



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2021 60 stp

Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning (MINA)

Hvordan påvirker vannkvaliteten i fire bekker livshistoriestrategien til ørreten (*Salmo trutta*) i Råsjøen?

How does the water quality in four tributaries affect
the life history traits of brown trout (*Salmo trutta*) in
Lake Råsjøen?

Mikael Jørgensen

Master i Naturforvaltning

Forord

Denne masteroppgaven ble skrevet for fakultetet for miljøvitenskap og naturforvaltning (MINA) ved Norges miljø- og biovitenskapelige universitet (NMBU), og markerer avslutningen på min mastergradsutdanning innenfor naturforvaltning. Professor Thron O. Haugen (NMBU) og forsker Ruben A. Pettersen har vært mine veiledere. En stor takk rettes til Thron for hjelp til biten med statistiske analyser, og til Ruben for god opplæring og veiledning under feltarbeidet. Begge har også vært til stor hjelp under skriveprosessen.

Jeg vil også takke alle som hjalp meg under feltarbeidet, herunder Knut Magnus Wold, Rune T. Johnsen, Thor Bjørn R. Thorkildsen, Andreas Frøsland m.fl. Jeg vil også takke Nils Thomas Fearnley for lån av båt og hytte, noe som gjorde feltarbeidet og oppholdet på Råsjøen til en lettere og trivelig affære.

Til slutt vil jeg takke Norges jeger- og fiskerforbund (NJFF), avdeling Akershus, for lån av nødvendig feltutstyr og for å kunne ta del i dette spennende prosjektet.

Alle fotografier i oppgaven er tatt av meg.

Ås, november, 2021

Mikael Jørgensen

Innholdsfortegnelse

Forord	2
Sammendrag	6
Abstract	7
1. Innledning.....	9
2. Materiale og metode.....	15
2.1 Bakgrunnen for dette prosjektet	15
2.2 Områdebeskrivelse	15
2.2.1 Råsjøen og nedbørsfeltet.....	15
2.2.2 Detaljert om studiebekkene og kalkingsstrategi	18
2.3 Materiale og metode i felt.....	19
2.3.1 PIT-merker (Passive Integrated Transponder).....	19
2.3.2 PIT-stasjoner og antennesystemer	20
2.3.3 Back Pack-Reader	21
2.3.4 Merking av ørret	22
2.3.5 Måling av abiotiske faktorer i bekkene.....	25
2.4 Labarbeid	26
2.4.1 Vannprøver	26
2.4.2 Skjellprøver.....	26
2.4.3 Diametermåling av egg	27
2.4.4 Vektmålinger av egg	28
2.5 Kvantitative analyser	30
2.5.1 Data og databehandling.....	30
2.5.2 Vannkjemidata	30
2.5.3 Merke- og gjenfangstdata	31
2.5.4 Fiskedata	31
2.5.4.1 PIT-antennar, BPR og merke-gjenfangst-data	31
2.5.4.2 Datavask	31
2.5.4.3 Sammensveising og ferdigstilling av fiskedata (PIT- BPR-, og merke- gjenfangst-data)	32
2.5.5 Statistikk	32
2.5.6 Analyser av egg.....	34
2.5.7 Tetthetsestimater og analyser av førsteårsvekst.....	34

2.5.8 Analyser av gytetid	35
2.5.9 Merke-gjenfangstanalyser (CMR)	36
3. Resultater.....	39
3.1 Vannkjemi	39
3.1.1 Vannprøver	39
3.1.2 pH og temperatur	42
3.1.2.1 Bekk A.....	42
3.1.2.2 Bekk B.....	43
3.1.2.3 Bekk C.....	44
3.1.2.4 Bekk D.....	45
3.2 Egg.....	46
3.2.1 Eggdiameter	47
3.2.1.1 Korrelasjoner med eggdiameter	47
3.2.2 Egg tørrvekt	51
3.2.2.1 Korrelasjoner med tørrvekt hos egg	51
3.3 Fiskevekst og lengdefordeling.....	53
3.3.1 Tetthetsestimater og fiskelengde etter første vekstsesong (førsteårsvekst)	55
3.3.2 Korrelasjoner med førsteårsvekst hos gytefisk	56
3.4 Bekkebruk og overlevelse	58
3.4.1 Oppholdstid på bekken under gyting	58
3.4.2 Overlevelse og vandring mellom bekker (CAS-analysene).....	63
3.5 Andre viktige observasjoner	66
4. Diskusjon.....	67
4.1 Vannkjemi	67
4.2 Egg.....	68
4.3 Førsteårsvekst og yngeltetthet	70
4.4 Gytetid	71
4.5 Overlevelse	73
4.6 Bekkebytte	74
5. Konklusjon og videre anbefalinger	76
Kilder.....	78
Appendix	88
A1. Beskrivelse av bekkene.....	88

A1.1 Bekk A: Elsjøbekken	88
A1.2 Bekk B: Stårsjøbekken.....	89
A1.3 Bekk C: Botnetjernsbekken	91
A1.4 Bekk D: Trasletjernsbekken.....	91
A.2. Koordinater til innsjøer i nedbørsfeltet.....	93
A.3. Analysemetoder på lab	93
A4. Egg.....	94
A5. Kjønnssfordeling hos registrert gytefisk i bekkene 2020.....	96
A6. CAS-analyser.....	96
A7. Vannprøver for alkalitet og pH høsten 2020	99

Sammendrag

Forsuring av norske vassdrag som følge av sur nedbør har vært et problem gjennom hele 1900-tallet. Dette har fått fatale konsekvenser for mange fiskebestander spesielt i Sør-Norge. Kombinasjonen av lave pH-verdier og høye verdier av labilt aluminium er spesielt giftig for fisken i ulike livsstadier. Kalking av norske vassdrag har hjulpet til med å øke pH-verdien i vassdragene igjen og ført til at mange fiskebestander er kommet tilbake i god tilstand. Likevel er surt vann fortsatt et problem for fiskebestander i mange elver og innsjøer. Spesielt under snøsmelting om våren og ved kraftig regnfall har vannkvaliteten vist seg å være veldig dårlig mange steder. I denne oppgaven undersøkte jeg derfor hvordan ørreten (*Salmo trutta* L.) tilpasset seg til det ulike kalkingsregimet i fire bekker, som renner ut Råsjøen, som er en innsjø på Østlandet. Her har Norges Jeger- og Fiskerforbund (NJFF) hatt et overvåkningsprosjekt av ørreten siden 2015. Jeg ville derfor kombinere bruken av allerede eksisterende merke- og gjenfangstdata med egen innsamling av data for å se nærmere på ørretens liv og tilpasninger i denne innsjøen. Jeg brukte PIT-teknologi (Passive Integrated Transponder) for merking og gjenfangst, og dermed for å se ørretens bruk av bekkene. I tillegg samlet jeg inn egg fra gytemoden hunnfisk og skjell fra samtlige fisk for å gjøre undersøkelser på henholdsvis eggstørrelser og førsteårsvekst. Ved bruk av temperatur- og pH-loggere, samt gjennom vannprøver, fikk jeg oversikt over viktige kjemiske variabler i bekkene som temperatur, pH, labilt aluminium, syrenøytraliseringskapasitet, kalsium og totalt organisk karbon. Forventningene var at vannkjemien skulle gjenspeile seg i de ulike kalkingsregimene og at ørretens livshistoriestrategi igjen skulle gjenspeile seg i den ulike vannkjemien i bekkene. Jeg fant at: (I) Vannkjemien i stor grad kunne gjenspeile seg i de ulike kalkingsregimene i bekkene. Bekken som var fullkalket hadde best vannkjemi (pH, ANC og LAI), og bekken som hadde vært lengst uten kalktilsetninger, hadde dårligst vannkjemi. (II) De ulike kalkingsregimene hadde ikke effekter på variasjonen i eggdiameter eller egg tørrvekt. Derimot var eggdiameteren svakt positivt korrelert med fiskelengde. (III) Førsteårsveksten (lengden etter første vekstsesong) var ikke veldig ulik mellom bekkene, men var negativt korrelert med gjennomsnittlig fisketetthet og gjennomsnittlig årlig innen-bekk variasjon i pH (pH-differanse). (IV) Variasjonen i tid brukt på gyting var noe forskjellig mellom bekkene, der den gjennomsnittlige gytetiden var kortere i bekkene med dårligere vannkjemi. (V) Overlevelsen var negativt korrelert med både fiskelengde og med gjennomsnittlig årlig pH-differanse. (VI) Ørreten i bekken med dårligst vannkjemi, og i bekken med best vannkjemi, hadde de største sannsynlighetene for å bytte bekk fra et år til det

neste, og denne sannsynligheten var sterkt positivt korrelert med fiskelengde. Ørreten i de øvrige to bekkene med middels god vannkjemi hadde gjennomgående lave årlige sannsynligheter for å migrere til annen bekk for alle fiskelengder. Dette var noe overraskende da jeg forventet at sannsynligheten for å bytte bekk skulle være minst i bekken med best vannkjemi. Det var også overraskende å ikke finne noen korrelasjoner mellom egg og vannkjemi. Funnene indikerer uansett at ørreten i Råsjøen viser ulike grader av tilpasninger og effekter, som i flere livsstadier kan kobles til vannkjemi. Forholdene, spesielt i bekkene med minst kalktilsetninger, er dårlige. Her burde det tas i vurdering å gjenopprette kalkingen i nedbørsfeltet. Forholdene i bekken som er fullkalket, virker gode og bekrefter tidligere dokumentasjon på at kalking har gode effekter på vannkemiske faktorer. Det virker også som de biologiske forholdene er bra for fisken i denne bekken i sammenlikning med de ukalkede bekkene. Bekken som kun var delvis kalket hadde også tilsynelatende gode forhold med tanke på yngeltetthet, og viser at rekrutteringen kan være bra også i bekker som kun har begrensede kalktilsetninger.

Abstract

Acidification of Norwegian surface waters, caused by acid rain, has been a problem throughout the entire 20th century. This acidification led to fatal consequences to many fish stocks, especially in southern Norway. The combination of low pH and high concentrations of labile aluminum is toxic to fish in different life stages. Liming of Norwegian surface waters has contributed to increase the pH, leading to recovery of many fish stocks. Nevertheless, acidified water is still a problem, and affects the fish stocks in several lakes and rivers to this day. Especially during spring snowmelt and heavy rainfalls occurring the rest of the year, the water quality has proved to be very poor in several places. In this thesis I wanted to study if brown trout (*Salmo trutta* L.) have adapted to their respective liming regimes in four tributaries, which has their outlet into the same lake (Lake Råsjøen) in Eastern Norway. This thesis is a part of an ongoing monitoring project of brown trout since 2015, where the Norwegian Association of Hunters and Anglers (NJFF) has the management. I therefore aimed to combine existing mark and recapture data, with own data, to explore the brown trout's life histories and adaptations in this system. I used PIT-telemetry (Passive Integrated Transponder) for among-stream migration and survival estimation. In addition, I collected eggs from spawning female brown trout, and scales from all individuals, to measure egg sizes

and first year growth, respectively. I managed to get an overview of some important chemical variables in the tributaries by measuring temperature, pH, labile aluminum, acid neutralizing capacity, calcium, and total organic carbon. My expectations were that the water chemistry would reflect in the different liming regimes, and that brown trout's life history traits would correlate with the water chemistry in the different tributaries. I found that: (I) The water chemistry reflected the liming regimes of the tributaries. The tributaries that were fully limed also had the best water quality, while the tributary with the longest time without supplements of lime, had the poorest water quality. (II) The different liming regimes did not correlate with variation in neither egg diameter nor egg dry weight. However, the egg diameter was positively correlated with fish length. (III) The first year growth (fish-scale based back-calculated length after first growth season) varied little between tributaries, but was negatively correlated with both average fish density and annual pH fluctuations. (IV) The variation in time spent in tributaries during the spawning period was somehow different between the tributaries, where the average time spent was shorter in tributaries with poorer water quality. (V) The annual survival was negatively correlated with fish length and annual pH fluctuations. (VI) The brown trout in the tributary with the poorest water quality and in the tributary with the best water quality, had the highest yearly probability of migrating to other tributaries. This probability was also strongly correlated with fish length. The brown trout in the last two tributaries, which had mediocre water chemistry, had predicted low yearly probability of migrating to other tributaries throughout all fish lengths. This was somewhat surprising, as I expected the probability of migration to be the lowest in the tributary with the best water quality. It was also surprising to find no correlation between egg diameter or egg dry weight and water quality. Anyhow, the findings in this study indicates that the brown trout in Lake Råsjøen shows certain degrees of adaptations and effects, that in several stages and aspects of its life history can be linked to water quality. The findings in this study also indicates that the conditions in the tributaries without supplements of lime, is poor. To resume the liming regimes in those tributaries should be considered. The condition of the fully limed tributary seems good and confirms earlier documentation that liming has good effects on water quality. It also seems like the biological conditions for fish is good in this tributary, in comparison with the tributaries that's without lime supplements. The partly limed tributary also had good juvenile densities, which shows that even partly limed tributaries can have decent recruitment.

1. Innledning

Langtransportert luftforurensning i form av sur nedbør, fra industri lenger sør i Europa, var et stort problem gjennom hele 1900-tallet. Det ble oppdaget at dette førte til massiv fiskedød, særlig sør i Norge (Henriksen m.fl., 1989). Etter at dette problemet toppet seg utover 70-tallet har effektene av sur nedbør vært høyt prioritert i norsk miljøpolitikk. Internasjonale avtaler for å begrense utslippet av disse sure gassene (nitrogenoksid - NO_x og svoveldioksid SO_2) har vært med på å dempe problemet kraftig. Likevel kan en fremdeles se flere spor av denne sure nedbørsperioden i dag, både i akvatiske og terrestriske miljøer (Lier-Hansen m.fl., 1986, Mathismoen, 1995). Det er i kraftige nedbørsperioder, samt under snøsmeltingen om våren at de største avrenningene av sure forbindelser drenerer ut i vassdragene fra nedbørsfeltene. Disse episodene er derfor de mest kritiske for de akvatiske økosystemene (Lier-Hansen m.fl., 1986).

Laksefisk er utsatt ved lav pH, og da spesielt i kombinasjon med aluminium (Al) som kan bli reaktivt og giftig for fisken i ulike livsstadier (Sayer m.fl., 1993, Malcolm m.fl., 2014). Al forekommer naturlig i relativt store mengder i grunnfjell og jordsmonn, men er ved normal pH bundet i stabile forbindelser i jorda. Likevel kan sur nedbør over tid løse opp Al-forbindelsene og drenere disse ut i nedbørsfeltets vassdrag, der de kan forkomme som reaktive og toksiske former for fisk (Lier-Hansen m.fl., 1986). Økt inkubasjonstid for egg, små larver og deformasjon i fiskeskjellet, i tillegg til redusert produksjon av egg, redusert fertilitet og gytesuksess er noen av effektene av giftig Al (Sayer m.fl., 1993, Malcolm m.fl., 2014). I verste fall kan reaktivt Al som polymeriserer seg på gjellene til fisken føre til ubalanse i ionereguleringen, samt respirasjonsproblemer som igjen kan forårsake akutt kvelning og død (Booth m.fl., 1988, Poléo, 1995, Sparling og Lowe, 1996, Kroglund m.fl., 2008). Prosessen skjer ved at løse og positivt ladde Al-forbindelser i surt vann binder seg til negativt ladde overflater, som på fiskens gjeller, når pH øker fra lave verdier. Effekten er spesielt kritisk i pH-intervallet 5–6, og effekten blir sterkere desto raskere pH-økningen skjer (Poléo m.fl., 1994, Poléo, 1995). Dette fenomenet er spesielt vanlig i blandsoner der mer basisk vann møter surt vann, f.eks. der to vassdrag møter hverandre (Poléo m.fl., 1994, Borgstrøm og Hansen, 2000, Malcolm m.fl., 2014). Giftigheten av Al er også temperaturavhengig da giftigheten øker med stigende temperatur (Poléo m.fl., 1991, Poléo og Muniz, 1993). En studie har vist at dødeligheten er høy, spesielt for laksesmolt, når pH lå på 5 ved temperaturer over 10°C (Poléo og Muniz, 1993). Trolig er effekten av giftig Al mer

kritisk for yngel og småfisk enn for større fisk. Relativt gjelleareal i forhold til kroppsstørrelse, er større hos mindre fisk, og de skadelige ionefluksene går dermed raskere i utvekslingsområdet hos småfisk i kontakt med surt vann (Schofield, 1976, Reimers og Døving, 1992).

Det er flere kjemiske faktorer som kan påvirke giftigheten av Al og hvordan Al påvirker fisken. Studier har sett på ørretens overlevelse i forhold til både kalsium (Ca), pH, organisk karbon og syrenøytraliseringskapasitet (ANC – Acid-Neutralizing Capacity) i sure vassdrag med labilt aluminium (LAl) (McCartney m.fl., 2003, Malcolm m.fl., 2014, Hesthagen m.fl., 2016, Gensemer m.fl., 2018). Med LAl menes løst (monomerisk), uorganisk og positivt ladd aluminium (Hindar m.fl., 2015). Dette er formen for aluminium som er antatt å være viktigst i forbindelse med giftighet hos fisk (Driscoll, 1984). Både kalsium og totalt organisk karbon kan redusere giftigheten av LAl (Baker, 1981, Booth m.fl., 1988, Henriksen m.fl., 1989, Kroglund m.fl., 2008). Kalsium øker pH slik at LAl går tilbake til ikke-reaktive (ikke toksiske) forbindelser (Booth m.fl., 1988, Kroglund m.fl., 2008), mens totalt organisk karbon (TOK) binder til seg LAl når den er reaktiv og gjør den om til stabile forbindelser (Baker, 1981, Henriksen m.fl., 1989). ANC er også en viktig faktor, fordi den sier noe om bufferevnen til vannet og hvor mye sur tilførsel som skal til før pH synker (Hesthagen m.fl., 2016).

Kalking av vassdrag har hatt godt dokumenterte effekter for å kompensere for effektene av sur nedbør og sur avrenning fra nedbørsfeltet, og er i dag den vanligste og viktigste metoden for å avbøte for sur nedbør (Lier-Hansen m.fl., 1986). Kalkingspraksisen i Norge ble igangsatt i det offentlige for alvor på starten av 80-tallet og i 1984 ble den første handlingsplanen for kalking vedtatt av Direktoratet for naturforvaltning (DN). Kalking fra båt har tidligere vært den mest brukte metoden, men i senere år har det blitt mer vanlig å kalke fra helikopter. I elver er også kalkdoseringsanlegg vanlig. Vanligvis kalkes det hvert år, men i vannforekomster med lang oppholdstid, kan det forekomme lengre tidsintervaller. Ulike former for kalksammensetninger har blitt brukt gjennom tidene, men i dag kalkes det helst med finmalt kalsiumkarbonat (CaCO_3), da dette hverken gir biprodukter eller skadelige pH-verdier ved overdosering (Lier-Hansen m.fl., 1986, Jürgens og Lier-Hansen, 1995).

I 2006 ble vannforskriften vedtatt, med mål om å gi rammer for fastsettelse av miljømål som skal sikre helhetlig beskyttelse og bærekraftig bruk av vannforekomster. Hensikten er å sikre minst god kjemisk og økologisk tilstand i vannforekomstene (Vannforskriften, 2006).

Miljødirektoratet og Statsforvalteren i Oslo og Viken er i dag ansvarlig for kalkingsplanen i

Norge, og setter opp denne planen etter målene i vannforskriften (Hegseth, 2016). Studier fra flere land har vist at kalkingen har hatt positiv virkning på vannkjemien og fått vannkjemien tilbake til opprinnelig status. Derimot har færre studier sett på økologiske effekter av kalking. De få studiene som har sett på dette viser likevel at gjenoppretting av biologiske aspekter, spesielt i henhold til fisk, har hengt langt etter sammenliknet med det kjemiske (Rosseland m.fl., 2005, Hesthagen m.fl., 2011, Malcolm m.fl., 2014, Lund m.fl., 2018).

