utvandringen var det ikke en tydelig forskjell mellom sonene (Tabell 5).

Uansett om de fleste vinterstøingene utvandret i det øverste vannlaget (0-4 meter) (Tabell 5), var det flere som hadde kortvarige dypdykk under utvandringen utover fjorden, både om dagen og om natten. Fem ulike eksempler på dette er vist fra sone 0, 1, 4 og 5 fra årene 2013, 2015 og 2016 i Figur 23. I de fleste dykketilfellene utøvde vinterstøingene et markant dykk og returnerte opp til omtrent samme dybde som før dykket startet (Figur 23a, 23b og 23c), men noen hadde også flere dykk på kort tid der de vandret opp og ned i vannsøylen (Figur 23d og 23e).

**Tabell 5.** Dybderegistreringer (gjennomsnitt,  $\pm$  standardavvik og min./maks. (meter)) av antall utvandrende merkede vinterstøinger fra alle år i de forskjellige sonene i fjorden (sone 0 til 5).

Sone	Avst. (km) fra senter sone 0	Dybderegistreringer	
		Gj.sn.dyp, $\pm$ std. og min.- og maks.-dyp (m)	n
0	-	2,0 $\pm$ 1,31 (min. = 0, maks. = 18,8)	124
1	8,5	2,2 $\pm$ 2,51 (min. = 0, maks. = 35,3)	116
2	46,9	1,3 $\pm$ 0,95 (min. = 0, maks. = 8,8)	39
3	83,7	2,1 $\pm$ 2,40 (min. = 0, maks. = 31,8)	28
4	132,3	2,8 $\pm$ 3,55 (min. = 0, maks. = 27,3)	18
5	177,1	2,2 $\pm$ 2,92 (min. = 0, maks. = 27,8)	68
0 til 5	177,1	2,1 $\pm$ 1,91 (min. = 0, maks. = 35,3)	68



**Figur 23.** Fem utvalgte eksempler for dykkeatferd (dyp (m) og tid (kl.)) av merkede vinterstøinger under fjordutvandring. (Figur 22a: år = 2015, sone = 1, Figur 22b: år = 2016, sone = 5, Figur 22c: år = 2013, sone = 4, Figur 22d: år = 2013, sone = 1 og Figur 22e: år = 2013, sone = 0).

### 3.3.4. Estimert overlevelses- og deteksjonssannsynlighet under fjordutvandring

Av alle merkede vinterstøinger fra de fire årene ble 125 stk. av 129 (96,9 %) registrert (detektert på passive lyttbøyer) i elva og/eller i fjordsystemet. 124 stk. (96,1 %) ble registrert i elveutløpet og estuariet (sone 0), 116 stk. (89,9 %) i indre fjord (sone 1) og 66 stk. (51,2 %) i ytre fjord (sone 5).

Merkede vinterstøinger hadde en svært høy gjennomsnittlig estimert overlevelsessannsynlighet per km per sone per år under fjordutvandringen (gj.sn. est. overlevelsessannsynlighet > 0,99) (min. = 0,98 og maks = 1). Det var ingen tydelig forskjell mellom sonene og årene (*Tabell 6*).

**Tabell 6.** Estimert overlevelsessannsynlighet per km per år per sone for vinterstøinger under fjordutvandring (*SE = standardfeil, LCL = lower confidence level og UCL = upper confidence level*).

År	Sone	Est. sannsynlighet pr. km	SE	LCL	UCL
2013	-1 til 0	1	0	1	1
2013	0 til 1	0,995	0,005	0,965	0,999
2013	1 til 2	1	0	1	1
2013	2 til 3	1	0	1	1
2013	3 til 4	1	0	1	1
2013	4 til 5	0,986	0,004	0,974	0,992
2015	-1 til 0	1	0	0	1
2015	0 til 1	0,995	0,005	0,967	0,999
2015	1 til 2	0,999	0,002	0,981	1
2015	2 til 3	1	0	1	1
2015	3 til 4	0,997	0,006	0,866	1
2015	4 til 5	0,994	0,006	0,956	0,999
2016	-1 til 0	0,998	0,002	0,989	1
2016	0 til 1	0,989	0,007	0,962	0,997
2016	1 til 2	0,999	0,407	0	1
2016	2 til 3	0,994	0,421	0	1
2016	3 til 4	1	0	1	1
2016	4 til 5	1	0,002	0	1
2017	-1 til 0	1	0	1	1
2017	0 til 1	0,997	0	0,978	1
2017	1 til 2	1	0,088	0	1
2017	2 til 3	1	0	1	1
2017	3 til 4	0,999	0,839	0	1
2017	4 til 5	0,983	0,905	0	1

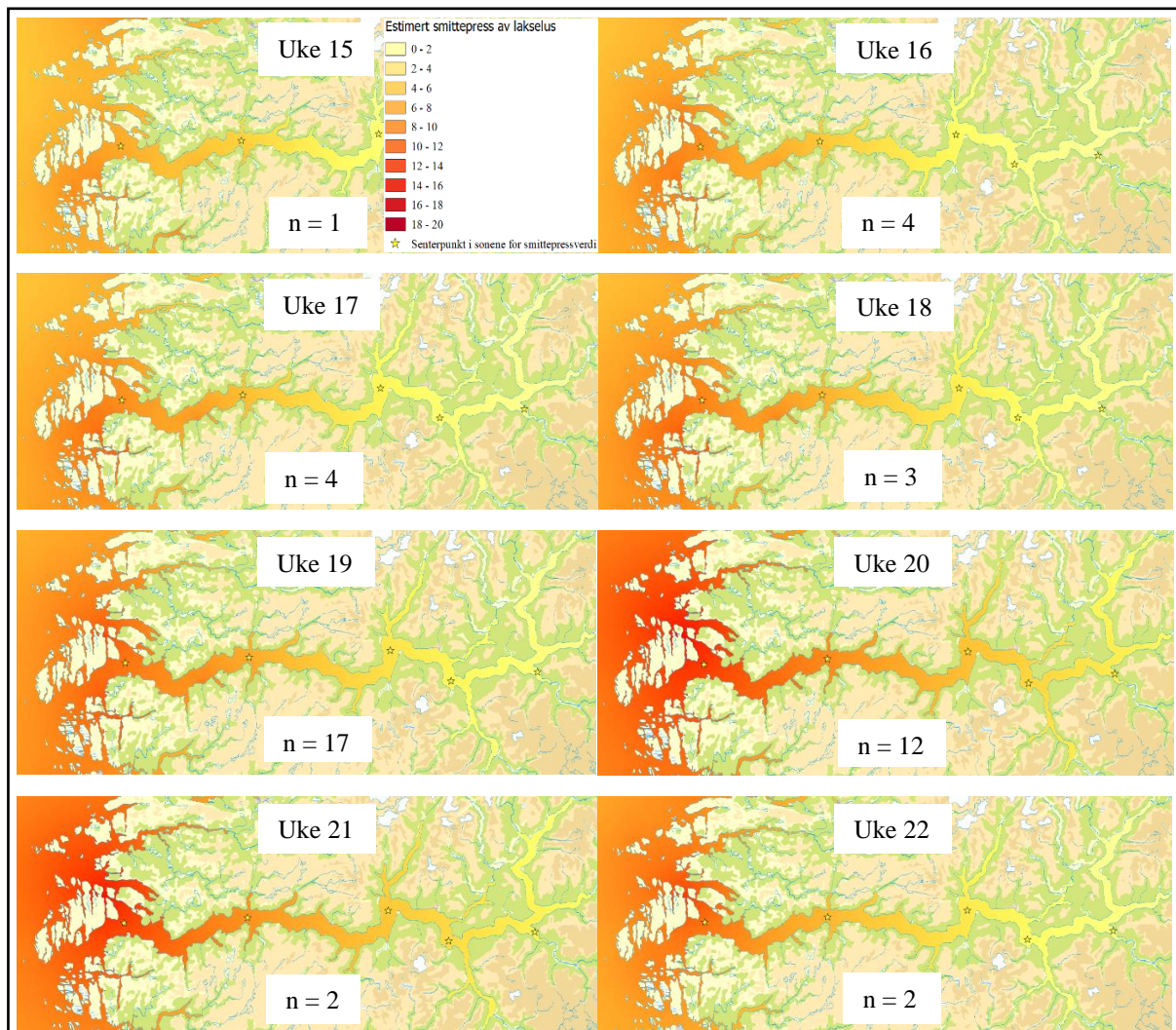
Merkede vinterstøinger hadde også en høy gjennomsnittlig estimert deteksjonssannsynlighet for de to aktuelle lyttebøyenettverkene (2013-2015 og 2016-2017) i fjordsystemet per km per sone per år under fjordutvandringen (gj.sn. est. deteksjonssannsynlighet > 0.72) (min. = 0,13 og maks. = 1). Det var ingen tydelig forskjell mellom sonene og årene (Tabell 7).

**Tabell 7.** Estimert deteksjonssannsynlighet per km per år per sone for vinterstøinger under fjordutvandring (SE = standardfeil, LCL = lower confidence level og UCL = upper confidence level) (lyttebøyer i sone 2, 3 og delvis sone 4 i 2016 og 2017 mangler).

År	Sone	Est. sannsynlighet	SE	LCL	UCL
2013	0	1	0	1	1
2013	1	1	0	1	1
2013	2	0,870	0,070	0,665	0,957
2013	3	0,957	0,043	0,748	0,994
2013	4	0,130	0,070	0,043	0,335
2013	5	1	0	1	1
2015	0	1	0	1	1
2015	1	1	0	1	1
2015	2	0,831	0,088	0,589	0,944
2015	3	0,263	0,093	0,122	0,477
2015	4	0,200	0,103	0,066	0,470
2015	5	1	0	1	1
2016	0	1	0	1	1
2016	1	0,955	0,044	0,739	0,994
2016	2	-	-	-	-
2016	3	-	-	-	-
2016	4	-	-	-	-
2016	5	1	0	1	1
2017	0	1	0	1	1
2017	1	1	0	1	1
2017	2	-	-	-	-
2017	3	-	-	-	-
2017	4	-	-	-	-
2017	5	1	0	1	1

### 3.4. Estimert smittepress av lakselus for utvandrende vinterstøinger i 2013, 2015, 2016 og 2017

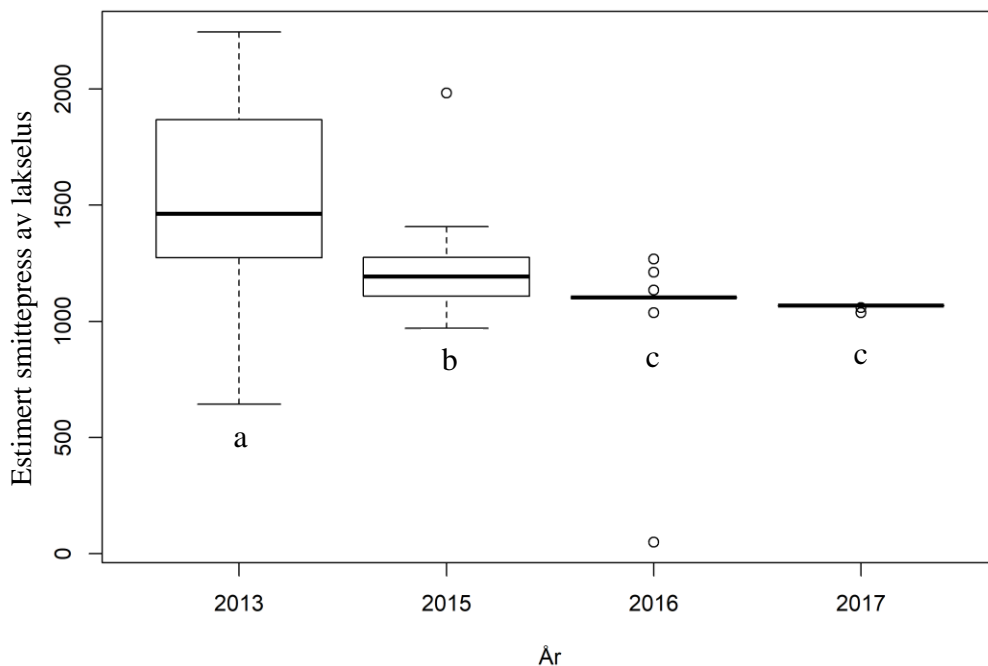
Merkede vinterstøinger fra 2013 ble observert i fjordsystemet fra uke 15 til uke 22. De fleste var til stede i uke 19 og uke 20, og opplevde da noe av det høyeste estimerte smittepresset av lakselus i løpet av denne åtte ukers perioden (basert på n mot fargeskala for smittepress) (Figur 7 og 24). I 2015 var merkede vinterstøinger i fjordsystemet fra uke 16 til 24. De fleste var til stede i uke 19 og 20, og unngikk da det høyeste estimerte smittepresset i denne ni ukers perioden (Vedlegg 1). Merkede vinterstøinger fra 2016 var i fjordsystemet fra uke 16 til uke 23. De fleste var til stede i uke 18 og uke 19, og unngikk det høyeste estimerte smittepresset i disse åtte ukene (Vedlegg 2). I 2017 ble merkede vinterstøinger observert i fjordsystemet fra uke 13 til uke 19. De fleste var til stede i uke 18 og uke 19 (Vedlegg 3), og opplevde da det høyeste estimerte smittepresset i løpet av disse sju ukene (Vedlegg 3).



**Figur 24.** Forekomst (n) av utvandrende merkede vinterstøinger fra 2013 i aktuelle uker (15-22) i fjordsystemet. Stjernesymboler er senterpunkt i sonene for smittepressverdi.

Utvandrende merkede vinterstøinger i 2013 opplevde et gjennomsnittlig estimert smittepress av lakselus på 1531,0 (min. = 644,3 og maks = 2446,0) (estimert smittepress av lakselus = (oppholdstid + vandringstid) \* estimert smittepress)). Gjennomsnittlig estimert smittepress for utvandrende merkede vinterstøinger var i 2015 på 1237,0 (min. = 970,3 og maks. = 1983,0), 1068,0 (min. = 49,5 og maks = 1269,0) i 2016 og 1065,0 (min. = 1037,0 og maks. = 1068,0) i 2017 (Figur 25).

Utvandrende vinterstøinger i 2013 hadde et signifikant høyere estimert smittepress av lakselus enn utvandrende vinterstøinger i 2015, 2016 og 2017 (Wilcoxon signed rank test,  $p < 0,05$ ). Vinterstøinger i 2015 hadde også signifikant høyere estimert smittepress enn vinterstøinger i 2016 og 2017 (Welch Two Sample t-test,  $p < 0,05$ ). Estimert smittepress for vinterstøinger i 2016 og 2017 var derimot nesten helt lik (Welch Two Sample t-test,  $p > 0,05$ ). I år med høyere estimert smittepress var også variasjonen i estimert smittepress større (Figur 25).



**Figur 25.** Estimert smittepress av lakselus for utvandrende merkede vinterstøinger i 2013, 2015 og 2016 og 2017 (ulike bokstaver (a, b og c) indikerer signifikant forskjell ( $p < 0,05$ )).

