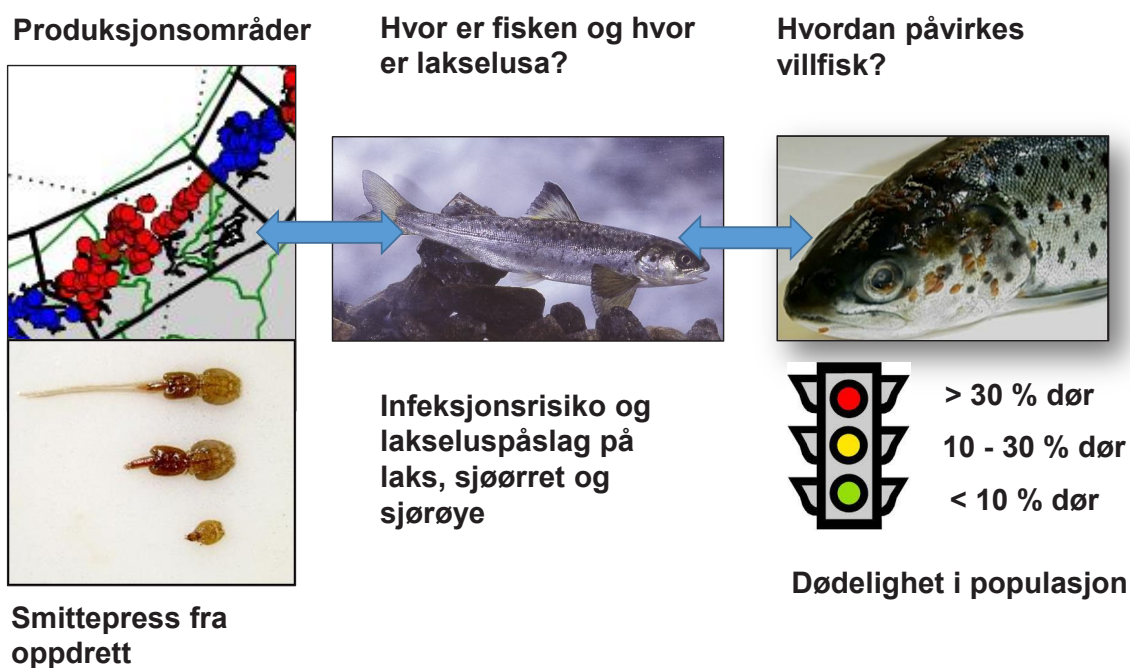


Kunnskapsstatus som grunnlag for kapasitetsjustering innen produksjonsområder basert på lakselus som indikator

Redaktører: Ø. Karlsen, B., Finstad, O. Ugedal og T. Svåsand



HAVFORSKNINGSINSTITUTTET
INSTITUTE OF MARINE RESEARCH

Veterinærinstituttet
Norwegian Veterinary Institute

NINA
Norwegian Institute for Nature Research

UNIVERSITETET I BERGEN

Sea Lice
Research Centre

Meteorologisk
institutt

uniResearch



NR Norsk Regnesentral
NORWEGIAN COMPUTING CENTER

Akvaplan
niva

NIVA
Norsk institutt for vannforskning

SINTEF

Forord

Stortingsmelding 16 (2014–2015) lanserte et "trafikklyssystem" med en varslingsindikator. Systemet predikerer risiko for uakseptable lusepåslag på villfisk basert på telling av lus på oppdrettsanlegg og modellering av totale utslipp av lakselus i et geografisk område. Etterfølgende telling av lakselus på villfisk brukes til å verifisere og kalibrere modellen.

Som oppfølging til denne stortingsmeldingen har Havforskningsinstituttet sammen med Veterinærinstituttet fått i oppdrag fra Nærings- og fiskeridepartementet (NFD) å fortsette arbeidet med modellen frem mot implementering av trafikklyssystemet. I bestillingen datert 2. juli 2015, delprosjekt 2.1 Modell (varslingsindikator, verifisering på villfisk) fremgår det at NFD er prosjektansvarlig med Havforskningsinstituttet og Veterinærinstituttet som deltagere. Frist for første modellering/varsling er før våravlusingen 2016 og frist for implementering er høst 2016, senest vår 2017.

Det går frem av innstilling 361 S at flere kompetansemiljøer bør involveres i arbeidet med å ferdigstille modellen. Havforskningsinstituttet og Veterinærinstituttet inviterte følgende institusjoner til en innledende workshop i Bergen 3 desember 2015: Rådgivende biologer AS, Uni Research, Norsk institutt for naturforskning, Sea Lice Research Centre (UiB), Akvakplan-niva, Norsk Regnesentral og SINTEF. Alle takket ja, og det ble laget en fremdriftsplan frem mot leveranse av en rapport 29. februar 2016. I etterkant har også Norsk institutt for vannforskning og Meteorologisk institutt blitt involvert.

For å løse oppgaven ble det satt i gang tre arbeidsgrupper og en koordineringsgruppe, ledet av henholdsvis Ørjan Karlsen fra Havforskningsinstituttet (1) og Bengt Finstad (2) og Ola Ugedal (3) fra Norsk institutt for naturforskning. Koordineringsgruppen (4) ble ledet av Terje Svåsand, Havforskningsinstituttet.

Denne rapporten presenterer kunnskapsstatus for det faglige grunnlaget for kapasitetsjustering innen produksjonsområder basert på lakselus som indikator. Rapporten viser at det fortsatt gjenstår viktige kunnskapshull som det må arbeides videre med frem mot implementering av trafikklyssystemet for kapasitetsjustering høsten 2016/våren 2017.

Vi vil takke alle deltagende institusjoner og deres forskere for å stille opp og bidra så tungt innenfor en kort tidsfrist. I tillegg vil vi takke for at folk har hentet frem også de nyeste undersøkelsene de har for å øke kvaliteten på rapporten. Det har vært mange fruktbare diskusjoner, og vi håper på et godt samarbeid også i det videre arbeidet.

Karin Kroon Boxaspen

Havforskningsinstituttet, forskningsdirektør

Jorun Jarp

Veterinærinstituttet, avdelingsdirektør

Innledning

Gjennomføring av oppdraget

Etter en innledende workshop 3. desember 2015 ble det laget en gjennomføringsplan for oppdraget, og det ble satt i gang tre arbeidsgrupper med mål å skaffe kunnskapsstatus på disse områdene:

- Gruppe 1: Modellene som benyttes for å beregne smittepress og lusepåslag på laksefisk
- Gruppe 2: Hvor og når laks, sjøørret og sjørøye er i sjøen
- Gruppe 3: Effekten og dødeligheten av lakselus på laks, sjøørret og sjørøye

En fjerde arbeidsgruppe fikk ansvar for å koordinere arbeidet mot ferdig mål, ledet av Havforskningsinstituttet (Terje Svåsand, Karin Kroon Boxaspen og Ørjan Karlsen), med deltagere fra Veterinærinstituttet (Jorun Jarp) og Norsk institutt for naturforskning (Tor F. Næsje, Bengt Finstad og Ola Ugedal).

Arbeidsgruppe 1: Modellberegnet smittepress

Ledet av Havforskningsinstituttet – Ørjan Karlsen

Deltagere: Akvaplan-niva, Norsk institutt for naturforskning, Norsk institutt for vannforskning, Meteorologisk institutt, Norsk regnesentral, SINTEF, Sea Lice Research Centre, UNI Research, Universitetet i Bergen og Veterinærinstituttet.

Gruppen har fokusert på modeller; hydrodynamiske modeller som brukes for å estimere hvor lakselus driver, kildeleddet, den biologiske kunnskapen om lakselus som inngår i smittepressmodellene, observert tetthet av lakselus i sjøen, og mellom predikert tetthet av lakselus i sjøen og observert lakselus på laksefisk. Gruppen har også hatt som mål å forbedre eksisterende modellverktøy, og gjøre rede for hvordan beregningene av smittepress skal valideres mot observasjoner av lakselus på villfisk.

Arbeidsgruppe 2: Infeksjonsrisiko – fordeling av vill laksefisk i tid og rom

Ledet av Norsk institutt for naturforskning – Bengt Finstad

Deltagere: Havforskningsinstituttet, Rådgivende biologer AS og UNI Research

Gruppen har fokusert på fordelingen av vill laksefisk i sjøen i rom og tid. Dette inkluderer variasjon mellom utviklingsstadier og mellom bestander. Oppgaven til arbeidsgruppe 2 var å definere hvilke tidsperioder og områder som er viktige når man skal estimere lusesmitte mot grenseverdier. Disse tidsperiodene er allerede definert i Havforskningsinstituttets overvåkingsprogram (en periode for laks og en periode for sjøørret). I arbeidsgruppe 2 har en gått gjennom hvilken kunnskap som foreligger for å definere disse tidsperiodene, og hvilke data som foreligger for å kunne si hvor laks, sjøørret og sjørøye, oppholder seg i løpet av den anadrome delen av livssyklusen.

Arbeidsgruppe 3: Populasjonseffekter av lakselusmitte

Ledet av Norsk institutt for naturforskning – Ola Ugedal

Deltagere: Havforskningsinstituttet, Rådgivende biologer AS og UNI Research

Gruppen har fokusert på kunnskapen om bestandseffekter av lakselus på vill laksefisk. Dette inkluderer sammenhengen mellom estimert lusepåslag på villfisk og påvirkningen på populasjoner av laks, sjøørret og sjørøye, samt variasjon mellom utviklingsstadier og mellom bestander. Gruppen oppsummerer kunnskapen om effektene av lakselus på laksefisk fra eksperimentelle forsøk. Målsetningen med disse forsøkene har vært å fastslå hvor stor den individuelle infestasjonen må være for at lakselus forårsaker direkte dødelighet eller andre negative effekter på sin vert. Delrapporten innbefatter for øvrig en gjennomgang av hvordan lakselusa fysiologisk sett påvirker sin vert, og hvilke biologiske parametere luseinfeksjoner påvirker i eksperimentelle studier. Samlet sett danner dette kunnskapsgrunnlaget for fastsetting av nåværende grenseverdier i forvaltningen av våre villfiskbestander med hensyn til luseinfestasjoner. Omtalte laboratorieforsøk er i all hovedsak gjort på anleggsprodusert smolt av laks, sjøørret og sjørøye.

Arbeidsmetoder

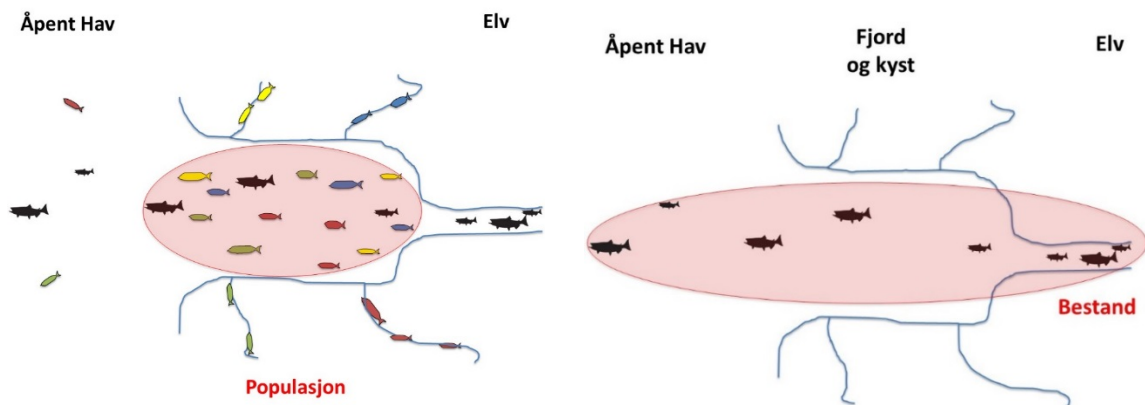
Arbeidsgruppene har hatt korte tidsfrister som har vanskeliggjort nye analyser og grundig gjennomgang av alle detaljer. Ideelt sett burde det vært gjennomført en grundigere gjennomgang av både fagfellesvurdert litteratur og grå litteratur. Dette har det ikke vært tid til i denne omgang. Vi har derfor sett oss nødt til å bruke gruppenees fagekspertise og førstehåndskunnskap til litteraturen ved valg av nøkkelpublikasjoner og data. Vi vurderer det slik at kompetansen i gruppene er god nok til at de ikke går glipp av kunnskapen om essensiell litteratur. I diskusjonen innad i gruppene har det kommet fram at det ligger mye upubliserte data som er relevant for dette arbeidet, og i de tilfeller der det er mulig, og der gruppene har ment at det er faglig forsvarlig, har vi referert til slik informasjon som upublisert. Samtidig må vi ta forbehold om at det også foreligger studier og data som ikke har vært tilgjengelig for gruppene i deres kunnskapsgjennomgang.

Avklaringer

Trafikklyssystemet slik det er presentert i Stortingsmelding 16 (2014–2015), Innstilling 361 S (2014–2015) og i bestillingen fra NFD. I NFDs bestilling blir det presisert at omfanget av dødelighet av villfisk i produksjonsområdene skal være styrende, etter følgende tabell 10 i stortingsmelding 16:

Lav risiko/påvirkning	Moderat risiko/påvirkning	Høy risiko/påvirkning
Det er sannsynlig at < 10 prosent av populasjonen dør pga. luseinfeksjon.	Det er sannsynlig at 10–30 prosent av populasjonen dør pga. luseinfeksjon.	Det er sannsynlig at > 30 prosent av populasjonen dør pga. luseinfeksjon.

Diskusjoner i gruppene avdekket at det var usikkerhet knyttet til hva som var ment med begrepet populasjon. Innenfor økologi og genetikk snakker en gjerne om en populasjon som en gruppe av individer av samme art som eksisterer i et mer eller mindre avgrenset geografisk område, og hvor det er mer genflyt innenfor populasjonen enn mellom dem (figur 1). En slik definisjon for populasjon vil passe for ulike elvebestander av laks, ørret og røye.



Figur 1. Prinsippkisse som illustrerer forskjellen på bestand og populasjon som disse to begrepene brukes i dette kapitlet. Design E. Halttunen, Havforskningsinstituttet.

I det trafikklyssystemet som det er lagt opp til, med estimering av luserelatert dødelighet på villfisk med modeller og overvåking i sjø, vil vi ikke uten videre kunne si noe om effekter på elvebestandsnivå, men kun den delen av bestanden som oppholder seg i sjøen i produksjonsområdet.

I forvaltningssammenheng er en slik tilnærming ikke uproblematisk, da det er et internasjonalt anerkjent prinsipp at laksefisk må forvaltes på bestandsnivå. Når det gjelder laks, har Norge internasjonale forpliktelser gjennom NASCO konvensjonen, der paragraf 3 understreker forvaltning på bestandsnivå.

Siden villfiskmaterialet blir samlet inn fra fjordområdene, har vi i denne sammenheng tolket populasjon som et statistisk begrep – en samling av fisk som oppholder seg i produksjonsområdet (en nærmere begrunnelse for denne vurderingen er gitt i kapittel 3). Hovedtanken med systemet er at det overordnede estimatet skal være dekkende for elvebestandene i regionen. Likevel kan en ikke forvente en direkte kobling mellom dette estimatet og effekten på alle enkeltbestandene ettersom effekten vil variere innad i regionen i tid og rom.

I det videre arbeidet med vurdering av bærekraften i produksjonsområdene vil det være viktig også å vurdere effekter på de ulike elvebestandene. Det kan være spesielt sårbare eller viktige bestander i nasjonale laksevassdrag. En videreutvikling av de hydrodynamiske smittemodellene vil på sikt kunne benyttes til å vurdere hvordan ulike elvebestander påvirkes

i et produksjonsområde, når en både kan modellere hvor lusene er og har kjennskap til hvor fisken er.

Kunnskapshull og prioriteringer

Arbeidet i de ulike arbeidsgruppene har avdekket betydelige kunnskapshull på flere sentrale områder. Disse kunnskapshullene er oppsummert i sammendraget under og er nærmere beskrevet i hvert enkelt kapittel. I det videre arbeidet med trafikklyssystemet må en prioritere arbeid for å tette de viktigste av disse.

Utvidet sammendrag

Modellberegnet smittepress (arbeidsgruppe 1)

For å kunne modellere smittepress må en ha kunnskap om de ulike leddene i modellen: kildeleddet, den biologiske kunnskapen om lakselus som inngår i smittepressmodellene, sammenhengen mellom predikert og observert tetthet av lakselus i sjøen og mellom predikert tetthet av lakselus i sjøen og observert lakselus på laksefisk.

Det er nødvendig å modellere strøm for å beskrive en realistisk transport av vannmasser. Dagens ulike strømmodeller i Norge representerer internasjonal «state-of-the-art». Strømmodellresultater anses ikke som noen flaskehals for et forvaltningssystem for lakselusspredning, men det vil være nødvendig å følge med i utviklingen av metodikken. Det kan være hensiktsmessig å skifte til bedre modeller etter hvert som de utvikles og dokumenteres. I anvendelsen av resultater fra strømmodeller for lakselusmodellering gjenstår det en betydelig jobb med sensitivitetstesting og modellsammenligninger. Særlig må effekten av småskala strøm og hydrografi på regional fordeling av lakselus evalueres.

Modellopløsningen angir den minste skalaen som modellen kan håndtere. Ved for grov modellopløsning blir smale fjorder dårlig beskrevet og i verste fall utelatt fra modellsimuleringen. En oppløsning på 800 meter gir gode resultater for åpne kystfarvann og store fjorder, men blir grov i mange områder med trange farvann langs norskekysten. NorKyst-simuleringer, som baserer seg på en 800 meters grid, bør derfor suppleres med finere modeller ved behov.

Lusetall fra oppdrettsanlegg sammen med vanntemperatur er kildeleddet i alle smittepressmodeller som brukes. Hyppighet på tellingene som gjøres i oppdrettsanlegg er i dag tilfredsstillende, men det er ønskelig at lakseluspåslag rapporteres i størst mulig detalj. Det optimale hadde vært om dette gjøres for hver enkelt fisk og med merdtilhørighet. Uavhengig lusetelling av kvalifisert personale bør vurderes, og representativiteten i tellingene bør testes. Kildeleddet vil ikke påvirke selve spredningen av luselarver, men er bestemmende for beregnet tetthet av luselarver i tid og rom. En evaluering av dagens tellerutiner anbefales, da kildeleddet til modellene har stor betydning for prediksjoner og råd knyttet til trafikklyssystemet.

Den hydrografiske smittepressmodellen gir prediksjoner som samvarierer med observert infeksjonsnivå på burfisk ved at høye smittepresseestimer gir høye infeksjonsnivåer på fisken. Ved lavere smittepresseestimer er prediksjonsevnen betydelig dårligere. Så langt har man funnet at en enklere avstandsbasert smittepressmodell (sjøavstandsmodellen), som ikke benytter strømmodellering, gir bedre prediksjoner for lakseluspåslag på burfisk enn den hydrografiske smittepressmodellen. En tilsvarende konklusjon fremkom i en sammenligning av de to smittepressmodellene for modellering av lakselus i et større utvalg oppdrettsanlegg med nyutsatt laks. Dette tyder på at det fortsatt er betydelig forbedringspotensial knyttet til utviklingen av den hydrografiske smittepressmodellen.

Det gjenstår å evaluere smittepresseestimatene mot observasjoner på villfisk. Videreutvikling og verifisering av den hydrodynamiske smitte modellen må prioriteres for å komme i mål med trafikklyssystemet.

Infeksjonsrisiko – fordeling av vill laksefisk i tid og rom (arbeidsgruppe 2)

For å kunne tolke betydningen av modellert smittepress, må en kjenne fordelingen av laks, sjøørret og sjørøye i sjøen i rom og tid. Dette inkluderer variasjon mellom utviklingsstadier og mellom bestander. Det er viktig å definere hvilke tidsperioder og områder en må ha fokus på når man skal estimere grenseverdier for påvirkning. Videre må det avklares hvilke data som foreligger for å kunne si hvor laksefisk oppholder seg i løpet av den anadrome delen av livssyklusen for de forskjellige artene.

Laks: Vi har god kunnskap om utbredelse og livssyklus på mange sentrale områder, men noe kunnskap mangler. Når det gjelder bestandsstatus har vi god informasjon tilgjengelig for fangststatistikk, men vi trenger mer informasjon for å evaluere effekter på bestand (f.eks. sårbarhet iht. nærhet av anlegg/lusevariasjoner innen populasjoner/år og lakseluseffekten vs. naturlig variasjon). For smoltutvandring er lokal variasjon fremdeles en kunnskapsmessig utfordring. Det må utvikles oversikt over vandringslengder i indre og ytre deler av fjorder, system for sammenligning av mellomårsvariasjoner og modellverktøy for å evaluere mellomårsvariasjonene. Utvandring av vinterstøinger av laks fins det lite kunnskap om, og vi vet heller ikke hvor sårbare de er for lakselus. Vandringshastigheter og progresjon påvirkes av topografisk kompleksitet i fjordsystemet, regionale forskjeller og variasjon mellom individene. Vi mangler også nødvendig kunnskap om vandringer til villsmolt, og har få undersøkelser om fordeling av laks i vannsøylen. Vedrørende orientering og vandringsruter må dette avklares med hensyn til luseeksponering, og dette må kobles mot miljøfaktorer. Det foreligger få eller ingen felldata fra telemetri i kystområder mot åpent hav: Vandrer fisken rett ut og dypere ned i havet? Vi har svært dårlig kunnskap om tetthet av utvandrende smolt i fjordsystemene. Her må man tallfeste antall individer i ulike fjordsystemer. Dette er et viktig og omfattende arbeid. Vi vet noe om hvor lenge voksen laks oppholder seg i fjordene før de går opp i ferskvann, men det trengs mer data fra Sør- og Vest-Norge.

Sjøørret: Kunnskapsnivået om sjøørretens atferd og livshistorie og faktorer som påvirker dette varierer. For sjøørret er det stor variasjon i livshistoriestadier. Ørret fra samme foreldre kan bli anadrom eller stasjonær, og det er manglende informasjon om sjøørretens utbredelse i

sjøen. Etter gyting i små vassdrag kan fisken enten oppholde seg i vassdraget eller gå ut i sjøen. Resident populasjon kan muligens styrke anadrom populasjon ved gjentatte lakselusangrep og prematur tilbakevandring, men kunnskap om dette trengs. Det er svært dårlig informasjon og kunnskap om bestandsstatus og fangststatistikk. Mer kunnskap trengs for å vurdere effekter på bestandsnivå (for å beskrive sårbarhet iht. nærhet av anlegg, lusevariasjoner innen populasjoner og mellom år og lusepåslagseffekten vs. naturlig variasjon). Vi vet lite om utvandringen til veteranvandrere. For leveområder i sjøen foreligger det noe informasjon om vandringslengde, opphold pelagialt vs. littoralt og sårbarhet for lus. Det er behov for mer informasjon om hovedvandringsveier, beiteområder i sjø og konsekvens av topografi og områder sjørørret oppholder seg i, vandring og oppholdstid i sjøen. Opphold i estuarier er lite undersøkt. Med hensyn til oppvandring til ferskvann er det viktig å undersøke faktorer som påvirker oppvandringstid. Ved prematur tilbakevandring mangler vi verifisering av effekter på bestander, gytesuksess og effekt på avkom. Svært dårlig kunnskap er det også om tetthet av sjørørret i fjordsystemene. For å evaluere risiko og sårbarhet må vi tallfeste antall individer i ulike fjordsystemer. Det er et stort og omfattende arbeid. Videre trengs kvantifisering av antall utvandrende sjørørret fra vassdrag som renner ut i de ulike fjordsystemene.

Sjørøye: Kunnskapen om utbredelse og livshistorie til sjørøye er god, men det er svært dårlig informasjon om fangststatistikk og bestandsstørrelser. Når det gjelder tidspunkt for utvandring til sjø har vi god informasjon om dette fra noen vassdrag. Imidlertid er kunnskapen om leveområdene i sjøen begrenset. En del data fra Finnmark finnes, men det mangler data fra sørlige Troms og Nordland. Det er noe kunnskap om vandring og oppholdstid i sjøen, og det foreligger forholdsvis gode data om oppvandring til ferskvann. Ved prematur tilbakevandring mangler en verifisering av effekter på bestander, gytesuksess og effekt på avkom. Kunnskapen om tetthet av sjørøye i fjordsystemene er svært dårlig. Man må tallfeste antall individer i ulike fjordsystemer for å evaluere risiko og sårbarhet. Dette er et stort og omfattende arbeid. Det behøves kvantifisering av antall utvandrende sjørøyer fra vassdrag som renner ut i de ulike fjordsystemene.

Når det gjelder tetthet av laks, sjørørret og sjørøye i fjordsystemene i henhold til sårbarhetsindeks, mangler det kunnskap og data. Det vil kreve fokusert satsing for å få oversikt. Det er viktig å få oversikt over bestander langs kysten for å knytte dette opp mot soneinndelinger og handlingsplaner. For hver fjord/sone kan det ut fra gyte- og oppvekstareal i nedslagsfeltet beregnes en forventet smoltproduksjon og antall utvandrende smolt av laks, sjørørret og sjørøye. Dette vil gi en sårbarhetsindeks basert på forventet antall villfisk som bruker et gitt fjordområde/sone som leveområde (vandring og oppveksthabitat). Dette arbeidet bør prioriteres.

Det er viktig å få økt kunnskap om hvordan observert lusepåslag og tilhørende beregnet dødelighet for sjørørret og laksesmolt (rusefangst, bur, trål) samvarierer med status for gytebestandene i det aktuelle området. Dette vil være viktig for å evaluere modellene, og for å vurdere bestandenes sårbarhet for endringer i lusestrykk.

Populasjonseffekter av lakselusmitte (arbeidsgruppe 3)

Populasjonseffekter av lakselusmitte er oppsummert og diskutert med fokus på kunnskap om effektene av lakselus på laksefisk; spesielt fra eksperimentelle forsøk. Resultatene fra disse forsøkene danner kunnskapsgrunnlaget for fastsetting av nåværende grenseverdier i forvaltningen av villfiskbestandene med hensyn til luseinfestasjoner.

Kunnskapsstatusen for dette feltet ansees som middels. Grenseverdiene er basert på relativt kortvarige laboratorieforsøk, og verdiene må betraktes som veiledende og som førstegenerasjons indikatorverdier. Disse verdiene trenger verifisering, og kanskje også revidering, særlig når formålet er å bestemme kritiske nivå av lakselus som grunnlag for bevaring og forvaltning.

Kunnskap om effektene av lakselus på bestander av laks, sjøørret og sjørøye diskuteres også. Kunnskapsstatusen på laks i Norge regnes som middels, mens for sjøørret og sjørøye ansees kunnskapsstatusen om bestandseffekter som dårlig.

I Norge er det gjort storskala feltundersøkelser hvor vekst og overlevelse i sjøen hos grupper av utsatt laksesmolt som er kjemisk beskyttet mot lakselus er sammenlignet med ubehandlede kontrollgrupper. Dette har gjort at vi har kunnet kvantifisere bestandseffekter av lakselus. Vi mangler imidlertid kunnskap om sammenhenger mellom lusepåslaget størrelse og direkte og indirekte bestandseffekter på laks. I tillegg er slike studier historisk begrenset til et lite geografisk område. Vedrørende bestandseffekter vet man også svært lite om hvordan effekter fra lus vekselvirker med andre dødelighetsfaktorer som f.eks. predasjon og sult.

Det er registrert til dels høye andeler av vill sjøørret med lakselusnivå over terskelverdier i områder med intensivt lakseoppdrett. Disse terskelverdiene indikerer dødelighet ut fra risikovurderinger (laboratorieundersøkelser). Vi mangler kunnskap om sammenhenger mellom estimert risiko for dødelighet i sjø og effekter på enkeltbestander av sjøørret i samme sjøområde. Det finnes per dags dato kun én undersøkelse i Norge som har kvantifisert bestandseffekter av lakselus på sjøørret ved bruk av kjemisk beskyttet vill smolt av sjøørret. Prematur tilbakevandring av sjøørret med mye lus er registrert i flere undersøkelser i Norge. Disse resultatene viser at lakselus kan ha negativ effekt på bestander i form av endret tidspunkt for vandringer, endret atferd, redusert vekst og overlevelse. Dette kommer til uttrykk som endring i størrelses- og alderssammensetning og i total eggproduksjon, og eventuelt reduksjon i antall sjøørret. Vi mangler imidlertid spesifikk kunnskap om bestandskonsekvensene av slik prematur atferd.

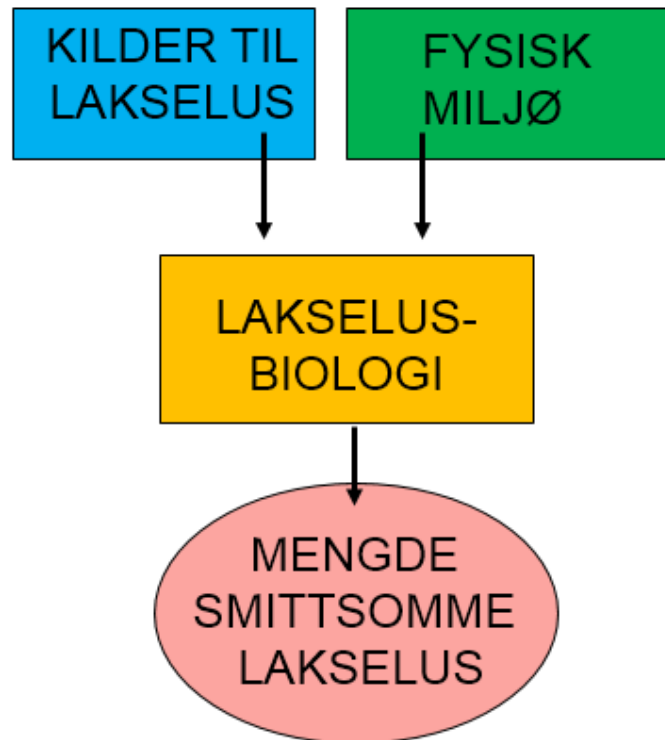
I Norge er det også registrert sjørøye med lakselusnivå over terskelverdier som tyder på dødelighet, og undersøkelser tyder på at det forekommer prematur tilbakevandring av sjørøye med mye lus. Kunnskapsbehovet knyttet til effekter av lakselus er det samme for sjørøye som for sjøørret.

I risikovurderingen til den nåværende handlingsregelen blir risiko for dødelighet definert for sjøvandrende laksesmolt, sjøørret og sjørøye innenfor ulike fjordområder begrenset i tid og rom. Dette er en populasjon som består av individer fra ulike elvebestander. En mangel ved denne tilnærmingen er at den ikke inkluderer kunnskap om status til disse bestandene. I det videre arbeidet anbefales det derfor sterkt å finne fram til en egnet metode for å legge inn en

vektet status for enkeltbestandene i grunnlaget for kategorisering etter trafikklyssystemet. Det anbefales også å videreutvikle metoden for å kvantifisere dødelighetseffekter basert på antall lus per fisk, og optimale tidspunkt for prøvetaking av populasjonen. Slik metoden framstår i dag er det disse to hovedpunktene, altså (1) «oversettelse» av lus per fisk til populasjonseffekter og (2) prøvetakingsmetodikk, som vil være mest utslagsgivende for hvordan trafikklyssystemet vil regulere oppdrettsnæringen. Metoden for å «oversette» lus per fisk til populasjonseffekter bør blant annet innebefatte effekter fra lus som ikke er direkte dødelige for individet, men som kan føre til bestandsreduksjon (f.eks. redusert vekst og reproduksjonsevne). Det er uklart hvordan dette vektet i det nåværende system.

Et sentralt spørsmål knyttet til overvåkning av lakselus på anadrome fisk i Norge er overføringsverdien av utvalget til populasjonen (definert i innledning). Dette er spesielt relevant for overvåkning av laks, ettersom lusepåslag på sjørret i mange tilfeller brukes som en tilnærming (proxy) for smittetrykk på laks. En slik bruk av data forutsetter at det er tilnærmet like prosesser som fører til lusepåslag på de to artene. Dette vet vi er beheftet med usikkerhet, men ettersom det i de fleste tilfeller ikke er fysisk mulig å få stort nok utvalg av laksesmolt ved overvåkingen, er dette den beste tilnærmingen vi har i dag. Hvis vi også i framtiden skal bruke lusepåslag på sjørret som tilnærming (proxy) for lusepåslag på laksesmolt, er det nødvendig å gjennomføre forsøk som verifiserer og kvantifiserer hvordan lusepåslag på sjørret kan relateres til lusepåslag på laksesmolt.

1. Arbeidsgruppe 1: Modellberegnet smittepress



Ørjan Karlsen, Lars Asplin, Pål Arne Bjørn, Sussie Dalvin, Elina Halttunen, Mari Myksvoll, Anne Sandvik, Rosa M. Serra Llinares, Rasmus M. Skern, Terje Svåsand og Bjørn Ådlandsvik (Havforskningsinstituttet)

Peder A. Jansen, Anja Kristoffersen og Lars Qviller (Veterinærinstituttet)

Frank Gaardsted og Ole Anders Nøst (Akvaplan-niva)

Arne Melsom (Meteorologisk institutt)

Bengt Finstad og Audun Stien (Norsk institutt for naturforskning)

Andre Staalstrøm (Norsk institutt for vannforskning)

Magne Aldrin (Norsk regnesentral)

Frank Nilsen (Sea Lice Research Centre/UiB)

Morten O. Alver, Ingrid Ellingsen og Øyvind Knutsen (SINTEF)

Helge Avlesen og Øyvind Thiem (Uni Research Computing)

Guttorm Alendal og Jarle Berntsen (UiB/Matematisk institutt)

1.1 Strømmodellering

Indikatorrapporten (Taranger mfl. 2012) beskriver at overvåkingen av lakselus skal være basert på at en predikerer områder med høy risiko for smitte av lakselus ved hjelp av modeller. Det vil si at forvaltningen får varsel dersom enkelte områder med høy sannsynlighet har overskredet grensene for miljøpåvirkning. Overvåkingen skal kunne implementeres i flest mulig områder, som gjøres enklest ved å modellere smitte av lakselus. Ved varslet risiko skal tilstanden i områdene verifiseres. Per i dag gjøres dette primært ved fangst av villfisk, tråling etter utvandrende postsmolt av laks og ruse- eller garnfangst av sjørret og sjørøye.

Fra 2014 og spesielt i 2015 ble overvåkningsprogrammet for lakselus på vill laksefisk endret for å videreutvikle systemet med modellert varsling og tilstandsbekreftelse. En storskala test av systemet med varsling og verifisering ble gjennomført i 2015. Da ble tilstanden langs hele kysten modellert.

Lakselus driver passivt i vannmassene i fjorder og langs kysten i flere dager til uker før de ikke lenger er i stand til å smitte fisk (Johnson & Albright 1991a, Stien mfl. 2005). Lakselusa utvikles gjennom to naupliestadier, som ikke er smittsomme, til kopepodittstadiet, som kan infisere fisk. Vannstrømmene kan frakte lusa betydelige avstander i løpet av perioden de er smittsomme (Asplin mfl. 2014), og den vertikale atferden til lusa har betydning for hvordan den transporteres horisontalt (Johnsen mfl. 2014, 2016). Detaljert informasjon om vannstrøm, temperaturforhold og saltholdighet der lakselusa driver, er derfor viktig for å kunne gi en presis beskrivelse av hvordan de smittsomme kopepodittene fordeler seg i rom og tid i den relativt lange levetiden de har i vannmassene.

Ferskvannsavrenning skaper et relativt tynt brakkvannslag i overflaten, gjerne bare 1–5 meter tykt. Strømhastighetene i brakkvannslaget vil typisk være 0,1–0,2 m/s, en strømkomponent som kan vare mange dager. Brakkvannslaget er svært utsatt for vindblanding.

Ferskvannsstrømmen vil bli påvirket av jordrotasjonen i fjorder bredere enn 1–2 km, og det betyr at strømmen bøyes av mot høyre. Utgående overflatestrøm vil derfor følge høyre fjordside sett mot fjordmunningen. Dersom brakkvannslaget og tilhørende strøm passerer ut gjennom en fjordmunning til havet eller et større basseng, vil den igjen bøyes av mot høyre.

Den direkte vinddrevne strømmen er også konsentrert til overflatelaget, og vertikal utstrekning er maksimalt 10–20 meter avhengig av varighet og styrke på vinden samt lagdelingen av vannmassene i overflaten. Hastigheten til den vinddrevne strømmen kan være svært høy helt i overflaten (> 1 m/s), men denne avtar raskt fra overflaten og nedover i dypet. Lagdeling, overflatebølger og turbulent blanding vil kunne endre denne profilen. Varigheten av en strømeperiode pga. vind er gjerne bare noen timer inne i fjordene siden vind- og værforholdene langs norskekysten er dominert av lavtrykkspassasjer og posisjonen til polarfronten i atmosfæren.

Tidevannet påvirker hele vannsøylen, og oppstår ved at en lang bølge i vannstanden forplanter seg nordover langs kysten av Vestlandet, Trøndelag og Nord-Norge. I fjordmunningene brer vannstandsendingen seg innover med høy hastighet (forplantningshastighet gjerne 50–100 m/s avhengig av totaldypet), og en nærstående svingning etableres i fjordens lengde.

Topografiske forhold vil påvirke tidevannsstrømmen i stor grad. I de dype og relativt brede

delene av fjorden vil strømmen fra tidevannet ha beskjeden hastighet, ofte under 0,1 m/s. I smale sund og over grunnere terskler på bunnen kan derimot tidevannet akselerere, og hastighetene kan bli høye (langt over 1 m/s). Samtidig vil terskelen blokkere tidevannsstrømmen, og hastighetene kan bli svært lave (noen mm/s) et stykke under terskeldyp. Varigheten av tidevannsstrømmen i en retning er vanligvis bare 6 timer før den snur og strømmer motsatt retning i nye 6 timer. Månefasene skaper forskjeller i tidevannet med de høyeste verdiene i tidsrommene rundt fullmåne og nymåne.

Strøm fra indre, horisontale trykkforskjeller skapes ved at vannmasser med ulik tyngde havner side om side. Slike trykkforskjeller må utlignes umiddelbart, og det oppstår indre bølger og strøm. Vinddreven oppstrømning eller nedstrømning av vann mot eller fra land i brede fjorder eller ute på kysten kan også føre til en vertikal transport av vann og dermed endringer i lagdelingen (Asplin mfl. 1999, Klinck mfl. 2010, Stigebrandt 2012). Også indre bølger som forplanter seg langs kysten kan skape endringer i lagdeling langs kysten og dermed trykkforskjeller i forhold til vannmassene inne i fjordene. Strøm skapt av indre trykkforskjeller foregår typisk der lagdelingen i fjorden er størst, fra overflaten og ned til 10–50 meter. Strømretningen kan være både inn fjorden og ut fjorden (avhengig av hvilken fase den indre bølgen har), og varigheten vil kunne være mange dager. Strømhastigheten i slike episoder er ca. 0,1–0,4 m/s.

Totalstrømmen vil være summen av strømkomponentene skapt av de ulike drivkreftene. På mindre skala vil også andre komponenter bidra, som ikke-lineære interaksjoner mellom komponentene, effekten av blanding og lagdeling av vannmassene, interaksjon med overflatebølger og turbulens. Siden disse varierer med ulik periode og størrelse, kan totalstrømmen være komplisert med variasjon både vertikalt og horisontalt og i tid.

1.1.1 Strømmodeller

Utgangspunktet for moderne strømmodeller er i prinsippet relativt likt ved at de løser det samme ligningssystemet. Det kan være noen ulikheter bl.a. i forhold til hvilken lengdeskala modellen er utviklet for. Moderne strømmodeller beregner tidsutviklingen av verdier for todimensjonal vannstand og isdekke, og tredimensjonal strøm, saltholdighet og temperatur i et diskret numerisk beregningsgitter. En viktig parameter for et godt resultat er oppløsning på beregningsgitteret, og en stor forskjell mellom dagens strømmodeller er hvordan beregningsgitteret er definert både horisontalt og vertikalt. Horisontalt velges typisk et firkantet rutenett eller et trekantet. Vertikalt kan en velge mellom koordinater i faste dyp, som strekkes i forhold til bunndyp og overflateheving, eller en kan bruke tetthetsflater som vertikalkoordinat. Hybrider av disse finnes også.

Kvaliteten på resultater er kritisk avhengig av kvaliteten på starttilstanden for simuleringen, kvaliteten på resultater er kritisk avhengig av kvaliteten på starttilstanden for simuleringen, drivkrefter og grenseverdier, og mangler her reduserer kvaliteten på den modellerte strømmen tilsvarende. Hva som er nødvendig for å beskrive spredning av vannmasser i fjorder og kystområder, er foreløpig ikke avklart – dvs. i hvor stor grad man trenger å inkludere strøm på de korteste lengde- og tidsskalaene.

Romlig oppløsning av beregningsgitteret er en parameter som avgjør i hvilken grad modellen kan beskrive variasjon av strømkomponenter på kort lengdeskala. Spesielt oppløsningen av topografi langs norskekysten kan være utfordrende, og smale fjorder og sund vil trenge en oppløsning på flere horisontale gitterruter for at strømmen skal kunne beskrives presist. En annen lengdeskala som det er viktig å løse opp er den såkalte interne deformasjonsradiusen (baroklin Rossby-Radius) som typisk er mellom 3 og 5 km langs norskekysten. Fordelene med en høyere oppløsning er at strømmen kan beskrives mer presist. Ulempene er at beregningene blir betydelig mer krevende, og at høyere oppløsning i rom må følges opp med mer detaljert beskrivelse av drivkrefter, topografi og forhold som f.eks. ulik bunnfriksjon (fjell eller tareskog) og midlertidige installasjoner som oppdrettsanlegg.

1.1.2 Observasjoner for modellresultatvalidering

En fortløpende validering av strømmodellresultatene vil være viktig, og det er ønskelig med rutinemessig innsamling av observasjoner fra felt. Observasjoner representerer en uavhengig kilde til informasjon i forhold til modellresultatene og kan derfor gi uttrykk for nøyaktigheten til disse. Både observasjoner av strøm, saltholdighet og temperatur kan brukes til modellvalidering. Innsamling av saltholdighet og særlig temperatur er relativt enkelt å gjennomføre.

Et viktig forbedringsområde for strømmodellering i kystnære farvann er tilgang til (sanntids-) observasjoner av overflatestrøm med høy romlig oppløsning. Dette vil kunne gi en mer pålitelig beskrivelse av overflatestrøm fra modellberegninger med assimilerte data. Byggesteinene som må på plass for å oppnå et kvalitetsprang i varslingen er 1: utbygging av et nettverk av strømradarer langs norskekysten og 2: utvikling og implementering av verktøy for å utnytte strømobservasjonene i et modelleringsmiljø.

I forbindelse med en av de sporadiske kampanjene med radarobservasjoner har Meteorologisk institutt gjennomført en utprøving av et modellsystem som tar slike observasjoner i bruk til strømmodellering (Röhrs mfl. 2015, Sperrevik mfl. 2015). Resultatene fra en sammenlikning av modellresultater der det er benyttet radarobservasjoner og uavhengige observasjoner av strøm, viser at påliteligheten til modellberegningene blir merkbart bedre. Det er også svært nyttig å ha tilgang til samtidige observasjoner fra profilerende instrumenter som måler fordelingen av varme og saltholdighet i dypet. En annen erfaring fra studien er at utnyttelse av radarobservasjoner er krevende i forhold til tilgjengelige dataressurser. En sannsynlig utvikling tilsier at modellene som utnytter radarobservasjonene vil måtte settes opp med en mer grovmasket representasjon av kysten. Det vil derfor også være nyttig med etablering av et modellmiljø med gjensidig utveksling av informasjon mellom modellberegninger med ulik romlig oppløsning (såkalt toveis nøsting). Dette er en forholdsvis ny teknologiutvikling som vi foreløpig har begrenset erfaring med i Norge.

1.1.3 Den hydrodynamiske modellen i bruk på Havforskningsinstituttet

Strømmodeller brukes aktivt i forskning og rådgivning, og omfanget øker (Ådlandsvik & Sundby 1994, Budgett 2005, Vikebø mfl. 2005, Myksvoll mfl. 2011). På begynnelsen av 2000-tallet ble også strømmodeller for fjord- og kystområder knyttet til rådgivning i forbindelse med akvakultur (Asplin mfl. 2004, Skogen mfl. 2009). Havforskningsinstituttet har valgt ikke å utvikle sin egen strømmodell, men benytter internasjonalt anerkjente og åpne modeller med mange brukere. Vi ønsker også å bruke samme modellsystemer som våre samarbeidspartnere, og da særlig Meteorologisk institutt.

Instituttet opererer modeller for havområder med 4-20 km romlig oppløsning, en kystmodell som dekker hele Norge med 800 m oppløsning samt fjordmodeller med 50-200 m oppløsning.

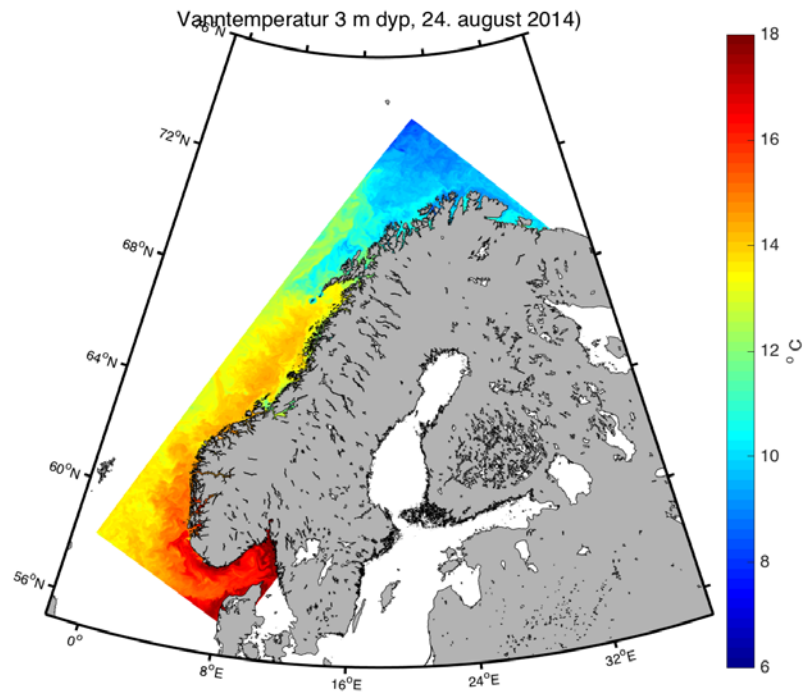
Strømmodellen som er mest brukt ved Havforskningsinstituttet er Regional Ocean Modeling System (ROMS) (Shchepetkin & McWilliams 2005, Haidvogel mfl. 2008). Andre modeller er Bergen Ocean Model (BOM), Princeton Ocean Model (POM), NEMO og MICOM. Instituttet opererer også atmosfæremodellen WRF (Skamarock mfl. 2008).

Like viktig som den spesifikke strømmodellen som brukes er infrastrukturen omkring modellen med tilrettelegging av bunntopografi, initialverdier, drivkrefter og grensebetingelser. For fjord- og kystområder har vi utviklet modelloppsett, NorKyst800 og NorFjords, som forenkler arbeidet med å sette opp simuleringene i betydelig grad.

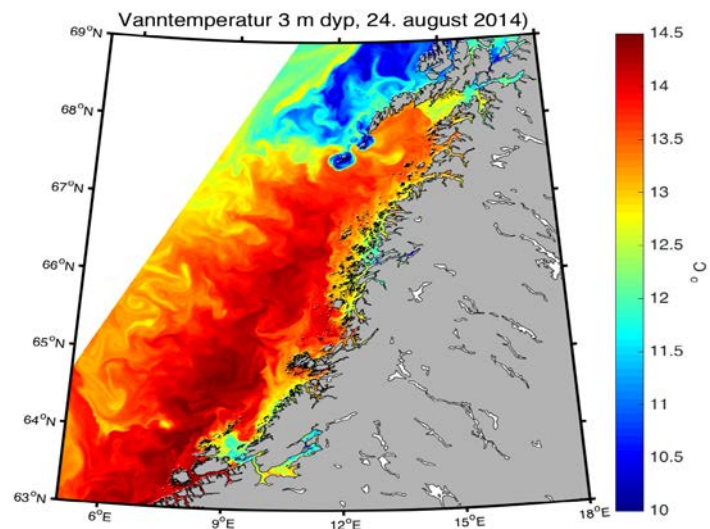
NorKyst800 er et modellsystem utviklet på Havforskningsinstituttet i samarbeid med Meteorologisk institutt og NIVA (Albretsen mfl. 2011). I NorKyst800 er strømmodellen ROMS implementert med et 800 meter horisontalt romlig gitter som dekker hele norskekysten. Vertikalt er det 35 terrengfølgende nivåer, med høyest oppløsning nær overflaten hvor lakselusa oppholder seg. NorKyst800 tillater en automatisert strømsimulering i perioden fra ca. 1950 fram til i dag ved at nødvendige data tilrettelegges med en enkel programstyring. NorKyst800 kjøres operasjonelt av Meteorologisk institutt med produksjon av daglige 36-timers prognoser.

NorKyst800 med ca. 2600 ganger 900 ganger 35 volumelementer i beregningsgitteret, er i dag nær den praktiske størrelsen en modellsimulering som skal dekke hele norskekysten kan ha.

Eksempel på resultat fra NorKyst800 er vanntemperatur i 3 m dyp for 24. august 2014 (figur 1.1). Vi ser her at modellområdet strekker seg et godt stykke til havs samtidig som det løser opp de fleste fjorder. En illustrasjon av detaljene modellen viser ses i utsnittet for området Trøndelag–Troms (figur 1.2).

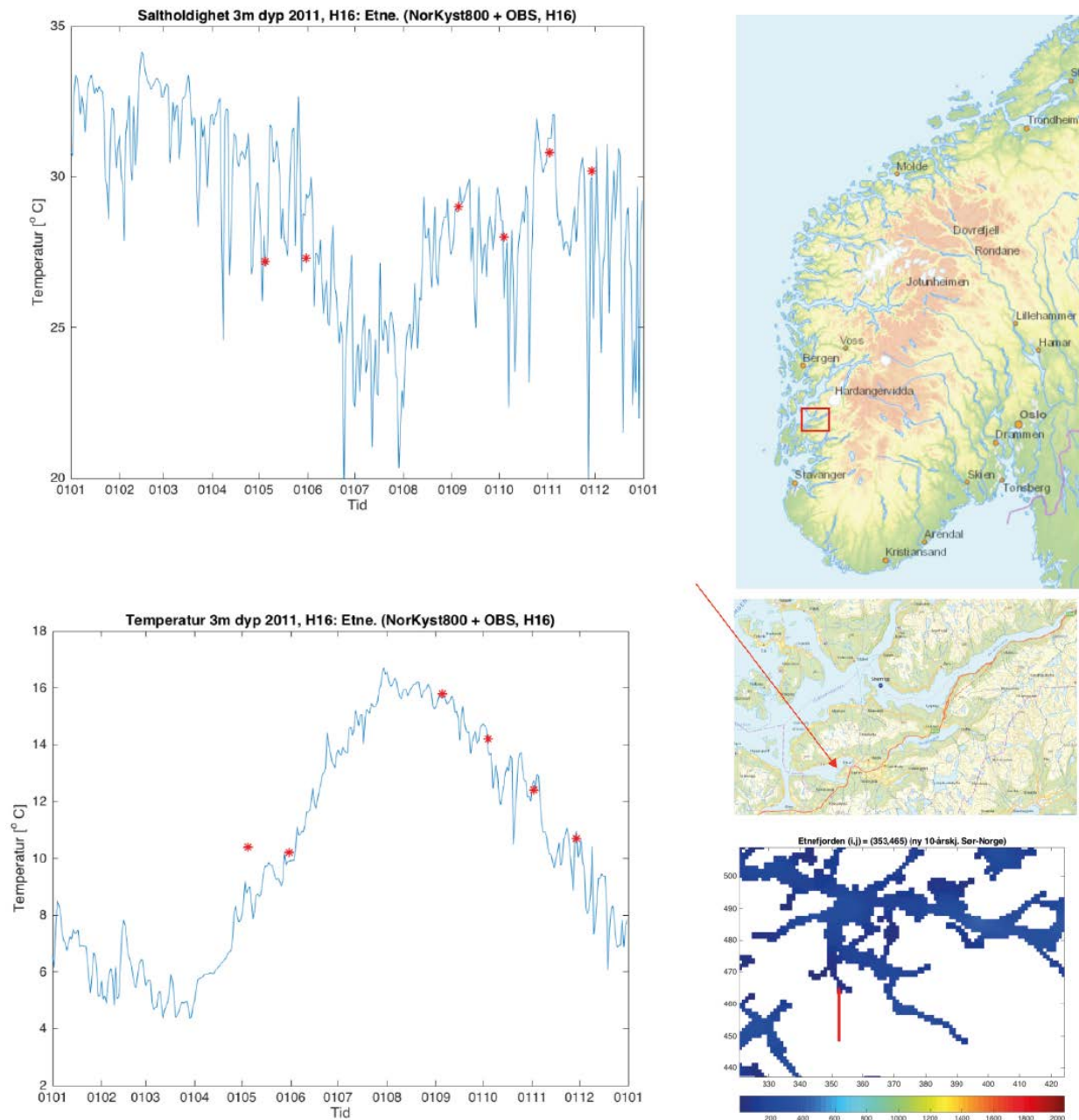


Figur 1.1. Temperatur i 3 m dyp beregnet med modellsystemet NorKyst800. Hele modellområdet er vist.



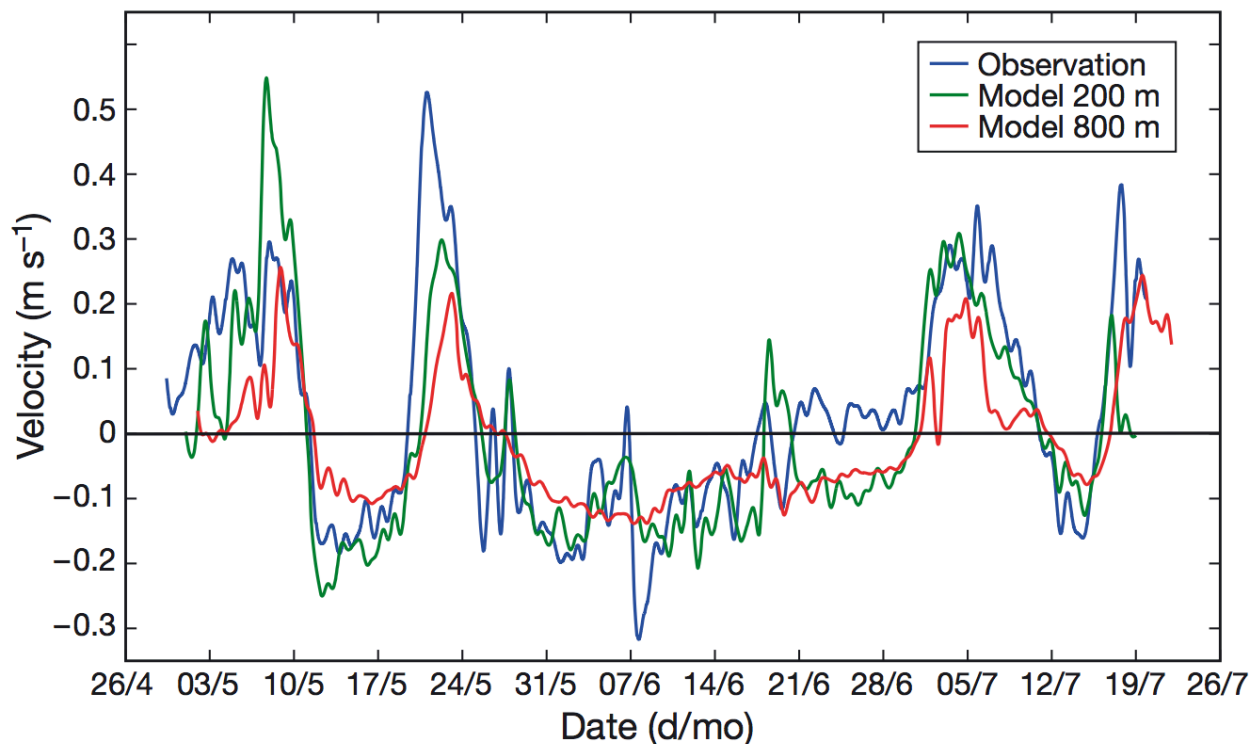
Figur 1.2. Temperatur i 3 m dyp beregnet med modellsystemet NorKyst800. Utsnitt for kyststrekningen Trøndelag –Troms.

Selv om NorKyst800 i Hardangerfjorden ikke har en ideell romlig oppløsning av beregningsgitteret, finner vi at resultatene likevel beskriver utviklingen av saltholdighet og temperatur i 3 m dyp på en god måte (figur 1.3).



Figur 1.3. Saltholdighet og temperatur fra NorKyst800 (heltrukken linje) og observasjoner (røde prikker) i 3 m dyp fra Etnefjorden i Hordaland i 2011. På høyre side er området markert med rød firkant, posisjonen til dataene med rød pil og modellgitteret i nederste figur (rotert med klokka i forhold til nord).