Ørreten er den mest utbredte fiskearten på Norges fastland og kystlinje. Den har også varierende livshistorie med tanke på levested, noe som er godt dokumentert (Klemetsen m.fl., 2003, Jonsson og Jonsson, 2011, Lobón-Cerviá og Sanz, 2017). Ørreten lever i innsjøer, elver og bekker, der den enten kan leve stasjonært, eller som anadrom sjøørret ved at den foretar næringsvandring ut til saltvann (Klemetsen m.fl., 2003). Til felles har de at de gyter i rennende ferskvann på grusbunn om høsten (Scott og Irvine, 2000). Ørreten kan også unntaksvis gyte i innsjøen (Brabrand m.fl., 2002). Det er kjent at laks (*Salmo salar* L.) og anadrome populasjoner av ørret ofte gyter i samme elv eller bekk som de ble født, og dette er også observert hos resident innsjølevende ørret (Tilzey, 1977, Hindar, 1992). Hunnen graver gytegrøp til eggene, og hannene konkurrerer om å befrukte disse (Largiader m.fl., 2001). Eggene klekker om våren og yngelen lever nede i grusen til plommesekken med næring er brukt opp (Crisp, 1988). Deretter lever de som frittlevende yngel der de konkurrerer om plass og mat med artsfrender (Lahti m.fl., 2001). Ørreten lever da av insekter (Jonsson og Gravem, 1985, Steingrímsson og Gíslason, 2002), og kan også etter hvert gå over til å spise småfisk når den blir større (L'Abée-Lund m.fl., 1992, Jonsson m.fl., 1999). Hos resident innsjølevende ørret lever fisken som regel i gytebekken eller elven til den er 1–3 år, før hovedvekten som regel vandrer ut til innsjøen ved fylte 2 år (Craig, 1982, Jonsson m.fl., 1999). Noen lever stasjonært i rennende vann hele livet (Jonsson, 1985). Alder og størrelse for gytemodning varierer med næringstilgang og miljø, men generelt blir hannfiskene gytemodne tidligere enn hunnene (Jonsson, 1989, Hesthagen og Jonsson, 2002).

Blant de viktigste driverne i utformingen av livshistorietrekk hos ørret er dødelighetsrate, vekstforløp, samt størrelse og alder ved førstegangsgyting. I tillegg er ørretens allokering av energi til vekst, reproduktiv investering og overlevelse en viktig faktor, samt de mulige avveiningene (trade-offs) de forskjellige strategiene medfører (Roff, 1984, Stearns og Koella, 1986, Roff m.fl., 2006). Det finnes også studier som har sett på ørretens livshistoriestrategi i forhold til vannkvalitet og hvordan vannkjemien kan påvirke ørretens livsløp (Hesthagen og Jonsson, 2002). Av laksefiskene er ørreten blant de mer tolerante artene ovenfor forurensning

(Grande m.fl., 1978, Poléo m.fl., 1997). En studie av Gjødrem og Rosseland (2012) har likevel vist at det er stor genetisk variasjon i hvor tolerante ulike ørretstammer er mot forsurening og effektene av dette. I tillegg påvirker forsurening de ulike livsstadiene på forskjellig måte. Generelt er plommesekestadiet mest utsatt og sårbart for effektene av høye LAI-verdier ved lav pH (Hesthagen og Jonsson, 2002). ANC kan også påvirke ørretbestanden i stor grad. Lavere ANC fører til høyere dødelighet, lavere rekruttering og endring i alder for kjønnsmodning, der sjansen for å være kjønnsmoden ved en gitt størrelse og alder er mindre ved lavere ANC, og motsatt (Haugen m.fl., 2007a). Ulike ørretpopulasjoner kan også respondere ulikt på forsurening. Forsuringsrelatert dødelighet kan endre aldersstrukturen i ørretpopulasjoner som følge av rekrutteringssvikt. Bestanden kan da ende opp med å ha flest eldre individer. I tillegg kan vekstrate og alder for kjønnsmodning endres. Vekstraten kan både gå opp og ned som følge av forskjellig toleranse overfor forsurening, i tillegg til endringer i populasjonstetthetsavhengige faktorer som også spiller inn (Hesthagen og Jonsson, 2002).

Det er gjort flere studier av eggstørrelse og -antall knyttet til effekter av miljøfaktorer. Antallet og størrelsen på eggene som hunnen investerer i har mye å si for hvor mange avkom som overlever ungfiskstadiene og blir store nok til å videreføre genene. Blant annet er det vist at den reproduktive suksessen til videre generasjoner (fitnessen) hos yngelen etter klekking tenderer til å stige med økt eggstørrelse (Einum m.fl., 2002, Stearns, 2003). Det er også gjort studier på hvordan surt vann påvirker eggstørrelsen (Dalziel, 1991, Sayer m.fl., 1993). Dalziel (1991) fant at egg av mindre størrelse kunne forventes i surt vann. Det viste seg også at disse eggene overlevde bedre enn større egg i et surt miljø. På en annen side finnes det også studier som ikke har funnet korrelasjon mellom eggstørrelse og vannkvalitet hos ørret (Milner og Varallo, 1990). Likevel er det flere faktorer som spiller inn på eggstørrelse som oksygen og temperatur (Heming, 1982, Einum m.fl., 2002). Det er blant annet vist at lave oksygennivåer selekterer for større egg (Einum m.fl., 2002). Det kan videre tenkes at høye nivåer av LAI kan ha ulike effekter på oksygenopptak i egg med store eller små overflater. Likevel finnes det få studier på LAIs påvirkning på seleksjon av eggstørrelse, med tanke på overlevelse og oksygenopptak. Videre viser en studie på bekkerøye (*Salvelinus fontinalis* L.) at gytefisk unngår å gyte i vann med lav pH om den får mulighet (Johansson m.fl., 1977). Det er ikke utenkelig at ørreten også kan gjøre dette, da det er vist at den unngår å svømme opp passasjer med surt vann om den får muligheten (Ikuta m.fl., 2003). Likevel er det få studier som har sett på gytefiskens oppholdstid i bekken, bekkebytte, årlig dødelighet, samt indirekte påvirkning på eggstørrelse som følge av stress hos gytefisk i surt og LAI-rikt vann.

Studien av hvordan ulike livsstadier av ørret tilpasser seg til ulik vannkvalitet er relevant i forvaltningssammenheng. Ørreten er viktig, ikke bare som en del av biomangfoldet i seg selv, men også som matfisk og for sportsfiske. Derfor er den nok også fisken med størst forvaltningsfokus i Norge, sammen med laks. Forvaltningen av ørret og forståelsen for dens levesett og tilpasninger, samt kunnskapen om dens leveområde, blir nok ikke mindre viktig med tiden som kommer.

I denne oppgaven presenteres en studie av ørret fra fire gytebekker med ulikt kalkingsregime, som har sitt utløp i den samme innsjøen på Østlandet. Målet med denne studien er å se om kalkingen av disse gytebekkene og tilhørende nedbørsfelt er nødvendig, eller om systemene kan klare seg selv nå som sur nedbør ikke er et like stort problem som tidligere. Fokuset vil være på ørretens livshistoriestrategi, spesielt med tanke på reproduktiv investering. Mange studier har kun sett på enkelte livsstadier. Målet her er å se på flere av livsstadier, fra eggstadiet til gytefisk, i et forsøk på å få et mer helhetlig perspektiv på ørretens liv og tilpasninger i forhold til spesielt vannkjemi, på måter få studier har gjort tidligere.

Ved å bruke merketeknologi som gir informasjon om fiskens bruk av bekker, samt når den vandrer inn og ut av disse, kan en få tallfestet f.eks. tid brukt på bekk i gytetiden. Her vil jeg bruke PIT-merker (Passive Integrated Transponder) og stasjonære antenner i tillegg til ordinære gjenfangster i merkestasjoner. Dette har gjort det mulig å spore fiskens vandringer i bekkene og få et innblikk i dens atferd, samt dens overlevelse (Ombredane m.fl., 1998). Sammen med ørretens oppholdstid på bekken under gyteperioden, skal jeg også studere eggdiameter og -vekt, som mål på reproduktiv innsats og strategi. Jeg vil også studere individuell vekst, og da spesielt førsteårsvekst, da dette er kjent som en viktig driver av livshistorietilpasningene sammen med overlevelsesmønsteret. Målet er å se om ørreten i ulike livsstadier viser tegn til å tilpasse seg den ulike vannkvaliteten som forventes mellom studiebekkene.

Jeg forventer spesielt å finne følgende:

- I. Vannkjemien gjenspeiler seg i kalkingshistorikken til de fire studiebekkene, og er dårligere i bekkene som kalkes mindre eller som er uten kalktilsetninger.
- II. Eggstørrelser påvirkes av vannkjemien i de forskjellige bekkene, og det forventes mindre gjennomsnittsstørrelse på egg fra hunnfisk i bekkene der vannkvaliteten er dårlig.

- III. Vannkvalitet påvirker førsteårsvekst negativt, på samme måte som yngeltetthet der vannkvaliteten er dårlig.
- IV. Årlig overlevelse er dårligere i bekker med lav pH enn i bekker med høyere pH-verdier.
- V. Gytetisk har kortere oppholdstid i surere vann og gyter i annen bekk enn oppvekstbekk.

Forutsetninger og avgrensninger:

Forholdene under kan også påvirke livshistorien til ørreten, men drøftes ikke i masteroppgaven.

1. Forsuring kan også påvirke zooplankton og benthos, samt vannlevende insekter og insekter som har larve- og nymfestadiet i vann. Dette er en viktig del av næringen til ørret og fravær av disse kan påvirke populasjonen i stor grad.
2. I og med at fisken tilhører samme innsjø vil også næringsmessige, interspesifikke og intraspesifikke konkurranseforhold være like for alle under oppholdstid i innsjøen, og dermed er det kun forholdene i bekken som avgjør ulik seleksjon og livshistoriestrategi for ørreten.
3. Røye (*Salvelinus Alpinus* L.), abbor (*Perca fluviatilis* L.) og ørekyte (*Phoxinus phoxinus* L.) finnes også i studieinnsjøen. Det er ikke observert at røye og abbor bruker bekkene, og disse artene går derfor under forventningene i punkt 2. Ørekyte er observert i bekkene, men de eventuelle interspesifikke konkurranseforholdene mellom denne og ørreten, drøftes likevel ikke i denne oppgaven.

2. Materiale og metode

2.1 Bakgrunnen for dette prosjektet

Denne masteroppgaven er en del av et overvåkningsprosjekt av ørreten i Råsjøen som har gått siden 2015. Ansvarlige for prosjektet er Norges Jeger- og Fiskerforbund, avdeling Akershus. I tillegg til egen innsamling av data i perioden 13. august – 02. november 2020, har jeg brukt merke- og gjenfangstdata for ørret fra hele perioden 2015 –2019. Disse dataene er samlet inn under samme metodebruk som er beskrevet i kapittel 2.3.1, 2.3.2 og 2.3.4. I tillegg til disse merke- og gjenfangstdataene har jeg også brukt pH-data fra vannprøver som er samlet inn i forbindelse med dette prosjektet i perioden 2015–2019. Disse prøvene ble samlet inn og analysert under samme metodebruk som er beskrevet i kapittel 2.4.1.

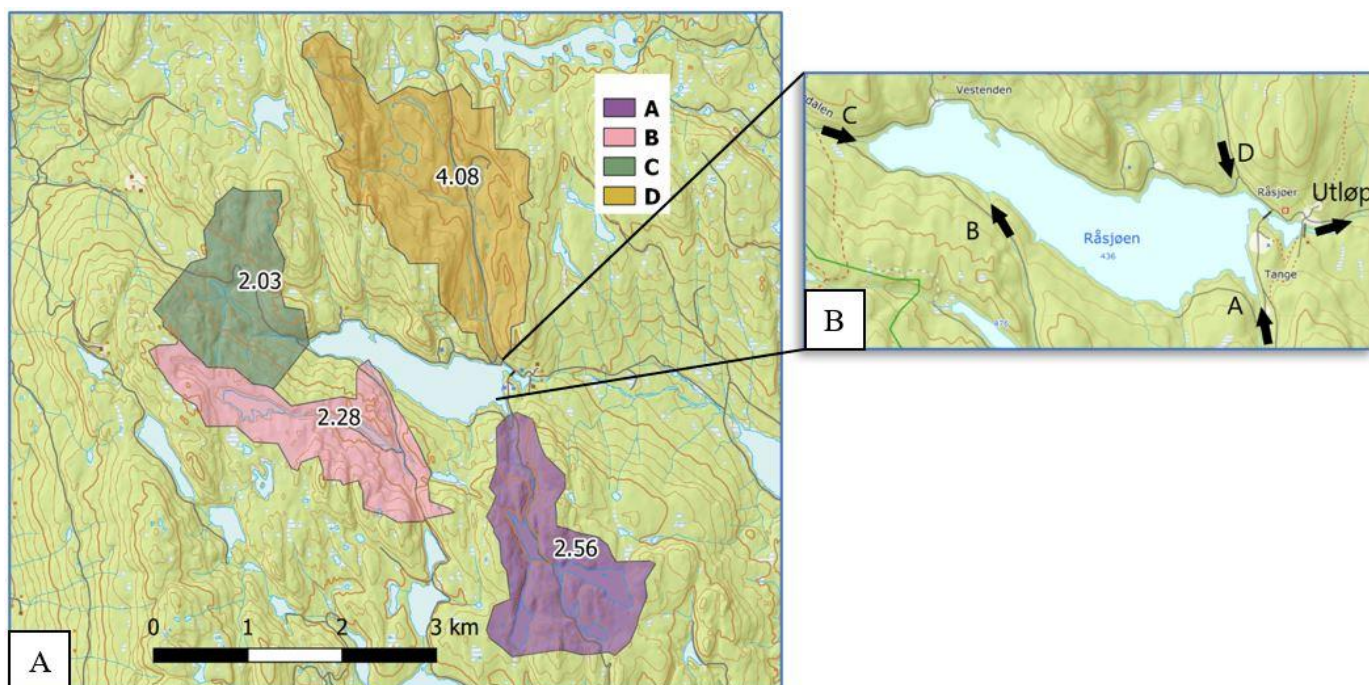
2.2 Områdebeskrivelse

2.2.1 Råsjøen og nedbørsfeltet

Råsjøen er en innsjø i Nannestad kommune, Viken fylke. Innsjøen ligger 436 moh. sentralt på Romeriksåsene, som er et større skogsområde på Østlandet (Askheim, 2020). Råsjøen og fire av innløpsbekkene utgjør studieområdet. Bekkene er gitt bokstaver fra A-D: A = Elsjøbekken, B = Stårsjøbekken, C = Botnetjernsbekken og D = Trasletjernsbekken (figur 1B). Bekkene er delt opp i fem stasjoner hver (100 m^2) som er nummerert fra 1-5, hvor tallet 1 er første stasjonen nærmest innsjøen. I tillegg til disse fem stasjonene hvor el-fiske, fangst og merking har foregått, har alle bekkene en ekstra stasjon øverst (100 m^2) for å se om fisken beveger seg lengre opp i bekken. Bekkene er under ulikt kalkingsregime: Bekk A er fullkalket i nedbørsfeltet, bekk B er delvis kalket. I bekk C og D har kalking opphørt i henholdsvis 2014 og 2007 (figur 4). Det totale nedbørsfeltet til innsjøen er på ca. $15,8 \text{ km}^2$. De ulike bekkenes nedbørsfelt er presentert i figur 1A.

Det er til sammen elleve bekker som drenerer inn i Råsjøen, men det er kun de fire utvalgte bekkene for dette studiet som har noenlunde årssikker vannføring. Det vil si at bekkene ved naturlige årsaker ikke tørker ut oftere enn gjennomsnittlig hvert tiende år ved middeltemperatur over frysepunktet (NVE, 2018). Unntaket er år med ekstrem tørke, som f.eks. i 2018. De fire bekkene i studien gir lik mulighet for ørret til å gå opp å gyte, men har variasjon i antall vandringshindre og vandringsbarrierer, samt variasjon i mengde med egnet gytesubstrat og antall gyteplasser (se appendix kap. A1). Nedbørsfeltet til de ulike bekkene

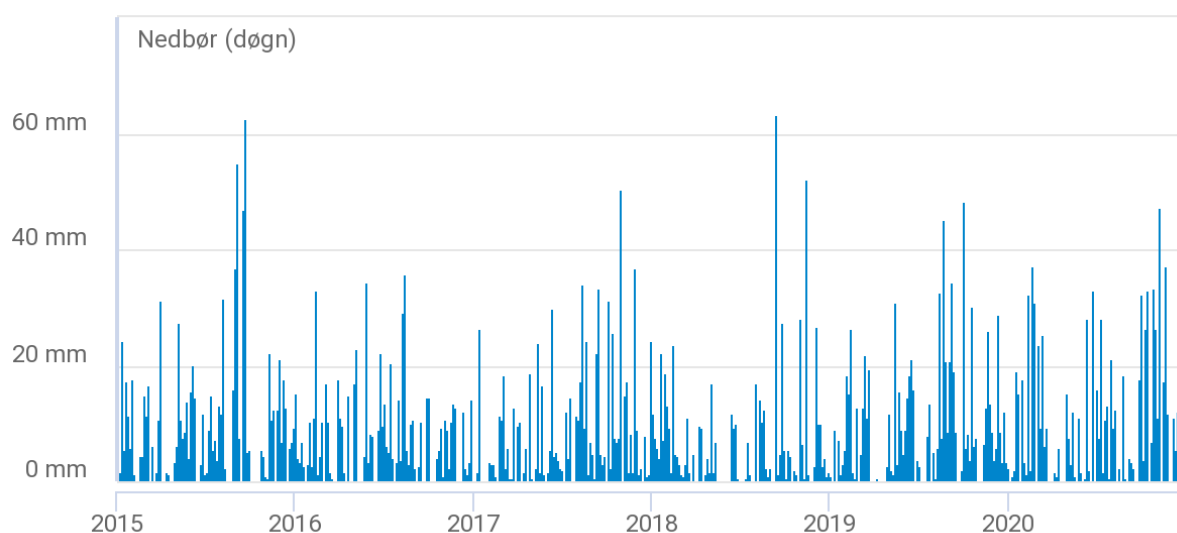
varierer i størrelse, antall innsjøer, samt størrelse på innsjøene (tabell 1). I og med at bekkene er relativt små, er det stor variasjon i vannføringen i forhold til mengden nedbør. Vannivået kan dermed raskt øke og synke. Oversikt over nedbør i perioden 2015–2020 og nedbør i perioden for feltarbeidet 2020 er presentert i henholdsvis figur 2 og figur 3.



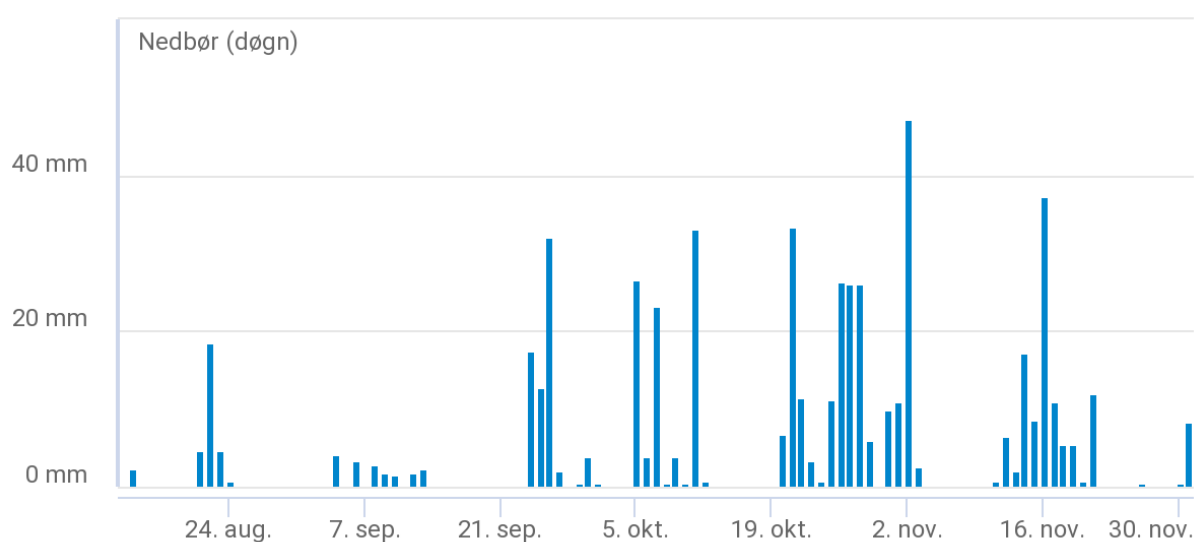
Figur 1A: Studiebekkenes nedbørsfelt. A = Elsjøbekken (lilla), B = Stårsjøbekken (rosa), C = Botnetjernsbekken (grønn), D = Trasletjernsbekken (gul). Tallene innenfor nedbørsfeltet representerer nedbørsfeltets størrelse i km² (Kart laget i QGIS og informasjon om nedbørsfelt er hentet fra nevina.nve.no). Figur 1B: Kart over studieområdet med de fire studiebekkene og utløpet markert med piler. A = Elsjøbekken, B = Stårsjøbekken, C = Botnetjernsbekken, D = Trasletjernsbekken, utløp = Rotua (Råsjøens utløp) (grunnkart fra Statens kartverk).

Tabell 1: Størrelse og plassering av innsjøer i studieområdet og i nedbørsfeltetene til bekk A (Elsjøbekken), bekk B (Stårsjøbekken), bekk C (Botnetjernsbekken), bekk D (Trasletjernsbekken) og Råsjøen (NVE, 2021). Se Appendix kap. A2, tab A1 for innsjøkoordinater.