## 4. Diskusjon

Dette er det første studiet som omhandler fjordvandring av vinterstøinger av Atlantisk laks i Sognefjorden, Norges lengste fjord, ved akustisk merking og telemetri. I forhold til andre studier med lignende metodikk fra Norge er dette det studiet med flest merkede vinterstøinger og akustiske lyttebøyer. Siden det generelt er lite kunnskap om lokale bestandsstrukturer, fjordvandring og overlevelse av vinterstøinger (Niemelä et al. 2000, Niemelä et al. 2006, Hubley et al. 2008, Halttunen et al. 2009, Hedger et al. 2009, Niemelä et al. 2011, Thorstad et al. 2011, Halttunen & Rikardsen 2011, Karlsen et al. 2016), kan dette studiet være med på å øke forståelsen av dette stadiet i livssyklusen hos Atlantisk laks (*Figur 1*).

Gytebestanden i Lærdalselva i 2013, 2015, 2016 og 2017 hadde en gjennomsnittlig smoltalder på 3,3 år. Merkede vinterstøinger og sportsfiskede laks hadde en gjennomsnittlig gytealder på 5,5 og 5,1 år for førstegangsgytere, og 8,3 og 7 år for andregangsgytere. Flergangsgyterne brukte i gjennomsnitt 2,4 år mellom gytingene. Førstegangsgyterne fra de to gruppene hadde en gjennomsnittlig størrelse på  $82 \pm 24,4$  og  $88,6 \pm 16,9$  cm, andregangsgyterne hadde en gjennomsnittlig størrelse på  $101 \pm 4,3$  og  $97,5 \pm 8,6$  cm. Merkede vinterstøinger utvandret fra Lærdalselva fra tidlig april til tidlig juni, og gjennomsnittlig utvandningsdato for alle fire årene var i starten av mai. Over halvparten utvandret om natten. Utvandringen var hovedsakelig styrt av en kombinasjon av økt relativ forskjell i vannføring og vanntemperatur. Ettersom at temperaturen nådde et visst nivå, påvirket vannføringen det meste av utvandringen. Vinterstøingene hadde en gjennomsnittlig oppholdstid på  $6 \pm 3$  dager i hele fjordsystemet, og 0,8 dager (20,1 timer) i per sone for alle årene. De hadde et ensartet og kontinuerlig vandringsmønster ut fjordsystemet, med en gjennomsnittlig vandringshastighet på  $0,58 \pm 0,25$  kroppslengde i sekundet. Gjennomsnittlig utvandningsdybde var på 2,1 meter, men kortvarige dykk over 20 og 30 meter forekom. Av alle merkede vinterstøinger ble 96,9 % registrert utvandrende på passive lyttebøyer i studieområdet. Vinterstøingene hadde en høy gjennomsnittlig estimert overlevelses- og deteksjonssannsynlighet per km per sone per år under fjordutvandringen.



Lokale smittepress av lakselus i forhold til vinterstøingers utvandring har også store kunnskapsmangler (Karlsen et al. 2016). I forhold til Veterinærinstituttets modell for smittepress av lakselus utvandret vinterstøingene både før og etter at det estimerte smittepresset av lakselus i fjordsystemet økte i gjennom de fire utvandningsperiodene. Utvandrende merkede vinterstøinger hadde forskjellig estimert smittepress av lakselus mellom de fire årene, der vinterstøinger fra de to første årene opplevde høyere og mer variert smittepress enn vinterstøinger fra de to siste årene.

#### **4.1. Fangst og merking av vinterstøinger**

Fangstmetoden med bruk av fiskestang har tidligere vist effektiv fangst av vinterstøinger i elv (Halttunen et al. 2009, Hedger et al. 2009, Niemelä et al. 2011), metoden er enkel og skånsom i forhold til flere andre fiskeredskaper og fisken blir fanget i sitt naturlige habitat uten noen unaturlige forstyrrelser. En alternativ fangstmetode kunne vært bruk av finmasket garn, not eller kastenot, men i forhold til fangst av forholdsvis stillestående vinterstøinger i bevegelige vannmasser med varierende hastighet, dyp og bunnforhold vil dette kunne være vanskelig å gjennomføre på en god, effektiv og skånsom måte. Innsamling av fisk og data ved feltarbeid kan medføre ulike utfordringer, som variable vær- og vannføringsforhold, som kan påvirke gjennomføringen av elfefangst og andre arbeidsoppgaver. For å øke datagrunnlaget og dets kvalitet og representativitet kunne det ha vært forsøkt å merke et større antall vinterstøinger, også over flere år, og ha enda flere lyttebøyer i stasjonsnettet. Da dette innebærer fysisk behandling og inngrep mot individer som har hatt stor bestandsnedgang, og at merker, lyttebøyer, feltutstyr og feltarbeidet i seg selv er kostbart og kan være uforutsigbart, ble det ikke merket flere individer enn at man følte at antallet var representativt for bestanden og studiets formål (*Figur 5 og 6*). Operering og merking med akustiske sendere av fangede vinterstøinger har også blitt utført i andre atferdsstudier av laks som har gitt gode resultater. Det er en gjennomgående trend at vinterstøinger, og fisk generelt, ikke synes å bli negativt påvirket av denne behandlingen, og at de har en høy utvandringssuksess og overlevelse ut fra elver og fjordsystem (Døving et al. 1985, Thorstad et al. 2000b, Hubley et al. 2008, Halttunen et al. 2009, Hedger et al. 2009, Rikardsen & Halttunen 2011, Davidsen et al. 2013, Urke et al. 2018).

## 4.2. Akustisk telemetri

Faktiske deteksjoner og estimert deteksjonssannsynlighet av merkede vinterstøinger på akustiske passive lyttebøyer tyder på at akustisk telemetri fungerte godt som metode. Uansett om dette studiet hadde 2 forskjellige stasjonsnett av passive akustiske lyttebøyer fikk man tilfredsstillende og representative registreringer fra hvert merkeår (*Figur 4a og 4b og Tabell 7*). Stasjonsnettet fra de to første årene ble trappet ned i de to siste årene på grunn av økonomisk drift og vedlikehold, og at man etter de to første årene kunne se tydelige vandringsruter og hvilke områder som ikke ble brukt av vinterstøingene. Reduseringen i antall lyttebøyer skjedde hovedsakelig i de midtre fjordområdene (sone 2, 3 og 4), da sone -1, 0, 1 og 5 ble ansett som de viktigste områdene for studiets formål (*Figur 4a, 4b og 5*). Det er tidligere vist at akustisk telemetri med bruk av akustiske merker og passive akustiske lyttebøyer har vært en effektiv måte for å studere vandring av merket laksefisk i avgrensede områder (Thorstad et al. 2000a, Finstad et al. 2005, Hubley et al. 2008, Halttunen et al. 2009, Hedger et al. 2009, Davidsen et al. 2009, Halttunen & Rikardsen 2011, Davidsen et al. 2013, Urke et al. 2013a, Urke et al. 2013b, Urke et al. 2018). Med et tilstrekkelig bøyenettverk i et avgrenset studieområde vil man kunne få gode deteksjonsdata over fiskens vandringsrute, tidspunkt og dybde forbi hver enkelt lyttebøye. Metoden er pålitelig, forholdsvis enkel og økonomisk egnet over tid (Hedger et al. 2009). Akustisk telemetri vil kunne gi faktiske og pålitelige observasjoner av fiskevandring i tid og rom, og det er mulig å få stor datafangst per individ (Halttunen & Rikardsen 2011, Urke et al. 2018). Svakheter kan være at merkenes senderekkevidde kan påvirkes ved fysiske og akustiske forhold i vannet, enkeltfeildeteksjoner kan oppstå, og lyttebøyer og merkede individer kan forsvinne (Halttunen & Rikardsen 2011, Urke et al. 2014, Urke et al. 2018).

Alternative metoder for merking og sporing av laks i et studieområde som Lærdalselva og Sognefjorden kunne eksempelvis ha vært utført ved eksterne ID-merker med påfølgende gjenfangst med fangstredskaper (Jonsson et al. 1991), ulike PIT-merker, radiosendere, akustisk telemetri med akustiske sendere med høyere posisjonspresisjon (Baktoft et al. 2017), datalagringsmerker med DST-merker (Hedger et al. 2017a) eller satellitlemetri med «pop-up»-merker (Chittenden et al. 2013, Hedger et al. 2017b, Strøm et al. 2017). Noen av disse metodene kan derimot være mer usikre, kostbare eller ikke godt nok egnet for å kunne få gode vandringsdata. Metoden som ble brukt i dette studiet ble antatt til å være pålitelig og ha nok presisjon (Halttunen et al. 2009, Urke et al. 2018). Den nyeste metoden med akustiske sendere med høyere posisjonspresisjon var heller ikke tilgjengelig under store deler av dette studiets feltarbeid (Baktoft et al. 2017).

### 4.3. Smoltalder, gytealder og kroppslengde for gytebestanden i Lærdalselva

Merkede vinterstøinger og sportsfiskede laks fra Lærdalselva i 2013 til 2017 hadde begge en gjennomsnittlig smoltalder på 3,3 år (*Figur 9* og *10*), og dette var også tilfellet for begge gruppene slått sammen (min. 2 år og maks. 5 år) (*Figur 8*). Vinterstøingenes gjennomsnittlige alder ved førstegangsgyting var 5,5 år (min. 4 år og maks. 9 år), og gjennomsnittlig alder ved andregangsgyting var 8,3 år (min. 8 år og maks. 9 år) (*Figur 9*). Gjennomsnittlig alder ved første- og andregangsgyting hos sportsfiskede laks var 5,1 år (min. 2 år og maks. 8 år) og 7 år (min. 5 år og maks. 8 år) (*Figur 10*). Førstegangsgytere av merkede vinterstøinger var signifikant eldre enn førstegangsgytere av sportsfiskede laks. De fleste individene fra begge gruppene var enten 2- eller 3-sjøvinterlaks (min. 1-sjøvinter og maks. 8-sjøvinter). Fra begge gruppene ble det totalt observert 10 andregangsgytere og 1 tredjegangsgyter. Disse flergangsgyterne hadde i gjennomsnitt 2,4 år mellom gytingene (min. 2 og år maks. 4 år) (*Figur 11*).

Vinterstøinger og sportsfiskede laks hadde en gjennomsnittlig størrelse (total kroppslengde) som førstegangsgytere på 82 cm (min. 48 cm og maks. 102 cm) og 88,6 cm (min. 47 cm og maks. 114 cm). Førstegangsgytere av sportsfiskede laks var signifikant lengre enn førstegangsgytere av merkede vinterstøinger. Andregangsgyterne fra begge gruppene hadde en gjennomsnittslengde på 101 cm (min. 95 cm og maks. 108 cm) og 97,5 cm (min. 91 cm og maks. 104 cm). Den ene tredjegangsgyteren hadde en lengde på 106 cm (*Figur 12* og *13*). Den gjennomsnittlige tilveksten fra førstegangsgyter til andregangsgyter for begge gruppene var på 19 cm og 8,9 cm.

Disse resultatene stemmer overens med tidligere observasjoner fra Lærdalselva på 1960- og 1970-tallet, der det ble dokumentert at lærdalslaksen som oftest hadde en smoltalder på 3 år, brukte normalt 2 til 3 år i sjøen (2- og 3-sjøvinterlaks) og hadde som oftest en 2 års syklus mellom gytingene (Rosseland 1979b). En gjennomsnittlig smoltalder på 3,3 (mellom 3 og 4 år) er i det øvre sjiktet av normal smoltalder på 1-5 år (McCormick et al. 1998, Armstrong et al. 2003, Klemetsen et al. 2003, Webb et al. 2007, Thorstad et al. 2011), men høyere gjennomsnittlig smoltalder er også vist i andre lakseelver (Nielmä et al. 2011). Andre studier har også vist at første- og andregangsgytere er det vanligste i andre elver, der førstegangsgytere dominerer, men at 1- og 2-sjøvinterlaks er det vanligste (Jonsson et al. 1991, Fleming 1996,

Niemelä et al. 2000, Klemetsen et al. 2003, ICES 2004, Webb et al. 2007, Hedger et al. 2009, Niemelä et al. 2011, Thorstad et al. 2011, Halttunen & Rikardsen 2011, Erkinaro et al. 2018). Man kan da anta at første- og andregangsgytere av vinterstøinger fra Lærdalselva har et noe lengre sjøopphold og dermed en eldre total gytealder enn laks fra mange andre laksevassdrag.

Lengdefordelingen fra vinterstøinger fra Lærdalselva stemmer godt overens med tidligere studier av vinterstøinger i andre vassdrag. I fra et merkestudie av vinterstøinger i Altaelva var gjennomsnittlig kroppslengde for hunnlaks på 94 cm (min. 74 cm og 115 cm), og 62 cm (min. 51 og maks. 87 cm) for hannlaks (Halttunen et al. 2009). I York River i Canada ble det merket vinterstøinger med en gjennomsnittslengde på 75 cm (min. 49,5 cm og maks. 109,5 cm), og det ble antatt at vinterstøinger over 63 cm var enten 2- eller 3-sjøvinterlaks (Hedger et al. 2009). Fra elva LaHave i Canada ble det også merket vinterstøinger, og 1-sjøvinterlaks hadde en gjennomsnittslengde på 55,3 cm (min. 48,5 cm og maks. 60,8 cm), og en enkelt 2-sjøvinterlaks var 69,3 cm (Hubley et al. 2008). I fra Tanaelva har det blitt vist at 1568 sports- og næringsfiskede vinterstøinger fra en tidsperiode på 17 år hadde en gjennomsnittlig kroppslengde på 86,8 cm (Nielmä et al. 2011). En sammenstilling av 33 2-sjøvinterlaks fra 5 ulike elver med flersjøvinterlaks hadde en gjennomsnittslengde på 86,4 cm (Jonsson & Jonsson et al. 2007). Sammenlignbare lengdefordelinger fra tidligere studier støtter den høye andelen av 2- og 3-sjøvinterlaks i Lærdalselva, og at det vil være mer storlaks enn små- og mellomlaks (*Figur 2*). At det var signifikant og gjennomsnittlig størrelsesforskjell mellom førstegangsgytere, andregangsgytere og tredjegangsgyteren (*Figur 12 og 13*) kan tyde på at flergangsgyterne opplever god vekst i havet mellom elveoppholdene (Jonsson & Jonsson 2007, Halttunen & Rikardsen 2011). Signifikante forskjeller i kroppslengder mellom første- og andregangsgytere av vinterstøinger er også observert fra Tanaelva. At 1- og 2-sjøvinterlaks av vinterstøinger var lengre enn tilsvarende førstegangsgytere ble antatt å kunne indikere at større fisk fra hver gruppe kan ha bedre gyte- og fjordutvandringsoverlevelse (Nielmä et al. 2011).

Førstegangsgytere av merkede vinterstøinger fra Lærdalselva hadde høyere alder og kortere kroppslengde enn sportsfiskede laks fra elva. Dette kan skyldes en kjønnsmessig forskjell i datamaterialet mellom gruppene. Man antar at vinterstøingene var overrepresentert av hunnlaks, og at det kanskje var mer hannlaks i sportfiskematerialet. Slik kan man anta at en kombinasjon av disse to gruppene vil representere elvas gytebestand bedre enn hver for seg.