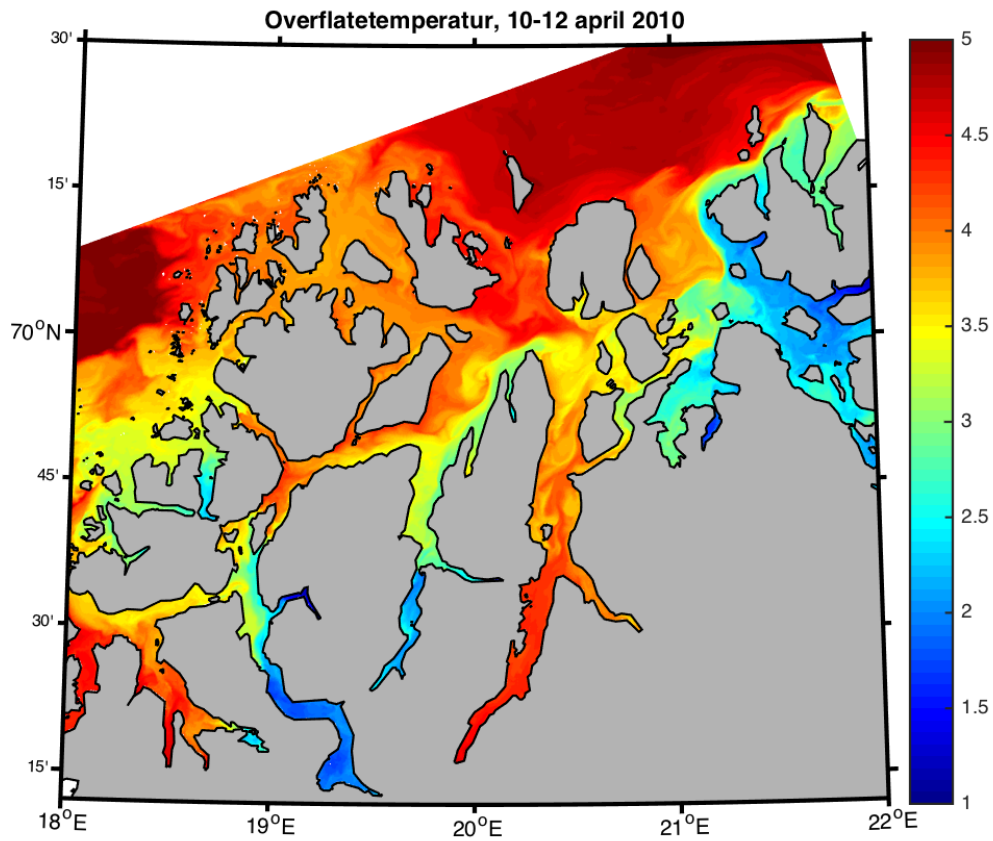
Sammenligner vi strømodellresultater fra en lokalitet midt i Hardangerfjorden for 10 m dyp med observasjoner, ser vi at for den lavpassfiltrerte strømkomponenten langs fjordaksen (tidevannet er fjernet), beskriver både strømodellen med 200 m romlig oppløsning (NorFjords) og NorKyst800 med 800 m romlig oppløsning hovedtrekkene til den observerte strømmen (figur 1.4).



Figur 1.4. Simulert og observert strømkomponenten langs fjordaksen fra en posisjon midt i Hardangerfjorden. Positive verdier er strøm inn fjorden (Johnsen mfl. 2014).

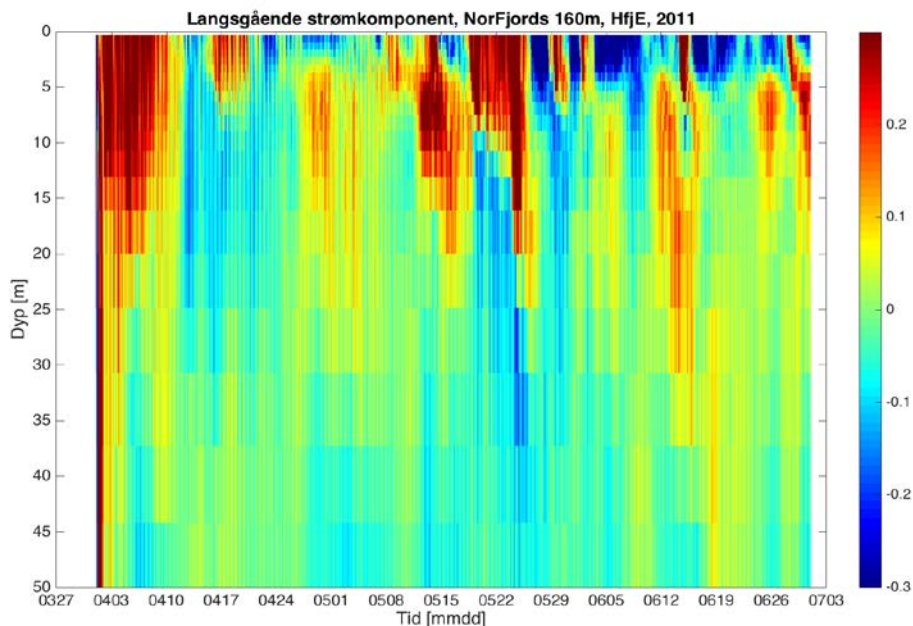
Resultatene fra NorKyst800 gir altså en rimelig god beskrivelse av forholdene langs kysten og i de fleste fjordene, men det er likevel nødvendig med høyere gitteroppløsning i smalere fjorder. Derfor har Havforskningsinstituttet utviklet modellsystemet NorFjords som er tilsvarende NorKyst800 men med høyere gitteroppløsning (50–200 m). Siden finere gitteroppløsning enn ~800 m er i dag for omfattende til å kjøres for hele landet i ett slik vi gjør med NorKyst800, setter vi derfor opp NorFjords for begrensede områder innenfor NorKyst800-området. Den høyeste oppløsningen vi vanligvis benytter er 160 meter, som gir tilfredsstillende resultater, gitt tilgangen på drivkrefter og grenseverdier. NorFjords-systemet, sammen med åpne grenseverdier fra NorKyst800, gjør oss i stand til å simulere et hvilket som helst sted langs kysten. Et automatisert system knyttet til databaser og implementasjoner for ulike tungregnemaskiner, muliggjør oppsett av modellen med bunntopografi, drivkrefter og grenseverdier i løpet av kort tid (timer).

Et eksempel på resultater fra NorFjords er resultater for overflatetemperatur fra Nord-Troms for 11. april 2010 (figur 1.5).



Figur 1.5. Overflatetemperatur for 11. april 2010 kl 01:00 beregnet med NorFjords med 200 m romlig horisontal gitteroppløsning.

En sammenligning mellom simulert strøm fra NorFjords (figur 1.6) og observasjoner av strøm fra Hardangerfjorden viser at modellsystemet i stor grad gjenskaper den reelle strømmen. Det vil være noen forskjeller i verdi, siden observasjonen gjelder et lite volum, mens simuleringen gjelder gjennomsnittsverdien for et volum med overflate 160 meter ganger 160 meter og variabel vertikal utstrekning fra ca. 20 cm nær overflaten til noen meter i dypet.



Figur 1.6. Simulert vertikalprofil av strømkomponenten langs fjordaksen fra en posisjon midt i Hardangerfjorden, tilsvarende posisjonen til strømobservasjonen. Positive verdier er strøm inn i fjorden.

1.1.4 Andre nasjonale modellmiljø

Det er flere miljø i Norge som arbeider med strømmodeller på fjord- og kystskala. Her gis en kort oversikt over miljøene og de modellsystemene de bruker.

Utgangspunktet for moderne strømmodeller er i prinsippet relativt likt ved at de løser det samme matematiske ligningssystemet, men med forskjeller i valg av numeriske metoder og måten modellsystemene anvendes på. Kvaliteten på modellresultatene er i første omgang avhengig av kvaliteten på data som er brukt som starttilstand til modellen, drivkrefter, randverdier og modellørens erfaring. En annen viktig parameter er oppløsningen på beregningsgitteret, som legger begrensning på hvilken fysikk modellen klarer å gjenskape. Moderne strømmodeller beregner tidsutviklingen av verdier for todimensjonal vannstand og isdekke, og tredimensjonal strøm, saltholdighet, temperatur og turbulens. Disse verdiene kan brukes til å estimere spredning av partikler og oppløst materiale.

SINTEF

SINTEF jobber i hovedsak med modellen SINMOD, men også med ROMS. SINMOD er et egenutviklet 3D-koblet hydrodynamisk, kjemisk og biologisk modellsystem som har vært i kontinuerlig utvikling og bruk ved SINTEF siden 1987 (Støle-Hansen & Slagstad 1991, Slagstad & McClimans 2005, Wassmann mfl. 2006). Modellen er en endelig-differansmodell med z-koordinater (faste dyp) i vertikalen. Modellen har vært brukt i en lang rekke vitenskapelige publikasjoner og rapporter. Modellen har vært brukt i en lang rekke

vitenskapelige publikasjoner og rapporter. Modellen kjøres på områder av ulik størrelse med oppløsninger fra 12 km til 160 meter. Den har også vært brukt på enda finere skala. SINMOD har en integrert partikkelspredningsmodul som blant annet har vært brukt til å simulere spredning av lakselus. I tillegg er det utviklet en mer avansert Eulersk-modell for planktoniske stadier.

Meteorologisk institutt

Meteorologisk institutt (MET) har et nært samarbeid med Havforskningsinstituttet om strømmodellering og validering, og bruker samme modellsystem. Instituttet produserer daglig oppdaterte varsler for ulike beregningsområder med ROMS, med romlig oppløsning fra 20 km til 800 meter. De operasjonelle beregningene for kystnære områder gjøres med en NorKyst800-konfigurasjon som er utviklet i samarbeid med Havforskningsinstituttet og NIVA som beskrevet over. Resultater fra alle de operasjonelle ROMS-konfigurasjonene er fritt tilgjengelige fra <http://thredds.met.no/thredds/fou-hi/fou-hi.html>, som oppdateres automatisk 1–2 ganger om dagen.

Akvaplan-niva

Akvaplan-niva bruker tilgjengelige modellsystemer, ROMS og FVCOM (Finite Volume Community Ocean Model; Chen mfl. 2003, 2006). FVCOM skiller seg fra de andre modellene ved at den er horisontalt diskretisert på trekantene av varierende størrelse i stedet for kvadrater. Dette gir fleksibilitet fordi et ustrukturert beregningsgitter bedre kan tilpasses kystlinjen og dermed åpner for høyere oppløsning i trange farvann samtidig som modellen kan dekke et stort område. FVCOM er bl.a. brukt på et modellområde som dekker Finnmark. Når det gjelder ROMS for norskekysten brukes standardoppsett av NorKyst800 (utviklet av HI, MET og NIVA) og NorFjords (utviklet av HI).

Norsk institutt for vannforskning

NIVA bruker for tiden havmodellene GEMSS, ROMS og FVCOM, den sistnevnte kun i samarbeid med Akvaplan-niva. NIVA har brukt ROMS siden 2006 i en lang rekke prosjekter, mange med fokus på smittespredning mellom oppdrettsanlegg (se f.eks. Staalstrøm mfl. (2010)). GEMSS (<http://gemss.com>) er en vannkvalitetsmodell med fleksible koblinger mellom sedimenttransport, biologi, bakteriedynamikk, larvespredning m.m.

Uni Research/Universitetet i Bergen

Modellen som blir mest brukt er Bergen Ocean Model (BOM), som er utviklet på Universitetet i Bergen i samarbeid med Uni Research. BOM kan plasseres i samme kategori som ROMS. Modellen er blant annet brukt til å beregne spredning fra oppdrettsanlegg. Det er to styrker med BOM som er utfyllende i forhold til ROMS: Den første er at modellen innehar mer korrekt fysikk på mindre skala (ikke hydrostatisk) da den ikke gjør forenklinger av

ligningene som de andre modellene gjør. Det andre er at modellen er svært beregningseffektiv på komplekse fjordområder som inneholder mye land sammenlignet med ROMS. Modellen inneholder også en nyutviklet algoritme for å regne ut akselerasjon av vannmasser i områder med bratt bunntopografi.

Veterinærinstituttet

Veterinærinstituttet har laget en deterministisk modell for produksjon og spredning av lakselus som kan predikere tetthet av lakseluslarver langs kysten basert på lakselustellinger i oppdrettslokaliteter (Kristoffersen mfl. 2014). Modellen brukes til å predikere påslag av lakselus i oppdrettsanlegg og laksefisk der man kjenner til hvor fisken har vært og når den har vært der. Den kan også predikere lusepåslag på villfisk under de samme forutsetningene.

Overvåkningsdata som rapporteres inn til Veterinærinstituttet hver uke brukes til å beregne produksjon av nauplii-larver fra de enkelte lokalitetene. Lokalitetene rapporterer tre gjennomsnittsverdier hver uke, herunder antall fastsittende lus, antall preadulte og voksne hannlus samt antall voksne hunnlarver fra alle fiskene som blir talt. Produksjonsdelen av modellen bruker antall laks i hver oppdrettslokalitet, rapporterte gjennomsnittstall for hunnlarver og vanntemperaturer i en populasjonsdynamisk modell (Stien mfl. 2005). Spredningsdelen beregner relativ risiko for infeksjon som en funksjon av avstand til oppdrettslokalitetene (Aldrin mfl. 2013), og den skiller mellom eksternt og internt infeksjonspress i oppdrettsanleggene. Modellen tar ikke hensyn til bevegelser i vannmassene.

For å predikere påslag av lakselus på fisk til gitte tidspunkt brukes utviklingsrater fram til smittsomt stadium, en fast dødsrate, samt den forventede tiden det tar for en lakselus å finne en vert. Modellen kan ekstrapoleres videre gjennom utviklings- og dødsrate for å skille mellom fastsittende, preadulte og voksne lakselus. Modellen predikerer en relativ indeks for infeksjonspress, og ikke antall lakselus per fisk. Det bør imidlertid la seg gjøre å beregne et forhold mellom infeksjonspress og antall lakselus på fisk som man vet hvor har oppholdt seg, for eksempel gjennom empiriske studier med smoltbur.

Alle modeller av naturlige fenomener hviler på en rekke forutsetninger. Denne modellen bygger på populasjonsmodellen publisert i Stien mfl. (2005), og forutsetter at infeksjonspresset avhenger av mengden infektive kopepoditter i vannmassene. Modellen er validert gjentatte ganger (Kristoffersen mfl. 2014, Qviller mfl. 2016, Aldrin 2016), og de sterke korrelasjonene mellom beregnet infeksjonspress og lusepåslag på fisk, både i oppdrett og i smoltbur viser at disse forutsetningene er rimelige. Modellen presterer bedre enn andre kjente modeller for spredning av lakselus, med hensyn til å predikere påslag og smitteutvikling.

1.1.5 Inngangsverdier og drivkrefter

Bunntopografi

Relevans: **Stor**.

Kunnskapsstatus: **God**. Vi har god kjennskap til hvordan bunntopografien virker inn på de oseanografiske prosessene, og bunntopografien inngår alltid i strømmodeller. Den viktigste datakilden for fjord- og kystfarvann er Statens kartverk. Kvaliteten på tilgjengelige bunndata varierer noe geografisk, men er tilstrekkelig for oppløsning ned mot 160 meter. Ved høyere oppløsning er kvalitet av kystkontur- og bunndata en utfordring. I den forbindelse er også militær klassifisering en flaskehals.

Tidevann

Relevans: **Stor**.

Kunnskapsstatus: **God**. Tidevann er en relativt enkel prosess som er godt representert i alle strømmodeller i dag. Tidevannet til regionale modeller baseres som regel på data fra mer storskala modellsystemer (f.eks. TPXO).

Randbetingelser

Relevans: **Stor**.

Kunnskapsstatus: **God/Middels**. En regional modell er avhengig av en god beskrivelse av hydrografi og strøm på den ytre randen til modellområdet. Dette gjøres vanligvis med *nøsting* hvor resultater fra en grovere modell brukes på randen. Flere slike modellarkiv er tilgjengelig på 4 km skala for de nordiske hav. I tillegg er slike arkiv tilgjengelig fra internasjonale kilder, slik som f.eks. Copernicus (<http://marine.copernicus.eu/>). Svakheter i arkivene som brukes påvirker i stor grad resultatene i den regionale modellen. Det er derfor viktig at randbeskrivelsen inngår i et større valideringsopplegg. Det må også her nevnes at ustrukturerte grid med variabel oppløsning kan redusere antall nivå en må nøste modellsimuleringene.

Ferskvannsavrenning

Relevans: **Stor**.

Kunnskapsstatus: **God/Middels**. Ferskvannsavrenning er en viktig drivkraft for strøm, spesielt i fjorder. Data for ferskvannsavrenning er tilgjengelig gjennom samarbeid med Norges vassdrags- og energidirektorat. Inngangsdata til modeller kan baseres på data for de enkelte elvene i et aktuelt område, eller hydrologiske modelldata. I enkelte områder er det mangel på måledata fra elvene. Slike data er viktig for å kvalitetssikre hydrologiske modelldata.

Vind- og atmosfæredata

Relevans: **Stor**.

Kunnskapsstatus: **God**. Atmosfæriske drivkrefter, spesielt vind, er viktige drivkrefter for strøm. Vindmodeller har typisk en oppløsning på 2–4 km. Dette vil si at topografien i fjordområder ofte ikke er oppløst i vindmodellen og derfor heller ikke representert i modellresultatene. Fjorder har en tendens til å rette vinden langs fjordene, slik at en utilstrekkelig oppløsning i vindfeltet som brukes som inngangsverdier kan gi feil i de vinddrevne strømmene i havmodellen. Av denne grunn brukes ofte en egen høyoppløselig vindmodell for å nedskalere vindfeltet lokalt. Typiske datakilder er modellresultater fra MET og nedskalering med atmosfæremodellen WRF (wrf-model.org).

1.1.6 Modelldynamikk

Modellopløsning

Relevans: **Stor**.

Kunnskapsstatus: **Middels**. Modellopløsningen angir den minste skalaen som modellen kan håndtere. For grov oppløsning gjør at smale fjorder blir dårlig representert eller i verste fall ikke tas med i modellsimuleringen. En oppløsning på 800 meter gir gode resultater for åpne kystfarvann og store fjorder, men blir grovt i trange farvann. NorKyst-simuleringer bør derfor suppleres med finere modeller ved behov.

I tillegg til å løse opp kystlinje og topografi er god oppløsning viktig for å få med småskala dynamikk slik som virvler og fronter. Når modellen løser opp flere småskalaeffekter vil spredningen ofte foregå som plumer og filamenter, noe som gjør at områder nær hverandre kan ha store forskjeller i lusekonsentrasjon.

Med dagens modelloppsett blir slike småskalaprosesser parameterisert på en enkel måte. Det må forventes, men det er ikke klart i hvilken grad, at oppløsning av slike prosesser bidrar til bedre beskrivelse av regionalt smittepress på villfisk over tid.

Strøm er kaotisk og bortsett fra enkelte topografiske effekter har prosesser på denne skalaen lav prediktabilitet (treffer ikke riktig sted tid til riktig tid). En god modell på denne skalaen kan imidlertid representere prosessene godt statistisk, som f.eks. riktig størrelse og frekvens av virvler. Lokale småskala-modeller er derfor viktig for å få bedre kunnskap om prosessene som brukes til å forbedre parameteriseringen i grovere modeller over større områder

Høy oppløsning er en nødvendig betingelse for å studere slike prosesser. I tillegg er kvaliteten på de numeriske metodene viktig. For eksempel kan høy numerisk diffusjon i modellen ødelegge dynamiske strukturer som modellen i prinsippet kan løse opp.

Et interessant alternativ er modeller med ustrukturert beregningsgitter der oppløsningen varierer med kystlinje og topografi. I en slik modell kan for eksempel trange sund ha høyere oppløsning enn åpne havområder. Denne tilnærmingen gjør at en kan dekke et større modellområde ved å “spare” oppløsning til delområder der behovet er størst. En slik modell (FVCOM) er nylig tatt i bruk for deler av kysten. Mer erfaring med bl.a. validering og

publisering er nødvendig for å vurdere dette som en erstatter for de mer tradisjonelle modellene.

Problemstillingene om modellopløsning er utfordrende fordi en økning i oppløsning krever i første omgang økt behov for regnekapasitet, hvilket er en begrenset ressurs. I praksis vil modellopløsning derfor være et kompromiss mellom ønsket detaljeringsgrad i modellen og tilgjengelig regnekapasitet. For at økt oppløsning skal være effektiv må også drivkreftene være tilgjengelig på tilsvarende skala.

Blanding av vannmasser

Relevans: **Stor**.

Kunnskapsstatus: **Middels**. Vertikale blandingsprosesser i numeriske havmodeller er representert gjennom parameterisering av turbulens. Horisontal blanding skjer på gridskala og parameteriserer for eksempel virvler som ikke er oppløst. I tillegg har horisontal blanding en teknisk betydning ettersom den kan dempe numerisk støy som kan oppstå. Kvaliteten på disse parameteriseringene avhenger i første omgang av fysikken som inngår og deretter av den numeriske implementasjonen. Det finnes ingen ideell parameterisering under alle forhold, hva som fungerer godt avhenger av hvilke fysiske prosesser som er viktig i området.

Parameterisering av blandingsprosesser følger ikke direkte fra de hydrodynamiske grunnligningene. Det er et område hvor modeller har ulike løsninger og noen modeller (deriblant ROMS) har mange alternativer. For å øke kunnskapsnivået på dette fagområdet i norske kyst- og fjordfarvann anbefales sammenlignende modellstudier med dertil egnet måleprogram som fasit.

1.1.7 Validering

Validering av beregnet strøm og hydrografi

Relevans: **Stor**.

Kunnskapsstatus: **Middels**. Godt samsvar mellom modell og virkelighet fordrer at både selve modellen og modellens inngangsdata og initialbetingelser er gode nok. En kan derfor ikke validere en modell en gang for alle, men må etterprøve at modellen gir gode nok resultater for de geografiske områdene som studeres.

Tilgang på data for validering av modeller er avhengig av relativt kostbare måleprogrammer og/eller infrastruktur for observasjon av kyst- og fjordfarvann. Det aller meste av norske hydrografiske data er tilgjengelig fra Norsk marint datasenter (NMD). Det er langt færre observasjoner av strøm og mange av disse observasjonene er vanskelig tilgjengelig og har udokumentert kvalitet. Det er behov for tilsvarende database med kvalitetssikrede observasjoner av strøm. Det vil derfor i praksis alltid være mindre data tilgjengelig enn en ideelt sett skulle ønske.

Havforskningsinstituttets modellsystem (NorKyst800 og NorFjords) er validert mot instituttets faste hydrografiske stasjoner og mer detaljert i utvalgte fjordområder (Hardangerfjorden, Folda og Porsangerfjorden). Det er imidlertid behov for ytterligere validering og dokumentasjon. Da fortrinnsvis i forbindelse med sammenlikning med andre modeller og tilpasset måleprogram som skissert under, se forslag under «Feltlaboratorium».

Validering av spredningssimuleringer for lakselus

Relevans: **Stor**.

Kunnskapsstatus: **Dårlig**. Det er svært utfordrende å validere spredningssimuleringer for lakselus, da vi ikke har metoder som effektivt kan måle konsentrasjonen av lakseluskoepoditter. Selv om en kunne måle konsentrasjonen i et punkt, ville det også vært utfordringer knyttet til den forventede flekkvise fordelingen.

Siden smittedosen i praksis ikke er observerbar, må en bruke indirekte metoder basert på smitteeffekt, som påslag av lus på vill fisk, fisk i bur eller i oppdrettsanlegg. De beste måledata som er tilgjengelige på dette punktet er nok målinger av lusepåslag på fisk i bur. Disse metodene gir en indikasjon på smittepresset, men det gir bare en måling av det akkumulerte smittepresset over en viss tidsperiode. I tillegg kommer feilkilder knyttet til andre faktorer (f.eks. temperatur og lokale strømforhold) som kan påvirke påslaget av lus uavhengig av konsentrasjonen av koepoditter. Det er derfor vanskelig å estimere konsentrasjoner av lakseluskoepoditter ut fra disse målingene. Det gjennomføres allerede valideringsstudier på dette området; et viktig arbeid som må fortsette.

1.1.8 Anbefalinger/videre arbeid for å forbedre dagens modellverktøy

Vi har i denne rapporten beskrevet kunnskapsstatusen for en rekke aspekter ved numeriske strømmodeller, og NorKyst800-systemet er på høyde med rådende kunnskap.

Den viktigste begrensningen i NorKyst800-modellsystemet i dagens oppsett ligger i modellopløsningen. Dette representerer ikke et kunnskapshull, men en begrensning i hva som er praktisk gjennomførbart landsdekkende med dagens tilgang på regneressurser. Denne utfordringen møtes delvis ved at finere modeller kan nøstes inn i Norkyst800-modellen for utvalgte produksjonsområder etter behov. Tungregning, tilgang til superdatamaskiner, er tilstrekkelig for å kjøre dagens modellsystemer. Tungregning er imidlertid en flaskehals for videre utvikling mot høyere oppløsning.

Arkiv med nødvendige data for å kjøre strømmodeller på en tilfredsstillende måte bør tilrettelegges nasjonalt med en åpen tilgjengelighet. Det bør etableres et program for utbygging av strømradarer langs norskekysten, med anvendelser innenfor så vel strømmodellering som overvåkning av overflatetilstanden. En slik utbygging bør organiseres i et måleprogram som også omfatter profilerende instrumenter. Videre bør det etableres et mer omfattende og tilgjengelig system for innsamling av observasjoner for validering av

modellresultater enn det vi har i dag. Størst mangel er det på kvalitetssikrede strømdata og tidsserier som viser variabilitet i tid og dyp.

Det er viktig å ha fortsatt fokus på å utvikle modellene videre også med hensyn på metodikk. Det trengs modellutvikling på flere av områdene som er diskutert i denne rapporten. Modeller med fleksibelt grid kan være aktuelt og bør utredes. Videre bør styrken i at det finnes flere modeller og flere fagmiljø med kompetanse på modellutvikling utnyttes bedre. Eksempelvis kan det være behov for modellutvikling for å gjøre modellene mer egnet for norske forhold. Bruk av flere modellsystemer kan gi oss bedre mål på og kunnskap om usikkerheten, og bidra til større tillit til resultatene fra modellene. Et steg i denne retningen vil være å allokere ressurser til sensitivitetsanalyse og modellsammenligninger.

Forslag til pilotstudie ”Feltlaboratorium”

Det finnes et utvalg forskjellige modellsystemer, og en rekke ulike måter hvordan modellene settes opp og ulike inngangsverdier som kan brukes. Disse forskjellene kan i større eller mindre grad påvirke resultatene fra modellene, og sensitiviteten overfor disse valgene vil variere med hvordan modellresultatene anvendes. For bedre å dokumentere sensitiviteten til modellsystemene, og for å bygge tillit til at systemet som brukes opp mot forvaltningen av havbruksnæringen gir gode og representative data, anbefaler vi å gjennomføre utførlige sensitivitetstester og modellsammenligninger. Noen elementer som bør studeres nærmere er de overordnede strømmønstrene, forskjeller mellom modeller simulert med forskjellig oppløsning, forskjellige typer lusemodeller – konsentrasjonsbasert mot partikkelbasert, og virkningen av forskjellige antakelser i atferd, utviklingshastighet og dødelighet av lus.

Dette kan gjøres ved at det i et utvalgt område gjennomføres et omfattende måleprogram for å øke innsikten i lokale variasjon i strøm og spredning over en lengre tidsperiode. Dette vil gi grunnlag for å evaluere modellene under forskjellige forutsetninger. Hovedformålet vil være å utforske modellsystemenes sensitivitet overfor forskjellige modellvalg og usikkerheter, samt videre utvikling og validering av modelleringsverktøy. Dette vil gi bedre forståelse for spredning av nauplier og kopepoditter av lakselus.

Det må gjøres grundig forarbeid for et slikt prosjekt. Området bør være mest mulig representativt, være lett tilgjengelig for måling og utforming av selve måleprogrammet bør skje i tett samarbeid mellom modellører og ekspertise på lakselus.

Oppsummering av status og anbefalinger

1. Strømmodellering er en viktig komponent i et modellsystem for spredning av lakselus.
2. Havforskningsinstituttets modellsystem og de andre strømmmodellene i Norge representerer internasjonal «state-of-the-art».
3. Havforskningsinstituttets modellsystem gir merverdi i forhold til direkte bruk av lusetellinger fra nærliggende anlegg.
4. Manglende oppløsning begrenser kvaliteten på resultatene i trange fjordfarvann. Tilgang på regnekraft er en flaskehals.

5. Modellteknologien må vurderes og forbedres fortløpende. Det kan bli aktuelt å skifte strømodellkomponenten i systemet dersom andre løsninger dokumenteres som betydelig bedre.
6. Modellsystemene må valideres ytterligere.
7. Det bør tilrettelegges et åpent og lett tilgjengelig arkiv med inngangsdata for modellkjøringer.
8. For modellvalidering trengs flere observasjoner. Dataene må systematiseres og gjøres åpent tilgjengelig.
9. For ytterligere validering og sensitivitetsanalyse anbefales det å utvikle et «feltlaboratorium», et utvalgt område med tette observasjoner og sammenlignende modellstudier.

1.2 Kilder til lakselus og rapporteringsrutiner

1.2.1 Bakgrunn

Kildedata til modellene er lakselus på oppdrettsfisk. Disse beregnes fra antall oppdrettsfisk, gjennomsnittlig antall hunn lus, og justeres for temperatur og antall egg per eggstreng. I tillegg vil lus på villfisk og rømt oppdrettsfisk medføre smitte, selv om dette ikke inngår i modellene som benyttes.

En forutsetning for solide prediksjoner på lokalitetsnivå er troverdige og gode grunnlagsdata. Derfor inngår også en vurdering av rapporteringsrutiner for lus i oppdraget. Med en slik detaljstyring som departementet nå legger opp til er en gjennomgang av nåværende rutiner påkrevet.

I denne delen fokuseres det på 4 deler:

- Frekvens på lusetellinger på lokalitetsnivå og på merdnivå
- Praktiske rutiner for registrering og telling av lakselus
- Hvilke data som rapporteres, herunder omregninger og detaljnivå for rapporteringen
- Villaksens bidrag til luseproduksjonen

1.2.2 Vurdering av nåværende rutiner

I dag rapporteres lusedata fra hver lokalitet ukentlig, men bare halvparten av merdene telles hver gang, slik at rapportering på merdnivå gjøres annenhver uke. Vi regner en slik tellefrekvens som tilstrekkelig.

I dag rapporteres gjennomsnitt per lokalitet fra hver telling. En slik omregning innebærer å forkaste store mengder informasjon. Vår vurdering er at dette er unødvendig, og en bør dra nytte av alle detaljer i datamaterialet når oppdrettsnæringa gjør en kjempejobb i å registrere lakselus. Et ideelt system rapporterer antall lus pr fisk på merdnivå.

Vi har også observert at det er noe forvirring i næringa med tanke på hvilke fisk som skal registreres. Det er blant annet mange som unnlater å telle såkalte taperfisk. En slik subjektiv forkasting av observasjoner er uheldig, og alle utvalg bør være uavhengige og tilfeldige.

Det skal også være noe uenighet blant oppdrettere om hvorvidt det er bare gravide, eller alle voksne hunnlus som skal telles. Biologisk sett gir det liten mening å skille mellom gravide og ikke-gravide voksne hunnlus, ettersom de kan utvikle eggstrenger i løpet av få dager/timer. Tellingene av bare hunnlus med eggstrenger vil anslagsvis underslå antall hunnlus med 10 %.

Data som rapporteres inn er i all hovedsak gode, og vi har sjelden problemer med å benytte dataene til statistiske analyser. Vår vurdering er at en innrapportering av lusetellingene fra hver enkelt fisk ville være optimalt. Vi mener derfor at rutinene til en liten kostnad kan forbedres betydelig.

1.2.3 Konkrete forslag til forbedringer – oppsummering

Vi foreslår følgende forbedringer i lakselusregistreringene:

- Hyppighet på tellingene kan fortsette slik som i dag
- Fisk bør velges ut etter en fastsatt protokoll for å sikre tilfeldig utvalg. En slik protokoll bør inneholde følgende føringer:
 - Alle voksne hunnlus skal telles, også de som ikke er gravide
 - Utvalget bør gjøres tilfeldig, og ikke diskriminere taperfisk
 - Lakselus rapporteres i størst mulig detalj, der antall lus for hver enkelt fisk med merdtilhørighet rapporteres.

1.2.4 Villfisk og rømt oppdrettsfisk som bidragsyttere

Lakselus er en spesialisert parasitt på laksefisk, og ville laksefiskbestander i de fleste områder har periodevis høy prevalens av lakselus (Cunningham 2006). Dette ser man også i områder i Norge som ligger langt fra andre oppdrettsanlegg, eller i områder med få anlegg (Bjørn & Finstad 2002, Rikardsen 2004). Det er likevel liten tvil om at høy lusebelastning i oppdrettslokaliteter øker infeksjonspresset siden antallet produserte laksefisk i oppdrett er flere hundre ganger så høyt som antallet ville verter (Heuch mfl. 2005). I Skottland for eksempel har det vært anslått at 98 % av rekrutteringen ved høy belastning (10 lus per fisk) og 78 % ved lav belastning (1 lus per fisk) stammer fra lus på fisk i oppdrett (Butler 2002). Det kan være vanskelig å sammenlikne data mellom forskjellige regioner på grunn av forskjeller i både biologi, produksjonsvolum og forvaltning. I Norge vil en lus per fisk være en relativt høy belastning, men høyere biomasse kan likevel gjøre oppdrettsfiskens bidrag til rekruttering viktigere enn i Skottland. Interessant nok kom samme studie fram til at en stor del av den overskytende rekrutteringen stammer fra rømt oppdrettslaks. Næringa blir dermed skyld i godt over 90 % av rekrutteringen ved både lave og høye lusetettheter i anleggene. I nye norske undersøkelser finner man gode korrelasjoner mellom produksjon i nærliggende oppdrettsanlegg og utvikling av lus både i oppdrett (Kristoffersen mfl. 2014, Qviller mfl. 2016) og på smolt i bur (Aldrin 2016). Alt tyder på at oppdrettsnæringa står bak de viktigste bidragene til produksjon av lakselus.

Et studium fra vestkysten av Canada kunne vise at antallet vill pukkellaks som returnerte til kysten om høsten korrelerte med høyere lusetall i oppdrettsnæringa neste vår, og de

konkluderte med at villfisken hadde et betydelig bidrag til utviklingen i oppdrettsnæringen (Marty mfl. 2010). Selv om artikkelen ikke diskuterte dette direkte kan man anta at det var en viss populasjonsutvikling fra smitte om høsten og fram til den påviste sammenhengen om våren. Villfiskens viktigste bidrag kan dermed ha vært innføring av smitte til oppdrettsanleggene, mens anleggene selv sto for reproduksjon og smitte internt og mellom anlegg fram til den påviste korrelasjonen. Samme studium konkluderer med at oppdrettsfisk er kilden til lus på utvandrende laks om våren. Vi kan derfor ikke utelukke en gjensidig påvirkning mellom oppdrettsfisk, villfisk og lakselus i dette systemet, og at villfiskens bevegelser har innvirkning på spredningsdynamikken.

Det beskrevne systemet fra vestkysten av Canada er svært forskjellig fra det vi kjenner fra Norge, med andre laksefiskarter, andre genotyper av lakselus og et annerledes forvaltningsregime. Lakselusa er mindre virulent, antallet villfisk er større og volumet i oppdrett er mindre enn i Norge. En sammenstilling av resultater fra studien gir likevel grunnlag for å danne teorier som kan være av betydning i norske systemer.

Det ser ut til å være liten tvil om at oppdrettsnæringa står for det meste av rekruttering og produksjon av lakselus i våre systemer, men smitte i første omgang kan stamme fra villfisk, spesielt i områder med koordinert brakklegging. En gjensidig påvirkning mellom fisk i og utenfor oppdrett medfører høyere lusepåslag på villfisken, og villfisk kan gjennom sin områdebruk innføre spredningsmønstre som går på tvers av bevegelser i vannmassene. Vi har imidlertid lite grunnlag til å si noe om hvor stor denne effekten kan være.

Denne gjennomgangen gir lite grunnlag for å vurdere om rømt oppdrettsfisk skiller seg nevneverdig fra villfisk utover at effektene kanskje kan være ekstra høy lokalt rundt rømningslokalitetene.

1.3 Lakselusas rekruttering, dødelighet og atferd i vannmassene

Relevans: **Stor**. Å kunne forutsi antallet av kopepoditter i samme tid og rom som vertsfisk er svært relevant for å kunne beregne smittepress.

Kunnskapsstatus: **God/Dårlig**. Kunnskapsstatus for produksjon er relativ god, mens data på naturlig dødelighet er nesten ikke-eksisterende og er forventet å ha store variasjoner i tid og rom. Viten om evne til å infisere er godt etablert under laboratorieforhold, men er sterkt avhengig av forsøksbetingelsene. For smitte i sjø er data sterkt begrenset. Lakselusas atferd i forskjellige lys- og saltholdighetsforhold er delvis beskrevet.

1.3.1 Rekruttering

Antall infektive luselarver (kopepoditter) i et system avhenger av antallet egg som produseres og andelen av disse som klekker og overlever til kopepoditt-stadiet. Antall kopepoditter er den viktigste parameteren for å estimere sannsynlighet for påslag av larver på fisk i et gitt område. Etter infeksjon er det avgjørende å beregne andelen individer som utvikler seg frem til kjønnsmodne individer som vil bidra til neste generasjon.

Fekunditet

Fekunditeten varierer mye mellom eggstrengpar fra ganske få til rundt 1000 egg (Jackson & Minchin 1992). Antall egg som produseres pr. hunn er positivt korrelert med kroppsstørrelsen på lusen (Tully & Whelan 1993a) mens antallet eggstrenger som produseres pr. tidsenhet øker med temperatur (Heuch mfl. 2000). Temperatur påvirker også antall egg som produseres per eggstreng slik at det produseres flest egg omkring 7–15 °C og færre ved høye (20 °C) og lave (3 °C) temperaturer (Samsing mfl. in rev.). Videre produserer lus på villfisk flere egg per eggstreng enn lus på oppdrettsfisk (Tully & Whelan 1993a, Heuch mfl. 2000). Det fins derfor en god del viten om hvorledes fysiske faktorer påvirker fekunditeten mens variasjonen i fekunditet geografisk og over år er dårligere kartlagt. Dette må undersøkes bedre for å få pålitelige reproduksjonsestimater som grunnlag for modellarbeidet. Levetid til hunnlus er en annen parameter som påvirker total fekunditet. Hamre mfl. (2009) rapporterte om hunnlus med eggstrenger som ble holdt 455 dager i lab. Det er trolig at hunnlus kan bli enda eldre men det er ikke kjent om eggproduksjonen endres som følge av økende alder. Det er kjent at én befruktning er tilstrekkelig for å befrukte 11 par med eggstrenger hos samme hunnlus. Voksne hunner produserer nye egg kontinuerlig og nye eggstrenger vil bli befruktet og lagt i løpet av kort tid etter at de gamle har klekket. Ved 10 °C produseres en ny eggstreng hver 10. dag. Ved høyere temperatur går produksjon av nye eggstrenger raskere slik at lakselus vil produsere flere par med eggstrenger ved høyere temperatur.

Klekkesuksess

Andelen av egg som klekker varierer. Heuch mfl. (2000) fant at klekkesuksessen varierte fra 87 % ved 7,2 °C til 93 % ved 12,2 °C, mens (Gravil 1996) ikke fant temperaturavhengig variabilitet i feltinnsamlet materiale der klekkesuksessen var lavere enn den som Heuch mfl. (2000) rapporterte og varierte signifikant (82 ± 23 %). Begge disse studier har svakheter som gjør ekstrapolering i modellarbeidet usikker; Gravils studie konsentrerte seg om feltmateriale med stor variabilitet mens Heuch mfl. (2000) gjennomførte en laboratoriestudie der hunnlusene ble fremdyrket ved en annen temperatur enn temperaturen eggstrengene ble klekket ved. Nye og bedre metoder for å holde lakselus i laboratorium ble etablert av Hamre mfl. (2009) og samtidig ble en rekke andre viktige parameter som er relevant her publisert. Hamre mfl. (2009) viste at det i gjennomsnitt blir produsert 0,73 kopepoditter pr. egg ved 10 °C. I et annet forsøk ble det funnet fra 0,73 til 0,82 kopepoditter pr. egg ved 10 °C (Garcia 2010). I en ny studie under publisering (Samsing mfl. in rev.) der hunnlusen ble holdt på samme temperatur som eggstrengen viste en klar temperaturavhengighet for klekkesuksess der suksessen var høyest ved høye temperaturer (100 % ved 15 og 20 °C) og lavest ved lav temperatur (28 % ved 3 °C). Disse nye data utfyller et hull i informasjonen som trengs for modellering.

1.3.2 Dødelighet

Andel larver som kan infisere er avhengig av hvor lenge larvene overlever i frie vannmasser. Lakseluslarver tar ikke til seg næring så lenge de er frittlevende og vil uten næring fra en vert dø når energireservene er brukt opp. I tillegg vil man ha dødelighet av lakseluslarver som er relatert til predasjon og sykdom.

Overlevelse

Luselarvene klekkes som nauplius-I larver og må skifte skall til nauplius-II larver før de igjen skifter skall og blir infeksjøs kopepoditter. I denne perioden tærer de på opplagsnæring og er avhengige av å finne en vert før deres energireserver er oppbrukt. Utviklingshastigheten og tiden luselarver kan overleve før de må finne en vert er hovedsakelig styrt av temperatur der utviklingshastighet er positivt korrelert med temperatur (høyere temperatur gir høyere utviklingshastighet). En viktig konsekvens er at man ved økende temperatur har kortere tid fra klekking til kopepoditt. Høyere temperatur medfører høyere energiforbruk og redusert overlevelsestid. En lang rekke studier har sett på temperatureffekter, men disse er til dels vanskelig å sammenligne siden temperaturen som hunnlusen er holdt ved har effekt på avkommet sin overlevelsestid. Ny forskning (Samsing mfl. in rev.) viser at tiden fra egget klekker til larvene er blitt kopepoditter kan utregnes etter følgende formel: $\ln(Y) = 1,4 - 1,48 \times \ln(T/10)$, hvor Y er antall dager og T temperaturen. Tidsrommet dyrene er i stand til å feste seg til fisk kan utregnes etter følgende formel: $\ln(Y) = 2,55 - 0,26 \times \ln(T/10) - 1,03 \times (\ln(T/10))^2$, hvor Y er antall dager og T temperaturen. Disse utviklingstider utgjør til sammen det såkalte smittevindu og er en viktig biologisk variabel i modellering av lakselusmitte. I tillegg viste samme forsøkene at infeksjonssuksessen på 5 grader var veldig lav.

Det er også vist at luselarvenes overlevelse og evne til å skifte skall påvirkes av saltholdighet (Johnson & Albright 1991a, Gravid 1996), men luselarvenes atferd gjør at de i stor grad unngår vannmasser med lav saltholdighet.

Predasjon og annen dødelighet

I larvefasen er lusen en del av planktonfødekjeden og er på samme måte som andre planktonorganismer utsatt for predasjon. Det er vist at blåskjell og kamskjell kan spise lakseluslarver (Bartsch mfl. 2013). Globalt estimeres at ca. 70 % av totalmortaliteten for zooplankton forsakes av predasjon (Hirst & Kiorboe 2002) og det må antas at predasjonsraten for luselarver i perioder kan være høy. Det finnes imidlertid ingen studier av predasjonspresset på luselarver og dette er en faktor som bør belyses i fremtidige studier for å kunne inkludere dette i modelleringsarbeidet. Luselarver kan også dø som følge av sykdom og virus, bakterier og parasitter er funnet på lakselus. Betydningen disse har er ukjent, men observasjoner i laboratorium tyder på at betydning av infeksjoner øker ved høye temperaturer (15 °C og høyere).

1.3.3 Lakselusen sin evne til å infisere

Lakselusen er en parasitt som ikke multipliserer på verten. I et smittespredningsperspektiv er andelen larver som når reproduktiv alder trolig et godt mål for smittepresset. Av stor betydning for at en lakselus-koepoditt skal greie å infisere en riktig vert (en laksefisk) er sannsynligheten for at koepoditten er nær nok en vert slik at infeksjon kan skje. Dette forholdet er avhengig av vertstettheten i tiden hvor lakselusen er i koepoditt-stadiet. Dette er vanskelig å studere i felt og må i stor grad studeres i laboratorium.

Lakselus-koepoditter reagerer på trykkbølger som genereres av en svømmende fisk ved å bevege seg mot fisken (Heuch mfl. 2007). Koepodittene vil gjenta denne prosessen helt til de treffer en laksefisk eller til de er tomme for energi og dør. Infeksjonsresponsen er ikke lyspåvirket (Heuch mfl. 2007). I lab-studier er evne til å infisere studert indirekte ved at et kjent antall koepoditter er benyttet til smitte av laks i kar og man har deretter talt opp antall lus på fisken når larvene har utviklet seg til chalimus eller preadult-stadier. Hamre mfl. (2009) etablerte «infeksjon og overlevelsesindeks» (CISS) som er proporsjon av larver som infiserer og overlever på verten til et gitt tidspunkt. På preadult-stadium er denne typisk mellom 30 og 50 %. Det ble vist at CISS er avhengig av fiskestørrelsen og tidspunktet (stadium av lus) slik at man vil ha en lavere prosentandel med voksne hunner enn for eksempel preadulte. Nylig er det gjennomført smitte av merder (kommersiell størrelse) i felt som viser at påslag med koepoditter (20 timers smitte i presenning) varierer fra 2 til 43 % (Frank Nilsen, upubliserte data). Lavt påslag var assosiert med høy tetthet av ribbemaneter som muligens kan ha ført til høy predasjon. Disse forsøkene viser at man kan ha like høyt påslag ved smitte i store kommersielle enheter som i laboratorium. Høy dødelighet (i dette tilfellet trolig predasjon) kan også forekomme.

Koepodittenes evne til å infisere varierer med tid og temperatur. Rett etter skallskifte responderer alle koepoditter på stimuli, mens denne reaksjon er redusert til 50 % av populasjonen etter 8 dager ved 10 °C med den konsekvens at infektivitet minker fra 22 ± 8 % ved dag 1 til 14 ± 9 % ved dag 7 (Gravil 1996). I et nyere studie (Samsing mfl. in rev.) ble det vist at evne til å infisere er svært temperaturavhengig med større effektivitet ved 10 °C (53 ± 2 %) og 20 °C (42 ± 2 %) enn ved lavere ($2 \pm 0,5$ % ved 5 °C) temperatur. Generelt rapporteres veldig stor variasjon i påslag uavhengig av de nevnte faktorer hvilket illustrerer de ulike forsøksoppsettene betydning.

De store forskjeller i påslagseffektivitet gjør det vanskelig å foreslå verdier for å parameterisere en modell. Det synes som den beste måten å fremskaffe realistiske verdier vil være å utvikle metodikk for å validere modellene mot luseforekomster direkte i vannsøylen og bruke denne informasjon til å beregne realistiske feltverdier for påslag basert på forekomst av larver på fisk i overvåkingsbur.

1.3.4 Atferd

Lakseluslarver har en atferd som er optimalisert for å infisere laksefisk. Siden lakseluslarvene kun benytter plommemasse som energikilde må de ha en atferd som er energikonserverende for å sikre overlevelse lengst mulig. Det er vist at koepoditten er positivt fototaktisk og vil

dermed finnes i overflaten dersom det ikke er andre barrierer. Nauplius og kopepoditt har lav toleranse for redusert saltholdighet (Bricknell mfl. 2006, Sutherland mfl. 2012) og de vil trolig aktivt unngå lave saltholdigheter ved at de synker eller svømmer vekk.

Lusenes atferd påvirker hvor de er i vannsøylen, hvilket igjen påvirker hvordan de spres (Johnsen mfl. 2014). Både nauplier og kopepoditter synker passivt gjennom vannsøylen og kompenseres for dette gjennom perioder med aktiv svømming mot overflaten for å forbli der sannsynligheten for å treffe en vert er høyest (Bron mfl. 1993, Gravil 1996). Imidlertid kan denne atferden være mindre uttalt ved lave temperaturer (Gravil 1996) hvilket kan forklare den lave infektiviteten funnet ved 5 °C (Samsing mfl. in rev.). Heuch (1995) viste at kopepodittene migrerer mot overflaten når det er natt og spres i vannsøylen på dagtid, men forsøket ble gjennomført i et 6 meter dypt mesokosmos og det er derfor uvisst hvor dypt de synker under naturlige forhold. Lakselus er isoosmotiske dyr og foretrekker full saltholdighet og forsøker aktivt å unngå ferskvann (Heuch 1995, Bricknell mfl. 2006). Lavere saltholdigheter medfører nedsatt klekkesuksess og død. Spesielt utsatte er frittlevende larver, mens eldre lus som sitter på fisk kan overleve i flere uker i ferskvann (Johnson & Albright 1991a, Gravil 1996, Wright mfl. 2016). Flere studier har indikert at omkring 25 % er den nedre grensen for lakselusens tålegrense (Sutherland mfl. 2012)

Atferd er viktig i modellen av to grunner, den fordeler lusen vertikalt som styrer hvilken vannstrøm lusen vil spres med, og i tillegg vil den modifisere hvilket smittepress fisken opplever i brakkvannsområder. De forsøk som er gjort for å teste om estimert smittepress samsvarer med beregnet fordeling av lakselus viser god overensstemmelse (Johnsen mfl. in prep).

Foreløpige data er for svake til at temperaturstyrt atferd bør legges inn i modellene. Den foreliggende kunnskapen støtter derfor opp under modellens valg av atferd, og gir ikke kunnskap som indikerer at modellen bør endres.

1.4 Smittepress (lusemengde) i rom og tid

Den hydrografiske smittepressmodellen består av tre deler. 1) Kildeleddet sammenfatter informasjon om antall hunnlus, antall fisk og temperatur fra oppdrettsanleggene langs kysten. Fra dette beregnes utslipp av klekte nauplier (Stien mfl. 2005). 2) Beregnede utslipp av lakselus settes inn i en hydrodynamisk strømmodell som flytter partiklene med vannstrømmene. Da vannstrømmen er ulik i ulike vanddyp, er elementer av lakselusens atferd (opp om dagen, unngår lav saltholdighet) inkludert i modellen. 3) Til sist benyttes en biologisk modell som beregner når og hvor lenge lakselusen opptrer som smittsomme kopepoditter. Den biologiske modellen beskriver lakselus-larvenes utviklingshastighet som funksjon av temperatur og benytter en fast dødelighetsrate på 17 % per dag. Modellen beregner antall lakselus-larver i hver av de grid-blokkene som benyttes i strømmodellen (f.eks. 800x800 meter ved bruk av NorKyst800) hver time hele døgnet langs hele kysten.

1.4.1 Spredningsmodell for lakselus

Havforskningsinstituttet benytter en partikkelmodell for å beregne spredning av lakselus. Forflytning av partikler i et tredimensjonalt strømfelt er en mye benyttet metode for å studere spredning av biologisk materiale i havet, og det finnes veletablerte metoder for dette. Utgangspunktet er informasjon om strøm fra en numerisk havmodell (se over), og partiklenes posisjon oppdateres fortløpende med korte tidssteg. I tillegg til den rene forflytningen med strømmen kan posisjonen til partiklene justeres etter gitte regler. Dette kan være for å inkludere effekten av bevegelse på en lengdeskala som den numeriske modellen ikke beregner (sub-grid skala), for eksempel gjennom en "random walk" formulering, eller justeringer kan gjøres for å inkludere atferd, oppdrift eller aktiv svømming hos biologiske partikler. Denne typen modeller brukes til en rekke formål, slik som spredning av torskeegg og larver (Ådlandsvik & Sundby 1994, Vikebø mfl. 2005, Myksvoll mfl. 2011, 2014). Tilsvarende modeller brukes også for spredning av lakselusnauplier og kopepoditter (Asplin mfl. 2004, 2011, 2014, Johnsen mfl. 2014, 2016, Johnsen 2015).

Strømmene varierer med dypet. Lakselusens vertikale bevegelser vil derfor kunne påvirke den romlige fordelingen (Johnsen mfl. 2014). I modellen er lakselus gitt evne til å unngå lave saltholdigheter (< 20) som en typisk finner i overflatelag i fjorder. Det er uvisst om temperatur har en effekt på fordeling av lakselus.

Spredningsmodellen for lakselus gir en beskrivelse av antall av nauplier og kopepoditter i vannmassene i tid og rom, hvor de har vært og hvilke miljøforhold de har vært utsatt for (saltholdighet og temperatur), samt hvilken alder de har i døgngrader.

1.4.2 Modellberegnet intensitet og fordeling av lakselus i sjøen

Relevans: **Stor**. En direkte sammenligning av predikert smittepress og observert lusetetthet i vannmassene vil gi en direkte evaluering av smittepress modellen.

Kunnskapsstatus: **Lav**.

Lakselus kan transporteres mange kilometer med vannstrømmene (Salama & Rabe 2013, Asplin mfl. 2014). Lakselus finnes hovedsakelig i de øvre meterne av vannsøylen om dagen (Heuch mfl. 1995, Hevrøy mfl. 2003, McKibben & Hay 2004, Penston mfl. 2004). Kopepodittene tenderer til å aggregeres i grunne estuarine områder, sammenfallende med områdene migrerende laksefisk må passere (Pike & Wadsworth 1999, McKibben & Hay 2004, Penston mfl. 2004, Costello 2006). Den høyeste tetthet av lakselus finner en ofte langs land, selv om de fleste undersøkelser også er gjort nær land. På Færøyene ble det vist at tetthetene var svært variable fra land og 200 m utover, som indikerer en flekkvis fordeling (Norði mfl. 2015). Tetthet av lakselus larver varierer med avstand til oppdrettsanlegg (op.cit.). De viste også at forholdet nauplier:kopepoditter synker med økende avstand fra anlegg, forenlig med at lakselus driver bort fra anlegg (Costelloe mfl. 1996, Penston mfl. 2004, 2008, Morton mfl. 2011). Hydrodynamiske modeller predikerer ofte at fordelingen av lakselus tenderer til å være flekkvis fordelt (Gillibrand & Willis 2007, Amundrud & Murray 2009,

Salama & Rabe 2013, Asplin mfl. 2014). Dette er også det generelle bildet fra feltstudier (McKibben & Hay 2004, Penston mfl. 2004, Penston & Davies 2009).

Fordelingen er påvirket av vindretning. Når vind transporterte overflatelaget til vestsiden av et sund var det mest luselarver der, og motsatt (Norði mfl. 2015). Dette tilsier at hydrodynamiske modeller bør ha potensial for å gi bedre prediksjoner for smittepress fra oppdrettsanlegg enn statiske modeller (Salama & Rabe 2013, Johnsen mfl. 2014).

Det foreligger ikke direkte målinger av lus i vannsøylen og predikert smittepress. Å måle fordelingen av lakselus i tid og rom i havet er utfordrende. Undersøkelser med planktontrekk eller pumper er kortvarige og dekker et lite område, men er indikative selv om de normalt gir svært variable resultater (Penston mfl. 2004, 2008, Penston & Davies 2009). De tar heller ikke høyde for lakselusens viabilitet eller infestasjonsevne. Smoltbur (eller vaktbur) hvor oppdrettsfisk settes ut i små merder nær overflaten i korte perioder brukes ofte for å anslå infeksjonspress på faste posisjoner og tider. Normalt settes smoltbur ut med for stor avstand seg imellom til å kunne si noe om lokale forskjeller i smittepress.

Det er gjennom prosjektet «Spatiotemporal distribution of salmon lice in Northern Norwegian fjords» igangsatt undersøkelser hvor modellberegnet intensitet og konsentrasjon av lakselus sammenlignes, resultatene forventes ferdigstilt 2016.

1.4.3 Modellberegnet smittepress validert mot fordeling av lakselus på laks i bur og oppdrettsanlegg

Relevans: **Stor**. En validering av spredningsmodellene dokumenterer i hvilken grad predikert intensitet av smittsomme lakselus sammenfaller med antall lus på observerte fisk.

Kunnskapsstatus: **God/Middels**. Outputen fra HI's spredningsmodell er predikert kopepodtettethet, men det foreligger ikke reelle data som viser tetthet av kopepoditter i sjøvann å validere mot. Valideringsarbeidet gjøres derfor ved å sammenligne direkte predikert smittepress mot observert smitte i oppdrettsanlegg og i smoltbur. Sammenligningene av Havforskningsinstituttets modellsystem og Veterinærinstituttets enklere avstandsmodell gjøres av to grunner: 1) Ved å sammenligne modellene kan man identifisere hvor modellene har svakheter og 2) For at en mer kompleks modell skal foretrekkes, er det et anerkjent prinsipp at denne må gi mer presise prediksjoner.

