

GONGUSEIÐAMYNDUN

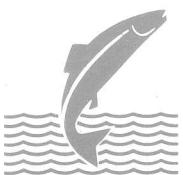
Valdimar Gunnarsson

Veiðimálastofnun VMST-R/88019

EINTAK BÓKASAFNS

VEIÐIMÁLASTOFNUN

VMST - R / 88019



VEIÐIMÁLASTOFNUN
Fiskeldisdeild

GÖNGUSEIÐAMYNDUN

Valdimar Gunnarsson

Veiðimálastofnun VMST-R/88019

INNGANGUR.

Eftir að seiði laxa (*Salmo salar* L.) hafa dvalið 1-6 ár í fersku vatn eiga sér stað mikill umskipti í lifi þeirra. Þessi umskipti hafa verið kölluð gönguseiðamýndun. Myndun gönguseiðabúnings hefur í för með sér útlits- og hegðunarbreyingar hjá fiskinum, ásamt lifeðlis- og lifefnafræðilegum breytingum, sem aðlaga fiskinn að lifi í söltu vatni. Ymsir umhverfispættir örva gönguseiðamýnduna sem einnig gengur til baka ef fiskurinn gengur ekki til sjávar.

Fjöldi yfirlitsgreina hefur verið skrifafundur um gönguseiðamýndun laxaseiða (Hoar 1976; Folmar og Dickhoff 1980; Wedemeyer og fl., 1980, 1981; Hasler og Scholz 1983; McKoewn 1984; Langdon 1985; McCormick og fl., 1987). Yfirlit yfir helstu breytingar sem eiga sér stað við gönguseiðamýndun er að finna í töflu 1.

AHRIF UMHVERFIS Á GÖNGUSEIÐAMÝNDUN.

Gönguseiðamýndun laxaseiða stjórnast aðallega af breytingu á daglengd, en einnig flýtir hátt hitastig þessari myndun, og lágt hitastig seinkar henni (Baggerman 1960; Wagner 1974; Wedemeyer og fl., 1980). Við náttúrulegar aðstæður eru það því aðallega daglengd, aukning dagsbirtu og hitastig sem stjórna því að seiði sem hafa náð lágmarksstærð fara í sjögöngubúning að vori. Ljóslostan (daglengdin) hefur því verið kölluð líffræðileg klukka sem gefur seiðunum boð um hvenær þau eiga að fara í sjögöngubúning (Eriksson og Lundqvist 1982). Ahrif hitastigs eru greinilegri eftir því sem norðar dregur þá seinkar gönguseiðamýndunni og seiðin fara seinna úr ánni. Miðað er við að hitastig árinnar þurfi að ná 10°C áður en seiðin byrja að ganga til sjávar. I nokkrum tilvikum hefjast göngur laxaseiða við 7°C , en seiðin byrja ekki að ganga úr ánni að neinu marki fyrr en hitastig árinnar fer yfir 10°C (Bakshtansky og fl., 1976; Ruggles 1980). I köldum vorum seinkar því gönguseiðamýndun í náttúrulegum vatnakerfum og hlý vor flýta gönguseiðamýndun og göngum seiða úr ánni (Melnikova 1970).

GÖNGUSEIDASTERD OG TIMI GÖNGUSEIDAMYNDUNAR.

Gönguseiðamýndunin hefst að hausti með því að þau seiði sem hafa náð stærðinni 8-12sm taka vaxtarkipp, og getur vaxtarhraðinn fimmfaldast á þeim seiðum. Smám saman hægir á vexti en vöxturinn er meiri um haustið og veturinn en hjá þeim seiðum sem ekki tóku pennan vaxtarkipp (Kristinsson og fl., 1985). Við það að hluti af seiðunum tekur vaxtarkipp verður mikill stærðarmunur og seiðin skipta sér í two hópa sem kallað hefur verið á erl. máli "upper mode" og "lower mode" (Thorpe og fl., 1980).

Laxaseiði þurfa að hafa náð lágmarkstærð um vorið til þess að gönguseiðamýndun geti átt sér stað. Stærstu og elstu seiðin fara fyrst í gönguseiðabúning á vorin og minni seiðin seinna (Evropeitseva 1958; Johnston og Eales 1970). Lágmarksstærðin er talin vera að meðaltali 12-13 sm (Farmer og fl., 1978; Saunders 1979). Minni seiði geta fengið silfurlit og önnur einkenni gönguseiðamýndunar eins og að hluta til aukið seltupol og uppstreymi, en aðrir eiginleikar þróast ekki fyrr en næsta vor þegar lágmarksstærð er náð (Saunders 1979; Wedemeyer og fl., 1981).