Laksematerialet i dette studiet ble ikke kjønnsbestemt grunnet usikkerheter tilknyttet morfologisk kjønnsbestemmelse av laks, og særlig av vinterstøinger (Torstein Kristensen, Nord universitet, pers. medd.). For dokumenteringen av alder for gytebestanden ble det tatt høyde for forskjell i tidsrom for oppgitte sjøaldre for vinterstøinger fra våren og for sporstfiskede laks om sommeren fra skjellanalysene. Uansett om det er feilkilder tilknyttet skjellavlesing, og spesielt av slitte vinterstøinger (Gunnel M. Østborg, Norsk institutt for naturforskning, pers. medd.), kan man anta at aldersforskjellen mellom vinterstøinger og sportsfiskede laks kan skyldes at det er mer eldre hunnlaks blant vinterstøingene (Halttunen et al. 2013). I Lærdalselva er det et rettet sportsfiske av laks, der hunnlaks og vinterstøinger primært skal gjennutsettes (Uglem et al. 2017, Sælthun 2018). Man kan derfor anta at det er mer hannlaks blant de målte sportsfiskede laksene, og at lengdeforskjellen mellom vinterstøinger og sportsfiskede laks kan skyldes at mellomlaks og storlaks av hannlaks ofte er større enn mellomlaks og storlaks av hunnlaks (Nielmä et al. 2011). I forhold til lengdeforskjellen kan det også nevnes at de to gruppene av vinterstøinger og sportsfiskede laks ble fanget og tatt skjellprøve av på forskjellige tidspunkt, og ikke minst at lengdemålingene av sportsfiskede laks er gjort av sportsfiskerne selv, noe som kan ha introdusert bias mot større oppgitt lengde.

Innad i laksebestander og elver er det ofte kjønnsforskjeller i forhold til overlevelse etter gyting (Jonsson et al. 1991, Klemetsen et al. 2003). Generelt sett er det antatt at mindre laks overlever bedre enn større laks, men det antas at fisk som gyter i kalde elver, som Lærdalselva (Rosseland 1965, Saltveit & Sonderup-Nielsen 1987), har en bedre overlevelse enn fisk som gyter i varmere elver (Jonsson et al. 1997, Nielmä et al. 2006, Karlsen et al. 2016). Det er også antatt at hannlaks har en høyere dødelighet etter gytingen enn hunnlaks, og dette gjelder spesielt for større hannlaks da det er mindre sjanse for gjentatt gyting ved økt kroppstørrelse i forhold til deres høyere energibruk tilknyttet konkurranse om revir og hunner, og reproduksjon (Jonsson et al. 1990, Jonsson et al. 1991, Nielmä et al. 2011, Fleming 1996, Fleming & Einum 2011). I fra Tanaelva ble det eksempelvis funnet at førstegangsgytende og vinterstøinger av hannlaks hadde høyere gjennomsnittsvekt i alle sjøaldersgrupper enn tilsvarende hunnlaks (Nielmä et al. 2011). I fra elva Imsa er det blitt beregnet at hunnlaks hadde en overlevelse på over 85 % etter gyting, i forhold til hannlaks som hadde 65 % overlevelse (Jonsson et al. 1991). Fra Altaelva hadde hunnlaks en overlevelse på over 70 % etter gyting, mot hannlaks som hadde en overlevelse på 40 % til 60 % (Halttunen et al. 2013). I fra elva Imsa ble det estimert at 10 % av utgytt laks kommer tilbake som flergangsgytere, i Altaelva var denne andelen på over 30 %, og disse

flergangsgyterne var dominert av hunnlaks (Jonsson et al. 1991, Jonsson et al. 1997, Halttunen et al. 2013, Karlsen et al. 2016). I fra gytefisktellingsene i Lærdal er det estimert at rundt 70 % av gytelaksen står igjen i elva til våren som vinterstøinger som skal gjennomføre ny fjordutvandring (Sættem 2018b), og man kan anta at de fleste vinterstøingene fra Lærdalselva er hunnlaks.

#### **4.4. Vinterstøingers utvandring fra elva og til fjorden**

Merkede vinterstøinger fra de fire årene utvandret fra Lærdalselva og til Sognefjorden i fra 2. april til 6. juni. Den lengste utvandringsperioden var i 2015 (fra 13. april til 6. juni), og den korteste utvandringsperioden var i 2013 (fra 14. april til 18. mai). Gjennomsnittlig utvandringsdato for de fire årene var 5., 11., 7. og 2. mai. Merkede vinterstøinger vandret ut fra Lærdalselva hovedsakelig sent på kvelden og tidlig på natten. Over halvparten (60,5 %) utvandret i dette tidsvinduet, mens 33,9 % utvandret om dagen og 5,6 % i demring og skumring. Vinterstøingene utvandret til alle døgnets tider, men få utvandret sent på morgenen og på formiddagen (*Figur 18*).

Elveutvandringen var mest sannsynlig styrt av en kombinasjon av økt relativ forskjell i vannføring og vanntemperatur, der vinterstøingene oftest utvandret ved en økning i disse miljøfaktorene (*Figur 14-17* og *Figur 19*). En GLM-seleksjon med år, relativ forskjell i vanntemperatur, vanntemperatur og relativ forskjell i vannføring) ga mest støtte for å forklare utvandringen (*Tabell 2* og *3*). Lignende metodikk for å forklare miljøfaktorers påvirkning på fiskevandring er også gjort i andre studier (Hvidsten et al. 1995, Urke et al. 2010, Urke et al. 2013b, Urke et al. 2014, Åsan & Haugen 2017, Urke et al. 2018). Prediksjonsplottet av modellen viste at sannsynligheten for at vinterstøingene utvandret var størst ved økende vannføring når temperaturen hadde økt og kommet over et visst nivå. Ved lav temperatur (3 °C) var det veldig liten sjanse for utvandring ( $p < 0,1$ ), ved 5 °C økte sannsynligheten ( $p < 0,5$ ) med en kombinasjon av økt relativ endring i vannføring og vanntemperatur og ved 7 °C utgjorde relativ endring i vannføring større påvirkning for sannsynlighet for utvandring enn relativ endring i vanntemperatur ( $p < 0,8$ ) (*Figur 19*). At det er en kombinasjon av økt relativ forskjell i vannføring og vanntemperatur som påvirker og trigger utvandringen kan man også tyde ut i fra *Figur 14-17*, der det vises at det i de fleste utvandringstilfellene, og i hvert utvandringstilfelle med flere enn 5 utvandrende individer, utvandret vinterstøinger i tråd med

en økning i både vannføring og vanntemperatur. At den lengste utvandningsperioden forekom i 2015 kan ha en sammenheng med at vannføringsmønsteret var mer variabelt og ikke like normalt i forhold til andre år (*Figur 14-17*) (Rosseland 1965, Urke et al. 2010, Urke et al. 2013b, Urke et al. 2014).

Tidligere forskning har også vist at elveutvandring for Atlantisk laks kan påvirkes av endrede miljøfaktorer som økt vannføring og vanntemperatur, enten i samspill eller hver for seg, og at hovedutvandringen som oftest vil skje over et tidsrom på noen uker (Jonsson et al. 1991, Hvidsten et al. 1995, Hubley et al. 2008, Davidsen et al. 2009, Hedger et al. 2009, Urke et al. 2010, Nielmä et al. 2011, Halttunen & Rikardsen 2011, Lindberg 2011, Urke et al. 2013b, Halttunen et al. 2013, Urke et al. 2014, Åsan & Haugen 2017, Urke et al. 2018). I fra Norge er det eksempelvis vist at vinterstøinger fra Tanaelva utvandret fra slutten av april, gjennom hele mai og til starten av juni (Nielmä et al. 2000, Nielmä et al. 2011). I Altaelva utvandret vinterstøinger fra midten av mai og til slutten av juni (Halttunen et al. 2009, Halttunen & Rikardsen 2011). I fra York River i Canada utvandret vinterstøinger fra starten av mai og til starten av juni (Hedger et al. 2009). I fra Canada er det også vist at det kan være mer enn en måneds forskjell i utvandring mellom vassdrag, der vinterstøinger fra elva LaHave utvandret i fra tidlig april til tidlig mai (Hubley 2008), mens i elva Miramichi utvandret vinterstøinger fra midten av juni til tidlig i juli (ICES 2017). Tidligere utvandringstidsperioder for vinterstøinger fra Norge stemmer overens med resultatene fra Lærdalselva, og alle studiene har en forholdsviss lik varighet for utvandringstidsrommet.

Det er antatt at det er de sterkeste individene som står igjen i elva over vinteren etter gytingen (Halttunen & Rikardsen 2011), og det er ofte individer med bedre kondisjonsfaktor som utvandrer sist (Halttunen et al. 2013). De fleste vinterstøingene er hunner, og det er antatt at de fleste overlevende hannlaksene utvandrer raskt etter gytingen og før vinteren (Rosseland 1965, Rosseland 1979b, Halttunen & Rikardsen 2011, Halttunen et al. 2013). Vinterstøinger kan ha en energimessig fordel ved å stå igjen i rolige elveområder for å hvile etter den energikrevende gytingen. Utover våren er det vanlig at vinterstøinger kan vandre nedstrøms vassdrag og samle seg, og når de rette forholdene inntreffer, som økt vannføring og vanntemperatur, er det antatt at de vil gjøre en optimal energiavveining i forhold til å vandre ut fra elva og til næringsrike havområder (Jonsson et al. 1997, Thorstad et al. 2011, Halttunen & Rikarsen 2011, Halttunen

et al. 2013, Sættem 2018b). Lærdalselva har en naturlig lav vannføring og er en kald elv vinterstid på grunn av et høytliggende nedbørsfelt, snøsmelting og kraftregulering. Typiske vårflommer grunnet varmere lufttemperatur og snøsmelting gjør til at elva blir noe varmere og stiger kraftig over kort tid, før den normalt vil stabilisere seg utover juni måned (Rosseland 1965, Rosseland 1979a, Rosseland 1979b, Kraabøl & Johnsen 2012, Urke et al. 2014, Sættem 2018a). Dette kan være grunnen til de forholdsvis samlede utvandringstoppene for vinterstøingene (*Figur 14-17*). At et samspill av endringer i disse miljøfaktorene kan være med på å påvirke og trigge elveutvandringen er tilknyttet mye usikkerhet, men det kan forklares med at vinterstøingene som står igjen i elva venter på en økt vannføring og gunstig vanntemperatur for å kunne utvandre mest mulig energisparende og trygt til sjøen med vannstrømmen (Jonsson 1991, Hvidsten et al. 1995, Halttunen & Rikardsen 2011). Det er antatt at større utvandrende laks er mindre utsatt for predasjon enn utvandrende laksesmolt, og at de ikke trenger en like lang saltvannstilvenning. Dette kan være forklaringen på hvorfor vinterstøingene ikke har like typiske natteutvandringer og stimatferd som det er vist hos smolt (Jonsson 1991, Hvidsten et al. 1995, Klemetsen et al. 2003, Jonsson 1991, Urke et al. 2013a, Halttunen et al. 2013, Urke et al. 2018).

## **4.5. Vinterstøingers fjordutvandring**

### **4.5.1. Oppholdstid, vandringsmønster og vandringshastighet**

Merkede vinterstøinger hadde en gjennomsnittlig oppholdstid på  $6 \pm 3$  dager (ca.  $144 \pm 72$  timer) i fjordsystemet under fjordutvandringen. Vinterstøingene hadde en kortere oppholdstid i fjordsystemet for hvert år, der vinterstøinger fra 2013 hadde en oppholdstid på  $8 \pm 6$  dager mot vinterstøinger fra 2017 som hadde  $5 \pm 2$  dager. I 2013 og 2016 hadde noen vinterstøinger kun 2 dagers (ca. 48 timer) oppholdstid i det 204 km lange fjordsystemet. For per sone i fjordsystemet for alle år hadde vinterstøingene en oppholdstid på 0,8 dager (20,1 timer). Det var ingen tydelig variasjon i oppholdstid i antall dager mellom sonene og årene (*Tabell 4* og *Figur 20* og *21*), unntatt at vinterstøinger fra 2013 hadde lengre oppholdstid i de ulike sonene enn vinterstøinger fra 2016. Det må nevnes at den spesielt lange oppholdstiden i sone 4 i 2013 (*Tabell 4* og *Figur 20*) skyldes en merket laks som ved skjellavlesing ble verifisert til å være en oppdrettslaks. For alle årene utvandret vinterstøingene og forlot fjordsystemet før midten av juni måned. Den siste deteksjonen i fjordsystemet for en vinterstøing var 13. juni (*Figur 21*).



Merkede vinterstøinger hadde et ensartet og kontinuerlig vandringsmønster ut av fjordsystemet, der svært få individer hadde lengre pauser eller tilbakevandring innover i fjordsystemet (*Tabell 4* og *Figur 21*). Vinterstøingene hadde en gjennomsnittlig utvandringshastighet på  $0,58 \pm 0,25$  kroppslengde i sekundet ( $1,67$  km/t) ut fjordsystemet, der de tregeste hadde en vandringshastighet på  $0,12$  kroppslengde i sekundet og de raskeste på  $1,4$  kroppslengder i sekundet. Individer fra 2013 hadde lavest vandringshastighet (gj.sn.:  $1,35$  km/t), og individer fra 2017 hadde høyest vandringshastighet (gj.sn.:  $2,03$  km/t). Det var en tendens til at vinterstøinger fra de to siste årene hadde en raskere utvandring ut fjordsystemet enn for vinterstøinger fra de to første årene (*Figur 22*). Om denne forskjellen er tilfeldig eller ikke er uviss, men mulige grunner kan være tilknyttet eventuelle forskjeller i miljøfaktorer som vannstrømmer og ferskvannstilsig i sjøen som er antatt å kunne påvirke vandringshastighet (Halttunen et al. 2009, Hansen et al. 1993). Man ser også at hovedandelen av vinterstøingene fra de to siste årene utvandret sammen over et forholdsvis kort tidsrom (*Figur 16, 17* og *21*), og det kan tenkes at dette kan påvirke utvandringshastigheten. Beregnede vandringshastigheter baserer seg på bakkehastighet, det vil si den korteste avstanden mellom to punkter. Siden individene mest sannsynlig ikke svømmer helt snorrett framover, er nok den reelle vandringshastigheten høyere enn det som er beregnet her. En mer presis måling av hastighet ved bruk av akustisk telemetri kunne ha vært muliggjort med triangulerte data, slik at man kunne ha fjernet noe av feilkildene tilknyttet antagelsen om en ikke helt rettlinjet vandring.