Validering mot påslag i oppdrettsanlegg

I denne analysen, med data hentet fra NorKyst 800, sammenlignes modellprediksjoner fra de to modellene mot observerte lakselus i et utvalg oppdrettslokaliteter over hele landet. Prediksjonene sammenlignes med observerte lakselus i anleggene basert på ukentlige tellinger av preadulte lus og voksne hannlus som er rapportert inn til Havbruksdata. Sammenligningen justerer for varierende luseaktivitet gjennom sesongen, og for å håndtere tidsserien gjøres sammenligningen mot antall nye lus den aktuelle uken, slik at det er tatt hensyn til antall observerte lus uken før. Modellene beregner antall infektive luselarver i vannet, og skal

sammenlignes med lusepåslag. Det var ikke mulig å påvise sammenheng mellom observerte lusepåslag og data predikert fra Havforskningsinstituttets modellsystem. Avstandsmodellen kunne predikere lusepåslag på fisk i oppdrett på en god måte, i det samme utvalget så vel som i oppdrettslokaliteter fra hele landet (Kristoffersen mfl. 2014). En mer utfyllende presentasjon av valideringen kan leses i Qviller et al. (2016).

Predikert tetthet av smittsomme lakselus (kopepoditter) er estimert ved hjelp av Norfjords modellen som har 160x160 m oppløsning (Johnsen mfl. in prep). Disse resultatene indikerte samsvar mellom predikerte intensiteter og tellinger av lus på Vestlandet (Boknafjorden til Sognefjorden) fra november 2014 til februar 2015. Her ble median antall lus over undersøkelsesperioden av 3x3 ruter rundt hvert oppdrettsanlegg benyttet som smittepress og holdt opp mot påslag. Påslag er her beregnet ved å tilbakeberegne til antatt påslagstidspunkt basert på temperatur. Rangkorrelasjoner indikerte signifikante sammenhenger mellom observerte og predikerte infestasjoner ($r = 0,48$, $N = 168$, $p = 0,001$).

Selv om lakselus oftest finnes høyt i vannsøylen, vil strøm også kunne transportere lus lavere og fisk kan smittes også nede i vannsøylen (Hevrøy mfl. 2003, Stien mfl. 2016). Den hydrodynamiske modellen ble benyttet for å estimere tetthet av lakselus i ulike dyp, totalt ble merdene undersøkt i 4 perioder og 5 dyp i hver periode (Johnsen mfl. in prep). Her ble lusetetthet estimert vha. Norfjords 160 m modell. Rangkorrelasjoner indikerte signifikante sammenhenger mellom observerte og predikerte infestasjoner ($r = 0,66$, $N = 20$, $p = 0,001$).

Validering mot påslag på fisk i smoltbur

Valideringsdataene i denne sammenligningen besto av data fra smoltbur i 2014 fra lokaliteter i Hardanger (4 utsett), Romsdal (1 utsett) og Namsen/Vikna (1 utsett), totalt 99 burforsøk i 2014. Et burforsøk gikk ut på at et bur ble satt ut med fisk som ikke hadde lus, og etter mellom 15 og 31 dager ble fiskene undersøkt for lus. Lakselus summert over alle stadier ble brukt som data i valideringen. Både Havforskningsinstituttets modellsystem med 800 m gitteroppløsning og sjøavstandsmodellen ble brukt til å beregne smittepress på de samme lokalitetene for den perioden burforsøkene pågikk. Beregninger fra smittespredningsmodellene ble så sammenlignet med antall observerte lus fra burforsøkene ved hjelp av regresjonsanalyser. I tillegg til prediksjoner fra smittespredningsmodellene ble vannets saltholdighet og temperatur inkludert i analysene.

Havforskningsinstituttets modellsystem hadde en viss prediksjonsevne i den forstand at i de tilfellene der modellen predikerte svært høy kopepodittetthet var det relativt høye lusenivåer på fisken i alle tilfeller. Modellen er imidlertid mindre treffsikker i situasjoner hvor den predikerer lave kopepodittettheter. I slike tilfeller var det både en del lave, men også en del høye antall observerte lus. I tabell 1.2 ser vi en oppsummering av modellvalideringen. Modellen fra Havforskningsinstituttet viser gjennomgående lavere forklaringsgrad enn den enklere avstandsmodellen. Regresjonsmodeller basert på kun kopepodittberegninger fra Havforskningsinstituttets lusemodell ga en viss prediksjonsevne ($R^2 = 0,37$ for lineær regresjon), men ikke mer enn en regresjonsmodell som kun tok i bruk temperatur og salinitet ($R^2 = 0,40$ for lineær regresjon). Ved å kombinere disse tre forklaringsvariable økte

forklaringsgraden ($R^2 = 0,56$ for lineær regresjon), og både økende salinitet og økende temperatur tenderte til å gi høyere luseantall. Prediksjoner fra avstandsmodellen alene ga en forklaringsgrad på 0,59, og tillegg av saltholdighet ga en moderat økning av forklaringsgraden (0,63). Temperatur som tilleggsvariabel ga ingen forbedring av avstandsmodellen. Modellsammenligningene tyder på at det er et betydelig potensiale for å forbedre Havforskningsinstituttets modell ved å inkludere effekten av temperatur på en bedre måte. Inkludering av saltholdighet bedrer begge modellene i moderat grad.

Tabell 1.2. Validering av smittespredningsmodellene fra Havforskningsinstituttet (HI) og Veterinærinstituttet (VI). Tabellen viser Forklaringsgrad R^2 for modeller basert på ulike luseprediktorer, og med evt. gjennomsnittssalinitet og gjennomsnittstemperatur som ytterligere forklaringsvariable. VI luseindeks 1 og 2 antar henholdsvis 35 og 125 døgngrader fra egg til infektivt kopepoditt stadium.

	Lineær regresjon				Negativ binomisk regresjon			
	Ingen lusepred.	HI luse-sum kop.	VI luseindeks1	VI luseindeks2	Ingen lusepred.	HI luse-sum kop.	VI luseindeks1	VI luseindeks2
Forklaringsvariable								
temperatur, salinitet	0.40				0.31			
luseprediktor		0.37	0.47	0.59		0.22	0.41	0.50
luseprediktor, sal.		0.40	0.49	0.63		0.28	0.43	0.54
lusepred., sal., temp.		0.56	0.54	0.63		0.42	0.46	0.54

Det finnes ingen arbeider som direkte kobler målt tetthet av smittsomme lakselus i vannmassene opp mot påslag på fisk. I en fjord i Skottland ble infeksjonsnivået på fisk i smoltbur evaluert i relasjon til avstanden til nærmeste oppdrettsanlegg og hydrografiske forhold. Her ble det funnet mer lus i smoltburene nær utløpet av en elv, sammenfallende med tidligere rapporter om mye planktoniske kopepoditter i estuariet (McKibben & Hay 2004), og sammenfallende med prediksjoner fra en hydrodynamisk spredningsmodell som predikerte at tettheten av lus ville øke mot estuariet (Amundrud & Murray 2009). Den hydrodynamiske spredningsmodellen som ble brukt i dette tilfellet hadde en oppløsning på 100x100 meter.

Oppsummert viser dataene fra smoltbur at det er en sammenheng mellom påslag av lus på fisk og predikert smittepress fra Havforskningsinstituttets modellsystem, men viser gjennomgående noe lavere forklaringsgrad enn den enklere avstandsmodellen. For Havforskningsinstituttets modellsystem basert på 800 meters gridceller var det ikke mulig å påvise sammenheng mellom observerte lusepåslag, mens avstandsmodellen kunne predikere lusepåslag på fisk i oppdrett på en god måte. Det kan imidlertid se ut som om Havforskningsinstituttets modellsystem ga bedre prediksjoner ved bedre modellopløsning i strømkomponentene.

Resultatene fra valideringen framhever at en bedre integrasjon av salinitet og temperatur er viktige momenter, samt at bedre oppløsning i modellens hydrodynamiske komponenter kan bli viktige bidrag i en bedre versjon av Havforskningsinstituttets modellsystem.

1.4.4 Modellberegnet intensitet og påslag på vill laksefisk

Relevans: **Stor**. Å kunne forutsi påslag på villfisk ut fra modellberegnet smittepress er avgjørende for en kategorisering av situasjonen i henhold til trafikklysmodellen.

Kunnskapsstatus: **Dårlig/Middels**.

Det er en rekke studier som viser en sammenheng mellom infeksjonsnivået av lus på villfisk og lus i anlegg eller avstand til anlegg (Gargan mfl. 2003, Middlemas mfl. 2013, Serra-Llinares mfl. 2014, Patanasatiengkul mfl. 2015). Sjøavstandsmodellen har vært benyttet for å beskrive sammenhengen mellom predikert smitte fra oppdrettsanlegg og målte verdier på garn eller rusefanget sjøørret/røye fra overvåkingsprogrammet 2004-2010. Dette datasettet er svært likt dagens overvåkingsprogram, men tellefrekvens og rapportering av lus fra oppdrettsanlegg var i den perioden annerledes idet tellefrekvens var månedlig og man rapporterte antall hunnlus bare fra den merden som hadde flest lus. Sannsynligheten for smitte økte med mer lus i nærliggende oppdrettsanlegg, og modellen kunne til en viss grad predikere økt smitte på villfisk, men faktorer som temperatur og saltholdighet syntes å være vel så viktige for andelen fisk infisert med lakselus (Helland mfl. 2012, 2015). Sjøavstandsmodellen ble også benyttet for å evaluere lusesmitte opp mot dødelighet på utvandrende postsmolt laks, men det ble ikke funnet noen signifikant sammenheng mellom predikert smittepress og dødelighet (Vollset mfl. 2015).

Det er foreløpig få og bare småskala undersøkelser som har evaluert sammenhenger mellom smittepress beregnet med den hydrografiske smittepressmodellen og infeksjon på villfisk. En kvalitativ sammenligning mellom spredningsmodellresultater og observasjoner av yngre stadier av lus på garnfanget villfisk lokalt i Folda i Nordland indikerer modellen gir ett visst samsvar med observerte data (Johnsen mfl. 2016).

I 2015 ble «Overvåking av lakselus» lagt om til en adaptiv risikobasert overvåking. Dette innebar at modeller (NorKyst800) ble brukt for å predikere tetthet av lus langs kysten. I noen utvalgte områder hvor modellen indikerte mye lus ble det iverksatt en verifisering av dette smittetrykket ved ruse eller garnfangst av vill sjøørret. Dette ble gjort langs hele kysten (Nilsen mfl. 2016), fra Sandnesfjord til Porsanger. På de fleste stedene hvor modellen forventet høyt smittepress ble det funnet mye lakselus på sjøørret, og tilsvarende lite hvor modellen forventet lavt smittepress. En kvantitativ analyse av denne sammenhengen vil bli gjennomført i 2016.

1.4.5 Modellberegnet intensitet og kategorisering av påslag på vill laksefisk i henhold til trafikklyssystemet

Relevans: **Stor**. Å kunne forutsi påslag på villfisk i henhold til trafikklys kategoriene basert på smittepress beregninger er en hovedmålsetning med modellutviklingen.

Kunnskapsstatus: **Middels**

Her gjenstår en del arbeid før vi kan konkludere. Arbeidet har vært mer utfordrende enn forventet men det vil bli gjennomført storskala analyser av sammenhengen mellom smittepress og lusepåslag frem mot høsten 2016, og en forventer å være i rute ved slutten av 2016

1.4.6 Kunnskapshull – modell

Tabell 1.2. Oppsummering av relevans (**stor**, **middels**, **liten**) og kunnskapsstatus (**god**, **middels**, **dårlig**) for modellarbeidet. Kommentarfeltet gir en oppsummering av status, mangler etc.

	Relevans	Status	Kommentarer
Inngangsverdier og drivkrefter	stor	god	God kunnskap om bunntopografi, tidevann, vind og atmosfæredata. Litt dårligere på randbetingelser og ferskvannsavrenning
Modelldynamikk	stor	middels	Modellopløsningen angir den minste skalaen modellen kan oppløse. Oppløsning er utfordrende da dette krever økt regnekapasitet, hvilket er en begrenset ressurs. I praksis vil modellopløsning derfor være et kompromiss mellom ønsket detaljeringsgrad i modellen og tilgjengelig regnekapasitet. For at økt oppløsning skal være effektiv må også drivkreftene være tilgjengelig på tilsvarende skala. Blanding av vannmasser avhenger av kvaliteten på parameteriseringen. Det finnes ingen ideell parameterisering under alle forhold, hva som fungerer godt avhenger av hvilke fysiske prosesser som er viktig i området.
Validering	stor	middels	For validering av strøm er det behov for database med kvalitetssikrede observasjoner av strøm.
	stor	dårlig	For validering av spredningssimuleringer trengs metoder som effektivt kan måle konsentrasjonen av lakseluskoepoditter
Lakselusas rekruttering	stor	middels	Kunnskapsstatus for produksjon er relativ god, mens data på naturlig dødelighet er mangelfull og er forventet å ha store variasjoner i tid og rom. Viten om evne til å infisere er godt etablert under laboratorieforhold, men er sterkt avhengig av forsøksbetingelsene. For smitte i sjø er data sterkt begrenset. Adferden til lakselus er til dels beskrevet i forhold til lys og saltholdighet.

Modellberegnet dose av lakselus i sjøen		Modellene beregner dose i tid og rom. Det foreligger ikke direkte målinger av lus i vannsøylen som kan benyttes for verifisering.
Modellberegnet smittepress og fordeling av lakselus i på laks i bur og oppdrettsanlegg		Det foreligger ikke data for tetthet av lakselus i sjøen som kan sammenlignes med påslag direkte. Indirekte benyttes burdata og påslag på oppdrettsfisk.
Modellberegnet intensitet og påslag på vill laksefisk		Det er foreløpig få og bare småskala undersøkelser som har evaluert sammenhenger mellom smittepress beregnet med den hydrografiske smittepressmodellen og infeksjon på villfisk.
Modellberegnet intensitet og kategorisering av påslag på vill laksefisk i henhold til trafikklys systemet.		Det har ikke blitt gjort en evaluering av dette. Dette vil komme knyttet til storskala analyser av sammenhengen mellom smittepress og lusepåslag som blir gjennomført i 2016.

2 Arbeidsgruppe 2: Infeksjonsrisiko – fordeling av vill laksefisk i tid og rom



Foto: Bengt Finstad, NINA

Bengt Finstad, Arne J. Jensen, Ola Ugedal, Bror Jonsson, Marius Berg, Karl Øystein Gjelland og Tor F. Næsje (Norsk institutt for naturforskning)

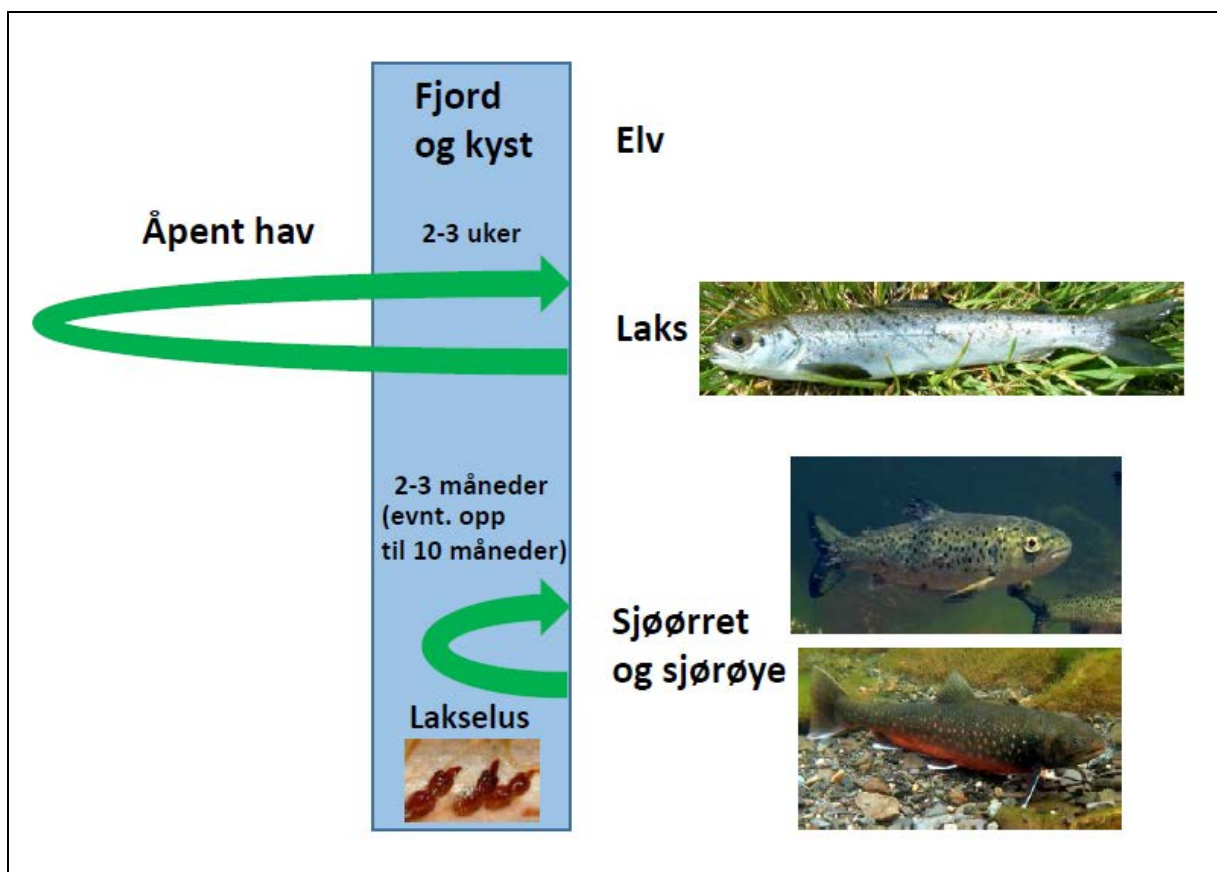
Øystein Skaala, Ove T. Skilbrei, Elina Halttunen, Pål Arne Bjørn og Ørjan Karlsen (Havforskningsinstituttet)

Knut Wiik Vollset og Bjørn T. Barlaup (UNI Research)

Steinar Kålås og Harald Sægrov (Rådgivende biologer)

2.1 Grunnleggende forskjeller i migrasjonsatferd mellom laksefisk. Hva det har å si for smittetrykket fra lakselus?

Laks vandrer direkte ut til det åpne havet fra elva for å returnere først etter ett eller flere år mens sjøørret og sjørøye blir i fjordene og kystområdene under hele sitt sjøopphold (figur 2.1). Vi finner mest lakselus i fjordene og kystområdene hvor oppdrettsanleggene er plassert (Serra-Llinares mfl. 2014). Derfor har disse tre artene en ulik sannsynlighet for å bli smittet av lakselus. Laks er utsatt for lakselussmitte bare i få uker i kystnære strøk, mens sjøørret og sjørøye kan bli eksponert i flere måneder. Antakelsen har derfor vært at sjøørret og sjørøye er mer utsatt for lakselus enn laks. På den andre siden har både sjøørret og sjørøye mulighet til å avluse seg ved å oppholde seg i områder med fersk- eller brakkevann, siden lakselus ikke tåler lave saltholdigheter i lange perioder (Gravil 1996, Wright mfl. 2016). Laks derimot, har ikke mulighet til å kvitte seg med lusa ved hjelp av ferskvannseksposering ettersom den vandrer ut i havet. Laksen med sin spesialiserte vandringsatferd kan derfor være mer sårbar for høy eksponering av lus enn sjøørreten. I tillegg kan i teorien laks bli smittet i åpent hav, men de studiene som foreligger tyder på at dette smittepresset er meget lavt (Jacobsen & Gaard 1997).



Figur 2.1. Forskjeller i migrasjonsatferd mellom laksefisk, og hva det har å si for smittetrykket fra lakselus. Design Finstad & Halttunen.

2.2 Generelt om smoltutvandring

Før smolt av laks, ørret og røye vandrer til sjøs om våren gjennomgår de forandringer i fysiologi, utseende og atferd som forberedelser til livet i saltvann. De ytre faktorene som påvirker smoltutvandringen, kan deles inn i regulerende og kontrollerende faktorer (Byrne mfl. 2003, Byrne mfl. 2004, Jonsson & Jonsson 2009). De regulerende faktorene påvirker smoltifiseringsprosessen og virker før selve smoltutvandringen, mens de kontrollerende faktorene påvirker selve vandringen.

Smoltifiseringsprosessen er hovedsakelig styrt av daglengde og vanntemperatur. Økende og avtakende daglengde forteller fisken hvilken sesong det er. Siden daglengden er den samme på samme dato og sted hvert år, vil ikke fotoperioden alene kunne gi variasjoner i smoltifiseringstidspunkt mellom år. Temperaturen påvirker hvor hurtig fysiologiske prosesser skjer (McCormick mfl. 2002), og svært lav vanntemperatur kan bremse eller forhindre hvor raskt fisken smoltifiserer grunnet økt daglengde. Variasjoner i vanntemperatur mellom år kan derfor gi variasjon i smoltifiseringstidspunkt, noe som igjen vil kunne påvirke tidspunktet for vandring (Zydlowski mfl. 2005).

Vanntemperatur, vannføring og forandringer i disse to miljøfaktorene er de viktigste kontrollerende faktorene under smoltutvandringen. Flere studier viser at vanntemperaturen og økningen i vanntemperatur om våren er vesentlige for når smoltutvandringen starter (f. eks. Jonsson & Ruud-Hansen 1985, Veselov mfl. 1998, Whalen mfl. 1999, Jutila mfl. 2005). Jonsson & Ruud-Hansen (1985) modellerte for eksempel med høy grad av nøyaktighet når laksesmolten i Imsa vandret ut ved å bruke kurven for temperaturutvikling i vassdraget om våren. Det synes ikke å være en spesifikk vanntemperatur som utløser vandringen, men en kombinasjon av temperatur og økningen i temperatur om våren før utvandring. Det er også god sammenheng mellom antall døgngrader molten utsettes for de siste månedene før utvandring og vandringstidspunktet, noe som er rapportert fra flere laksevassdrag (f. eks. Byrne mfl. 2004, Orell mfl. 2007). I enkelte elver kan høy og økende vannføring utløse smoltvandringen slik som i Rikleån i Sverige (Østerdahl 1969). Også i Orkla synes vannføringen å ha vesentlig betydning for starten på smoltutvandringen (Hvidsten mfl. 1995). Den relative betydningen av ulike omgivelsesfaktorer for start og forløp av smoltutvandringen synes å variere mellom vassdrag, og populasjonsspesifikke tilpasninger til lokale forhold synes å kunne innvirke på tidspunktet for utvandringen (Jonsson 1991).

2.2.1 Vandringsveier og vandringstid for smolt

Da de fleste undersøkelsene på vandring hos smolt er basert på et relativt lite antall merkede individ og bare gjennomført i én sesong, hadde det vært nyttig med langtidsstudier på villsmolt av både laks, sjøørret og sjørøye i norske fjordsystemer. Hydroakustikk muliggjør kartlegging av laksesmoltenes bevegelser i fjordsystemer. Variasjonen i vandringsmønstre og livshistoriestrategier hos sjøørret er undersøkt i kun et fåtall vassdrag. Det er lite kunnskap om andelen individer og bestander med ulike livshistoriestrategier med hensyn på tidspunkt, varighet og lengde på sjøvandring, og i hvilken grad anadromi er genetisk påvirket. Det er behov for undersøkelser av hvor stor andel av sjøørreten som overvintre i sjøen i ulike

bestander og geografiske områder. Også for sjøørret sjørøye i Norge foreligger et begrenset er kunnskapsmateriale om vandringer og livshistorie begrenset hos sjørøye i Norge.

2.3 Laks

2.3.1 Utbredelse/livshistorie

Relevans: **Stor**. Hvor finner man laksebestander langs Norskekysten – levevis og biologi.

Kunnskapsstatus: **God**.

Mangler: Svært god status på manglende om dette området.

Atlantehavslaksen har både rent ferskvannsstasjonære og anadrome bestander (Jonsson & Jonsson 2011). I denne sammenheng vurderer vi imidlertid bare de anadrome bestandene, dvs. bestander der fiskene gyter i elver der ungene vokser opp, men vandrer til havet for å beite når de er mellom 12 og 25 cm lange (smolt). Smolten kan være fra ett til ca. syv år gamle. Lengst sør i landet er gjennomsnittlig smoltalder ca. 2 år, i Midt-Norge ofte 3 år og lengst nord i landet er gjennomsnittsalderen 4–5 år. Noe av smolten som vandrer ut er allerede kjønnsmoden. Dette er nesten utelukkende hanner. I ferskvann øker laksungenes dødelighet i elva med økende ungetetthet. I havet, derimot, er dødeligheten tetthetsuavhengig (Jonsson mfl. 1998).

Laks fra Sør-Norge vandrer ut i Norskehavet for å beite. Merkeforsøk tyder på at de forlater kyststrømmen nær Stad, og derfra vandrer ut til et område nord for 62 breddegrad nord for Færøyene (Hansen mfl. 1993). Det er imidlertid i dette området en stor del av sjøfiske etter laks har foregått, og vi vet lite om hvor mye av den sør-norske laksen som har spredd seg videre utover i Nord-Atlanteren. Laksen fra midt- og nordnorske bestander synes for en stor del å beite i samme område, men har tyngdepunktet i utbredelsen lenger nord. Utenfor Troms og Finnmark kan laksens beiteområde gå helt inn til norskekysten. Laks fra Nord-Norge beiter også i Barentshavet, og det forekommer laks helt opp til 79 °N ved kysten av Svalbard (Jensen mfl. 2014b).

Den første sommeren laksen er i havet kalles den postsmolt, og laks som kjønnsmodnes neste sommer og høst kalles smålaks. Disse veier vanligvis 1–3 kg. Kjønnsmodnes de etter annen vinter i sjøen, kalles de mellomlaks og veier 3–7 kg. Laks som beiter enda et år før de blir kjønnsmodne blir storlaks og veier over 7 kg. Alder ved kjønnsmodningen synes påvirket av både arv og miljø.

Det meste av den kjønnsmodne laksen gyter bare én gang før fisken dør, med det er registrert fisk som har gytt opptil 5 ganger (Jonsson & Jonsson 2011). Smålaks gyter ofte hvert år, mens mellomlaks og spesielt storlaks venter enda ett år før de kommer tilbake for å gyte neste gang (Jonsson mfl. 1991b). Laks fra storlaksbestander vokser gjennomgående bedre enn fiskene fra smålaksbestander. Samtidig øker dødeligheten i forbindelse med gytingen med størrelsen på gytelaksen (Jonsson mfl. 1997).

Det første året i havet lever laksen for en stor del av dyreplankton, der pelagiske amfipoder av slekten *Themisto* synes å dominere (Jacobsen & Hansen 2001). Det andre året avtar

betydningen av dyreplankton, og fisk blir viktigere som mat. Tredjeåret er laksen overveiende fiskepiser. De tar lysprikkfisk og etter hvert større fisk som sild.

Allerede i mars det året de blir kjønnsmodne begynner laksen å bevege seg mot elva, men tidspunktet for når de kommer tilbake og vandrer opp i elva på vei mot gyteplassen varierer mellom landsdeler og mellom store og små vassdrag. Generelt vandrer de tidligere opp i Nord-Norge enn i Sør-Norge, samt tidligere opp i store elver enn i småvassdrag. Det eksakte oppvandringstidspunktet synes delvis genetisk bestemt (Hansen & Jonsson 1991), delvis påvirket av lokale forhold som vannføring og temperatur i elva (Jonsson mfl. 2007).

2.3.2 Bestandsstatus

Relevans: **Stor**. Sentralt for å vurdere sårbarhet og endringer i bestanden.

Kunnskapsstatus: **God**. (relateres mot de neste punktene).

Mangler: God informasjon tilgjengelig for fangststatistikk. Mere informasjon trengs for å evaluere modellen (sårbarhet iht. nærhet av anlegg/lusvariasjoner innen populasjoner/år). Effekten av lusepåslag vs. naturlig variasjon må evalueres.

2.3.3 Smoltutvandring

Relevans: **Stor**. Utvandringstidspunkt for smolt er kanskje den viktigste parameteren for å definere sårbare tidsperioder for laks ettersom det er hovedsakelig dette tidspunktet som definerer når smolten befinner seg i områder hvor de blir eksponert for lakselus.

Kunnskapsstatus: **God**.

Mangler: Lokal variasjon er fremdeles en utfordring – f.eks. vandringslengder i Hardangerfjorden–Bjoreio vs. Etne. Mellomårsvariasjoner er også en utfordring, og det må utvikles modellverktøy for å evaluere disse variasjonene.

For laks er det vist at tidspunktet for smoltutvandringen har en stor betydning for postsmoltoverlevelsen i sjøen, og det antas at laksesmolt er tilpasset til å bruke signaler i elva som forutsier gunstige forhold i sjøen og som stimulerer dem til å starte utvandringen. Preferanse for spesifikke sjøtemperaturer kan være forårsaket av økt dødelighet på grunn av lav salttoleranse ved lave sjøtemperaturer. Økt overlevelse ved høyere sjøtemperaturer kan også henge sammen med tilpasning til og avveining av flere faktorer, som mattilgang og overlevelse. Vanntemperatur kan også være viktig for svømmekapasitet og predatorunntakelse, som kan være redusert ved lave vanntemperaturer. Det er derfor en rekke faktorer som kan påvirke hva som er det beste tidspunktet for smoltutvandring hos laks, og bestandene synes å være tilpasset det mest gunstige vandringstidspunktet ut fra lokale forhold (Thorstad mfl. 2012).

Laksesmolt vandrer raskt ut fra elva og svømmer vanligvis ut i estuariet ved lavvann (Lacroix mfl. 2004). Utvandringen i de øvre deler av elvemunninger skjer ofte passivt, men med en viss grad av orientering som opprettholder smolten i den øvre vannsøylen og i

hovedstrømmen (Moore mfl. 1995). Den passive orientering avvikles som regel i den nederste delen av estuariet, og er en indikasjon på aktiv svømming. På generell basis foregår smoltutvandringen over 3–7 uker fra april til juli, med tidligst migrasjon hos sørlige populasjoner (Orell mfl. 2007). Brorparten av smolten i en populasjon kan vandre ut i sjøen i løpet av en relativt kort periode (1–2 uker). Smoltutvandring foregår stort sett gruppevis eller i stimer (Hvidsten mfl. 1995, Davidsen mfl. 2005). Laksesmolt kan være på næringsvandring i fire år eller mer på før de returnerer til fødeelva for å gyte for første gang, men ett til to år i sjøen er mest vanlig (Klemetsen mfl. 2003).

I starten av smoltutvandringsperioden vandrer en betydelig andel av smolten om natten, men med et større innslag av både dag- og nattvandring utover i sesongen. Merkeforsøk med kartlegging av vandring av laksesmolt viser ingen åpenbar periode med akklimatisering til saltvann, og smolten anses å være fysiologisk tilpasset det marine miljøet allerede før den vandrer ut i sjøen (Lacroix mfl. 2005). Vandringmønsteret i den første fasen av smoltens utvandring er komplekst, der noen postsmolt har en direkte svømmeferd mot åpent hav, mens andre individer beveger seg i alle himmelretninger over korte romlige og tidsmessige skalaer (Hedger mfl. 2008).

Utvandringstidspunkt for laksesmolt i Norge

Nylig er det publisert en sammenstilling av utvandringstidspunkt for smolt fra vassdrag over hele utbredelsesområdet for atlantisk laks (Otero mfl. 2014). Denne sammenstillingen gir data fra 20 norske elver og 7 finske sideelver som munner ut i Tana. En oppsummering av norske data fra 22 elver ble også nylig foretatt i en norsk rapport (Ugedal mfl. 2014b). Her har vi oppdatert og sammenstilt disse dataene og supplert med enkelte nyere undersøkelser som ikke var med i de andre to sammenstillingene.

Totalt har vi data fra undersøkelser som gir utvandringstidspunkt for laksesmolt fra 25 norske vassdrag (tabell 2.1). Undersøkelsene er basert på ulike metoder: fangst i heldekkende smoltfeller (4 lokaliteter), fangst i mindre smoltfeller (16 lokaliteter), og observasjon med video (5 lokaliteter). Mesteparten av dataene stammer derfor fra ulike smoltfeller som bare fanger en mindre andel av den utvandrende fisken. Det har ikke vært mulig for oss å vurdere i hvor stor grad forløpet gjenspeiler endringer i fangsteffektivitet av fellene heller enn endringer i migrasjonsaktivitet. Ved videoovervåking kan en også gå glipp av smolt hvis siktforholdene blir dårlige under utvandringstidspunktet, og heldekkende feller kan også neddykkes ved svært stor vannføring. Uansett disse feilkildene anser vi det som sannsynlig at dataene fra disse studiene fanger opp hovedmønsteret for når smolten vandrer ut i de undersøkte vassdragene (jfr. også Otero mfl. 2014). I mesteparten av undersøkelsene har utvandringen vært studert nær vassdragets utløp i sjøen. I noen undersøkelser kan det imidlertid være langt fra studiestedet til sjøen. For eksempel er det om lag 41 km fra fangststedet i Orkla til elvas utløp i sjøen. I slike tilfeller vil vi forvente at det er noe forskjell i tidspunkt for utvandring av smolt mellom fangststedet og utløpet i sjøen.

Det er gjennomført en serie trålundersøkelser i ytre deler av Trondheimsfjorden (2010–2014), Sognefjorden (2011–2014) og Hardangerfjorden (2010–2015). Dataene indikerer størst

utvandring av laksesmolt i Hardanger rundt uke 19–20, Sognefjorden uke 20–21 og Trondheimsfjorden uke 20–22. Dataene er noe usikre da det ikke har vært fanget i alle ukene, og oppstart av fangst og varighet ikke har vært lik mellom år.

Utvandringsforløpet til smolt er kjennetegnet ved at det kan være relativt store variasjoner fra døgn til døgn gjennom utvandringsperioden (figur 2.2). Vanligvis kommer noe smolt ned tidlig, mens hovedmengden av fisk vandrer ut av vassdraget over en relativt kort tidsperiode. Vi har tatt utgangspunkt i 50 % utvandring (dvs. den datoen hvor halvparten av årsfangsten/observasjonene av laksesmolt ble registrert) i vår fremstilling (figur 2.2). I de tilfeller hvor vi har opplysninger om dato for 25 % og 75 % utvandring, dvs. de datoene hvor henholdsvis fjerdeparten og tre fjerdedeler av årsfangsten/observasjonene av laksesmolt ble registrert, har vi også opplyst om dette. Det må bemerkes at målepunktet for 75 % utvandring sannsynligvis er beheftet med større usikkerhet enn de to andre målepunktene; spesielt i vassdrag hvor det er benyttet feller som fanger en mindre del av smolten (notfeller, smoltskruer og river fish lift). Det skyldes at fangsteffektiviteten til slike feller kan avta utover i sesongen og at de vanligvis ikke er i drift i hele utvandringsperioden.

I Imsa (Rogaland) der vandringen overvåkes daglig året gjennom i en heldekkende fangstfelle, vandrer det smolt (førstegangsvandrere) ned til utløpet av elva i alle årets måneder (Jonsson & Jonsson 2014a). Mesteparten av smolten går ut i april og mai (smoltutvandringsperioden), men det var også en liten topp i utvandring i november. I januar–mars vandrer det ned et fåtall fisk. Vekst og tidsforløp på sjøoppholdet (basert på gjenfangster av merket smolt) tyder på at smolt som vandrer ut i perioden april–august fortsetter direkte ut i havet, mens fisk som vandrer i september–mars blir stående i estuariet før de vandrer videre påfølgende vår (Jonsson & Jonsson 2014a).

I Daleelva i Vaksdal (Hordaland) er utvandringen av laksesmolt registrert med en heldekkende Wolf-felle siden 2004 (Vossoprosjektet, upubliserte data). Denne tidsserien viser at utvandringen starter i løpet av april, og at forløpet kan variere relativt mye mellom år (figur 2.3). Dato for 25 % utvandring varierte fra 7. mai til 1. juni. Hovedutvandringen foregår normalt i andre og tredje uka i mai med dato for 50 % utvandring registrert fra 15. mai til 5. juni. Dato for 75 % utvandring varierte fra 23. mai til 17. juni. Normalt er smoltutvandringen over i slutten av juni.

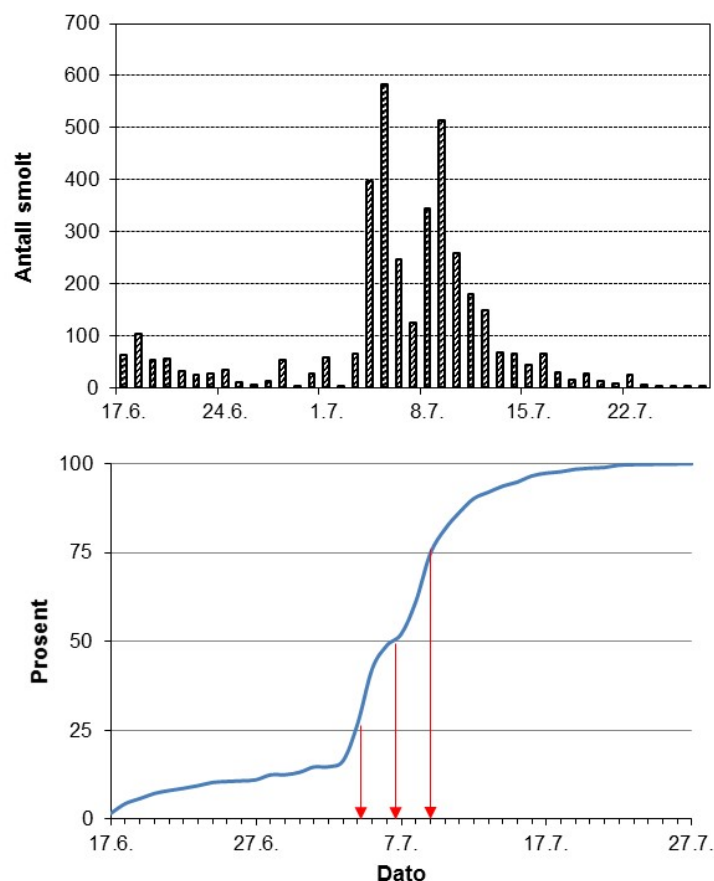
Mesteparten av smolten fra Daleelva vandrer altså ut i løpet av mai måned de fleste år. I vassdrag langs kysten av Norge er det laksesmolt på vandring fra om lag midten av april (i sør) til månedsskiftet juli/august (i nord). I det enkelte vassdrag kan det være smolt på vandring i en periode på mellom 1–2 måneder. For eksempel, ble det registrert utvandrende laksesmolt i en periode på om lag 40 dager hvert år i perioden 2002–2004 i Utsjoki, en sideelv til Tana (Orell mfl. 2007).

Tabell 2.1. Tidspunkt for nedvandring (25 %, 50 % og 75 %) av laksesmolt i norske vassdrag, med periode, antall år og avstand mellom lokalitet for fangst/observasjon og sjøen. Der tellingene har foregått i mer enn to år, er medianverdier for dato oppgitt, med variasjon (tidligste og seneste dato) i parentes. Metode: V = video; HF = heldekkende felle og AF = annen felle.

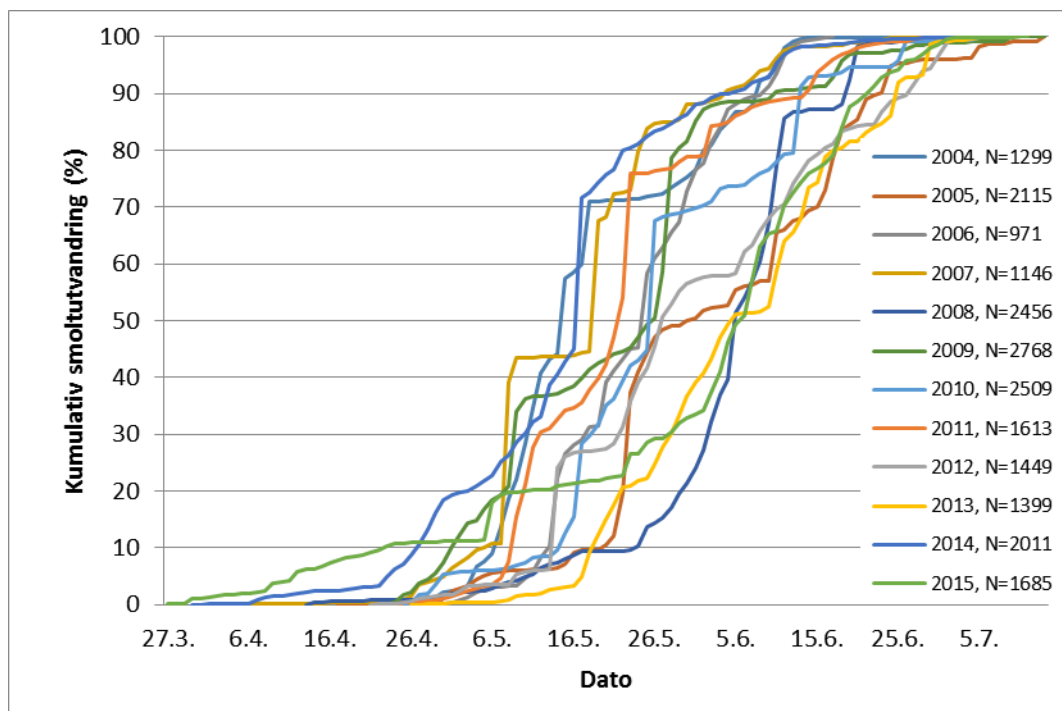
Nr.	Vassdragsnavn	Fylke	Metode	Periode	År	A (km)	25 % ned	50 % ned	75 % ned	Ref.
1	Storelva	A-Agd	AF	2005-10	6	6	7.5. (27.4.- 18.5.)	10.5. (29.4.- 24.5.)		1
2	Tovdalselva	V-Agd	AF	2004-10	7	7	14.5. (30.4.- 20.5.)	14.5. (3.5.- 24.5.)		2
3	Mandalselva	V-Agd	AF	2001-07	7	24-41	13.5. (27.4.- 20.5.)	21.5. (30.4.- 27.5.)		2
4	Imsa	Roga	HF	1976-09	34	0	9.5. (24.4.- 22.5.)	11.5. (2.5.- 22.5.)		3
5	Suldalslågen	Roga	AF	1995-10	16	2	28.4. (24.4.- 4.5.)	2.5. (28.4.- 14.5.)		4, 5
6	Guddalselva	Hord	HF	2001-10	10	1	29.4. (16.4.- 9.5.)	5.5. (27.4.- 18.5.)	(1.5. - 22.5)	6
7	Daleelva	Hord	HF	2004-15	12	2,8		27.5 (15.5. - 5.6.)	(23.5. - 17.6.)	7
8	Ekso	Hord	AF	2006-08	3			30.5. (8.5.- 2.6.)		7
9	Vosso	Hord	AF	2001-07	8	0-0,4	11.5. (3.5.- 13.5.)	14.5. (12.5.- 26.5.)		8
10	Vikja	SF	AF	2004-08	4	1,9		3.5. (26.4.- 30.5.)		9
11	Flåmselva	SF	AF	2002-06	5	1	15.5. (5.5.- 25.5.)	22.5. (8.5.- 9.6.)	24.5. (8.5. - 9.6.)	10
12	Aurlandselva	SF	AF	2001-03, 05-06	5	1	15.5. (10.5.- 29.5.)	26.5. (11.5.- 6.6.)	29.5. (14.5. - 18.6.)	10
13	Hustadelva	MR	V	2004-09	6	9,5	7.5. (1.5.- 16.5.)	10.5. (2.5.- 19.5.)		11
14	Eira	MR	AF	2001-10	10	1,2	12.5. (6.5.- 22.5.)	15.5. (7.5.- 24.5.)		12
15	Driva	MR	AF	2005-09	5	4,5	5.5. (1.5.- 22.5.)	21.5. (9.5.- 24.5.)		13
16	Surna	MR	AF	2011-13	3	2,5	26.5. (18.5.- 28.5.)	30.5. (24.5.- 4.6.)	31.5. (27.5.- 10.6.)	14
17	Orkla	ST	AF	1983-02, 04-09	25	41	10.5. (27.4.- 17.5.)	18.5. (7.5.- 5.6.)		15, 16
18	Stjørdalselva	NT	AF	1991-05	15	24	20.5. (8.5.- 29.5.)	22.5. (12.5.- 27.5.)		17
19	Urvollelva	Nord	V	2006-08	3	0,1	20.5. (11.5.- 22.5.)	22.5. (12.5.- 23.5.)		18
20	Saltdalselva	Nord	AF	1990-94	5	17	5.6. (2.6.-19.6.)	6.6. (5.6.-19.6.)		19

Nr.	Vassdragsnavn	Fylke	Metode	Periode	År	A (km)	25 % ned	50 % ned	75 % ned	Ref.
21	Skjoma	Nord	V	2004-08	5	1,3	1.6.	12.6.		20
22	Roksdalselva	Nord	V	2006-13	7	0,4	4.6.	4.6.	7.6.	21
							(20.5.- 10.6.)	(24.5.- 13.6.)	(2.6.- 16.6.)	
23	Laukhelle	Troms	V	2008-10, 12-13	5		18.6.	18.6.		22
							(16.6.- 4.7.)	(16.6.- 4.7.)		
24	Altaelva	Finn	AF	1989-96, 04-06	11	7	24.6.	3.7.		19
							(10.5.- 4.7.)	(20.6.- 12.7.)		
25	Halselva	Finn	HF	1988-12	25	0,1	10.6.	21.6.	5.7.	23
							(29.5.- 22.6.)	(7.6.- 5.7.)	(18.6.- 4.8.)	

*Referanser: 1) Kroglund mfl. (2010), 2) Hesthagen (red.) (2010), 3) Jonsson & Jonsson (2014b), 4) Saltveit (2004), 5) Gravem & Gregersen (2011), 6) Skaala mfl. (2012), 7) UNI Research, upubl., 8) Barlaup (red.) (2008), 9) Gabrielsen mfl. (2009), 10) Sægrov mfl. (2007), 11) Lamberg mfl. (2011b), 12) Jensen mfl. (2011), 13) Arnekleiv mfl. (2010), 14) Ugedal mfl. (2014a), 15) Hvidsten mfl. (2004), 16) Hvidsten mfl. (2012), 17) Arnekleiv mfl. (2007), 18) Lamberg mfl. (2010b) 19) Hvidsten mfl. (1998) 20) Lamberg mfl. (2011a), 21) Lamberg mfl. (2014b), 22) Lamberg mfl. (2015), 23) Jensen mfl. (2012a).



Figur 2.2. Øverst: Fangst av laksesmolt i feller ved Alta bru i Altaelva gjennom sesongen i 2005. Nederst: De samme fangstdataene fremstilt som kumulativ fangst (i %) gjennom sesongen. Dette året skjedde 50 % fangst av laksesmolt 7. juli, mens 25 og 75 % fangst fant sted henholdsvis 4. juli og 10. juli (vist med røde piler). Data fra Ugedal mfl. (2006).

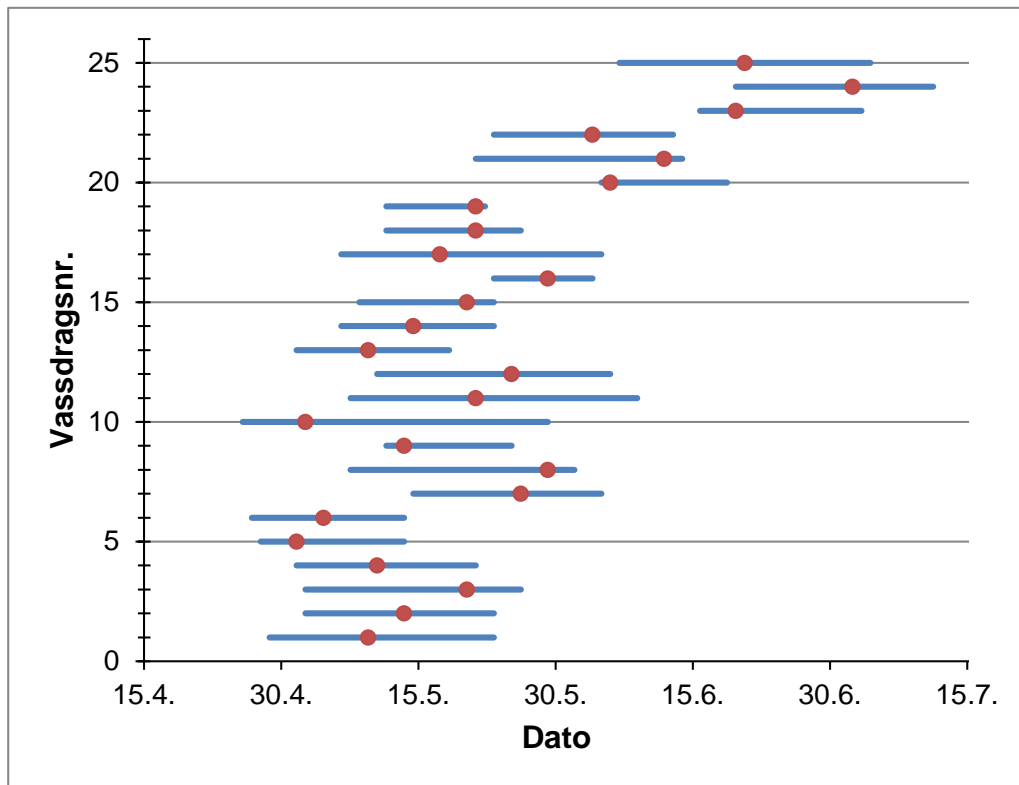


Figur 2.3. Kumulativ (%) utvandring av laksesmolt ved årlige registreringer i smoltfella i Daleelva i Vaksdal i perioden 2004-2015 (Skilbrei mfl. 2010 og Uni Research, upubliserte data).

En sammenstilling av data viser at mai er hovedmåned for utvandring av laksesmolt i Norge nord til de sydlige deler av Nordland (figur 2.4, tabell 2.1). Variasjonen mellom vassdrag i tidspunkt for utvandring av smolt er imidlertid stor i denne delen av Norge. Her finner vi vassdrag med median utvandringstidspunkt (median av flere års data) fra 2. mai (Suldalslågen i Rogaland) til 27. mai (Daleelva i Hordaland). Dette betyr at i mange år vandrer en stor del av smolten ut i slutten av april i vassdrag i Sør-Norge med tidlig smoltutgang, mens det i vassdrag med gjennomgående sen smoltutgang vil kunne skje betydelig utvandring i Sør-Norge også i første halvdel av juni. Fra midten av Nordland og nordover synes utvandringen å skje senere, med juni som hovedmåned for utvandringen de fleste år. I Troms og Finnmark skjer mesteparten av utvandringen fra midten av juni til et godt stykke ut i juli. Grovt sett synes dette spennet i utvandringstidspunkt fra sør til nord å samsvare med utviklingen i sjøtemperatur langs norskekysten, slik at laksesmolten går ut når temperaturen i kystvannet nærmer seg om lag 7–9 °C (jfr. Hvidsten mfl. 1998, Otero mfl. 2014).

Otero mfl. (2014) modellerte utvandringstidspunkt for laksesmolt, og fant at tidspunktet for starten av utvandringen, definert som tidspunkt for 25 % årlig fangst av smolt, gjennomgående økte med økende breddegrad langs kysten av Norge. I henhold til denne modelleringen endrer forventet tidspunkt for start seg relativt lite med breddegrad fra lengst sør i Norge og opp til de midtre deler av Nordland (om lag 20 dager). Forventet utvandringstidspunkt var om lag 40–50 dager senere i Finnmark enn i de sørligste delene av Norge. Samtidig er det viktig å påpeke at studien til Otero mfl. (2014) hadde som hovedmål å evaluere om klimaendring har påvirket smoltutvandringstidspunktet til laks på et globalt nivå.

For å kunne evaluere dette ble elvene modellert med det som kalles en «random-effekt», og studien peker på at det er en stor uforklart variasjon både mellom elver, og i hvor stor grad hver populasjon påvirkes av vanntemperatur. I en kontekst hvor man skal evaluere hvordan bestander påvirkes av lakselus er det dermed viktig å ta med denne variasjonen.



Figur 2.4. Tidspunkt for 50 % utvandring (fangst eller observasjon) for laksesmolt i vassdrag langs norskekysten (gruppert fra sør til nord). Blå linjer angir variasjonsbredde for 50 % utvandring, mens røde sirkler angir median utvandringstidspunkt for tidsseriene. For navn på det enkelte vassdrag, se nummerering i tabell 2.1.

Variasjonen mellom år i tidspunkt for 50 % utvandring (eller fangst/observasjon) i samme vassdrag er i størrelsesorden fra to uker opptil en måned i vassdrag hvor en har fem eller flere års data. Variasjonen i tidspunkt mellom år er med andre ord minst like stor som den modellerte breddegradsvariasjonen en har fra lengst sør i Norge til om lag midt i Nordland med hensyn på tidspunkt for utvandring. En må anta at denne variasjonen mellom år er avhengig av hvor stor variasjon det har vært i klimatiske faktorer som påvirker vanntemperatur og vannføring (snøsmelting/oppvarming) mellom år i undersøkelsesperioden i det enkelte vassdraget. Sannsynligvis er variasjonen i utvandringstidspunkt mellom år knyttet til variasjon i ”tidspunkt for vår”, slik at utvandringen av smolt i år med ”sen vår” skjer senere enn i år med ”tidlig vår” (Jensen mfl. 2012b, Jonsson & Jonsson 2014b). Sammenstillingen viser også at det kan være ganske store forskjeller i utvandringstidspunkt mellom vassdrag i samme fjordsystem. I Sognefjorden synes utvandringen av laksesmolt de fleste år å skje vesentlig tidligere i Vikja enn i Flåmselva og Aurlandselva (tabell 2.1). I 2005 for eksempel

var tidspunkt for 50 % utvandring 8. mai i Vikja, mens den var om lag to uker senere i Aurlandselva og Flåmselva (henholdsvis 21. mai og 22. mai). Statistiske analyser av variasjoner i tidspunkt for utvandring av laksesmolt mellom år og mellom elver i samme region og år med hensyn på variasjoner i klimatiske faktorer er nødvendig for at en skal kunne forutsi/modellere forventet tidspunkt for utvandring av laksesmolt på et mer detaljert nivå i forkant av smoltutvandringen.

2.3.4 Utvandring av vinterstøing av laks

Relevans: **Liten**. Vinterstøinger (utgytt laks) kan bli eksponert for lakselus under utvandring

Kunnskapsstatus: **Dårlig**.

Mangler: Det fins lite data om støinger generelt, og vi vet ikke heller hvor sårbare de er for lakselus.

Mange laks overlever gytingen, og vandrer til havs på ny. Generelt overlever smålaks bedre enn mellomlaks og storlaks (Jonsson mfl. 1997), og fisk som gyter i kalde elver antas å overleve bedre enn de som gyter i varmere elver (Glebe & Leggett 1981a, b). Dette betyr at man kan vente forskjellig overlevelse i forskjellige elver knyttet til elvestørrelse og breddegrad (Niemelä mfl. 2006). I Imsa har man funnet av over 80 % av hunnene og over 60 % av hannene overlever gytingen (Jonsson mfl. 1991a). Tallene var like (74 % av hunnene og 43–62 % av hannene) i Alta (Halttunen mfl. 2013). Men selv om overlevelsen etter gytingen kan være stor, kan det være relativt få som overlever sjøvandringen etterpå. I Imsa kommer bare om lag 10 % for å gyte igjen (Jonsson mfl. 1997), mens i Altaelva er overlevelsen betydelig høyere (34 % av hunnene, Halttunen mfl. upubl.). I Loneelva, som er ei smålakselv, har man funnet at over 25 % gyter mer enn en gang, mens det i ei stor elv som Drammenselva bare er 2 % som gyter mer enn en gang (Jonsson mfl. 1997). Andelen flergangsgytende laks i 12 undersøkte norske vassdrag fra Vefsna og sørover lå på mellom 2 og 25 % (Jonsson mfl. 1997).

Utvandringen til havet etter gyting kan skje i to perioder: Om høsten straks etter at gytingen er gjennomført og om våren og forsommeren. I Imsa skjer høstutvandringen i november–januar og vårutvandringen mellom mars og mai (Jonsson mfl. 1990). Lenger nord i landet vil høstutvandringen komme noe tidligere og vårutvandringen senere (Halttunen mfl. 2013). Hannene dominerer i antall blant de som vandrer til havet om høsten, og hunnene dominerer om våren/forsommeren (Jonsson mfl. 1990, Halttunen mfl. 2013). Det er ventet at høstutvandringen vil dominere i de minste lakseelvene, mens vårutvandringen blir viktigere i store vassdrag, der forholdene for overvintring er bedre.

Utvandringen av utgytt laks ble studert i Altaelva og ut Altafjorden (Halttunen mfl. 2009, 2013). 13 % av merket laks vandret ut etter gyting om høsten, mens resten vandret ut om våren. Vårutvandringen spredde seg over en lang periode (mai–juli). Laksen vandret høyt i sjøen, holdt seg mest på 2 meters dyp, men kunne dykke ned til ca. 15 meters dyp. Allerede etter 1–2 dager passerte fiskene en avstand på 30 km fra elvemunningen, så vandringen ut fra

Altafjorden gikk hurtig. Overlevelsen var god (92 %), så overgangen til saltvann synes ikke kritisk for overlevelsen, selv om laksen var fullstendig utmagret ved utvandringen. Tydeligvis skjer dødeligheten på et senere tidspunkt. Feilvandringen av utgytt laks synes å være liten når den kommer tilbake for å gyte igjen (Hansen & Jonsson 1994). Selv om støinger kan være utsatt for lakseluspåslag under utvandringen, kan det imidlertid forventes at støinger (pga. størrelse, svømmehastighet og tykk hud/slimlag) er mindre sårbare for lakselus enn smolt.