Innsjø	Nedbørsfelt	Rekkefølge	Innsjøareal km ²	MOH.
Søndre Bakkholtjern	A	1	0,0266	518
Nordre Bakkholtjern	A	2	0,01	515
Svartvann	A	3	0,063	507
Store Elsjø	A	4	0,1527	509
Lille Elsjø	A	5	0,0548	498
Kolsjøen	B	1	0,0867	538
Stårsjøen	B	2	0,0256	476
Botntjern	C	1	0,0126	460
Kroktjern	D	1	0,0113	517
Torestjern	D	2	0,0265	508
Trasletjern	D	3	0,0317	473
Råsjøen	Alle		0,885	436



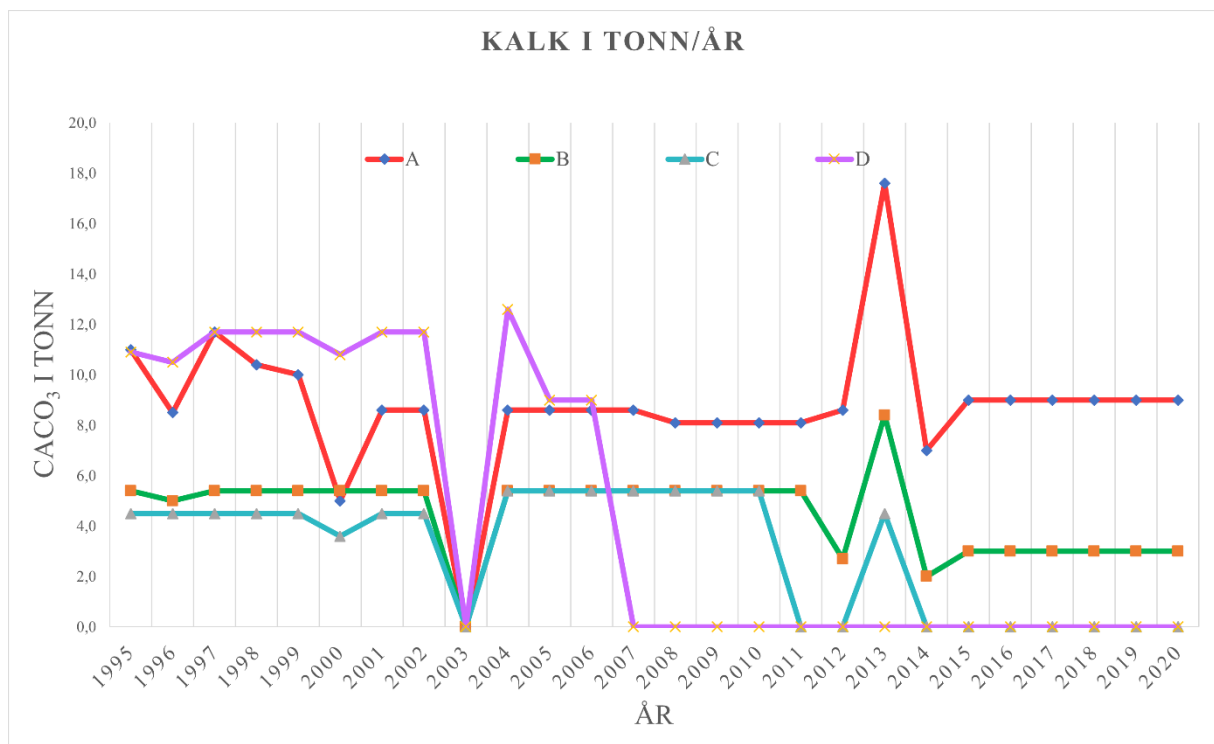
Figur 2: Nedbør (mm) per døgn i perioden 1. jan. 2015 – 31. des. 2020, målt ved Hakadal jernbanestasjon (Norsk Klimaservicesenter, 2021)



Figur 3: Nedbør (mm) per døgn i perioden 13. aug. – 1. des. 2020, målt ved Hakadal jernbanestasjon (Norsk Klimaservicesenter, 2021).

2.2.2 Detaljert om studiebekkene og kalkingsstrategi

Miljødirektoratet og statsforvalteren i Oslo og Viken har utarbeidet en plan for kalking av forsurede vassdrag i Norge. Planen for 2016–2021 har siktet inn på å sikre eller gjenskape minst «god økologisk tilstand» etter vannforskriften med hensyn til forsuring, samt sikre god tilgang til fritidsfiske i forsursrammede områder (Hegseth, 2016). Hvis surt vann fører til svikt i naturlig rekruttering og utsetting av fisk mislykkes, kan kalking igjen gjøre vannmiljøet godt nok til å støtte en stabil fiskebestand. I tillegg til å bufre vannet og øke pH, reduserer også kalken giftvirkningen av LAl. Hvor ofte og hvor mye det kalkes avgjøres blant annet av nedbørsfeltets areal, årlig avrenning, innsjøens volum og vannets pH (Lier-Hansen m.fl., 1986). Det er laget flere modeller som regner ut riktig mengde kalk i forhold til disse faktorene, blant annet TPKALK som er utviklet av NIVA (Hindar m.fl., 1996, Hindar og Enge, 1999) og QUAL2E som er amerikansk, men som også er videreutviklet av NIVA og brukt i Norge (Tjomsland, 1998). Historiske data for kalking i de ulike studiebekkenes nedbørsfelt er presentert i figur 4.



Figur 4: Mengde kalk (CaCO_3) i tonn supplert i hver av de fire bekkenes nedbørsfelt pr. år (1995–2020). Bekk A: Elsjøbekken (rød graf), Bekk B: Stårsjøbekken (grønn graf), Bekk C: Botnetjernsbekken (turkis graf), Bekk D: Trasletjernsbekken (lilla graf) (Dataene er hentet fra Statsforvalteren i Oslo og Viken).

En upublisert rapport fra 2019 viser tilstanden i studiebekkene med tanke på målte verdier av LAI og pH. Basert på vannprøver tatt i perioden 2016–2018 er bekkene klassifisert etter gitte måleverdier for kjemisk tilstand i vannforskriften (tabell 2) (Pettersen og Wold, 2019, vanndirektivet, 2018). Bekk A var i «svært god» tilstand med tanke på verdier av pH og LAI, mens bekk B var i «god tilstand» for disse verdiene. Bekk C var i «god tilstand» med tanke på pH-verdi, mens verdiene for LAI viste at tilstanden var «moderat». I bekk D var tilstanden dårlig både for pH- og LAI-verdier (tabell 2) (Pettersen og Wold, 2019).

Tabell 2: Tabellen er hentet fra (Pettersen og Wold, 2019) og viser bekkenes tilstand for pH og labilt aluminium (LAI) i forhold til vannforskriftens veileder. Verdiene er regnet som et snitt av målinger gjort i perioden 2016–2018 (vanndirektivet, 2018).

Lokalitet	pH	Tilstand	Al _i µg L ⁻¹	Tilstand
Elsjøbekken A	6,5±0,4	Svært god	8±8	Svært god
Stårjsøbekken B	6,1±0,3	God	22±4	God
Botentjernsbekken C	5,8±0,4	God	46±20	Moderat
Trasletjernsbekken D	5,2±0,2	Dårlig	70±12	Dårlig

2.3 Materiale og metode i felt

2.3.1 PIT-merker (Passive Integrated Transponder)

For å kunne overvåke ørretens vandringer inn og ut av bekken har vi merket fisken med PIT-merker av typen half-duplex (HDX) (figur 5 og 6). Merkene består av en integrert kretsbrikke, kondensator og en antennespole laget av kobber, innkapslet i en bionøytral glasshylse (Roussel m.fl., 2000). PIT-merket er passivt i den forstand at den kun aktiveres og registreres i nærheten av antenne (se kapittel 2.3.2) (Gibbons og Andrews, 2004). Bruken av PIT-merker har vist seg å være en effektiv og pålitelig metode for å analysere bevegelsesmønster og populasjonsdynamikk hos ørret i studier av dens individuelle livshistorie (Ombredane m.fl., 1998).



Figur 5 og 6: PIT-merker (Passive Integrated Transponder) av typen half-duplex (HDX).

2.3.2 PIT-stasjoner og antennesystemer

Alle antennesystemer, verifikasjonsbokser og PIT-merker ble levert av Oregon Rfid® (www.oregonrfid.com).

Det er montert en PIT-antenne i eller nær utløpet av alle de fire bekkene. Disse registrerer PIT-merkene hos ørret når disse passerer antenneledningen på vei inn eller ut av bekken. Antennesystemet består av en PIT-merke-registreringsboks (ORSR Single Antenne Reader), et stort batteri (AGM batteri AGM solar 350, 12V), en laderegulator (EP Solar Tracer MPPT 4210AN, laderegulator 40A) og en avfukter med hensikt å beskytte det elektroniske utstyret mot fuktskader. Alt dette er plassert i en stor aluminiumsboks med lokk (figur 7). Videre består stasjonene av et solcellepanel (310 watt, hot spot free, mono) som skal drive stasjonen (figur 8), en strømreguleringsboks (EasyTuner tuner box) som stiller inn riktig strømfrekvens til antennen (figur 9), og selve antenneledningen (2,5 mm²) som ligger i en dobbel løkke på tvers av bekken langs med bunnen (figur 10).



Figur 7 (t.v.): Aluminiumsboks med batteri, PIT-tag-registreringsboks, laderregulator, solcellepanel-reguleringsboks og avfukter.

Figur 8 (t.h.): Solcellepanel som forsyner PIT-systemet med strøm.



Figur 9 (t.v.): Strømreguleringsboks (Antenna tuner box) som sørger for riktig og jevn strømfrekvens i antennen.

Figur 10 (t.h.): Antenneledning som ligger i to løkker på tvers av bekken.

2.3.3 Back Pack-Reader

I tillegg til de stasjonære antennene, er det brukt en portabel PIT-merkeleser, også kalt for Back Pack Reader (heretter omtalt som BPR) (figur 11). Denne består av et batteri

(lightweight lithium polymer battery, 14,8V), og en registreringsboks (High performance HDX reader) som bæres i en ryggsekk. Koblet til ryggsekken med en ledning, er en stang med en rund antennering i enden. Denne er laget av plast og beskytter ledningen på innsiden. Med dette apparatet er det mulig å skanne bekken for fisk. Bekkene ble skannet stasjonsvis fra utløpet og oppover i alle el-fiskestasjonene, samt den ekstra stasjonen på toppen av studiestrekket til bekken. Ved utløpet, samt i enden av alle stasjonene, er det festet et PIT-merke med kjent ID i en plasthylse til nærmeste tre (figur 12). Denne skannes når en passerer med BPR. Dette gjør at en kan få en indikasjon på hvor i bekken fisken står, samt at det gjør det lettere å knytte registreringer opp mot lokalitet senere. I løpet av høsten 2020 er det gått sju runder i hver bekk med BPR, for å se hvor fisken står til forskjellig tid og på forskjellig vannføring.



Figur 11 (t.v.): Feltassistent med back pack reader (BPR - bærbar PIT-antenne) i aksjon.

Figur 12 (t.h.): Stasjonsmarkør, som markerer start for skanningen, samt enden av hver stasjon i bekkene.

2.3.4 Merking av ørret

I denne studien ble PIT-merker i størrelse 12 mm og 23 mm brukt til å merke ørret henholdsvis i lengder på 80–120 mm og >120 mm. Fangst og merking av ørret ble gjort i august (0+ og øvrig ungfisk) og oktober (gytefisk) 2020. 0+ og øvrig ungfisk ble fanget ved hjelp av el-fiskeapparat, dette med tillatelse av Fylkesmannen i Oslo og Viken (2019/6719). Alle fem stasjonene i hver bekk ble fisket over tre ganger, med en pause på 30 min mellom

hver runde, etter norske standarder for el-fiske (figur 13) (Bohlin m.fl., 1989). Til gytefisk ble det brukt ruser med ledegarn, i tillegg til el-fiskeapparat. Disse var plassert i utløpet av bekkene (figur 14). Rusene ble sjekket og tømt i keep-net minst en gang i døgnet. Fisken ble deretter satt i bøtter med luftpumper, der 0+ og ungfisk < 80 mm og > 80 mm ble holdt adskilt. Gytefisken ble holdt i keep-net frem til merking.



Figur 13 (t.v.): Forfatteren i aksjon med el-fiskeapparat.

Figur 14 (t.h.): Ruser med ledegarn i utløpet av bekken. Et keep-net kan sees til høyre i bildet.

Ørret > 80mm ble bedøvet ved bruk av benzokain blandet i en bøtte med vann i blandingsforholdet 1,5–2,5 mL benzokain / 8 L vann. Dette med tillatelse fra Mattilsynet (FOTS ID 23989). Fisken ble oppholdt i bøtten til den ikke lenger responderte på forsiktig klemming på haleroten. Dvs. fravær av spinalrefleks.

Etter bedøvelse (i anestesi) ble fisken målt (totallengde, mm) og veid (g) (figur 15). Videre ble en skalpell brukt til å lage et stort nok snitt i buken til å sette inn et PIT-merke av aktuell størrelse (figur 16). Dette utstyret ble desinfisert ved bruk av etanol (96%). Alle fiskene ble registret med unike PIT-merke-nummere, ved hjelp av en håndskanner av typen Oregon Rfid Datatracer FDX/HDX (figur 17). I tillegg ble det gitt en ID-kode for aktuell bekk og stasjon (for 0+ og ungfisk). Til slutt ble en saks og en pinsett benyttet til å ta henholdsvis fettfinneklipp for DNA-analyse, og skjellprøve for aldersbestemmelse. Fettfinneklipp ble lagt

på sprit i små beholdere og skjellprøver ble lagt i konvolutter av papir. Alle prøver ble markert med ID-kode for bekk og stasjon. Etter implantering ble fisken satt tilbake i bøtter med luftpumper for oppvåkning, før de ble satt tilbake i bekkene. Ved gjenfangster ble samme prosedyrer fulgt, men her registrerte vi stort sett bare PIT-nummer. Om individet likevel hadde mistet tidligere implantert PIT-merke, ble et nytt PIT-merke implantert. Fisken fikk da tildelt nytt PIT-nummer og ny ID-kode for aktuell bekk og stasjon. Totalt er ca. 3350 ørreter merket i studiebekkene i perioden 2015–2020.



Figur 15 (t.v.): Ørret i anestesi til måling, veiing, merking og prøvetakning.

Figur 16 (t.h.): innsettelse av PIT-merke i ørretens bukhole.



Figur 17: Håndskanner for registrering av unike PIT-nummer.

2.3.5 Måling av abiotiske faktorer i bekkene

I tillegg til antennestasjoner er det satt ut målestaver, trykkloggere og temperatur- og pH-loggere i bekkene. Målestavene viser vannstand som ble notert hver gang det ble gått med BPR, tatt vannprøver, eller under saltmålinger. Målestaven er montert på en tykk planke av tre som er festet med borhammer i berget på gunstige steder (kulper) i bekkene (figur 18). På målestavplanken ble også trykk-, temperatur- og pH-loggere montert inne i perforerte plastrør for beskyttelse. Trykkloggere og temperatur- og pH-loggere ble satt til å ta målinger automatisk en gang hvert 30 minutt. Loggerne sto ute fra august til november 2020 og pH-loggerne ble kalibrert med pH-løsninger på 4, 7 og 10 ca. hver andre uke underveis i måleperioden. Med disse målingene er det mulig å koble sammen abiotiske faktorer som vannføring, pH og temperatur med fiskens bruk av bekken, spesielt med tanke på gytevandringer.



Figur 18: Målestav med påmontert temperatur- og pH-logger i et perforert rør på venstre siden og en trykklogger på høyresiden (under vann).

2.4 Labarbeid

2.4.1 Vannprøver

Det ble tatt ni vannprøver i alle bekkene i løpet av høsten 2020. Vannprøvene ble tatt i 0,5 L plastikkflasker, som ble skylt en gang med prøvevannet før den ble fylt. Vannprøvene ble sendt inn til VestfoldLAB AS for analyser (se appendix kap. A3, tab. A2 for analysemetoder).

2.4.2 Skjellprøver

Skjellprøvene som ble tatt i felt ble puttet, lagret og tørket i papirkonvolutter. Videre ble en mikrofilmavleser på lab brukt til å få et forstørret og detaljert bilde av skjellene (figur 19). Ut ifra bildet av skjellet ble det talt opp antall vinter- og sommersoner, for å se alderen til fisken. Videre ble fiskens vekst for hvert år tilbakeregnet ved hjelp av følgende formel:

$$Fiskelengde(Alder = x) = \frac{Strukturstørrelse(Alder = x)}{Strukturstørrelse(Total)} * Fiskelengde(Total)$$

(Dahl, 1910)



Figur 19: Skjellprøve avbildet på mikrofilmavleser.

2.4.3 Diamettermåling av egg

Det ble samlet inn egg fra gytemoden hunnørret i alle fire bekkene i gyteperioden. Vi strøk hunnene når de hadde rennende rogn, og gjorde dette parallelt med merking. Det ble målt opp diameter på ti egg fra hver fisk med et digitalt skyvelære fra merket Cocraft, med en målenøyaktighet på 0,03 mm. Alle eggmålinger ble oppført i millimeter med to desimaler (figur 20). Det ble målt opp egg fra minst ti fisk i alle bekkene, med unntak av bekk B, der vi kun fikk ut ti egg fra seks fisk. Eggene ble lagt på oppbevaringsrør og lagret i fryser ved -18 °C etter måling.



Figur 20: Diamettermål av ørretegg ved hjelp av digitalt skyvelære.

2.4.4 Vektmålinger av egg

Eggene som tidligere ble målt i diameter og lagt i fryseren, ble tint i romtemperatur (ca. 20 °C) for individuell veiing i både våt og tørrvekt (figur 21). Målet med dette var å kunne si noe om energi lagt inn i eggproduksjon i de ulike bekkene. Issjokoladeformer fra Toppits i aluminium i fire forskjellige farger (rød, grønn, sølv og gull) ble brukt som vektskåler både for våt- og tørrvekt (figur 22). Egg fra hvert fiskeindivid fikk tildelt en farge (avhengig av bekk) for lettere å holde egg fra de ulike individene adskilt. Eggene lå også i disse skålene under tørkeprosessen. Først og fremst ble vektskålene nummerert fra 1–453 for antall egg, og deretter veid uten innhold. Vekten som ble brukt var digital og oppga vekt i milligram (mg) med 3 desimaler. Da formen var veid, ble ett egg lagt oppi. Her ble vekten rundet av til nærmeste mg, da bruk av flere desimaler ikke gjorde målingene mer nøyaktige. Dette fordi fuktighet fra egget fordampet underveis i veiingen. Etter veiingen med egget i skålen, ble skålens vekt subtrahert fra den totale vekten for å få eggets våtvekt.

Etter våtvektsvieiingen ble eggene satt i en tørkemaskin på 60 °C i seks døgn for å få ut mest mulig fuktighet. Deretter ble eggene på nytt veid i skålene, og igjen ble skålens vekt

subtrahert fra den totale vekten for å gi tørrvekt på eggene. Her var det lettere å oppgi en mer nøyaktig vekt med flere desimalers sikkerhet, da fordamping ikke lenger førte til ustabile tall.



Figur 21 (t.v.): Våt- og tørrvektveiing av egg i issjokoladeform fra Toppits.

Figur 22 (t.h.): Egg i veieformer fra Toppits etter seks dager i tørkemaskin ved 60 °C.

For å få et innblikk i nøyaktigheten av veiingene, ble 43 egg kontrollveid et døgn senere og 11 egg ble målt etter 8 og 21 dager i tørkemaskin. Dette for å se hvor mye mer fuktighet det var å hente ut av eggene ved å la de stå lengre. I tillegg ble 10 egg fra hver fargetype av vektskåler (rød, grønn, sølv og gull) lagt på vekten uten skålen. Dette for å se om det ga et annet svar enn når vekten av skålen ble subtrahert fra totalvekten. Til slutt ble gjennomsnittet av de ulike kontrollveiingene regnet ut for å gi en indikasjon på usikkerhet knyttet til nøyaktigheten av veiedataene (tabell 3). Det ekstra vekttapet hos eggene 1, 2 eller 15 dager etter veiingen (tabell 3) til analysene, var ikke stort nok til at jeg anså dette til å være utslagsgivende for resultatene av analysene. Derfor korrigerte jeg heller ikke eggvektene i forhold til disse avvikene. Et mulig bias lå likevel i de forskjellige fargene på vektformene. Eggene fikk overraskende nok en noe høyere gjennomsnittlig tørrvekt da de ble veid uten formene, og denne gjennomsnittlige vektdifferansen var også ganske forskjellig mellom formene. De

gullfargete formene hadde minst avvik der eggene i gjennomsnitt veide 0,028 mg (0,11 %) ekstra, mens eggene som lå i røde former veide i gjennomsnitt 0,539 mg (1,88 %) ekstra uten skål (tabell 3). Dette var likevel et forholdsvis lite bias, og eggvektene ble derfor ikke korrigert for dette i analysene.