Andre studier av vinterstøinger har også vist lignende resultater for oppholdstid, vandringsmønster og vandringshastighet (Halttunen et al. 2009, Halttunen & Rikardsen 2011). I Altaelva hadde utvandrende merkede vinterstøinger en gjennomsnittlig oppholdstid på under 1,5 dager (33 timer) i det 30 km lange fjordsystemet. Mange hadde en vandringstid på inntil en dag, mens hovedandelen brukte inntil to dager (Halttunen et al. 2009). Vinterstøingene hadde også her et ensartet utvandringsmønster utover fjorden, med en gjennomsnittlig vandringshastighet på  $0,95$  kroppslengde i sekundet ( $1,6$  km/t). Det var en tendens til at vinterstøingene vandret saktere desto lengre ut fjordsystemet de kom. Fra Canada er det vist at utvandrende vinterstøinger hadde en oppholdstid fra under en uke til mer enn fire uker i et  $17,5$  langt fjordestuarie (Hubley et al. 2008). Fra ulike vassdrag i Canada er det vist at utvandrende vinterstøinger hadde en gjennomsnittlig vandringshastighet på  $0,7$  km/t (Hubley et al. 2008) og  $1,0$  km/t (Hedger et al. 2009, Strøm et al. 2017). Her ble det vist at flere og opp mot halvparten av merkede vinterstøinger hadde et mer varierende vandringsmønster, med tilbakevandring

og vandringer rundt om i fjordsystemet før de vandret helt ut (Hubley et al. 2008, Hedger et al. 2009), og det var en tendens til at vandringshastigheten avtok utover fjordsystemet. Det ble også vist at vinterstøinger kunne ha lang oppholdstid i estuariet etter at de har utvandret fra elva (Hedger et al. 2009). Ved tilbakevandring fra havet til gyteelva er det vist at laks hadde en gjennomsnittlig vandringshastighet på 0,4 km/t og en tregere vandringshastighet desto nærmere elva de kom (Davidsen et al. 2013). I begge tilfellene ble det antatt at denne økte oppholdstiden og reduserte vandringshastigheten i estuariet kunne være på grunn av en tilvenning til det nye vannmiljøet, orientering for å valg av riktig vandringsrute videre, næringsinntak eller å vente på riktige miljøforhold (Hansen et al. 1993, Hansen & Quinn 1998, Hedger et al. 2009, Davidsen et al. 2013).

Det ser ut til vinterstøinger fra Lærdalselva ikke har lengre oppholdstid i estuariet enn i andre deler av den studerte vandringsruten (*Tabell 4*, og *Figur 20* og *21*), noe som stemmer overens med resultater fra Altaelva (Halttunen et al. 2009). Man kan da anta at de ikke har behov for en lang tilvenning og orientering ut fjorden, og at de ikke har lengre opphold for å innta næring. Vandringshastigheten til vinterstøinger fra Lærdalselva stemmer også overens med beregnede hastigheter for vinterstøinger fra Altaelva (Halttunen et al. 2009). Dette antas å være raske vandringshastigheter (Hansen et al. 1993, Halttunen et al. 2009), noe som kan resultere i det observerte bestemte utvandringmønsteret og den korte oppholdstiden i fjordsystemet. Rask vandringsstid i fjordsystem kan delvis forklares med at vinterstøinger kan følge vannstrømmer ut fjorder for å minimere sitt energiforbruk tilknyttet vandringen (Hansen et al. 1993, Halttunen et al. 2009). At vinterstøinger fra Lærdalselva og Altaelva, og kanskje også mange andre norske lakseelver, har en rask fjordutvandring, i forhold til eksempelvis elver i Canada, kan i tillegg til vannstrømmer være relatert til høyere salinitet og ferskvannstilsig utover i fjordsystemet (Hubley et al. 2008, Halttunen et al. 2009, Hedger et al. 2009). Vinterstøingenes korte oppholdstid og raske utvandring i fjordsystemet her kan tyde på at de ønsker å komme seg raskt ut til de viktige beiteområdene i havet (Rikardsen & Dempson 2011).

#### **4.5.2. Utvandringdybde**

Merkede vinterstøinger fra alle de fire årene utvandret på rundt 2 meters dybde, og hadde et gjennomsnittlig utvandringdybde på 2,1 meter. Det dypeste registrerte dykket i studieperioden var på 35,3 meter, i sone 1 i 2015. Uansett om vinterstøinger fra Lærdalselva har mulighet til å

utvandre på dypt vann i den over tusen meter dype Sognefjorden gjør de altså mest sannsynlig ikke dette. Det var ikke en tydelig forskjell for gjennomsnittsdyp og maks dykkedybde mellom sonene (*Tabell 5*). Flere individer hadde kortvarige dypdykk ned mot 20 og 30 meter under fjordutvandringen, noe som forekom både om dagen og om natten. Slike dypdykk var kjennetegnet ved et markant og raskt dykk, før de som regel etter kort tid returnerte opp til samme dybde som før dykket startet (*Figur 23a, 23b og 23c*). Noen individer gjorde også flere dykk innen kortere tidsrom (*Figur 23d og 23e*).

Halttunen et al. (2009) viste at vinterstøinger fra Altaelva også utvandret nært overflaten. Gjennomsnittlig utvandringdyp var på 2 meter, og over 90 % av alle dybderegistreringene var over 5 meters dyp. Det dypeste registrerte dykket var på 83 meter. Det var heller ikke her noen klar forskjell i utvandringdyp ut hele fjordsystemet, uansett om gjennomsnittsdybdene for per sone utover fjorden økte. Fra Canada er det også vist at utvandrende vinterstøinger utvandrer aller mest i overflaten, mest på 1-3 meters dyp, med bare kortere få enkeltdykk ned mot 10 og 15 meter (Hubley et al. 2008, Hedger et al. 2009).

Fra Altaelva er det også vist at tilbakevandrende laks fra havet hadde en gjennomsnittlig vandringsdybde fra 2,5 meter i ytre deler av fjorden, med et maksdyp på 29,4 meter, til gjennomsnittlig og grunnere 0,4 meter i indre deler fjorden og estuariet (Davidsen et al. 2013). I starten av havfasen for laksen er det også registrert variasjoner i dykkeatferden, der noen individer har raske engangsdykk, mens andre har flere dykk over perioder (Hedger et al. 2017a). I havfasen etter fjordutvandringen er det også sett at vinterstøinger kan gjøre svært dype dykk (Rosseland 1979a, Hedger et al. 2017a). Uansett om laksen også her bruker mesteparten av tiden like under overflaten, er det registrert forholdsvis kortvarige dykk mellom 200 og 400 meter under vandringen fra kysten og ut mot havet. Slike dykk under vandring har blitt tilknyttet orienteringsformål i den stratifiserte vannsøylen. På sen vinteren har de dypeste dykkene mot 600 til 900 meter blitt registrert, og det er antatt at laksen kan ha gått helt ned til bunns i noen områder. I disse periodene er det antatt at laksen har lengre dykkeperioder, og det for å kanskje innta næring i dypere områder. Det er da antatt at laks kan følge dypet på det miksed stratifiseringslaget der næringstilgangen er høy (Døving et al. 1985, Niemelä et al. 2000, Strøm et al. 2017, Hedger et al. 2017a, Hedger et al. 2017b). Det må likevel nevnes at de fleste merkede laksene fra disse studiene ikke gjør dype dykk (Hubley et al. 2008, Halttunen et al.

2009, Hedger et al. 2009, Davidsen et al. 2013, Strøm et al. 2017, Hedger et al. 2017a, Hedger et al. 2017b).

Tidligere studier av utvandringsdybde hos vinterstøinger stemmer overens med dette studiet fra Lærdalselva. I forhold til stasjonsnett av lyttebøyer og individer i bevegelse kan det være vanskelig å få data over kontinuerlige og sammenhengende tidsrom. Tidspunkter og dybdebruk som man kan registrere fra merkede individer baserer seg bare fra de øyeblikkene de faktisk er detektert, og man kan derfor anta at dykkeatferden til vinterstøingene kan være mer variert. Uansett om snittdybden mest sannsynlig er riktig, kan det hende at de har noen lengre dykkeperioder, og ikke minst dypere dykk, enn det ble registrert. Siden de har en kort oppholdstid og rask utvandringshastighet, kan man anta at vinterstøingenes grunne dybdebruk under vandringen er på grunn av at de vil komme seg raskt ut gjennom fjorden, og de få dypere dykkene som gjøres er mest sannsynlig tilknyttet en orientering i stratifiserte vannlag.

#### **4.5.3. Overlevelses- og deteksjonssannsynlighet**

Av alle merkede vinterstøinger fra de fire årene ble 96 % detektert i elva og/eller i fjordsystemet. Høyest deteksjonsrate var det i elveutløpet og estuariet (96,1 %), og minst i ytre fjord (51,2 %). At deteksjonsraten avtok utover fjordsystemet kan ha sammenheng med at stasjonsnett av lyttebøyer ikke var like tett i midtre og ytre fjord som i elva, estuariet og indre fjord (Figur 4a og 4b). Merkede vinterstøinger hadde likevel en svært høy gjennomsnittlig estimert overlevelsessannsynlighet (gj.sn. > 0,99) og deteksjonssannsynlighet (> 0,72) per km per sone per år under fjordutvandringen, og det var ikke tydelige forskjeller mellom sonene og årene (Tabell 6 og 7).

Vinterstøingenes overlevelses- og deteksjonsrate stemmer overens med tidligere studier fra andre vassdrag, der det også er blitt vist at vinterstøinger har en høy overlevelse under elve- og fjordutvandring (Hubely et al. 2008, Halttunen 2009, Hedger et al. 2009, Halttunen et al. 2013). I fra merkestudiet i York River ble 95,1 % av vinterstøingene detektert, og det ble beregnet en minimums overlevelsesrate på 70 % fra elva og til det ytterste lyttebøyetransektet i fjorden (Hedger et al. 2009). Hubely et al. (2008) observerte at ingen merkede vinterstøinger døde under selve elveutvandringen, og at 90 % overlevde i den første sjøfasen. Fra Altaelva ble 93

% av de merkede vinterstøingene detektert i det 30 km lange fjordsystemet (Halttunen et al. 2013). Den høyeste deteksjonsraten for en sone var i den indre delen av fjorden på 95 %. Hele 92 % av merkede vinterstøinger nådde den ytterste sonen i fjorden. Ved samme metodikk som i dette studiet fra Lærdalselva ble det i Altaelva estimert en minimums overlevelses- og deteksjonssannsynlighet per km i fjorden på 99,8 % og 98,3 % (Halttunen et al. 2009).

Man antar at dødeligheten for overlevende utgytt laks mest sannsynlig ikke skjer under elve- og fjordutvandring, og at denne vandringen ikke er en flaskehals for overlevelsen ut til havet (Jonsson et al. 1991, Jonsson et al. 1997, Hubley et al. 2008, Halttunen et al. 2009, Hedger et al. 2009, Halttunen & Rikardsen 2011, Halttunen et al. 2013). Uansett om merkede vinterstøinger har lite energi etter et langt elveopphold etter gjennomført gyting (Jonsson et al. 1991, Jonsson et al. 1997, Halttunen et al. 2013), og mest sannsynlig har opplevd stress under fangst- og merkeprosessen (Halttunen et al. 2009), viser de høye estimerte minimumsverdiene for overlevelse med høy deteksjonssannsynlighet at elveutvandringen og den første sjøfasen under fjordutvandringen ikke er en kritisk fase i livssyklusen hos Atlantisk laks. Med en forholdsvis tidlig og kort oppholdstid og høy utvandringshastighet fra elva og i fjordsystemet kan man anta at vinterstøingene kan være lite utsatt for trusler som sports- og næringsfiske og predasjon under fjordutvandringen (Halttunen & Rikardsen 2011).

En høy antatt dødelighet for utgytt laks i havfasen kan støttes og forklares av at det er antatt og observert høy dødelighet av merkede vinterstøinger utenfor fjordsystemer i havet (Jonsson et al. 1991, Klemetsen et al. 2003, Strøm et al. 2017, ICES 2017). Det er antatt at større laks kan ha høyere dødelighet i havet enn mindre laks, og dette er blitt tilknyttet større laks sin energikostnad og investering tilknyttet reproduksjon (Jonsson et al. 1991, Halttunen et al. 2013). Det er vist at utgytt laks kan ha et vekttap på 30 % til 40 %, med et tilhørende energitap på 50 til 60 %. Dette energitapet er antatt å være vanskeligere å fornye for større laks. Uansett om større vinterstøinger kan ha mindre predatorfarer enn mindre laks, kan deres høye dødelighet i havet også være tilknyttet generelt høyere alder og total lengre tidsbruk i det marine miljøet, i tillegg til energitapet fra gjennomført gyting (Jonsson et al. 1991).

#### 4.6. Estimert smitterisiko av lakselus

De fleste av de merkede vinterstøinger fra 2013 opplevde noe av det høyeste estimerte smittepresset i fjordsystemet i løpet av hele utvandningsperioden da de ble registrert (*Figur 24*), i 2015 og 2016 unngikk de fleste merkede vinterstøinger det høyeste estimerte smittepresset (*Vedlegg 1 og 2*), mens i 2017 var de fleste til stede under det høyeste estimerte smittepresset i utvandningsperioden (*Vedlegg 3*).

Av de fire årene i dette studiet opplevde utvandrende merkede vinterstøinger i 2013 høyest estimert smittepress av lakselus, og vinterstøinger fra 2016 og 2017 opplevde lavest smittepress. Det var størst variasjon for estimert smittepress i 2013. Vinterstøinger fra dette året hadde en signifikant høyere estimert smittepress enn vinterstøinger fra 2015, 2016 og 2017, vinterstøinger fra 2015 hadde også høyere verdier enn vinterstøinger fra 2016 og 2017, mens for disse to siste årene var det ingen forskjell. Det var størst variasjon for estimert smittepress av lakselus i de to første årene (*Figur 25*).

Det finnes lite informasjon om lakseluseffekter på villaks i forhold til variasjoner av lusesmittepress innen og mellom år. Det er blitt antatt at utvandrende vinterstøinger kan bli eksponert for lakselus, men kunnskapsstatusen for deres sårbarhet for lakselus er dårlig. Det er blitt beskrevet at disse kunnskapsmanglene, og fordeling av laks i tid og rom, med vandringsruter og vandringstid, bør avklares med hensyn for tidsperioder for eksponering av lakselus og miljøfaktorer. Det er videre sagt at det mangler telemetristudier i kystområder for dette. Det er antatt at vinterstøinger er mindre sårbare ovenfor lakselus enn smolt i forhold til deres større kroppsstørrelse og høyere vandringshastighet (Karlsen et al. 2016). Man må likevel anta at vinterstøingene kan bli negativt påvirket av påslag av lakselus, eksempelvis av påfølgende sår og eventuelle infeksjoner. Det er blitt beregnet en luseindeks for antatte effekter av lakselus på veteranvandrere av anadrom fisk, der det er antatt at mindre enn 0,025 lakselus per gram fiskevekt ikke vil medføre dødelighet, til at mer enn 0,15 lus per gram fiskevekt vil føre til 100 % dødelighet. Utgytte og reduserte vinterstøinger er antatt å være enda mer følsom for lusepåslag. Det er vist at oppdrettsnæringen representerer de viktigste bidragene til lakseluseproduksjon (Karlsen et al. 2016, Grefsrud et al. 2018)

Dette studiets kartlegging og tilnærming av et individbasert smittepress av lakselus per år for utvandrende vinterstøinger i Sognefjorden kan være med på å styrke kunnskapsgrunnlaget tilknyttet smittepress av lakselus på villfisk i faktisk tid og rom. En visuell framstilling av antall vinterstøinger på ukbasis per år i forhold til estimert lusesmittepress vil bare kunne gi grove antagelser av opplevd smittepress for individene, men det kan være med på å synliggjøre hvilke smittepress de har kunnet møtt på i fjordsystemet i deres utvandringsvindu (*Figur 24, Vedlegg 1, Vedlegg 2 og Vedlegg 3*). I forhold til at man her studerer fordeling av vinterstøinger i fjordsystemet for per uke kan man ikke nøyaktig vite hvilke soner de er til stede i. Bare de første og siste deteksjonene (dato og tidspunkt) for per uke ble brukt for å se på vinterstøingenes ukesforekomst i fjordsystemet, og man må da anta at det var individer til stede i eventuelle soner i områdene mellom første og siste deteksjon. Metoden med å bruke reelle oppholdstider og vandringshastigheter for vinterstøinger mot estimerte smittepressverdier i fra de forskjellige sonene i fjordsystemet per år er også tilknyttet feilkilder. Det er eksempelvis blitt brukt ukedata av estimert smittepress fra 5 punkter i et stort fjordsystem for bevegelige individer med en gjennomsnittlig oppholdstid på mindre enn en uke i fjorden (*Tabell 4 og Figur 24*). I og med at noen merkede individer kunne ha en noe varierende deteksjonsrate for per sone og per uke under utvandringen ble det antatt at de hadde en jevn utvandringshastighet ut fjordsystemet for sammenkoblingen med lusesmittepress. Resultatene kan illustrere et opplevd lusesmittepress for utvandrende vinterstøinger i fjordsystemet (*Figur 25*). At vinterstøinger fra de to første årene opplevde et høyere og mer variert estimert smittepress av lakselus enn vinterstøinger fra de to siste årene, kan i tillegg til forskjellig smittepress mellom ukene forklares med at vinterstøinger fra 2013 og 2015 hadde lavest vandringshastighet. Dette vil da påvirke oppholdstid og vandringsstid, som begge er ledd i disse beregningene av estimert smittepress av lakselus (*Figur 22, 24 og 25, og Vedlegg 1-3*).