Stærð gönguseiða í ám hér á landi þar sem hún hefur verið mæld, hefur að meðaltali verið 12-13 sm (Poe 1975, Þór Guðjónsson, 1978; Vigfús Jóhannsson og fl., 1987). Aftur á móti er stærð gönguseiða úr Meðalfellsvatni meiri eða að meðaltali um 15 sm og er þetta í samræmi við erlendar rannsóknir um að gönguseiði úr stöðuvötnum séu stærri en gönguseiði úr ám (Vigfús Jóhannsson og fl., 1987). Einnig hefur komið fram að gönguseiði í Kanada og Svíþjóð eru stærri eftir því sem norðar dregur (Chadwick 1981; Valdimar Gunnarsson 1985). Rannsóknir benda til að gönguseiðastærð sé að hluta til arfgeng (Orciari og fl., 1987), og að hún geti verið mismunandi milli stofna.

ÚTLITSBREYTINGAR.

Við gönguseiðamýndun eiga sér stað miklar útlitsbreytingar á fiskinum. Laxaseiðin breyta um lit. Brúnguli liturinn og dökku flekkirnir á hliðunum sem einkenndi þau á ferskvatnsskeiðinu hverfur og í staðinn kemur silfurlitur. Brúnguli liturinn er neðst niðri í roðinu (dermis). I ysta lag roðsins (epidermis) safnast níturbasar sem gefa fiskinum silfurlitinn og þekja yfir

brúngula litinn. Samtímis því að fiskurinn verður silfurlitaður safnast fyrir litarefnið melanin í uggaendum og sporðenda og veldur því að þeir verða svartir (Johnston og Eales 1967, 1968, 1970). Með litarbreytingunum aðlaga laxaseiðin sig því að breyttum lifnaðarháttum þ.e. frá því að vera staðbundin við eitt ákveðið svæði á botni árinnar að því að lífa í yfirborði sjávar. Brúnguli liturinn er vel til fallin sem felulitur á dökkum botni árinnar og silfurliturinn hentar vel sem felulitur í efstu lögum sjávar. Gönguseiðamýndunin hefur einnig í för með sér að hreistrið verður mjög laust (Evropeitseva 1957). Seiðin verða því mjög viðkvæm fyrir öllu hnjasíki. Búkurinn verður mjóslegnari, og rennilegri holdastuðull seiðanna lækkar samfara gönguseiðamýndun (Hoar 1939). Holdastuðulinn finnst með hjálp jöfnu $K = W/L^2 \times 100$ þar sem W er þyngd í grómmum og L lengd i sentimetrum.

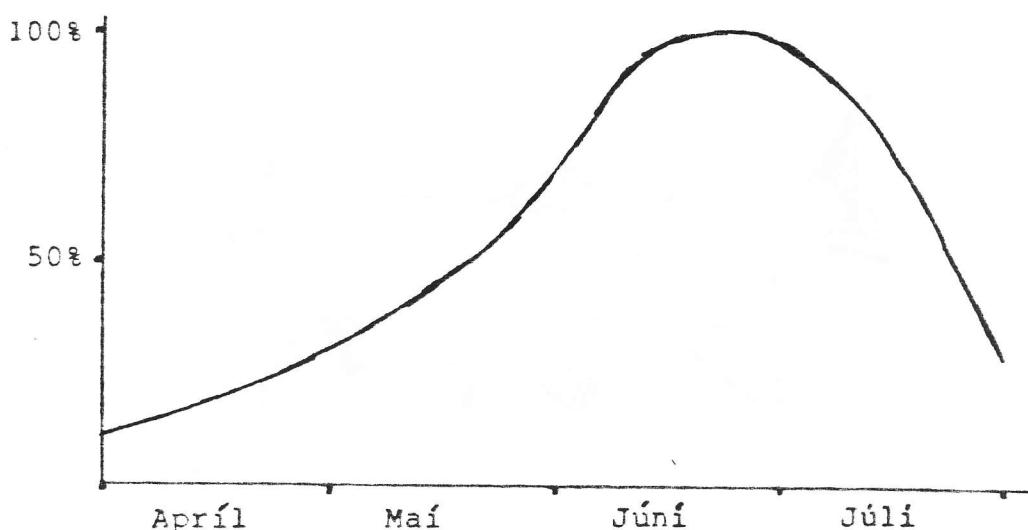
BREYTING A ATFERLI.