Tabell 3: Øverste del av tabell viser oversikt over gjennomsnittlig vekttap (mg og %) hos egg 1, 2 og 15 dager etter at eggene original ble tatt ut av tørkemaskinen (60 °C) for veiing på dag 6. Nederste del av tabellen viser vektdifferansen (mg og %) mellom egg målt uten form og egg målt i rød-, grønn-, sølv-, eller gullfarget form.

KONTROLLVEIINGER AV TØRRVEKT HOS EGG

ANTALL DAGER ETTER ORIGINAL TØRRVEKTSVEIING	Gj. avvik fra dag 6 i mg	Gj. Avvik fra dag 6 i %
DAG +1 (N=43)	- 0,059	0,18 %
DAG +2 (N=11)	-0,114	0,35 %
DAG +15 (N=11)	-0,387	1,20 %
VEKTAVVIK NÅR EGG BLE VEID UTEN FORM		
FORMFARGE	Gj. avvik i mg	Gj. avvik i %
GULLFARGET FORM (N=10)	0,028	0,11 %
SØLVFARGET FORM (N=10)	0,226	0,75 %
GRØNNFARGET FORM (N=10)	0,248	0,78 %
RØDFARGET FORM (N=10)	0,539	1,88 %

2.5 Kvantitative analyser

2.5.1 Data og databehandling

Dataene for denne oppgaven kan i all hovedsak deles in i tre ulike grupper: vannkjemidata, merke- og gjenfangstdata og fiskedata. Alle dataene ble lagt inn i MS-Excel før de eventuelt ble brukt videre for analyser i de statistiske analyseprogrammene R (R Core Team, 2013) og Mark (White og Burnham, 1999) (se kapittel 2.5.5 og 2.5.9). Videre følger en nærmere gjennomgang av hvordan dataene er behandlet i forbindelse med forberedelser til fremstilling av resultater.

2.5.2 Vannkjemidata

For vannkjemidata ble det laget tabeller og grafer ut fra tallene som ble fremkalt fra analyser av vannprøver på lab. Dette ble kun gjort for de kjemiske parameterne jeg antok var viktigst med tanke på forsuring og relevans for ørreten, herunder: ANC, pH, LAl, TOK og Ca. pH-grafen fra vannprøvene ble ekskludert fra resultatdelen (se appendix kap. A7, fig. A13) da grafer for pH ble presentert fra pH-loggerne. pH var for øvrig den eneste variabelen som det

fantes årlige verdier for, og derfor brukte jeg dette som et mål på vannkvalitet i analysene som gikk over flere år. Her fylte jeg også ut med pH-data hentet fra Miljødirektoratet (2021). For LAI, som også er en essensiell faktor, var det kun tilgjengelig rådata fra vannprøvene som ble tatt under feltarbeidet i 2020. Derfor ble LAI kun tatt med i analysene som gjelder for 2020.

2.5.3 Merke- og gjenfangstdata

Merke- og gjenfangstdata består av all informasjon om merking og gjenfangst i perioden 2015–2020, med PIT-numre, dato og bekk. Informasjon om fysiske faktorer for tilhørende fiskeindivid som lengde, vekt og kjønn ligger også i denne filen. For 2020-dataene ligger i tillegg informasjon om egg og skjellprøver med tilbakeberegnet vekst også i denne filen. Med alt samlet i en oversiktlig fil som dette, er det enklere å gjøre analyser der en kobler sammen flere ulike faktorer som kan gi utslag i resultatene.

2.5.4 Fiskedata

Fiskedataene utgjorde all datainformasjonen vi har på vandringshistorien til fiskene. Herunder PIT-antennedata, BPR-data, og merke- og gjenfangstinformasjon fra merke-gjenfangstdataene.

2.5.4.1 PIT-antennar, BPR og merke-gjenfangst-data

Av de fire PIT-antennene i bekkene fikk vi data fra alle bekkene bortsett fra bekk D, hvor PIT-antennen sviktet. BPR-dataene var fullstendige for alle bekkene. Sammen med merke-gjenfangstdataene ble alle disse dataene i første omgang lagt inn i, eller transportert til separerte rådatafiler i Excel.

2.5.4.2 Datavask

I dataene fra PIT-antennene ble alle overflødige registreringer fjernet. Herunder dobbeltmerkinger og registreringer av PIT-numre som ikke finnes i systemet, såkalte spøkelsesdeteksjoner. Ved dobbeltmerkinger, der tilsynelatende to fisk var merket med samme PIT-nummer, ble konsekvent den første merkingen fjernet fra dataene. Dette fordi det samme merket kan ha ligget i nærheten under registrering av andre numre, og derfor blitt slått inn ved en feiltakelse. Skrivefeil i feltnotatene kan også være en årsak. Ved dobbeltmerkinger der PIT-nummeret også var registrert på antennene i etterkant, fjernet vi merkingen som hadde en avvikende lokalitet i forhold til hvilken antenne nummeret var registrert på flest ganger.

I BPR-dataene koblet jeg alle registreringer gjort 18. august – 5. november 2020 opp mot studiebekk. Dette var mulig fordi tidsintervallene for bruken av BPR var notert, og lett kunne korreleres med de kjente numrene til PIT-merkene som var plassert ut som stasjonsmarkører i bekkene. All BPR-data utenom dette, samt registreringene av stasjonsmarkørene, ble fjernet fra datasettet.

Merke og gjenfangstdata fra 2015–2020 ble også benyttet. Her fjernet jeg PIT-numre som ikke hadde oppført merkedato og den første av dobbeltregistrerte PIT-merker.

I og med at merking foregår manuelt over flere år med ulike personer ute i felt, er det ikke til å unngå at noen feil oppstår. Datavasken gjøres for å fjerne eventuelle feilkilder slik at datasettet og resultatet kan fremstilles så nøyaktig som mulig.

2.5.4.3 Sammensveising og ferdigstilling av fiskedata (PIT- BPR-, og merke-gjenfangst-data)

De ferdigstilte BPR- og PIT-antennedataene ble til slutt lagt i én fil sammen med merke- og gjenfangstdataene. På denne måten fikk vi et utfyllende datasett, der vi samtidig fikk benyttet all informasjonen som var tilgjengelig. Dataene ble samkjørt og sortert etter individuelle PIT-nummer og tid, slik at registreringshistorikken for hvert enkelt registrerte fiskeindivid ble lagt i rekkefølge for best mulig visuell oversikt. For gytetidsdataene som gjelder 2020 tok vi også hensyn til «pauser» fra gytingen der fiskene var ute av gytebekken > 1 døgn. I tillegg vi jeg på om fiskene migrerte fra oppvekstbekk til andre bekker i løpet av 2015–2020. Vi ga hver av disse faktorene en egen kolonne, hvor en tallverdi ble tildelt dersom en av disse hendelsene inntraff. For dataene som skulle brukes i CMR-analysene ble det laget pivottabeller der disse tallverdiene videre ble delt inn etter år. Før dataene ble importert til analyseprogrammene, ble Excel-filen konvertert til en CSV-fil (Comma Separated Values), noe som gjør det enklere for analyseprogrammene å lese og kjøre analyser av dataene.

2.5.5 Statistikk

For å kjøre analyser av dataene som var samlet inn, benyttet jeg R (versjon i386 3.6.3), som er et program og programmeringsspråk for statistiske analyser og modeller (De Vries og Meys, 2015). Her gikk jeg fram ved å tilpasse en rekke ulike modeller (kandidatmodeller) der jeg knyttet responsvariabler jeg ønsket å analysere opp mot en eller flere faktorer/prediktorer som kunne tenkes å påvirke variasjonen i nettopp disse responsvariablene. Responsvariablene jeg ønsket å finne forklaring i variasjon for, var eggdiameter, eggenes tørrvekt, tilbakeberegnet fiskelengde etter første vekstsesong og gytefiskens oppholdstid på gytebekken. For å finne

modellene som forklarte disse variasjonene mest effektivt, brukte jeg AIC (Akaike Information Criterion), som er det mest kjente informasjonskriteriet som brukes innenfor modellseleksjon i statistikk (Anderson, 2008).

AIC er summen av forklart varians (deviansen) og antall parametere, der sistnevnte multipliseres med en straffefaktor på 2,0, som er det vanligst forekomne. Ved å finne fram til kandidatmodellen som har lavest AIC, har en funnet modellen som mest effektivt forklarer variasjonen i dataene, dvs. modellen som best balanserer prediksjon og avvik i parameterestimater som inngår i modellen (McElreath, 2016). I kandidatmodellene ble forklaringsfaktorene som f.eks. bekk, fiskelengde og pH, satt opp både individuelt og i kombinasjoner i de ulike kandidatmodellene. Dette for å se i hvilken grad disse faktorene, alene eller sammen, kunne forklare variasjonen i nettopp egg, tilbakeberegnet fiskelengde etter første vekstsesong og gytetid. Både interaksjonsmodeller med ulike skjæringspunkt og stigningstall, og additive modeller med likt stigningstall og ulikt skjæringspunkt ble benyttet for de ulike faktorene og modellene. For å få oversikt over de ulike modellene og deres effektivitet i forklaringen av de aktuelle datasettene ble det frembrakt komplette AIC-tabeller der modellene var rangert etter AIC-verdi, lavest til høyest. Da dataene var noe begrenset ble ANCC benyttet. Videre kjørte jeg en variansanalyse eller ANOVA (Analysis Of Variance) for de utvalgte modellene med lavest AIC-verdi. Dette for å få fram om effektene i de tilpassede modellene var statistisk signifikante. Videre ble forklaringskoeffisienten R^2 estimert for å fastsette andel forklart variasjon for den aktuelle modellen.

Til slutt laget jeg prediksjonsplott for grafisk fremstilling av de beste modellene (toppmodellene). Prediksjonsplottet viser en modell basert på predikterte data som R fyller inn basert på de reelle dataobservasjonene. Dette er nyttig når de reelle dataobservasjonene er noe begrenset.

Denne fremgangsmetoden med bruk av modellseleksjon (AIC og ANOVA), samt fremstilling av prediksjonsplott for de beste modellene, ble benyttet for analysene av både førsteårsvekst, eggdiameter og -tørrvekt, og gytetid.

I tillegg til R ble programvaren Mark versjon 9.0 brukt i merke-gjenfangstanalysene (CMR), da dette programmet er mer rettet mot denne typen analyser (se kapittel 2.5.9) (White og Burnham, 1999). De samme prinsippene ble brukt her som i R, med modellseleksjon.

2.5.6 Analyser av egg

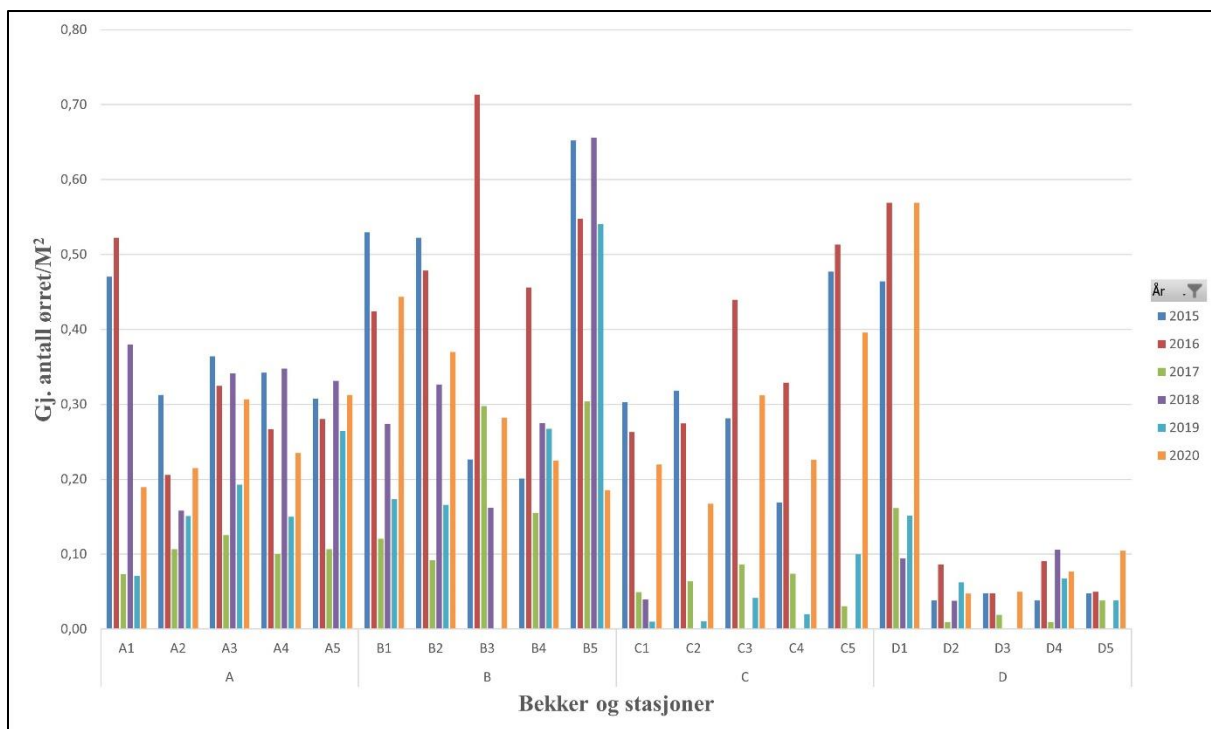
AIC og ANOVA for eggdiameter var basert på snittediameteren av egg ($n = 10$) målt fra 49 fisk. AIC og ANOVA for tørrvekt var basert på snittvekt av egg ($n = 10$) veid fra 48 fisk. Et gjennomsnitt av eggene ble brukt for å se på variasjonen mellom ulike fiskeindivider og mellom bekker. Et fåtall egg som punkterte i måle- og fryseprosessen ble tatt ut av analysene for å unngå støy, da dette påvirket tørrvektsmålingene i stor grad. Av denne grunnen ble $n < 10$ i snittene av tørrvektsmålingene hos noen av fiskene i de forskjellige bekkene. Jeg laget også et plott der jeg korrelerte eggdiameter med tørrvekt for så se på sammenhengen mellom overflate og masse i eggene (se appendix kap. A4, fig. A11).

2.5.7 Tetthetsestimater og analyser av førsteårsvekst

Ut ifra el-fiskerundene som har blitt gjort i bekkene i august hvert år, etter metodene beskrevet av Bohlin m.fl. (1989), samt fra merke- og gjenfangstdataene, kunne tettheten av ungfisk (0+ og 1+) regnes ut for hver stasjon i bekkene (figur 23). Gjennomsnittstetthetene for alle stasjonene per bekk for hvert år ble regnet ut for å bruke dette i analysene av tilbakeberegnet lengde etter første vekstsesong hos gytefisk. Dette fordi vi vet at konkurranse både innenfor og mellom årsklasser kan påvirke veksten i første år.

Videre koblet jeg opp pH-verdier, som er målt i bekkene hvert år, opp mot tilbakeberegnet lengde etter første vekstsesong hos gytefisk, og brukte dette som et mål på vannkjemi. pH-dataene ble hentet fra vannprøver og fra Miljødirektoratet (2021). Jeg brukte da min-, snitt- og differanseverdi for pH-målingene fra de ulike årene.

Da mye av gytefisken var fanget for første gang i 2020, og vi ikke hadde data på oppvekstbekk, kan vi ikke være sikre på at de er født i den samme bekken som de gyter. I dette tilfelle må vi derfor bare bruke dette som en antagelse. Videre i kapittel 2.5.9 beskrives metoden for å finne sannsynligheten for å bytte gytebekk underveis i livsløpet. I og med at gytefisken som er fanget i 2020 også er av ulik alder, vet vi at det er snakk om ulike årskull. Jeg brukte her aldersberegningene fra skjellprøvene for å regne tilbake til hvilket årskull gytefiskene hørte til. Dette ble gjort i R. Jeg fant gytefisk fra årskull 2013–2018, men utelot 2013 og 2014 da vi ikke har gode vannkjemidata eller tetthetsestimater fra disse årene.



Figur 23: Tetthetsestimater for 0+ og 1+ yngel i alle bekkene og stasjonene for hvert år 2015–2020. A = Elsjøbekken, B = Stårsjøbekken, C = Botnetjernsbekken, D = Trasletjernsbekken. Yngeltettheten (0+ og 1+) i bekkene er varierende mellom bekker og stasjoner fra år til år. Enkelte år er det ikke funnet yngel på enkeltstasjoner, som f.eks. i bekk C i 2018 der det kun ble funnet yngel i nederste stasjon. Bekk D er bekken med generelt lavest yngeltetthet, spesielt i stasjonene over stasjon D1, som da også ligger ovenfor vandringshinder (se appendix kap. A1, fig. A9). Samlet gjennomsnittlig yngeltetthet (2015–2020) for hver bekk: A = 0,25/m², B = 0,35/m², C = 0,18/m², D = 0,11/m².

2.5.8 Analyser av gytetid

De ferdigstilte fiskedataene (BPR-, PIT- og merke-gjennfangstdataene) ble tatt inn i R-studio. Vi selekterte bort all ørret under 25 cm i analysen og beholdt de som var 25 cm eller større, da vi mente at dette skulle dekke det aller meste av gytefisk og selektere bort all umoden fisk som også ferdes i bekken. Deretter fant vi første og siste registrering av fisken innenfor det vi valgte å betegne som aktuell gyteperiode for området, ut ifra egne observasjoner: 10. september – 5. november 2020. Vi antok at dette skulle dekke det aller meste av gyteaktiviteten med god margin, og kun fisk som ble registrert innenfor denne perioden ble med i analysen. Vi tok også bort all fisk som kun hadde én registrering på antennene, siden dette ga en gytetid lik null, noe som ikke ga mening for gytetidsmodellen. Etter denne filtreringen falt for øvrig en del individer bort, noe som førte til at dataene for bekk D ble ganske svake, med kun fem registrerte gytefisk. Vi tok også bort alle registreringer av PIT-merker som hadde vært på bekken i hele perioden, da dette mest sannsynlig i all hovedsak var utgytte eller «døde» PIT-merker uten vert.

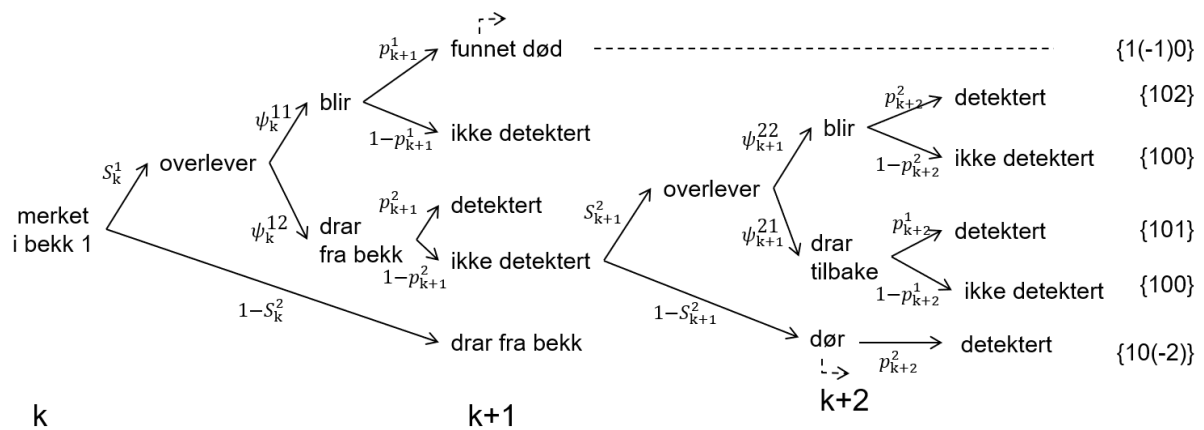
2.5.9 Merke-gjenfangstanalyser (CMR)

Merke-gjenfangstanalysene ble analysert i MARK (White og Burnham, 1999). Her laget vi PIM-tabeller der vi knyttet årlig overlevelse og årlig sannsynlighet for bekkebytte opp mot bekk, fiskelengde (mm) og differanse i pH-verdier. Vi brukte her fiskedataene bestående av PIT-antenne-, BPR- og merke-gjenfangstdataene for hvert år og slo disse sammen i årevise registreringer som dekket merking og gjenfangster fra 2015–2020. Dataene ble da bestående av seks fangst-gjenfangstomganger, en for hvert år ($k_{\max} = 6$, der k = gjenfangstomgang). Dataene for omgangene ble for hvert enkelt år samlet til én fiksert midt-dato. Dette fordi vi i disse analysene kun skulle se på årlige overlevelser og ikke trengte informasjon om antall deteksjoner innenfor samme år. Tilsvarende tilnærminger er blant annet gjort i en studie av Haugen m.fl. (2007b). Samtidig ble bekkebytte registrert for fisk som hadde blitt registrert én eller flere ganger innenfor samme år, i annen bekk enn der den ble merket.