2.3.5 Vandringshastighet/progresjon hos smolt

Relevans: **Stor**. Vandringshastighet i kombinasjon med vandringsavstand og utvandringstidspunkt kan brukes til å definere eksponeringstid og optimalt samplingstidspunkt for lakselus. Et viktig moment er oppholdstiden til postsmolten i relevante fjord- og kyststrøk.

Kunnskapsstatus: **Middels**.

Mangler: Topografisk kompleksitet i fjordsystemet påvirker vandringshastighet og progresjon. I tillegg har vi manglende data på villsmolt samt at det er regionale forskjeller her. Det er stor variasjon mellom individene og utvandringstidspunkt, og her må man kartlegge variasjonen.

I de siste årene har flere undersøkelser av postsmoltens vandring og overlevelse fra elvemunningene og utover fjordene og i nærkystområder blitt gjennomført, både i Norge og andre land. Disse undersøkelsene er gjennomført ved å merke postsmolt med akustiske sendere, og følge vandringene deres ved installasjon av automatiske lyttebøyer opp til noen titalls kilometer fra elvemunningene. Undersøkelsene er oppsummert i Anon. (2011) og i andre senere relevante publikasjoner (Thorstad mfl. 2012). Undersøkelsene har vist at postsmolten vandrer aktivt fra elvemunningen og utover, og at dette er en fase med høy dødelighet. Klekkeriproduert postsmolt (19–30 cm) med villaks fra Lærdal og Flekke som foreldre, ble sluppet ved munningen av elva Opo innerst i Hardangerfjorden (Plantalech Manel-La mfl. 2011). Fisken av Lærdalsstammen brukte gjennomsnittlig 15 dager (variasjon 7–26 dager) på de første 17 milene av fjordvandringen, mens fisken av Flekestamme brukte gjennomsnittlig 18 dager (variasjon 14–26 dager). Vill postsmolt er mindre enn den klekkeriproduerte laksen som ble studert i Hardangerfjorden. Tidligere undersøkelser har vist at vill postsmolt brukte lengre tid enn klekkeriproduert postsmolt på å vandre en tilsvarende strekning (Thorstad mfl. 2007b). Forskjellene kan knyttes til kroppslengde, slik at svømmehastigheten uttrykt per kroppslengde er på samme nivå hos kultivert og vill postsmolt. Dersom vi som en forenkling antar at villsmolten er halvparten så lang som den studerte klekkerismolten, og at vill postsmolt derfor kan bruke dobbel så lang tid på fjordvandringen (Thorstad mfl. 2007b), så kan en vill postsmolt fra Opo bruke gjennomsnittlig 30–36 dager fra Opo og de 17 milene ut Hardangerfjorden, tilsvarende en vandringshastighet på 0,5–0,6 mil per dag. I andre studier av vandringshastigheter er variasjonen stor, og vill postsmolt hadde en vandringshastighet på 0,2 mil per dag i Romsdalsfjorden (Thorstad mfl. 2007b) og 2,1 mil per dag i Altafjorden (Davidsen mfl. 2009). I arbeid som er under opparbeiding fra Hardangerfjorden og fjordene ved Osterøy har den midlere vandringshastigheten til

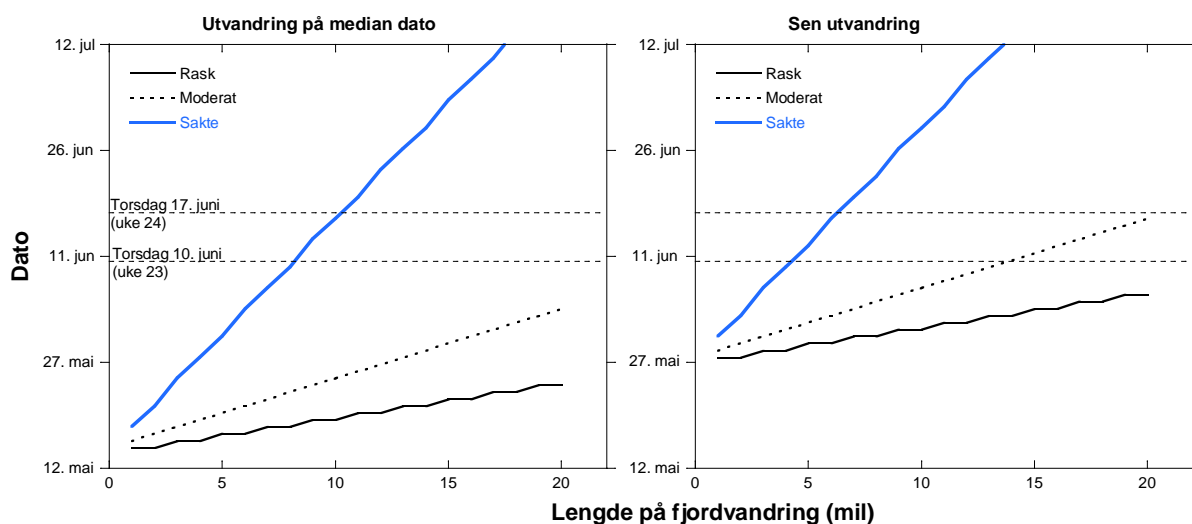
klekkerismolt vært rundt 1 kroppslengde per sekund, noe som er sammenfallende med vandringshastigheten til simulert rømt oppdrettssmolt ut Masfjorden (Skilbrei 2010). Det tilsvarer vandringshastigheter på 1–1,5 mil per dag for villsmolt av normale størrelser. Det er videre vist at vandringshastigheten kan øke utover i fjorden, for eksempel ut Sunndals- og Tingvollsfjorden, der den økte fra ca. 0,5 til rundt 2 kroppslengder per sekund (Urke mfl. 2013). Dette stemmer overens med et generelt inntrykk av at smolt vandrer hurtigere når den kommer til høyere saltholdighet, det vil si i områder der risikoen for lakselus øker.

I Eresfjorden, utenfor utløpet av Eira ble det gjennomført manuelle peilinger av smoltens bevegelse like etter at den ble sluppet, hvor svømmehastighet og retning ble korrigert for fjordstrømmen for å registrerer fiskens egenbevegelse (Thorstad mfl. 2004, Økland mfl. 2006, Thorstad mfl. 2007b). Peilingene viste at smolten ikke driver passivt med strømmen, men svømmer aktivt. Det ble observert generelt store individuelle variasjoner i vandringshastighet hos smolt. For vill laks var vandringshastigheten i forhold til sjøbunnen i gjennomsnitt 1,22 kroppslengder per sekund, mens fiskens egenbevegelse i gjennomsnitt var 1,17 kroppslengder per sekund. At egenbevegelse var noe lavere enn vandringshastighet i forhold til sjøbunnen betyr at fisken til en viss grad hadde svømt med strømrretningen. Vandringshastighetene for kultivert smolt av laks var om lag de samme som for vill laksesmolt, mens tilsvarende hastighet for utsatt smolt av sjøørret var vesentlig lavere.

Med utgangspunkt i tilgjengelig kunnskap om tidspunkt for utvandring fra elvene og vandringshastigheter i fjordene er det mulig å vurdere vandringshastigheter hos postsmolt fra deler av Vestlandet og Trøndelag. Om en tar utgangspunkt i gjennomsnittlig median dato (15. mai) og gjennomsnittlig seneste dato (28. mai) for 50 % utvandring for elvene fra Imsa i sør til Stjørdalselva i nord og bruker en hastighet på 2,1 mil per dag for raskt vandrende postsmolt, 1 mil per dag for moderat vandrende postsmolt og 0,3 mil per dag for saktevandrende postsmolt. Den laveste hastigheten er økt fra publisert verdi (0,2 mil per dag; Thorstad mfl. 2007), for å ta høyde for at merket fisk kan svømme saktere enn umerket. På den annen side er smolt merket i telemetriundersøkelser blant de største ville smolt som vandrer ut fra norske vassdrag (på grunn av størrelseskrav ved merking), noe som medfører at vandringshastigheter for ville smolt generelt kan være lavere enn for de som studeres i slike undersøkelser.

Dersom utvandringen fra elvene skjedde til median tidspunkt i alle fjordene (figur 2.5, venstre del) er det fare for at saktevandrende postsmolt med fjordvandring lengre enn 8–10 mil kunne oppleve lengre infeksjonspress av lus på utvandringen. Rasktvandrende og moderat vandrende postsmolt har naturlig nok kortere risikoperiode for påslag av lus. Dersom vi tar utgangspunkt i et scenario med senere smoltutvandring (figur 2.5, høyre del), på grunn av sen og kald vår, må fjordvandringen være kortere enn ca. 14 mil om moderat vandrende postsmolt skal unngå å møte høyt infeksjonspress, mens fjordvandringen må være kortere enn ca. 4 mil for sentvandrende postsmolt. Det er viktig å merke seg at beregningene er basert på dato for 50 % utvandring og på gjennomsnittlig vandringshastighet fra undersøkelsene. Halvparten av smolten vandrer ut etter datoen for 50 % utvandring, og den individuelle variasjonen i vandringshastighet er stor. Det betyr at en stor del av postsmolten vil behøve kortere vandringslengder enn disse eksemplene for å unngå å møte et høyt infeksjonspress.

Dataene fra alle disse studiene er enkle beregninger basert på tilgjengelig informasjon om utvandringstidspunkt, atferd i sjø og vandringshastigheter, og kan ikke spesifikt brukes til å trekke konklusjoner om hvor stor bestandseffekt lakselus har på postsmolt av laks. Bare betydelig bedre data for lusepåslaget på postsmolt med god geografisk dekning fra fjord, kyst og åpent hav kan gi sikre konklusjoner om risiko for påslag ved postsmoltens utvandring gjennom norske fjorder og ut i åpent hav.



Figur 2.5. Estimert dato for når postsmolt av laks fra Vestlandet og Trøndelag kunne ha nådd ytre fjordstrøk der infeksjonstrykket fra lakselus var relativt høyt (20–30 % av sjøørret hadde mer enn 0,1 lus/gram fiskevekt) fra et eksempel fra uke 23 eller uke 24 i 2010 (torsdag i hver av ukene er gitt med vannrette linjer) som en funksjon av lengden på fjordvandringen, og under antagelse om at postsmolten har rask (2,1 mil per dag), medium (1 mil per dag) og sakte (0,3 mil per dag) vandring gjennom fjorden. I venstre figur er det antatt at utvandringen fra elvene skjer til median dato (15. mai), mens til høyre er det antatt sen utvandring (28. mai) på grunn av kald vår. Etter Anon. (2011).

Det eneste området der det foreligger data på når vill smolt oppholder seg i ytre deler av fjordsystemet er i Nordhordland i forbindelse med Vosso-prosjektet. En ruse ved Herdla (ca. 90 km fra utløpet av Vossovassdraget) har fanget vill smolt og kultivert smolt merket med CWT-merker (coded-wired-tags) siden 2011. Hovedresultatene fra dette studiet (et samarbeid mellom Uni Research og HI) er at villsmolten er å finne i de ytre områdene, hvor det er høyest sannsynlighet for påtreff av lakselus, i begynnelsen av juni (Barlaup mfl. upublisert & Vollset mfl. in prep). Estimert vandringshastighet fra dette studiet ligger i overkant av 1 kroppslengde per sekund, og sammenfaller dermed fint med studier med bruk av større akustiske merker. De påpeker også at våravlusningen bør utsettes med opptil to uker for å få med effekter på de største og viktigste vassdragene fra den indre delen av fjordsystemet samt at overvåkingsperioden bør utvides.

2.3.6 Fordeling i vannsøylen

Relevans: **Stor.** Lakselusen fordeler seg ikke jevnt over vannsøylen, men har egen bevegelse for å optimalisere sitt eget dyp. Dette betyr i praksis at sannsynligheten for påtreff mellom en laksesmolt og lakselus er avhengig av den vertikale atferden til laksesmolten.

Kunnskapsstatus: **Middels.**

Mangler: Svært få undersøkelser (kun i Hardanger, Romsdal og Alta). Det er nødvendig med videre verifisering og å utarbeide bedre metodikk samt tilgang til mer egnede merker for bruk på villfisk.

Davidson mfl. (2008) undersøkte vandringsmønstrene hos postsmolt av laks i Hardangerfjorden. Laksesmolten svømte hovedsakelig på 1–3 meters dyp om dagen, mens flere individ ble funnet nær overflata (> 0,5 m dyp) om natta. Det ble også observert at smolt kunne gjøre sporadiske dykk ned til 6,5 meters dyp, men hvorfor den gjør slike dykk er ikke kartlagt. Tilsvarende har Plantalech Manel-la mfl. (2009) vist i studier av postsmolt av laks i Hardangerfjorden at svømmedybden lå på en snittverdi på 1,7 meter (0,5 til 2,1 meter). Dette samsvarer godt med at postsmolt av oppdrettslaks vandret ut Masfjorden på 1,2–1,7 meters dyp i mai og juni (Skilbrei 2010), og også med 2 foreløpig upubliserte studier fra fjordene ved Osterøy, der smolten beveget seg i gjennomsnitt på 0,95 og 1,46 meters dyp. I Hardangerfjorden oppholdt postsmolten seg 68 % av tiden i saltholdigheter lavere enn 20 promille, og dermed under toleransegrensen for lakselus (Plantalech Manel-la mfl. 2009). I tillegg valgte postsmolten det varmeste vannlaget under utvandringen. Ved Osterøy er det også et definert fersk-/brakkvannslag med høyere temperatur (Skilbrei 2012) som sannsynligvis medfører at vandrende smolt har beskyttelse mot lakselus i den indre delen av fjordsystemet. Foreløpig er sendere som registrerer dybde og saltholdighet for store til å benyttes på villsmolt, og det foreligger derfor ikke data på villsmolt fra Norge.

2.3.7 Orientering – vandringsruter

Relevans: **Stor.** Laksesmolten orienteringsevne vil påvirke hvor raskt smolten klarer å navigere ut av et fjordsystem og ut av fjorden, og vil dermed påvirke eksponeringstiden. I noen fjordområder har laksesmolten mulighet til å vandre forskjellige ruter for å komme ut til åpent hav. Hvilken utvandningsrute smolten bruker vil være bestemmende for luseeksponeringen den utsettes for.

Kunnskapsstatus: **Dårlig.**

Mangler: Det er behov for å avklare forholdet mellom vandringsruter og eksponering, og koble dette mot miljøfaktorer.

Thorstad mfl. (2007 a, b) viste at laks og sjørret svømte i alle himmelretninger og i alle retninger i forhold til fjordstrømmen. Laksesmolt hadde en mindre grad av forflytning innover fjorden enn i andre retninger, og det resulterte i en netto forflytning utover fjorden. Laksesmolten viste altså ikke en presis navigering ut av fjordsystemet. Dette betyr blant annet at en vil undervurdere den faktiske vandringshastigheten til smolt ved å undersøke hvor lang tid det tar fra smolten slippes til den passerer lyttebøyer i utvandningsruten. Når

vandringshastigheter som er registrert under manuelle peilinger ble sammenlignet med vandringshastigheter fra slipp til første registrering hos automatiske lyttebøyer, ble det funnet at laksesmolten hadde svømt om lag dobbelt så lang distanse som korteste ruten ved registrering av lyttebøyene ytterst i Eresfjorden og Langfjorden. Dette gjaldt både vill og utsatt laks. Utvandrende vill og kultivert laksesmolt registrert på lyttebøyer plassert på tvers av fjorder, har vist at laksesmolten kan bevege seg i hele fjordens bredde, både midtfjords og nærmere land.

Akustisk merking av utsatt smolt i Hardangerfjorden har vist at selv om de fleste følger hovedløpet ut av fjordsystemet, så forlater noen fjorden gjennom sundene på nordsiden. Etter slipp fra Eio innerst i fjorden i 2006 gikk 11 av 31 postsmolt ut to sund lenger ute i fjorden før de kom til hovedutløpet (Plantalech Manel-La mfl. 2011). Nye data fra Hardangerfjorden som er under opparbeiding viser lignende mønstre (rundt 1/3 vandret ut sundene), og også at noen smolt vandret innover fjorden fra Etne for så å vandre ut gjennom sund. Årsaken kan være at overflatestrømmene i et så stort fjordbasseng påvirkes av en rekke fysiske forhold, slik at vandringsrutene til smolten blir lite forutsigbare. Smolten som tar veien ut gjennom disse sundene kommer inn i nabofjorden, og kan både få en lengre vandring mot åpent hav og en annen risiko for påslag av lakselus.

2.3.8 I kystnære områder og ut i åpent hav

Relevans: **Stor**. Sårbarhet for påslag av lakselus i åpne vannmasser.

Kunnskapsstatus: **Dårlig**.

Mangler: Det foreligger ingen felldata fra telemetri kyst – mot åpent hav. Fra tråldata har vi info om fangst av postsmolt i kyststrømmen fra 1990-tallet. Spørsmålet her er om fisken forsvinner rett ut i havet og dypere ned i havet.

Det foreligger lite kunnskap om laksesmoltenes vandring til beiteområdene etter at den har forlatt fjordene og når åpent hav. Dette er relevant kunnskap siden vi ikke vet mye om påtreff av lakseluslarver i åpne vannmasser. Postsmolt fordeler seg imidlertid over store deler av Atlanterhavet, og har kapasitet til å vandre over lange avstander. Merkede individer som passerte Færøy-Shetland-kanalen hadde tilbakelagt en distanse på 713–874 km i løpet av 38–51 dager etter at de ble satt ut som smolt i elven. Dette tilsvarer en minimum vandringshastighet fra 14–21 km/dag⁻¹ (Shelton mfl. 1997). Lignende gjenfangstdata har vist minimumshastigheter på mellom 6 og 26 km, målt fra dag 1 (Holm mfl. 2003).

På generell basis vandrer voksen laks tilbake fra havet og opp i fødeelven med høy presisjon, selv om en liten prosentandel (vanligvis mindre enn 3–6 %) spres til andre elver (Jonsson mfl. 2003). Innprenting på juvenilt stadium antas å være den grunnleggende mekanismen som bestemmer fiskens evne til å orientere seg i de store vannmassene. Dette kan være styrt av sansesystemet til fisken, der eksempelvis luktesans er medvirkende til at den finner veien tilbake til elva den er oppvokst i (Harden Jones 1968). Homing-atferd (evnen til å finne tilbake til sin fødeelv) er sannsynligvis basert på sekvensiell læring ved nedstrøms forflytning i elva og utvandring i sjøen som smolt (Hansen mfl. 1993). Det finnes begrensede

eksperimentelle bevis på de sensoriske mekanismene og signalene som brukes i vandringer, men de eksakte mekanismene er ikke kjent (Moore mfl. 1990, Sand & Karlsen 2000). Det er imidlertid vist at endringer i det geomagnetiske feltet påvirker tilbakevandringen av stillehavslaks, noe som indikerer at laks kan bruke geomagnetisme i innprentingen (Putman mfl. 2014).

2.3.9 Tetthet av utvandrende smolt i fjordsystemene

Relevans: **Stor**. Her er sårbarhetsindeksen basert på forventet antall villfisk som bruker et gitt fjordområde/soner som leveområde.

Kunnskapsstatus: **Dårlig**.

Mangler: Kunnskapen er svært mangelfull og lider både av mangel på data og manglende sammenstillinger av den kunnskapen som fins. Dette er et omfattende arbeid som ikke kan gjennomføres innenfor rammen av denne utredningen. Man må tallfeste antall individer i ulike fjordsystemer og i tillegg gjennomføre en risikovurdering av sårbarhet.

2.3.10 Når går voksen laks opp i ferskvann?

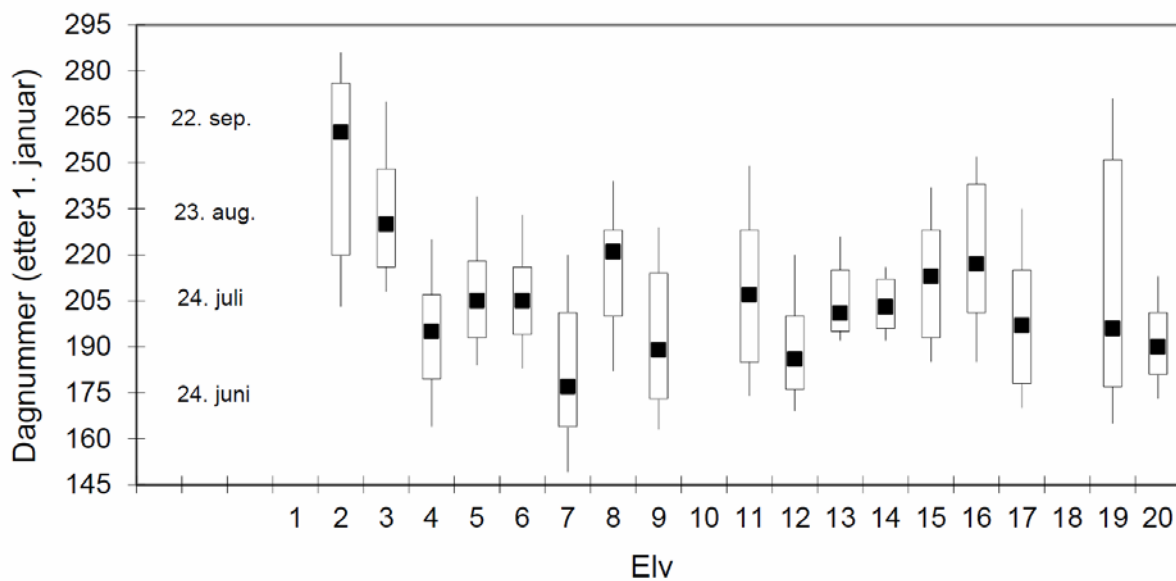
Relevans: **Middels**. Tidspunktet på året når voksen laks vandrer opp i elvene påvirker sannsynligheten for at laksen får påslag av lus. Lus kan påvirke voksen laks ved høye infestasjoner. Slike infestasjoner kan blant annet føre til etterfølgende infeksjoner.

Kunnskapsstatus: **God**.

Mangler: Mer data fra Sør-Norge.

Oppvandringstiden for voksen laks i norske vassdrag der det har foregått videoovervåking av oppvandringen, er oppsummert av Svenning mfl. (2015). Data fra 17 vassdrag langs norskekysten viser en betydelig variasjon mellom bestandene (figur 2.6). Bestandene ble gruppert i tre oppvandringsgrupper basert på gjennomsnittlig oppvandringstidspunkt (tidlig, middels, sent). De tidligste oppvandringene skjedde i begynnelsen av juli (Osenelva, Urvollelva og Laukhellevassdraget), mens de fleste bestandene hadde et gjennomsnittlig oppvandringstidspunkt fra midten til slutten av juli (figur 2.6). To av elvene (Suldalslågen og Hustadelva) ble karakterisert som sene, der median tidspunkt for oppvandring var midt i august. Nidelva i Arendal skilte seg klart ut fra de andre elvene, ved at median oppvandringstidspunkt var i midten av september (figur 2.6). Oppvandringsperioden (forskjell mellom 10 og 90 persentil) varierte mye mellom elvene/årene, med et gjennomsnitt på 7,6 uker, og for tre av elvene varte oppvandringen i hele 12–14 uker (Svenning mfl. 2015). I Roksdalsvassdraget varierte median tidspunkt for oppvandring betydelig avhengig av sommervannføringen i elva, og i tørre somrer oppholdt laksen seg i sjøen i påvente av nok vann i elva til oppvandring. I fem av ni år var median tidspunkt for oppvandring rundt 1. juli, mens mediantidspunktet i tre andre (tørre) år var i slutten av august eller tidlig i september (Lamberg mfl. 2014b).

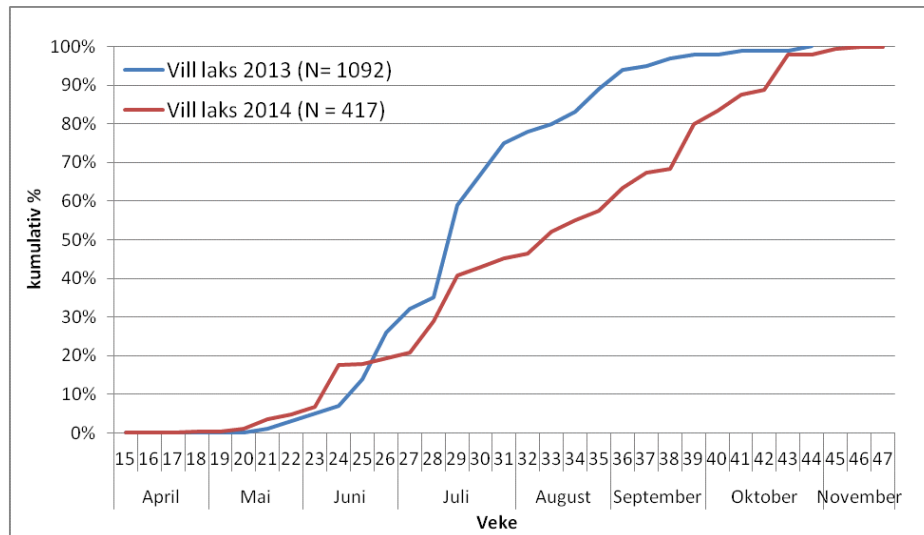
Fra tidligere er det kjent at oppvandringen av laks kan være enda tidligere enn de bestandene Svenning mfl. (2015) behandlet. Dette er vassdrag som Figga ved Steinkjer, der oppvandringen kan starte allerede i april (Hansen & Jonsson 1991). Videre finnes det en del flomelver, som Imsa, der hovedoppvandringen gjerne starter med høstflommen. På Sør-Vestlandet kommer høstflommen typisk mellom medio september og november. Det er da laksen kommer opp i flomelvene f. eks. på Jæren. De største fiskene er mest følsomme for lite vann. I Imsa kommer ikke disse før vannføringen i elva er middels høy (Jonsson mfl. 1990, Jonsson mfl. 2007). Fiskene krever imidlertid mindre vann for å vandre opp nær gytetida enn tidlig i sesongen.



Figur 2.6. Oppvandringstider for voksen laks i 17 norske vassdrag, registrert med videokamera mindre enn 2,5 km fra munningen av elva. Figurene baserer seg på 1–12 års data. Vertikale linjer representerer 10^{de} og 90^{de} persentil av dagnummer for oppvandring (dag 1 = 1. januar), mens rektanglene angir 25^{de} og 75^{de} persentil og de mørke firkantene er median (50^{de} persentil) oppvandringstidspunkt basert på gjennomsnitt over alle elver og år. Vassdragene er rangert fra sør til nord, med det sørligste vassdraget til venstre. De 17 vassdragene er: 2) Nidelva i Arendal, 3) Suldalslågen, 4) Aurlandselva, 5) Gaularvassdraget, 6) Nausta, 7) Osenelva i Flora, 8) Hustadelva, 9) Stordalselva, 11) Salvassdraget, 12) Urvollelva, 13) Beiarelva, 14) Saltdalselva, 15) Futelva, 16) Sagvatnanvassdraget, 17) Skjomavassdraget, 19) Roksdalsvassdraget, 20) Laukhellevassdraget. Elver der videokameraene var plassert mer enn 2,5 km fra sjøen (n = 3) er ikke tatt med på figuren. Figur fra Svenning mfl. (2015).

Etnevassdraget (Hordaland) er et av få vassdrag hvor oppvandringen fra 1. april til 1. november blir registrert i en heldekkende oppvandringsselle hvor overvåkingen kombineres med fysiske prøver og biologiske data fra vill og rømt fisk. Fellen som har vært i drift i årene 2013–2015, er plassert ca. 500 meter fra sjøen og fanger rundt 85 % av villaksen som passerer

dette punktet i elven (Skaala mfl. 2015). Tidspunkt for registrering av første villaks har variert fra 9. april (2014) til 18. mai (2013), og tidspunkt for 50 % oppvandring har variert fra 15. juli (2013) til 12. august (2014), fire uker senere i 2014 enn i 2013 (figur 2.7).



Figur 2.7. Kumulativ oppvandring av villaks i Etnevassdraget 2013–2014 (Skaala mfl. 2015).

2.3.11 Hvor lenge oppholder voksen laks seg i fjordene før de går opp i ferskvann?

Relevans: Middels. Oppholdstiden til voksen laks i fjorder vil kunne påvirke sannsynligheten for infestasjon av lakselus. Lus kan påvirke voksen laks ved høye infestasjoner. Slike infestasjoner kan blant annet føre til sekundærinfeksjoner.

Kunnskapsstatus: God.

Mangler: Det er behov for mere data fra Vest-Norge.

Det er antatt at innvandring av gytelaks fra havet består av to faser. Første fase gjelder fra næringsområdene i havet og til norskekysten, og andre fase omfatter mer nøye navigasjon langs kysten, inn fjorder og opp i gyteelva (Hansen mfl. 1993). Den siste fasen langs kysten og i fjorder har størst betydning for oppholdstid i områder som kan påvirkes av lakseoppdrett.

Hastigheten og oppholdstiden til voksen villaks, ensjøvinter og flersjøvinter, på innvandring til gyteelvene kan variere mye. I Trondheimsfjorden i 2012–2014 oppholdt radiomerket villaks seg i fjorden i gjennomsnitt 8 til 23 dager fra de passerte Ytre Agdenes ytterst i Trondheimsfjorden til de vandret opp i elvene Orkla, Gaula, Nidelva, Stjørdalselva og Verdalselva og ble registret på radiologgere nederst i elvene (tabell 2.2) (Aronsen mfl. 2015). Dette tilsvarer en innvandringshastighet basert på korteste avstand i sjøen på 2,6 til 9,7 km per døgn (tabell 2.3) (Næsje mfl. upublisert). Imidlertid var variasjonen stor mellom individer hvor enkelte vandret raskt inn og oppholdt seg ned mot 2 døgn i fjorden, mens andre oppholdt seg opp til flere måneder (opptil 108 dager) før de vandret opp i elvene. Laksen i undersøkelsen ble fanget og merket i kilenot på Ytre Agdenes, og denne behandlingen kan ha påvirket innvandringen til enkelte individer slik at de brukte noe lengre tid enn om fisken ikke

hadde blitt merket. Videre var radiologgestasjonen, hvor fiskene ble registrert, plassert ovenfor floppåvirket område i elvene; dvs. noe opp i elvene. Det kan også ha økt innvandringstiden noe. Imidlertid var gjennomsnittlig innvandringshastighet til Orkla og Gaula hvor det vandret opp flest fisk, relativ lik i de ulike årene, omlag 3 til 6 km per døgn, noe som tilsvarer en gjennomsnittlig oppholdstid på om lag 8 til 16 døgn.

Tabell 2.2. *Variasjon i gjennomsnittlig oppholdstid i Trondheimsfjorden til innvandrende villaks i perioden mai–september i årene 2012–2013 fra merkestasjon på Ytre Agdenes ytterst i Trondheimsfjorden til radiologgerne nederst i elvene i Orkla, Gaula, Nidelva, Stjørdalselva og Verdalselva. Variasjon i minimum og maksimum antall døgn er for enkeltindivid i de ulike årene. Fra Aronsen mfl. (2015).*

	År	Avstand	Antall	Gj.snitt n døgn	Min n døgn	Maks n døgn
Orkla	2012-2013	49,9	69	8,3-15,6	2,0-3,4	28,0-80,9
Gaula	2012-2013	58,2	98	10,1-15,6	2,0-3,4	41,8-63,0
Nidelva	2013-2014	58,2	21	17,0-22,8	4,0-7,1	54,7-107,8
Stjørdalselva	2013-2014	83	22	9,3-17,3	4,0-5,2	26,7-45,3
Verdalselva	2013-2014	120,1	21	12,4-13,4	4,4-6,1	23,1-31,2
Samlet	2012-2013		231	8,3-22,8	2,0-7,1	23,1-107,8

Innvandringshastigheten til villaks i Trondheimsfjorden stemmer godt overens med innvandrende laks til Altafjorden, som i gjennomsnitt vandret 9,7 km per dag (Davidsen mfl. 2013). I denne undersøkelsen ble det akustisk merket 56 villaks, hovedsakelig flersjøvinter, som ble registrert på fire mottakerlinjer inn mot Altaelva. Den merkede laksen i Altafjorden vandret saktere i Altaelvas estuarie enn under selve innvandringen i fjorden. I Altafjorden fulgte den radiomerkede villaksen kystlinja under innvandring til Altaelva, og synes å være påvirket og å følge brakkvannslaget i fjorden (Davidsen mfl. 2013). Under innvandring i fjorden synes laksen å oppholde seg nær overflaten (1–5 meter), men med enkelte dypdykk på vei innover i fjorden (Stasko mfl. 1973, Westerberg 1982, Døving mfl. 1985).

Tabell 2.3. Variasjon i gjennomsnittlig innvandringshastighet (antall km/pr døgn) og antall døgn i fjorden til innvandrende villaks i Trondheimsfjorden i perioden mai–september i årene 2012–2013 fra merkestasjon på Ytre Agdenes ytterst i Trondheimsfjorden til radiologgerne nederst i elvene i Orkla, Gaula, Nidelva, Stjørdalselva og Verdalselva. Variasjon i minimum og maksimum hastighet er for enkeltindivid i de ulike årene (Næsje mfl. upubliserte data).

	År	Avstand	Antall	Gj.snitt hastighet	Minimum hastighet	Maksimum hastighet
Orkla	2012-2013	49,9	69	3,2-6,0	0,6-1,8	14,7-25,0
Gaula	2012-2013	58,2	98	3,7-5,8	0,9-1,4	18,8-29,1
Nidelva	2013-2014	58,2	21	2,6-3,4	0,5-1,1	8,2-14,6
Stjørdalselva	2013-2014	83	22	4,8-8,9	1,8-3,1	16,0-20,8
Verdalselva	2013-2014	120,1	21	9,0-9,7	3,9-5,2	19,8-27,4
Samlet	2012-2013		231	2,6-9,7	0,5-5,9	8,2-29,1

Tabell 2.4. Variasjon i gjennomsnittlig oppholdstid (døgn) og innvandringshastighet (antall km/pr døgn) og antall døgn i fjorden til innvandrende oppdrettslaks i Trondheimsfjorden i perioden mai–september i årene 2012–2013 fra merkestasjon på Ytre Agdenes ytterst i Trondheimsfjorden til radiologgerne nederst i elvene i Orkla og Gaula. Variasjon i minimum og maksimum oppholdstid og hastighet er for enkeltindivid i de ulike årene (Aronsen mfl. 2015, Næsje mfl. upubliserte data)

Oppholdstid døgn

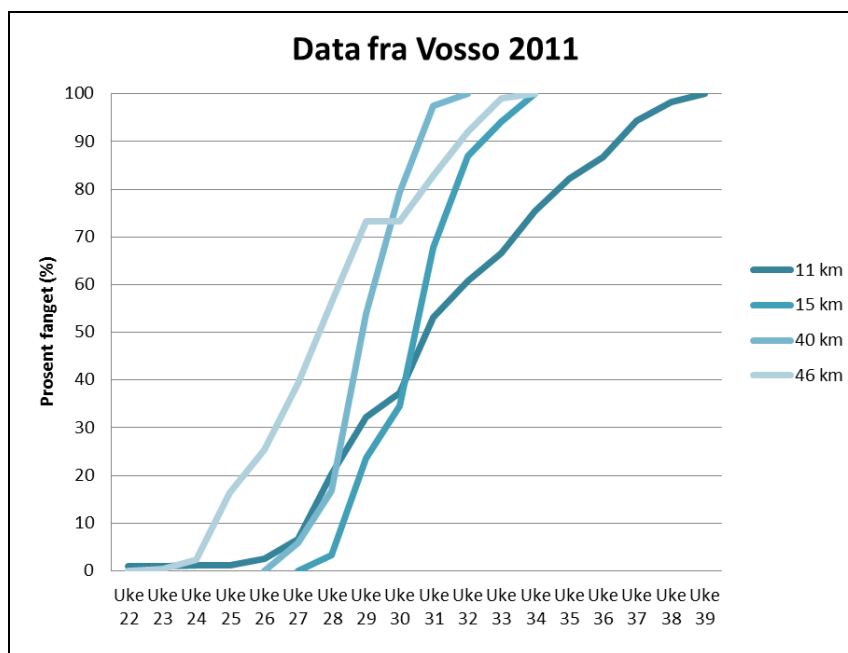
	År	Avstand	Antall	Gj.snitt n døgn	Min n døgn	Maks n døgn
Orkla	2012-2013	49,9	13	5,0-8,4	2,0-5,4	8,0-12,1
Gaula	2012-2013	58,2	8	3,1-7,2	1,5-2,0	5,5-11,0
Samlet	2012-2013		21	3,1-8,4	1,5-5,4	5,5-12,1

Vandringshastighet

	År	Avstand	Antall	Gj.snitt km pr. dag	Min hastighet	Maks hastighet
Orkla	2012-2013	49,9	13	5,9-10,0	4,1-6,2	9,2-25,0
Gaula	2012-2013	58,2	8	3,7-5,7	5,3-10,6	29,1-38,8
Samlet	2012-2014		21	3,7-10,0	4,1-10,6	9,2-38,8

Radiomerket oppdrettslaks som vandret inn Trondheimsfjorden fra Ytre Agdenes og opp i elvene Orkla og Gaula brukte i gjennomsnitt 3 til 8 dager, som er samme eller noe kortere tid enn villaksen som vandret inn til de samme elvene i de samme årene (tabell 2.4) (Aronsen mfl. 2015, Næsje mfl., unpubl.).

I Osterfjordsystemet nord for Bergen kan laksen oppholde seg lenge i fjorden før den vandrer opp i vassdragene. Data fra kile- og sittenotfiske i Vossoprojektet har vist at laksen bruker om lag 3 uker på å forflytte seg 25–35 km fra de ytre til de indre fjordene (figur 2.8). Lokalt er denne forsinkelsen et velkjent historisk fenomen. Når fiskerne i de indre fjordene hørte om gode fangster lenger ute i fjordene visste de at det gikk flere uker før laksen kom inn til de indre fjordene. Fiskeren ventet da på nedbør og økt vannføring, en såkalt toreflo, for at laksen skulle sette kursen mot elvene (Ola Kvamme, pers. medd.). Dette vandringmønsteret er bevist i senere tid med bruk av akustiske merker, PIT- og Floy-merker (Vossoprojektet, upublisert data). Akustiske merkestudier viser at laksen som blir fanget i juli kan bruke hele Osterfjordsystemet når den oppholder seg der, og at den også kan besøke estuarier til andre elver før den vandrer opp i Vossoelven.



Figur 2.8. Kumulativ fangst av laks på kile- og sittenotfiske i Osterfjordsystemet i 2011 (UNI Research, upubliserte data).

Det er kjent at vannføring og temperatur har stor innvirkning på laksens motivasjon for å vandre opp i elva, og at lav vannføring kan utsette tidspunktet for oppvandring. Driften av den heldekkende oppvandringsfella i Etnevassdraget 2013–2015 har – sammen med data på vannføring og elvetemperatur i vassdraget – bekreftet at ved lav vannføring, som for Etnevassdragets vedkommende er under 20 m³/s, kan laksen og sjørreten bli stående flere uker i nedre del av elven i påvente av økt vannføring (Skaala mfl. 2015). Eksempelvis

registrerte man i august 2014 at oppvandringen nærmest stoppet opp ved lav vannføring og temperatur opp mot 20 °C. Hundrevis av laks og sjøørret stod i nedre del av elva til en kort økning i vannføringen utløste umiddelbar oppvandring. Tilsvarende forhold er observert i andre vassdrag. I Roksdalsvassdraget i Nordland var for eksempel median tidspunkt for oppvandring til fella helt nederst i elva rundt 1. juli i «normale» år, mens mediantidspunktet i tre tørre år var i slutten av august eller tidlig i september (Lamberg mfl. 2014b). I denne tørkeperioden oppholdt laksen seg i sjøen.

2.4 Sjøørret

2.4.1 Utbredelse/livshistorie

Relevans: **Stor**. Hvor finner man sjøørretbestander langs Norskekysten – levevis og biologi.

Kunnskapsstatus: **Middels**.

Mangler: Ørret har stor variasjon i livshistoriestrategien. En bestand kan være anadrom, stasjonær eller begge deler. Vi vet fremdeles svært lite om betydningen av små vassdrag for ørretbestandene, og hva ørreten gjør i små vassdrag etter gyting: Oppholder de seg i vassdragene eller går de ut i sjøen? Populasjonseffekter kan være vanskelig å vurdere siden den stasjonære populasjonen kan bidra til/opprettholde den anadrome populasjonen ved gjentatte lakselusangrep og prematur tilbakevandring.

Sjøørreten har i likhet med laksen leveområdet både i ferskvann og sjøvann i ulike deler av livet, men den viser langt større variasjon i bruk av sjøen i tid og rom. Sjøørreten beiter i brakkvann nær elveutløpet den første tiden etter utvandring, men kan spre seg videre utover i sesongen (Knutsen mfl. 2001, Degerman mfl. 2012). Bestandene kan være delt i kortvandrende og langtvandrende individer (Chernitsky mfl. 1995, Davidsen mfl. 2014, Eldøy mfl. 2015). Men selv langtvandrende sjøørret trekker sjelden lengre enn 300 km fra hjemelva (Jonsson & Jonsson 2014a), og de fleste vandrer betydelig kortere. Allerede første sommer og høst, etter bare noen få uker i sjøen, kan enkelte trekke tilbake til ferskvann for å gyte. En del overvintre også i ferskvann. Dette betyr at sjøørret kan overvintre både i ferskvann og saltvann.

Sjøørretsmolten er ofte litt større enn laksesmolten, men ofte har de ganske lik alder i samme elv. Første sommer i sjøen vokser postsmolten gjerne ca. 10 cm i lengde og får en vekt på 200–300 gram. Andre år i sjøen blir den nærmere 10 cm lengre, og doubler vekten til 500–600 gram. Etter tre somrer i sjøen er sjøørret ca. 45 cm lang og veier omtrent 1 kg, og på denne alderen er sjøørreten ofte kjønnsmoden (Jonsson 1985). Stor sjøørret på over 2–3 kg er vanlig i de fleste elvebestander, og med sin høye fekunditet utgjør de normalt en viktig del av gytebestanden. Men den generelle bestandsnedgangen har trolig ført til en selektiv nedgang av stor sjøørret i bestandene. Dette er typisk fisk som var minst 4 år i sjøen før de ble kjønnsmodne.

Som hos laks bestemmes sjøørretens alder ved kjønnsmodning av både arv og miljø. I bekker og småelver med vannføring mellom 0,04 og 1 m³/s⁻¹ er det tendens til at gjennomsnittlig størrelse på sjøørreten øker med økende vannføring (Jonsson mfl. 2001). I større elver er det

ingen sammenheng mellom størrelsen på fisken og vannføringen (L'Abée-Lund mfl. 1989). I småelver og bekker er hunnene større og eldre ved kjønnsmodning enn hannene, i store elver er forholdet motsatt (Jonsson & Jonsson 2015).

2.4.2 Bestandsstatus

Relevans: **Stor**. Sentralt for å vurdere sårbarhet og endringer i bestanden.

Kunnskapsstatus: **Dårlig**.

Mangler: Fangststatistikken er per dags dato svært dårlig tilgjengelig. Mere kunnskap trengs for å evaluere modellen (sårbarhet når det gjelder nærhet av oppdrettsanlegg og naturlige vs. lusepåførte variasjoner innen populasjoner og mellom år).

2.4.3 Utvandring til sjøen

Smolt/veteranvandrere

Relevans: **Stor**.

Kunnskapsstatus: **Middels**. Vet lite om utvandringen til veteranvandrere.

Mangler: Utvandringstidspunktet for smolt er kanskje den viktigste parameteren for å definere sårbare tidsperioder for sjøørret ettersom det i all hovedsak definerer når smolten befinner seg i områder hvor de blir eksponert for lakselus.

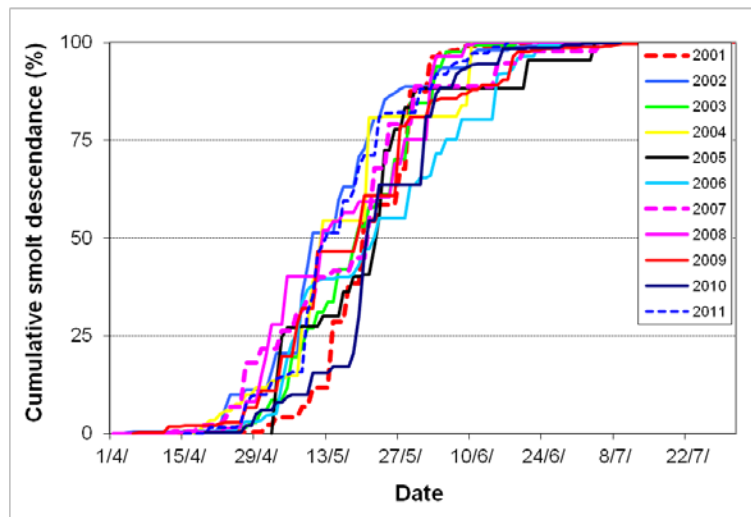
Sjøørret finnes i de fleste vassdrag der det finnes laks, og data om smoltens og veteranvandreres utvandringstid registreres i de samme fellene der utvandringen av laksesmolt overvåkes. I tabell 2.5 er det tatt med publiserte data om utvandringstidspunkt for sjøørretsmolt som har vært lett tilgjengelig.

I Imsa (Rogaland), der vandringen overvåkes daglig året gjennom, vandrer ørretunger ned til utløpet av elva hele året, men med en topp i april–mai og en topp om høsten fra oktober til desember (Jonsson & Jonsson 2002). Vurdert ut fra samlede fangster av førstegangsvandrende ørret i perioden 1976–2005 er utvandringen gjennomgående større på høsten enn i den tradisjonelle smoltutvandringsperioden på våren (Jonsson & Jonsson 2002, Jonsson & Jonsson 2009). Jonsson mfl. (2005) fremhever at mens vårutvandringen i Imsa er en tradisjonell næringsvandring, kan høstnedvandringen i større grad være en overvintringsvandring, hvor ørreten leter etter egnede plasser for overvintring i de nedre deler av elva eller i brakkvann.

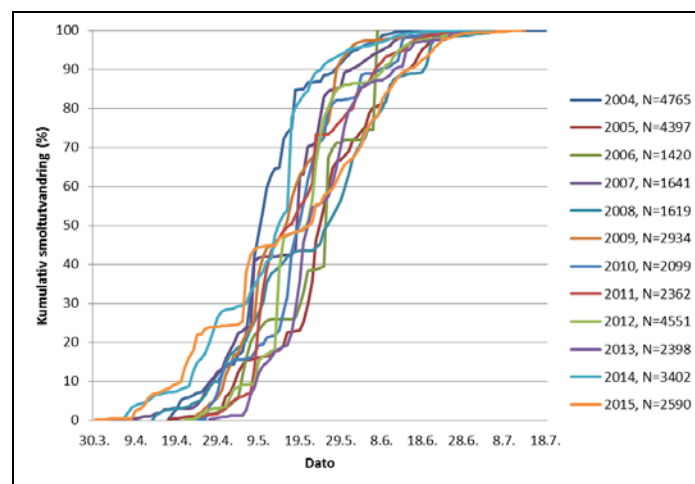
I Guddalselva (Hordaland) er utvandringen av sjøørretsmolt siden 2001 registrert med en heldekkende Wolff-felle. Utvandringen starter rundt midten av april og pågår enkelte år ut juni. Dato for 50 % utvandring varierte mellom 10. mai og 22. mai i perioden 2001–2011 (figur 2.9), og gjennomsnittslengden varierte fra 14,2 cm til 15,4 cm mellom år (Skaala mfl. 2014).

I Daleelva i Vaksdal (Hordaland) er utvandringen av sjøørretsmolt registrert med en heldekkende Wolf-felle siden 2004 (Vossoprosjektet, upubliserte data). Denne tidsserien viser

at utvandringen starter i løpet av april og at forløpet kan variere relativt mye mellom år. Dato for 25 % utvandring varierte fra 29. april til 20. mai. Hovedutvandringen foregår normalt i andre og tredje uka i mai, med dato for 50 % utvandring registrert fra 10. mai til 26. mai. Dato for 75 % utvandring varierte fra 17. mai til 7. juni, og normalt er smoltutvandringen over i midten av juni (figur 2.10).



Figur 2.9. Utvandring av sjøørretsmolt over Wolff-fella i Guddalselva 2001–2011. Fra Skaala mfl. (2014).



Figur 2.10. Kumulativ (%) utvandring av sjøørretsmolt ved årlige registreringer i smoltfella i Dalelva i Vaksdal i perioden 2004–2015 (UNI Research, upubliserte data).

De første smoltene av ørret i Halselva i Finnmark fanges vanligvis i løpet av mai, men utvandringen kommer vanligvis skikkelig i gang i løpet av juni. Dato for 25 % utvandring varierte fra 5. juni til 4. juli med 22. juni som median i tidsperioden 1988–2012.

Hovedutvandringen foregår normalt i månedsskiftet juni/juli med dato for 50 % utvandring registrert fra 19. juni til 18. juli og median dato 4. juli. Dato for 75 % utvandring varierte fra 3. juli til 12. august og median dato var 16. juli. I enkelte år varte altså utvandringen til langt ut i august (se også figur 2.14).

I vassdrag i Sør-Norge (dvs. fra Trøndelag og sørover) hvor det har vært driftet smoltfeller for fangst av utvandrende fisk, fanges det smolt av både sjøørret og av laks. Jevnt over er det godt samsvar mellom tidspunkt for 50 % utvandring (fangst) av sjøørretsmolt og laksesmolt i det enkelte vassdrag og år (figur 2.11). En del av de undersøkte vassdragene er dominert av laks, og her fanges det relativt få sjøørretsmolt. Store avvik mellom de to artene i utvandringstidspunkt enkelte år kan skyldes lav fangst av sjøørretsmolt og derfor usikker bestemmelse av tidspunkt for 50 % nedvandring av denne arten. Smoltfeller opereres vanligvis i en begrenset tidsperiode i det enkelte vassdrag. Det kan derfor skje utvandring på andre tider av året som ikke er registrert i disse undersøkelsene. Ved videoovervåking i Aurland ble det for eksempel observert utvandring av sjøørretsmolt (og noe laksesmolt) utover i juli (Lamberg mfl. 2007) etter at driften av en smoltfelle var avsluttet i slutten av juni (Hellen mfl. 2007). I slike tilfeller kan det reelle tidspunktet for 50 % utvandring være noe forskjellig fra det som anslås ut fra fangsten i smoltfella.

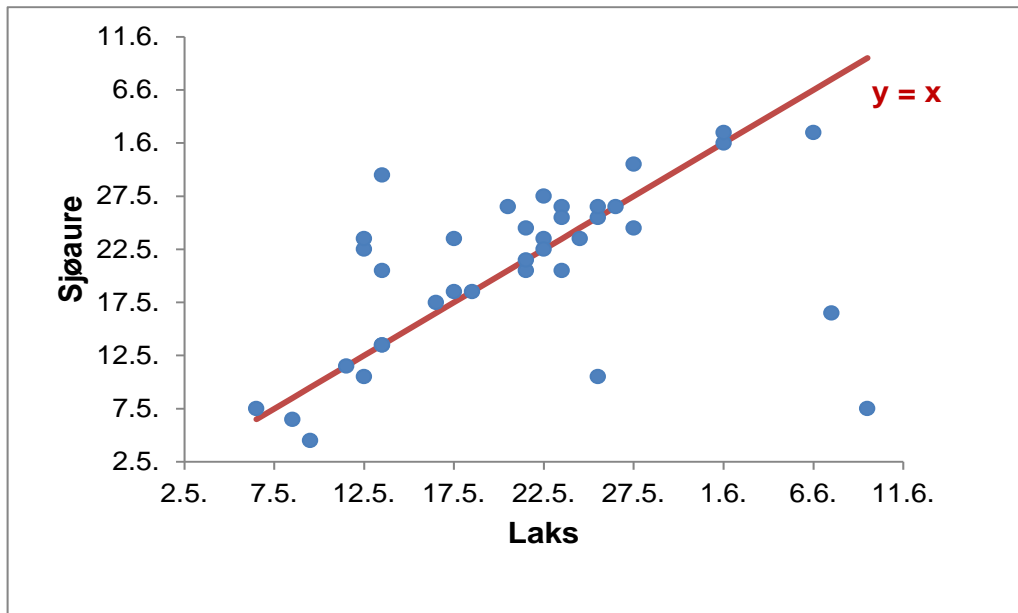
Alt i alt tyder denne korte gjennomgangen på at utvandringstidspunktet for smolt av sjøørret og laks synes å skje på omtrent samme tid i vassdrag langs norskekysten, men at utvandringsforløpet kan være noe mer irregulært og utstrakt i tid for sjøørret enn for laks.

Ofte begynner stor sjøørret å bevege seg når isen går av vannet. For eksempel rapporterte Jonsson & Gravem (1985) at stor sjøørret startet utvandringen fra Vossevassdraget i slutten av april, og at smolten fulgte etter i begynnelsen av mai. I Imsa ser vi at ørretunger vandrer ned til utløpet av elva alle årets måneder, men med en topp i april-mai og om høsten fra oktober til desember (Jonsson & Jonsson 2002). I Halselva i Finnmark er utvandringen mer konsentrert til vår og forsommer. Veteranvandrerne vandrer ut i mai like etter isløsningen, mens smoltutvandringen er konsentrert til månedsskiftet juni/juli (figur 2.12). Tilsvarende mønster med at veteranvandrere slipper seg ned i sjøen noen uker før smolten, er også vist fra andre vassdrag som Vardneselva og Laukhellevassdraget i Troms (Berg & Berg 1989a, Lamberg mfl. 2015).

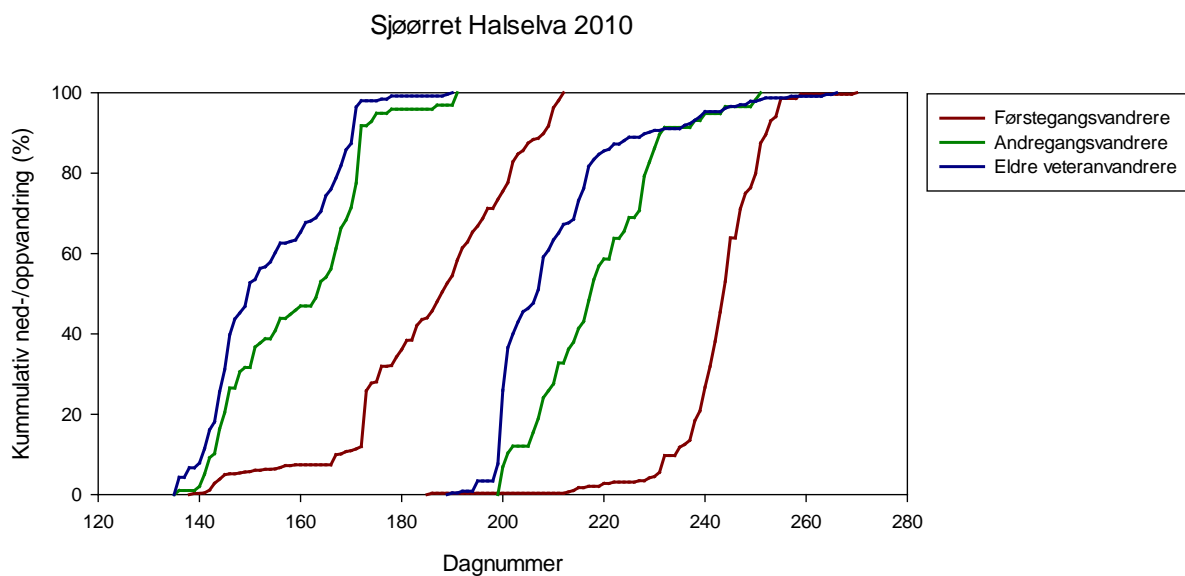
Tabell 2.5. Tidspunkt for nedvandring (25 %, 50 % og 75 %) av sjøørretsmolt i norske vassdrag, med periode, antall år og avstand mellom lokalitet for fangst/observasjon og sjøen. Der tellingene har foregått i mer enn to år, er medianverdier for dato oppgitt, med variasjon (tidligste og seneste dato) i parentes. Metode: V = video; HF = heldekkende felle og AF = annen felle.