A uppvaxtarskeiðinu í ánni halda seiðin sig á einu ákveðnu svæði á árbotninum sem þau verja fyrir öðrum (Kallberg 1958). Þegar gönguseiðamýndunin á sér stað eykst loftmagnið í sundmaganum og seiðin fá meira uppstreymi (Saunders 1965). Fiskurinn leitar upp í vatnsmassann (Kallberg 1958) og byrjar að leita undan straumi (Lundqvist 1983; Eriksson 1984). Hæfileikar seiðanna til að synda á móti straumi minnka (Kutty og Saunders 1973; Thorpe og Morgan 1978). Arásargirni seiðanna minnkar og á leið sinni niður ána safnast seiðin saman í hópa (White og Huntsman 1938; Bakshtansky og fl., 1982). Þegar gönguseiðamýndunin á sér stað eru gönguseiðin mun meira á hreyfingu en laxaseiðin sem ekki fara í göngubúning um vorið (Evropeitseva 1957; Eriksson 1975). Einig leita seiðin meira í saltara vatn því lengra sem þau eru komin í gönguseiðamýndunni (Baggerman 1960; McInerney 1964).

SELTUPOL.

Seltupol laxaseiða eykst eftir því sem seiðin verða stærri (Huntsman og Hoar 1939; Parry 1958). Seltupol er ekki eingöngu háð stærð seiðanna og er seltupolið mest þegar seiðin fara í gönguseiðabúninginn, eins og sýnt er á mynd 1 (Huntman og Hoar

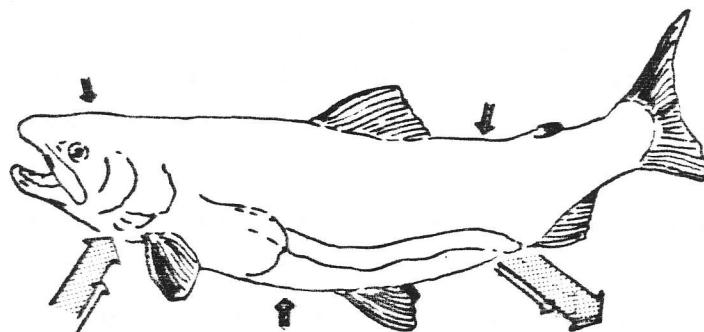
1939; Clarke og fl., 1985).



Mynd 1. Þróun gönguseiðabúnings (seltubúskapur) á vorin hjá seiðum við náttúrulegar aðstæður. Ef seiðin komast ekki úr ánni fara þau úr gönguseiðbúninginum og aðlaga sig aftur að lífinu í fersku vatni.

I ferskvatni streymir vatn inn í fiskinn, þar sem seltuinnihald fisksins ($10^{\circ}/\text{oo}$) er mun hærra en vatnsins ($0^{\circ}/\text{oo}$). Fiskurinn losar sig við þetta vatn sem þvag. Salttap bætir fiskurinn upp með þeirri fæðu sem fiskurinn neytir og með virkri upptöku á söltum úr vatni um tálkn og upptöku á söltum úr þvagi (Loretz og fl., 1982). I sjónum streymir vatn úr líkama fisksins og til að bæta vatnstapið þarf fiskurinn að drekka sjó. Við gönguseiðamýndunina eiga sér stað breytingar á vatnsbúskap fisksins sem gerir fiskinum kleift að drekka sjó og losa sig við saltið. Við gönguseiðamýndun þróast clorid-frumur í vélinda (Collie og Bern 1982) sem vinna saltið úr sjónum áður en það fer niður í maga. Saltið fer síðan með blóðinu upp í tálknin og þaðan er því síðan dælt út um clorid-frumur (Burton og Idler 1984). I clorid frumunum eru tvö ensim sem taka pátt í að losa fiskinn við salt, þ.e. Na^+/K^+ ATPase og succinic dehydrogenase (SDH). Magn þessara ensíma eykst þegar seiðin fara í gönguseiðabúning (McCartney 1976; Chernitskiy og Leonko 1983; Langdon og Thorpe 1984). Eftir að megnið af saltinu hefur verið tekið upp um