For å estimere smittepress av lakselus for utvandrende vinterstøinger ble Veterinærinstituttets sin lakselusemodell brukt som grunnlag (Kristoffersen et al. 2014) (*Figur 7 og Tabell 1*). Datamaterialet fra denne modellen var enkelt tilgjengelig for studiets analyser, og strakk seg over hele tidsperioden for dette studiet. Det er vist at denne sjøavstandsmodellen, med et avstandsbasert smittepress, har fungert bedre og med større forklaringsgrad for estimerte smittepress av lakselus enn andre lignende modeller for å predikere påslag av lakselus (Karlsen et al. 2016). Et alternativ for Veterinærinstituttets lakselusemodell kunne vært Havforskningsinstituttet spredningsmodell for lakselus. Dette er en hydrodynamisk

spredningsmodell som skal vise hvor mange smittsomme lakseluselarver som har vært i et område i en aktuell uke. Denne modellen er mer avansert og baserer seg også på lusetellinger på oppdrettsanlegg og antall fisk, sjøtemperatur og lusebiologi, men har også med strømmodelleringer for å se på fordeling av utviklende lakseluselarver og mobile lus i vannmassene ved modelleringer av partikkelspredning i sjøen. Valideringer og sammenligner av disse to lusemodellene har blitt gjort ved å studere lusepåslag på oppdrettslaks i anlegg og på utsatte fisk smoltbur i sjøen (Karlsen et al. 2016). Modellkjøringer av fordeling og smitte av lakselus brukes aktivt forskning og forvaltning, og eksempelvis i det vedtatte trafikklssystemet for lakselus i oppdrettsnæringen (Karlsen et al. 2016, Anon 2017c). Slike modeller er avhengige av sanne registreringer av fisk i tid og rom for å kunne fungere optimalt, og salinitetsmålinger hadde også vært nyttig (Karlsen et al. 2016, Kristoffersen et al. 2017, Skarðhamar et al. 2018). Ved tråling etter villsmolt er det eksempelvis blitt indikert at utvandringstidspunkt for post-smolt og tidspunkt for økt lusesmittepress har vært forskjellige (Bjørn et al. 2007, Finstad et al. 2011). Forutsette lusepåslag på villfisk ut i fra modellberegnete smittepress vil være avgjørende for at grenseordningene for oppdrettsproduksjon skal fungere i henhold til trafikklssystemet. Det finnes ennå ikke studier som kobler tettheter av lakselus i sjøen fra lakselusemodeller mot lusepåslag på utvandrende fisk (Karlsen et al. 2016).

Disse resultatene viser hvordan lusesmittepresset var i de forskjellige ukene og årene når vinterstøingene utvandret, og individenes estimerte lusesmitterisiko mellom årene. Fra beregnede vandringstider for utvandrende vinterstøinger i fjordsystemer kan det eksempelvis tenkes at vinterstøinger kan nå havområder rundt Færøyene eller Skottland innen tre uker etter det estimerte opplevde lusesmittepresset under fjordutvandringen. Normalt driver smittsomme lakselus passivt i vannmasser i sjøen fra flere dager til uker (Karlsen et al. 2016). Man kan da anta at utvandrende vinterstøinger kan frakte med seg lakselus fra kystområder og til ulike luse- og laksebestander i forskjellige havområder. Slik kan kanskje utvandrende vinterstøinger fungere som en antatt transportør av lakselus, fra både naturlige og oppdrettsbaserte luseoppblomstringer fra kysten, til laksesmolt og laks av alle sjøaldre fra ulike laksebestander i beiteområdene i havet. Likeså kan tilbakevandrende laks fra havet også transportere og spre lakselus til villaks og oppdrettslaks i kystnære områder (Karlsen et al. 2016). Slik kan det være nyttig å se på forskjeller for estimert smittepress av lakselus mellom år (*Figur 25*).



## 4.7. Studiets nytteverdi og videre muligheter

Dette studiet har gitt et overblikk over biologisk informasjon som smoltalder, gytealder og størrelse for gytebestanden i Lærdalselva. Ved å kombinere dokumenteringen av dette for både merkede vinterstøinger og sportsfisket laks fra flere år kan man anta at resultatene kan være representative for elvas gytebestand i denne perioden. Økt kunnskap om livssyklusen til en slik lokal bestand kan være nyttig og viktig for å kunne drive en bærekraftig bestandsrettet forvaltning av Lærdalslaksen. Kartleggingen av utvandringstidspunkt og utvandringstriggere fra elva, og oppholdstid, vandringsmønster, vandringshastighet, og overlevelse i fjordsystemet kan være med på å tette kunnskapsmangler tilknyttet elve- og fjordutvandring og overlevelse for vinterstøinger (Thorstad et al. 2011, Karlsen et al. 2016). Biologisk kunnskap om lokale laksebestander, og en kobling og forståelse av fiskeutvandring mot miljøfaktorer som vannføring og vanntemperatur, kan eksempelvis være nyttig for vannkraftregulanter, oppdrettsaktører, fiskeinteresserte, forvaltningsorgan og forskningsinstitusjoner. Ved estimeringen av smittepress av lakselus for utvandrende vinterstøinger i fjordsystemet er det forsøkt å illustrere vinterstøingers opplevde lusesmittepress i løpet av de fire studieårene. Data over utvandringstidspunkt og oppholdstidspunkt for både vinterstøinger og smolt i fjordsystemet (Urke et al. 2010, Urke et al. 2013b, Urke et al. 2014), koblet til estimerte smittepress av lakselus (Kristoffersen et al. 2014, Veterinærinstituttet 2018), kan indikere når oppdrettsnæringen bør avluse slik at utvandrende fisk kan møte minst mulig lus. Dette feltstudiet kan være et kunnskapsbidrag for vill laksefisks reelle fjordutvandring og oppholdstid i fjordsystem i forhold til smittepress av lakselus, og kan dermed være relevant og nyttig for trafikklssystemet og risikovurderingen av lakselus (Karlsen et al. 2016, Kristoffersen et al. 2017, Grefsrud et al. 2018, Urke et al. 2018).

Sammenligning mot relevant litteratur har vist at dette studiets resultater fra Lærdalselva stemmer godt overens med flere andre tidligere studier og undersøkelser. Tilknyttet vinterstøingenes fjordutvandring i Sognefjorden velger man å stole på de akustiske dataene som studiets metode og resultat har generert. De ulike metodene og datamaterialene som er blitt brukt kan være tilknyttet ulike feilkilder. Eksempelvis som at merkede vinterstøinger i seg selv har vært i gjennom en merkebehandling, de kan klare å passere områder og enkeltlyttebøyer uten å bli detektert, det kan være utfordrende å få kontinuerlige deteksjonsdata over sammenhengende tidsperioder, og tekniske feil med utstyret kan oppstå. Mengden og presisjonen av faktiske deteksjoner av dette høye merkede individantallet i disse store

lyttebøyenettverkene kan uansett tyde på at studiets resultater kan tolkes som reelle for bestanden av vinterstøinger i Lærdalselva.

Økt kunnskap om Atlantisk laks kan i seg selv være nyttig i og med at laks har hatt en stor bestandsnedgang og har mange trusselfaktorer (Forseth et al. 2017, Anon 2017c) (Figur 3). I fra Lærdalselva er det eksempelvis vist at trusler som overbeskatning, fysiske inngrep, vannkraftregulering, *Gyrodactylus salaris*, lakselus og rømt oppdrettslaks har vært eller er til stede (Rosseland 1979b, Urke et al. 2013b, Karlsson et al. 2017, Uglem et al. 2017, Grefsrud et al. 2018, Sættem 2018a, Miljødirektoratet 2018). I forhold til dagens trusselbilde og bestandssituasjon vil dette studiets formål og delmål tilknyttet økt kunnskap om vinterstøinger være nyttig. Det er blitt vist at vinterstøinger kan være svært viktige for bestander, og man bør da forvalte og verne disse individene på en bærekraftig og god måte (Rosseland 1965, Jonsson et al. 1997, Webb et al. 2007, Hubley et al. 2008, Halttunen et al. 2009, Nielmä et al. 2011, Halttunen & Rikardsen 2011, Halttunen et al. 2013).

I april i år (2018) ble det også merket 40 vinterstøinger i Lærdalselva med akustiske sendere. Ved å koble disse kommende utvandningsdataene med alle dataanalysene fra dette studiet får man en videre mulighet til å analysere 5 år med utvandningsdata for vinterstøinger med akustisk telemetri. Denne tidsserien vil da være et betydelig tilskudd i kunnskapsmanglene tilknyttet vinterstøinger. I tillegg til lengdemålinger og skjellprøver er det også blitt tatt genprøver fra alle merkede vinterstøinger fra alle årene, og det er da muligheter for genetiske analyser av dette materialet. Da kan man eksempelvis studere fiskenes opphav, egenskaper og forskjeller tilknyttet kjønn og eventuell genetisk innblanding av oppdrettslaks. Ved at man nå har fem år med over 150 akustisk merkede utvandrende vinterstøinger, og at skjellmaterialet viser at de fleste flergangsgyterne bruker 2 år mellom sine gytinger, vil det være mulig å starte og studere individenes eventuelle tilbakevandring og overlevelse fra havet og tilbake til Lærdalselva. Dette kan gjøres om to til tre år, da man kan anta at overlevende individer har returnert fra havet, og at batterilevetiden i de akustiske merkene er utgått. I mellomtiden må stasjonsnettet av de passive akustiske lyttebøyene vedlikeholdes og være operativt. Dette vil være nyttig, da det i gjennom dette utvandningsstudiet og årets merking har blitt observert tilbakevandrende vinterstøinger fra alle årene i fjordsystemet og i elva. Man kan for eksempel studere tidspunkt for tilbakevandring, oppholdstid, vandringmønster og vandringshastighet i fjordsystemet, og

andel overlevelse fra havet og tilbake til elva som flergangsgytere. Man kan også se på eventuelle forskjeller og sammenhenger mellom ulike faktorer ved fjordutvandring, tilbakevandring og påvirkningsfaktorer. Tilknyttet estimert smittepress av lakselus og fremtidige genetiske analyser, kan man undersøke om det er noen sammenheng mellom fjordutvandring, estimert lusesmittepress, kjønn og genetisk bakgrunn, i forhold til eventuell hav- og sjøoverlevelse, tilbakevandring og gjentatt gyting. Et slikt oppsummerende studie av fjordutvandring og tilbakevandring av et stort antall merkede vinterstøinger over flere år kan ha stor nytteverdi og videre muligheter for økt kunnskap om dette stadiet i livssyklusen for Atlantisk laks.

#### **4.8. Konklusjon**

Dette studiet har økt kunnskapen om bestanden av vinterstøinger av Atlantisk laks fra Lærdalselva og deres fjordutvandring i Sognefjorden ved bruk av akustisk merking og telemetri over en tidsperiode på fire år.

- Gytebestanden i elva hadde en gjennomsnittlig smoltalder på 3,3 år. Merkede vinterstøinger og sportsfiskede laks hadde en gjennomsnittlig gytealder på 5,5 og 5,1 år for førstegangsgytere, og 8,3 og 7 år for andregangsgytere. Flergangsgyterne brukte i gjennomsnitt 2,4 år mellom gytingene. Førstegangsgyterne fra de to gruppene hadde en gjennomsnittlig størrelse på  $82 \pm 24,4$  og  $88,6 \pm 16,9$  cm, andregangsgyterne hadde en gjennomsnittlig størrelse på  $101 \pm 4,3$  og  $97,5 \pm 8,6$  cm. Førstegangsgytere med en forholdsvis høy alder dominerte elvas gytebestand i dette studiets tidsperiode.
- Merkede vinterstøinger utvandret fra Lærdalselva fra tidlig april til tidlig juni, og gjennomsnittlig utvandningsdato for 2013, 2015, 2016 og 2017 var 5., 11., 7. og 2. mai. Over halvparten utvandret om natten. Utvandringen var hovedsakelig styrt av en kombinasjon av økt relativ forskjell i vannføring og vanntemperatur. Ettersom at temperaturen nådde et visst nivå, påvirket vannføringen det meste av utvandringen. Dette tyder på at en økning i vannføring og vanntemperatur er gunstig for å starte utvandringen.
- Merkede vinterstøinger hadde en gjennomsnittlig oppholdstid på  $6 \pm 3$  dager i hele fjordsystemet, og 0,8 dager (20,1 timer) i per sone i fjordsystemet. Det var ingen forskjell i oppholdstid mellom de ulike sonene.