Nr.	Vassdragsnavn	Fylke	Metode	Periode	År	A (km)	25 % ned	50 % ned	75 % ned	Ref.*
5	Suldalslågen	Roga	AF	2004-10	7	2	2.5. (18.4.- 4.5.)	6.5. (2.5.- 18.5.)	16.5. (7.5.- 15.5.)	1, 2
6	Guddalselva	Hord	HF	2001-11	11	1	10.5. (2.5.- 19.5.)	17.5. (12.5.- 23.5.)	28.5. (21.5. - 5.6)	3
7	Daleelva	Hord	HF	2004-15	12	2,8	9.5. (29.4. - 20.5.)	18.5. (10.5. - 26.5.)	27.5. (17.5. - 7.6.)	4
11	Flåmselva	SF	AF	2002-06	5	1	6.5. (4.5.- 17.5.)	20.5. (7.5.- 23.5.)	21.5. (8.5. - 28.5.)	5
12	Aurlandselva	SF	AF	2001-03, 05-06	5	1	15.5. (11.5.- 30.5.)	23.5. (14.5.-7.6.)	31.5. (20.5. - 19.6.)	5
14	Eira	MR	AF	2001-10	10	1,2		20.5. (7.5. - 29.5.)		6
15	Driva	MR	AF	2005-09	5	4,5	1.5. (28.4.- 24.5.)	10.5. (2.5.- 26.5.)	22.5. (9.5.- 30.5.)	7
16	Surna	MR	AF	2011-13	3	2,5	21.5. (18.5.- 24.5.)	28.5. (23.5.- 4.6.)	31.5. (28.5.- 10.6.)	8
18	Stjørdalselva	NT	AF	1991-05	15	24		23.5. (13.5.- 2.6.)		9
23	Laukhelle	Troms	V	2008-10, 12-13	5	0,7		22.6. (16.6.- 4.7.)		10
20	Vardnes	Troms	HF	1953-1970	12			(15.5.- 28.6.)		11
25	Halselva	Finn	HF	1988-12	25	0,1	22.6. (10.6.- 28.6.)	4.7. (19.6.- 18.7.)	16.7. (3.7.- 12.8.)	12

*Referanser: 1) Saltveit (2004), 2) Gravem & Gregersen (2011), 3) Skaala mfl. (2012), 4) UNI Research, upubl., 5) Sægrov mfl. (2007), 6) Jensen mfl. (2011), 7) Arnekleiv mfl. (2010), 8) Ugedal mfl. (2014a), 9) Arnekleiv mfl. (2007), 10) Lamberg mfl. (2015), 11) Berg & Berg (1989a), 12) Jensen mfl. (2012a).



Figur 2.11. Tidspunkt for 50 % fangst av lakse- og ørretsmolt i samme år fra Flåm, Aurlandsvassdraget, Eira, Driva og Stjørdalselva. Referanser til datagrunnlag er gitt i tabell 2.1.



Figur 2.12. Eksempel på kurver som viser kumulativ utvandring og oppvandring for ulike sjøaldersgrupper av sjørret. Eksemplet er fra Halselva i Finnmark i 2010. De tre kurvene til venstre viser utvandring og de tre til høyre er tilsvarende oppvandningskurver. Det er skilt mellom førstegangsvandrere (rødt), andregangsvandrere (grønt) og eldre veteranvandrere (blått). X-aksen viser dagnummer fra 1. januar. Dagnummer 120 tilsvarer 30. april og dagnummer 280 er 7. oktober (A.J. Jensen, upubliserte data).

2.4.4 Leveområder i sjøen

Relevans: **Stor**. Områder hvor sjøørreten er eksponert for lakselus i sjøfasen.

Kunnskapsstatus: **Middels**.

Mangler: Vi har ikke nok kunnskap om vandringsområde og oppholdstid pelagialt vs. littoralt, og medført sårbarhet til lus. Det er behov for å kartlegge hovedvandringsveier og beiteområder i sjø, samt konsekvensen av topografi for sårbarheten.

Både gjenfangster av merket fisk og telemetristudier viser at når sjøørret er i sjøen, så oppholder de seg stort sett i fjordområder nær hjemmeelva. Ved merkeforsøk i Vardneselva i Troms ble 90 % av sjøfangstene gjort mindre enn 30 km fra utløpet (Berg & Jonsson 1989). Tilsvarende observasjoner ble gjort ved merkeforsøk i Istra, ei sideelv til Rauma i Møre og Romsdal (Jensen 1968). Gjenfangster i sjøen fra merkeforsøk med sjøørret i tre vassdrag i Nordland (Vefsna, Fusta og Drevja) viste noe større spredning: Ca. 90 % av gjenfangstene ble gjort mindre enn 70 km fra elvemunningene (Johnsen & Jensen 1999).

Telemetristudier av sjøørret fra Halselva i Finnmark viste at de i stor grad oppholdt seg på grunt vann nær land, delvis lenger inn i Altafjorden og i noe varmere vann enn sjørøya (Jensen mfl. 2014c). Sjøørreten oppholdt seg mer enn 50 % av tiden på 1–2 meters dyp, og mer enn 90 % av tiden i vannmasser ikke dypere enn 3 meter (Rikardsen mfl. 2007b). Liknende atferd, både når det gjelder steds- og temperaturvalg, ble også funnet hos sjøørret fra Neidenelva og Sandneselva ved hjelp av telemetristudier i Neidenfjorden og Bøkfjorden i Øst-Finnmark (Kirkemoen 2015).

I Sør-Trøndelag ble det registrert at sjøørret fra elvene Sjøa og Snilldalselva tilbrakte 68 % av tida i sjøen (Hemnefjorden og Snillfjorden) i områder mindre enn 4 km fra elvemunningene (Eldøy mfl. 2015), og de største individene vandret lengst (Davidsen mfl. 2015). Videre ble det registrert at de oppholdt seg nær land i 75 % av tida, og ellers pelagisk (Eldøy mfl. 2015).

I en merkestudie fra Osterfjord-systemet ble 76 ørret fanget og merket med akustiske merker i 3 estuarier og en gruppe i sjø (Herdla) (Espedal 2015). Hovedandelen av sjøørreten som ble fanget i estuarier ble værende der, men dette var sterkt avhengig av hvilket estuarie fisken ble fanget i. I tillegg var det en klar sammenheng mellom kondisjon og sannsynlighet for å vandre ut til de ytre områdene. Fisk med lav kondisjon hadde høyere sannsynlighet for å vandre ut til de ytre fjordområdene. Fisken som ble fanget ved Herdla (90 km fra Vossvassdraget) forsvant ut av studieområdet etter en periode. Det tyder på at fisken som blir fanget i de ytre områdene hovedsakelig er fra vassdrag i nærheten av prøvetakingsområdene.

2.4.5 Vandringer- og oppholdstid i sjøen

Relevans: **Stor**. Perioden sjøørreten er eksponert for lakselus i sjøfasen.

Kunnskapsstatus: **Middels**.

Mangler: Det er mulig at sjøørret oppholder seg i større grad marint i sør enn i nord, men vi vet ikke eksakt hvilke områder det gjelder. Vi trenger også mer informasjon om hvor mye sjøørreten oppholder seg i estuarier vs. elver.

Sjørørreten kan benytte en rekke ulike habitat i kystsonen, som estuarier og rent saltvann, og de kan forflytte seg hyppig mellom estuarier og områder med høyere saltholdighet (f. eks. Finstad mfl. 2005, Thorstad mfl. 2016). Sjørørreten oppholder seg i kystområdene, og foretar sjelden lange vandringer til åpne havområder (f. eks. Davidsen mfl. 2014). Sjørørret er imidlertid registrert i ytre fjordområder langs norskekysten, og de er registrert pelagisk i åpen sjø opp til 5 km fra land. Rikardsen & Amundsen (2005) refererte til personlig kommunikasjon med J.C. Holst (tidligere Havforskningsinstituttet): Det var aldri fanget sjørørret alle de årene det var trålt etter postsmolt av laks i Nord-Atlanteren flere mil fra kysten. Det finnes imidlertid eksempler på individer med lengre vandringer (Davidsen mfl. 2015). Sjørørret merket i ei nordnorsk elv ble hovedsakelig gjenfanget opp til 40–80 km fra elvemunningen. Kun 0,3 % av gjenfangstene ble gjort mer enn 80 km unna, mens 53 % av gjenfangstene ble gjort innen tre km unna (Berg & Jonsson 1989). Det var ingen sammenheng mellom fiskestørrelse og vandringslengde. Fra merking i ei elv i Vest-Norge ble alle gjenfangster gjort innen 70 km fra slippstedet i elva, og de fleste innen 10–15 km fra slippstedet (Jensen 1968). I en undersøkelse i Nord-Norge tydet resultatene på at sjørørret helst oppholdt seg i den indre (og varmere) delen av fjorden, i motsetning til sjørøye som forflyttet seg til de kaldere, ytre fjordområdene (Rikardsen mfl. 2007b). Sjørørret merket med sensormerker viste variabel bruk av estuarier og sjøområder, og noen hadde også hyppige forflytninger mellom ferskvann og sjøen (Jensen & Rikardsen 2012).

Aarestrup mfl. (2014) observerte at sjørørretsmolt hadde lavere vandringshastighet etter at de kom ut i sjøen enn på vei ut av elva. Vandringsavstander i sjøen like etter at de gikk ut av elva var gjennomsnittlig $3,2 \text{ km/dag}^{-1}$ eller $0,02 \text{ kroppslengder/s}^{-1}$. Sjørørreten brukte gjennomsnittlig 21 dager på å vandre ned en 17 km lang elvestrekning og ut i en 29 km lang dansk fjord. Forflytningen skjedde hovedsakelig om natta, men noen individer vandret også om dagen. I en norsk fjord der postsmolt av sjørørret ble merket med akustiske sendere, ble de registrert 9 km fra slippstedet i elvemunningen gjennomsnittlig 18 dager etter slipp. Det tilsvarer en progresjon på $0,07 \text{ km/t}^{-1}$ eller $0,11 \text{ kroppslengder/s}^{-1}$ (Finstad mfl. 2005). Forflytning hos enkeltindivider kan være mye raskere enn gjennomsnittsverdiene.

Overnevnte studier tyder på at vandringshastigheter til smolt av sjørørret kan variere ganske mye mellom lokaliteter. De fleste studiene er imidlertid basert på et relativt lite antall merkede (overlevende) individ og bare gjennomført i en sesong i hver fjord, og dermed kan det ikke trekkes noen generelle konklusjoner. I samtlige studier ble det også funnet stor individuell variasjon i vandringshastighet.

Sjørørret ser ut til å oppholde seg nær overflata i sjøen, primært i de øverste 1–3 meter (Rikardsen mfl. 2007b) eller øvre 5 meter (Gjelland mfl. 2014) av vannkolonnen. Dykk ned til 26–28 meter er registrert for større sjørørret i fjorder (37–65 cm kroppslengde, Rikardsen mfl. 2007b). I en av undersøkelsene der sjørørret ble merket med dybdesensorer, oppholdt sjørørreten seg 1–2 meter under overflaten mer enn halvparten av tida, og i de øverste 3 meterne mer enn 90 % av tiden (sjørørret med kroppslengde 37–59 cm, Rikardsen mfl. 2007b). Gjennomsnittlig dybde for disse individene gjennom hele sommeren var 1,8 meter. I de første fem dagene i sjøen var de nærmere overflaten, og oppholdt seg 46 % av tiden på 0–1 meters dybde. Det var en tendens til at de oppholdt seg dypere om dagen enn om natta. Mot slutten

av sjøoppholdet gjorde de hyppigere dykk ned til 28 meter fra vannoverflaten. Dykkene varte vanligvis 10–20 minutter, og Rikardsen mfl. (2007b) foreslo at de var knyttet til orientering og tilbakevending til hjemelva.

I perioden fra 5. mai til 1. oktober i 2013 var median svømmedybde hos akustisk merket sjøørret i Hemnefjorden 1,46 meter ($n = 40$, variasjonsbredde 0,55–6,65 meter). I alle habitattyper oppholdt sjøørreten seg dypere om dagen enn om natta, men forskjell i svømmedybde varierte mellom de ulike habitatene. På generell basis svømte fisken dypere når den befant seg i strandsonen og langs bratte klippevegger enn når den var i munningsområdet eller i pelagialen. Sjøørreten oppholdt seg nærmere overflatene i mai og september enn i perioden juni–august (Davidsen mfl. 2015). Thorstad mfl. (2007a 2007b) viste at laks svømte i alle himmelretninger og i alle retninger i forhold til fjordstrømmen, mens ørretsmolt helst svømte nær land.

Returnerende sjøørret kan i større grad enn laks spre seg bort fra hjemelva si. Et eksempel er fra Nord-Norge hvor 16 % av merket sjøørret ble gjenfanget i en annen elv (Berg & Jonsson 1989). Undersøkelser i Hemnefjorden viste at merket sjøørret (hydroakustikk) ikke vandret mellom vassdrag i sommerperioden, men at overvintring og mest sannsynlig også gyting skjedde både i hjemvassdraget, sjøen og nabovassdrag (Davidsen mfl. 2015).

Den pålagte, synkroniserte brakkleggingen av oppdrettsanleggene i Hardangerfjorden har medført en storskala eksperimentell situasjon. Smittetrykket fra lakselus varierer mellom år alt etter om det er et år med brakklegging i området eller ikke. På bakgrunn av dette ble det i årene 2012–2014 (høyt-lavt-høyt smittetrykk) merket og sporet 310 sjøørret med akustisk telemetri for å se om smittetrykket av lakselus påvirket sjøørretens vandring i fjorden. Den merkede ørreten holdt seg nærmere elva i år med høyt smittetrykk kontra i år med lavt smittetrykk (1949, 3102 og 2247 meter for respektive år 2012, 2013 og 2014). Sjøørreten oppholdt seg også i større grad i elveutløpet og i elva i år med høyt smittetrykk (11,6 %, 8,9 % og 16,4 % i sommersesongen for respektive år 2012, 2013 og 2014). Kortere sjøvandring både i omfang og tid vil redusere vekstmuligheter til sjøørret. Redusert vekst kan på sin side medføre økt dødelighetsrisiko over tid, fordi det går lengre tid før sjøørreten har blitt stor nok til å unngå predasjon fra fiskespisende fisk og fugl. Redusert vekst vil også ha populasjonseffekter i form av lavere fekunditet, som på sin side vil påvirke hvor raskt bestanden kan vokse og hvor mye den tåler av ulike påvirkninger (for eksempel sportsfiskeuttak).

Sjøørreten i sørlige elver vandrer tidligere ut om våren og vender senere tilbake til ferskvann om sommeren/høsten enn den i nordlige elver, men det er svært store individuelle forskjeller. En del av den førstegangsvandrende sjøørreten fra Imsa som vandrer ut mellom januar og juni, er i sjøen ca. 7 måneder, uansett hvilken måned de vandrer ut. De som vandrer ut senere enn august, blir i sjøen i ett år før de kommer tilbake til Imsa (Jonsson & Jonsson 2009). Hos sjøørret med tidligere sjøopphold, varierte lengden på den nye sjøvandringen med utvandringstidspunktet, idet de aller fleste kom tilbake mellom juli og september. Sjøørret som vandret ut i januar, kom tilbake etter 6 måneder, de som vandret ut i april–mai kom tilbake etter 3 måneder og de som vandret ut i juni–juli etter 2 måneder. Vandret de ut i august eller senere på året, kom de gjerne tilbake i september året etter.

I den danske elva Gudenå var radiomerket sjøørret i gjennomsnitt ute i sjøen i 5,5 måneder (Aarestrup mfl. 2015). I Vossovassdraget varte sjøoppholdet til førstegangsvandrende sjøørret fire måneder (Jonsson 1985), i Istra i Møre og Romsdal varte det i omtrent 90 dager (Jensen 1968) og i to små vassdrag i Sør-Trøndelag var gjennomsnittet for veteranvandrere 100 dager (Eldøy mfl. 2015). I Laukhellevassdraget i Troms var sjøoppholdstida for førstegangsvandrende sjøørret (antall dager mellom 50 % kumulativ smoltutvandring og 50 % oppvandring) lik 37,6 dager i gjennomsnitt for årene 2009–2013 (Lamberg mfl. 2015). Videre var gjennomsnittlig oppholdstid i sjøen for sjøørret fra Vardneselva i Troms 68 dager (Berg & Berg 1989a), mens sjøørreten fra Halselva i Finnmark i gjennomsnitt var 56 dager i sjøen (Jensen mfl. 2016). En telemetristudie av sjøørret fra Neidenelva og Sandneselva i Finnmark i 2014 og 2015 viste en gjennomsnittlig oppholdstid i sjøen på henholdsvis 60 og 54 dager de to somrene (Kirkemoen 2015).

Sjøørret overvintrer i ferskvann eller ute i sjøen. I ferskvann overvintrer ørreten i kulper i elva, i innsjøer og steder med godt skjul. Sjøørret i sjøen holder seg ofte i brakkvannsområder nær hjemelva. Umodne individer kan overvintrer i nabovassdrag om vinteren, men det er sjeldnere at de gyter i andre vassdrag (Degerman mfl. 2012, Jensen mfl. 2015). Sjøørret fra små bekker i Sør-Norge vandrer ut tidlig og blir ofte i sjøen i ett til to år før de blir kjønnsmodne og kommer tilbake for å gyte (Jonsson mfl. 2001). De er på gyteplassen 1–3 uker før de vandrer tilbake til brakkvann som utgytt fisk. Knutsen mfl. (2001, 2004) beskriver hvordan sjøørret langs sørlandskysten livnærer seg gjennom vinteren. Overvintring av sjøørret i brakkvannsområder og i sjøen forekommer også i Nord-Norge, men da helst fra bestander fra vassdrag uten innsjøer eller andre gode steder å overvintrer (Jensen & Rikardsen 2008, 2012).

Til sammen tyder dette på at sjøørret fra store elver med gode overvintringsmuligheter hovedsakelig overvintrer i ferskvann. Sjøørret fra bekker og småelver, der fisken ikke har tilgang til en innsjø eller stor elv, trekker ofte til estuariet og ut i brakkvann om vinteren. Det er vanligere at sjøørreten oppholder seg i sjøen om vinteren i Sør-Norge enn i Nord-Norge. Videre er det en tendens til at sjøoppholdets lengde avtar med økende breddegrad, og at stor sjøørret vandrer tidligere til sjøen og tidligere tilbake til vassdraget enn små individer. Denne forskjellen i oppholdssted i en nord-sør-gradient og tilgjengelig ferskvannsareal for overvintring etter gyting, er en viktig faktor for sårbarhetsindeks for sjøørret når det gjelder lakselus.

2.4.6 Oppvandring til ferskvann

Relevans: **Stor**. Eksponeringstidspunkt i sjøvann for vekst og risiko for lakseluspåslag.

Kunnskapsstatus: **Middels**.

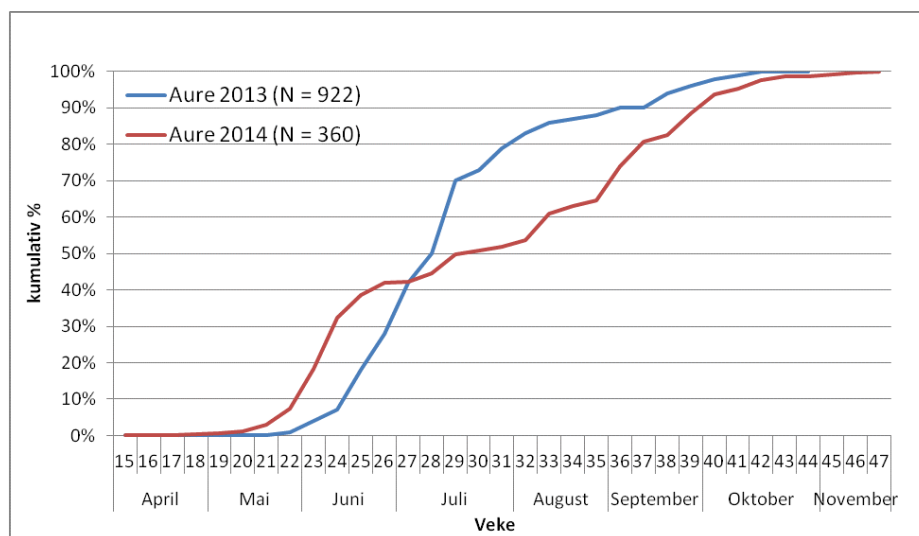
Mangler: Vi mangler kunnskap fra Sør-Norge om oppvandringstid og generelt om faktorer som påvirker oppvandringstid.

Oppvandrende sjøørret er registrert i feller eller ved hjelp av videokamera nær utløpet til sjøen i ca. 30 norske vassdrag (tabell 2.6). Generelt synes det som om de eldste veteranvandrene

går opp først, fulgt av yngre veteranvandrere og til sist førstegangsvandrerne (figur 2.12). I de fleste vassdragene i Sør-Norge der det foreligger data, hadde halvparten av individene vandret opp i løpet av juli, og 75 % i løpet av siste halvdel av juli eller første halvdel av august. Et unntak er Suldalslågen, der oppvandringen var betydelig senere; 50 % i begynnelsen av september og 75 % i slutten av september (tabell 2.6).

Siden 2000 er all oppvandrende sjørret i Guddalselva (Hordaland) registrert i felle i fisketrappen ved Seimsfossen, ca. 300 meter fra utløpet. Registreringene i fella og tilleggsundersøkelser ved elektrofiske utført nedstrøms fra fella utover høsten, viser at bare noen få individer vandrer opp etter første sjøopphold. Lengden på disse varierer fra 20 til 35 cm, og de fleste er umodne (Skaala mfl. 2014). De fleste sjørretene som vandrer opp i Guddalselva har tilbrakt to sesonger i fjorden, og har en lengde på 30 til 50 cm. I lengdegruppen over dette, er det kun få individer. Data fra individmerking (PIT) viser at veksten etter de to første sesongene i sjøen varierer fra 18,8 cm for 2007-smoltårsklassen til 22,6 cm for 2010-smoltårsklassen.

I Etnevassdraget er oppvandringen fra 1. april til 1. november registrert i den heldekkende oppvandringsfella i 2013–2015. Tidspunkt for 50 % oppvandring var i uke 28 i 2013 og ca. en uke senere i 2014 (figur 2.13).



Figur 2.13. Kumulativ oppvandring av sjørret i Etnevassdraget 2013–2014.

I Austefjordelva var 50 % av oppvandringen unnagjort i andre halvdel av juli, men det vandret opp sjørret også i hele august (tabell 2.6).

Median oppvandringstid for de fleste vassdragene i Nordland er i løpet av juli, men det er noe variasjon. I enkelte vassdrag går ikke sjørreten opp før i august. Oppvandringen foregår over et relativt langt tidsrom, og 75 % av oppvandringen er vanligvis ikke unnagjort før i slutten av august (tabell 2.6).

I vassdrag i Troms og Finnmark vandret 50 % av sjøørreten opp i løpet av august, og det var fremdeles individer som vandret opp i september (tabell 2.6). I Halselva i Finnmark, der ei felle dekket hele elva i perioden 1987–2012, ble median oppvandringstid for førstegangsvandrere registrert til 23. august, men denne varierte mellom 10. august og 1. september i løpet av disse 25 årene. Median dato for 75 % oppvandring var 2. september, med årlige variasjoner mellom 17. august og 12. september (tabell 2.6).

2.4.7 Prematur tilbakevandring

Se dokument fra arbeidsgruppe 3.

Relevans: **Stor**. Tap av vekst i sjøen og forsinket kjønnsmodning.

Kunnskapsstatus: **Middels**.

Mangler: Prematur tilbakevandring av postsmolt og større sjøørret grunnet infestasjon av lakselus er godt kjent. I en årrekke er både antatt naturtilstand i områder uten lakseoppdrett og tilstanden i områder med høy vertsbestand av lakselus grunnet lakseoppdrett dokumentert gjennom sommeren. Det mangler kunnskap om den videre skjebnen til sjøørret som går til ferskvann for å avluse seg. Vi kjenner verken den direkte dødeligheten grunnet fysiologisk stress eller den indirekte effekten grunnet infeksjoner av sår, forhøyet fare for predasjon osv. Effekten av avbrutt vekstperiode, som kan redusere evnen til å reproducere seg gjennom livsløpet, er også ukjent.

2.4.8 Tetthet av sjøørret i fjordsystemene

Relevans: **Stor**. Her er sårbarhetsindeks basert på forventet antall villfisk som bruker et gitt fjordområde/sone som leveområde.

Kunnskapsstatus: **Dårlig**.

Mangler: Det mangler data, og det er ikke tid til utredning av disse forholdene i dette dokumentet. Man må tallfeste antall individer i ulike fjordsystemer. Dette er et stort og omfattende arbeid. I tillegg må man ta en risikovurdering – sårbarhet ut fra dette.

Tabell 2.6. Median tidspunkt (dato) for oppvandring (25 %, 50 % og 75 %) av sjøørret i norske vassdrag, med periode, antall år og antall fisk pr. år. Dersom tellingene har foregått i mer enn to år, er variasjon oppgitt i parentes. I vassdrag der dataene er fra flere referanser, er bare den nyeste oppgitt.

Vassdrag				Antall	Antall fisk				
Nr.	Navn	Fylke	Periode	år	pr. år	25 % opp	50 % opp	75 % opp	Ref. [§]
036.Z	Suldalslågen	Rogaland	2013	1	778	3.8.	7.9.	28.9.	1
041.Z	Etneelva	Hordaland	2013-2015	3	785	27.6.	24.7.	27.8.	2
						(11.6. - 1.7.)	(14.7. - 29.7.)	(2.8. - 8.9.)	
072.Z	Aurlandselva*	Sogn og Fj.	2006	1	281	22.7.	29.7.	12.8.	3
084.7Z	Nausta	Sogn og Fj.	2009-2010	2	143	30.6. - 2.7.	8.7. - 25.7.	4.8. - 5.8.	4

Vassdrag				Antall	Antall fisk				Ref. [§]
Nr.	Navn	Fylke	Periode	år	pr. år	25 % opp	50 % opp	75 % opp	
085.Z	Osenelva i Flora	Sogn og Fj.	2009	1	456	20.6.	30.6.	5.7.	5
094.4Z	Austefjordelva	Møre og R.	1986-1987	2	54	11.7 - 16.7	17.7. - 24.7.	6.8. - 10.8.	6
107.6Z	Hustadelva	Møre og R.	2009-2010	2	187	20.6. - 4.7.	14.7. - 1.8.	25.7. - 6.8.	7
0140.Z	Salvassdr.*	Nord-Tr.	2009, 2010, 2013	3	1590	24.6 (22.6. - 30.6.)	2.7. (27.6. - 4.7.)	14.7. (4.7. - 30.7.)	8
144.5Z	Urvollvassdr.	Nordland	2006-2010	5	1508	25.6. (20.6. - 26.6.)	3.7. (28.6. - 11.7.)	14.7. (1.7. - 17.7.)	9
152.2Z	Drevjavassdr.	Nordland	1993-1994	2	2215	23.6. - 26.6.	4.7. - 7.7.	15.8. - 20.8.	10
152.Z	Fustavassdr.	Nordland	1993-1994	2	4356	25.7. - 29.7.	3.8. - 7.8.	17.8. - 29.8.	10
153.22Z	Leirelvvassdr.	Nordland	1997, 2008, 2009	3	1838	14.7. (7.7. -12.8.)	27.7. (26.7. - 24.8)	10.8. (1.8. - 27.8.)	9
157.52Z	Silavassdr.	Nordland	2013	1	431	9.7.	26.7.	18.8.	11
160.41Z	Spildervassdr.	Nordland	2012	1	1548	27.6.	10.7.	19.7.	12
160.71Z	Laksådalsvassdr.	Nordland	1999-2000, 2012-2014	5	1336	28.6. (10.6. - 1.7.)	1.7. (19.6. - 12.7.)	2.7. (28.6. - 24.7.)	13
165.7Z	Fjærevassdr.	Nordland	2012-2013	2	1394	19.6. - 21.6.	23.6. - 24.6.	26.6. - 30.6.	11
168.6Z	Hopsvassdr.	Nordland	2000	1	887	3.8.	19.8.	30.8.	9
173.Z	Skjoma	Nordland	2003-2011	8	609	21.7. (20.7. - 2.8.)	31.7. (22.7. - 10.8.)	3.8. (27.7. - 9.8.)	14
175.2Z	Bogenvassdr.	Nordland	1998, 2009	2	235	27.7. - 12.8.	14.8. - 25.8.	30.8. - 12.9.	9
175.4Z	Tårstadvassdr.	Nordland	2012-2014	3	1309	9.7. (29.6. - 14.7.)	15.7. (3.7. - 2.8.)	29.7. (22.7. - 13.8.)	13
178.42Z	Fiskfjordvassdr.	Nordland	2008, 2012-2014	4	396	16.7. (9.7. -1.8.)	28.7. (24.7. - 10.8.)	4.8. (2.8. - 16.8.)	13
185.1Z	Alsvågvassdr.	Nordland	2012-2013	2	127	12.7. - 16.7.	21.7. - 13.8.	26.7. - 27.8.	11
194.Z	Laukhellevassdr.	Troms	2009-2013	5	7128	15.7. (5.7. - 20.7.)	28.7. (13.7. - 30.7.)	8.8. (25.7. - 17.8.)	15
194.61Z	Vardnesvassdr.*	Troms	1953-1970	12	-	12.8	22.8	4.9	16
211.5Z	Vassdalselva	Finnmark	1992, 2010	2	237	25.7. - 3.8.	30.7. - 12.8.	19.8. - 24.8.	9
212.2Z	Halselva*	Finnmark	1988-2012	25	-	16.8. (6.8. - 29.8.)	23.8. (10.8. - 1.9.)	2.9. (17.8. - 12.9)	17
231.8Z	Risfjordvassdr.	Finnmark	2009-2010	2	72	27.7. - 11.8.	18.8. - 25.8.	1.9. - 5.9.	9

* Oppvandringstider for førstegangsvandrere. Veteranvandrere går opp noe tidligere.

Referanser: 1) Lamberg mfl. (2014a), 2) www.etnelaks.no, 3) Lamberg mfl. (2007), 4) Strand & Lamberg (2011), 5) Lamberg mfl. (2010a), 6) Jensen & Hvidsten (1986), 7) Lamberg mfl. (2011b), 8) Gjertsen mfl. (2014), 9) Svenning mfl. (2012), 10) Johnsen & Jensen (1999), 11) Kanstad-Hanssen & Bentsen (2014), 12) Kanstad-Hanssen & Bentsen (2013), 13) Kanstad-Hanssen & Bentsen (2015), 14) Lamberg mfl. (2013), 15) Lamberg mfl. (2015), 16) Berg & Berg (1989a), 17) A.J. Jensen, NINA, unpubl.

2.5 Sjørøye

2.5.1 Utbredelse/livshistorie

Relevans: **Stor**. Hvor finner man sjørøyebestander langs Norskekysten – levevis og biologi.

Kunnskapsstatus: **Middels**.

Mangler: Kunnskap om utbredelse er god (jmfør bestandsrapport til Miljødirektoratet (Halvorsen 2012)), men mindre god om generell livshistorie.

Røya har en sirkumpolar utbredelse rundt hele den nordlige halvkule, med sjøvandrende bestander blant annet i Norge, Island, Svalbard, Grønland, Canada og Russland. I Norge finnes det sjørøye bare i de tre nordligste fylkene, fra Bindal og nordover. Miljødirektoratet opererer med 114 sjørøyevassdrag, mens Halvorsen (2012) etter en grundig gjennomgang dokumenterte at det var sjørøye i 99 vassdrag. De fleste av disse vassdragene hadde en eller flere innsjøer i systemet, men i noen få vassdrag fantes det elvebaserte sjørøyebestander. Andelen individer av sjørøyepopulasjonene som vandrer ut i sjøen øker etter hvert som vi kommer nordover (Halvorsen 2012).

Sjørøyas livshistorie er svært lik sjørørretens. I de fleste norske vassdrag med sjørøye finner man en blanding av stasjonære (residente) og sjøvandrende (anadrome) individ (Kristoffersen mfl. 1994). De stasjonære fiskene kjønnsmodnes uten først å ha foretatt noen sjøvandring (Rikardsen mfl. 2004), men noen av disse kan vandre til havet senere i livet. I tillegg kan enkelte fisk stå over sjøvandringen enkelte år (Klemetsen mfl. 2003). Årsakene til at andelen sjøvandrende individer varierer mellom vassdrag er trolig dels arvelige og dels miljøbetingede (f. eks. vassdragsmorfologi og næringstilgang) (Kristoffersen mfl. 1994, Rikardsen & Elliott 2000).

Sjørøya oppholder seg vanligvis 1–2 måneder i sjøen om sommeren (dvs. noe kortere enn sjørørreten), og kan i løpet av denne tiden mer enn fordoble kroppsvekten (Rikardsen mfl. 2000, Jensen mfl. 2016). Overlevelsen er lavest ved første sjøvandring, hvor normalt 10–50 % overlever, men øker med størrelsen (Jensen & Berg 1977, Rikardsen mfl. 1997, Jensen mfl. 2015). Overlevelsen varierer imidlertid mye mellom vassdrag og mellom år. Både for sjørøye og sjørørret gir år med god vekst i sjøen høyere overlevelse (Jensen mfl. 2016), og for sjørøya er derfor den marine fasen svært viktig for totalproduksjonen av arten i et vassdrag. Forhold i fjordene og på kysten vil derfor ha stor innflytelse på vekst og overlevelse til sjørøya. Dietten i sjøen avhenger av størrelse; mens førstegangsvandrerne (postsmolt) spiser mye krepsdyr, insekter og små fiskelarver i sjøen, spiser fisk over 40 cm hovedsakelig fisk (Rikardsen mfl. 2007a). Når de er i sjøen vandrer sjørøylene oftest langs land og nær overflaten, men de kan også finnes flere kilometer fra strandsonen når næringsforholdene er gode der (Rikardsen mfl. 2007b). Til forskjell fra sjørørreten, ser sjørøya ut til å foretrekke de kaldeste delene av fjordsystemet (Rikardsen mfl. 2007b).

Nyere undersøkelser viser at rent elvelevende sjørøye kan ha en annen atferd enn sjørøye som kommer fra vassdrag med innsjøer (Jensen & Rikardsen 2008). Mens innsjølevende sjørøye utelukkende ser ut til å overvintre i ferskvann, kan individer fra elvelevende bestander vandre til sjøen eller elveutløpet (estuariet) i kortere eller lengre perioder i løpet av vinteren. Dette

skyldes trolig at forholdene i elva er ugunstige (isforhold og predasjonsrisiko) i forhold til estuariet og sjøen.

Dersom det fins innsjøer i et vassdrag, gyter vanligvis sjørøya der, men i enkelte tilfeller kan den også gyte i elva slik som sjørørret og laks. Vanligvis kommer de fleste sjørøyene tilbake til sitt hjemvassdrag hvert år (Jensen mfl. 2016), men det er lite kjent i hvilken grad gytetisk kan gyte i andre vassdrag enn hjemvassdraget, og dermed i hvilken grad hvert vassdrag har en genetisk unik sjørøyebestand.

2.5.2 Bestandsstatus

Relevans: **Stor**. Sentral for å vurdere sårbarhet og endringer i bestanden.

Kunnskapsstatus: **Dårlig**.

Mangler: Dårlig informasjonen om og tilgjengeligheten til fangststatistikk. Dette må kartlegges.

2.5.3 Utvandring til sjøen

Relevans: **Stor**. Utvandringstidspunkt for smolt er kanskje den viktigste parameteren for å definere sårbare tidsperioder for sjørøye. Det er hovedsakelig dette tidspunktet som definerer når smolten befinner seg i områder hvor de blir eksponert for lakselus.

Kunnskapsstatus: **Middels**.

Mangler: Vi har bare gode data fra noen få vassdrag.

Det finnes vesentlig færre vassdrag med undersøkelser av utvandringstidspunkt for røye i Norge enn vassdrag med undersøkelser av sjørørret og laks (tabell 2.7). I denne sammenstillingen av utvandningsdata for sjørøyesmolt har vi derfor sammenliknet resultatene for røya med de andre to artene.

De første smoltene av røye i Halselva i Finnmark fanges vanligvis i fella i løpet av mai, men utvandringen kommer først skikkelig i gang i løpet av juni (Jensen mfl. 2012a). Dato for 25 % utvandring varierte fra 10. juni til 28. juni med 20. juni som median i tidsperioden 1988–2012. Hovedutvandringen foregår normalt i de to siste ukene av juni med dato for 50 % utvandring registrert fra 17. juni til 6. juli. Dato for 75 % utvandring varierte fra 21. juni til 15. juli, og smoltutvandringen er over i løpet av juli (tabell 2.7).

Førstegangsvandrere (smolt) av sjørøye, sjørørret og laks går ut av Halselva i Finnmark i løpet av juni–juli (Jensen mfl. 2012a). I gjennomsnitt vandrer laksen først, deretter sjørøya og til slutt sjørørreten. Median utvandringstidspunkt for smolt av de tre artene i perioden 1988–2012 var 21. juni for laks, 26. juni for sjørøye og 4. juli for sjørørret (Jensen mfl. 2016).

Sjørøyesmoltens utvandningsperiode var mer konsentrert og varierte mindre mellom år enn hos de to andre artene. Både hos laks og sjørørret vandret noen individ av smoltstørrelse ut senere på sesongen enn under hovedperioden for utvandring av smolt (figur 2.14).

Tabell 2.7. Tidspunkt for nedvandring (25 %, 50 % og 75 %) av sjørøyesmolt i tre norske vassdrag, med periode, antall år og avstand mellom lokalitet for fangst/observasjon og sjøen. Der tellingene har foregått i mer enn to år, er medianverdier for dato oppgitt, med variasjon (tidligste og seneste dato) i parentes. Metode: V = video; HF = heldekkende felle.

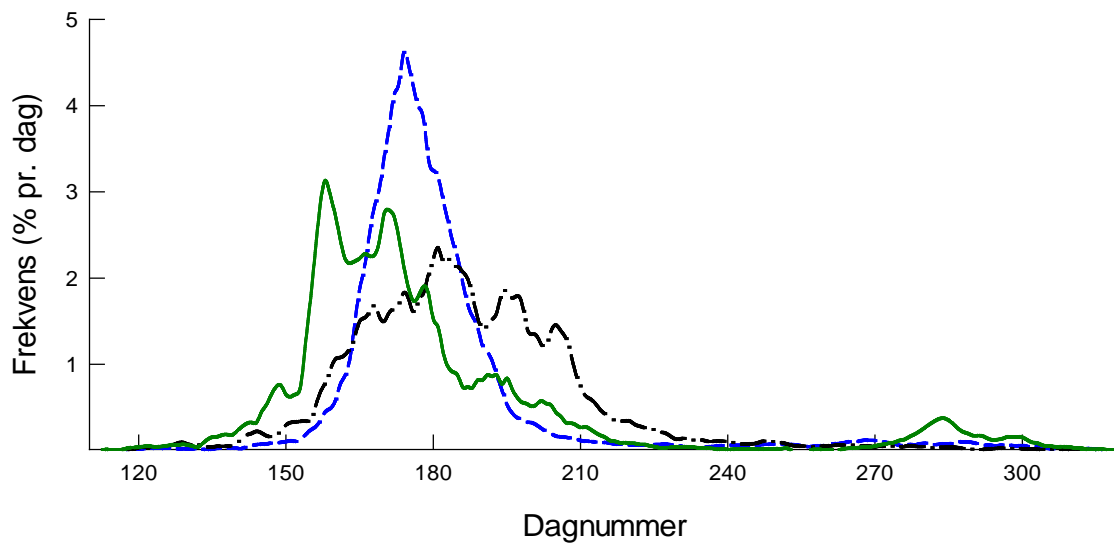
Nr.	Vassdragsnavn	Fylke	Metode	Periode	År	A (km)	25 % ned	50 % ned	75 % ned	Ref.*
194.Z	Laukhelle	Troms	V	2008-10, 12-13	5	0,7		22.6. (15.6.- 4.7.)		1
194.61Z	Vardnes	Troms	HF	1956-70	12			(20.5.- 20.6.)		2
212.2Z	Halselva	Finnm	HF	1988-12	25	0,1	20.6. (10.6.- 28.6.)	26.6. (17.6.- 2.7.)	1.7. (21.6.- 15.7.)	3

*Referanser: 1) Lamberg mfl. (2015), 2) Berg & Berg (1993), 3) Jensen mfl. (2012a).

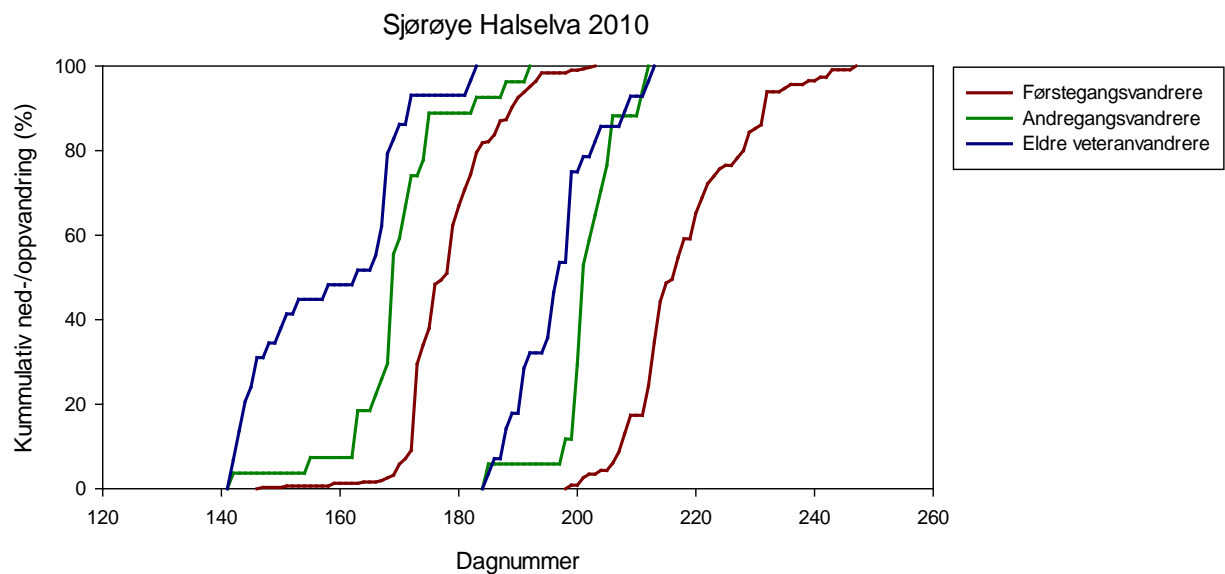
Smolt av disse tre artene har altså om lag samme utvandringstidspunkt i Halselva. Det samme er funnet ved videoovervåking i Lakselva på Senja (Lamberg mfl. 2012, Lamberg mfl. 2015) og i Urvollvassdraget, Bindal i Nordland (Lamberg mfl. 2010b), men utvandringen i disse to vassdragene skjer tidligere på sesongen enn i Halselva. I Møkkelandsvassdraget i Troms skjedde utvandringen av sjørøyesmolt hovedsakelig i perioden 25. mai til 10. juni (50 % innen 5. juni), mens sjørretsmolten hovedsakelig vandret ut i perioden 10. mai til 30. juni (50 % innen 15. juni) (Martin Svenning Norsk institutt for naturforskning pers medd.). I Vardnesvassdraget på Senja (tabell 2.7) var median tidspunkt for 50 % utvandring av sjørøyesmolt 10. juni (variasjon fra 20. mai til 20. juni), mens tidspunktet var 17. juni (variasjon fra 15. mai til 28. juni) for ørretsmolten (Berg & Berg 1989a, 1993).

De få dataene vi har på utvandring av sjørøyesmolt tyder altså på at vi i ganske stor grad kan forutsi utvandringstidspunkt for denne arten hvis vi vet når smolt av sjørret eller laks vandrer ut fra ett vassdrag.

I likhet med sjørreten, så vandrer veteranvandrere av sjørøye ut fra Halsvassdraget tidligere om våren enn smolten (figur 2.15). Dette stemmer overens med studier fra andre vassdrag med sjørøye i Nord-Norge som Vardnesvassdraget på Senja (Berg & Jonsson 1989) og Storvatn i Hammerfest (Rikardsen mfl. 1997).



Figur 2.14. Tidspunktet for smoltutvandring hos laks (heltrukket, grønn linje), sjørørret (strek og prikker), og sjørøye (blå streker) fra Halselva i perioden 1988–2012 (fem dagers bevegelig gjennomsnitt). Modifisert etter Jensen mfl. (2012a). Dagnummer 150 er 30. mai og dagnummer 240 er 28. august.



Figur 2.15. Eksempel på kurver som viser kumulativ utvandring og oppvandring for ulike sjøaldersgrupper av sjørøye. Eksemplet er fra Halselva i Finnmark i 2010. De tre kurvene til venstre viser utvandring og de tre til høyre er tilsvarende oppvandningskurver. Det er skilt mellom førstegangsvandrere (rødt), andregangsvandrere (grønt) og eldre veteranvandrere (blått). X-aksen viser dagnummer fra 1. januar. Dagnummer 120 tilsvare 30. april og dagnummer 260 er 17. september (A.J. Jensen upubliserte data).

2.5.4 Leveområder i sjøen

Relevans: **Stor**. Perioden sjørøya er eksponert for lakselus i sjøfasen.

Kunnskapsstatus: **Dårlig**.

Mangler: Kunnskap om hvor sjørøya er i leveområdene i sjøen. Data fra sørlige Troms og Nordland mangler.

Både gjenfangster av merket fisk og telemetristudier viser at når sjørøya er i sjøen oppholder den seg i stor grad i fjordområdene ikke langt fra hjemmeelva. Ved merkeforsøk av sjørøye fra Vardneselva i Troms ble 90 % av sjøfangstene gjort mindre enn 50 km fra utløpet (Berg & Jonsson 1989). I Halselva ble 80 % av sjøfangstene gjort innenfor en sirkel på 30 km fra utløpet av elva (B. Finstad, Norsk institutt for naturforskning, unpubl.).

Telemetristudier av sjørøye fra Halselva i Altafjorden i Vest-Finnmark og Braselvvassdraget i Neidenfjorden og Bøkfjorden i Øst-Finnmark viste at begge steder oppholdt sjørøya seg i stor grad på grunt vann seg nær land, men delvis lenger ut i fjorden og i noe kaldere vann enn sjørørreten (Jensen mfl. 2014c, Kirkemoen 2015). Sjørøya i Altafjorden oppholdt seg på 0–1 meter dyp mer enn 50 % av tida, og grunnere enn 3 meter mer enn 90 % av tida (Rikardsen mfl. 2007b). Liknende dybdevalg ble registrert i Neidenfjorden og Bøkfjorden (Kirkemoen 2015).

Som hos sjørørret er det begrenset kunnskap om vandringer og livshistorie hos sjørøye i Norge.

2.5.5 Vandringer og oppholdstid i sjøen

Relevans: **Stor**. Perioden sjørøya er eksponert for lakselus i sjøfasen.

Kunnskapsstatus: **Middels**.

Mangler: Vi har bare gode data fra noen få fjordsystemer.

Gjennomsnittlig oppholdstid for sjørøye i sjøen er undersøkt i tre vassdrag, to i Finnmark og ett i Troms. Sjørøya fra Vardneselva i Troms var i gjennomsnitt 48 dager i sjøen, og det var liten forskjell på førstegangsvandrende og veteranvandrende fisk (Berg & Berg 1993). I Halselva i Finnmark var sjørøya i gjennomsnitt 36 dager i sjøen (Jensen mfl. 2016). Sjørøye fra Braselvvassdraget i Øst-Finnmark ble merket med akustiske sendere i to sesonger (totalt 33 individer), og gjennomsnittlig oppholdstid i sjøen var henholdsvis 32 og 43 dager de to årene (Kirkemoen 2015).

2.5.6 Oppvandring til ferskvann

Relevans: **Stor**. Eksponeringstid i sjøvann når det gjelder vekst og risiko for lakseluspåslag.

Kunnskapsstatus: **God**.

Mangler: Kunnskapen er forholdsvis bra her.

Sjørøya vandrer opp i ferskvann relativt tidlig på sommeren, og tidligere i sør enn i nord. Veteranvandrerne går tidligere opp enn førstegangsvandrerne, og eldre/større fisk tidligere enn yngre/mindre fisk. Et eksempel på dette er vist med data fra 2010 fra fella i Halselva i Finnmark (figur 2.15). Liknende resultater er registrert f. eks. i Laukhellevassdraget og Vardnesvassdraget i Troms (Berg & Jonsson 1989, Lamberg mfl. 2015).

I søndre del av Nordland vandrer de fleste sjørøyene tilbake til ferskvann allerede i juni (tabell 2.8). I Urvollvassdraget hadde f. eks. 50 % av individene gått opp i ferskvann rundt 20. juni, og 75 % av individene hadde de fleste år vandret opp før 1. juli (Svenning mfl. 2012). Lenger nord i Nordland foregår oppvandringen i juli, og i Troms og Finnmark i august (tabell 2.8). I Halselva i Vest-Finnmark, der all opp- og nedvandrende anadrome laksefisk har blitt registrert i felle i 25 år, hadde halvparten av individene passert fella 30. juli (variasjon mellom år fra 5. juli til 7. august), og 75 % hadde vandret opp gjennom fella per 5. august (variasjon mellom år fra 9. juli til 24. august) (A.J. Jensen, Norsk institutt for naturforskning, upubl.). Tolv års data fra Vardnesvassdraget i Troms viste liknende resultater (Berg & Berg 1989b). I Øst-Finnmark synes oppvandringen å være enda senere i august (Svenning mfl. 2012).

Det har vært en generell oppfatning at sjørøya utelukkende overvintret i ferskvann (Klemetsen mfl. 2003), og for vassdrag med innsjøer i systemet støttes dette av nyere undersøkelser (Jensen mfl. 2015). Telemetristudier de siste årene har imidlertid påvist at sjørøye fra vassdrag uten innsjøer kan oppholde seg i sjøen også om vinteren (Jensen & Rikardsen 2008, 2012).

2.5.7 Prematur tilbakevandring

Se dokument fra arbeidsgruppe 3.

Fenomenet er kjent, og en ser forskjell på områder både med og uten oppdrettsvirksomhet.

Relevans: **Stor**. Tap av vekst i sjøen og forsinket kjønnsmodning.

Kunnskapsstatus: **Dårlig**.

Mangler: Mangler en verifisering av effekter på bestander, gytesuksess og effekt på avkom.

2.5.8 Tetthet av sjørøye i fjordsystemene

Relevans: **Stor**. Her er sårbarhetsindeks basert på forventet antall villfisk som bruker et gitt fjordområde/sone som leveområde.

Kunnskapsstatus: **Dårlig**.

Mangler: Det mangler data, og det er ikke tid til utredning av disse forholdene i dette dokumentet. Man må tallfeste antall individer i ulike fjordsystemer. Dette er et stort og omfattende arbeid. I tillegg må man ta en risikovurdering – sårbarhet ut fra dette.

Tabell 2.8. Median tidspunkt (dato) for oppvandring (25 %, 50 % og 75 %) av sjørøye i norske vassdrag, med periode, antall år og antall fisk pr. år. For tellingene i mer enn to år er variasjon oppgitt i parentes. I vassdrag der dataene er fra flere referanser, er bare den nyeste oppgitt.

Vassdrag			Periode	Antall år	N fisk pr. år	25 % opp	50 % opp	75 % opp	Ref. [§]
Nr.	Navn	Fylke							
144.5Z	Urvollvassdr.	Nordland	2006-2010	5	214	17.6. (15.6. - 19.6.)	19.6. (18.6. - 26.6.)	26.6. (21.6. - 3.7.)	1
153.22Z	Leirelvvassdr.	Nordland	1997, 2008-2009	3	1324	18.7. (12.7. - 24.7.)	26.7. (17.7. - 3.8.)	1.8. (28.7. - 9.8.)	1
157.52Z	Silavassdr.	Nordland	2013	1	985	14.6.	19.6.	22.6.	2
160.41Z	Spildervassdr.	Nordland	2014	1	174	24.6.	27.6.	10.7.	3
160.71Z	Laksådalsvassdr.	Nordland	1999-2000, 2012-2014	5	200	28.6. (10.6. - 1.7.)	1.7. (19.6. - 12.7.)	2.7. (28.6. - 24.7.)	4
165.7Z	Fjærevassdr.	Nordland	2012-2013	2	773	19.6. - 21.6.	23.6. - 24.6.	26.6. - 30.6.	2
168.6Z	Hopsvassdr.	Nordland	2000	1	45	6.7	8.7	9.7	1
175.2Z	Bogenvassdr.	Nordland	1998, 2009	2	2318	24.6. - 10.7.	9.7. - 14.7.	18.7. - 20.7.	1
178.42Z	Fiskfjordvassdr.	Nordland	2008, 2012-2014	4	176	9.7. (2.7. - 12.7.)	21.7. (8.7. - 7.8.)	30.7. (11.7. - 11.8.)	1 4
185.1Z	Alsvågvassdr.	Nordland	2013-2014	2	880	16.6.	22.6.	26.6.	4
186.2Z	Roksdalsvassdr.	Nordland							
194.Z	Laukhellevassdr.	Troms	2009-2013	5	978	10.7. (3.7. - 17.7.)	16.7. (7.7. - 24.7.)	28.7. (14.7. - 1.8.)	5
194.61Z	Vardnesvassdr.*	Troms	1953-1970	12		16.1.	24.1.	3.8.	6
211.5Z	Vassdalselva	Finnmark	1992, 2010	2	1542	28.6. - 6.7.	9.7.	22.7.	1
212.2Z	Halselva*	Finnmark	1988-2012	25	-	24.7. (3.7. - 31.7.)	30.7. (5.7. - 7.8.)	5.8. (9.7. - 24.8.)	7
227.6Z	Veidneselva	Finnmark	2010	1	216	11.7.	19.7.	16.8.	1
231.8Z	Risfjordvassdr.	Finnmark	2009-2010	2	3585	27.7. - 30.7.	8.8. - 10.8.	12.8. - 17.8.	1

* Oppvandringstider for førstegangsvandrere. Veteranvandrere går opp noe tidligere. [§]Referanser: 1) Svenning mfl. (2012), 2) Kanstad-Hanssen & Bentsen (2014), 3) Kanstad-Hanssen & Bentsen (2013), 4) Kanstad-Hanssen & Bentsen (2015), 5) Lamberg mfl. (2015), 6) Berg & Berg (1989b), 7) A.J. Jensen, NINA, upubl.

2.6 Kunnskapshull – laks, sjørøret og sjørøye

Kanskje et av de mest sentrale spørsmålene knyttet til overvåking av lakselus på anadrome fisk i Norge er overføringsverdien av utvalget til populasjonen (definert i innledningen). Dette er spesielt relevant for overvåking av laks, ettersom sjørøret i mange tilfeller brukes som en tilnærming (proxy) for smittetrykk på laks. Ved en slik bruk av data gjør man en forutsetning om at det er tilnærmede like prosesser som fører til lusepåslag på de to artene. Dette vet vi er

feil, men tilnærmingen er den beste vi har siden det i de fleste tilfeller er umulig å få stort nok utvalg av laksesmolt.

Når det gjelder tetthet av laks, sjørørret og sjørøye i fjordssystemene i henhold til sårbarhetsindeks mangler det data, og det vil kreve en stor satsing å få oversikt her. Det er viktig å få oversikt over bestander langs kysten for å knytte dette opp mot soneinndelinger og handlingsplanen. For hver fjord/sone kan det ut fra gyte- og oppvekstareal i nedslagsfeltet beregnes en forventet smoltproduksjon og antall utvandrende laks-, sjørørret- og sjørøyesmolt. Dette vil gi en sårbarhetsindeks basert på forventet antall villfisk som bruker et gitt fjordområde/sone som leveområde (vandring og oppveksthabitat). Dette har ikke vært prioritert, og det må settes inn massiv innsats på denne delen.

Det er viktig å få økt kunnskap om hvordan observert lusepåslag og tilhørende beregnet mortalitet for sjørørret og laksesmolt i en prøve (rusefangst, bur og trål) samvarierer med status for gytebestandene i det aktuelle område. Dette vil være viktig for å evaluere modellene og for å vurdere bestandenes sårbarhet for endringer i lusestrykk.

Kartlegging av utvandningsruter for smolt vil gi økt kunnskap om forventet eksponering i et gitt fjordsystem. Tilsvarende vil kunnskap om sjørørretens vandring og beiteområder i fjordområdene gi et bedre faglig grunnlag for å vurdere antatt påvirkning av lus i et gitt fjordsystem.

Variasjonen i vandringsmønstre og livshistoriestrategier hos sjørørret er kun undersøkt i et fåtall vassdrag. Det er lite kunnskap om andelen individer og bestander med ulike livshistoriestrategier for tidspunkt, varighet og lengde på sjøvandringer, og i hvilken grad anadromi er genetisk påvirket. Det er behov for undersøkelser av hvor stor andel av sjørørreten som overvintrer i sjøen i ulike bestander og geografiske områder.

Som hos sjørørret er det begrenset kunnskap om vandringer og livshistorie hos sjørøye i Norge.

2.6.1 Kunnskapshull – laks

Tabell 2.9. Oppsummering av relevans (*stor*, *middels*, *liten*) og kunnskapsstatus (*god*, *middels*, *dårlig*) for laks. Kommentarfeltet gir en oppsummering av status, mangler etc.