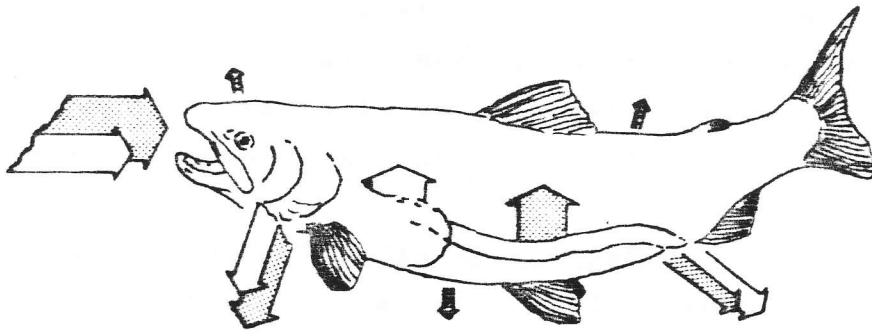
vélindað fer vatnið niður í maga og þaðan niður í þarma þar sem vatnið er tekið upp í gegnum parmaveggina (Loretz og fl., 1982).



SÖLT →

VATN →

Mynd 2. Í fersku vatni streymir vatnið inn í fiskinn. Fiskurinn losar sig við vatnið sem þvag. Tap á söltum bætir fiskurinn upp með virkri upptöku á söltum úr vatni um tálknin (Teikning Lárus Kristjánsson).



SÖLT →

VATN →

Mynd 3. Í sjó flæðir vatn úr líkama fisksins. Fiskurinn drekkur mikinn sjó til að bæta vatnstapið og losar sig við lítið af þvagi. Salt sem fiskurinn drekkur losar hann sig við með að dæla því út um tálknin (Teikning Lárus Kristjánsson).

HORMONABREYTINGAR.

Fjöldi breytinga verður á innkirtlakerfinu við gönguseiðamyndun, eins og aukning af thyroxine (T_4) og triiodothyronine (T_3) (Dickhoff og fl., 1978, 1982; Lindahl og fl., 1983). Þáttur T_4 í gönguseiðamynduninni er mjög óljós þar sem mjög mismunandi niðurstöður hafa fengist úr tilraunum (Hasler og Scholz 1983; Ewing og fl., 1984). Bent hefur verið á að liklegasta skyringin á aukningu á T_4 sé aukinn efnaskiptahraði, þar sem fiskurinn er mun meira á hreyfingu þegar gönguseiðamyndunin á sér stað (Simpson 1985). Ahrif T_3 hormónsins á gönguseiðamyndun eru einnig mjög óljós (Saunders og fl., 1985).

Aukning á hormónunum cortisol og corticosteroider, á sér einnig stað við gönguseiðamyndun (Langhorne og Simpson 1981; Specker og Schreck 1982). Með að gefa laxaseiðum cortisol hefur seltupol og SDH virkni aukist og adrenocorticotropin (ACTH) gjöf hefur synt aukningu í Na^+/K^+ ATPase og SDH og uggaendar hafa dökknað (Langdon og fl., 1984).

Fjöldi tilrauna sýnir að hormónið prolaktín stjórnar saltbúskapi hjá fiski í fersku vatni (Folmar og Dickhoff 1980). Prolaktín minnkar um vorið þegar gönguseiðamyndunin á sér stað (Hasler og Scholz 1983).

Við gönguseiðamyndun eykst fjöldi vaxtarfruma í heiladingli (Komourdjian og fl., 1976a). Með því að gefa fiski vaxtarhormóna hefur verið hægt að framkalla lengdarvöxt, lækka holdastuðul og framkalla dökka uggaenda (Komourdjian og fl., 1976b).

EFTNASKIPTI OG LIFEAFNAFRÉDILEGAR BREYTINGAR.

Við gönguseiðamyndun á sér stað aukning í vaxtarhraða (efnaskiptahraðanum) (Saunders og Henderson 1970), sem meðal annars kemur fram í aukinni súrefnisnotkun fisksins (Blake og fl., 1984; Higgins 1985). Þar sem fæða er takmörkuð og hitastig lágt um veturinn í ánni á meðan gönguseiðamyndunin stendur yfir, á sér stað veruleg minnkun á fituforða fisksins (Lovern 1934; Malikova 1957). Aukning í efnaskiptahraða við gönguseiðamyndun veldur einnig minnkun á glykogeni í lifur og vöðva (Malnikova 1957; Wendt og Saunders 1973).