- Utvandrende merkede vinterstøinger hadde et ensartet og kontinuerlig vandringsmønster ut fjordsystemet i alle fire årene, med en gjennomsnittlig vandringshastighet på  $0,58 \pm 0,25$  kroppslengde i sekundet. En slik rask vandringstid i fjordsystemet tyder på at utvandrende vinterstøinger ønsker å komme seg raskt ut til havet.
- Gjennomsnittlig utvandningsdybde for merkede vinterstøinger på 2,1 meter, men noen individer hadde kortvarige dykk over 20 og 30 meter. Det dypeste registrerte dykket var på 35,3 meter. Det var ingen forskjell i utvandningsdybde i de ulike sonene i fjordsystemet. En utvandningsdybde rundt 2 meter ser ut til å være preferert, og man kan anta at eventuell dykkeatferd er tilknyttet orientering i stratifiserte vannlag.
- Av alle merkede vinterstøinger ble 96,9 % registrert utvandrende på passive lyttbøyer i studieområdet. Vinterstøingene hadde en høy gjennomsnittlig estimert overlevelses- og deteksjonssannsynlighet per km per sone per år under fjordutvandringen. Man antar at dødeligheten for overlevende utgytt laks mest sannsynlig ikke skjer under elve- og fjordutvandringen.
- I forhold til Veterinærinstituttets modell for smittepress av lakselus utvandret merkede vinterstøinger både før og etter at smittepresset i fjordsystemet økte gjennom de fire utvandningsperiodene. Utvandrende merkede vinterstøinger hadde forskjellig estimert smittepress av lakselus mellom de fire årene, der vinterstøinger fra de to første årene opplevde høyere og mer variert lusesmitterisiko enn vinterstøinger fra de to siste årene. Selv om vinterstøingene har stor kroppsstørrelse og kort oppholdstid i estimerte smittepressområder, kan det antas at høye estimerte smittepress av lakselus og eventuelle lusepåslag kan ha negativ påvirkning på individene. Det kan også antas at vandrende vinterstøinger med høye opplevde smittepress og lusepåslag kan frakte med seg reproduserende lakselus fra kysten og ut til ulike havområder og laksebestander.

## 5. Litteratur

- Aas, Ø., Einum, S., Klemtsen, A. & Skurdal, J. (2011). *Atlantic Salmon Ecology*. - Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. p. 467. ISBN 978-1-4151-9769-4
- Akaike, H. (1974). *A new look at the statistical model identification*. - IEEE Transactions on Automatic Control 19:716-723.
- Anderson, D. R. (2008). *Model-based inference in the life sciences: a primer on evidence*. - New York, Springer Verlag.
- Anon, 2015. (2014 – 2015) *Forutsigbar og miljømessig bærekraftig vekst i norsk lakse- og ørretoppdrett (in Norwegian)*. - St.prp. Nr. 16. White Paper, Ministry of Trade, Industry and Fisheries.
- Anon. (2017a). *Forskrift om produksjonsområder for akvakultur av matfisk i sjø av laks, ørret og regnbueørret (produksjonsområdeforskriften)*. - Norsk Lovtidend. pp. 61 (16.01.2017 nr).
- Anon. (2017b). *Klassifisering av 148 laksebestander etter kvalitetsnorm for villaks*. - Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning, nr 5, 81 s. ISBN: 978-82-93038-19-1
- Anon. (2017c). *Status for norske laksebestander i 2017*. - Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning, nr 10, 152 s. ISBN: 978-82-93038-20-7
- Anon. (2018). *Klassifisering av tilstand i norske laksebestander 2010-2014*. - Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning, nr 6, 75 s. ISBN: 978-82-93038-22-1
- Armstrong, J. D., Kemp, P. S., Kennedy, G. J. A., Ladle, M. & Milner, N. J. (2003). *Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams*. - Fisheries Research, 62(2), 143-170. doi: 10.1016/S0165-7836(02)00160-1
- BarentsWatch (2018). *Fiskehelse, 2018*. - BarentsWatch. barentswatch.no. Oppdatert: 19.03.2018. Hentet: 19.03.2018. Link: <https://www.barentswatch.no/fiskehelse/2018/1>
- Barson, N. J., Tutku, A., Kjetil, H., Matthew, B., Geir, H. B., Peder, F., Jack, C., Jensen, A. J., Johnston, S. E., Karlsson, S., Kent, M., Moen, T., Nielemä, E., Nome, T., Næsje, T. F., Orell, P., Romakkaniemi, A., Sægrov, H., Urdal, K., Erkinaro, J., Lien, S. & Primmer, C. R. (2015). *Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon*. - Nature, 528(7582). doi: 10.1038/nature16062
- Baktoft, H., Gjelland, K. O., Økland, F. & Thygesen, U. H. (2017). *Positioning of aquatic animals based on time-of-arrival and random walk models using YAPS (Yet Another Positioning Solver)*. - Scientific Reports, 7(1), <xocs:firstpage xmlns:xocs=""/>. doi: 10.1038/s41598-017-14278-z
- Bendiksen, E. (2016). *Laksungers (Salmo salar L.) bruk av littoralsonen i Eidsvatnet og Grongstadvatnet i Høylandsvassdraget - En undersøkelse forut for ventet invasjon av ørekyte (Phoxinus phoxinus L.) ; Use of the littoral zone in the two lakes Eidsvatnet and Grongstadvatnet in the watercourse Høylandsvassdraget by Atlantic salmon (Salmo salar L.). parr - A study ahead of an expected invasion of minnow (Phoxinus phoxinus L.)*. - Nord university, Bachelor thesis 2016. Stienkjer. 40 p.

- Bjørn, P. A., Finstad, B., Kristoffersen, R., McKinley, R. S., & Rikardsen, A. H. (2007). *Differences in risks and consequences of salmon louse, Lepeophtheirus salmonis (Krøyer), infestation on sympatric populations of Atlantic salmon, brown trout, and Arctic charr within northern fjords.* - ICES Journal of Marine Science, 64: 386–393.
- Bolstad, G.H., Hindar, K., Robertsen, G., Jonsson, B., Sægrov, H., Diserud, O.H., Fiske, P., Jensen, A.J., Urdal, K., Næsje, T.F., Barlaup, B.T., Florø-Larsen, B., Lo, H., Niemelä, E. & Karlsson, S. (2017). *Gene flow from domesticated escapes alters the life history of wild Atlantic salmon.* - Nature Ecology & Evolution 1: 0124.
- Borgstrøm, R. (Red.) & Hansen, P. L. (Red.). (2000). *Fisk i ferskvann: Et samspill mellom bestander, miljø og forvaltning.* - Landbruksforlaget, (2. utgave). 376 s.
- Brendehaug, E., Stensland, S. & Olaussen, J. O. (2017). *Laksefiske i Lærdal: Spørjegransking til fiskarane.* - Vestlandsforskning. Vestlandsforskningsrapport nr. 15/2017. 63 s. ISBN 978-82-428-0390-0
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (1998). *Model Selection and Inferences.* - New York, Springer Verlag.
- Burnham K.P & Anderson D. R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach.* - New York, Springer, 2<sup>nd</sup> edition.
- Burnham K. P. & Anderson, D. R. (2004). *Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection.* - Sociol Methods Res 33:261–304.
- Castellani, M., Heino, M., Gilbey, J., Araki, H., Svåsand, T. & Glover K. A. (2018). *Modeling fitness changes in wild Atlantic salmon populations faced by spawning intrusion of domesticated escapees.* - Evolutionary Applications, 2018;00:1-16. <https://doi.org/101111/eva.12615>
- Cauwelier, E., Stewart, D. C., Millar, C. P., Gilbey, J. & Middlemas, S. J. (2018). *Across rather than between river genetic structure in Atlantic salmon Salmo salar in north-east Scotland, UK: potential causes and management implications.* - Journal of Fish Biology, 92(3), 607-620. doi: doi:10.1111/jfb.13542
- Chittenden, C. M., Fauchald, P. & Rikardsen, A. (2012). Important open-oceans areas for northern Atlantic salmon (*Salmo salar*) - as estimated using a simple ambient-temperature approach. - Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science, (2013) 70 (1). pp. 101-104.
- Chittenden, C. M., Ådlandsvik, B., Pedersen, O. P., Righton, D. & Rikardsen, A. H. (2013). *Testing a model to track fish migrations in polar regions using pop-up satellite archival tags.* - Fisheries Oceanography, 22(1), 1-13. doi: 10.1111/fog.12000
- Consuegra, S. & Nielsen, E. E. (2007). *Population size reductions.* In: *The Atlantic salmon: Genetics, Conservation and Management.* (Edited by E. Verspoor, L. Stradmeyer & J. Nielsen). - Blackwell Publishing Ltd. pp. 239-269.
- Cooke, S. J., Thorstad, E. B. & Hinch, S. G. (2004). *Activity and energetics of free swimming fish: insights from electromyogram telemetry.* - Fish and Fisheries 5, 21–52.
- Cooper, A. B. & Mangel, M. (1999). *The dangers of ignoring metapopulation structure for the conservation of salmonids.* - Fisheries Bulletin, 97: 213-226.

- Davidsen, J. G., Rikardsen, A. H., Halttunen, E., Thorstad, E. B., Økland, F., Letcher, B. H. & Næsje, T. F. (2009). *Migratory behaviour and survival rates of wild northern Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts: effects of environmental factors*. - Journal of Fish Biology, 75(7), 1700-1718. doi: 10.1111/j.1095-8649.2009.02423.x
- Davidsen, J. G., Rikardsen, A. H., Thorstad, E. B., Halttunen, E., Mitamura, H., Præbel, K., Skarðhamar, J. & Næsje, T. F. (2013). *Homing behaviour of Atlantic salmon (*Salmo salar*) during final phase of marine migration and river entry*. - Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 70(5), 794-802. doi: 10.1139/cjfas-2012-0352
- Diserud, O. H., Hindar, K., Karlsson, S., Glover, K. & Skaala Ø. (2017). *Genetisk påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander – status 2017*. - NINA Rapport 1337. 55 s.
- Døving, K. B., Westerberg, H., and Johnsen, P. B. (1985). *Role of olfaction in the behavioral and neuronal responses of Atlantic salmon, *Salmo salar*, to hydrographic stratification*. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1658-1 467.
- Eggum, T. (1997). *Laks i sikte: om laksen i Sognefjorden og tilliggende elvar og om Sogn laksestyre gjennom 100 år*. - Leikanger: Skald AS. 143 s. ISBN: 82-992915-5-0
- Erkinaro, J., Czorlich, Y., Orell, P., Kuusela, J., Falkegård, M., Länsman, M., Pulkkinen, H., Primmer, C. R. & Niemelä, E. (2018). *Life history variation across four decades in a diverse population complex of Atlantic salmon in a large subarctic river*. - Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. doi: 10.1139/cjfas-2017-0343
- Finstad, A. G., Sættem, L. M. & Einum, S. (2013). *Historical abundance and spatial distributions of spawners determine juvenile habitat accessibility in salmon: implications for population dynamics and management targets*. - Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 70(9), 1339-1345. doi: 10.1139/cjfas-2012-0455
- Finstad, B., Bjørn, P. A., Todd, C. D., Whoriskey, F., Gargan, P. G., Forde, G. & Revie, C. W. (2011). *The Effect of Sea Lice on Atlantic salmon and other Salmonid Species*. In: *Atlantic Salmon Ecology*. Edited by Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen and J. Skurdal. - Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. pp. 253-276.
- Finstad, B., Økland, F., Thorstad, E. B., Bjørn, P. A. & McKinley, R. S. (2005). *Migration of hatchery-reared Atlantic salmon and wild anadromous brown trout post-smolts in a Norwegian fjord system*. - Journal of Fish Biology, 66(1), 86-96. doi: 10.1111/j.1095-8649.2004.00581.x
- Fleming, I. A. (1996). *Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution*. - Reviews in Fish Biology and Fisheries, 6(4), 379-416. doi: 10.1007/BF00164323
- Fleming, I. A. & Einum, S. (2011). *Reproductive Ecology: A Tale of Two Sexes*. In: *Atlantic Salmon Ecology*. Edited by Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen and J. Skurdal. - Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. pp. 33-65.
- Forseth, T., Barlaup, B. T., Finstad, B., Fiske, P., Gjøsæter, H., Falkegård, M., Hindar, A., Mo, T. A., Rikardsen, A. H., Thorstad, E. B., Vøllestad, L. A., & Wennevik, V. (2017). *The major threats to Atlantic salmon in Norway*. - ICES Journal of Marine Science, 74(6). doi: 10.1093/icesjms/fsx020

- Glover, K. A., Solberg, M. F., McGinnity, P., Hindar, K., Verspoor, E., Coulson, M. W., Hansen, M. M., Araki, H., Skaala, Ø. & Svåsand, T. (2017). *Half a century of genetic interaction between farmed and wild Atlantic salmon: Status of knowledge and unanswered questions*. - Fish and Fisheries, 18(5), 890-927. doi: 10.1111/faf.12214
- Grefsrud, E. S., Glover, K., Grøsvik, B. E., Husa, V., Karlsen, Ø., Kristiansen, T., Kvamme, B. O., Mortensen, S., Samuelsen, O. B., Stien, L. H. & Svåsand, T (red.) (2018). *Risikorapport norsk fiskeoppdrett 2018*. - Fisken og havet, særnummer 1-2018. 182 s.
- Gross, M. R., Coleman, R. M. & McDowall, R. M. (1988). *Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration*. - Science, 239(4846), 1291-1293.
- Halttunen, E., Jensen, J. L. A., Næsje, T. F., Davidsen, J. G., Thorstad, E. B., Chittenden, C. M., Hamel, S., Primicerio, R. & Rikardsen, A. H. (2013). *State-dependent migratory timing of postspawned Atlantic salmon (Salmo salar)*. - Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 70(7), 1063-1071. doi: 10.1139/cjfas-2012-0525
- Halttunen, E. & Rikardsen, A. H. (2011). *Staying alive : the survival and importance of Atlantic salmon post-spawners*: - University of Tromsø.
- Halttunen, E., Rikardsen, A. H., Davidsen, J. G., Thorstad, E. B. & Dempson, J. B. (2009) *Survival, migration speed and swimming depth of Atlantic salmon kelts during sea entry and fjord migration*. In: Nielsen, J. L., Arrizabalaga, H., Fragoso, N., Hobday, A., Lutcavage, M., & Sibert, J. (eds.). *Tagging and tracking of marine animals with electronic devices II*. - Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries, 9. Springer, Dordrecht, p 35–50
- Halvorsen, M. & Jørgensen, L. (1996). *Lake use by juvenile Atlantic salmon (Salmo salar L.) and other salmonids in northern Norway*. - Ecology of Freshwater Fish, 5 (1): 28-36.
- Hansen, L. P., Jonsson, N. & Jonsson, B. (1993). *Oceanic migration in homing Atlantic salmon*. - Animal Behaviour, 45(5), 927-941. doi: <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1112>
- Hansen, L. & Quinn, T. (1998). *The marine phase of the Atlantic salmon (Salmo salar) life cycle, with comparisons to Pacific salmon*. - Can. J. Fish. Aquat. Sci., 55, 104-118.
- Harris, P. D, Bachman, L. & Bakke, T. A. (2011). *The Parasites and Pathogens of the Atlantic Salmon: Lessons from Gyrodactylus salaris*. In: *Atlantic Salmon Ecology*. Edited by Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen and J. Skurdal. - Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. pp. 221-252.
- Harvey, A. C., Tang, Y., Wennevik, V., Skaala, O. & Glover, K. A. (2017). *Timing is everything: Fishing-season placement may represent the most important angling-induced evolutionary pressure on Atlantic salmon populations*. - Ecol Evol, 7(18), 7490-7502. doi: 10.1002/ece3.3304
- Hedger, R. D., Hatin, D., Dodson, J. J., Martin, F., Fournier, D., Caron, F. & Whoriskey, F. G. (2009). *Migration and swimming depth of Atlantic salmon kelts Salmo salar in coastal zone and marine habitats*. - Marine Ecology Progress Series, 392, 179-192.
- Hedger, R. D., Rikardsen, A. H., Strøm, J. F., Righton, D. A., Thorstad, E. B. & Næsje, T. F. (2017a). *Diving behaviour of Atlantic salmon at sea: effects of light regimes and temperature stratification*. - Marine Ecology Progress Series, 574, 127-140.