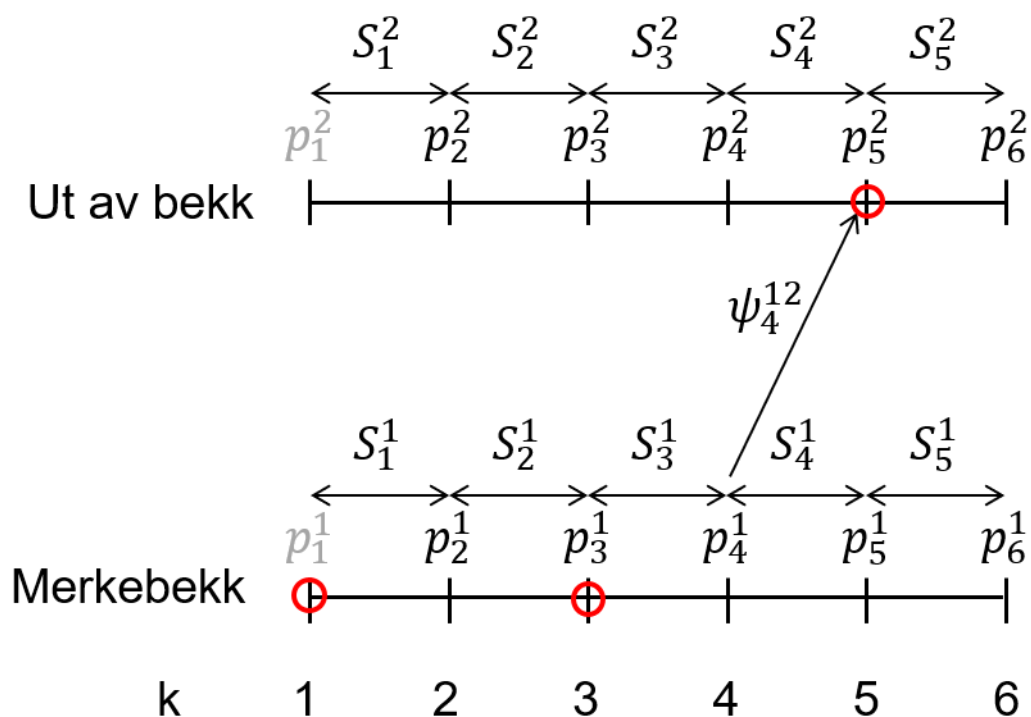
Da en viktig del av problemstillingen rettet seg mot overlevelse og bytte av bekk, ble en multistate-tilnærming valgt der parameteriseringen fulgte en Conditional Arnason-Schwartz-modellstruktur (CAS) (Neil Arnason, 1972, Neil Arnason, 1973, Schwarz m.fl., 1993). Denne modelltypen estimerer tre typer parametere; sannsynlighet for gjenfangst/registrering (p), overlevelse (S) og vandring mellom bekker (ψ). Det ble skilt mellom to tilstander, der én utgjorde vandring mellom bekker og én tilstand der fisken holdt seg til samme bekk fra et år til det neste, og var såkalt resident (figur 24). Disse tilstandene ble gitt kodene 1 for «bli i samme bekk» og 2 for «bytte bekk». Det ble videre satt sammen individuelle registreringshistorier for fiskeindivider bestående av en tallrekke med seks tall, et tall for hvert år, der 0 ble lagt inn dersom individet ikke ble registrert i det aktuelle året. F.eks. vil en registreringshistorie som «001012» bety at individet ble merket i år tre (første 1-tall) og blitt fanget igjen i samme bekk som den ble merket, i år 5 (kode 1). Videre ble den registrert i en annen bekk i år 6 (kode 2). Selv om «0» i år 4 indikerer manglende registrering innenfor det året, bekreftes individet i livet på nytt i senere år. I figur 25 er parameteriseringen av en annen registreringshistorie vist. I tillegg til hvert enkelt individs registreringshistorie ble det lagt til info om hvilken bekk den var merket i (bekketilhørighet) (som dummy-variabel) og individets lengde ved merking (som kovariat). All denne informasjonen ble lagt inn i en text-fil som videre ble importert til MARK (se appendix kap. A6, tab. A4).

De ulike parameterne (p , S , ψ) ble estimert i MARK ved hjelp av maximum-loglikelihood-metoden. Alle parameterne kan i utgangspunktet modelleres som tids- og gruppeavhengige (f.eks. bekk), samt som funksjon av omgangsspesifikke kovariater, f.eks. pH eller temperatur, eller som individkovariater, f.eks. størrelse.

Resultatene av analysene i MARK ble eksportert til Excel, der de videre ble importert til R-studio. I R ble det laget prediksjonsplott for både årlig overlevelse og årlig sannsynlighet for bekkebytte, basert på toppmodellen fra CMR-analysene, på lik linje som det ble laget prediksjonsplott for toppmodellene i de øvrige analysene.



Figur 24: Skjebnediagram med tilhørende registreringshistorier ($i \{ \}$) for en tre runders (tre år) sekvens av CAS-data. De respektive CAS-parameterne er angitt ved hver prosess (markert som piler). Minustegn i registreringshistoriene betyr at dataene brukes frem til dette gitte tidspunktet, men ekskluderes i videre runder (fordi individet er dødt).



Deteksjonshistorie: 101020

Figur 25: Parameteriseringsfigur som et eksempel på en registreringshistorie (oppgitt nederst i figuren) under parameteriseringen brukt i de fire studiebekkene i perioden 2015–2020. Røde ringer angir merking/gjenfangst/registrering. De aktuelle parameterestimaterne for bekkeskift (ψ) er oppgitt kun for eksempelets forløp for å forenkle fremstillingen.

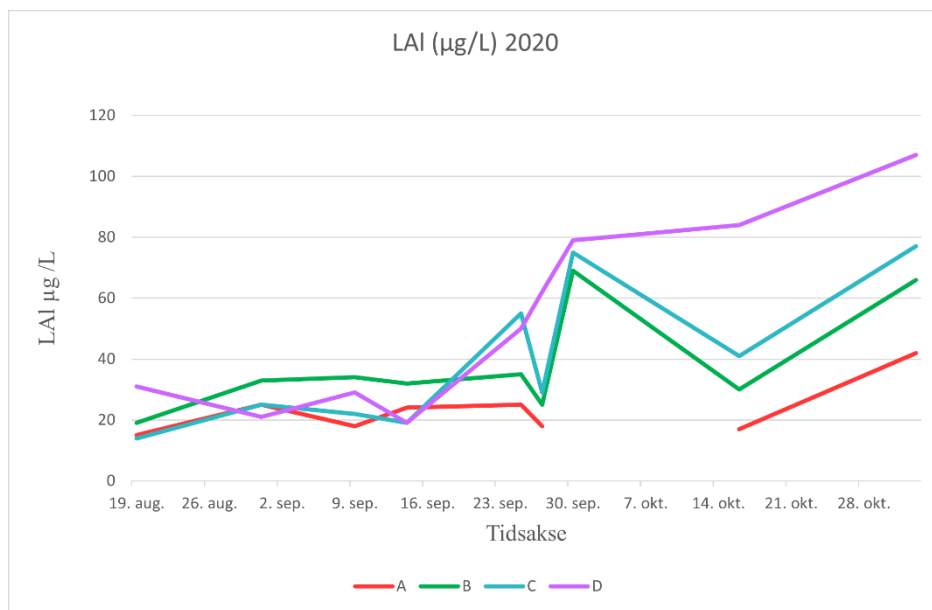
3. Resultater

3.1 Vannkjemi

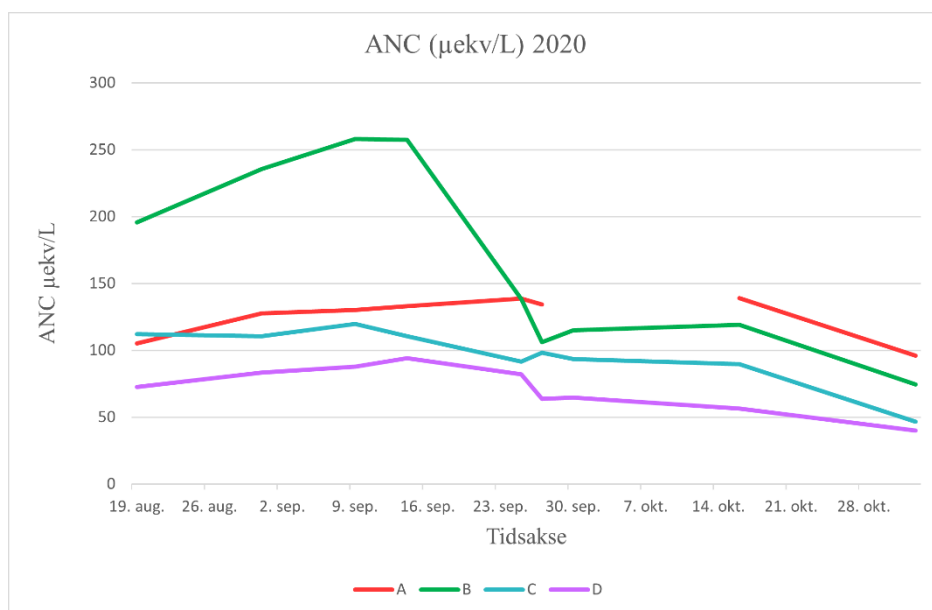
Vannkjemien var stort sett som forventet etter de ulike kalkingsregimene i bekkene, der bekkene i alfabetisk rekkefølge fra A-D, hadde gradvis dårligere vannkjemi med tanke på målte parametere. Vannkjemien viste en generell trend i samtlige bekker der den ble noe dårligere i løpet av måleperioden 13. august – 2. november, høsten 2020.

3.1.1 Vannprøver

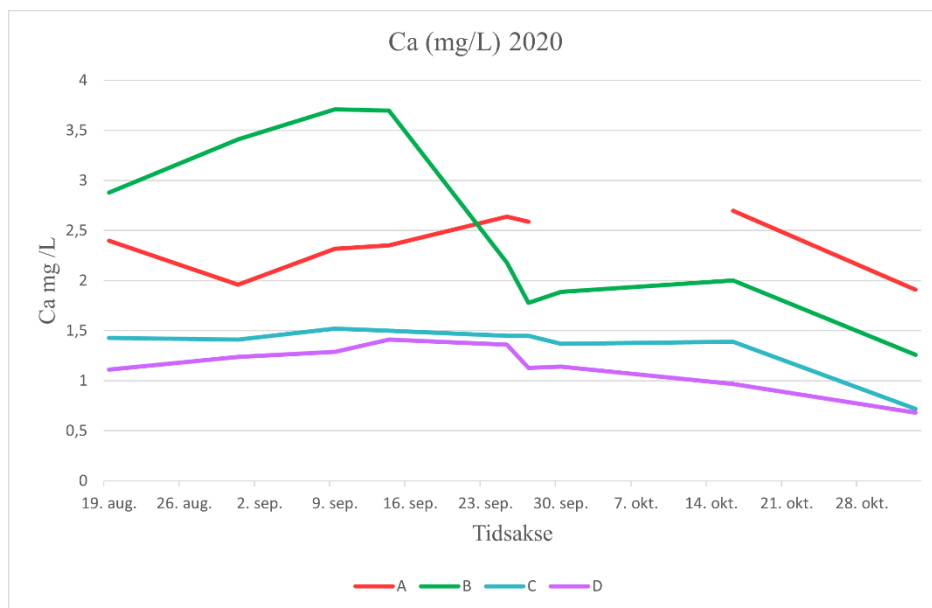
LAl hadde relativt lave verdier frem til siste halvdel av september med mellom 14 og 34 µg/L i alle bekkene. Deretter hadde nivåene av LAl en stigende trend i bekk B, C og D. Målingene 30. september viste verdier mellom 60–80 µg/L LAl i disse bekkene, mens bekk A holdt seg på lave verdier. Verdier i bekk B og C falt noe igjen etter toppen 30. september, men i bekk D fortsatte LAl å stige opp til 107 µg/L ved den siste målingen 2. november. Ellers hadde også bekk A, B og C økte verdier igjen 2. november, og bekk A hadde for første gang i måleperioden registrert verdi av LAl på over 40 µg/L (figur 26). ANC varierte mellom 40 og 258 µekv/L i måleperioden, der bekk D hadde laveste verdier, og bekk B hadde høyeste verdier. Bekk B hadde likevel et stort fall fra 257,5–106 µekv/L mellom 14. og 27. september og holdt seg på lave verdier ut måleperioden (figur 27). Ca hadde en svakt synkende trend gjennom måleperioden, men bekk B pekte seg ut med å starte høyt på 3–3,7 mg Ca/L i starten av perioden, for deretter å falle til 1,78 mg Ca/L i løpet av perioden 14–27. september. Deretter lå bekkens Ca-nivå som forventet etter de forskjellige kalkingsregimene i bekkene, med høyeste verdier av Ca i bekk A, og laveste Ca-verdier i bekk D (figur 28). TOK-verdien varierte mellom 4–8 mg/L i bekkene i starten av måleperioden, men økte i alle bekkene utover høsten. TOK hadde det største hoppet i samtlige bekker i siste halvdel av september, med den høyeste registrerte verdien i bekk D, som var 13,1 mg/L 25. september. Øvrige bekker varierte mellom 6 – 10,6 mg/L TOK fra 27. september og ut måleperioden (figur 29).



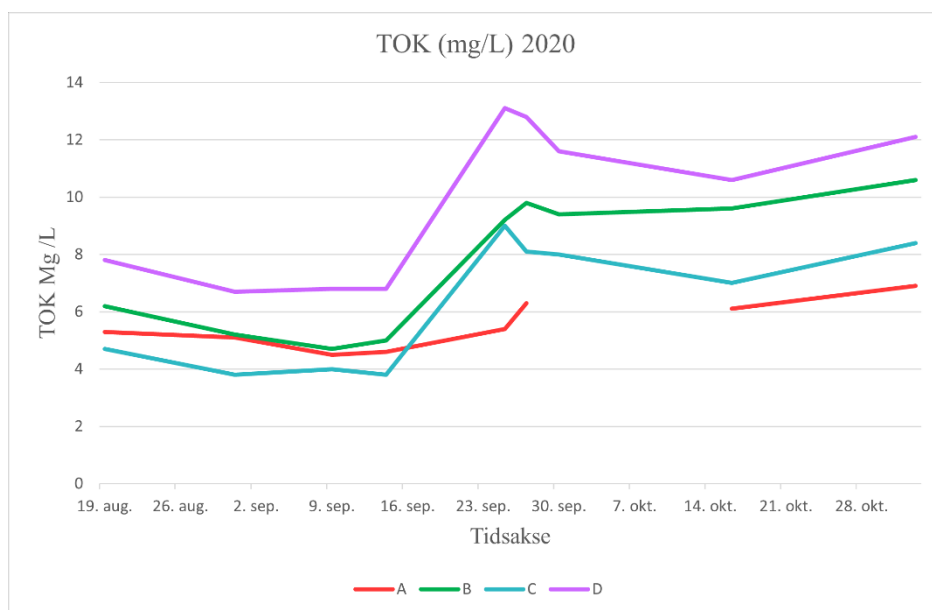
Figur 26: Oversikt over målte verdier (9 målinger) av LAI (Labilt Aluminium) i µg/L fra studiebekkene 2020, hentet ut fra de analyserte vannprøvene. A = Elsjøbekken (rød graf), B = Stårsjøbekken (grønn graf), C = Botnetjernsbekken (turkis graf), D = Trasletjernsbekken (lilla graf). En måling som ble borte fra bekk A førte til at det ble et brudd i grafen for denne bekken.



Figur 27: Oversikt over målte verdier (9 målinger) av ANC (syrenøytraliseringskapasitet) i µekv/L fra studiebekkene 2020, hentet ut fra de analyserte vannprøvene. A = Elsjøbekken (rød graf), B = Stårsjøbekken (grønn graf), C = Botnetjernsbekken (turkis graf), D = Trasletjernsbekken (lilla graf). En måling som ble borte fra bekk A førte til at det ble et brudd i grafen for denne bekken.



Figur 28: Oversikt over målte verdier (9 målinger) av Ca (Kalsium) i mg/L fra studiebekkene 2020, hentet ut fra de analyserte vannprøvene. A = Elsjøbekken (rød graf), B = Stårsjøbekken (grønn graf), C = Botnetjernsbekken (turkis graf), D = Trasletjernsbekken (lilla graf). En måling som ble borte fra bekk A førte til at det ble et brudd i grafen for denne bekken.



Figur 29: Oversikt over målte verdier (9 målinger) av TOK (total organisk karbon) i mg/L fra studiebekkene 2020, hentet ut fra de analyserte vannprøvene. A = Elsjøbekken (rød graf), B = Stårsjøbekken (grønn graf), C = Botnetjernsbekken (turkis graf), D = Trasletjernsbekken (lilla graf). En måling som ble borte fra bekk A førte til at det ble et brudd i grafen for denne bekken.

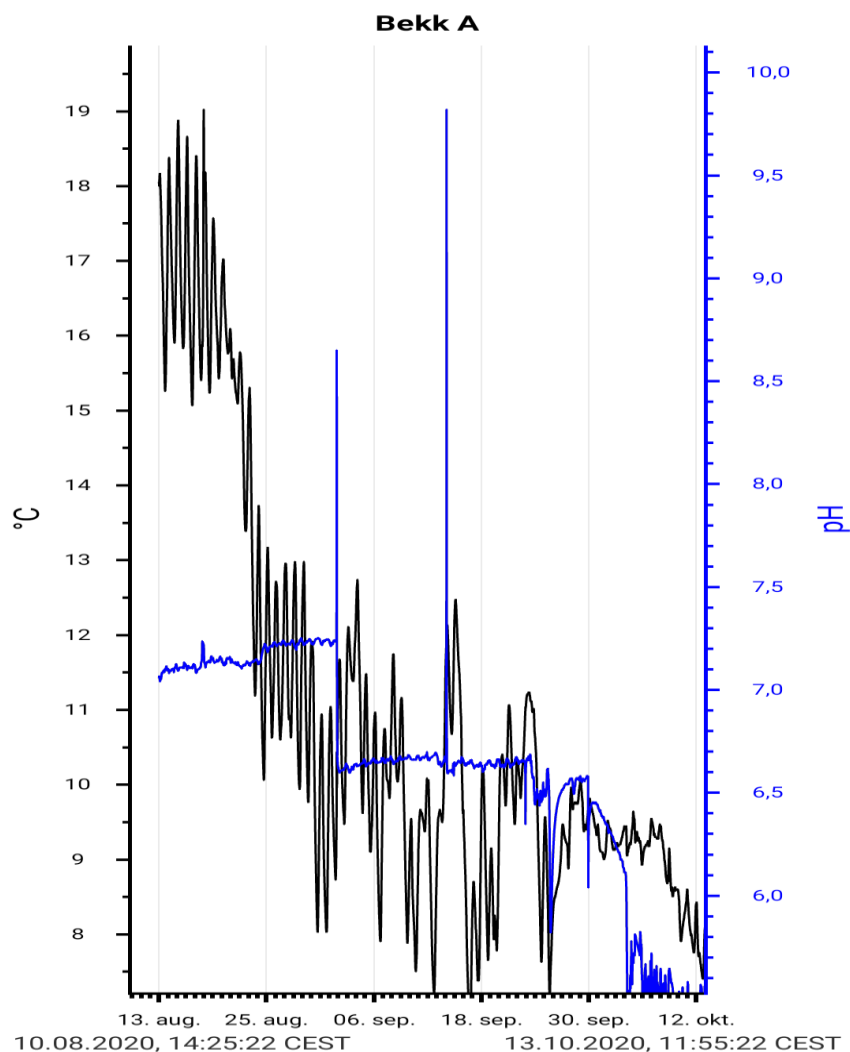
3.1.2 pH og temperatur

Temperaturtrendene var noenlunde like i alle bekkene utover høsten 2020, mens pH-verdiene varierte som forventet etter de ulike kalkingsregimene. Både temperatur og pH hadde generelt synkende trender utover høsten. Bekk A hadde de høyeste og mest stabile pH-verdiene i løpet av høsten, med bekk B ikke så langt etter. Bekk C og D hadde de laveste og mest ustabile pH-verdiene med flest svingninger.

3.1.2.1 Bekk A

Både temperatur og pH sank utover høsten i bekk A. pH sank fra ca. 7,1 i august til en veldig ustabil pH mellom ca. 5,3–5,7 i oktober. De to høyeste toppene (ca. 1. og 15. september) skyldes mest sannsynlig kalibreringer som ble gjort underveis i måleperioden (figur 30).

Temperaturen i bekk A lå mellom 15–19 °C i starten av måleperioden, og droppet kraftig rundt 20.–25. august til 10–13 °C. I september droppet den ytterligere, men hadde store svingninger inntil slutten av måleperioden rundt 15. oktober, der temperaturen hadde noenlunde stabil nedgang til i 6–7 °C (figur 30).