Breyting á fitusýrusamsetningu fisksins hefur einnig verið mæld við gönguseiðamyndun (Lovern 1934) og er talið að þessar

breytingar hafi með vatnsbúskapinn að gera (Sheridan og fl., 1983).

GÖNGUSEIÐAMYNDUN - FERSKVATNSADLOGUN.

Ef gönguseiði komast ekki úr fersku vatni að vori fara þau úr gönguseiðabúnингnum og aðlaga sig aftur að lífinu í fersku vatni (Evropeiteva 1958). Við það að fara úr gönguseiðabúnингnum minnkar seltupol seiðanna (sjá mynd 1), silfurliturinn minnkar og öll önnur einkenni gönguseiðamyndunar ganga til baka (samantekt Valdimar Gunnarsson 1985). Hve langan tíma það tekur seiðin að fara úr gönguseiðabúnингnum er háð hitastigi. Eftir því sem hitastigið er hærra því styttri er sá tímí sem seiðin eru í gönguseiðabúnингi og því fljótari eru þau að fara úr honum (Zaugg og McLain 1976; samantekt Valdimar Gunnarsson 1985).

Gönguseiðamyndun á sér stað með aukinni í daglengd og ef seiðin komast ekki úr fersku vatni í lok júní þegar dag fer að stytta á ný, ganga þau til baka og aðlaga sig aftur að lifi í fersku vatni.

TILVITNANIR.

Baggerman, B., 1960. Factors in the diadromous migrations of fish. Symp. Zool. Soc. London, 1:33-60.

Bakshtansky, E.L., Barybina, I.A. and Nesterov, V.D., 1976. Changes in the intensity of downstream migration of Atlantic salmon smolts according to abiotic conditions. ICES. C.M. 1976/M:4:12pp.

Bakshtansky, E.L., Nesterov, V.D. and Nekludov, M.N., 1982. Changes in behaviour of Atlantic salmon (Salmo salar L.) smolts in the process of downstream migration. ICES. C:M. 1982/M:5: 23 pp.

Blake, R.L., Roberts, F.L. and Saunders, R.L., 1984. Parr-smolt transformation of Atlantic salmon (Salmo salar): Activities of two respiratory enzymes and concentrations of mitochondria in the liver. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 41: 199-203.

Burton, M.P. and Idler, D.P., 1984. Can Newfoundland landlocked salmon (Salmo salar L.) adapt to sea water? J.Fish Biol. 24:59-64.

Chadwick, E.M.P., 1981. Biological characteristics of Atlantic

- salmon smolts in Western Arm Brook Newfoundland. Can.Tech. Rep.Fish.Aquat.Ser. 1024:45 bls.
- Chernitskiy, A.G. and Loenko, A.A., 1983. The osmoregulatory system and possible ways and differentiation in ecological forms of Atlantic salmon (Salmo salar (Salmonidae)). J. Ichthyology, 23(6):84-94.
- Clarke, W.C., Lundqvist, H. and Eriksson, L.-O., 1985. Accelerated photoperiod advances seasonal cycle of seawater adaptation in juvenile Baltic salmon (Salmo salar L.). J.Fish Biol. 26:29-35.
- Collie, N.L. and Bern, H.A., 1982. Changes in intestinal fluid transport associated with smoltification and seawater adaptation in coho salmon (Oncorhynchus kisutch Walbaum). J.Fish Biol. 21:337-348.
- Dickhoff, W.W., Folmar, L.C. and Gorbman, A., 1978. Changes in plasma thyroxine during smoltification of coho salmon (Oncorhynchus kisutch). Gen.Comp.Endocrinol. 36:229-232.
- Dickhoff, W.W., Folmar, L.C., Mighell, J.L. and Mahnken, C.V.W., 1982. Plasma thyroid hormones during smoltification of yearling and underyearling coho salmon and yearling chinook salmon and steelhead trout. Aquaculture, 28:39-48.
- Eriksson , L.-O., 1975. Diel and annual locomotor activity rhythms in some fresh water fish species with special reference to the seasonal inversion in salmonids. Ph.D. thesis, University of Umeå, Sweden.
- Eriksson, L-O. and Lundqvist, H., 1982. Circannual rhythms and photoperiod regulation of growth and smolting in Baltic salmon (Salmo salar L.). Aquaculture, 28:113-121.
- Eriksson, T., 1984. Adjustment in annual cycles of swimming behaviour in juvenile Baltic salmon in fresh and brackish water. Trans. Am.Fish.Soc. 113(4):467-71.
- Evropeitseva, N.V., 1957. Transformation to smolt stage and downstream migration of young salmon. Uch.Zap.Leningr. GOS. Univ., No. 228. Seriia Biologicheskikh Nauk No. 44:117-154. (Fish.Res.Bd.Transl.Ser. No.234, 1959).
- Evropeitseva, N.V., 1958. Experimental analysis of the young salmon (Salmo salar L.) in the stage of transition to life in sea. Rapp.P.-v.Reun.Cons.int.Explor.Mer. 148:29-39.
- Ewing, R.D., Evenson, M.D., Birks, E.K. and Hemmingsen, A.R., 1984. Indices of parr-smolt transformation in juvenile steelhead trout (Salmo gairdneri) undergoing volitional release at Cole Rivers Hatchery, Oregon. Aquaculture, 40:209-221.