- Hedger, R. D., Rikardsen, A. H. & Thorstad, E. B. (2017b). *Pop-up satellite archival tag effects on the diving behaviour, growth and survival of adult Atlantic salmon *Salmo salar* at sea*. - *Journal of Fish Biology*, 90(1), 294-310. doi: 10.1111/jfb.13174
- Helgesen, K.O., Jansen, P.A., Horsberg, T.E. & Tarpai, A. (2017). *The surveillance programme for resistance to chemotherapeutants in salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) in Norway 2016*. - Annual Report 2016. Oslo: Norwegian Veterinary Institute 2017. ISSN 1894-5678, 15pp.
- Hindar, K., Diserud, O. H., Fiske, P., Forseth, T., Jensen, A. J., Ugedal, O., Jonsson, N., Storeid, S. -E., Arnekleiv, J. V., Saltveit, S. J., Sægrov H., & Sættem, L. M. (2007). *Gytebestandsmål for laksebestander i Norge*. - NINA Rapport 226, 78 s.
- Hindar, K., Jeffrey A., Diserud, O. H. & Fiske, P. (2011). *Stock, Recruitment and Exploitation*. In: *Atlantic Salmon Ecology*. Edited by Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen and J. Skurdal. - Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. pp. 299-331.
- Holm, M., Holst, J. C., Hansen, L. P., Jacobsen, J. A., O'Maoileidigh, N. & Moore, A. (2003). *Migration and Distribution of Atlantic Salmon Post-Smolts in the North Sea and North-East Atlantic*. In: *Salmon at the Edge* (ed. D. Mills) (pp. 5-23) - Oxford: Blackwell Science Ltd.
- Hubley, P. B., Amiro, P. G., Gibson, A. J. F., Lacroix, G. L. & Redden, A. M. (2008). *Survival and behaviour of migrating Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) kelts in river, estuarine, and coastal habitat*. - *ICES Journal of Marine Science*, 65(9), 1626-1634. doi: 10.1093/icesjms/fsn129
- Hvidsten, N. A., Jensen, A. J. Vivås, H., Bakke, Ø. & Heggbertet, T. G. (1995). *Downstream Migration of Atlantic Salmon Smolts in Relation to Water Flow, Water Temperature, Moon Phase and Social Interactions*. - *Nordic Journal of Freshwater Research* (1995) 70, 38-48.
- ICES. (2004). *Report of the ICES Advisory Committee on the Marine Environment, 2004*. - ICES Advice. Volume 1, Number 1. 283 pp.
- ICES. (2008). *Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 1–10 April 2008, Galway, Ireland*. - ICES CM 2008/ACOM:18. 233 pp.
- ICES. (2017). *Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS): 29 March–7 April 2017, Copenhagen, Denmark*. - ICES CM 2017/ACOM:20. 296 pp.
- Johansen, M. Erkinaro J., & Amundsen P.-A. (2011). *The when, what and where of freshwater feeding*. In: *Atlantic salmon ecology*. Edited by Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen and J. Skurdal. - Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. pp. 89-114.
- Johnsen, B. O., Jensen, A. J. & Møkkelgjerd, P. I. (1999). *Parasitten Gyrodactylus salaris på laks i norske vassdrag, statusrapport ved inngangen til år 2000* (617). - NINA Oppdragsmelding 617. Trondheim: Norsk institutt for naturforskning.
- Johnsen, B. O., Arnekleiv, V. J., Asplin, L., Barlaup, B. T., Næsje, T. F., Rosseland, B. O., Saltveit, S. J. & Tvede, A. (2011). *Hydropower Development – Ecological Effects*. In: *Atlantic Salmon Ecology*. Edited by Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen and J. Skurdal. - Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. pp. 351-385.
- Jonsson, N. (1991). *Influence on water flow, water temperature and light on fish migrations in rivers*. - *Nordic Journal of Freshwater Research*, 66: 20-35.

- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen, L. (1990). *Does juvenile experience affect migration and spawning of adult Atlantic salmon?* - Behavioral Ecology and Sociobiology, 26(4), 225-230. doi: 10.1007/BF00178315
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2007). *Sea growth, smolt age and age at sexual maturation in Atlantic salmon.* - Journal of Fish Biology, 71(1), 245-252. doi: 10.1111/j.1095-8649.2007.01488.x
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (1997). *Changes in Proximate Composition and Estimates of Energetic Costs During Upstream Migration and Spawning in Atlantic Salmon *Salmo salar*.* - Journal of Animal Ecology, 66(3), 425-436. doi: 10.2307/5987
- Jonsson, N., Hansen, L. P. & Jonsson, B. (1991). *Variation in Age, Size and Repeat Spawning of Adult Atlantic Salmon in Relation to River Discharge.* - Journal of Animal Ecology, 60(3), 937-947. doi: 10.2307/5423
- Karlsen, Ø., Finstad, B., Ugedal, O. & Svåsand, T. (2016). *Kunnskapsstatus som grunnlag for kapasitetsjustering innen produksjons-områder basert på lakselus som indikator.* - RAPPORT FRA HAVFORSKNINGEN, Nr. 14-2016. ISSN 1893-4536
- Karlsson, S., Diserud, O. H., Fiske, P. & Hindar, K. (2016). *Widespread genetic introgression of escaped farmed Atlantic salmon in wild salmon populations.* - ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil, 73(10), 2488-2498. doi: 10.1093/icesjms/fsw121
- Karlsson, S., Diserud, O. H., Sægrov, H. & Ugedal, O. (2017). *Innkryssning av rømt oppdrettslaks i Sognefjorden.* - NINA Rapport 1387. 13 s.
- Kazakov, R. V. (1992). *Distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in freshwater bodies in Europe.* - Aquaculture & Fisheries Management 23. pp. 461-475. b
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F. & Mortensen, E. (2003). *Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories.* - Ecology of Freshwater Fish (nr. 12, 1-59). Oxford, UK.
- Kraabøl, M. & Johnsen, S.I. (2012). *Ferskvannsbiologiske undersøkelser og vurderinger i Øvre Lærdalselva. Biologidel til driftsplan for Borgundelva og Smedøla.* - NINA Rapport 776. 41 s.
- Kristoffersen, A. B., Jimenez, D., Viljugrein, H., Grøntvedt, R., Stien, A. & Jansen, P. A. (2014). *Large scale modelling of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infection pressure based on lice monitoring data from Norwegian salmonid farms.* - Epidemics, 9, 31-39. doi: 10.1016/j.epidem.2014.09.007
- Kristoffersen, A. B., Qviller, L., Helgesen, K. O., Vollset, K. W., Viljugrein, H. & Jansen, P. A. (2017). *Quantitative risk assessment of salmon louse-induced mortality of seaward-migrating post-smolt Atlantic salmon.* - Epidemics. doi: <https://doi.org/10.1016/j.epidem.2017.11.001>
- Lindberg, D. E. (2011). *Atlantic salmon (*Salmo salar*) migration behavior and preferences in smolts, spawners and kelts.* - Introductory Research Essay, No. 14. Department of Wildlife, Fish and Environmental Studies. Swedish University of Agricultural Sciences. Umeå, Sweden.

- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J. & Anderson, D. R. (1992). *Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals - a unified approach with case studies*. - Ecological Monographs 62:67–118.
- MacCrimmon, H. R. & Gots, B. L. (1979). *World distribution of Atlantic salmon, Salmo salar*. - Journal of the Fisheries Research Board of Canada, (1979), 36 (4). pp. 422-257.
- McCormick, S. D., Hansen, L. P., Quinn, T. P. & Saunders, R.L. (1998). *Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (Salmo salar)*. - Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences 55 (Suppl. 1), 77-92.
- McCullagh, P., and J. A. Nelder. (1989). *Generalized Linear Models*. - 2nd edition. Chapman & Hall, London.
- Mills, D. (1989). *Ecology and management of Atlantic salmon*. - London: Chapman and Hall.
- Miljødirektoratet. (2018). *Friskmeldte vassdrag*. - Miljødirektoratet. miljodirektoratet.no. Oppdatert: 31.10.2017. Hentet: 24.04.2018. Link: <http://www.miljodirektoratet.no/no/Tema/Arter-og-naturtyper/Villaksportalen/Pavirkninger/Gyrodactylus-salaris/Friskmeldte-vassdrag/>
- Mulcahy, D. M. (2003). *Surgical implantation of transmitters into fish*. - ILAR Journal 44, 295–306.
- Niemelä, E., Erkinaro, J., Julkunen, M., Hassinen, E., Länsman, M. & Brørs, S. (2006). *Temporal variation in abundance, return rate and life histories of previously spawned Atlantic salmon in a large subarctic river*. - Journal of Fish Biology, 68(4), 1222-1240. doi: 10.1111/j.0022-1112.2006.001012.x
- Niemelä, E., Hassinen, E., Haantie, J., Länsman, M., Johansen, M. & Johnsen, K. M. (2011). *DEN ATLANTISKE LAKSEN (Salmo salar, L.) I TANAVASSDRAGET IV; Vinterstøinger; utvandring til sjøen, bestandsstruktur sammenlignet med førstegangsgytende og flergangsgytende laks*. - Fylkesmannen i Finnmark, Miljøvernavdelingen, Rapport nr. 1-2011. ISSN 0800-2118
- Niemelä, E., Mäkinen, T. S., Hassinen, K., Erkinaro, E., Länsman, J., Julkunen, M. & Moen, M. (2000). *Age, sex ratio and timing of the catch of kelts and ascending Atlantic salmon in the subarctic River Teno*. - Journal of Fish Biology, 56(4), 974-985. doi: 10.1006/jfbi.1999.1223
- Norsk standard 2015. *Visuell registrering av sjøvandrende laksefisk i vassdrag*. - NS 9456:2015.
- McCormick, S. D., Hansen, L., Quinn, T. P. & Saunders, R. (1998). *Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (Salmo salar)*. - Can. J. Fish. Aquat. Sci., 55, 77-92.
- Rikardsen, A. H. & Dempson, J. B. (2011). *Dietary Life-Support: The Food and Feeding of Atlantic salmon at Sea*. In: *Atlantic Salmon Ecology*. Edited by Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen and J. Skurdal. - Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. pp. 115-143.
- Rikardsen, A. H., Hansen, L. P., Jensen, A. J., Vollen, T. & Finstad, B. (2008). *Do Norwegian Atlantic salmon feed in the northern Barents Sea? Tag recoveries from 70 to 78° N*. - Journal of Fish Biology, 72(7), 1792-1798. doi: 10.1111/j.1095-8649.2008.01823.x

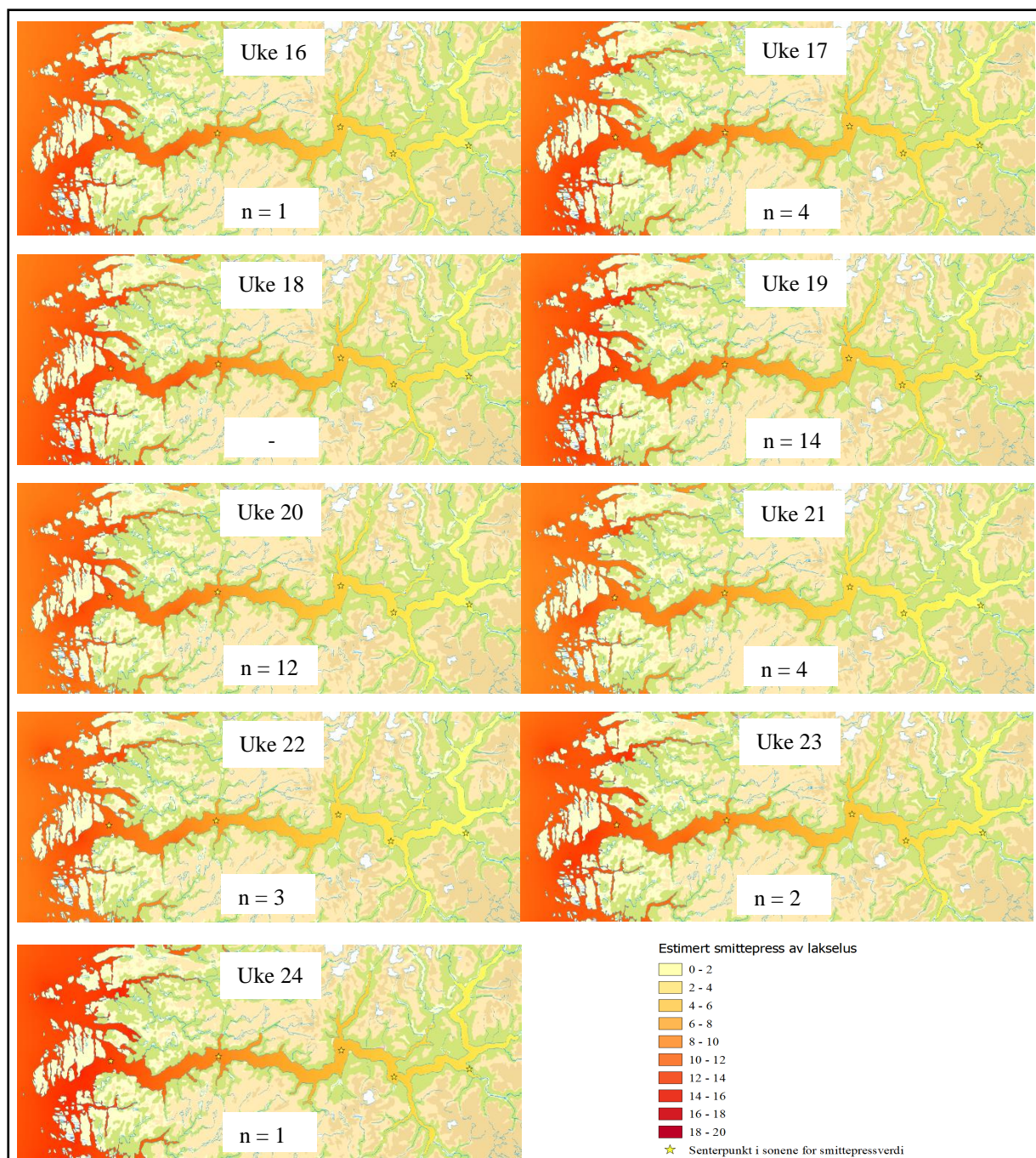
- Rosseland, L. (1979a). *Erfaringer fra smoltutsettinger i regulerte vassdrag*. - DVF-Fiskeforskningen. I: Gunnerød, T. B. & Mellquist, P. (1979). *Vassdragsregulerings biologiske virkninger i magasiner og elver*. - Foredrag og diskusjoner ved symposiet 29.-31. mai 1978. (1979). Norges vassdrags- og elektrisitetvesen. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk. S. 243-263.
- Rosseland, L. (1979b). *Litt om bestand og beskatning av laksen fra Lærdalselva*. - DVF-Fiskeforskningen. I: Gunnerød, T. B. & Mellquist, P. (1979). *Vassdragsregulerings biologiske virkninger i magasiner og elver*. - Foredrag og diskusjoner ved symposiet 29.-31. mai 1978. (1979). Norges vassdrags- og elektrisitetvesen. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk. S. 174-186.
- Rosseland, L. (1965). *RAPPORT: om utførte lakseundersøkelser m.v.*. - Vedlegg til Fiskeriinspektørens årsmelding for årene 1951 – 1962. Landbruksdepartementet. Engers Boktrykkeri – Otta – 1965. 78 s.
- Saltveit, S. J. & Sonderup-Nielsen, P. 1987. Skjønns Borgund kraftverk. Del III. *En vurdering av fiskeutsetting i Lærdalselva, Sogn og Fjordane, ovenfor Sjurhaugfoss*. - Zoologisk Museum, Universitetet i Oslo. Rapp. Lab. Ferskv. Økol. Innlandsfiske 98, 47 s.
- Skarðhamar, J., Albertsen, J. Sandvik, A. D., Lien, V. S., Myksvoll, M. S., Johnsen, I. A., Asplin, L., Ådlandsvik, B., Halttunen, E. & Bjørn, P. A., Handling editor: David K. (2018). *Modelled salmon lice dispersion and infestation patterns in a sub-arctic fjord*. - ICES Journal of Marine Science, fsy035-fsy035. doi: 10.1093/icesjms/fsy035
- Skilbrei, O., Finstad, B., Urdal, K., Bakke, G., Kroglund, F. & Strand, R. (2013). *Impact of early salmon louse, Lepeophtheirus salmonis, infestation and differences in survival and marine growth of sea-ranched Atlantic salmon, Salmo salar L., smolts 1997-2009*. - Journal of Fish Diseases, 36: 249-260. doi: 10.1111/jfd.12052
- Statistisk sentralbyrå. (2018). *Statistikk: Jord, skog, jakt og fiskeri: Elvefiske etter laks, sjøaure og sjørøye*. - Statistisk sentralbyrå. ssb.no. Oppdatert: 26.01.2017. Hentet: 02.10.2017. Link: <https://www.ssb.no/jord-skog-jakt-og-fiskeri/statistikker/elvefiske>
- Strøm, J. F., Thorstad, E. B., Chafe, G., Sørbye, S. H., Righton, D., Rikardsen, A. H. & Carr, J. (2017). *Ocean migration of pop-up satellite archival tagged Atlantic salmon from the Miramichi River in Canada*. - ICES Journal of Marine Science, 74(5), 1356-1370. doi: 10.1093/icesjms/fsw220
- Svåsand, S., Grefsrud, E. S., Karlsen, Ø., Kvamme, B. O., Glover, K. S., Husa, V. & Kristiansen, T. S. (2017). *Risikorapport norsk fiskeoppdrett 2017*. - Fisken og havet, særnummer 2-2017, 181 s.
- Sælthun, L. (2018). *Fiskeregler Lærdalselva*. - Lærdalselvi, Norske Lakseelver. Lakseelver.no. Oppdatert: 03.04.2018. Hentet: 14.05.2018. Link: <https://lakseelver.no/nb/elver/laerdalselva/fishingrules>
- Sættem, L. M. (1995). *Gytebestander av laks og sjøaure. En sammenstilling av registreringer fra ti vassdrag i Sogn og Fjordane fra 1960-94*. - Utredning for DN 1995-7. Trondheim, Norway: Directorate for Nature Management. 107 pp.
- Sættem, L. M. (2015). *Lærdalselva. Lærdal kommune, Sogn og Fjordane. Registrering av anadrom gytefisk høsten 2015*. - Ferskvannsbiolegen. Østfold Energi AS, 21.12.2015.