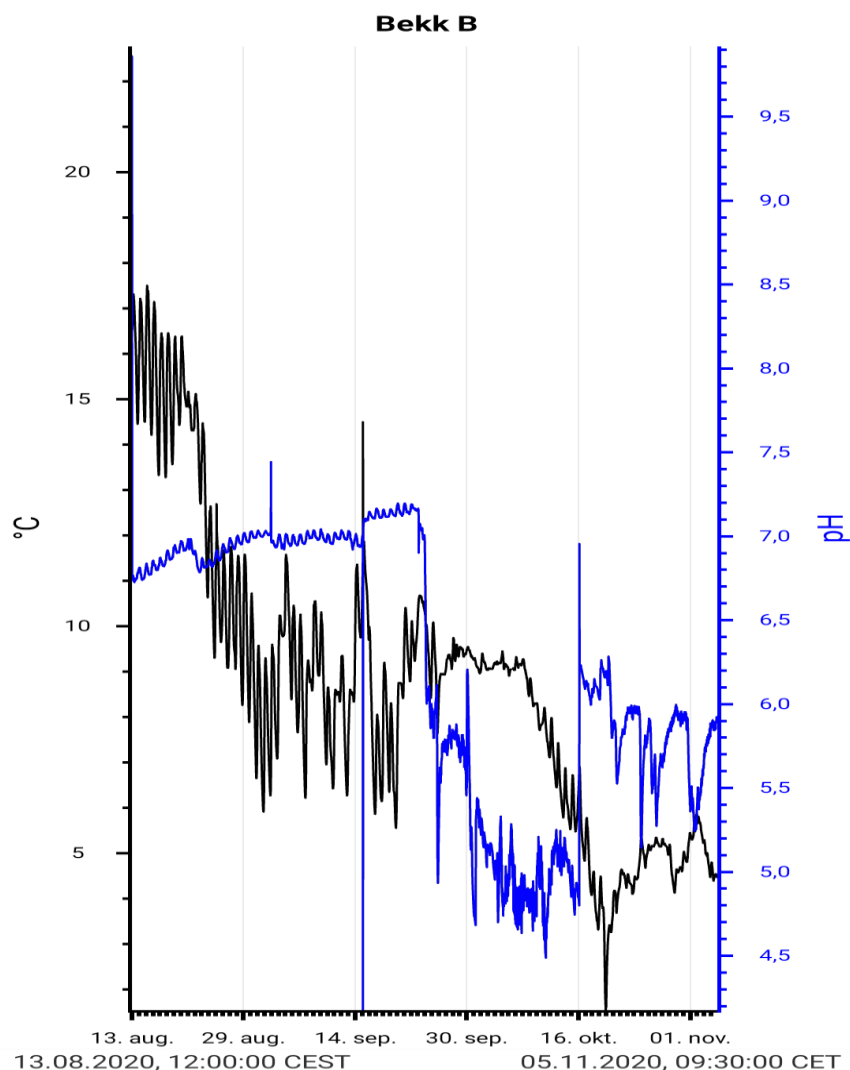


Figur 30: Tidsmessig variasjon i pH (blå graf) og temperatur (svart graf) i bekk A (Elsjøbekken) gjennom høsten 2020. På grunn av tekniske årsaker mangler data for siste del av måleperioden (12.okt. – 1. nov.). Eksepsjonelt høye eller lave enkeltmålinger av pH som skiller seg ut som hopp i grafen, skyldes mest sannsynlig målinger som er gjort i kalibreringsvæske mens pH-loggerne har blitt kalibrert i løpet av høsten.

3.1.2.2 Bekk B

I bekk B lå pH-en mellom 6,8–7,2 fra 13. august til siste halvdel av september. Deretter lå den rundt 4,5–5,4 fra 30. september til 16. oktober, der den gikk opp til 6,2 og varierte mellom dette og 5,2 ut måleperioden (figur 31).

Temperaturen var noe lavere i bekk B enn bekk A. Temperaturen lå her i starten av måleperioden mellom 13–17 °C. Temperaturen sank dermed raskt til 6–12 °C i perioden fra slutten av august til 16. oktober. Etter dette lå temperaturen på 3–6 °C frem til måleslutt (figur 31).



Figur 31: Tidsmessig variasjon i pH (blå graf) og temperatur (svart graf) i bekk B (Stårsjøbekken) gjennom høsten 2020. Eksepsjonelt høye eller lave enkeltmålinger av pH som skiller seg ut som hopp i grafen, skyldes mest sannsynlig målinger som er gjort i kalibreringsvæske mens pH-loggerne har blitt kalibrert i løpet av høsten.

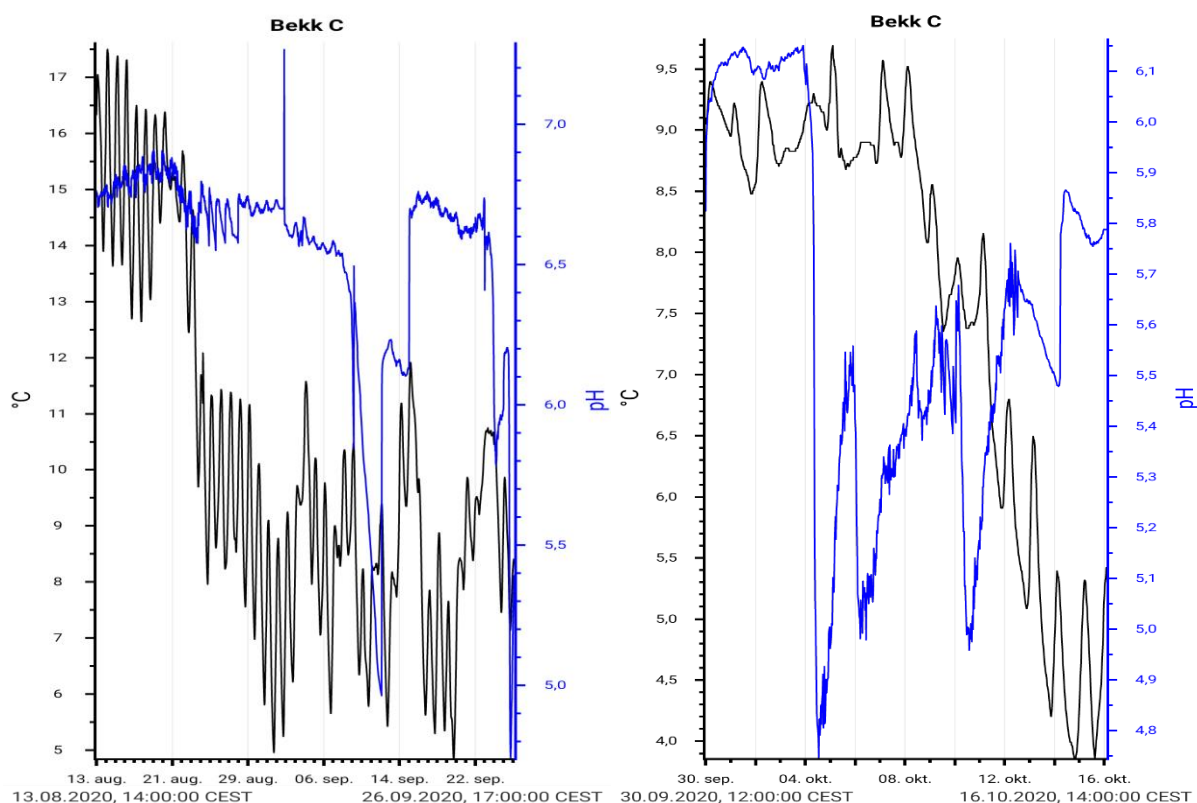
3.1.2.3 Bekk C

Pga. tekniske vansker underveis, blir målingene fra bekk C presentert i to grafer som følger hverandre. Merk at skalaene er noe forskjellig på de to grafene (figur 32).

pH-en i bekk C startet stabilt rundt 6,5–6,9 i starten av måleperioden, men var preget av store svingninger etter dette. Først hadde pH-en et dropp i perioden 7–14. september der pH var nede i 5. Etter dette gikk den opp igjen til 6,7 rundt 15. september, før det var et nytt dropp til pH under 5 rundt 23. september. Rundt 30. september var verdiene tilbake på pH 6. Et tredje dropp til 4,7 kan likevel sees 4. oktober, med følgende svært ustabile pH-verdier med mange

svingninger ut måleperioden. Likevel hadde svingningene i denne siste perioden en stigende trend frem til siste måledag 16. oktober, der pH var oppe på 5,8 (figur 32).

I starten av måleperioden lå temperaturen i bekk C på 13–18 °C. Mellom 21. august og 1. september droppet temperaturen til 5–11 °C. Temperaturen gikk noe opp igjen og holdt seg oppe på en noe mer stabil temperatur rundt 8,5–9,5 °C mellom 30. september – 8. oktober. Etter dette gikk temperaturen ned til 4–5 °C i slutten av måleperioden (figur 32).



Figur 32: Tidsmessig variasjon i pH (blå graf) og temperatur (svart graf) i bekk C (Botnetjernsbekken) gjennom høsten 2020. På grunn av tekniske årsaker mangler data for siste del av måleperioden (16. okt. – 1. nov.). I tillegg er pH- og temperaturforløpet presentert i to grafer som følge av tekniske problemer underveis. Likevel følger grafene hverandre med få eller ingen manglende data imellom, men vær obs på at skalaene er noe ulike. Eksepsjonelt høye eller lave enkeltmålinger av pH som skiller seg ut som hopp i grafen, skyldes mest sannsynlig målinger som er gjort i kalibreringsvæske mens pH-loggerne har blitt kalibrert i løpet av høsten.

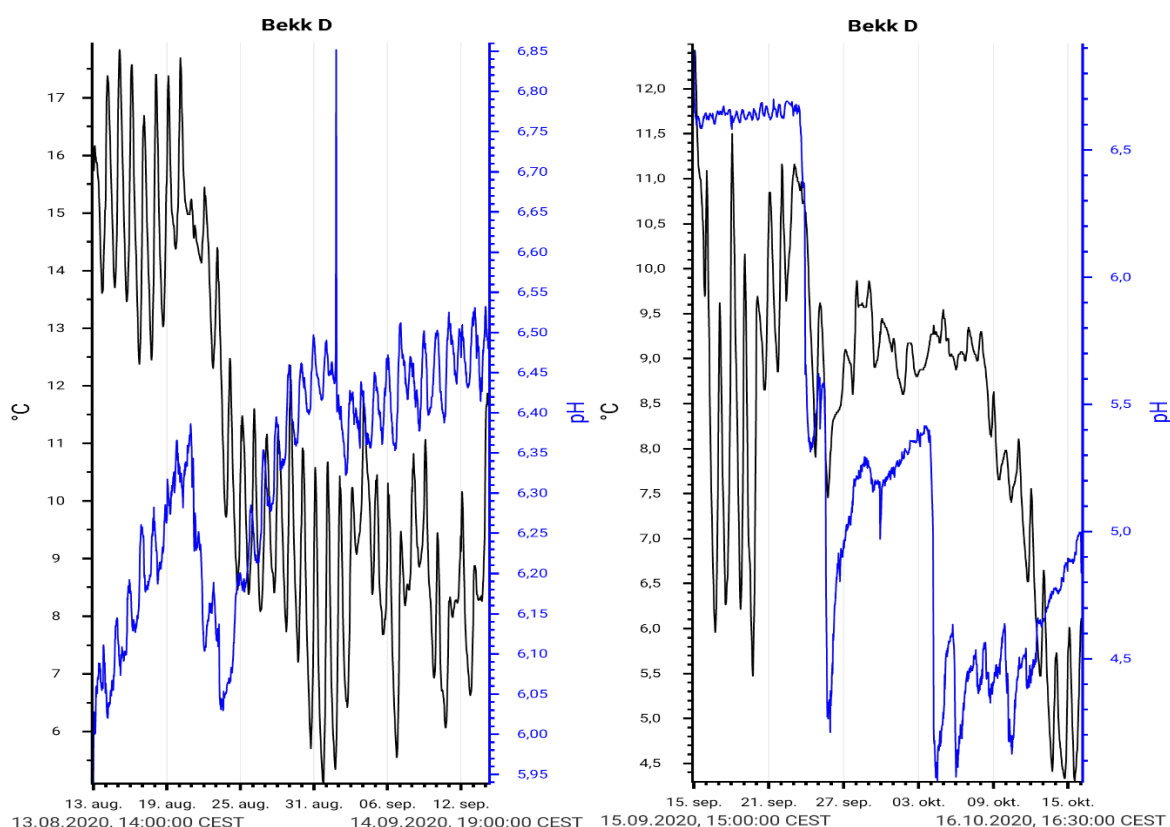
3.1.2.4 Bekk D

Pga. tekniske vansker underveis, blir målingene fra bekk D presentert i to grafer som følger hverandre. Merk at skalaene er noe forskjellig på de to grafene (figur 33).

pH-en i bekk D hadde en stigende trend i starten av måleperioden fra 13. august – 23. september, der den steg fra 6–6,5. Unntaket var et lite dropp rundt 21.–25. august der pH gikk

tilbake til 6 igjen. Etter 23. september droppet pH kraftig ned til ca. 4,2. Den gikk noe opp igjen før den igjen droppet 4. oktober helt ned til 4. Etter dette lå pH-en ustabilt mellom 4–4,6 frem til den steg oppover til 5 ved måleslutt (figur 33).

Temperaturen i bekk D lå mellom 12,5–18,5 °C i starten av måleperioden. Rundt 21. august begynte temperaturen å droppe og nådde 5 °C 1. september. Deretter varierte temperaturen mellom 4–11 °C frem til siste måledag 16. oktober (figur 33).



Figur 33: Tidsmessig variasjon i pH (blå graf) og temperatur (svart graf) i bekk D (Trasletjernsbekken) gjennom høsten 2020. På grunn av tekniske årsaker mangler data for siste del av måleperioden (15.okt. – 1. nov.). I tillegg er pH- og temperaturforløpet presentert i to grafer som følge av tekniske problemer underveis. Likevel følger grafene hverandre med få eller ingen manglende data imellom, men vær obs på at skalaene er noe ulike. Eksepsjonelt høye eller lave enkeltmålinger av pH som skiller seg ut som hopp i grafen, skyldes mest sannsynlig målinger som er gjort i kalibreringsvæske mens pH-loggerne har blitt kalibrert i løpet av høsten.

3.2 Egg

Diameteren for individuelle egg varierte mellom 4,02 og 6,34 mm, mens snittdiameteren på egg ($n = 10$) fra ulike fiskeindivider varierte mellom 4,39 og 6,045 mm (se appendix kap. A4, fig. A10). Tørrvekten for individuelle egg varierte mellom 18,89 og 62,11 mg. Snittvekten for

alle eggene var 32,36 mg, med en standardfeil på 1,03 mg. Tørrvekten var positivt korrelert med eggdiameter (se appendix kap. A4, fig. A10).

3.2.1 Eggdiameter

3.2.1.1 Korrelasjoner med eggdiameter

Blant kandidatmodellene som modellerte effekter på variasjon i eggdiameter fikk en modell med fiskelengde som eneste prediktor mest støtte i dataene (tabell 4). AICcWt for toppmodellen var på 0,393, noe som vil si at modellen hadde 39,3 % støtte i dataene (AICcWt = 0,393, tabell 4). Dette var nesten dobbelt så mye som modellen på 2. plass (AICcWt = 0,231, tabell 4). R^2 for toppmodellen var 0,1555, noe som betyr at fiskelengden kunne forklare 15,55 % av variasjonen i eggdiameter og at effekten var statistisk signifikant ($p = 0,005$, tabell 5). Bekk og LAl som også var inkludert som faktorer blant de tre toppmodellene i kombinasjon med fiskelengde ga ingen signifikante utslag i seg selv.

*Tabell 4: AIC-tabell. Rangert oversikt over modeller som ble tilpasset for å forklare variasjonen i eggdiameter. Forklaring av viktigste faktorer i tabellen: **K** = antall parametere i modellen, **AICc** = tall som representerer hvor god modellen er for det gitte datasettet (desto lavere AICc-tall i forhold til andre modeller i tabellen, desto bedre er modellen), **Delta_AICc** = modellens AICc-differanseverdi i forhold til modellen med lavest AICc, **AICcWt** = Hvor mange prosent (%) støtte modellen har i det aktuelle datasettet.*

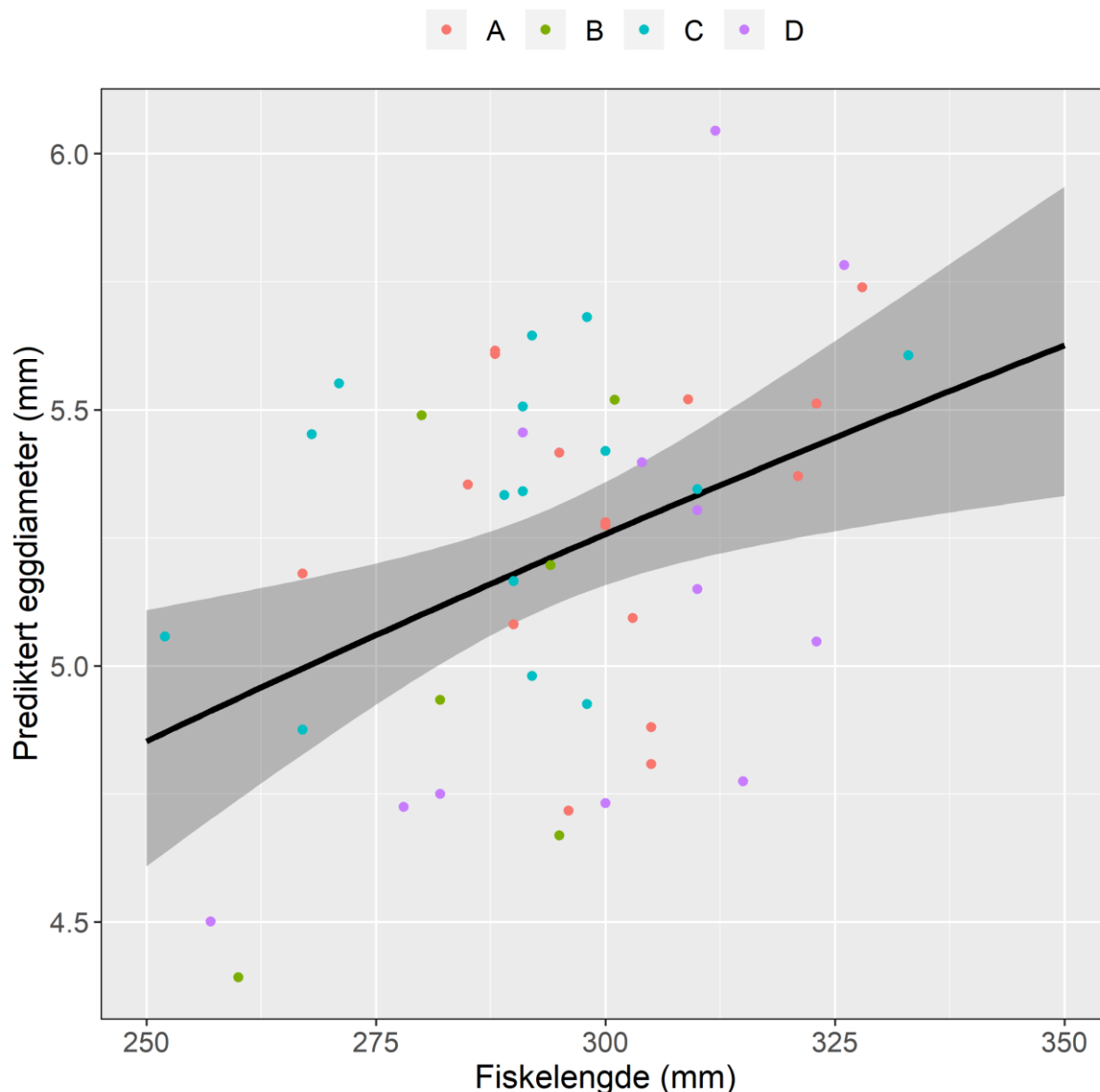
AIC-TABELL FOR EGGDIAMETER

MODELLER	K	AICc	Delta_AICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
LOG FISKELENGDE	3	-123,543	0,000	1,000	0,393	65,038	0,393
LOG FISKELENGDE + BEKK	6	-122,481	1,062	0,588	0,231	68,240	0,623
LOG FISKELENGDE + LAL	4	-122,204	1,339	0,512	0,201	65,556	0,824
LOG FISKELENGDE * LAL	5	-121,183	2,360	0,307	0,121	66,289	0,945
LOG FISKELENGDE * BEKK	9	-118,421	5,122	0,077	0,030	70,518	0,975
SNITT AV ALLE EGG	2	-117,531	6,012	0,049	0,019	60,896	0,995
BEKK	5	-114,871	8,671	0,013	0,005	63,133	1,000

Tabell 5: Parameterestimer for modellen som hadde mest støtte i dataene for forklaringen av variasjon i eggdiameter (Tabell 4). Estimaten er på ln-skala. Forklaring av viktigste verdiparametere i tabellen: **Estimatet** er den estimerte effekten (gjennomsnittet) av den gitte faktoren. **Interceptet** øverst er skjæringspunktet. **SE** (Standard Error) er standardfeilen og dette er det gjennomsnittlige avviket eller variasjonen fra estimatet hos de ulike faktorene.