	Relevans	Status	Kommentarer
Utbredelse/livshistorie			Svært god status på dette området.
Bestandsstatus			God info. tilgjengelig for fangststatistikk. Mer info trengs for å evaluere effekter på bestandsnivå (sårbarhet iht. nærhet av anlegg/lus-variasjoner innen populasjoner/år). Effekten av lusepåslag vs. naturlig variasjon

			må evalueres.
Smoltutvandring			Lokal variasjon er fremdeles en utfordring, f. eks. vandringslengder i Hardangerfjorden og Bjoreio vs. Etne. Mellomårsvariasjoner er også en utfordring, og det må utvikles modellverktøy for å evaluere disse.
Utvandring av vinterstøing av laks			Det fins lite data om støinger generelt, og vi vet heller ikke hvor sårbare de er for lakselus.
Vandringshastighet/ progresjon			Topografisk kompleksitet i fjordsystemet påvirker vandringshastighet og progresjon. Vi mangler data på villsmolt og regionale forskjeller, og variasjon mellom individer og utvandringstidspunkt må undersøkes.
Fordeling i vannsøylen			Svært få undersøkelser (kun i Hardanger, Romsdal og Alta). Nødvendig med videre verifisering og å utarbeide bedre metodikk samt tilgang til mer egnede merker for bruk på villfisk.
Orientering/ vandringsruter			Avklare vandringsruter iht. eksponering og koble dette mot miljøfaktorer.
I kystnære områder og ut i åpent hav			Det foreligger ingen felldata fra telemetri kyst – mot åpent hav. Fra tråldata info om fangst av postsmolt i kyststrømmen fra 1990-tallet. Vandreren fisken rett ut i havet og dypt ned under overflaten?
Tetthet av utvandrende smolt i fjordsystemene			Kunnskapen er svært mangelfull, mangel på data og sammenstillinger av eksisterende kunnskap er et omfattende arbeid som ikke kan gjennomføres i denne utredningen. I tillegg må man vurdere risiko og sårbarhet.
Når går voksen laks opp i ferskvann?			Mer data fra Sør-Norge ønskelig her.
Hvor lenge oppholder voksen laks seg i fjordene før de går opp i ferskvann?			Mer data fra Vest-Norge trengs.

2.6.2 Kunnskapshull – sjøørret

Tabell 2.10. Oppsummering av relevans (stor, middels, liten) og kunnskapsstatus (god, middels, dårlig) for sjøørret. Kommentarfeltet gir en oppsummering av status, mangler etc.

	Relevans	Status	Kommentarer
Utbredelse/livshistorie	stor	middels	Ørret har stor variasjon i livshistoriestrategi – en bestand kan være anadrom eller stasjonær, eller begge deler. Vi vet fremdeles svært lite om betydningen av små vassdrag for ørretbestandene, og hva ørreten gjør i små vassdrag etter gyting: Oppholder de seg i vassdragene eller går de ut i sjøen? Populasjonseffekter kan være vanskelig å vurdere siden den stasjonære populasjonen kan tilføre/opprettholde den anadrome populasjonen ved gjentatte lakselusangrep og prematur tilbakevandring.
Bestandsstatus	stor	dårlig	Fangststatistikken er svært dårlig tilgjengelig. Mer kunnskap trengs for å evaluere bestandseffekter (sårbarhet iht. nærhet av oppdrettsanlegg og naturlige vs. lusepåførte variasjoner innen populasjoner og mellom år).
Utvandring til sjøen	stor	middels	Vet lite om utvandringen til veteranvandrere.
Leveområder i sjøen	stor	middels	Vi vet for lite om vandringsområde og oppholdstid pelagialt vs. littoralt og medført sårbarhet til lus. Det er behov for å kartlegge hovedvandringsveier og beiteområder i sjø, samt konsekvensen av topografi for sårbarheten.
Vandringer- og oppholdstid i sjøen	stor	middels	Det er mulig at sjøørret oppholder seg i større grad marint i sør enn i nord, men vi vet ikke eksakt hvilke områder det gjelder. Vi trenger også mer informasjon om hvor mye sjøørreten oppholder seg i estuarier vs. elver.
Oppvandring til ferskvann	stor	middels	Vi mangler kunnskap fra Sør-Norge om oppvandringstid og generelt om faktorer som påvirker oppvandringstid.

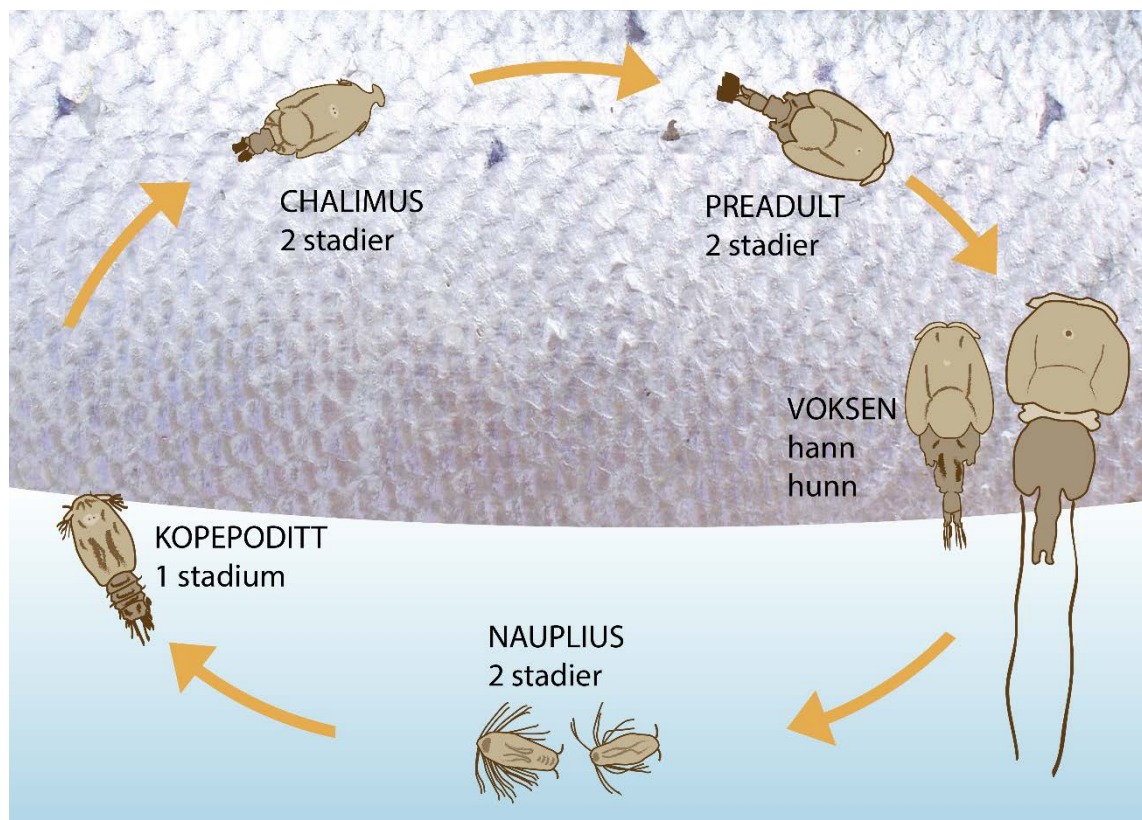
Prematur tilbakevandring			Mangler en verifisering av effekter på bestander, gytesuksess og effekt på avkom.
Tetthet av sjørørret i fjordsystemene			Svært dårlig kunnskap. Mangler data og det er ikke tid til utredning av disse forholdene i dette dokumentet. Man må tallfeste antall individer i ulike fjordsystemer. Dette er et stort og omfattende arbeid. I tillegg må man ta en risikovurdering – sårbarhet ut fra dette.

2.6.3 Kunnskapshull – sjørøye

Tabell 2.11. Oppsummering av relevans (*stor*, *middels*, *liten*) og kunnskapsstatus (*god*, *middels*, *dårlig*) for sjørøye. Kommentarfeltet gir en oppsummering av status, mangler etc.

	Relevans	Status	Kommentarer
Utbredelse/livshistorie			Livshistorie – utbredelse er god (jmf. bestandsrapport til Miljødirektoratet).
Bestandsstatus			Svært dårlig informasjon/tilgjengelighet til fangststatistikk. Dette må kartlegges.
Utvandring til sjøen			Vi har gode data fra noen vassdrag.
Leveområder i sjøen			Hvor er sjørøya i leveområdene i sjøen? Data fra sørlige Troms og Nordland mangler.
Vandringer- og oppholdstid i sjøen			Vi har gode data fra noen fjordsystemer.
Oppvandring til ferskvann			Kunnskapen er forholdsvis bra her.
Prematur tilbakevandring			Mangler en verifisering av effekter på bestander, gytesuksess og effekt på avkom.
Tetthet av sjørøye i fjordsystemene			Svært dårlig kunnskap her. Her mangler det data og det er ikke tid til utredning av disse forholdene i dette dokumentet. Man må tallfeste antall individer i ulike fjordsystemer. Dette er et stort og omfattende arbeid. I tillegg må man ta en risikovurdering – sårbarhet ut fra dette.

3 Arbeidsgruppe 3: Populasjonseffekter av lakselusmitte



Livssyklus for lakselus. Figurdesign: Kari Sivertsen, Norsk institutt for naturforskning. Etter Thorstad mfl. (2014).

Ola Ugedal, Bengt Finstad, Marius Berg, Arne J. Jensen og Tor F. Næsje (Norsk institutt for naturforskning)

Øystein Skaala, Elina Halttunen, Pål A. Bjørn, Ove T. Skilbrei og Ørjan Karlsen (Havforskningsinstituttet)

Knut Wiik Vollset og Bjørn T. Barlaup (UNI Research)

Steinar Kålås og Harald Sægrov (Rådgivende biologer)

3.1 Hva er en bestand og en populasjon, og hva defineres som bestandseffekter eller populasjonseffekter?

Det er et internasjonalt anerkjent prinsipp at laksefisk må forvaltes på bestandsnivå. Når det gjelder laks har Norge internasjonale forpliktelser gjennom NASCO-konvensjonen, der paragraf 3 understreker forvaltning på bestandsnivå. Motivasjonen for dette prinsippet er at laksefisk viser stor variasjon mellom bestander i morfologiske, økologiske og genetiske karakterer (Ryman & Utter 1987). Det er en livsforsikring å bevare disse genetiske ressursene: Genetisk variasjon sikrer den kortsiktige og langsiktige levedyktigheten til bestander og arter, deres økologiske tilpasning og evolusjonære potensial.

En bestand kan defineres på denne måten:

"En bestand er en gruppe av organismer som deler leveområde og gen-pool, og som er tilstrekkelig atskilt fra andre slike grupper til å betraktes som et selvreproduserende system som kan forvaltes."

Ut fra denne definisjonen kjennetegnes altså en bestand av at individene deler felles leveområde og genfond (gen-pool) samt at den har en viss grad av reprodutiv isolasjon fra andre bestander av samme art. I praktisk forvaltning i Norge (og internasjonalt) forvaltes laksefisk på vassdragsnivå, det vil si at en tar som utgangspunkt at all laks (eller sjørørret og sjørøye) i et vassdrag tilhører en og samme bestand. Hvis en har kunnskap som tilsier at et vassdrag har flere adskilte bestander, vil en ved den praktiske forvaltningen prøve å ta hensyn til dette.

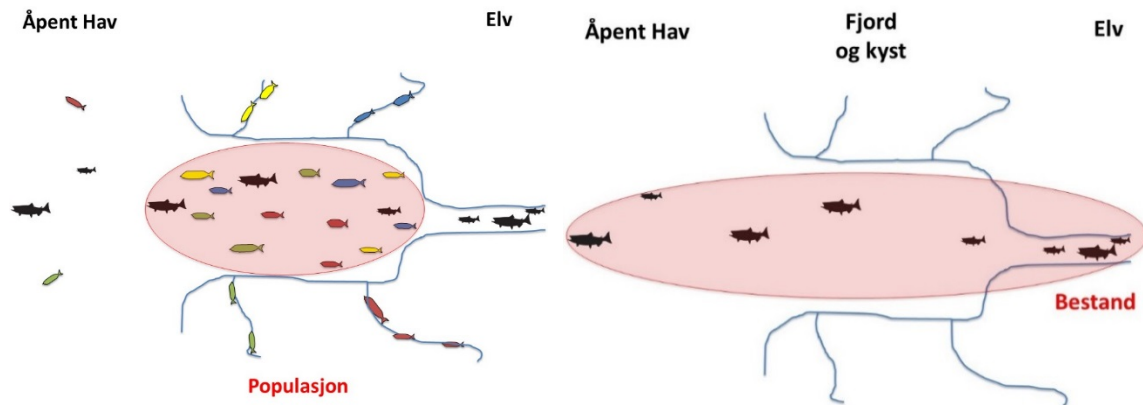
Hos sjøvandrende laksefisk vil det være overlapp i leveområder til ulike bestander i sjøfasen. For eksempel vil laks fra ulike vassdrag i samme fjordsystem ha delvis overlappende vandringsruter både på vei ut til og på vei hjem fra beiteområdene ute i åpent hav. Ulike bestander av sjørørret i et slikt fjordsystem vil også ha mer eller mindre overlappende leveområder i den tiden de er i sjøen.

Handlingsregel for lakselus tar utgangspunkt i risiko for dødelighet til fisken i ulike sjøområder. Det skjer som følge av målte lusepåslag i prøver av fisk fra disse sjøområdene og/eller modellerte lusepåslag ut fra tellinger av lakselus i oppdrettsanlegg og modellert spredning av denne lusa. I alle de aktuelle sjøområdene vil altså den estimerte risikoen for dødelighet ha betydning for flere bestander av laks og sjørørret, og i deler av Nord-Norge også for sjørøye. Med andre ord vil risiko for dødelighet være en totalvurdering av et sjøområde som gjelder for blandede bestander.

Ordene populasjon og bestand har i de fleste sammenhenger omtrent den samme betydningen, og begge kan defineres som en gruppe av samme art innenfor et bestemt geografisk område. Som beskrevet ovenfor så benyttes begrepet bestand om forvaltningsenheten for laksefisk. Begrepet populasjon brukes gjerne i mer vitenskapelige sammenhenger. Populasjon brukes også ofte i en statistisk sammenheng, og definerer da alle individene en statistiker er interessert i. Motsetningen er *utvalg*, som er den gruppen av individer man gjør målinger på.

Videre i denne rapporten bruker vi begrepet *bestandseffekter* for den risikoen for påvirkning og sannsynlig effekt på de enkelte forvaltningsenhetene (bestandene) som følger av lakselus.

Risiko for påvirkning med påfølgende effekter som gjelder flere bestander, kaller vi *populasjonseffekter*. Med dette som bakgrunn definerer vi her begrepet populasjon som: Anadrome laksefisk i sjøen på et gitt tidspunkt og et gitt område (se figur 3.1). *Utvalg* av denne populasjonen blir de fiskene vi samler inn fra dette sjøområdet på et gitt tidspunkt. I beregninger av hvor stor andel av populasjonen som dør forutsetter vi at utvalget er representativt for den anadrome delen av laksefisk i dette definerte området.



Figur 3.1. *Prinsippskisse som illustrerer forskjellen på bestand og populasjon slik som disse to begrepene brukes i dette kapitlet. Design E. Halttunen, Havforskningsinstituttet.*

3.2 Fysiologiske effekter, dødelighet og grenseverdier

Relevans: **Stor.**

Kunnskapsstatus: **Middels.**

Mangler: Behov for ny tabell med vektning for indirekte effekter (forsinket kjønnsmodning for laks og prematur tilbakevandring hos sjøørret og sjørøye). Verifisering av tabellene (oppdrett/vill og ulike bestander av vill).

Dette kapitlet oppsummerer kunnskapen om effektene av lakselus på laksefisk fra eksperimentelle forsøk. Målsetningen med disse forsøkene har vært å fastslå hvor stor den individuelle infestasjonen må være for at lakselus forårsaker direkte dødelighet eller indirekte negativ effekt på verten. Kapitlet innbefatter for øvrig en gjennomgang av hvordan lakselusa fysiologisk sett påvirker verten, og hvilke parametere luseinfestasjoner blir målt på eksperimentelt. Samlet sett danner dette kunnskapsgrunnlaget for fastsetting av nåværende grenseverdier i forvaltningen av villfiskbestandene med hensyn til luseinfestasjoner. Omtalte laboratorieforsøk er i all hovedsak gjort på anleggsprodusert smolt av laks, sjøørret og sjørøye.

3.2.1 Fysiologiske effekter

Mekaniske skader

Lakselus spiser fiskens slim, skinn og underliggende vev, inkludert blod (Costello 2006). Laboratorieundersøkelser med kunstig smitte av postsmolt av sjøørret har vist at kopepodittene har en tendens til å feste seg på gjellelokkene og finnene, særlig ryggfinnen. Skadene forårsaket av det neste stadiet, chalimuslarver, er relativt små, bortsett fra at det kan være omfattende beiteskader på ryggfinnen og rundt denne. Imidlertid kan store påslag av chalimuslarver på fisken forårsake en betydelig stressrespons og dermed sekundære effekter ut av dette. De etterfølgende mobile, voksne stadiene av lakselus kan forårsake betydelig mer omfattende skader på fiskens hud, særlig på hodet og ved ryggfinnen, men også ved gattet. Vevsskade forårsaket av de mobile stadiene medfører til slutt dødelighet for fisk med de største lusenivåene (Wells mfl. 2006, Wells mfl. 2007 og referanser i disse).

Som i resultatene fra laboratorieundersøkelser, er det ofte observert skader på og ved ryggfinnen hos vill sjøørret som er fanget i sjøen med stort antall chalimuslarver (McVicar mfl. 1993). Skaala mfl. (2014) rapporterte for eksempel at mellom 80 og 90 % av sjøørreten som kom tilbake til ei norsk elv hadde skader på ryggfinnen på grunn av lakselus. Sår og vevsskader på hodet og gjellelokkene, samt på undersiden av fisken, har også blitt beskrevet (McVicar mfl. 1993).

Osmoregulering og ionebalanse

Påslag av lakselus på sjøørret har medført både osmotisk og ionisk ubalanse hos fisken. Dette kan være forårsaket av mekanisk vevsødeleggelse som følge av beitende lus på verten, men også være et resultat av en mer generell stressrespons (Bjørn & Finstad 1997). Stressresponsen kan påvirke fisken negativt på mange ulike måter. Effekten av de ulike stressresponsen og den utløsende årsakssammenhengen til disse er beskrevet nedenfor.

Skader på skinn, slim og vev ødelegger den mekaniske beskyttelsen mellom fiskens kropp og sjøvannet, og forårsaker økt lekkasje av vann fra fisken og dermed en osmotisk og ionisk ubalanse (dvs. forstyrrelser i saltbalansen). Redusert hematokritt (volumprosent av røde blodceller i blodet) er observert hos syk og døende fisk etter lakselusangrep, og kan komme av blødninger på grunn av skader på skinn og vev, sannsynligvis kombinert med krymping av røde blodceller ved dehydrering (Bjørn & Finstad 1997, Wells mfl. 2006).

I kontrollerte felteksperimenter i Norge ble nedstrøms vandrende sjøørret fanget i ferskvann og holdt i tanker. En gruppe ble eksponert for sjøvann og dermed naturlig konsentrasjon av luselarver, og en ble holdt i filtrert sjøvann uten luselarver (Birkeland & Jakobsen 1997). Dødelighet på grunn av lakselus oppstod 11 dager etter eksponering for ufiltrert sjøvann, da lakselusene hadde utviklet seg til preadulte stadier (vanntemperatur 17–20 °C, gjennomsnittlig intensitet (snitt av lus på infestert fisk) av lakselus per fisk var 59). Fisk i den eksponerte gruppen hadde store problemer med osmoreguleringen på dette tidspunktet, og i blodplasma med økte nivå av plasmaklorid og reduserte nivå av total plasmaprotein og albumin.

Stressresponser

De tre viktigste fysiologiske effektene av lakselus er, i kronologisk rekkefølge, forhøyde plasmakortisol- og glukoseverdier, redusert evne til osmoregulering samt at vertens egen evne til å begrense effektene av parasitten (ikke-spesifikk immunitet) reduseres når lakselusa utvikler seg fra chalimus 2 til det første mobile stadiet (Finstad mfl. 2007). Kjente tertiæreffekter av lakselus på vertsfisk er redusert vekst og reproduksjon, nedsatt svømmedyktighet og svekket immunforsvar (Tveiten mfl. 2010).

Økt konsentrasjon av plasmakortisol er en primær stressrespons og den vanligst brukte indikatoren på stress hos fisk. Når en stresspåvirkning er kronisk forblir konsentrasjonene av kortisol på et høyt nivå (Wendelaar Bonga 1997). Akutt og kronisk stress medfører økt metabolsk rate fordi stressbelastning er energikrevende. Økte nivå av plasmaglukose (hyperglykemi), nedgang i leverglykogen og økt plasmalaktat har derfor blitt brukt som indikatorer på stress hos fisk. Nivåer av disse kan også påvirkes av metabolsk status hos vertsfisken og i hvilken grad de har spist (Wells mfl. 2007 og referanser i denne). Primære og sekundære fysiologiske stressresponser er dokumentert hos vill postsmolt av sjørret som er fanget i sjøen, som for eksempel økte konsentrasjoner av plasmakortisol, plasmaklorid og glukose i blodet. De økte kortisolnivåene var lik de som har blitt funnet i laboratorieundersøkelser, og stressresponsene økte med høyere lusnivå også for feltinnsamlet sjørret (Poole mfl. 2000, Bjørn mfl. 2001).

3.2.2 Kvantifisering av dødelighet på grunn av lakselus

Laks

Grimnes og Jakobsen (1996) viste at før utviklingen av mobile lusestadier, forårsaket en infestasjon av 30 lakseluslarver dødelighet på laksesmolt (atlantisk laks) med en startvekt på 40 gram. Dette ble senere bekreftet av en annet studie som viste at en infestasjon av 30 chalimuslarver på 40 grams postsmolt av laks kunne forårsake dødelighet når lusa utviklet seg til preadulte stadier. En relativ intensitet på om lag 0,75 (lus/gram fiskevekt) indikerte at 11,3 chalimuslarver per fisk kan gi dødelig utfall for en vill postsmolt på 15 gram (Finstad mfl. 2000). Fangst og lusetellinger av mer enn 3000 postsmolt av laks fra Norskehavet gjennom en tiårsperiode registrerte ingen individer med mer enn 10 lus (Holst mfl. 2003). Dette kan være en indikator på at infestasjonsnivåer som gir dødelig utfall hos vill laksesmolt ligger i denne størrelsesorden. Det er derimot usikkert om disse fiskene kommer fra bestander som tidligere var blitt eksponert for større mengder lakselus. Et eksperiment utført på naturlig infisert laksesmolt innsamlet under et overvåkningsfiske ga imidlertid støtte for tidligere observasjoner. Halvparten av den infiserte fisken ble avluset og benyttet som kontrollgruppe, og fiskens helsetilstand ble registrert hos de to gruppene over tid. Kun fisk med mindre enn 11 voksne lus (mobile stadier) overlevde forsøket (Holst mfl. 2003).

Wagner mfl. (2003, 2004) undersøkte ikke-dødelige nivåer av lakselus (0,02–0,13 lus per gram fiskevekt) på voksen laks. De fant at svømmedyktigheten til fisk ble signifikant redusert med økte lakselusinfestasjoner. Dette funnet indikerer et langt lavere skadelig lusepåslag enn det som tidligere har vist seg å være skadelig nivå for voksen laks (Finstad & Bjørn 2011).

Sjøørret

Bjørn og Finstad (1997) observerte en signifikant økning i dødelighet ved kunstige luseinfestasjoner av klekkeriprodusert postsmolt av sjøørret (gjennomsnittsvekt 91 gram). Dødelighet ble observert i gruppen med de høyeste infestasjonene. De konkluderte med at relativ tetthet av lakselus på døende fisk tydet på at mer enn 1,0 lus per gram kroppsmasse hos fisken, eller 50 preadulte og voksne lus per fisk, kunne forårsake dødelighet hos små (60 g) postsmolt av sjøørret. Gitt en gjennomsnittlig overlevelse hos lusene på 63 %, så kan ca. 1,6 chalimuslarver per gram fiskevekt, eller mer enn 90 larver for en liten postsmolt av sjøørret (60 g), være dødelig nivå. Tetthetsavhengig dødelighet av lakselus på fisken kan imidlertid ha en effekt på estimater av slike terskelnivå, og antakelsen om en enkel lineær sammenheng mellom antall lus og lusedødelighet er ikke nødvendigvis oppfylt. I en parallelt studie konkluderte Wells mfl. (2006) at 13 mobile lus (preadult eller voksne individer) per fisk var den kritiske intensiteten som ga ikke-dødelige stressresponser hos postsmolt av sjøørret (kroppsvikt 19–70 gram).

Basert på disse undersøkelsene ble det foreslått at et enkelt, konservativt og føre-var-nivå for å forvalte og beskytte ville bestander av sjøørret er et terskelnivå på mindre enn 10 mobile lus per fisk for sjøørret i deres første år i sjøen (Finstad & Bjørn 2011).

Sjørøye

Utførte laboratorieforsøk på anleggsproduert toårssmolt avdekket stressresponser og ytre mekaniske hudskader som ga alvorlige osmoregulatoriske forstyrrelser, redusert vekst og dødelighet på infisert sjørøye (Grimnes mfl. 1996). Det ble påvist forhøyde kortisolnivåer 7 dager etter den kunstige luseinfestasjonen. Det var ingen dødelighet i den uinfiserte kontrollgruppen og svært få døende fisk i gruppen med lavt infisert røye. I gruppen med hardt infisert sjørøye oppsto noe dødelighet i det lusa utviklet seg til det første preadulte stadiet, men først når det andre preadulte stadiet dominerte tiltok dødeligheten (om lag 24 dager). Både mekaniske, ytre skader forårsaket av lus og utløst stress ved økning av kortisolnivået i blodet ble registrert etter at lusa hadde utviklet seg til preadulte stadier på fisken (kroppsstørrelse 117 gram \pm 36 gram). Overlevelsen av lus i gruppen med hardt infisert sjørøye varierte mye sammenlignet med lavt infisert sjørøye. Basert på en overlevelse av lus på 60 % var tettheter tilsvarende 30–50 lakseluslarver på en 40 grams røyessmolt nok til å gi dødelige konsekvenser før lusa også her nådde adulte stadier.

En annet studie viste at lakselus svekket reproduksjonsevnen til voksen, kjønnsmoden sjørøye (5-åringer). Det ble funnet en reduksjon i plasmanivåer av testosteron og estradiol-17 β hos sjørøye hunner med høye lakselusinfestasjoner sammenlignet med individer som hadde moderate og lave infestasjoner. Dette medførte en reduksjon i antallet gytende hunner, forsinket rognutvikling og nedsatt total fekunditet blant gytende sjørøye (Tveiten mfl. 2010). Det er sannsynlig at slike effekter er påvirket av stress (Eriksen mfl. 2011).

Effekter av fiskens opphav

De første laboratorieundersøkelsene av effekter av lakselus på sjøørret ble gjennomført med saltvannstilpasset postsmolt av klekkeriopprinnelse. Dette er smolt med opphav fra ville laksefiskstammer, vanligvis brukt i kompensasjonsutsettinger i vassdrag med tapt naturlig produksjon. Avhengig av produksjonsteknologi (eksempelvis fôrtype/fôringsregime, lyssetting og vannkilde) og smoltalder ved utsettinger vil klekkerismolt vanligvis ha større kroppsstørrelse enn vill smolt (Jensen mfl. 2014a). Resultater fra undersøkelser basert på klekkerismolt og villsmolt, samt undersøkelser basert på godt sjøvannstilpassede smolt og smolt nylig overført til saltvann, har generelt vært sammenlignbare og relativt like (Wells mfl. 2006, Wells mfl. 2007 og referanser i disse).

Forskjeller i effekten av lakselus på laks, sjøørret og sjørøye.

I et parallelt infestasjonsforsøk med laks og sjørøye varierte utviklingstiden til lakselusa signifikant mellom lavt infisert røye og laks. På laks hadde nærmere 50 % av hunnlusa på laksen utviklet eggstrenger etter siste prøveuttak (43 dager etter infestasjon), mens under 5 % av hunnlusa på røye hadde fått eggstrenger. Tilsvarende var overlevelsen av lus frem til utvikling av adulte lus med eggstrenger (43 dager etter infestasjonen) 19 % på lavt infisert røye, men hele 53 % på lavt infisert laks. Infestasjonsgraden på disse to gruppene endret seg 14 dager ut i forsøket, der lavt infisert laks gradvis ble signifikant hardere infisert enn gruppen med lavt infisert røye. Den spesifikke vekstraten (SGR) fra første til siste uttak viste negativ vekst i den hardt infiserte gruppen, dårlig vekst i den lavt infiserte gruppen og god vekst i den uinfiserte gruppen av sjørøye. Døende fisk var jevnt over mindre og hadde lavere kondisjonsfaktor enn gjenværende fisk i samme periode. Samme tendens ble observert hos hardt infisert laksesmolt, men denne fisken hadde også høyere minimumstetthet av lus enn medianinfestasjon på gjenværende fisk i samme periode (Grimnes mfl. 1996).

Forskjellen i lusas utviklingstid på røye og laks kan skyldes ulikheter i det generelle forsvaret mot parasitter hos de to artene. Mye tyder på at røye ikke er noen ideell vert for lakselus da røyas oppholdstid i sjø normalt er kortere enn lakselusas livssyklus, som er 52 dager ved en vanntemperatur på 10 dager (Johnson & Albright 1991b). Lakselus som infiserer røye vil sannsynligvis ha liten sjanse til å nå kjønnsmoden alder på verten, og formeringsevnen vil bli minimal.

Ved vanntemperaturer rundt 10 °C hadde de fleste (80 %) lakselusene på klekkeriprodusert sjøørret utviklet seg til preadult stadium etter 19 dager. Tid fra eksponering til utvikling av voksne lus var kortere for hannlus (~29 dager) enn for hunnlus (~38 dager) (Bjørn & Finstad 1998). Utviklingshastigheten var lik, eller litt raskere, på vill postsmolt av sjøørret ved vanntemperatur rundt 14 °C (Wells mfl. 2006, 2007). Færre enn 40 % av lakselusene overlevde og utviklet seg til voksent stadium, noe som kan være forårsaket av at fisken aktivt avviste parasitten ved å gni seg mot tanken og dermed mistet lus og/eller naturlig dødelighet hos lusene (Bjørn & Finstad 1997, 1998).

På generelt grunnlag ser det ut til at lakselus i laboratorieeksperimenter har mer eller mindre lik utviklingstid, fordeling på verten og patogenitet på laks og sjøørret (Grimnes mfl. 1996). I

det begrensede antallet forsøk som er gjort med infestasjoner på sjørøye tyder mye på at utviklingstiden fra kopepoditter til mobile stadier er betraktelig lengre enn hos laks og sjørørret. Dødeligheten hos lusa ser også ut til å være høyere når sjørøye er vertfisk. Hvorvidt denne observasjonen skyldes et innebygdt parasittforsvar (immunrespons) eller røyas egen evne til mekanisk fjerning av lusa er enda ikke verifisert, men det er mye som tyder på at sjørøye er en mindre gunstig vertsart for lakselus.

Forsøk som tar sikte på å kartlegge lusas effekt på laksefisk må ta hensyn til livshistorien til vertsfisken, da infestasjonsrisiko er avhengig av denne i tid og rom. For detaljer om livshistorie hos laks, sjørørret og laks se arbeidsgruppe 2.

3.2.3 Grenseverdier for infestasjonsnivå av lakselus på vill laksefisk

Vill laksefisk som verifiseringsindikator

I dag benyttes prosentvis innslag over en grenseverdi for en gitt lakselusdose (lus per gram fiskevekt) som en indikator for påvirkning av lakselus på vill laksefisk både i Havforskningsinstituttets (HI) risikovurdering (Taranger mfl. 2011) og i ”Kvalitetsnormer for laks - anbefalinger til system for klassifisering av villaksbestander” fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning (VRL) (Anon 2011). VRL har imidlertid avgrenset sin vurdering til utvandrende laksesmolt (postsmolt), mens HI også har inkludert andre arter av laksefisk (sjørørret og sjørøye). Grenseverdiene er derfor noe forskjellige, selv om hovedtilnærmingene er lik. Dette har flere svakheter. I mangel av noe bedre har likevel både HI og VRL valgt denne tilnærmingen som et første forsøk på å kvantifisere effekter, og det er en god basis for en felles omforent vurdering som presentert i Taranger mfl. (2012).

Havforskningsinstituttet har derfor med faglig støtte fra Norsk institutt for naturforskning tidligere revurdert første tilnærming av grenseverdier og presentert følgende omforente grenseverdier for effekter av lakselus på alle ville arter av laksefisk (se kapittel 3.3 i Taranger mfl. 2012 for ytterligere informasjon angående disse beregningene). Siden eksperimentelle forsøk indikerer ulike fysiologiske og økologiske effekter på smolt og modnende fisk, har vi også valgt å foreslå omforente grenseverdier for: 1) laksesmolt og førstegangsutvandrende sjørørret og sjørøye, og 2) modnende sjørørret og sjørøye.

Det er i Taranger mfl. (2012) presentert en objektiv førstegenerasjons beregningsmetode for å kvantifisere effektene populasjonsmessig for begge disse gruppene gjennom en luseindeks. Dersom estimert bestandsreduksjon beregnet ut fra luseindeksen blir mindre enn 10, tilsvarer dette en antatt < 10 % reduksjon i bestand og en liten påvirkning i henhold til VRLs definisjon på redusert gytebestandsmål (GBM). Dersom luseindeksen blir mellom 10–30, tilsvarer dette en antatt 10–30 % reduksjon i bestand og en moderat påvirkning i henhold til VRLs definisjon på redusert GBM. Dersom luseindeksen blir > 30, tilsvarer dette en antatt > 30 % reduksjon i bestand og en stor påvirkning i henhold til VRLs definisjon på redusert GBM. Dette gir en objektiv metode for å vurdere bærekraft, men må også, slik det gjøres i HIs risikovurdering, inkludere en ekspertvurdering som også inkluderer faktorer som for eksempel sårbarhet til bestandene i området, tidspunkt for infeksjonsøkning med mere.

Basert på best tilgjengelig kunnskap er det i Taranger mfl. (2012) foreslått følgende beregningsmåte for luseindeks på laksesmolt og første gangs utvandrende sjørørret og sjørøye < 150 g (tabell 3.1):

Tabell 3.1. Skjema for beregning av luseindeks for antatte effekter av lakselus på utvandrende laksesmolt og førstegangs utvandrende sjørørret og sjørøye <150 g: Utvalget deles prosentvis inn i infeksjonsgrupper med antatt forskjellig effekt på individ. Indeks (% døde) for hver infeksjonsgruppe bestemmes ut fra til enhver tid best tilgjengelig kunnskap om forventet dødelighet innen infeksjonsgruppen. Summen av alle gruppene gir estimert bestandsreduksjon (%), og klassifiseres så i henhold til VRLs-definisjoner av liten (< 10 %), moderat (10-30 %) og stor (> 30 %) reduksjon i GBM. Inndeling i infeksjonsgrupper og forventet dødelighet må regelmessig revurderes når ny kunnskap tilsier det. Verdier fylles inn og gir en estimert bestandsreduksjon ut fra andel av populasjon i hver infeksjonsgruppe.

Infeksjonsgruppe (antall lus/fiskevekt)	Andel av populasjon (%)	Forventet dødelighet	Indeks
< 0,1		0 %	
0,1 - 0,2		20 %	
0,2 - 0,3		50 %	
> 0,3		100 %	
Estimert bestandsreduksjon (%)			

Her er det antatt at dødeligheten vil være 100 % i gruppen > 0,3 lus per gram fiskevekt, 50 % i gruppen 0,2–0,3 lus per gram fiskevekt, 20 % i gruppen 0,1–0,2 lus per gram fiskevekt og 0 % i gruppen < 0,1 lus per gram fiskevekt.

Basert på best tilgjengelig kunnskap er det foreslått følgende beregningsmåte for luseindeks på veteranvandrere og modnende individer av sjørørret og sjørøye (tabell 3.2):

Tabell 3.2. Skjema for beregning av luseindeks for antatte effekter av lakselus på veteranvandrere og modnende individer av sjøørret og sjørøye: se tabell 3.1 for forklaringer.

Infeksjonsgruppe (antall lus/fiskevekt)	Andel av populasjon (%)	Forventet dødelighet	Indeks
< 0,025		0 %	
0,025 - 0,05		20 %	
0,05 - 0,10		50 %	
0,10 - 0,15		75 %	
> 0,15		100 %	
Estimert bestandsreduksjon (%)			

Her er det antatt at dødeligheten eller avbrutt/kompromittert reproduksjon (Tveiten mfl. 2010) vil være 100 % i gruppen > 0,15 lus per gram fiskevekt, 75 % i gruppen 0,10–0,15 lus per gram fiskevekt, 50 % i gruppen 0,05–0,10 lus per gram fiskevekt, 20 % i gruppen 0,025–0,05 lus per gram fiskevekt, og 0 % i gruppen < 0,025 lus per gram fiskevekt. Konsekvensene er antatt å være mer alvorlige for modnende individer fordi osmoregulatorisk sammenbrudd og akutt dødelighet er observert allerede ved 0,1 lus per gram fiskevekt. Store osmoregulatoriske problemer og avbrutt modning (ca. 50 % av individene i eksperimentet, men merk at antall fisk undersøkt var lavt) er observert ved 0,07 per gram fiskevekt (Tveiten mfl. 2010). Dette kan i tillegg ha store økologiske konsekvenser fordi utgytte hunner, som ofte har svært lav kondisjon ved utvandring, virker spesielt utsatt for økt dødelighet og avbrutt reproduksjon pga. lus (Tveiten mfl. 2010).

Terskelnivåene referert til ovenfor (Taranger mfl. 2012, 2015, Serra-Llinares mfl. 2014) er basert på relativt kortvarige laboratorieforsøk, og verdiene må betraktes som veiledende og som førstegenerasjons indikatorverdi. Som påpekt av Taranger mfl. (2012) behøver disse verdiene videre verifisering og validering, særlig når formålet er å bestemme kritiske nivå av lakselus som grunnlag for bevaring og forvaltning. Dødelighet i naturen kan være høyere eller lavere enn det som registreres i laboratorieundersøkelser. Effektene av lakselus har for eksempel vist seg å være mer alvorlige for postsmolt av laks som er påvirket også av andre faktorer som for eksempel dårlig vannkvalitet (Finstad mfl. 2007). Videre kan svekket fisk i naturen utsettes for en økt predasjonsrisiko (Thorstad mfl. 2012). Et redusert immunsystem kan derfor på lang sikt resultere i økt dødelighet på grunn av tilleggsfaktorer i naturen som fisken er beskyttet mot i laboratoriet, og dette kan ha betydning for fastsettelse av kritiske terskelnivå for dødelighet (Bjørn & Finstad 1997). Til gjengjeld kan fisken ikke reagere atferdsmessig til lusepåslaget i laboratoriet. Den kan ikke, som i naturen, søke til avlusingsområder i lav-saltholdig vann i overflaten eller estuariet og elva. Det er derfor mulig at adaptiv atferd i naturen kan redusere dødeligheten i forhold til verdier funnet i laboratorieundersøkelser.

Feltinnsamling av sjøørret og postsmolt av laks for bestemmelse av lakseluspåslag

For å sikre tilstrekkelig geografisk dekning i overvåkningsprogrammet ble det i 2015 foretatt lakselusovervåking i 11 soner fra Aust-Agder i sør til Finnmark i nord hvor flere lokaliteter skulle undersøkes i fortrinnsvis to perioder (Nilsen mfl. 2016). Første periode skulle samsvare med naturlig laksesmoltutvandring fra vassdrag i den aktuelle sonen, mens andre periode ble lagt 2–3 uker senere. Fisken i de ulike fjordsystemene ble samlet inn med fangstruser, garn og tråling. I tillegg ble det benyttet bur med smolt for å estimere lusepåslaget på denne smolten i et transekt gjennom fjordsystemet. Alt lusepåslaget på fisk (bortsett fra burfisk) ble talt i felt. Det ble gjort statistiske analyser av hvor mange fisk som måtte undersøkes på hver lokalitet (rusefangst) for at de skulle representere virkeligheten med tilstrekkelig høy sannsynlighet. I 2015 ble dette satt til fortrinnsvis 100 fisk med et minimum på 50 fisk per runde per lokalitet og en størrelsesfordeling på 70/30 på fisk mindre eller større enn 150 gram.

Lakselus på sjøørret som tilnærming (proxy) for lakselus på laks

Innsamling og analyser av sjøørret frambringer data på lakselusnivå mellom ulike områder og over tid som også er relevante og verdifulle for vurdering av risiko for effekter av lakselus på laks. Forskjeller i vandringsatferd og habitatbruk i sjøen mellom sjøørret og laks kan imidlertid medføre at artene har ulik risiko for å få lakselus. For å bruke sjøørreten som en indikator for infeksjonsrisiko og kvantitative konklusjoner om lusenivå hos laks, bør kunnskap om lokale miljøforhold benyttes for å vurdere (1) hvordan kroppsstørrelse hos sjøørreten som fanges for overvåking kan påvirke lusenivået sammenlignet med mindre postsmolt av laks, (2) om utvandringen fra ferskvann til sjøen hos de to artene skjer til samme tid, (3) varigheten på eksponering for lakselus, (4) hvilke områder sjøørreten har vandret gjennom og oppholdt seg i før de ble fanget, (5) hvordan ferskvannslag, brakkvann og fiskens vertikale vandring i området kan ha påvirket lusenivåene, og (6) om sjøørreten som fanges kan ha oppholdt seg i lengre tid i ferskvannspåvirkede områder nær elvene. For å øke presisjonen ved bruk av sjøørret som indikator på lusenivå hos laks, er det behov for å analysere data separat for postsmolt og større sjøørret, og også analysere de ulike lusestadiene hver for seg. Sjøørret kan ikke brukes i overvåking alene for å vurdere lusenivå hos postsmolt laks, men sjøørret kan brukes sammen med andre metoder for å analysere de generelle lusenivåene. For mere detaljer se Thorstad mfl. (2014).

Kanskje et av de mest sentrale spørsmålene knyttet til overvåking av lakselus på anadrome fisk i Norge er overføringsverdien av utvalget til populasjonen (definert i innledningen). Dette er spesielt relevant i forhold til overvåking av laks, ettersom sjøørret i mange tilfeller brukes som en tilnærming for smittetrykk på laks. Ved en slik bruk av data gjør man en forutsetning om at det er tilnærmede like prosesser som fører til lusepåslag på de to artene. Dette vet vi er feil, men ettersom det ikke er fysisk mulig i de fleste tilfeller å få stort nok utvalg av laksesmolt ved overvåkingen er dette den beste tilnærmingen vi har.

3.3 Bestandseffekter av lakselus

Begrepet populasjon kan forstås på flere måter og i vår beskrivelse av kunnskapsstatus har vi valgt å legge vekt på kunnskap om effekter av lakselus på bestandsnivå (se kapittel 3.1). Dette fordi laksefisk forvaltes på bestandsnivå (i praksis på vassdragsnivå), og det er på dette nivået den samlede effekten av lus, det vil si summen av direkte dødelighet og eventuelle indirekte effekter som følge av redusert vekst og endret livshistorie, til slutt må evalueres. Vi omtaler imidlertid også effekter av lakselus på populasjonsnivå, det vil si laksefisk som er i sjøen (eller elveos) på et gitt tidspunkt og i et gitt område.

Dette kapitlet oppsummerer kunnskap om bestandseffekter av lakselus. Den sikreste kunnskapen om effekter av lakselus kommer fra studier som sammenlikner sjøoverlevelse til smolt som har blitt gitt medikamentell behandling mot lakselus med overlevelse til smolt uten behandling. Slike studier har nesten utelukkende blitt gjennomført med laksesmolt (se nedenfor). For sjørørret i Norge og sjørøye er kunnskapen om bestandseffekter i all hovedsak basert på indirekte metoder som gjør at en ikke kan evaluere effekter på bestandsnivå. Vi omtaler også prematur tilbakevandring av sjørørret med vekt på utviklingen i elveos på Vestlandet de siste 15–20 årene. Ved slike undersøkelser har en vanligvis ikke hatt kunnskap om fiskens opphav, det vil si hvilken bestand (vassdrag) den kommer fra, og derfor heller ikke mulighet til å evaluere konsekvensene for de ulike bestandene i området. Vurdering av kunnskapsstatus vedrørende bestandseffekter gjelder status i Norge.

3.3.1 Laks

Relevans: **Stor.**

Kunnskapsstatus: **Middels.**

Mangler: Kunnskap om sammenhenger mellom lusepåslag og direkte og indirekte bestandseffekter. Hvor god sammenheng er det mellom infestasjon på sjørørret og infestasjon av laksesmolt i samme fjordområde (eller er lusepåslag på sjørørret en god proxy for laksesmolt?)

Estimerte bestandseffekter basert på feltforsøk med behandlet og ubehandlet laksesmolt

Det har blitt gjennomført en rekke studier med slipp av merkede laksesmolt behandlet mot lakselus siden 1990-tallet i Norge og Irland. Målet med disse studiene har vært å estimere effekten av lakselus på sjøoverlevelse hos laksefisk. Parallelle grupper med ubehandlede og behandlede laksesmolt har derfor blitt merket og så blitt sluppet enten i elv eller i sjø. Gjenfangst av voksne laks har enten blitt gjennomført med rapportering fra sportsfiske eller sjøfiske, fangstfeller i elv eller systematisk fiske med bruk av nøter i fjorden. Gitt at lakselusmiddelet hindrer all lakselus i å påvirke laksesmolten og at middelet ikke har noen effekt på overlevelsen av molten, vil man kunne bruke forskjellen i gjenfangst som voksne laks som et estimat på reduksjon i sjøoverlevelse grunnet påslag av lakselus.

Flere oppsummerende artikler har blitt publisert i vitenskapelige tidsskrifter de siste årene (Gargan mfl. 2012, Jackson mfl. 2013, Krkošek mfl. 2013, Skilbrei mfl. 2013, Vollset mfl. 2014, 2015). Studiene viser relativt sammenfallende resultater, men konklusjonene fra studiene er derimot i noen tilfeller ganske ulike (Krkošek mfl. 2014). Denne uenigheten er blant annet knyttet til hvordan man skal framstille data og hvilken del av dødeligheten man skal legge vekt på. Man kan enten framstille dataene som antall prosent reduksjon i gjenfangst, for eksempel fra 0,6 % gjenfangst i behandlet gruppe til 0,5 % gjenfangst i ubehandlet gruppe som gir en reduksjon på 0,1 % gjenfangst. Dette kalles *absolutt risikoreduksjon*. En alternativ måte å framstille dataene på er forholdstallet mellom gjenfangstene i de to gruppene (for eksempel $0,6\% / 0,5\% = 1,2$). Dette kalles *relativ risiko*, eller *risk ratio*. I dette tilfelle gjør man det klart at man får ca. 20 % mer laks tilbake hvis det ikke var noen lakselus i utvandringruten (eventuelt $(0,6/0,5)/0,6 \sim 17\%$ mindre laks på grunn av lakselus). For arter som har naturlig lav overlevelse fra ungfisk til voksen stadiet, som laks, vil absolutt risikoreduksjon alltid være et lavt tall. For eksempel, i en bestand hvor smoltutgangen er 10 000 og sjøoverlevelsen er 5 % i et normalår, vil 500 laks returnere. Hvis 50 % av fisken dør på grunn av lakselus vil 250 fisk returnere. Sjøoverlevelsen i et år med stor effekt av lakselus er dermed 2,5 % og absolutt risikoreduksjon blir følgelig $5\% - 2,5\% = 2,5\%$. Samtidig blir relativ risiko $500/250 = 2$, eller 100 % mer laks i gruppen uten lakselus (med behandling). Alternativt kan man beregne at det er 50 % mindre laks i gruppen med lakselus (uten behandling). En annen problemstilling med å bruke absolutt risikoreduksjon er at den er avhengig av fangsttinningsgrad; øker man fangsttinningsgraden vil absolutt risikoreduksjon gå opp uavhengig av effekten av lakselus. I de fleste studier som har fokus på å estimere effekter av lakselus tar man derfor oftest i bruk relativ risiko estimater. Det er derimot også viktig å ha fokus på hvor stor variasjon det er i sjøoverlevelse uavhengig av effekter av lakselus. Dette er spesielt viktig ettersom det i de seneste studiene (Vollset mfl. 2015) har vist seg at effekten av lakselus på sjøoverlevelse er avhengig av om overlevelsen generelt sett er god eller dårlig (se eget avsnitt).

Generelt kan man si at det i alle studier er funnet en signifikant positiv effekt av behandling mot lakselus på gjenfangst av voksen laks. I henhold til generelle betraktninger om effekter på ville bestander (Taranger mfl. 2015) blir den gjennomsnittlige reduksjonen i sjøoverlevelse (relativ risiko 1,14-1,39 i forskjellige metastudier) karakteriseres som en moderat påvirkning. Denne gjennomsnittlige reduksjonen er imidlertid relativt liten sammenlignet med den totale variasjonen i sjøoverlevelse i populasjoner der man har oversikt over sjøoverlevelse (Jonsson & Jonsson 2009, Chaput 2012). For eksempel virker det som en stor del av variasjonen i sjøoverlevelse hos laks kan være knyttet til klima (Friedland mfl. 2014), og tidsseriene med slipp av smolt har også vist at andre forhold enn behandling mot lakselus fører til betydelig årlig variasjon i både vekst, alder ved kjønnsmodning og overlevelse (Skilbrei mfl. 2013, Vollset mfl. 2015).

Gjennomsnittlig effekt gir derimot ikke noen beskrivelse av den potensielle effekten av lakselus, ettersom et snitt vil vektes ned av grupper som ikke har hatt påslag av lus (for eksempel i regioner med lite oppdrett eller i år der oppdrettsanlegg er brakklagt). I flere av studiene er det for eksempel blitt observert at effekten av lakselus ikke har vært jevnt fordelt

mellom de ulike forsøksgruppene. Mens mange av grupper har blitt lite eller ikke påvirket har effekten av lakselus vært tydelig i enkeltgrupper. For å kunne estimere hvilke nivåer av lakseluspåslag som fører til hvilke nivåer av populasjonsreduksjon må en kunne måle lakseluspåslag på forsøkssmolten (prevalens og intensitet: hvor mange fisk som har lus og hvor mange lus de har). Dette har man ikke data på per dags dato. I et forsøk på å estimere lusemengder i utvandningsruten brukte Vollset mfl. (2015) lakselus data fra oppdrettsanlegg og «kernel-density» metoden til Jansen mfl. (2012). Sammen med en forenklet vandningsrute (den korteste veien fra hver slipp punkt ut til havet) kunne man på denne måten regne ut et lusepåslag i perioden man hadde tellinger fra oppdrettsanlegg (2002-2011). Denne metoden fungerte derimot ikke til å forklare variasjonen i effekten av behandling mot lakselus, og det er fremdeles usikkert om det er mulig å få gode nok estimater for historiske forsøk for å estimere lusepåslag. Dette skyldes blant annet at det tidligere var sjeldnere tellinger av lakselus på fisken i oppdrettsanleggene. Dette er en viktig forskningsoppgave i fremtiden.

Det kan være en rekke feilkilder eller metodefeil man ikke kan kontrollere i denne type forsøk. En grundig diskusjon er oppsummert i Vollset mfl. (2015). Den kanskje mest åpenbare feilkilden i studiene er potensialet for at virkestoffet ikke har 100 % effekt, og at effekten av lakselus dermed blir underestimert. Dette kan komme av at smoltene ikke har fått tilstrekkelig dose av virkestoffet, og/eller at (som det er dokumentert langs vestlandskysten) lakselus har utviklet lavere følsomhet eller resistens mot lusebehandlingen (for eksempel *Emamectin benzoate* (Besnier mfl. 2014)). Samtidig er beskyttelsen mot lakselus av begrenset varighet, så behandlingen vil kun ha effekt den første delen av vandringen mot havet. I tillegg er det en rekke grunner til at forsøk med kultiverte smolt ikke nødvendigvis er 100 % overførbare til villfisk i en gitt region og år. Dette kan for eksempel komme av at kultivert smolt blir sluppet og vandrer på et annet tidspunkt enn villfisk, at effekten av lus er størrelsesavhengig (kultivert smolt er vanligvis større enn vill smolt), eller at atferden avviker vesentlig. Studier indikerer at kultivert laksesmolt virker til å ha en normal og sammenlignbar vandningsatferd gjennom fjorden, derimot er det vanligvis ikke unormalt at overlevelsen og tidspunktet for vandring avviker. Korrekt gjennomføring av slike studier er derfor avhengig av forsøksdesign, og at kvaliteten og merkingen av laksesmolten man bruker er god. Slipp av forsøkssmolt er en viktig tilnærming for å gi innsikt i hvordan parasitter påvirker sjøoverlevelsen, men man skal være forsiktig med å overføre 1:1 fra kultivert fisk til villfisk. Fokuset på direkte målte effekter på villfisk vil derfor være en fremtidig viktig forskningsoppgave.

En annen problemstilling er at effekten av lakselus på sjøoverlevelsen til laks avhenger om sjøoverlevelsen er god eller dårlig. Det vil si; hvis forholdene er dårlige (eksempelvis dårlig vekstforhold i havet) vil den ekstra kostnaden av parasitten kunne være avgjørende for om laksesmolten overlever eller ikke, mens hvis forholdene er gode, vil laksesmolten fint komme seg gjennom den kritiske perioden når lakselusen potensielt påvirker smolten. Dette kan være årsaken til at Vollset mfl. (2015) viste at det var en sterk sammenheng med overlevelsen i kontroll gruppen (fisk som ikke ble behandlet) og effekt av lusebehandling. I tillegg viste Skilbrei mfl. (2013) at smålaks som var ikke var behandlet mot lakselus vokste litt dårligere enn behandlet fisk, mens Vollset mfl. (2014) viste at fisk behandlet mot lakselus

kjønnsmodnet tidligere enn laks som var ubehandlet. Dette støtter opp om hypotesen om at effekter at lakselus er avhengig av andre faktorer ettersom det viser at en andel av fisken som blir påvirket ikke dør, men får subletale effekter av parasitten. Dette indikerer at effekten av lakselus på sjøoverlevelsen til villaks ikke kun avhenger av hvor mye lakselus som slippes ut av et oppdrettsanlegg, men også på den generelle tilstanden til økosystemet.

Konklusjonen fra en oppsummering av slike studier er likevel entydige: lakselus påvirker sjøoverlevelsen til villaks (Vollset mfl. 2015). Det er derimot slik at en rekke andre faktorer også påvirker sjøoverlevelsen, og vi har fremdeles ikke fullstendig forståelse om hvordan økte mengder lakselus fra oppdrettsanlegg vekselvirker med andre dødelighets faktorer. Bruk av forsøksmolt er en viktig tilnærming for å få innsikt i en komplisert prosess, men har som alle andre metoder sine begrensninger. Med korrekt forsøksdesign og detaljert kunnskap om vandringsruter, vandringsstidspunkt, vandringshastighet og overvåking av lusepåslag, er det mulig å få gode og pålitelige estimater av effekter av lakselus. Slik kunnskap er derimot kun tilgjengelig i noen få områder i Norge, og må man per dags dato støtte seg på studier som i all hovedsak er gjennomført i et geografisk begrenset område.

3.3.2 Sjørret

Relevans: **Stor.**

Kunnskapsstatus: **Dårlig.**

Mangler: Kunnskap om sammenhenger mellom risikovurdering i sjø og effekter på enkeltbestander i de aktuelle sjøområdene. Kunnskap om bestandskonsekvenser av prematur tilbakevandring.

I Norge, Irland og Skottland har det blitt registrert utbrudd av store mengder lakselus på ville sjørretbestander etter etablering av oppdrettsanlegg (Revie mfl. 2009, Finstad mfl. 2011), og utbruddene har blitt knyttet til spredning av luselarver fra oppdrettsanlegg (Tully & Whelan 1993a, Heuch & Moe 2001, Butler 2002). Slike utbrudd kan ha en effekt på vertsfisken både på individnivå (for eksempel i form av vevsskader, fysiologisk stress, redusert vekst og dermed redusert fekunditet og eventuelt øket predasjonsrisiko) og på bestandsnivå (for eksempel knyttet til prematur tilbakevandring til ferskvann og endring i bestandsstruktur på grunn av økt dødelighet). Reduksjon og i noen tilfeller sammenbrudd av sjørretbestander, har blitt knyttet til økt lakselusproduksjon fra oppdrettslaks i flere oppdrettsintensive områder i Irland, Skottland og Norge. Denne dokumentasjonen kommer både fra reduserte fangster i sportsfiske og kommersielt fiske, og fra elver med fangstinnretninger hvor man har tidsserier på antall utvandrende og oppvandrende sjørret slik at en har kunnet sammenligne marin overlevelse og vekst før og etter etablering av lakseoppdrett. Her gir vi en kort framstilling av de viktigste bestandseffektene som er dokumentert med hensyn til lakselus på sjørret. En omfattende oppdatering av sjørretens livshistorie med oppsummering av vitenskapelige undersøkelser av påvirkning fra lakselus er gjennomført av Thorstad mfl. (2014, 2015). En mer detaljert gjennomgang av kunnskapsgrunnlaget kan finnes i disse publikasjonene.