- Sættem, L. M. (2016). *Registrering av anadrom gytefisk i Lærdalselva høsten 2016. Lærdal kommune, Sogn og Fjordane*. - Ferskvannsbiologen. Østfold Energi AS, 12.12.2016. ISBN 978-82-93568-01-8
- Sættem, L., M. (2018a). *Anadrom gytefisk i Lærdalselva høsten 2017 og lokale forhold som styrker bestandene*. - Lærdal kommune, Sogn og Fjordane. Avgitt Østfold Energi AS 09.01.2018. ISBN: ISBN 978-82-93568-09-4
- Sættem, L. M. (2018b). *Vinterstøing i Lærdalselva, overlevelse og fordeling av voksen laks og sjøørret fra høst til vår*. - Lærdal kommune, Sogn og Fjordane. Avgitt prosjekt «ViLL» 17.03.2018. ISBN 978-82-93568-15-5
- Thorstad, E. B. & Finstad, B. (2018). *Impacts of salmon lice emanating from salmon farms on wild Atlantic salmon and sea trout*. - NINA Report 1449: 1-22. ISBN: 978-82-426-3180-0
- Thorstad, E. B., Whoriskey, F. Rikardsen, A. H. & Aarestrup, K. (2011). *Aquatic Nomads: The Life and Migrations of the Atlantic salmon*. In: *Atlantic Salmon Ecology*. Edited by Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen and J. Skurdal. - Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. pp. 1-32.
- Thorstad, E. B., Økland, F. & Finstad, B. (2000b). *Effects of telemetry transmitters on swimming performance of adult Atlantic salmon*. - *Journal of Fish Biology*, 57: 531-535. doi:[10.1111/j.1095-8649.2000.tb02192.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02192.x)
- Thorstad, E. B., Økland, F., Finstad, B., Sivertsgard, R., Plantalech, N. & Bjorn P.A. (2007). *Fjord migration and survival of wild and hatchery-reared Atlantic salmon and wild brown trout post-smolts*. - *Hydrobiologia* 582, 99 –107.
- Thorstad, E. B., Økland, F. Rowsell, D. & Mckinley, R. S. (2000a). *A system for automatic recording of fish tagged with coded acoustic transmitters*. - *Fisheries Management and Ecology*, 7(4), 281-294. doi: doi:10.1046/j.1365-2400.2000.007004281.x
- Uglem, I., Bjørum, L. O., Kristensen, T. & Urke, H. A. (2017). *Rapport for arbeidspakke 2: Fang og slepp- for auka attraktivitet*. - ViLL-prosjektet. NINA Notat, 06.02.2017. 14 s.
- Urke, H. A. Haugen, T. O., Kjærstad, G., Alfredsen J. A. & Kristensen, T. (2018). *Laks- og aurebestanden i Strynevassdraget; vandringsmønsteret hjå laksesmolt og aure, ungfiskproduksjon og botndyr*. - MINA fagrapport 48. 56 s. ISSN: 2535-2806
- Urke, H. A. Kristensen, T., Alfredsen, K. T., Daae, K. L. D. & Alfredsen. J. A. (2010). *Utvandringstidspunkt og marin åtferd hjå smolt frå Lærdalselvi*. - NIVA rapport. 6033-2010, 48 s.
- Urke H. A., Kristensen T., Arnekleiv J. V., Haugen T. O., Kjærstad G., Stefansson S. O., Ebbeson L. O. E. & Nilsen, T. O. (2013a) *Seawater tolerance and post smolt migration of wild Atlantic salmon x brown trout hybrid smolts*. - *Journal of Fish Biology*, 82, 206–227.
- Urke, H. A., Kristensen, T., Ulvund, J. B. & Alfredsen, J. A. (2013b). *Riverine and fjord migration of wild and hatchery-reared Atlantic salmon smolts*. - *Fisheries Management and Ecology*, 20(6), 544-552. doi: 10.1111/fme.12042

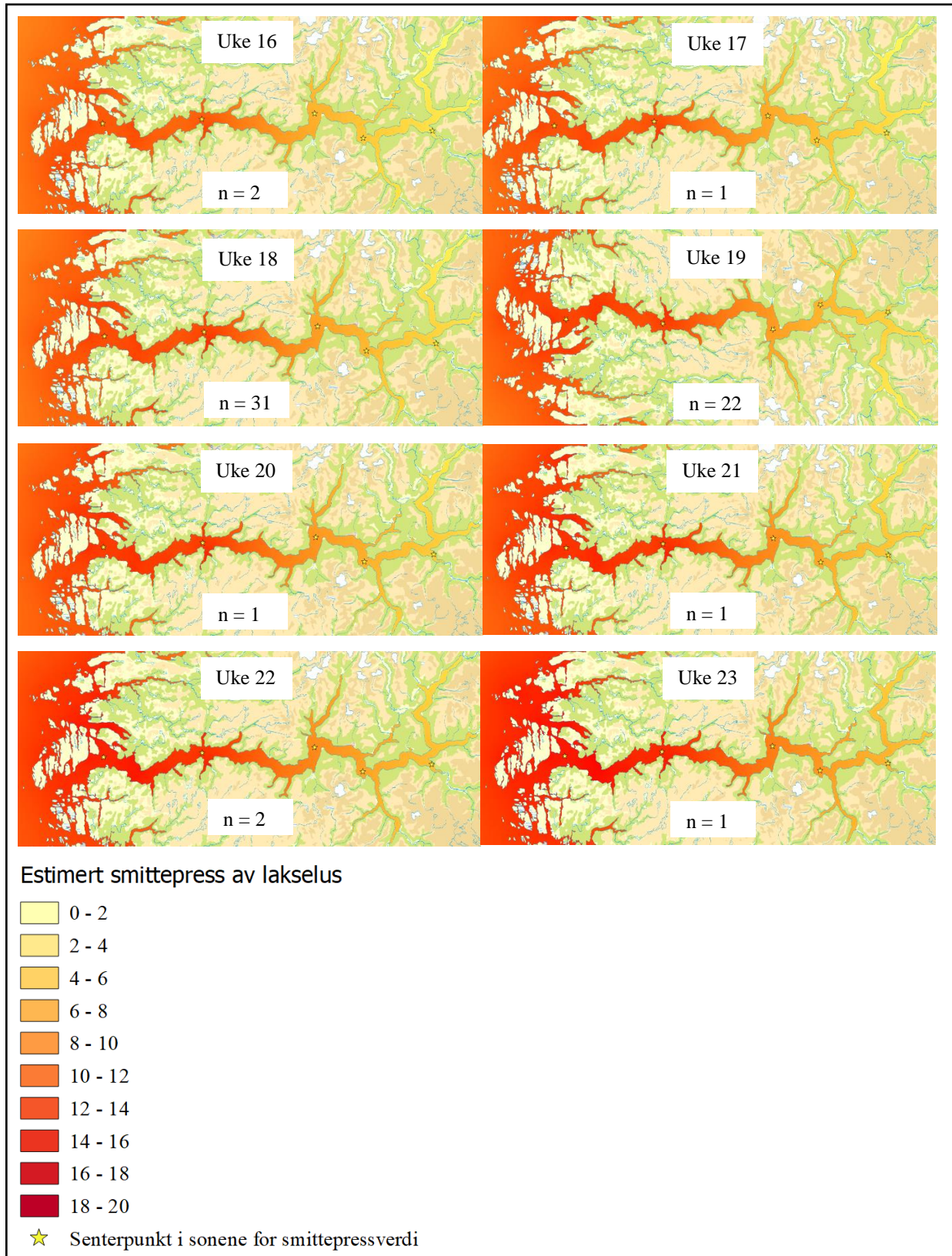
- Urke, H. A., Ulvund J. B., Nilsen, T. O., Kristensen, T. & Staalstrøm, A. (2014). *Vandringsåtfærd og smoltifisering hjå laksesmolt frå Lærdalselvi- opphaldstid i ytre delar av Sognefjorden*. - INAQ, oppdragsnummer GyroLus 2014, 35 s.
- Ulvan, E. M., Foldvik, A., Jensen, A. J., Finstad, B., Thorstad, E. B., Rikardsen, A. H & Næsje, T. F., Handling editor: David Secor. (2018). *Return of Atlantic salmon (Salmo salar L.) to northern Norway*. - ICES Journal of Marine Science, 75(2), 653-661. Doi: 10.1093/icesjms/fsx183
- Veterinærinstituttet. (2018). *Smittekart for lakselus: Om kartet: Kart over ukentlig lusepress*. - Veterinærinstituttet. vetinst.no. Oppdatert: 2018. Hentet: 29.04.2018. Link: <http://apps.vetinst.no/lusekart/>
- Vollset, K. W., Barlaup, B. T., Skoglund, H., Normann, E. S. & Skilbrei, O. T. (2014). *Salmon lice increase the age of returning Atlantic salmon*. - Biology Letters, 10(1), <xocs:firstpage xmlns:xocs=""/>. doi: 10.1098/rsbl.2013.0896
- Vollset, K. W., Krontveit, R. I., Jansen, P. A., Finstad, B., Barlaup, B. T., Skilbrei, O. T., Krkošek, M., Romundstad, P., Aunson, A., Jensen, A. J. & Dohoo, I. (2016). *Impacts of parasites on marine survival of Atlantic salmon: a meta-analysis*. - Fish and Fisheries, 17(3), 714-730. doi: 10.1111/faf.12141
- Vollset, K. W., Dohoo, I., Karlsen, Ø., Halttunen, E., Kvamme, B. O., Finstad, B., Vidar Wennevik, V., Diserud, O. H., Bateman, A., Friedland, K. D., Mahlum, S., Christian Jørgensen, C., Qviller, L., Krkosek, M., Åtland, A. & Barlaup B. T. (2017). *Disentangling the roles of sea lice on the marine survival of Atlantic salmon*. - ICES J. Mar. Sci. <http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsx104>.
- Webb, J. Verspoor, E., Aubin-Horth, N., Romakkaniemi, A., & Amiro, P. (2007). *The Atlantic salmon*. In: *The Atlantic salmon: Genetics, Conservation and Management* (eds. E. Verspoor, L. Stradmeyer & J. Nielsen). - Blackwell Publishing Ltd. pp. 17-56.
- White, G. C., & K. P. Burnham, K. P. (1999). *Program MARK: survival estimation from populations of marked animals*. - Bird Study 46:120–139.
- WWF. (2001). *The status of wild Atlantic salmon: a river by river assessment*. - WWF, Washington, Oslo, Copenhagen.
- Økland, F., Erkinaro, J., Moen, K., Niemelä, E., Fiske, P., McKinley, R. S. & Thorstab, E. B. (2001). *Return migration of Atlantic Salmon in the River Tana: Phases of migratory behaviour*. - Journal of Fish Biology, 59(4), 862-874. doi: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb00157.x
- Åsan, E. & Haugen, T. O. (2017). *Vandringsåtfærd og dødelighet hos akustisk merket laksesmolt (Salmo salar) i Evangervatnet*. - Norwegian University of Life Sciences, Ås.

## 6. Vedlegg

**Vedlegg 1.** Forekomst (n) av utvandrende merkede vinterstøinger fra 2015 i aktuelle uker (16-24) i fjordsystemet. Stjernesymboler er senterpunkt i sonene for smittepressverdi.



**Vedlegg 2.** Forekomst (n) av utvandrende merkede vinterstøinger fra 2016 i aktuelle uker (16-23) i fjordsystemet. Stjernesymboler er senterpunkt i sonene for smittepressverdi.





**Vedlegg 3.** Forekomst (n) av utvandrende merkede vinterstøinger fra 2017 i aktuelle uker (13-19) i fjordsystemet. Stjernesymboler er senterpunkt i sonene for smittepressverdi.