EGGDIAMETER, PARAMETERESTIMATER FOR TOPPMODELLEN			TEST-STATISTIKK					
TERM	Estimat	SE	Effekt	DF	SS	MSS	F-verdi	p
INTERCEPT	-0,8465	0,8491	Log fiskelengde	1	0,037163	0,037163	8,6571	0,005046
LOG FISKELENGDE	0,4394	0,1493						

Toppmodellen viste at gjennomsnittlig eggdiameter hos hunnfisk var positivt korrelert med fiskelengden (figur 34). Dette vil si at modellen predikterte at den gjennomsnittlige eggdiametere øker med lengden hos ørreten.



Figur 34: Prediksjonsplott for modellen som hadde mest støtte i dataene for forklaringen av variasjon i eggdiameter (tabell 4). Modellen inkluderer kun fiskelengde som prediktor. Hvert punkt representerer et målt snitt av 10 egg fra et fiskeindivid. Den sorte linjen viser et prediktert totalt snitt av eggdiameter (mm) (y-akse) fra samtlige bekker, korrelert med fiskelengde (mm) (x-akse). Den grå skraveringen i bakgrunnen viser 95 % konfidensintervall. A = Elsjøbekken, B = Stårsjøbekken, C = Botnetjernsbekken, D = Trasletjernsbekken.

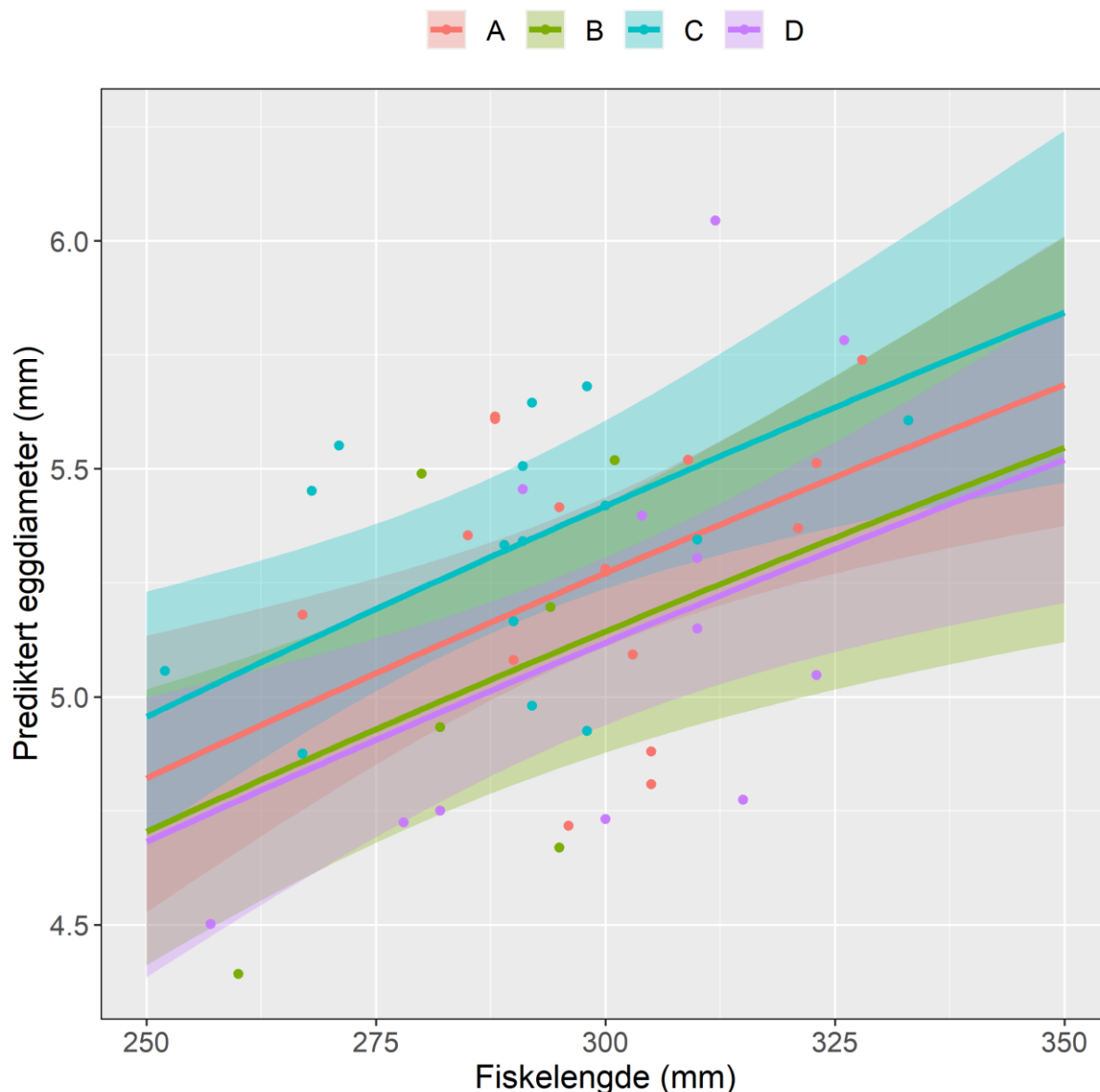
Modellen på 2. plass hadde fiskelengde og bekk som prediktorer (tabell 4). AICcWt for denne modellen viste at modellen hadde 23,1 % støtte i dataene (tabell 4). Dette var drøyt halvparten av støtten som toppmodellen hadde. Likevel lå R^2 til denne på 0,259, noe som var en del høyere enn R^2 til toppmodellen. Denne modellen var ellers ganske lik toppmodellen, men bruker også bekk som faktor i tillegg til fiskelengden. Likevel var det kun fiskelengden som var statistisk signifikant ($p = 0,004$, tabell 6), mens bekkeeffekten ikke var signifikant ($p =$

0,121, tabell 6). Dette kan bety at valg av gytebekk og gytebekkens miljøforhold har liten til ingen prediktert effekt på eggstørrelsen.

Tabell 6: Parameterestimer for modellen som hadde nest mest større i dataene for forklaringen av variasjon i eggdiаметer (tabell 4). Estimaten er på ln-skala. Dette var en additiv modell som inkluderte fiskelengde og lokasjon (bekk). Forklaring av viktigste verdiparametere i tabellen: **Estimatet** er den estimerte effekten (gjennomsnittet) av den gitte faktoren. **Interceptet** øverst er skjæringspunktet, og estimatene som oppgis for faktorene under dette oppgir differansen fra denne (enten positivt eller negativ). **SE** (Standard Error) er standardfeilen og dette er det gjennomsnittlige avviket eller variasjonen fra estimatet hos de ulike faktorene. A = Elsjøbekken, B = Stårsjøbekken, C = Botnetjernsbekken, D = Trasletjernsbekken.

EGGDIAETER, PARAMETERESTIMATER FOR NEST BESTE MODELL			TEST-STATISTIKK					
TERM	Estimat	SE	Effekt	DF	SS	MSS	F-verdi	p
BEKK C (INTERCEPT)	-1,1024	0,8687	Log Fiskelengde	1	0,0372	0,0372	9,2363	0,0040
LOG FISKELENGDE	0,4895	0,1533	Bekk	3	0,0247	0,0082	2,0481	0,1209
BEKK A	-0,0275	0,2350	Residualer	44	0,1770	0,0040		
BEKK B	-0,0521	0,0307						
BEKK D	-0,0569	0,0252						

I likhet med toppmodellen var det en relativt sterk positiv korrelasjon mellom gjennomsnittlig eggdiаметer og fiskelengde i modellen som kom på 2. plass. Bekkeeffekten var ikke like tydelig. Selv om linjene kan skilles fra hverandre, er alle tilhørende 95 % konfidensintervall overlappende med hverandre (figur 35). Dette betyr at bekkenes innvirkninger på eggstørrelse er usikker.



Figur 35: Prediksjonsplott for modellen som hadde nest mest støtte i dataene for forklaringen av variasjon i eggdiameter (tabell 4). Modellen er additiv og inkluderer fiskelengde og bekk som prediktorer. Hvert punkt representerer et målt snitt av 10 egg fra et fiskeindivid. De ulikt fargede linjene viser et prediktert gjennomsnitt av eggdiameter (y-akse) i de ulike bekkene, korrelert med fiskelengde (x-akse) for hver bekk. De tilhørende fargede skraveringsene i bakgrunnen viser 95 % konfidensintervall. A = Elsjøbekken, B = Stårsjøbekken, C = Botnetjernsbekken, D = Trasletjernsbekken.

3.2.2 Egg tørrvekt

3.2.2.1 Korrelasjoner med tørrvekt hos egg

De samme modellene som ble tilpasset for eggdiameter ble også brukt for analysene av tørrvekt. Modellene her fikk en noe annen rangering enn de gjorde for eggdiameter (tabell 7). Blant annet ble ikke fiskelengde en like sterk faktor. Toppmodellen var også den enkleste modellen som kun viste et prediktert gjennomsnitt for tørrvekt (mg) av alle eggene fra

samtlig bekke. Denne modellen hadde 27,8 % støtte i dataene (AICcWt = 0,278, tabell 7).

En ren bekkeeffektmodell oppnådde 11,7 % støtte i dataene (AICcWt = 0,117 tabell 7).

Tabell 7: AIC-tabell. Rangert oversikt over modeller som ble tilpasset for å forklare variasjonen i tørrvekt hos egg. Forklaring av viktigste faktorer i tabellen: **K**=antall parametre i modellen, **AICc**=tall som representerer hvor god modellen er for det gitte datasettet (desto lavere AICc-tall i forhold til andre modeller i tabellen, desto bedre er modellen), **Delta_AICc** = modellens AICc-differanseverdi i forhold til modellen med lavest AICc, **AICcWt** = Hvor mange prosent (%) støtte modellen har i det aktuelle datasettet.

AIC-TABELL FOR EGGTØRRVEKT

MODELLER	K	AICc	Delta_AICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum. Wt
INTERCEPT	2	-23,536	0,000	1,000	0,278	13,902	0,278
LOG FISKELENGDE	3	-23,334	0,203	0,904	0,251	14,940	0,530
LOG FISKELENGDE + LAL	4	-22,828	0,708	0,702	0,195	15,879	0,725
BEKK	5	-21,809	1,727	0,422	0,117	16,619	0,842
LOG FISKELENGDE * LAL	5	-21,614	1,922	0,382	0,106	16,521	0,949
LOG FISKELENGDE + BEKK	6	-20,039	3,498	0,174	0,048	17,044	0,997
LOG FISKELENGDE * BEKK	9	-14,426	9,110	0,011	0,003	18,582	1,000

Modellen som kom på 2. plass, hadde fiskelengde som eneste prediktor og er den samme type modell som fikk best utfall i forklaringen av variasjon i eggdiаметer. Denne modellen hadde her 25,1 % støtte i dataene (AICcWt = 0,251, tabell 7). R^2 var likevel bare 0,042 og modellen hadde ikke statistisk signifikans ($p = 0,161$, tabell 8). Tross lite forklaring og signifikans i modellen, var dette den nest beste forklaringen av variasjon i tørrvekt etter toppmodellen som kun regnet ut snitt.

Tabell 8: Parameterestimer for modellen som hadde nest mest støtte i dataene for forklaring av variasjon i tørrvekt hos egg (tabell 7). Estimaterne er på ln-skala. Forklaring av viktigste verdiparametre i tabellen: **Estimatet** er den estimerte effekten (gjennomsnittet) av den gitte faktoren. **Interceptet** øverst er skjæringspunktet. **SE** (Standard Error) er standardfeilen og dette er det gjennomsnittlige avviket eller variasjonen fra estimatet hos de ulike faktorene.

EGGTØRRVEKT, PARAMETERESTIMATER FOR NEST BESTE MODELL

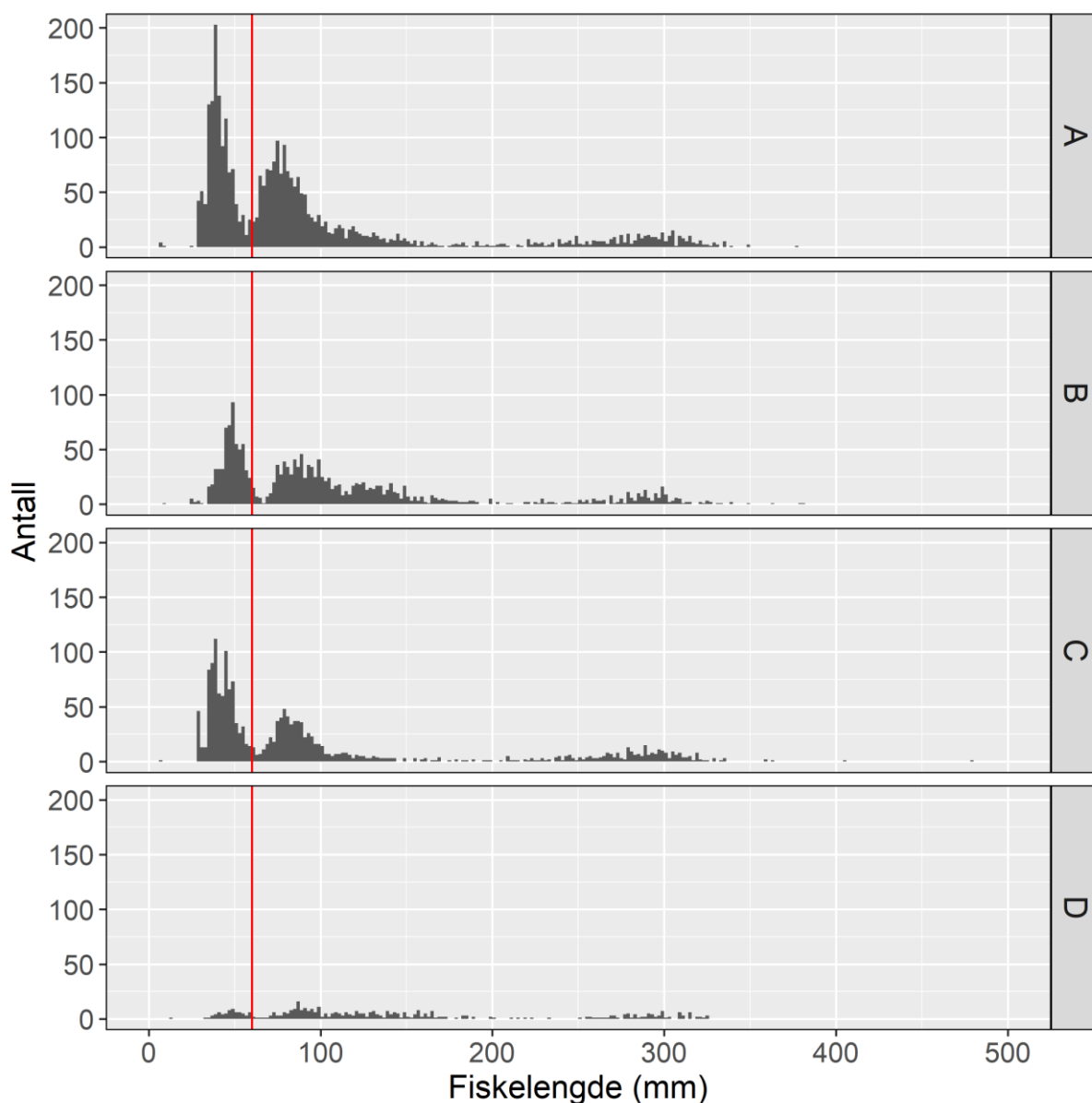
EGGTØRRVEKT, PARAMETERESTIMATER FOR NEST BESTE MODELL			TEST-STATISTIKK					
TERM	Estimat	SE	Effekt	DF	SS	MSS	F-verdi	p
INTERCEPT	0,04752	2,40525	Log fiskelengde	1	0,06666	0,066661	2,0333	0,1606
LOG FISKELENGDE	0,60298	0,42286	Residualer	46	1,50808	0,032784		

Tross ikke statistisk signifikant effekt av fiskelengde som faktor for variasjon i tørrvekt hos egg, viste modellen likevel en svak positiv korrelasjon for fiskelengde (figur 36). Videre var

Scatter plot showing Predicted dry weight at egg stage (mg) on the Y-axis versus Fish length (mm) on the X-axis. The data points are categorized by group (A, B, C, D) as indicated by the legend. A black regression line is shown, along with a grey shaded area representing the confidence interval. The X-axis ranges from 250 to 350 mm, and the Y-axis ranges from 20 to 60 mg.

3.3 Fiskevekst og lengdefordeling

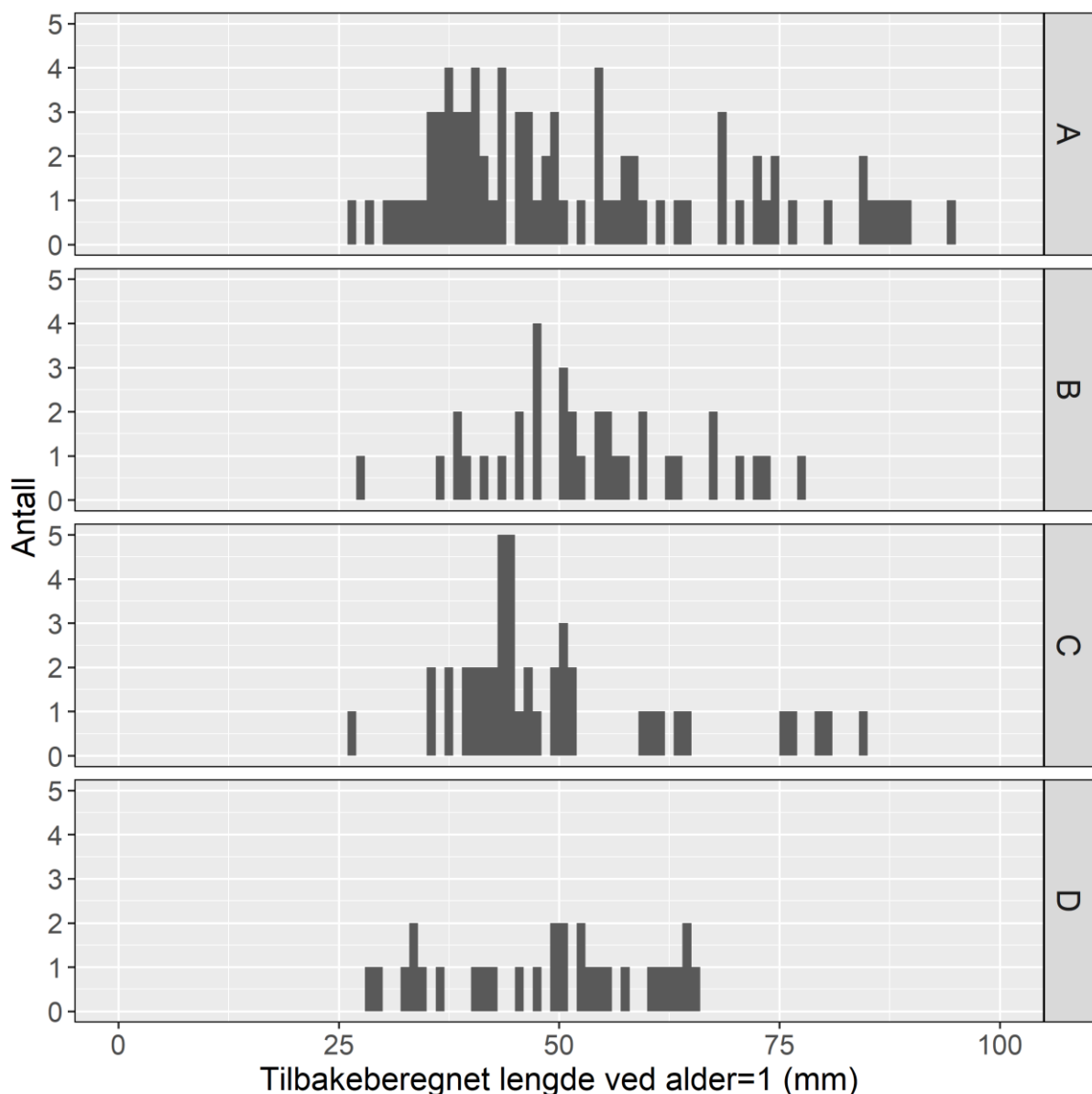
Lengdedataene for all registrert ørret (merket og umerket) i bekkene i perioden 2015–2020 kunne vise at det var et relativt skarpt lengdeskille mellom ungfisken i bekken ved rundt 60 mm (figur 37). Det er nærliggende å anta at dette er skillet mellom 0+ og 1+ yngel. Det er også tydelig forskjell i hvor mange registrerte fisk det er fra hver bekk. Bekk A hadde flest registrerte fisker, mens bekk D hadde færrest registrerte fisker. Bekk B og C hadde ca. like mange registrerte fisk (figur 37).