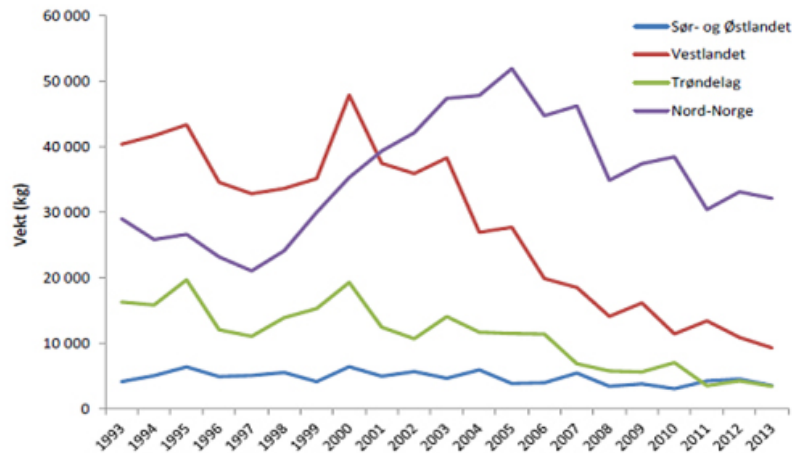
I Burrishoole i Irland varierte marin overlevelse til sjørret fra smoltutvandring til første retur til elven fra 11,4 til 32,4 % med et gjennomsnitt på 21 % i perioden før etablering av

fiskeoppdrett. I 1988 sank marin overlevelse til 8,5 % og året etter til 1,5 %. Gjennom 1990-tallet frem til 1999 varierte marin overlevelse med et gjennomsnitt på 6,8 % eller tre ganger lavere enn gjennomsnittet for perioden før etablering av fiskeoppdrett. I 1999 var marin overlevelse noe høyere igjen med 16,7 % (Poole mfl. 2006). I to andre lokaliteter i Irland har man observert tilsvarende trender, eksempelvis i Owengowla der marin overlevelse var mindre enn 1 % i sju av ti år og i Invenmore der marin overlevelse var mindre enn 2 % i sju av åtte år (Gargan mfl. 2006b). Høyeste marine overlevelse registrert i Owengowla var 19 %, noe som falt sammen med synkron brakklegging av alle oppdrettsanleggene i området om våren.

I Irland registrerte man en kraftig reduksjon i fangstene i 18 vassdrag på vestkysten på slutten av 1980-tallet (Whelan & Poole 1996, Gargan mfl. 2006a). Det ble da igangsatt overvåking av sjørøret i estuarier, og smolt med høye nivå av lakseluslarver ble registrert i alle estuarier (Tully mfl. 1993). Sammenbruddet i fangstene av sjørøret falt sammen med etableringen av lakseoppdrett i dette området (Tully & Whelan 1993b, Tully mfl. 1999, Gargan mfl. 2003). Også på vestkysten av Skottland ble det registrert uvanlige reduksjoner i sportsfiskefangster av sjørøret på 1980-tallet (Walker 1994, Northcott & Walker 1996), og flere arbeider har relatert nedgangen i fangstene til forekomst av lakselus (Butler 2002, Gargan mfl. 2003, Butler & Walker 2006). Nedgangen av sjørøretbestander i Irland og Skottland førte til endret bestandsstruktur med reduksjoner i maksimal sjøalder og størrelse på fisken og også en reduksjon i marin vekst, noe som trolig er knyttet til prematur tilbakevandring for sjørøret med lakselus (Poole mfl. 1996).

Ford & Myers (2008) gjennomførte en omfattende trendanalyse i forekomst og overlevelse av vill laksefisk der man sammenlignet områder med og uten lakseoppdrettsanlegg i Skottland, Irland og øst- og vestkysten av Canada. Analysene viste redusert overlevelse eller forekomst av vill laks, sjørøret, sølvlaks, pukkellaks og ketalaks (de siste tre er stillehavslaks) som ble knyttet til økt produksjon av oppdrettslaks. Analysene var basert på utvalgte parvise sammenligninger av bestander med og uten oppdrett, og forfatterne sannsynliggjør at andre systematiske forskjeller mellom bestandene ikke kan forklare det generelle mønsteret. Norske bestander ble ikke inkludert i analysene, primært fordi forfatterne fant det vanskelig å finne kontrollbestander som var uten påvirkning fra oppdrett.

I Norge er det store regionale forskjeller i utviklingen av sjørøretfangstene (Anon. 2015). I Nord-Norge var det en økning frem til 2005, deretter har fangstene falt noe. På Vestlandet og i Trøndelag har det vært en sterk tilbakegang (figur 3.2).



Figur 3.2. Rapporterte fangster (kg) av sjøørret (i elver og faststående redskap i sjøen) i fire regioner i Norge fra 1993 til 2013. Region Sør- og Østlandet omfatter strekningen fra svenskegrensen til og med Vest-Agder, Region Vestlandet omfatter strekningen fra Rogaland til og med Møre og Romsdalen, Trøndelag omfatter Sør- og Nord-Trøndelag, mens Nord-Norge omfatter Nordland, Troms og Finnmark. Figur fra Anon. (2015).

En arbeidsgruppe konkluderte i 2009 med at nedgangen i sjøørretbestandene på Vestlandet og i Trøndelag trolig skyldes forhold i sjøen (Anon. 2009). Lakselus ble sammen med økosystemendringer, klimaendringer og fiskesykdommer vurdert som viktig årsak til nedgangen. I sin nylige gjennomgang av status for sjøørretbestander fremhever Vitenskapelig råd for lakseforvaltning at mange sjøørretbestander på Vestlandet, i Trøndelag og Nordland er betydelig redusert etter 1993 (Anon. 2015). Det er lokal variasjon innen disse regionene, og noen bestander synes stabile eller har økt, selv om det generelle bildet er en betydelig reduksjon. Det er overveiende sannsynlig at infeksjon fra lakselus har bidratt til bestandsreduksjonen, og det er stor fare for ytterligere reduserte bestander.

Mens man for laks har gjennomført en rekke direkte undersøkelser hvor man har sammenlignet marin overlevelse av grupper av fisk med og uten medikamentell behandling mot lus (se kapittel 3.3.1), har slike undersøkelser i liten grad vært gjennomført på sjøørret. I Guddalselven i Hordaland, hvor smoltutvandring og oppvandring har vært overvåket med heldekkende feller siden 2000, har marin overlevelse fra smoltutvandring til første retur til elven, vært svært lav (0,58 % - 3,41 %). For å undersøke om lakselus bidrar til den lave marine overlevelsen ble grupper av vill sjøørretsmolt i 2004 og 2005 badebehandlet med medikamentet Substance EX (Alpharma, Oslo) for å forhindre tidlig påslag av lus, mens resten var kontrollgruppe (Skaala mfl. 2014). Marin overlevelse var generelt lav, med 3,41 % for behandlede grupper og 1,76 % for kontrollgrupper, men med en signifikant forskjell mellom gruppene, og det ble konkludert med at lakselusinfestasjon bidrar til den lave marine overlevelsen hos sjøørret i dette området.

Andre undersøkelser fra Norge tyder også på at lakselus kan ha betydelig innvirkning på sjøørretens marine overlevelse og tilvekst (Bjørn mfl. 2001, Serra-Llinares mfl. 2014, Taranger mfl. 2015). Dette er hovedsakelig undersøkelser som sammenlignet infestasjonsnivå

på sjøørret i områder med og uten lakseoppdrett slik at effektene i mange tilfeller ikke direkte kan knyttes til endringer i enkeltbestander.

Bjørn mfl. (2001) kvantifiserte lusenivå på to bestander av sjøørret i Nord-Norge, der den ene levde i et område med oppdrett og den andre i et oppdrettsfritt område. I området med oppdrett hadde 47 % av fisken fanget i ferskvann (prematurt tilbakevandret ørret) og 32 % av fisken fanget i sjøen, mengde lakselus over det nivået som har vist dødelighet i kontrollerte forsøk (Bjørn & Finstad 1997). Nesten halvparten av fisken hadde et infestasjonsnivå med risiko for osmotiske problem hos fisken. I området uten oppdrett hadde ingen fisk slike høye infestasjonsnivåer.

Et nyere arbeid (Serra-Llinares mfl. 2014) har undersøkt effekten av oppdrettsfrie områder som tiltak for å beskytte ville bestander av laksefisk. Arbeidet dokumenterte en klar sammenheng mellom infestasjonsnivå av lakselus på ville laksefisk og produksjonen av lakselus i nærliggende oppdrettsanlegg. I denne undersøkelsen hadde vill sjøørret ofte infestasjonsnivåer som ifølge indeksen for å vurdere dødelighet (Taranger mfl. 2012) medførte medium til høy risiko for dødelighet.

Taranger mfl. (2014) fant at ved 67 av 109 undersøkte lokaliteter langs norskekysten hadde innsamlet sjøørret så høye lusenivå at det tydet på moderat til høy risiko for dødelighet.

Helland mfl. (2012, 2015) analyserte alle data fra det norske luseovervåkingsprogrammet samlet inn i perioden 2004–2010, som inkluderte 4890 fisk (sjøørret og sjørøye) fra 41 innsamlingsstasjoner og 15 fjordsystem. Resultatene fra dette arbeidet viser at det var en statistisk signifikant sammenheng mellom lakselusproduksjonen i oppdrettsanlegg og lusepåslag på villfisk. Effekten av dette smittetrykket fra oppdrett på villfisk avhenger imidlertid av miljøforhold som temperatur og saltholdighet. De konkluderte med at til tross for tilgang på et så stort datasett var det vanskelig å trekke konklusjoner om forholdet mellom lakselusinfestasjoner og miljøforholdene på grunn av den store individuelle variasjonen i lakselusnivåene.

Fjørtoft mfl. (2014) benyttet arkivmateriale av skjell fra sjøørret og laks fra Etnevassdraget for å sammenligne vekst i ferskvann og sjø i de to periodene 1976–1982 og 2000–2007 i forhold til temperatur i elv, fjord og hav. Hos laks var veksten hos postsmolt i andre periode raskere enn i første periode, noe som kan forklares med observert temperaturstigning i det marine miljøet. Hos sjøørret var resultatet imidlertid motsatt, der ørreten i andre periode vokste saktere første og andre år i sjø sammenlignet med første periode på tross av temperaturøkning i fjorden. Hos sjøørret fant man også flere vekststopp indikert i skjellene fra andre periode enn i perioden 1976–1982. Den reduserte lengdeveksten tilsvarte en vektreduksjon på 20–40 %. Forfatterne konkluderte med at selv om endringer i mattilgjengelighet kan ha spilt en rolle for den reduserte veksten under sjøoppholdet, så var den negative endringen i vekst mest sannsynlig knyttet til de høye nivåene av lakselus i midtre og ytre deler av Hardangerfjorden i perioden 2000–2007.

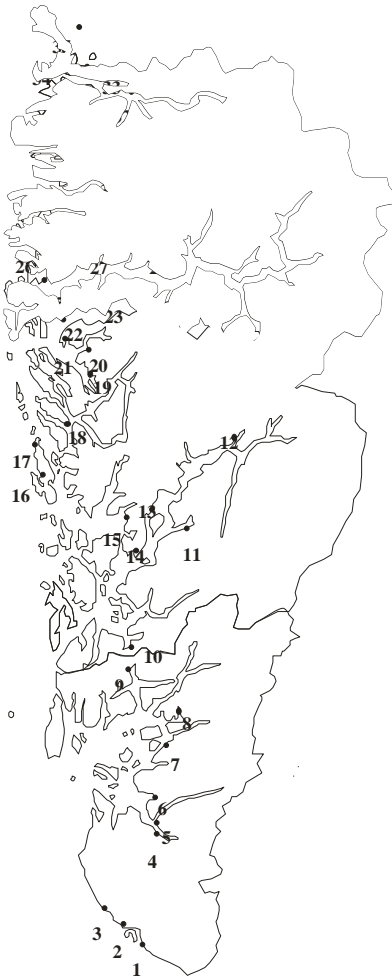
Prematur tilbakevandring av sjøørret til elveos på Vestlandet

Lakselus er en naturlig forekommende parasitt på sjøørret. En naturlig respons på sterke infestasjoner er at sjøørret vandrer til ferskvann. De første observasjoner av store og uvanlige

mengder sjøørret som vandret prematurt tilbake til ferskvann grunnet høye lakselusinfestasjoner ble registrert i Irland i 1989 (Whelan 1991, Tully mfl. 1993).

Tilsvarende er det registrert prematur retur av lakselusinfestert sjøørret til elver langs norskekysten fra 1992 (Jakobsen mfl. 1992). Større mengder sterkt infesterte sjøørretsmolt vandret da tilbake til ferskvann alt fra slutten av mai måned. Uvanlig stor prematur retur av sjøørret grunnet lakselusinfestasjoner har siden denne tid vært et vanlig fenomen i norske kystområder der det er lakseoppdrett, mens dette har vært på naturlig nivå i undersøkte kontrollområder (Mo & Heuch 1998, Schram mfl. 1998, Rikardsen 2004).

Det ble gjort mer eller mindre systematiske undersøkelser av prematurt tilbakevandret sjøørret på Vestlandet utover 1990-tallet, som kan brukes som en referanse for senere undersøkelser (f. eks. Birkeland 1998). I perioden 2000–2011 ble det gjennomført årlige undersøkelser av prematur tilbakevandring av sjøørret i 35 elveosser fordelt på strekningen fra Egersund til Stad (figur 3.3), inkludert elver på Jæren, som fungerte som et kontrollområde uten fiskeoppdrett (Bjørn mfl. 2012, Kålås mfl. 2012). De samme deler av elveosene ble undersøkt fire ganger i perioden slutten av mai til midten av juli ved hjelp av elektrisk fiskeapparat. For detaljer rundt metoder og lokaliteter vises til oppsummeringsrapport (Kålås mfl. 2012). Metoden gir gode mål for tidspunkt for første omfattende lakselusinfestasjon på sjøørret (hovedsakelig postsmolt) i nærområdet, og gir et relativt mål for omfanget til infestasjonene, men gir ikke et godt mål på infestasjonsverdiene (antall lus per fisk), siden det må antas at det er den sterkest infesterte sjøørreten som kommer tilbake til elv, at denne kan ha stått en stund i brakkvann eller ferskvann, og at den kan være noe avluset før den blir undersøkt. Vi forventer likevel at det skal være forskjeller i infestasjonene på en grov skala mellom år og lokaliteter der sjøørret har blitt utsatt for små, middels eller store samtidige infestasjoner av lakselus.



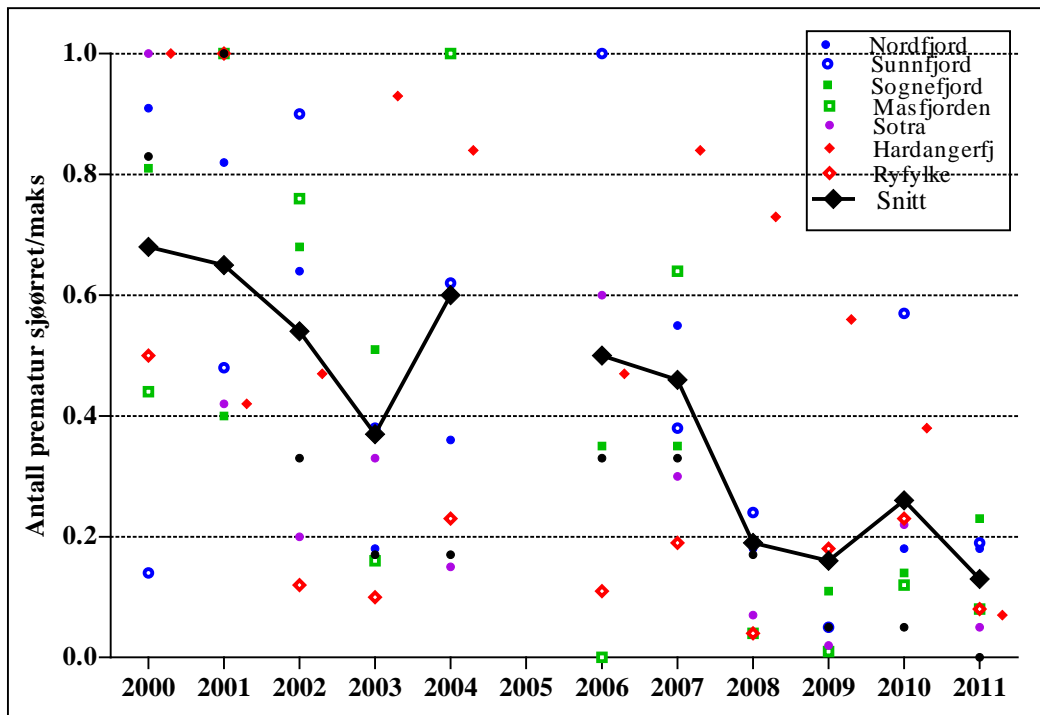
Figur 3.3. Plassering av de ulike lokalitetene som ble undersøkt for prematurt tilbakevandret sjøørret i Rogaland, Hordaland og Sogn & Fjordane gjennom sommeren i perioden 2000–2011. Enkelte lokaliteter mellom Egersund og Masfjorden (1–21) er også undersøkt i 1998, 1999 og etter 2011.

Det tallmessige omfanget av prematur retur av sjøørret på Vestlandet

I perioden 2000–2011 ble de samme elveosene undersøkt hvert år, til omtrent samme tid og endringer i antall tilbakevandrende sjøørret i denne perioden kan derfor gi en indikasjon på variasjon i infestasjonstrykk fra år til år. I denne sammenligningen er det bare tatt med fisk som antas å være førstegangsvandrere. For å sammenligne variasjon mellom og innen områder er tallene normalisert ved at maksimum antall tilbakevandrende sjøørret i hvert område i perioden er satt til 1,0 og maksimum tilbake hvert år innen hvert område er andel av totalt maksimum.

De normaliserte tallene viser at antallet prematurt tilbakevandrende sjøørret til elveos på Vestlandet avtok i perioden 2000–2011, og spesielt i siste del av perioden (2008–2011). Utviklingen varierer fra område til område; Ryfylke utmerker seg med høyt antall

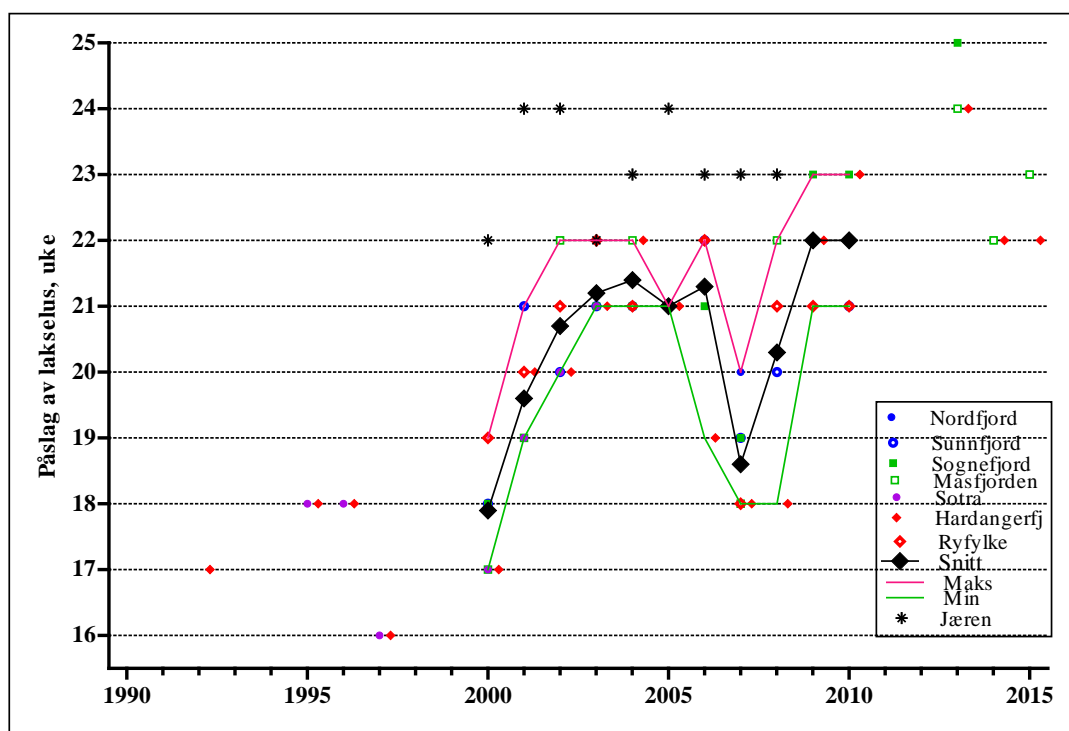
tilbakevandret sjøørret i 2000 og 2001, men siden da har antallet vært lavt alle årene (figur 3.4).



Figur 3.4. Tidsmessig utvikling i prematur tilbakevandring av sjøørret til elvemunninger i 7 ulike fiskeoppdrettsområder på Vestlandet i perioden 2000–2011 uttrykt som maksimum registrert tilbake i hvert område (områdesnitt) og år delt på det høyeste gjennomsnittet i hvert område i hele perioden (normaliserte data), Jæren er utelatt siden det er kontrollområde. I 2005 kunne ikke alle elvene fiskes fire ganger pga. høy vannføring og dette året er derfor utelatt.

Tidspunkt for første større påslag av lakselus på Vestlandet

Basert på funn i elveosser har påslag av lakselus inntruffet stadig senere i perioden 2000–2015. I 2000 kom de første omfattende påslagene av lakselus i ukene 17–19, det vil si i første halvdel av mai, og de sporadiske datasettene fra 1990-tallet angir omtrent samme periode for første påslag (figur 3.5). Fra 2000 til 2003 kom påslagene stadig senere (uke 21–22; siste uke i mai-første uke i juni), og har siden hovedsakelig kommet i samme tidsperiode. I de siste årene (2013–2015) kom første påslag av lakselus forholdsvis sent (første halvdel av juni), og omtrent i samme periode som postsmolt av sjøørret på Jæren fikk de første påslagene som førte til prematur tilbakevandring, det vil si i ukene 22 til 24, men her ble det fanget svært få fisk, og vi antar dette er «normaltilstanden».



Figur 3.5. Beregnet tidspunkt (uke) for første omfattende lusepåslag som medfører prematur tilbakevandring av sjøørret til 7 ulike fiskeoppdrettsområder på Vestlandet i perioden 2000 til 2010, for 2011 kunne tidspunktet ikke beregnes pga. vanskelige feltforhold (høy vannføring) på hele Vestlandet tidlig på sommeren. Det er også tatt med data fra Lønningsdalselva (Bjørnefjorden) i 1992 (Birkeland 1996), fra elver på Sotra og i Hardanger i 1995, 1996 og 1997 (Birkeland 1998) og fra Sogn og Hardanger i 2013, 2014 og 2015 (Kambestad mfl. 2016). Område med tidligste og seneste påslag hvert år er angitt med linjer. Det er vist tall fra Jæren, men disse er ikke inkludert i beregning av gjennomsnitt for hele regionen.

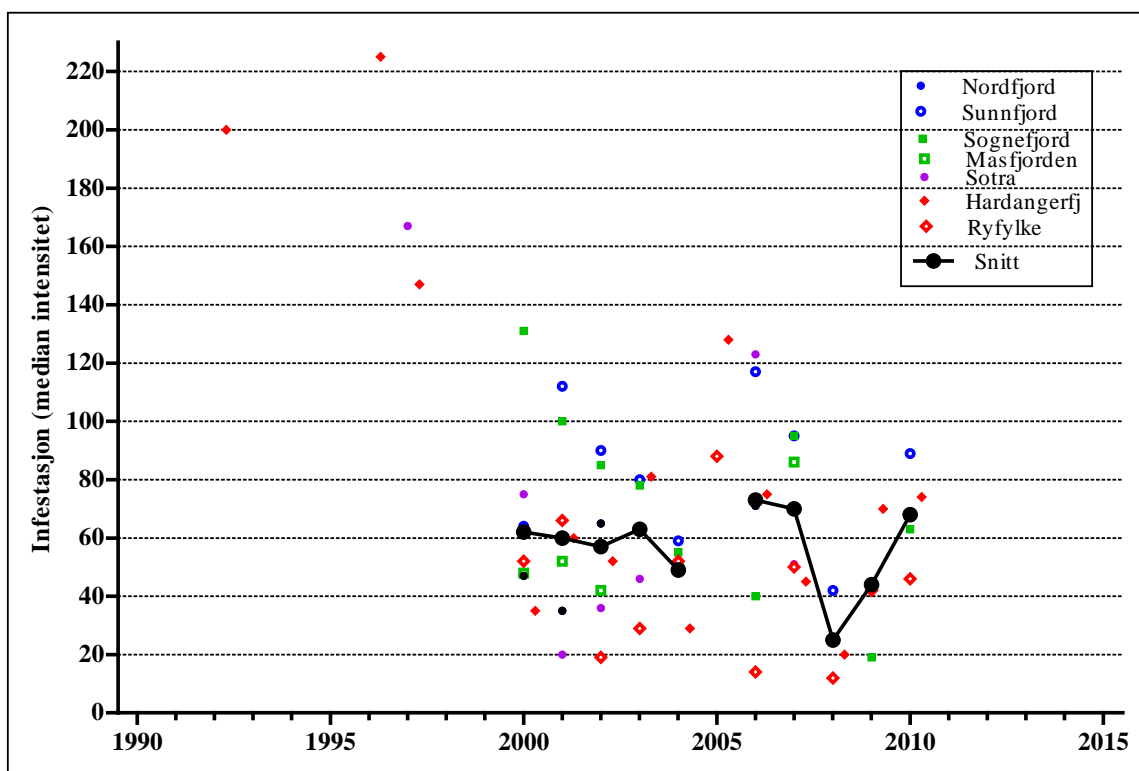
Infestasjonsintensitet

Ved bruk av infestasjonsverdier på ørret som er fanget i elveos er det viktig å være oppmerksom på at disse verdiene både er påvirket av at utvalget trolig består av de mest infiserte fiskene, samtidig som de kan være noe avluset etter å ha stått en tid i ferskvann. De gir derfor ikke et mål for gjennomsnittlig infestasjon i en bestand eller i et fjordområde, men kan gi et grovt mål på styrken til infeksjonen mellom år og regioner.

I perioden 2000–2011 var infestasjonsintensiteten til ørreten fanget i elv rundt 60 lakselus per fisk (med variasjon fra 20 til 130). De fleste intensitetsmålene lå mellom 40 og 80 lakselus per fisk (figur 3.6). Fisken i materialet er i hovedsak postsmolt, og over 70 % av fisken er normalt under 70 g. Dette viser at det meste av ørretene i materialet har hatt infestasjoner som har vært klart høyere enn 0,3 lus per gram fiskevekt, det vil si på et nivå hvor det forventes omfattende dødelighet hvis fisken hadde blitt værende i sjøen (jfr. tabell 3.1). Det var det ingen tendens til endring i infestasjonsintensitet hverken lokalt eller i de ulike områdene i perioden 2000 til 2011 (figur 3.6).

Data fra prematur tilbakevandring til elveos indikerer altså en trend til senere infestasjon med lakselus på sjøørret over tid i det undersøkte området på Vestlandet. Det er også en trend til færre lakselusskadd ørret i elveosene de senere årene. Dette kan skyldes tiltak i oppdrettsnæringen som på tross av økte mengder oppdrettsfisk i sjøen har redusert mengden lakseluslarver om våren i det undersøkte området. En kan imidlertid ikke utelukke at redusert mengde ørret i kyststrøk på Vestlandet kan være en viktig årsak til at en finner færre ørret i disse elveosene. Dette kan skyldes at antall utvandrende sjøørretsmolt har blitt redusert på store deler av Vestlandet som følge av for lite gytefisk (bestandsnedgang) og lavere smoltproduksjon eller som følge av en seleksjon mot å vandre ut i sjøen. Vestlandet er det området av Norge der oppdrett tidligst fikk et stort omfang, og det er her en skulle vente de første effektene av lakselus på vill laksefisk.

Målingene indikerer at infestasjonsintensiteten var høyere på deler av 1990-tallet sammenlignet med etter 2000. Hvis så er tilfelle skal en også anta at høyere fraksjoner av sjøørretbestandene i de mest utsatte områdene vandret prematurt tilbake til ferskvann og også at det var høyere dødelighet knyttet til lusepåslag (se Birkeland 1996).



Figur 3.6. Høyeste median infestasjonsintensitet (områdesnitt) på prematurt tilbakevandret sjøørret i syv områder på Vestlandet i perioden 2000–2011, og snitt for hele regionen. Resultater fra sporadiske undersøkelser på 1990-tallet er inkludert.

Fra 1990-tallet finnes det mer sporadiske undersøkelser av infestasjonsnivået på prematurt tilbakevandret postsmolt. I Lønningdalselven (Os kommune i Hordaland) ble det fanget

prematur tilbakevandret postsmolt av sjøørret i en fiskefelle med en median infestasjonsintensitet på 206 lus/fisk (Birkeland 1996), altså tydelig høyere enn det som er blitt registrert etter 2000. På samme lokalitet og år ble det sluppet ut sjøørretsmolt som var kunstig infestert med lakselus og disse vendte raskt tilbake til ferskvann med en median infestasjon på 63 lus/fisk (Birkeland & Jakobsen 1997), det vil si samme nivå som ble har registrert de fleste år etter 2000 som snitt for alle regioner på Vestlandet (se figur 3.6).

Tidspunktet for retur til ferskvann av sjøørret ble også overvåket i Lønningdalselven (Birkeland 1996, Birkeland & Jakobsen 1997). Nær halvparten (41 %) av prematurt tilbakevandret postsmolt vandret til sjøen på nytt i løpet av samme sommersesong, etter et ferskvannsopphold av median varighet på 38 dager (Birkeland 1996). De som senere returnerte til sjøen igjen var blant de minste postsmoltene som kom prematurt tilbake til elva. Ved andre gangs utvandring hadde de fleste fiskene mistet lakselusene, men de hadde også fått redusert en fjerdedel av kroppsmassen under ferskvannsoppholdet. Birkeland (1996) beregnet at postsmolten som returnerte til sjøen hadde tapt 30 % av vekstpotensialet sitt det året, mens postsmolt som ble værende i ferskvann resten av sesongen hadde tapt hele resten av vekstpotensialet for sesongen. Noen få individer ble funnet døde i elva. Eldre sjøørret returnerte til ferskvann senere i sesongen enn postsmolt, og det er tvilsomt om dette kunne karakteriseres som prematur tilbakevandring til ferskvann (Birkeland 1996). Eldre sjøørret hadde imidlertid stor dødelighet etter retur til ferskvann, og innen ei uke etter at de hadde vandret opp i elva ble 20 % av eldre sjøørret funnet døde med store sårskader på grunn av lakselus og med sekundære sopp eller bakterieinfestasjoner. Postsmolten hadde hovedsakelig kopepoditt- og chalimusstadier av lakselus, mens eldre sjøørret hadde større andeler med preadulte og voksne lus.

Infestasjoner av lakselus må undersøkes i alle områder der lakselusen befinner seg om en ønsker å dokumentere effekten av lakselus på ørretbestandene (Bjørn mfl. 2001). Ulike metoder har ulike kvaliteter, og en samlet vurdering av data fra ulike metoder er ventet å gi det sikreste bildet av tilstanden (Anon 2012, Thorstad mfl. 2014). Prematur retur er det lettest synlige uttrykket for den endrede lakselussituasjonen og bidrar derfor med viktig informasjon for å få en helhetlig og sikker forståelse av problemet. Noen av de siste årene har undersøkelser av prematur tilbakevandring til elveos og undersøkelser i sjø med garn, ruser, bur og trål gått parallelt i samme områder. Generelt har disse ulike undersøkelsene gitt resultater som peker i samme retning (Kålås mfl. 2015). Undersøkelser av prematur tilbakevandring har pågått lenger enn de andre undersøkelsene, og kan være egnet til å gi et bilde av tilstanden over tid.

Kort oppsummering sjøørret

I en litteraturoppsummering (internasjonalt publiserte studier) av effekter av lakselus på sjøørret utarbeidet av en bredt sammensatt forskningsgruppe fra Norge, Irland og Skottland (Thorstad mfl. 2014, Thorstad mfl. 2015) ble det blant annet konkludert med at:

- *Undersøkelsene som er vurdert viser at lakseoppdrett øker mengden lus i sjøen, og at lakselus i intensive oppdrettsområder har påvirket sjøørretbestander negativt. Effektene av lakselus på sjøørret kommer til uttrykk som økt dødelighet og redusert vekst i sjøen.*
- *Kombinert kunnskap fra undersøkelsene som er gjennomgått i denne rapporten viser at lakselus har hatt en generell negativ effekt på sjøørret i intensivt oppdrettede områder i Irland, Skottland og Norge.*
- *Prematur tilbakevandring til ferskvann, redusert vekst og økt dødelighet i sjøen på grunn av økte lakselusnivå innebærer (1) reduksjon i antall og kroppsstørrelse for sjøørret som vandrer tilbake til ferskvann for gyting, og (2) et redusert eller eliminert høstbart overskudd for sportsfiske og kommersielt fiske.*

3.3.3 Sjørøye

Relevans: **Stor.**

Kunnskapsstatus: **Dårlig.**

Mangler: Kunnskap om sammenhenger mellom risikovurdering i sjø og effekter på enkeltbestander i de aktuelle sjøområdene. Kunnskap om bestandskonsekvenser av prematur tilbakevandring.

Sjørøya sin livshistorie er svært lik sjøørretens (Klemetsen mfl. 2003), og den oppholder seg vanligvis 1–2 måneder i sjøen om sommeren for å beite (Jensen mfl. 2016, se også kapittel 2.5). Sjøoppholdet er svært viktig for sjørøya, og forholdene den opplever i løpet av sommeren vil ha stor påvirkning på vekst og overlevelse. Eksperimentelle studier (f. eks. Tveiten mfl. 2010), samt feltobservasjoner (Bjørn & Finstad 1997, Bjørn mfl. 2001, 2007, Helland mfl. 2015) indikerer at sjørøye er mottakelig for lakselusinfestasjon og at lusus utvikling og plassering på fisken er mye lik sjøørret. Skadene fra lusus beiting samt fysiologiske effekter av lakselus synes også å være lik sjøørret (Grimnes mfl. 1996, Tveiten mfl. 2010). Det er ingen feltstudie som har påvist lakselusepidemier i sjørøyebestander av tilsvarende omfang som på sjøørret. Sjørøya er imidlertid en utpreget nordlig art, og finnes tallrik kun i nordre del av Nordland, Troms og Finnmark (Halvorsen 2012).

Infestasjonstrykket fra lakselus på vill laksefisk er betydelig lavere nord i landet (Serra-Llinares mfl. 2014, Taranger mfl. 2014), men lakselusovervåkingen har også hatt mindre omfang i denne delen av landet (Nilsen mfl. 2014). Enkeltindivider av sjørøye med høy infestasjon (Bjørn mfl. 2001, 2007, Bjørn & Finstad 2002) likevel blitt observert, også enkelttilfeller med prematur tilbakevandring (Bjørn mfl. 2001) har også blitt observert. Det er derfor vanskelig å dokumentere om og i hvilken grad sjørøye vandrer prematurt tilbake til ferskvann på grunn av høyt infestasjonstrykk fra lakselus. Sjørøya er imidlertid en fakultativ anadrom art, mye lik sjøørreten (Klemetsen mfl. 2003). Det er sannsynlig at sjørøye vil kunne vandre tilbake til ferskvann for avlusning ved høy påvirkning fra lakselus. Eksperimentelle studier har vist at lakslus kan sitte lenge på sjørøye i ferskvann, og at fysiologiske effekter etter tilbakevandring er mye likt den som er beskrevet for sjøørret (Wells mfl. 2007, Tveiten mfl. 2010), og at redusert vekst og eggdeponering med påfølgende redusert rekruttering kan forventes.

3.3.4 Oppsummering med kunnskapshull

I risikovurderingen til den nåværende handlingsregelen blir risiko for dødelighet definert for sjøvandrende laksesmolt, sjøørret og sjørøye innenfor ulike fjordområder begrenset i tid og rom. Dette er en populasjon som består av individer fra ulike elvebestander. En mangel ved denne tilnærmingen er at den ikke inkluderer kunnskap om status til disse bestandene. I det videre arbeidet anbefales det derfor sterkt å finne fram til en egnet metode for å legge inn en vektet status for enkeltbestandene i grunnlaget for kategorisering etter trafikklyssystemet. Det anbefales også å videreutvikle metoden for å kvantifisere dødelighetseffekter basert på antall lus per fisk, og optimale tidspunkt for sampling av populasjonen. Slik metoden framstår i dag er det disse to hovedpunktene, altså (1) «oversettelse» av lus per fisk til populasjonseffekter og (2) samplingsmetodikk, som vil være mest utslagsgivende for hvordan trafikklysregelen vil regulere oppdrettsnæringen. Metoden for å «oversette» lus per fisk til populasjonseffekter bør blant annet innebefatte effekter fra lus som ikke er direkte dødelige for individet, men som kan føre til bestandsreduksjon (f.eks. redusert vekst og reproduksjonsevne). Det er uklart hvordan dette vektet i foreliggende metode.

Grenseverdiene for lusepåslag som brukes i trafikklyssystemet er basert på relativt kortvarige laboratorieforsøk, og verdiene må betraktes som veiledende og som førstegenerasjons indikatorverdier. Disse verdiene trenger verifisering og validering, og kanskje også revidering, særlig når formålet er å bestemme kritiske nivå av lakselus som grunnlag for bevaring og forvaltning.

Et sentralt spørsmål knyttet til overvåking av lakselus på anadrome fisk i Norge er overføringsverdien av utvalget til populasjonen (definert i innledningen). Dette er spesielt relevant i forhold til overvåking av laks, ettersom lusepåslag på sjøørret i mange tilfeller brukes som en tilnærming (proxy) for smittetrykk på laks. Ved en slik bruk av data gjør man en forutsetning om at det er tilnærmede like prosesser som fører til lusepåslag på de to artene. Dette vet vi er feil, men ettersom det ikke er fysisk mulig i de fleste tilfeller å få stort nok utvalg av laksesmolt ved overvåkingen er dette den beste tilnærmingen vi har. Hvis vi også i framtiden skal bruke lusepåslag på sjøørret som tilnærming (proxy) for lusepåslag på laksesmolt er det nødvendig å gjennomføre forsøk som verifiserer og kvantifiserer hvordan lusepåslag på sjøørret kan relateres til lusepåslag på laksesmolt.

Storskala feltundersøkelser av vekst og overlevelse i sjøen hos grupper av utsatt laksesmolt kjemisk beskyttet mot lakselus sammenlignet med ubehandlede kontrollgrupper har bidratt til å kunne kvantifisere bestandseffekter av lakselus. Vi mangler imidlertid kunnskap om sammenhenger mellom lusepåslaget størrelse og direkte og indirekte bestandseffekter på laks. I tillegg er slike studier historisk blitt begrenset til et lite geografisk område i Norge. Vedrørende bestandseffekter vet man også svært lite om hvordan effekter fra lus vekselvirker med andre dødelighetsfaktorer som f.eks. predasjon og sult.

I Norge har til dels høye andeler av vill sjøørret samlet inn i områder med intensivt lakseoppdrett blitt registrert med lakselusnivå over terskelverdier som tyder på dødelighet ut fra risikovurderinger (laboratorieundersøkelser). Vi mangler kunnskap om sammenhenger mellom estimert risiko for dødelighet i sjø og effekter på enkeltbestander av sjøørret i samme

sjøområde. Det finnes per dags dato kun én undersøkelse i Norge som har kvantifisert bestandseffekter av lakselus på sjørøret ved bruk av kjemisk beskyttet vill sjørørretsmolt.

Prematur tilbakevandring av sjørøret med mye lus er registrert i flere undersøkelser i Norge. Disse resultatene viser at lakselus har et potensiale til å ha en negativ effekt på bestander i form av endret tidspunkt for vandringer, endret atferd, redusert vekst og overlevelse. Dette kommer til uttrykk som endring i størrelses- og alderssammensetning og i total eggproduksjon, og eventuelt reduksjon i antall sjørøret. Vi mangler imidlertid spesifikk kunnskap om bestandskonsekvensene av slik prematur atferd.

I Norge er det også registrert sjørøye med lakselusnivå over terskelverdier som tyder på dødelighet og undersøkelser tyder på at prematur tilbakevandring av sjørøye med mye lus forekommer. Kunnskapsbehovet med hensyn på effekter av lakselus er det samme for sjørøye som for sjørøret.

Tabell 3.3. Oppsummering av relevans (stor, middels, liten) og kunnskapsstatus (god, middels, dårlig) for handlingsregelens grenseverdier og bestandseffekter av lakselus på laks, sjøaure og sjørøye. Kommentarfeltet gir en oppsummering av status, mangler etc.

	Relevans	Status	Kommentarer
Grenseverdier	stor	middels	<p>Behov for ny tabell med vekting for indirekte effekter (forsinket kj.modn for laks og prematur tilbakevandring hos sjørret og sjørøye.</p> <p>Revurdering og verifisering av grenseverdi tabellene mhp. tålegrenser (oppdrett/vill og ulike bestander av vill)</p> <p>Revurdering av grad av effekter på populasjoner (liten <10%, moderat 10-30% og stor >30%), ved ny kunnskap</p> <p>Er lusepåslag på sjørret en god tilnærming (proxy) for lusepåslag på laksesmolt?</p>
Bestandseffekter sjørret	stor	dårlig	<p>Kunnskap om sammenhenger mellom risikovurdering i sjø og effekter på enkeltbestander i de aktuelle sjøområdene.</p> <p>Kunnskap om bestandskonsekvenser av prematur tilbakevandring.</p>
Bestandseffekter sjørøye	stor	dårlig	<p>Kunnskap om sammenhenger mellom risikovurdering i sjø og effekter på enkeltbestander i de aktuelle sjøområdene.</p> <p>Kunnskap om bestandskonsekvenser av prematur tilbakevandring.</p>
Bestandseffekter laks	stor	middels	<p>Kunnskap om sammenhenger mellom lusepåslag og direkte og indirekte bestandseffekter.</p> <p>Er lusepåslag på sjørret en god tilnærming (proxy) for lusepåslag på laksesmolt?</p>

Referanser

- Aarestrup, K., Baktoft, H., Koed, A., del Villar-Guerra, D. & Thorstad, E. B. (2014). Comparison of the riverine and early marine migration behaviour and survival of wild and hatchery-reared sea trout *Salmo trutta* smolts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **496**, 197-206.
- Aarestrup, K., Baktoft, H., Thorstad, E. B., Svendsen, J. C., Höyesjö, J. & Koed, A. (2015). Survival and progression rates of anadromous brown trout kelts *Salmo trutta* during downstream migration in freshwater and at sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **535**, 185-195.
- Albretsen, J., Sperrevik, A. K., Staalstrøm, A., Sandvik, A. D., Vikebø, F. & Asplin, L. (2011). NorKyst-800 report no. 1: User manual and technical descriptions. In *Fisken og havet*, p. 51 s. Bergen: Havforskningsinstituttet.
- Aldrin, M. (2016). Havforskningsinstituttets spredningmodell for kopepoditter validert mot burdata fra 2014 (rapport fra Norsk Regnesentral).
- Amundrud, T. L. & Murray, A. G. (2009). Modelling sea lice dispersion under varying environmental forcing in a Scottish sea loch. *J Fish Dis* **32**, 27-44.
- Anon (2011). Status for norske laksebestander i 2011. In *Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning*, 285 s.
- Anon (2012). Lakselus og effekter på vill laksefisk – fra individuell respons til bestandseffekter. In *Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning*, 56 s.
- Anon. (2009). Bestandsutvikling hos sjørret og forslag til forvaltningstiltak, 28 s.
- Anon. (2015). Status for norske laksebestander i 2015. In *Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning*, 300 s.
- Arnekleiv, J. V., Rønning, L., Forseth, T., Fiske, P., Koksvik, J. I., Hindar, K. & Kjærstad, G. (2010). Smoltundersøkelser i Driva i 2005-2009. In *NTNU Vitenskapsmuseet, Zoologisk rapport*, 55 s.
- Arnekleiv, J. V., Rønning, L., Koksvik, J. I., Kjærstad, G., Alfredsen, K., Berg, O. K. & Finstad, A. G. (2007). Ferskvannsbiologiske undersøkelser i Stjørdalselva 1990-2006. Faglig oppsummering: kraftverksregulering, bunndyr, drivfauna, ungfisk og smolt. In *NTNU Vitenskapsmuseet Rapport Zoologisk Serie 2007-1*, 147 s.
- Aronsen, T., Næsje, T. F., Ulvan, E. M., Fiske, P., Jørrestol, A., Østborg, G. M., Krogdahl, R. & Rognes, T. (2015). Tiltaksrettet overvåking av villaks og rømt oppdrettslaks i Trondheimsfjorden og tilsluttende elver. Resultater fra undersøkelsene i 2014, 2013 og 2012. *NINA Rapport*, 82 s.
- Asplin, L., Boxaspen, K. K. & Sandvik, A. D. (2011). *Modeling the distribution and abundance of planktonic larval stages of Lepeophtheirus salmonis in Norway*. Oxford, UK.: Wiley-Blackwell.
- Asplin, L., Johnsen, I. A., Sandvik, A. D., Albretsen, J., Sundfjord, V., Aure, J. & Boxaspen, K. K. (2014). Dispersion of salmon lice in the Hardangerfjord. *Marine Biology Research* **10**, 216-225.
- Asplin, L., Johnsen, I. A., Sandvik, A. D., Albretsen, J., Sundfjord, V., Aure, J. & Boxaspen, K. K. (2004). Modelled distribution of sea lice in a Norwegian fjord. *ICES C.M.* **P:11**, 12.

- Asplin, L., Salvanes, A. G. V. & Kristoffersen, J. B. (1999). Non-local wind- driven fjord-coast advection and its potential effect on plankton and fish recruitment. *Fisheries Oceanography* **8**, 255-263.
- Barlaup, B. (2008). Nå eller aldri for Vossolaksen - anbefalte tiltak med bakgrunn i bestandsutvikling og trusselfaktorer. *Direktoratet for naturforvaltning, Utredning*, 174 s.
- Bartsch, A., Robinson, S. M., Liutkus, M., Ang, K. P., Webb, J. & Pearce, C. M. (2013). Filtration of sea louse, *Lepeophtheirus salmonis*, copepodids by the blue mussel, *Mytilus edulis*, and the Atlantic sea scallop, *Placopecten magellanicus*, under different flow, light and copepodid-density regimes. *J. Fish Dis.* **36**, 361-370.
- Berg, O. K. & Berg, M. (1989a). The duration of the sea and freshwater residence of the sea trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River in northern Norway. *Env. Biol. Fish.* **24**, 23-32.
- Berg, O. K. & Berg, M. (1989b). Sea growth and time of migration of anadromous Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from the Vardnes River in northern Norway. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**, 955-960.
- Berg, O. K. & Berg, M. (1993). Duration of sea and freshwater residence of arctic char (*Salvelinus alpinus*), from the Vardnes river in northern Norway. *Aquaculture* **110**, 129-140.
- Berg, O. K. & Jonsson, B. (1989). Migratory patterns of anadromous Atlantic salmon, brown trout, and Arctic charr from the Vardnes river in northern Norway. In *Proceedings of the salmonid migration and distribution symposium, Trondheim, June 1987* (Brannon, E. & Jonsson, B., eds.), s. 106-115. Seattle: School of Fisheries, University of Washington.
- Besnier, F., Kent, M., Skern-Mauritzen, R., Lien, S., Malde, K., Edvardsen, R. B., Taylor, S., Ljungfeldt, L. E. R., Nilsen, F. & Glover, K. A. (2014). Human-induced evolution caught in action: SNP-array reveals rapid amphi-atlantic spread of pesticide resistance in the salmon ectoparasite *Lepeophtheirus salmonis*. *BMC Genomics* **15**.
- Birkeland, K. (1996). Salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer, infestations and implications for anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. . Dr. Scient thesis, Universitetet i Bergen.
- Birkeland, K. (1998). Registrering av lakselus på sjøørret og oppdrettslaks i Hardangerfjorden og på Sotra 1995-1997. I: *Zoologisk institutt, Universitetet i Bergen*, p. 21.
- Birkeland, K. & Jakobsen, P. J. (1997). Salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis*, infestation as a causal agent of premature return to rivers and estuaries by sea trout, *Salmo trutta*, juveniles. *Env. Biol. Fish.* **49**, 129-137.
- Bjørn, P. A. & Finstad, B. (1997). The physiological effects of salmon lice infection on sea trout post smolts. *Nordic J. Freshw. Res.* **73**, 60-72.
- Bjørn, P. A. & Finstad, B. (1998). The development of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) on artificially infected post smolts of sea trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Zool.* **76**, 970-977.
- Bjørn, P. A. & Finstad, B. (2002). Salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer), infestation in sympatric populations of Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.), and sea trout, *Salmo*

- trutta* (L.), in areas near and distant from salmon farms. *Ices Journal of Marine Science* **59**, 131-139.
- Bjørn, P. A., Finstad, B. & Kristoffersen, R. (2001). Salmon lice infection of wild sea trout and Arctic charr in marine and freshwater: the effects of salmon farms. *Aqua. Res.* **32**, 947-962.
- 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 J. Mar. Sci.* **64**, 386-393.
- Bjørn, P. A., Nilsen, R., Serra Llinares, R. M., Asplin, L., Boxaspen, K. K., Finstad, B., Uglem, I., Berg, M., Kålås, S., Barlaup, B. & Vollset, K. W. (2012). Lakselusinfeksjonen på vill laksefisk langs norskekysten i 2012. *IMR rapport*, 45 s.
- Bricknell, I. R., Dalesman, S. J., O'Shea, B., Pert, C. C. & Mordue Luntz, A. J. (2006). Effect of environmental salinity on sea lice *Lepeophtheirus salmonis* settlement success. *Dis. Aquat. Org.* **71**, 201-212.
- Bron, J. E., Sommerville, C. & Rae, G. H. (1993). The functional morphology of the alimentary canal of larval stages of the parasitic copepod *Lepeophtheirus salmonis*. *Journal of Zoology* **230**, 207-220.
- Budgell, W. P. (2005). Numerical simulation of ice-ocean variability in the Barents Sea region. *Ocean Dynamics* **55**, 370-387.
- Butler, J. R. A. (2002). Wild salmonids and sea louse infestations on the west coast of Scotland: sources of infection and implications for the management of marine salmon farms. *Pest Management Science* **58**, 595-608.
- Butler, J. R. A. & Walker, A. F. (2006). Characteristics of the sea trout *Salmo trutta* (L.) stock collapse in the River Ewe (Wester Ross, Scotland), in 1988-2001. In *Sea Trout: Biology, Conservation and Management* (Harris, G. & Milner, N., eds.), pp. 45-59. Oxford: Blackwell.
- Byrne, C. J., Poole, R., Dillane, A., Rogan, G. & Whelan, K. F. (2004). Temporal and environmental influences on the variation in sea trout (*Salmo trutta* L.) smolt migration in the Burrishoole system in the west of Ireland from 1971 to 2000. *Fisheries Research* **66**, 85-94.
- Byrne, C. J., Poole, R., Rogan, G., Dillane, M. & Whelan, K. F. (2003). Temporal and environmental influences on the variation in Atlantic salmon smolt migration in the Burrishoole system 1970-2000. *J. Fish Biol.* **63**, 1552-1564.
- Chaput, G. (2012). Overview of the status of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the North Atlantic and trends in marine mortality. *ICES J. Mar. Sci.* **69**, 1538-1548.
- Chen, C., Beardsley, R. C. & Cowles, G. (2006). An unstructured grid, finite-volume coastal ocean model (FVCOM) system. *Oceanography* **19**, 78-89.
- Chen, C., Liu, H. & Beardsley, R. C. (2003). An unstructured grid, finite-volume, three-dimensional, primitive equations ocean model: Application to coastal ocean and estuaries. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology* **20**, 159-186.

- Chernitsky, A., Zabruskov, G., Ermolaev, V. & Shkurko, D. (1995). Life history of trout, *Salmo trutta*, in the Varsina River estuary (the Barents Sea). *Nordic J. Freshw. Res.* **71**, 183-189.
- Costello, M. J. (2006). Ecology of sea lice parasitic on farmed and wild fish. *Trends in Parasitology* **22**, 475-483.
- Costelloe, M., Costelloe, J., Coghlan, N., O'Donohoe, G. & O'Connor, B. (1998). Distribution of the larval stages of *Lepeophtheirus salmonis* in three bays on the west coast of Ireland. *ICES J. Mar. Sci.* **55**, 181-187.
- Costelloe, M., Costelloe, J. & Roche, N. (1996). Planktonic dispersion of larval salmon-lice, *Lepeophtheirus salmonis*, associated with cultured salmon, *Salmo salar*, in Western Ireland. *J. Mar. Biol. Ass. UK* **76**, 141-149.
- Cunningham, C. (2006). A review of research and field data on relative louse infection levels on wild Salmon smolts and sea trout and the proximity of fish farms to river estuaries. In *Fisheries Research Services Internal Report*.
- Davidsen, J., Svenning, M. A., Orell, P., Yoccoz, N., Dempson, J. B., Niemelä, E., Klemetsen, A., Lamberg, A. & Erkinaro, J. (2005). Spatial and temporal migration of wild Atlantic salmon smolts determined from a video camera array in the sub-Arctic River Tana. *Fisheries Research* **74**, 210-222.
- Davidsen, J. G., Daverdin, M., Arnekleiv, J. V., Rønning, L., Sjørnsen, A. D. & Koksvik, J. I. (2014). Riverine and near coastal migration performance of hatchery brown trout *Salmo trutta*. *J. Fish Biol.* **85**, 586-596.
- Davidsen, J. G., Flaten, A. C., Thorstad, E. B., Sjørnsen, A. D., Rønning, L., Whoriskey, F., Rikardsen, A. H., Finstad, B. & Arnekleiv, J. V. (2015). Marine vandring og habitatbruk til postsmolt av sjøørret i Hemnfjorden, Sør-Trøndelag. In *NTNU Vitenskapsmuseet naturhistorisk rapport*, p. 32.
- Davidsen, J. G., Plantalech Manel-La, N., Økland, F., Diserud, O. H., Thorstad, E. B., Finstad, B., Sivertsgård, R., McKinley, R. S. & Rikardsen, A. H. (2008). Changes in swimming depths of Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts relative to light intensity. *J. Fish Biol.* **73**, 1065-1074.
- Davidsen, J. G., Rikardsen, A., Halttunen, E., Thorstad, E. B., Økland, F., Letcher, B. H., Skardhamar, J. & Næsje, T. F. (2009). Migratory behaviour and survival rates of wild northern Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts: effects of environmental factors. *J. Fish Biol.* **75**, 1700-1718.
- Davidsen, J. G., Rikardsen, A. H., Thorstad, E. B., Halttunen, E., Mitamura, H., Præbel, K., Skardhamar, J. & Næsje, T. F. (2013). Homing behaviour of Atlantic salmon (*Salmo salar*) during final phase of marine migration and river entry. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **70**, 794-802.
- Degerman, E., Leonardsson, K. & Lundqvist, H. (2012). Coastal migrations, temporary use of neighbouring rivers, and growth of sea trout (*Salmo trutta*) from nine northern Baltic Sea rivers. *ICES J. Mar. Sci.* **69**, 971-980.
- Døving, K. B., Westerberg, H. & Johnsen, P. B. (1985). Role of olfaction in the behavioural and neuronal responses of Atlantic salmon, *Salmo salar*, to hydrographic stratification. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**, 1658-1667.

- Eldøy, S. H., Davidsen, J. G., Thorstad, E. B., Whoriskey, F., Aarestrup, K., Næsje, T. F., Rønning, L., Sjørnsen, A. D., Rikardsen, A. H. & Arnekleiv, J. V. (2015). Marine migration and habitat use of anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **72**, 1366-1378.
- Eriksen, M. S., Færevik, G., Kittilsen, S., McCormick, M. I., Damsgård, B., Braithwaite, V. A., Braastad, B. O. & Bakken, M. (2011). Stressed mothers – troubled offspring: a study of behavioural maternal effects in farmed *Salmo salar*. *J. Fish Biol.* **79**, 575-586.
- Espedal, E. O. (2015). Marine habitat use and potential exposure to salmon lice (*Lepeoptheirus salmonis*) of anadromous brown trout (*Salmo trutta* L.) in a Norwegian fjord. MS oppgave, Institutt for Biologi, Universitetet i Bergen.
- Finstad, B. & Bjørn, P. A. (2011). Present status and implications of salmon lice on wild salmonids in Norwegian coastal zones. In *Salmon Lice: An Integrated Approach to Understanding Parasite Abundance and Distribution* (Jones, S. & Beamish, R., eds.), pp. 281-305. Oxford, UK: Wiley-Blackwell.
- Finstad, B., Bjørn, P. A., Grimnes, A. & Hvidsten, N. A. (2000). Laboratory and field investigations of salmon lice (*Lepeoptheirus salmonis* Krøyer) infestation on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts. *Aqua. Res.* **31**, 795-803.
- 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* (Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J., eds.). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.
- Finstad, B., Kroglund, F., Strand, R., Stefansson, S. O., Bjørn, P. A., Rosseland, B. O., Nilsen, T. O. & Salbu, B. (2007). Salmon lice or suboptimal water quality - Reasons for reduced postsmolt survival? *Aquaculture* **273**, 374-383.
- 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. *J. Fish Biol.* **66**, 86-96.
- Fjørtoft, H. B., Borgstrøm, R. & Skaala, Ø. (2014). Differential changes in growth patterns of anadromous brown trout and Atlantic salmon from the River Etneelva over a 25-year period. *Marine Biology Research* **10**, 301-307.
- Flamarique, I. N., Browman, H. I., Belanger, M. & Boxaspen, K. (2000). Ontogenetic changes in visual sensitivity of the parasitic salmon louse *Lepeoptheirus salmonis*. *J. Exp. Biol.* **203**, 1649-1657.
- Ford, J. S. & Myers, R. A. (2008). A global assessment of salmon aquaculture impacts on wild salmonids. *PLoS Biology* **6**, e33.
- Friedland, K. D., Shank, B. V., Todd, C. D., McGinnity, P. & Nye, J. A. (2014). Differential response of continental stock complexes of Atlantic salmon (*Salmo salar*) to the Atlantic Multidecadal Oscillation. *Journal of Marine Systems* **133**, 77-87.
- Gabrielsen, S. E., Barlaup, B. T., Skoglund, H., Wiers, T., Lehmann, G. B., Sandven, O. R. & Gladsø, J. A. (2009). Utlegging av rogn som alternativ kultiveringsmetode i Vikja og Dalselva – resultater fra undersøkelser i perioden 2002-2008. In *LFI-Unifob miljøforskning*, 102 s.