- Farmer, G.J., Ritter, J.A. and Ashfield, D., 1978. Seawater adaptation and parr-smolt transformation of juvenile Atlantic salmon (Salmo salar L.). J.Fish.Res.Bd.Can. 35:93-100.
- Folmar, L.C. and Dickhoff, W.W., 1980. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids. A review of selected literature. Aquaculture, 21:1-37.
- Hasler, A.D. and Scholz, A.T., 1983. Olfactory, imprinting and homing in salmon. Zoophysiology Vol. 14. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York, Tokyo, 134 pp.
- Higgins, P.J., 1985. Metabolic difference between Atlantic salmon (Salmo salar) parr and smolts. Aquaculture, 45:33-53.
- Hoar, W.S., 1939. The weight-length relationship of the Atlantic salmon J.Fish.Res.Bd.Can. 4:441-460.
- Hoar, W.S., 1976. Smolt transformation: Evolution, behavior, and physiology. J.Fish.Res.Bd.Can. 33:1234-52.
- Huntsman, A.G. and Hoar, W.S., 1939. Resistance of Atlantic salmon to sea water. J.Fish.Res.Bd.Can. 4:409-411.
- Johnston, C.E. and Eales, J.G., 1967. Purines in the integument of the Atlantic salmon (Salmo salar) during parr-smolt transformation. J.Fish.Res.Bd.Can. 24:955-964.
- Johnston, C.E. and Eales, J.G., 1968. Influence of temperature and photoperiod on guanine and hypoxanthine levels in skin and scales of Atlantic salmon (Salmo salar) during parr-smolt transformation. J.Fish.Res.Bd.Can. 25:1901-1909.
- Johnston, C.E. and Eales, J.G., 1970. Influence of body size on silvering of Atlantic salmon (Salmo salar) at parr-smolt transformation. J.Fish.Res.Bd.Can. 27:983-987.
- Kallberg, H., 1958. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (Salmo salar L. and Salmo trutta L.). Rep.Inst. Freshwater Res. Drottningholm 39:55-98.
- Komourdjian, M.P., Saunders, R.L. and Fenwick, J.C., 1976a. Evidence for the role of growth hormone as a part of "light - pituitary axis" in growth and smoltification of Atlantic salmon (Salmo salar). Can.J.Zool. 54:544-51.
- Komourdjian, M.P., Saunders, R.L. and Fenwick, J.C., 1976b. The effect of procine somatotropin on growth, and survival in seawater of Atlantic salmon (Salmo salar) parr. Can.J.Zool. 54:531-35.
- Kristinsson, J.B., Saunders, R.L. and Wiggs, A.J., 1985. Growth

- dynamics during the development of bimodal length-frequency distribution in juvenile Atlantic salmon (Salmo salar L.). Aquaculture, 45:1-20.
- Kutty, M.N. and Saunders, R.L., 1973. Swimming performance of young Atlantic salmon (Salmo salar) as affected by reduced ambient oxygen concentrations. J.Fish.Res.Bd.Can. 30:223-227.
- Langdon, J.S., 1985. Smoltification physiology in the culture of salmonids. In: Recent advances in Aquaculture. Vol. 2 (eds. J.F. Muir and R.J. Roberts). pp.79-118. Croom Helm, London and Sydney, Westview Press, Bolder, Colorado.
- Langdon, J.S. and Thorpe, J.E., 1984. Response of the gill Na⁺/K⁺ ATPase activity, succinic dehydrogenase activity and chloride cells to seawater adaption in Atlantic salmon (Salmo salar L.), parr and smolt. J.Fish Biol. 24:323-331.
- Langdon, J.S., Thorpe, J.E. and Roberts, R.J., 1984. Effects of cortisol and ACTH on gill Na⁺/K⁺ ATPase, SDH and chloride cells in juvenile Atlantic salmon (Salmo salar L.). Comp.Biochem.Physiol. 77A(1):9-12.
- Langhorne, P. and Simpson, T.H., 1981. Natural changes in serum cortisol in Atlantic salmon (Salmo salar L.) during parr-smolt transformation. I: Stress and Fish (ed. A.D. Pickering), pp.349-50. Academic Press, New York.
- Lindahl, K., Lundqvist, H. and Rydevik, M., 1983. Plasma thyroxine levels and thyroid gland histology in Baltic salmon (Salmo salar L.) during smoltification. Can.J.Zool. 61:1954-58.
- Loretz, C.A., Collie, N.L., Richman, III, N.H. and Bern, H.A., 1982. Osmoregulatory changes accompanying smoltification in coho salmon. Aquaculture, 28:67-74.
- Lovern, J.A., 1934. Fat metabolism in fishes. V. The fat of the salmon in its young freshwater stages. Biochem.J. 28:1961-1963.
- Lundqvist, H., 1983. Precocious sexual maturation and smolting in Baltic salmon (Salmo salar L.): Photoperiodic synchronization and adaptive significance of annual biological cycles. Akademisk avhandling. Dept. of Ecological Zoology, Univ. of Umeå, Sweden. 21pp.
- Lundqvist, H., Clarke, W.C., Eriksson, L.-O., Funegård P. and Engström B., 1986. Seawater adaptability in three different river stocks of Baltic salmon (Salmo salar L.) during smoltling. Aquaculture, 52:219-229.
- Malikova, E.M., 1957. Biochemical analysis of young salmon at the time of their transformation to a condition close to the smolt stage, and during retention of smolts in fresh

- water. Tr.Latv.Otdel.VNIRO Vol. II:241-255. (Transl. from Russian by Fish.Res.Bd.Can.Transl.Ser. No.232 1959).
- McCartney, T.H., 1976. Sodium-potassium dependent adenosine triphosphatase activity in gills and kidneys of Atlantic salmon (Salmo salar). Comp.Biochem.Physiol. 53A:351-353.
- McCormick, S.D. and Saunders R.L., 1987. Preparatory physiological adaptions for marine life of salmonids: Osmoregulation, growth, and metabolism. American Fisheries Society Symposium 1:211-229.
- McKeown, B.A., 1984. Fish Migration. Croom Helm Publishers Ltd., Beckenham, England, 230pp.
- McInerney, J.E., 1964. Salinity preference: an orientation mechanism in salmon migration. J.Fish.Res.Can. 21:995-1018.
- Melnikova, M.N., 1970. Some features of young Atlantic salmon (Salmo salar L.) in several rivers in the White Sea Basin. J.Ichthy. 10(3):311-319.
- Orciari, R.D., Mysling D. and Leonard, G., 1987. Time of migration and growth of two introduced strains of Atlantic salmon in a Southern New England Stream. American Fisheries Society Symposium 1:560.
- Parry, G., 1958. Size and osmoregulation in salmonid fishes. Nature, 181:1218-1219.
- Poe, P.H., 1975. Estimation of smolt survival tagging experiments in 1975. II. Comparison of natural and hatchery Atlantic salmon smolts. Part A. The 1975 smolt outmigration of the Ellíðá River. Activity report. UNDP. Iceland, Salmon and Trout Res. 50pp.
- Ruggles, C.P., 1980. A review of the downstream migration of Atlantic salmon. Can.Tec.Rep.Fish.Aquat.Sci. No.952:39pp.
- Saunders, R.L., 1965. Adjustment of buoyancy in young Atlantic salmon and brook trout by changes in swimbladder volume. J.Fish.Res.Bd.Can. 22:335-350.
- Saunders, R.L., 1979. Physiological and behavioral parameters involved in salmonid smolting with particular reference to Atlantic salmon. ICES. C.M. 1979/M:22: 16 pp.
- Saunders, R.L. and Henderson, E.B., 1970. Influence of photoperiod on smolt development and growth of Atlantic salmon, (Salmo salar). J.Fish.Res.Bd.Can. 27:1295-1311.
- Saunders, R.L., McCormick, S.D., Henderson, E.D., Eales, J.G. and Johnston, C.E., 1985. The effect of orally administered 3,5,3-triiodo-L-thyronine on growth and salinity tolerance of Atlantic salmon (Salmo salar L.). Aquaculture, 45:143-156.