- Garcia, E. P. (2010). MS oppgacve, Universitetet i Bergen.
- Gargan, P. G., Forde, G., Hazon, N., F., R. D. J. & Todd, C. D. (2012). Evidence for sea lice-induced marine mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in western Ireland from experimental releases of ranched smolts treated with emamectin benzoate. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **69**, 343-353.
- Gargan, P. G., Poole, W. R. & G., F. (2006a). A review of the status of Irish sea trout stocks. In *Sea trout: biology, conservation and management*. (Harris, G. & Milner, N., eds.), pp. 25-44. Oxford: Blackwell.
- Gargan, P. G., Roche, W. K., Forde, G. P. & Ferguson, A. (2006b). Characteristics of the sea trout (*Salmo trutta* L.) stocks from the Owengowla and Invermore fisheries, Connemara, Western Ireland, and recent trends in marine survival. In *Sea trout: biology, conservation and management* (Harris, G. & Milner, N., eds.), pp. 60-75. Oxfprd: Blackwell.
- Gargan, P. G., Tully, O. & Poole, W. R. (2003). The relationship between sea lice infection, sea lice production and sea trout survival in Ireland, 1992-2001. In *Salmon at the Edge. Proceedings of the 6th International Atlantic Salmon Symposium, Edinburgh, UK, July 2002* (Mills, D., ed.), s. 119-135: Atlantic Salmon Trust/Atlantic Salmon Federation.
- Gillibrand, P. A. & Willis, K. J. (2007). Dispersal of sea louse larvae from salmon farms: modelling the influence of environmental conditions and larval behaviour. *Aquatic Biology* **1**, 63-75.
- Gjelland, K. Ø., Serra-Llinares, R. M., Hedger, R. D., Arechavala-Lopez, P., Nilsen, R., Finstad, B., Uglem, I., Skilbrei, O. T. & Bjørn, P. A. (2014). Effects of salmon lice infection on the behaviour of sea trout in the marine phase. *Aqua. Env. Interac.* **5**, 221-233.
- Gjertsen, V., Lamberg, A., Bjørnbet, S. & Bakken, M. (2014). Videoovervåking av laks og sjøørret i Moaelva i Salsvassdraget i Nord-Trøndelag-2013. In *SNA-rapport*, 30 s.
- Glebe, B. D. & Leggett, W. C. (1981a). Latitudinal differences in energy allocation and use during the freshwater migrations of American Shad (*Alosa sapidissima*) and their life history consequences. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **38**, 806-820.
- Glebe, B. D. & Leggett, W. C. (1981b). Temporal, intra-population differences in energy allocation and use by American Shad (*Alosa sapidissima*) during the spawning migration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **38**, 795-805.
- Gravem, F. & Gregersen, H. (2011). Smoltutvandring hos laks og aure i Suldalslågen 2010. I *Sweco Rapport*, 31 s.
- Gravil, H. R. (1996). Studies on the biology and ecology of the free swimming larval stages of *Lepeophtheirus salmonis* (Kroyer, 1838) and *Caligus elongatus* Nordmann, 1832 (Copepoda: Caligidae). Institute of Aquaculture, University of Stirling.
- Grimnes, A., Finstad, B. & Bjørn, P. A. (1996). Økologiske og fysiologiske konsekvenser av lus på laksefisk i fjordsystem. In *NINA Oppdragsmelding*, 37 s.
- Grimnes, A. & Jakobsen, P. J. (1996). The physiological effects of salmon lice infection on post-smolt of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish Biol.* **48**, 1179-1194.

- Haidvogel, D. B., Arango, H., Budgell, W. P., Cornuelle, B. D., mfl. (2008). Ocean forecasting in terrain-following coordinates: Formulation and skill assessment of the Regional Ocean Modeling system. *Journal of Computational Physics* **227**, 3595-3624.
- Halttunen, E., Jensen, J. L. A., Næsje, T. F., Davidsen, J. G., Thorstad, E. B., Chittenden, C., Hamel, S., Primicerio, R. & Rikardsen, A. (2013). State-dependent migratory timing of postspawned Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **70**, 1063-1071.
- 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. I *Tagging and tracking of Marine Animals with Electronic Devices, Reviews: Methods and Technologies in Fish Biology and Fisheries 9* (Nielsen, J. L., Arrizabalaga, H., Fragoso, N., Hobday, A., Lutcavage, M. & Sibert, J., red.), s. 35-49.
- Halvorsen, M. (2012). Sjørøyevassdragene i Nord-Norge. 100 av 400 mulige. En zoogeografisk analyse av de aktuelle vassdragene. I *Utredning for DN*, 36 s. Direktoratet for naturforvaltning.
- Hamre, L. A., Glover, K. A. & Nilsen, F. (2009). Establishment and characterisation of salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer 1837)) laboratory strains. *Parasitology International* **58**, 451-460.
- Hansen, L. P. & Jonsson, B. (1991). Evidence for a genetic component in the seasonal return pattern of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *J. Fish Biol.* **38**, 251-258.
- Hansen, L. P. & Jonsson, B. (1994). Homing of Atlantic salmon: effects of juvenile learning on transplanted post-spawners. *Animal Behaviour* **47**, 220-222.
- Hansen, L. P., Jonsson, N. & Jonsson, B. (1993). Oceanic migration in homing atlantic salmon. *Animal Behaviour* **45**, 927-941.
- Harden Jones, F. R. (1968). *Fish migration*. London: Arnold.
- Hedger, R. D., Martin, F., Hatin, D., Caron, F., Whoriskey, F. G. & Dodson, J. J. (2008). Active migration of wild Atlantic salmon *Salmo salar* smolt through a coastal embayment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **355**, 235-246.
- Helland, I. P., Finstad, B., Uglem, I., Diserud, O. H., Foldvik, A., Hanssen, F., Bjørn, P. A., Nilsen, R. & Jansen, P. A. (2012b). Hva avgjør lakselusinfeksjon hos vill laksefisk? Statistisk bearbeiding av data fra nasjonal lakselusovervåking, 2004-2010. *NINA Rapport*, 51 s.
- Helland, I. P., Uglem, I., Jansen, P. A., Diserud, O. H., Bjørn, P. A. & Finstad, B. (2015a). Statistical and ecological challenges of monitoring parasitic salmon lice infestations in wild salmonid fish stocks. *Aqua. Env. Interac.* **7**, 267-280.
- Hellen, B. A., Sægrov, H., Kålås, S. & Urdal, K. (2007). Fiskeundersøkingar i Aurland og Flåm, årsrapport for 2006. *Rådgivende Biologer AS, Rapport*, 84 s.
- Hesthagen, T. (2010). Etablering av nye laksestammer på Sørlandet. Erfaringer fra arbeidet i Mandalselva og Tovdalselva etter kalking. . In *Direktoratet for naturforvaltning. Utredning*, 124 s.

- Heuch, P. A. (1995). Experimental evidence for aggregation of salmon Louse copepodids (*Lepeophtheirus salmonis*) in step salinity gradients. *J. Mar. Biol. Ass. UK* **75**, 927-939.
- Heuch, P. A., Bjørn, P. A., Finstad, B., Holst, J. C., Asplin, L. & Nilsen, F. (2005). A review of the Norwegian 'National Action Plan Against Salmon Lice on Salmonids': The effect on wild salmonids. *Aquaculture* **246**, 79-92.
- Heuch, P. A. & Moe, T. A. (2001). A model of salmon louse production in Norway: effects of increasing salmon production and public management measures. *Inter-Research Diseases of Aquatic Organisms* **45**, 145-152.
- Heuch, P. A., Nordhagen, J. R. & Schram, T. A. (2000). Egg production in the salmon louse [*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer)] in relation to origin and water temperature. *Aquaculture Research* **31**, 805-814.
- Heuch, P. A., Parsons, A. & Boxaspen, K. (1995). Diel vertical migration: A possible host-finding mechanism in salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis*) copepodids? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52**, 681-689.
- Heuch, P. A., Øines, Ø., Knutsen, J. A. & Schram, T. A. (2007). Infection of wild fishes by the parasitic copepod *Caligus elongatus* on the south east coast of Norway. *Diseases of Aquatic Organisms* **77**, 149-158.
- Hevrøy, E. M., Boxaspen, K., Oppedal, F., Taranger, G. L. & Holm, J. C. (2003). The effect of artificial light treatment and depth on the infestation of the sea louse *Lepeophtheirus salmonis* on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) culture. *Aquaculture* **220**, 1-14.
- Hirst, A. G. & Kiorboe, T. (2002). Mortality of marine planktonic copepods: global rates and patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **230**, 195-209.
- Holm, M., Holst, J. C., Hansen, L. P., Jacobsen, J. A., Ó Maoiléidigh, 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* (Mills, D., ed.), pp. 7-23. Oxford: Blackwell Science.
- Holst, J. C., Jakobsen, P. J., Nilsen, F., Holm, M., Asplin, L. & Aure, J. (2003). Mortality of seaward-migrating post-smolts of Atlantic salmon due to Salmon lice infection in Norwegian salmon stocks. In *Salmon at the Edge*, pp. 136-137: Blackwell Science Ltd.
- Hvidsten, N. A., Heggberget, T. G. & Jensen, A. J. (1998). Sea water temperature at Atlantic salmon smolt entrance. *Nordic J. Freshw. Res.* **74**, 79-86.
- Hvidsten, N. A., Jensen, A. J., Vivås, H., Bakke, Ø. & Heggberget, T. G. (1995). Downstream migration of Atlantic salmon smolts in relation to water flow, water temperature, moon phase and social interaction. *Nordic J. Freshw. Res.* **70**, 38-48.
- Hvidsten, N. A., Johnsen, B. O., Jensen, A. J., Fiske, P., Ugedal, O., Thorstad, E. B., Jensås, J. G., Bakke, Ø. & Forseth, T. (2004). Orkla - et nasjonalt referanseavassdrag for studier av bestandsregulerende faktorer hos laks. *NINA Fagrapport*, 96 s.
- Hvidsten, N. A., Johnsen, B. O., Økland, F., Ugedal, O., Jensås, J. G. & Saksgård, L. (2012). Reguleringsundersøkelser i Orkla for perioden 2007-2011. *NINA Rapport*, 65 s.

- Jackson, D., Cotter, D., Newell, J., McEvoy, S., O'Donohoe, P., Kane, F., McDermott, T., Kelly, S. & Drumm, A. (2013). Impact of *Lepeophtheirus salmonis* infestations on migrating Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts at eight locations in Ireland with an analysis of lice-induced marine mortality. *Journal of Fish Diseases* **36**, 273-281.
- Jackson, D. & Minchin, D. (1992). Aspects of the reproductive output of 2 Caligid copepod species parasitic on cultivated salmon. *Invertebrate Reproduction & Development* **22**, 87-90.
- Jacobsen, J. A. & Gaard, E. (1997). Open-ocean infestation by salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*): Comparison of wild and escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *ICES J. Mar. Sci.* **54**, 1113-1119.
- Jacobsen, J. A. & Hansen, L. P. (2001). Feeding habits of wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* **58**, 916-933.
- Jakobsen, P. J., Birkeland, K., Grimnes, A., Nylund, A. & Urdal, K. (1992). Undersøkelser av lakselusinfeksjoner på sjørret og laksesmolt i 1992. I *Rapport Zoologisk museum, Økologisk avdeling, Universitetet i Bergen*, 38 s.
- Jansen, P. A., Kristoffersen, A. B., Viljugrein, H., Jimenez, D., Aldrin, M. & Stien, A. (2012). Sea lice as a density-dependent constraint to salmonid farming. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **279**, 2330-2338.
- Jensen, A. J., Berg, M., Bremset, G., Eide, O., Finstad, B., Hvidsten, N. A., Jensås, J. G., Johnsen, B. O. & Lund, E. (2011). Fiskebiologiske undersøkelser i Auravassdraget. Rapport for perioden 2008-2010. *NINA Rapport*, 77 s.
- Jensen, A. J., Berg, M., Bremset, G., Eide, O., Finstad, B., Hvidsten, N. A., Jensås, J. G., Lund, E. & Ulvan, E. M. (2014a). Fiskebiologiske undersøkelser i Auravassdraget. Sluttrapport for perioden 2009-2013. *NINA Rapport*, 74 s.
- Jensen, A. J., Diserud, O. H., Finstad, B., Fiske, P. & Rikardsen, A. H. (2015). Between-watershed movements of two anadromous salmonids in the Arctic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **72**, 855-863.
- Jensen, A. J., Finstad, B., Fiske, P., Hvidsten, N. A., Rikardsen, A. H. & Saksgård, L. (2012a). Timing of smolt migration in sympatric populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **69**, 711-723.
- Jensen, A. J., Finstad, B., Fiske, P. & Saksgård, L. (2016). Smoltutvandring, marin vekst og sjøoverlevelse hos sjørret, sjørøye og laks i Halselva, Finnmark *NINA Rapport*, 33 s.
- Jensen, A. J. & Hvidsten, N. A. (1986). Oppgang av laks og sjøaure i Fyrdsfossen i Fyrdselva, Møre og Romsdal i 1986. *Direktoratet for naturforvaltning. Reguleringsundersøkelsene. Rapport nr. 15-1986*, p. 15.
- Jensen, A. J., Karlsson, S., Fiske, P., Hansen, L. P., Østborg, G. M. & Hindar, K. (2014b). Origin and life history of Atlantic salmon *Salmo salar* near their northernmost oceanic limit. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **71**, 1740-1746.
- Jensen, A. J., Ó Maoiléidigh, N., Thomas, K., Einarsson, S. M., Haugland, M., Erkinaro, J., Fiske, P., Friedland, K. D., Gudmundsdottir, A. K., Haantie, J., Holm, M., Holst, J. C., Jacobsen, J. A., Jensås, J. G., Kuusela, J., Melle, W., Mork, K. A., Wennevik, V. &

- Østborg, G. M. (2012b). Smolt age and fine-scale marine growth of Atlantic salmon post-smolts in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* **69**, 1668-1677.
- Jensen, J. L. A. & Rikardsen, A. H. (2008). Do northern riverine anadromous Arctic charr *Salvelinus alpinus* and sea trout *Salmo trutta* overwinter in estuarine and marine waters? *J. Fish Biol.* **73**, 1810-1818.
- Jensen, J. L. A. & Rikardsen, A. H. (2012). Archival tags reveal that Arctic charr *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta* can use estuarine and marine waters during winter. *J. Fish Biol.* **81**, 735-749.
- Jensen, J. L. A., Rikardsen, A. H., Thorstad, E. B., Suhr, A. H., Davidsen, J. G. & Primicerio, R. (2014c). Water temperatures influence the marine area use of *Salvelinus alpinus* and *Salmo trutta*. *J. Fish Biol.* **84**, 1640-1653.
- Jensen, K. W. (1968). Seatrout (*Salmo trutta* L.) of the River Istra, Western Norway. *Institute of Freshwater Research, Drottningholm* **48**, 187-213.
- Jensen, K. W. & Berg, M. (1977). Growth, mortality and migrations of the anadromous char, *Salvelinus alpinus* L., in the Vardnes River, Troms, northern Norway. *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm* **56**, 70-80.
- Johnsen, B. O. & Jensen, A. J. (1999). Sjøaurebestandene i Vefsna, Fusta og Drevja i Nordland fylke. *NINA Oppdragsmelding 614*, 28 s.
- Johnsen, I. A. (2015). Dispersal of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) in Norwegian fjords. PhD thesis, Universitetet i Bergen.
- Johnsen, I. A., Asplin, L. C., Sandvik, A. D. & Serra-Llinares, R. M. (2016). Salmon lice dispersion in a northern Norwegian fjord system and the impact of vertical movements. *Aqua. Env. Interac.* **8**, 99-116.
- Johnsen, I. A., Fiksen, Ø., Sandvik, A. D. & Asplin, L. (2014). Vertical salmon lice behaviour as a response to environmental conditions and its influence on regional dispersion in a fjord system. *Aqua. Env. Interac.* **5**, 127-141.
- Johnsen, I. A., Samsing, F., Stien, L. H., Oppedal, F., albretsen, J., Asplin, L. & Dempster, T. (submitted). Development rates and vertical behaviours influence salmon lice dispersal and the effectiveness of preventive measures. *Preventive Veterinary Medicine*.
- Johnson, S. C. & Albright, L. J. (1991a). Development, growth, and survival of *Lepeophtheirus saalmonis* (Copepoda, Caligidae) under laboratory conditions. *J. Mar. Biol. Ass. UK* **71**, 425-436.
- Johnson, S. C. & Albright, L. J. (1991b). The developmental stages of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837) (Copepoda: Caligidae). *Can. J. Zool.* **69**, 929-950.
- Jonsson, B. (1985). Life history pattern of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.* **114**, 182-194.
- Jonsson, B. & Gravem, F. R. (1985). Use of space and food by resident and migrant brown trout. *Env. Biol. Fish.* **14**, 281-293.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2009). Migratory timing, marine survival and growth of anadromous brown trout *Salmo trutta* in the River Imsa, Norway. *J. Fish Biol.* **74**, 621-638.

- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2011). *Ecology of Atlantic salmon and brown trout. Habitat as a template for life histories*. Dordrecht Heidelberg London New York: Springer.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2014a). Naturally and hatchery produced European trout *Salmo trutta*: do their marine survival and dispersal differ? *Journal of Coastal Conservation* **18**, 79-87.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2015). Sexual size dimorphism in anadromous brown trout *Salmo trutta*. *J. Fish Biol.* **87**, 187-193.
- Jonsson, B., Jonsson, N., Brodtkorb, E. & Ingebrigtsen, P. J. (2001). Life-history traits of brown trout vary with the size of small streams. *Functional Ecology* **15**, 310-317.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen, L. P. (1991a). Differences in life history and migratory behaviour between wild and hatchery-reared Atlantic salmon in nature. *Aquaculture* **98**, 69-78.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen, L. P. (2003). Atlantic salmon straying from the River Imsa. *J. Fish Biol.* **62**, 641-657.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen, L. P. (2007). Factors affecting river entry of adult Atlantic salmon in a small river. *J. Fish Biol.* **71**, 943-956.
- Jonsson, B. & Ruud-Hansen, J. (1985). Water temperature as the primary influence on timing of seaward migrations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**, 593-595.
- Jonsson, N. (1991). Aspects of migration and spawning in salmonids. Trondheim.
- Jonsson, N., Hansen, L. P. & Jonsson, B. (1991b). Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. *Journal of Animal Ecology* **60**, 937-947.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2002). Migration of anadromous brown trout *Salmo trutta* in a Norwegian river. *Freshwater Biology* **47**, 1391-1401.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2014b). Time and size at seaward migration influence the sea survival of *Salmo salar*. *J. Fish Biol.* **84**, 1457-1473.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (1990). Partial segregation in the timing of Atlantic salmon of different ages. *Animal Behaviour* **40**, 313-321.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (1997). Changes in proximate composition and estimates of energetic costs during upstream migration and spawning in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **66**, 425-436.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. (1998). The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **67**, 751-762.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Knutsen, J. A. & Olsen, E. M. (2005). Sjøørretens habitatbruk og ernæring i kystnære farvann. In *Kystøkologi: Økosystemprosesser og menneskelig aktivitet* (Svenning, M. A. & Jonsson, B., red.), s. 39-47.
- Jutila, E., Jokikokko, E. & Julkunen, M. (2005). The smolt run and postsmolt survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in relation to early summer water temperatures in the northern Baltic Sea. *Ecology of Freshwater Fish* **14**, 69-78.

- Kambestad, M., Johnsen, G. H. & Urdal, K. (2016). Lakselusinfestasjoner på oppdrettslaks og på prematurt tilbakevandret sjøørret i Hardangerfjorden og Bjørnafjorden i 2015. *Rådgivende Biologer AS*, 30 s.
- Kanstad-Hanssen, Ø. & Bentsen, V. (2013). Oppvandring av anadrom laksefisk i 10 vassdrag i Nordland i 2012 - en vurdering av innslag av rømt oppdrettslaks. *Ferskvannsbiologen*, 42 s.
- Kanstad-Hanssen, Ø. & Bentsen, V. (2014). Oppvandring av anadrom laksefisk i 11 vassdrag i Nordland i 2013 - en vurdering av innslag av rømt oppdrettslaks. *Ferskvannsbiologen*, 48 s.
- Kanstad-Hanssen, Ø. & Bentsen, V. (2015). Oppvandring av anadrom laksefisk i ni vassdrag i Nordland 2014 - en vurdering av innslag av rømt oppdrettslaks. *Ferskvannsbiologen*, 42 s.
- Kirkemoen, O. L. (2015). Area use of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta*) in an Arctic fjord system - a two-year acoustic telemetry study. 75 s. Master Thesis. Norwegian University of Life Sciences.
- 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* **12**, 1-59.
- Klinck, J. M., O'Brien, J. J. & Svendsen, H. (2010). A simple model of fjord and coastal circulation interaction. *Journal of Physical Oceanography* **11**, 1612-1626.
- Knutsen, J. A., Knutsen, H., Gjøsæter, J. & Jonsson, B. (2001). Food of anadromous brown trout at sea. *J. Fish Biol.* **59**, 533-543.
- Knutsen, J. A., Knutsen, H., Olsen, E. M. & Jonsson, B. (2004). Marine feeding of anadromous *Salmo trutta* during winter. *J. Fish Biol.* **64**, 89-99.
- 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.
- Kristoffersen, R., Halvorsen, M. & Jørgensen, L. (1994). Influence of parr growth, lake morphology, and freshwater parasites on the degree of anadromy in different populations of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in northern Norway. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **51**, 1220-1246.
- Krkošek, M., Revie, C., Finstad, B. & Todd, C. D. (2014). Comment on Jackson et al. "Impact of *Lepeophtheirus salmonis* infestations on migrating Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts at eight locations in Ireland with an analysis of lice-induced marine mortality". *J. Fish. Dis.* **37**, 415-417.
- Krkošek, M., Revie, C. W., Gargan, P. G., Skilbrei, O. T., Finstad, B. & Todd, C. D. (2013). Impact of parasites on salmon recruitment in the Northeast Atlantic Ocean. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**.
- Kroglund, F., Teien, H.-C., Rosten, C., Hawley, K., Güttrup, J., Johansen, Å., Høgberget, R., Kristensen, T., Tjomsland, T. & Haugen, T. (2010). Betydning av kraftverk og

- predasjon fra gjedde for smoltproduksjon og aluminium i brakkvann for postsmoltoverlevelse. *NIVA Rapport*, 103 s.
- Kålås, S., Johnsen, G. H., Kambestad, M. & Urdal, K. (2015). Lakselusinfestasjonar på oppdrettslaks i Hardangerfjorden og på prematurt tilbakevandra sjøaure på Vestlandet 2014. *Rådgivende Biologer AS*, 31 s.
- Kålås, S., Johnsen, G. H., Sægrov, H. & Urdal, K. (2012). Lakselus på Vestlandet 1992-2010. Bestandseffekt på laks. In *Rådgivende Biologer AS*, 55 s.
- L'Abée-Lund, J. H., Jonsson, B., Jensen, A. J., Sættem, L. M., Heggberget, T. G., Johnsen, B. O. & Næsje, T. F. (1989). Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* **58**, 525-542.
- Lacroix, G. L., Knox, D. & Stokesbury, M. J. W. (2005). Survival and behaviour of post-smolt Atlantic salmon in coastal habitat with extreme tides. *J. Fish Biol.* **66**, 485-498.
- Lacroix, G. L., McCurdy, P. & Knox, D. (2004). Migration of Atlantic salmon postsmolts in relation to habitat use in a coastal system. *Trans. Am. Fish. Soc.* **133**, 1455-1471.
- Lamberg, A., Bakken, M., Bjørnbet, S., Gjertsen, V. & Strand, R. (2014a). Videoovervåking av smolt og voksen laks og sjøørret i Suldalslågen i 2013. *Skandinavisk naturovervåking AS*, 46 s.
- Lamberg, A., Bjørnbet, S., Strand, R. & Øksenberg, S. (2011a). Videoovervåking av laks og sjøørret i Skjoma i 2010. *VFI-rapport*, 20 s.
- Lamberg, A., Gjertsen, V., Bjørnbet, S., Strand, R. & Kanstad Hanssen, Ø. (2015). Overvåking av laks, sjøørret og sjørøye i Lakselva på Senja i 2013. *Skandinavisk naturovervåking AS, SNA-Rapport*, 57 s.
- Lamberg, A., Gjertsen, V., Strand, R., Bjørnbet, S., Bruseth, C. & Øksenberg, S. (2010a). Videoovervåking av laks og sjøørret i Osenelven i Flora kommune i 2009. In *Vilt- og fiskeinfo AS*, 34 s.
- Lamberg, A., Gjertsen, V., Strand, R., Bjørnbet, S. & Kanstad Hanssen, Ø. (2014b). Videoovervåking av laks og sjøørret i Roksdalsvassdraget på Andøya i 2013. oppsummering av overvåkingsperioden 2005-2013. *Skandinavisk naturovervåking AS, SNA-rapport*, 31 s.
- Lamberg, A., Strand, R., Bjørnbet, S., Bakken, M., Gjertsen, V., Kanstad Hanssen, Ø. & Øksenberg, S. (2012). Videoovervåking av laks, sjøørret og sjørøye i Lakselva på Senja i 2011. *Vilt og fiskeinfo AS, VFI-Rapport*, 38 s.
- Lamberg, A., Strand, R., Bjørnbet, S., Gjertsen, V. & Øksenberg, S. (2010b). Overvåking av laks, sjøørret og sjørøye i Urvoldvassdraget i Bindal 2005-2010: Miljøeffekter av lakseoppdrettsanlegg i Bindalsfjorden. *VFI-rapport 20/2010*, 56 s.
- Lamberg, A., Strand, R., Bruseth, C., Øksenberg, S. & Kanstad Hanssen, Ø. (2013). Videoovervåking av laks og sjøørret i Skjoma i 2012. *Skandinavisk naturovervåking AS, SNA-rapport*, 24 s.
- Lamberg, A., Strand, R. & Gjertsen, V. (2011b). Videoovervåking av laks og sjøørret i Hustadvassdraget i Fræna kommune i 2010. *VFI-rapport*, 22 s.
- Lamberg, A., Wibe, H. & Osmundsvåg, M. (2007). Videoregistrering av vandrende laksefisk i Aurlandselva i Sogn og Fjordane i 2006. *Norsk naturovervåking AS*, 19 s.

- Marty, G. D., Saksida, S. M. & Quinn, T. J. (2010). Relationship of farm salmon, sea lice, and wild salmon populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**, 22599-22604.
- McCormick, S. D., Shrimton, J. M., Moriyama, S. & Björnsson, B. T. (2002). Effects of an advanced temperature cycle on smolt development and endocrinology indicate that temperature is not a zeitgeber for smolting in Atlantic salmon. *J. Exp. Biol.* **205**, 3553-3560.
- McKibben, M. A. & Hay, D. W. (2004). Distributions of planktonic sea lice larvae *Lepeophtheirus salmonis* in the inter-tidal zone in Loch Torridon, Western Scotland in relation to salmon farm production cycles. *Aquaculture Research* **35**, 742-750.
- McVicar, A. H., Sharp, L. A., Walker, A. F. & Pike, A. W. (1993). Diseases of wild sea trout in Scotland in relation to fish population decline. *Fisheries Research* **17**, 175-185.
- Middlemas, S. J., Fryer, R. J., Tulett, D. & Armstrong, J. D. (2013). Relationship between sea lice levels on sea trout and fish farm activity in western Scotland. *Fisheries Management and Ecology* **20**, 68-74.
- Mo, T. A. & Heuch, P. A. (1998). Occurrence of *Lepeophtheirus salmonis* on sea trout in the inner Oslo Fjord, south-eastern Norway. *ICES J. Mar. Sci.* **55**, 176-180.
- Moore, A., Freake, S. M. & Thomas, I. M. (1990). Magnetic Particles in the Lateral Line of the Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* **329B**, 11-15.
- Moore, A., Potter, E. C. E., Milner, N. J. & Bamber, S. (1995). The migratory behaviour of wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in the estuary of the River Conwy, North Wales. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52**, 1923-1935.
- Morton, A., Routledge, R., McConnell, A. & Krkošek, M. (2011). Sea lice dispersion and salmon survival in relation to salmon farm activity in the Broughton Archipelago. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **68**, 144-156.
- Myksvoll, M. S., Jung, K.-M., Albretsen, J. & Sundby, S. (2014). Modelling dispersal of eggs and quantifying connectivity among Norwegian coastal cod subpopulations. *ICES J. Mar. Sci.* **71**, 957-969.
- Myksvoll, M. S., Sundby, S., Ådlandsvik, B. & Vikebø, F. B. (2011). Retention of Coastal Cod Eggs in a Fjord Caused by Interactions between Egg Buoyancy and Circulation Pattern. *Marine and Coastal Fisheries* **3**, 279-294.
- Niemelä, E., Erkinaro, J., Julkunen, M., Hassinen, E., Lämsman, M. & Brørs, S. (2006). Temporal variation in abundance, return rate and life histories of previously spawned Atlantic salmon in a large subarctic river. *J. Fish Biol.* **68**, 1222-1240.
- Nilsen, R., Bjørn, P. A., Serra-Llinares, R. M., Asplin, L., Johnsen, I. A., Skulstad, O. F., Karlsen, Ø., Finstad, B., Berg, M., Uglem, I., Barlaup, B. & Vollset, K. W. (2014). Sluttrapport til Mattilsynet - Lakselusinfeksjonen på vill laksefisk langs norskekysten i 2014. *Rapport fra Havforskningen*.
- Nilsen, R., Bjørn, P. A., Serra Llinares, R. M., Asplin, L., Sandvik, A., Johnsen, I. A., Skulstad, O. F., Karlsen, Ø., Finstad, B., Berg, M., Uglem, I., Barlaup, B., Wiik Vollset, K. & Lehmann, G. (2016b). Lakselusinfeksjonen på vill laksefisk langs

- Norskekysten i 2015. En fullskala test av modellbasert varsling og tilstandsbekreftelse. Sluttrapport til Mattilsynet. *Rapport fra havforskningen*, 55 s.
- Norði, G., Simonsen, K., Danielsen, E., Eliassen, K., Mols-Mortensen, A., Christiansen, D. H., Steingrund, P., Galbraith, M. & Patursson, Ø. (2015). Abundance and distribution of planktonic *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* in a fish farming region in the Faroe Islands. *Aqua. Env. Interac.* **7**, 15-27.
- Northcott, S. J. & Walker, A. F. (1996). Farming salmon, saving the trout: a cool look at a hot issue. In *Aquaculture and Sea Lochs* (Black, K. D., ed.). Dunstaffnage: The Scottish Association for Marine Science.
- Orell, P., Erkinaro, J., Svenning, M. A., Davidsen, J. G. & Niemelä, E. (2007). Synchrony in the downstream migration of smolts and upstream migration of adult Atlantic salmon in the subarctic River Utsjoki. *J. Fish Biol.* **71**, 1735-1750.
- Otero, J., L'Abée-Lund, J. H., Castro-Santos, T., Leonardsson, K., Storvik, G. O., Jonsson, B., Dempson, J. B., Russell, I. C., Jensen, A. J., Baglinière, J.-L., Dionne, M., Armstrong, J. D., Romakkaniemi, A., Letcher, B. H., Kocik, J. F., Erkinaro, J., Poole, R., Rogan, G., Lundqvist, H., MacLean, J. C., Jokikokko, E., Arnekleiv, J. V., Kennedy, R. J., Niemelä, E., Caballero, P., Music, P. A., Antonsson, T., Gudjonsson, S., Veselov, A. E., Lamberg, A., Groom, S., Taylor, B. H., Taberner, M., Dillane, M., Arnason, F., Horton, G., Hvidsten, N. A., Jonsson, I. R., Jonsson, N., McKelvey, S., Næsje, T. F., Skaala, Ø., Smith, G. W., Sægrov, H., Stenseth, N. C. & Vøllestad, L. A. (2014). Basin-scale phenology and effects of climate variability on global timing of initial seaward migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Global Change Biology* **20**, 61-75.
- Patanasatiengkul, T., Sanchez, J., Rees, E. E., Pfeiffer, D. & Revie, C. W. (2015). Space-time cluster analysis of sea lice infestation (*Caligus clemensi* and *Lepeophtheirus salmonis*) on wild juvenile Pacific salmon in the Broughton Archipelago of Canada. *Preventive Veterinary Medicine* **120**, 219-231.
- Penston, M. J. & Davies, I. M. (2009). An assessment of salmon farms and wild salmonids as sources of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) copepodids in the water column in Loch Torridon, Scotland. *Journal of Fish Diseases* **32**, 75-88.
- Penston, M. J., McBeath, A. J. A. & Millar, C. P. (2011). Densities of planktonic *Lepeophtheirus salmonis* before and after an Atlantic salmon farm relocation. *Aqua. Env. Interac.* **1**, 225-232.
- Penston, M. J., McKibben, M. A., Hay, D. W. & Gillibrand, P. A. (2004). Observations on open-water densities of sea lice larvae in Loch Shieldaig, Western Scotland. *Aquaculture Research* **35**, 793-805.
- Penston, M. J., Millar, C. P., Zuur, A. & Davies, I. M. (2008). Spatial and temporal distribution of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) larvae in a sea loch containing Atlantic salmon, *Salmo salar* L., farms on the north-west coast of Scotland. *Journal of Fish Diseases* **31**, 361-371.
- Pike, A. W. & Wadsworth, S. L. (1999). Sealice on Salmonids: Their Biology and Control. In *Advances in Parasitology* (J.R. Baker, R. M. & Rollinson, D., eds.), pp. 233-337: Academic Press.

- Plantalech Manel-La, N., Chittenden, C. M., Økland, F., Thorstad, E. B., Davidsen, J. G., Sivertsgård, R., McKinley, R. S. & Finstad, B. (2011). Does river of origin influence the early marine migratory performance of *Salmo salar*? *J. Fish Biol.* **78**, 624-634.
- Plantalech Manel-la, N., Thorstad, E. B., Davidsen, J. G., Økland, F., Sivertsgård, R., McKinley, R. S. & Finstad, B. (2009). Vertical movements of Atlantic salmon post-smolts relative to measures of salinity and water temperature during the first phase of the marine migration. *Fisheries Management and Ecology* **16**, 147-154.
- Poole, W. R., Dillane, M., DeEyto, E., Rogan, G., McGinnity, P. & Whelan, K. (2006). Characteristics of the Burrishoole sea trout population: Census, marine survival, enhancement and stock-recruitment relationship, 1971-2003. In *Sea trout: biology, conservation and management* (Harris, G. & Milner, N., red.), s. 107-114. Oxford: Blackwell.
- Poole, W. R., Nolan, D. & Tully, O. (2000). Modelling the effects of capture and sea lice [*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer)] infestation on the cortisol stress response in trout. *Aqua. Res.* **31**, 835-841.
- Poole, W. R., Whelan, K. F., Dillane, M. G., Cooke, D. J. & Matthews, M. (1996). The performance of sea trout, *Salmo trutta* L., stocks from the Burrishoole system western Ireland, 1970–1994. *Fisheries Management and Ecology* **3**, 73-92.
- Putman, N. F., Scanlan, M. M., Billman, E. J., O'Neil, J. P., Couture, R. B., Quinn, T. P., Lohmann, K. J. & Noakes, D. L. G. (2014). An inherited magnetic map guides ocean navigation in juvenile Pacific salmon. *Current Biology* **24**, 446-450.
- Qviller, L., Kristoffersen, A. B. & jansen, P. A. (2016). Validering av Havforskningsinstituttets luselarvespredningsmodell. Veterinærinstituttet.
- Revie, C. W., Dill, L., Finstad, B. & Todd, C. D. (2009). Sea Lice Working Group Report. *NINA Temahefte 39*, 117 s.
- Rikardsen, A. H. (2004). Seasonal occurrence of sea lice *Lepeophtheirus salmonis* on sea trout in two north Norwegian fjords. *J. Fish Biol.* **65**, 711-722.
- Rikardsen, A. H. & Amundsen, P.-A. (2005). Pelagic marine feeding of Arctic charr and sea trout. *J. Fish Biol.* **66**, 1163-1166.
- Rikardsen, A. H., Amundsen, P.-A., Bjørn, P. A. & Johansen, M. (2000). Comparison of growth, diet and food consumption of sea-run and lake-dwelling Arctic charr. *J. Fish Biol.* **57**, 1172-1188.
- Rikardsen, A. H., Dempson, J. B., Amundsen, P.-A., Bjørn, P. A., Finstad, B. & Jensen, A. J. (2007a). Temporal variability in marine feeding of sympatric Arctic charr and sea trout. *J. Fish Biol.* **70**, 837-852.
- Rikardsen, A. H., Diserud, O. H., Elliott, J. M., Dempson, J. B., Sturlaugsson, J. & Jensen, A. J. (2007b). The marine temperature and depth preferences of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and sea trout (*Salmo trutta*), as recorded by data storage tags. *Fisheries Oceanography* **16**, 436-447.
- Rikardsen, A. H. & Elliott, J. M. (2000). Variations in juvenile growth, energy allocation and life-history strategies of two populations of Arctic charr in North Norway. *J. Fish Biol.* **56**, 328-346.

- Rikardsen, A. H., Svenning, M. A. & Klemetsen, A. (1997). The relationships between anadromy, sex ratio and parr growth of Arctic charr in a lake in North Norway. *J. Fish Biol.* **51**, 447-461.
- Rikardsen, A. H., Thorpe, J. E. & Dempson, J. B. (2004). Modelling the life-history variation of Arctic charr. *Ecology of Freshwater Fish* **13**, 305-311.
- Ryman, N. & Utter, F. (1987). *Population genetics and fishery management*. Seattle, USA: University of Washington press.
- Röhrs, J., Sperrevik, A. K., Christensen, K. H., Broström, G. & Breivik, Ø. (2015). Comparison of HF radar measurements with Eulerian and Lagrangian surface currents. *Ocean Dynamics* **65**, 679-690.
- Salama, N. K. G. & Rabe, B. (2013). Developing models for investigating the environmental transmission of disease-causing agents within open-cage salmon aquaculture. *Aqua. Env. Interac.* **4**, 91-115.
- Saltveit, S. J. (2004). Smoltutvandring og smoltproduksjon hos laks og ørret i Suldalslågen i perioden 1998 til 2003. Delrapport. *Suldalslågen-Miljørapport* 32 s.
- Samsing, F., Oppedal, F., Dalvin, S., Johnsen, I. A., Stien, L., Vågseth, T. & Dempster, T. (in rev.). The effect of extreme water temperatures on the development times of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) planktonic stages, and its influence on dispersal, size and reproductive outputs.
- Sand, O. & Karlsen, H. E. (2000). Detection of infrasound and linear acceleration in fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* **355**, 1295-1298.
- Schram, T. A., Knutsen, J. A., Heuch, P. A. & Mo, T. A. (1998). Seasonal occurrence of *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* on sea trout, off southern Norway. *ICES J. Mar. Sci.* **55**, 163-175.
- Serra-Llinares, R. M., Bjørn, P. A., Finstad, B., Nilsen, R., Harbitz, A., Berg, M. & Asplin, L. (2014). Salmon lice infection on wild salmonids in marine protected areas: an evaluation of the Norwegian "National Salmon Fjords". *Aqua. Env. Inter.* **5**, 1-16.
- Shchepetkin, A. F. & McWilliams, J. C. (2005). The regional oceanic modeling system (ROMS): a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model. *Ocean Modelling* **9**, 347-404.
- Shelton, R. G. J., Turrell, W. R., Macdonald, A., McLaren, I. S. & Nicoll, N. T. (1997). Records of post-smolt Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Faroe-Shetland Channel in June 1996. *Fisheries Research* **31**, 159-162.
- Skaala, Ø., Glover, K. A., Barlaup, B. T., Svåsand, T., Besnier, F., Hansen, M. M. & Borgstrøm, R. (2012). Performance of farmed, hybrid, and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) families in a natural river environment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **69**, 1994-2006.
- Skaala, Ø., Knutar, S., Østebø, B. I., Holmedal, T.-E., Skilbrei, O. T., Madhun, A. S., Barlaup, B. & Urdal, K. (2015). Erfaringar med Resistance Board Weir-fangstsystemet i Etnevassdraget 2013-2014. *Rapport fra Havforskningen*, 22 s.

- Skaala, Ø., Kålås, S. & Borgstrøm, R. (2014). Evidence of salmon lice-induced mortality of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in the Hardangerfjord, Norway. *Marine Biology Research* **10**, 279-288.
- Skamarock, W., Klemp, J., Dudhia, J., Gill, D., Barker, D., Duda, M., Huang, X. Y. & Wang, W. (2008). A Description of the Advanced Research WRF Version 3. *NCAR Technical Note*, 113 s.
- Skilbrei, O. T. (2010). Adult recaptures of farmed Atlantic salmon post-smolts allowed to escape during summer. *Aqua. Env. Interac.* **1**, 147-153.
- Skilbrei, O. T. (2012). The importance of escaped farmed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) as a vector for the salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis*) depends on the hydrological conditions in the fjord. *Hydrobiologia* **686**, 287-297.
- Skilbrei, O. T., 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*) smolts 1997-2009. *J. Fish. Dis.* **36**, 249-260.
- Skilbrei, O. T., Wennevik, V., Dahle, G., Barlaup, B. & Wiers, T. (2010). Delayed smolt migration of stocked Atlantic salmon parr. *Fisheries Management and Ecology* **17**, 493-500.
- Skogen, M. D., Eknes, M., Asplin, L. C. & Sandvik, A. D. (2009). Modelling the environmental effects of fish farming in a Norwegian fjord. *Aquaculture* **298**, 70-75.
- Slagstad, D. & McClimans, T. A. (2005). Modeling the ecosystem dynamics of the Barents sea including the marginal ice zone: I. Physical and chemical oceanography. *Journal of Marine Systems* **58**, 1-18.
- Sperrevik, A. K., Christensen, K. H. & Röhrs, J. (2015). Constraining energetic slope currents through assimilation of high-frequency radar observations. *Ocean Sci.* **11**, 237-249.
- Staalstrøm, A., Urke, H., Molvær, J., Viljugrein, H. & Jansen, P. A. (2010). Aquastrøm Sunnfjord. Kartlegging og detaljert beskrivelse av strømforhold og risiko for smittespredning. *NIVA-rapport*; 5853.
- Stasko, A. B., Sutterlin, A. M., Rommel, S. A. & Elson, P. F. (1973). Migration-orientation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) *International Atlantic salmon Symposium. Special Publication Series* **4**, 119-137.
- Stien, A., Bjørn, P. A., Heuch, P. A. & Elston, D. A. (2005). Population dynamics of salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* on Atlantic salmon and sea trout. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **290**, 263-275.
- Stien, L. H., Dempster, T., Bui, S., Glaropoulos, A., Fosseidengen, J. E., Wright, D. W. & Oppedal, F. (2016). 'Snorkel' sea lice barrier technology reduces sea lice loads on harvest-sized Atlantic salmon with minimal welfare impacts. *Aquaculture, in press*.
- Stigebrandt, A. (2012). Hydrodynamics and Circulation of Fjords. In *Encyclopedia of Lakes and Reservoirs* (Bengtsson, L., Herschy, R. W. & Fairbridge, R. W., red.), pp. 327-344. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Strand, R. & Lamberg, A. (2011). Registrering av laks og sjøørret i fisketrappen i Hovefossen i Nausta, Sogn og Fjordane - 2010. *VFI-rapport*, p. 11.

- Støle-Hansen, K. & Slagstad, D. (1991). Simulation of currents, ice melting, and vertical mixing in the Barents Sea using a 3-D baroclinic model. *Polar Research* **10**, 33-44.
- Sutherland, B. J. G., Jantzen, S. G., Yasuike, M., Sanderson, D. S., Koop, B. F. & Jones, S. R. M. (2012). Transcriptomics of coping strategies in free-swimming *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda) larvae responding to abiotic stress. *Molecular Ecology* **21**, 6000-6014.
- Svenning, M. A., Falkegård, M. & Kanstad Hanssen, Ø. (2012). Sjørøya i Nord-Norge - en fallende dronning? *NINA Rapport 780*, 61 s.
- Svenning, M. A., Kanstad-Hanssen, Ø., Lamberg, A., Strand, R., Dempson, J. B. & Fauchald, P. (2015). Oppvandring og innslag av rømt oppdrettslaks i norske lakseelver; basert på videoovervåking, fangstfeller og drivtelling. *NINA Rapport*, 53 s.
- Svåsand, T., Boxaspen, K. K., Karlsen, Ø., Kvamme, B. O. & Stien, L. H. (2015). Risikovurdering norsk fiskeoppdrett 2014. *Fisken og Havet*, 171 s.
- Sægrov, H., Hellen, B. A., Kålås, S., Urdal, K. & Johnsen, G. H. (2007). Endra manøvrering i Aurland 2003 - 2006. Sluttrapport - Fisk. *Rådgivende biologer AS. Rapport nr. 1000*, 103 s.
- Taranger, G. L., Karlsen, Ø., Bannister, R. J., Glover, K. A., Husa, V., Karlsbakk, E., Kvamme, B. O., Boxaspen, K. K., Bjørn, P. A., Finstad, B., Madhun, A. S., Morton, H. C. & Svåsand, T. (2015). Risk assessment of the environmental impact of Norwegian Atlantic salmon farming. *ICES J. Mar. Sci.* **72**, 997-1021.
- Taranger, G. L., Svåsand, T., Bjørn, P. A., Jansen, P. A., Heuch, P. A., Grøntvedt, R. N., Asplin, L., Skilbrei, O. T., Glover, K. A., Skaala, Ø., Wennevik, V. & Boxaspen, K. K. (2012a). Forslag til førstegangs målemetode for miljøeffekt (effektindikatorer) med hensyn til genetisk påvirkning fra oppdrettslaks til villaks, og påvirkning av lakselus fra oppdrett på viltlevende laksefiskbestander In *Fisken og Havet 13-2012 Havforskningsinstituttet, Veterinærinstituttets rapportserie Nr. 7-2012*.
- Taranger, G. L., Svåsand, T., Kvamme, B. O., Kristiansen, T., mfl. (2014). Risikovurdering norsk fiskeoppdrett 2013. *Havforskningsinstituttet, Fisken og Havet, Særnummer*, p. 155 s.
- Taranger, G. L., Svåsand, T., Madhun, A. S. & Boxaspen, K. K. (2011). Risk assesment of environmental impact of Norwegian aquaculture 2010 [Risikovurdering miljøvirkninger av norsk fiskeoppdrett 2010] (in Norwegian). *Fisken og Havet, særnr. 3-2010*, 93 s.
- Thorstad, E. B., Todd, C. D., Bjørn, P. A., Gargan, P. G., Vollset, K. W., Halttunen, E., Kålås, S., Uglem, I., Berg, M. & Finstad, B. (2014). Effects of salmon lice on sea trout - a literature review. *NINA Report*, 162 s.
- Thorstad, E. B., Todd, C. D., Uglem, I., Bjørn, P. A., Gargan, P. G., Vollset, K. W., Halttunen, E., Kålås, S., Berg, M. & Finstad, B. (2015). Effects of salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* on wild sea trout *Salmo trutta* - a litterature review. *Aqua. Env. Interac.* **7**, 91-113.
- Thorstad, E. B., Todd, C. D., Uglem, I., Bjørn, P. A., Gargan, P. G., Vollset, K. W., Halttunen, E., Kålås, S., Berg, M. & Finstad, B. (2016). Marine life of the sea trout. *Marine Biology* **163**.

- Thorstad, E. B., Uglem, I., Økland, F., Finstad, B., Sivertsgård, R. & Jensen, A. J. (2007a). Påvirker vannføringen i Eira fjordvandringen av postsmolt laks? Telemetriundersøkelser i 2002, 2004 og 2006. *NINA Rapport*, 40 s.
- Thorstad, E. B., Whoriskey, F., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A. H. & Finstad, B. (2012). A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. *J. Fish Biol.* **81**, 500-542.
- Thorstad, E. B., Økland, F., Finstad, B., Sivertsgård, R., Bjørn, P. A. & McKinley, R. S. (2004). Migration speeds and orientation of Atlantic salmon and sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Env. Biol. Fish.* **71**, 305-311.
- Thorstad, E. B., Økland, F., Finstad, B., Sivertsgård, R., Plantalech, N., Bjørn, P. A. & McKinley, R. S. (2007b). Fjord migration and survival of wild and hatchery-reared Atlantic salmon and wild brown trout post-smolts. *Hydrobiologia* **582**, 99-107.
- Tully, O., Gargan, P., Poole, W. R. & Whelan, K. F. (1999). Spatial and temporal variation in the infestation of sea trout (*Salmo trutta* L.) by the caligid copepod *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) in relation to sources of infection in Ireland. *Parasitology* **119**, 41-51.
- Tully, O., Poole, W. R. & Whelan, K. F. (1993). Infestation parameters for *Lepeophtheirus salmonis* (Kroyer) (Copepoda: Caligidae) parasitic on sea trout, *Salmo trutta* L., off the west coast of Ireland during 1990 and 1991. *Aqua. Res.* **24**, 545-555.
- Tully, O. & Whelan, K. F. (1993a). Production of nauplii of *Lepeophtheirus salmonis* (Kroyer) (Copepoda, Caligidae) from farmed and wild salmon and its relation to the infestation of wild sea-trout (*Salmo trutta* L.) off the west-coast of Ireland in 1991. *Fisheries Research* **17**, 187-200.
- Tully, O. & Whelan, K. F. (1993b). Production of nauplii of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) (Copepoda: Caligidae) from farmed and wild salmon and its relation to the infestation of wild sea trout (*Salmo trutta* L.) off the west coast of Ireland in 1991. *Fisheries Research* **17**, 187-200.
- Tveiten, H., Bjørn, P. A., Johnsen, H. K., Finstad, B. & McKinley, R. S. (2010). Effects of the sea louse *Lepeophtheirus salmonis* on temporal changes in cortisol, sex steroids, growth and reproductive investment in Arctic charr *Salvelinus alpinus*. *J. Fish Biol.* **76**, 2318-2341.
- Ugedal, O., Berg, M., Bongard, T., Bremset, G., Kvingedal, E., Diserud, O. H., Jensås, J. G., Johnsen, B. O., Hvidsten, N. A. & Østborg, G. M. (2014a). Ferskvannsbiologiske undersøkelser i Surna. Sluttrapport for perioden 2009-2013. *NINA Rapport*, 129 s.
- Ugedal, O., Kroglund, F., Barlaup, B. & Lamberg, A. (2014b). Smolt - en kunnskapsoppsummering. *Miljødirektoratet. Rapport*, 128 s.
- Ugedal, O., Thorstad, E. B., Næsje, T. F., Saksgård, L., Reinertsen, H. R., Fiske, P., Hvidsten, N. A. & Blom, H. H. (2006). Biologiske undersøkelser i Altaelva 2005. *NINA Rapport*, 52 s.
- Urke, H. A., Kristensen, T., Arnekleiv, J. V., Haugen, T. O., Kjærstad, G., Stefansson, S. O., Ebbesson, L. O. E. & Nilsen, T. O. (2013). Seawater tolerance and post-smolt migration of wild Atlantic salmon *Salmo salar* × brown trout *S. trutta* hybrid smolts. *J. Fish Biol.* **82**, 206-227.

- Veselov, A. J., Sysoyeva, M. I. & Potutkin, A. G. (1998). The pattern of Atlantic salmon smolt migration in the Varzuga River (White Sea Basin). *Nordic J. Freshw. Res.* **74**, 65-78.
- Vikebø, F., Sundby, S., Ådlandsvik, B. & Fiksen, Ø. (2005). The combined effect of transport and temperature on distribution and growth of larvae and pelagic juveniles of Arcto-Norwegian cod. *ICES J. Mar. Sci.* **62**, 1375-1386.
- 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**.
- Vollset, K. W., Krontveit, R. I., Jansen, P. A., Finstad, B., Barlaup, B. T., Skilbrei, O. T., Krkosek, M., Romundstad, P., Aunsmo, A., Jensen, A. J. & Dohoo, I. (2015). Impact of parasites on marine survival of Atlantic salmon: a meta-analysis. *Fish and Fisheries*.
- Wagner, G. N., McKinley, R. S., Bjørn, P. A. & Finstad, B. (2003). Physiological impact of sea lice on swimming performance of Atlantic salmon. *J. Fish Biol.* **62**, 1000-1009.
- Wagner, G. N., McKinley, R. S., Bjørn, P. A. & Finstad, B. (2004). Short-term freshwater exposure benefits sea lice-infected Atlantic salmon. *J. Fish Biol.* **64**, 1593-1604.
- Walker, A. F. (1994). Sea trout and salmon stocks in the Western Highlands. In *Problems with Sea trout and salmon in the western Highlands*, s. 6-18. Pitlochry, Perthshire: Atlantic Salmon Trust.
- Wassmann, P., Slagstad, D., Riser, C. W. & Reigstad, M. (2006). Modelling the ecosystem dynamics of the Barents Sea including the marginal ice zone: II. Carbon flux and interannual variability. *Journal of Marine Systems* **59**, 1-24.
- Wells, A., Grierson, C. E., MacKenzie, M., Russon, I. J., Reinardy, H., Middlemiss, C., Bjørn, P. A., Finstad, B., Wendelaar Bonga, S. E., Todd, C. D. & Hazon, N. (2006). Physiological effects of simultaneous, abrupt seawater entry and sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infestation of wild, sea-run brown trout (*Salmo trutta*) smolts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **63**, 2809-2821.
- Wells, A., Grierson, C. E., Marshall, L., MacKenzie, M., Russon, I. J., Reinardy, H., Sivertsgård, R., Bjørn, P. A., Finstad, B., Wendelaar Bonga, S. E., Todd, C. D. & Hazon, N. (2007). Physiological consequences of “premature freshwater return” for wild sea-run brown trout (*Salmo trutta*) postsmolts infested with sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **64**, 1360-1369.
- Wendelaar Bonga, S. E. (1997). The stress response in fish. *Physiological Reviews* **77**, 591-625.
- Westerberg, H. (1982). Ultrasonic tracking of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), 2. Swimming depth and temperature stratification. *Report from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm* **60**, 102-120.
- Whalen, K. G., Parrish, D. L. & McCormick, S. D. (1999). Migration timing of Atlantic salmon smolts relative to environmental and physiological factors. *Trans. Am. Fish. Soc.* **128**, 289-301.
- Whelan, K. (1991). Disappearing Sea trout: Decline or collapse. *The Salmon Net* **23**, 24-31.

- Whelan, K. & Poole, W. R. (1996). The sea trout stock collapse, 1989-1992. In *The conservation of aquatic systems: Proceedings of a Seminar held on 18–19 February 1993* (Reynolds, J. D., red.), pp. 101-110. Dublin: Royal Irish Academy.
- Wright, D. W., Oppedal, F. & Dempster, T. (2016). Early-stage sea lice recruits on Atlantic salmon are freshwater-sensitive. *J. Fish Biol.* **akseptert**.
- Zydlewski, G. B., Haro, A. & McCormick, S. D. (2005). Evidence for cumulative temperature as an initiating and terminating factor in downstream migratory behavior of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **62**, 68-78.
- Økland, F., Thorstad, E. B., Finstad, B., Sivertsgård, R., Plantalech, N., Jepsen, N. & McKinley, R. S. (2006). Swimming speeds and orientation of wild Atlantic salmon post-smolts during the first stage of the marine migration. *Fisheries Management and Ecology* **13**, 271-274.
- Østerdahl, L. (1969). The smolt run of a small Swedish river. In *Salmon and trout in streams* (Northcote, T. G., red.), s. 205-215. H.R. MacMillan Lectures in Fisheries, University of British Columbia.
- Ådlandsvik, B. & Sundby, S. (1994). Modelling the transport of cod larvae from the Lofoten area. *ICES Mar. Sci. Symp.* **198**, 379-392.