- Sheridan, M.A., Allan, W.V. and Kerstetter, T.H., 1983. Seasonal variations in the lipid composition of the steelhead trout (Salmo gairdneri Richardson), associated with parr-smolt transformation. J.Fish Biol. 23:125-134.
- Simpson, T.H., 1985. Epilogue. Aquaculture, 45:395-98.
- Specker, J.L. and Schreck, C.B., 1982. Changes in plasma corticosteroids during smoltification of coho salmon (Oncorhynchus kisutch). Gen.Comp.Endocrinol. 46:53-58.
- Thorpe, J.E. and Morgan, R.I.G., 1978. Periodicity in Atlantic salmon (Salmo salar L.) smolt migration. J.Fish Biol. 12: 541-48.
- Thorpe, J.E., Morgan, R.I.G., Ottaway, E.M. and Miles, M.S., 1980. Time of divergence of growth groups between potential 1+ and 2+ smolts among sibling Atlantic salmon. J.Fish Biol. 17:13-21.
- Valdimar Gunnarsson, 1985. Biologisk bakgrunn for kulturbetinget fiske av laks: En litteraturstudie. Kandidatoppgave i Akvakultur, Institutt for Fiskerifag, Universitetet i Tromsø. 155 s.
- Vigfús Jóhannsson, Sigurður Már Einarsson og Jónas Jónasson, 1987. Stærð gönguseiða í hafbeit. Eldisfréttir, 3(4):20-26.
- Wagner, H.H., 1974. Photoperiod and temperature regulation of smolting in steelhead trout (Salmo gairdneri). Can.J.Zool. 52:219-234.
- Wedemeyer, G.A., Saunders, R.L. and Clarke, W.C., 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids. Mar.Fish.Rev. 42(6):1-14.
- Wedemeyer, G. A., Saunders, R.L. and Clarke, W.C., 1981. The hatchery environment required to optimize smoltification in the artificial proagation of anadromous salmonids. In: Bio-Engineering Symposium for Fish Culture (FCS. Publ.1): 6-20.
- Wendt, C.A.G. and Saunders, R.L., 1973. Changes in carbohydrate metabolism in young Atlantic salmon in response to various forms of stress. Int.Atl.Salm.Symp.Spec.Publ.Ser. 4:55-86.
- White, H.C. and Huntsman, A.G., 1938. Is the local behavior in salmon heritable? J.Fish.Res.Bd.Can. 4:1-18.
- Þór Guðjónsson, 1978. The Atlantic salmon in Iceland. J.Agric.Res.Icel. 10(2):11-39.
- Zaugg, W.S. and McLain, L.R., 1976. Influence of water

temperature on gill sodium, potassium - stimulated ATPase activity in juvenile coho salmon (Oncorhynchus kisutch). Comp.Biochem.Physiol. 54A:419-421.

Tafla 1. Helstu breytingar sem eiga sér stað við gönguseiðamyndun.

UTLITSBREYTINGAR

- Seiðin missa brúngula litinn og verða silfurlituð og fá svarta uggaenda og sporðenda.
- Hreistrið verður lausara.
- Holdastuðullinn lækkar.

BREYTING A HEÐDUN

- Atferli seiðanna breytist þannig að þau hætta að halda sig við botn og verja eitt ákveðið svæði.
- Uppstreyymi seiðanna eykst og þau halda sig ofar í vatnsmassanum. Seiðin byrja að leita undan straumi.

SELTUÞOL

- Ymsar lifeðlisfræðilegar breytingar eiga sér stað sem auka seltupol seiðanna.
- Vatnsbúskapur seiðanna miðast við að dæla söltum úr líkamanum, í staðinn fyrir að pumpa þeim aktíft inn í líkamann fyrir gönguseiðamyndun.
- Aukning er í fjölda clorid-fruma og magni af ensínum sem taka pátt í að pumpa salti úr líkamanum.

VÖXTUR

- Vaxtarhraði eykst við gönguseiðamyndun. Fiskurinn gengur á fituforða sinn og holdastuðull lækkar.