Figur 37: Oversikt over lengdefordelingen på all ørret (merket og umerket) fanget i bekkene 2015–2020. Den gjennomgående røde streken viser et slags skille i lengdeklasser ved rundt 60 mm. A = Elsjøbekken (totalt 3166 registreringer), B = Stårsjøbekken (totalt 1783 registreringer), C = Botnetjernsbekken (totalt 1778 registreringer), D = Trasletjernsbekken (totalt 433 registreringer).

3.3.1 Tetthetsestimater og fiskelengde etter første vekstsesong (førsteårsvekst)

Det var ikke noen signifikant effekt av bekk på tilbakeberegnet lengde etter første vekstsesong hos gytefiskene født 2015–2018 ($p = 0,445$). I noen bekker var det likevel flere enkeltfisk som hadde større førsteårsvekst, enn i øvrige bekker. Bekk A hadde fiskene med høyest førsteårsvekst, med flere fisker i intervallet 75–100 mm enn øvrige bekker. Det ble også funnet fisker innenfor dette intervallet i bekk B og C. I bekk D ble det ikke funnet noen fisker innenfor dette lengdeintervallet (figur 38).



Figur 38: Oversikt over tilbakeberegnet lengde etter første vekstsesong hos gytefisk i de ulike bekkene (regnet ut fra skjellprøver). A = Elsjøbekken, B = Stårsjøbekken, C = Botnetjernsbekken, D = Trasletjernsbekken.

3.3.2 Korrelasjoner med førsteårsvekst hos gytefisk

Toppmodellen for forklaring av variasjon i førsteårsvekst var en interaksjonsmodell som inkluderte gjennomsnittlig differanse i pH (svingninger i pH) og gjennomsnittlig yngeltetthet som prediktorer. Denne modellen hadde 98 % støtte i dataene sammenliknet med de andre kandidatmodellene (AICcWt = 0,98, tabell 9). Øvrige modeller hadde mye lavere støtte og modellen som kun inkluderte bekk som faktor, havnet nederst i tabellen med høyest AICc-verdi (Delta_AICc = 24,247, tabell 9). Toppmodellen hadde en R^2 på 0,142, noe som betyr at modellen kan forklare 14,16 % av variasjonen i førsteårsveksten. Den utvalgte modellen hadde en sterkt signifikant interaksjonseffekt mellom yngeltetthet og differanse i pH ($p < 0,0001$, tabell 10). Modellen predikterte at tilbakeberegnet lengde etter første vinter avtok med økende yngeltetthet og økende pH-differanse. Videre predikterte modellen at tilbakeberegnet førsteårsvekst var desidert størst når både pH-differanse og tetthet var lave, og at førsteårsvekst var minst når enten pH-differanse var høy og tettheten lav, eller når tettheten var høy og pH-differansen lav (figur 39).

*Tabell 9: AIC-tabell. Rangert oversikt over modeller som ble tilpasset for å forklare variasjonen i førsteårsvekst. Forklaring av viktigste faktorer i tabellen: **K** = antall parametere i modellen, **AICc** = tall som representerer hvor god modellen er for det gitte datasettet (desto lavere AICc-tall i forhold til andre modeller i tabellen, desto bedre er modellen), **Delta_AICc** = modellens AICc-differanseverdi i forhold til modellen med lavest AICc, **AICcWt** = Hvor mange prosent (%) støtte modellen har i det aktuelle datasettet.*

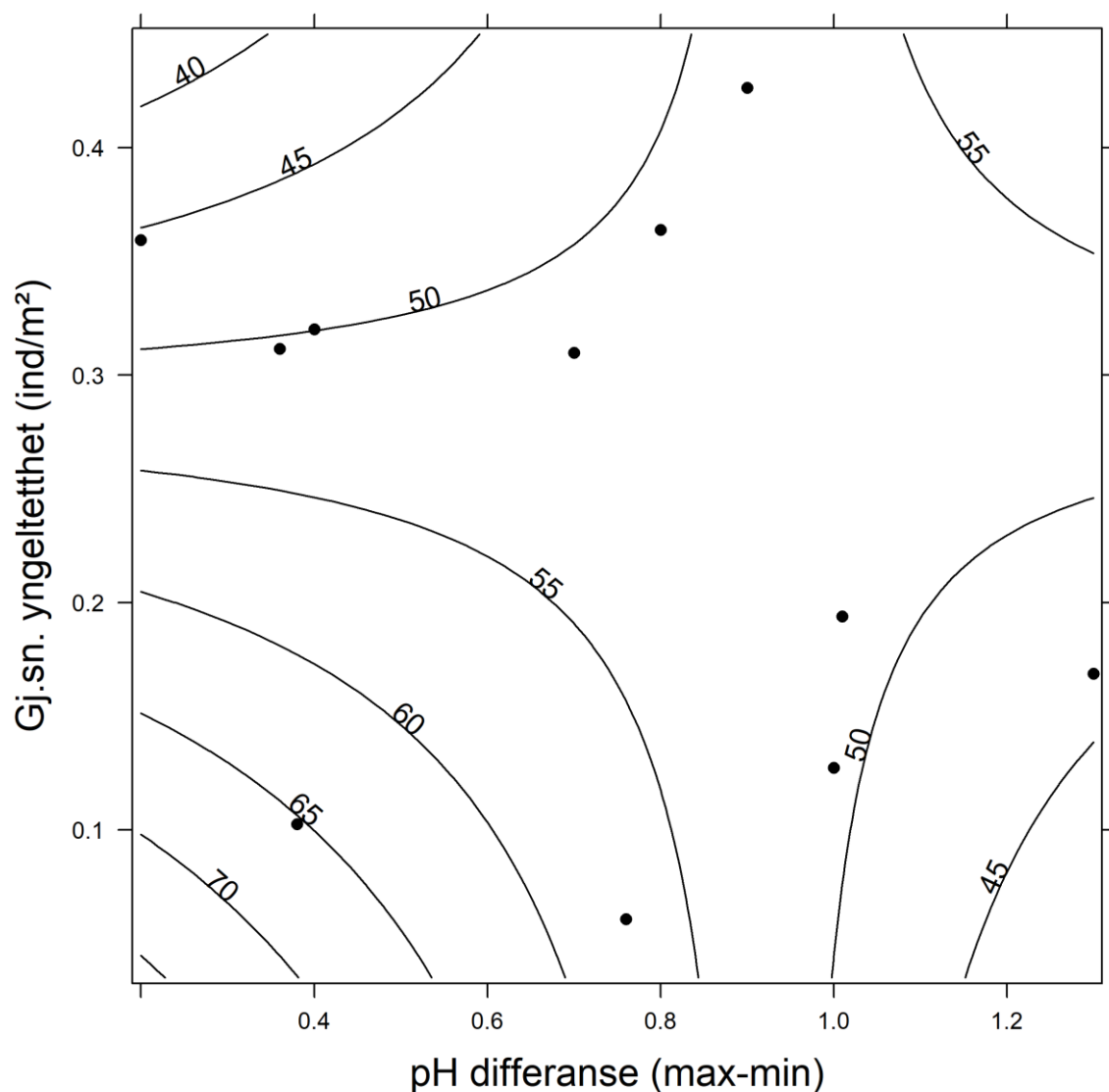
AIC-TABELL FOR FØRSTEÅRSVEKST

MODELLER	K	AICc	Delta_AICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
DIFF. PH * GJ. TETTHET	5	1407,523	0,000	1,000	0,980	-698,582	0,980
MIN. PH * GJ. TETTHET	5	1415,460	7,937	0,019	0,019	-702,551	0,999
MIN. PH + GJ. TETTHET	4	1421,104	13,581	0,001	0,001	-706,433	1,000
GJ. TETTHET	3	1424,271	16,747	0,000	0,000	-709,064	1,000
DIFF. PH + GJ. TETTHET	4	1426,085	18,562	0,000	0,000	-708,923	1,000
MIN. PH	3	1426,797	19,274	0,000	0,000	-710,328	1,000
BEKK	5	1431,770	24,247	0,000	0,000	-710,705	1,000

Tabell 10: Parameterestimer for modellen som hadde mest støtte i dataene for forklaring av variasjon i førsteårsvekst (tabell 9). Forklaring av viktigste verdiparametere i tabellen: **Estimatet** er den estimerte effekten (gjennomsnittet) av den gitte faktoren. **Interceptet** øverst er skjæringspunktet, og estimatene som oppgis for faktorene under dette oppgir differansen fra denne (enten positivt eller negativ). **SE** (Standard Error) er standardfeilen og dette er det gjennomsnittlige avviket eller variasjonen fra estimatet hos de ulike faktorene.

FØRSTEÅRSVEKST, PARAMETERESTIMATER FOR TOPPMODELLEN			TEST-STATISTIKK					
TERM	Estimat	SE	Effekt	DF	SS	MSS	F-verdi	p
INTERCEPT	86,57	6,89	Diff. pH	1	21	20,8	0,108	0,74284
DIFF. PH	-36,93	8,24	Gj. Tetthet	1	1216	1216,3	6,3089	0,01295
GJ. TETTHET	-119,20	22,82	Diff. pH: Gj. Tetthet	1	4138	4137,7	21,462	7,18E-06
DIFF. PH: GJ. TETTHET	127,46	27,51	Residualer	169	32582	192,8		

Modelleringen av hvilke faktorer som påvirket den gjennomsnittlige førsteårsveksten viste at førsteårsvekst var negativt korrelert med yngeltetthet og svingninger i pH (figur 39). Den høyeste førsteårsveksten ble funnet der både pH-differansen og yngeltettheten var lav (figur 39).



Figur 39: Konturplott for toppmodellen som mest effektivt forklarte variasjonen i tilbakeberegnet lengde etter første vekstsesong (tabell 9). Modellen inkluderer en interaksjon mellom gjennomsnittlig pH-differanse (y-akse) og gjennomsnittlig yngeltetthet (x-akse) som prediktor. konturlinjene inne i plottet viser predikerte tilbakeberegnete lengder (tall i mm oppgitt ved linjene) etter første vekstsesong. De svarte prikkene viser målte gjennomsnittlige lengder etter første vekstsesong i bekkene.

3.4 Bekkebruk og overlevelse

3.4.1 Oppholdstid på bekken under gyting

Bekk hadde ingen signifikant effekt på individuell oppholdstid i gytebekken ($p = 0.084$, tabell 11). R^2 var veldig lav med 0,025, noe som vil si at modellen kunne forklare 2,5 % av variasjonen. På tross av at bekkefaktoren ikke var helt statistisk signifikant, bør differansen på

4,872 døgn mellom bekk C og bekk A nevnes. En post-hoc-test med justert p-verdi for differansen i gytetid mellom disse to bekkene viste at forskjellen nærmet seg signifikant ($p = 0,065$, tabell 12), men ingen av de andre parvise sammenlikningene var i nærheten av å være signifikante (tabell 12).

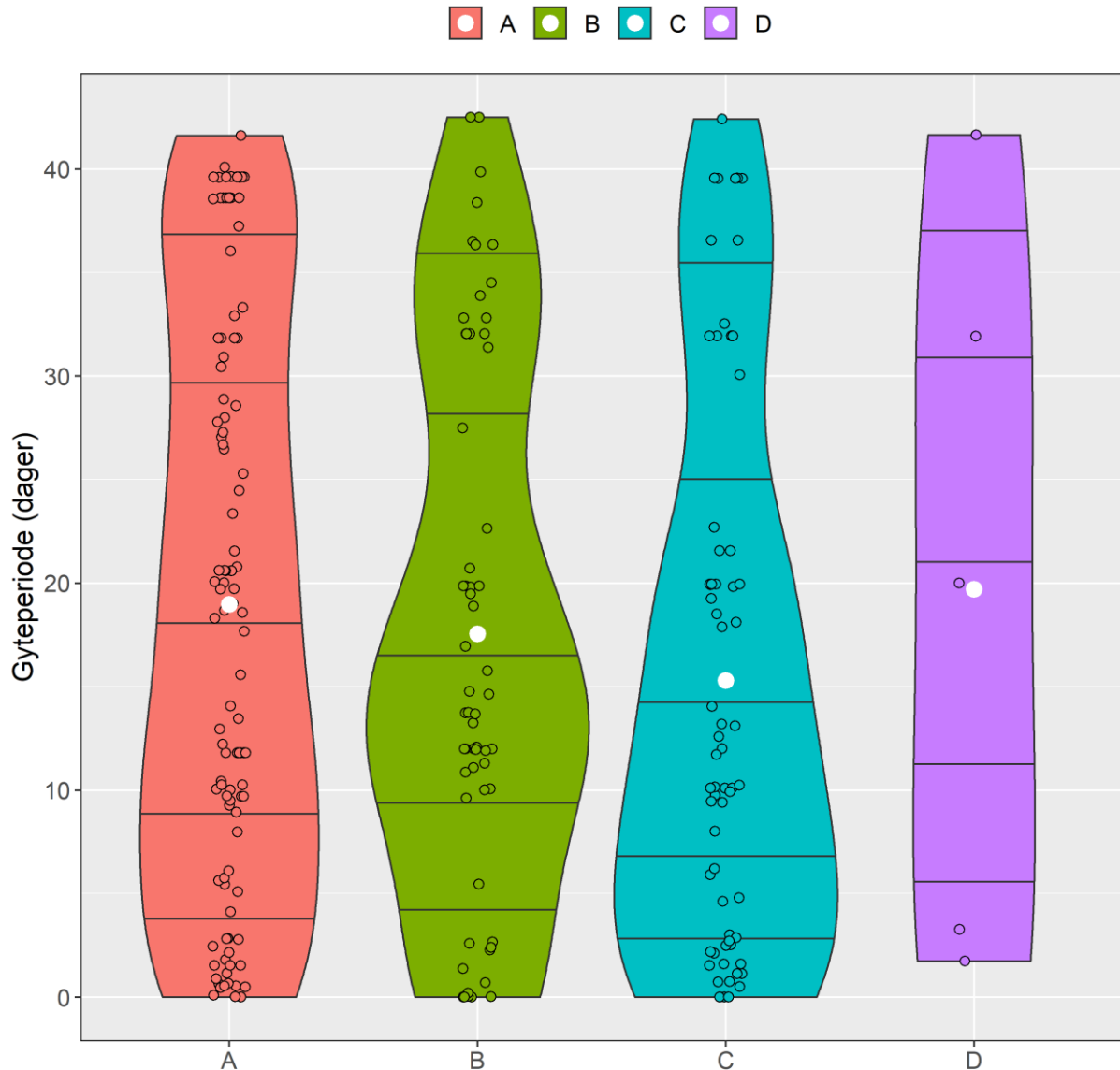
Tabell 11: Parameterestimater for variasjon i gytetid mellom bekkene. Forklaring av viktigste verdiparametere i tabellen: **Estimatet** er den estimerte effekten (gjennomsnittet) av den gitte faktoren. **Interceptet** øverst er skjæringspunktet, og estimatene som oppgis for faktorene under dette oppgir differansen fra denne (enten positivt eller negativ). **SE** (Standard Error) er standardfeilen og dette er det gjennomsnittlige avviket eller variasjonen fra estimatet hos de ulike faktorene. A = Elsjøbekken, B = Stårsjøbekken, C = Botnetjernsbekken, D = Trasletjernsbekken.

PARAMETERESTIMATER FOR GYTETID I BEKKENE			TEST-STATISTIKK					
TERM	Estimat	SE	Effekt	DF	SS	MSS	F-verdi	p
BEKK C (INTERCEPT)	14,692	1,506	Bekk	3	1173	391,03	2,2375	0,08428
BEKK A	4,872	1,964	Residualer	262	45788	174,76		
BEKK B	1,631	2,175						
BEKK D	0,942	4,911						

Tabell 12: Post-Hoc-test for signifikans i variasjonen mellom gjennomsnittlig tid brukt av gytefisk i bekkene under gyteperioden. Tabellen viser parvis gjennomsnittlig differanse i gyteperiode mellom alle bekkene, med 95 % konfidensintervall og med justert p-verdi for hver sammenlikning. Forklaring av viktigste verdiparametere i tabellen: **diff** = differanse i gjennomsnittlig antall gytedager mellom de to aktuelle bekkene, **lwr** og **upr**: Henholdsvis nedre og øvre 95 % konfidensintervall, **p adj**: Sier noe om hvor signifikant forskjellen mellom de to aktuelle bekkene er (hvis $p \text{ adj} < 0,05$ er forskjellen signifikant). A = Elsjøbekken, B = Stårsjøbekken, C = Botnetjernsbekken, D = Trasletjernsbekken.

POST-HOC-TEST				
BEKKER	diff	lwr	upr	p adj
A-C	4,872	-0,207	9,951	0,065
B-C	1,631	-3,993	7,255	0,877
D-C	0,942	-11,755	13,639	0,997
B-A	-3,241	-8,444	1,963	0,375
D-A	-3,930	-16,447	8,587	0,849
D-B	-0,689	-13,437	12,058	0,999

Plottet for fordeling av tid brukt blant gytefisk i de forskjellige bekkene viste at det var en relativt stor variasjon i antall dager brukt på bekkene, med en spredning fra 1 til over 40 dager (figur 40). Plottet viser også hvor mange gytefisk som gikk i hver bekk. Bekk D skilte seg ut ved at det var svært få registrerte gytefisk ($n = 5$, figur 40), noe som delvis kan ha skyld i at PIT-antennen i denne bekken sviktet underveis i perioden. Gjennomsnittlig tid brukt i de ulike bekkene lå jevnt mellom 15 og 20 dager (figur 40).



Figur 40: Fiolinplott med oversikt over gytetid (dager) i bekkene, samt individuell variasjon i dager brukt på bekken. De små ringene viser individuelle fisker. Hvitt punkt viser gjennomsnittlig antall dager brukt på bekken. Midterste strek viser median. Øvrige streker viser 25 og 75 % persentil og 90 og 10 % persentil. Tykkelsen på fiolinen øker med hvor mange fisk som har stått en gitt tid (y-aksen) på bekken. Hensikten er å bruke antall døgn på bekken som er mål for gyteinnsats. A = Elsjøbekken (n = 106), B = Stårsjøbekken (n = 59), C = Botnetjernsbekken (n = 67), D = Trasletjernsbekken (n = 5*). *Få registrerte gytefisk i bekk D skyldes mest sannsynlig svikt i PIT-antennen.

Blant kandidatmodellene som modellerte effekter på variasjon i tid brukt på gytebekken fikk en additiv modell, med bekk og fiskelengde som prediktorer, mest støtte i dataene. AICcWt for denne toppmodellen var 0,447, noe som vil si at modellen hadde 44,7 % støtte i dataene (tabell 13). På 2. plass kom en modell som kun inkluderte fiskelengde som prediktor. Denne hadde ca. halvparten så mye støtte i dataene som toppmodellen med 23,2 % støtte i dataene (AICcWt = 0,232, tabell 13). Kjønnseffekten som også ble tatt med i modelleringen var svak

og den eneste modellen med noe særlig støtte i dataene var den additive modellen som også inkluderte bekk og fiskelengde som prediktorer. Denne kom på 3. plass og hadde 15,2 % støtte i dataene ($AICcWt = 0,152$, tabell 13). Ellers viste dataene at det var en stor overvekt av hunnfisk i samtlige bekker (se appendix kap. A5, tab. A3). Modellene utenom de tre beste modellene var elles veldig svake ($AICcWt < 1 \%$, tabell 13).

R^2 for toppmodellen var 0,048. Noe som betyr at modellen kun forklarte 4,78 % av variasjonen i gytetid. Fiskelengdeeffekten var ikke statistisk signifikant i denne modellen ($p = 0,867$, tabell 14). Bekkeeffekten nærmet seg likevel å være nesten statistisk signifikant ($p = 0,051$, tabell 14). Dette betyr at forskjellen mellom bekkenes miljø var det som mest påvirket fiskenes oppholdstid på bekken i gyteperioden blant de målte faktorene.

*Tabell 13: AIC-tabell. Rangert oversikt over modeller som ble tilpasset for å forklare variasjonen i gytetid. Forklaring av viktigste faktorer i tabellen: **K** = antall parametere i modellen, **AICc** = tall som representerer hvor god modellen er for det gitte datasettet (desto lavere AICc-tall i forhold til andre modeller i tabellen, desto bedre er modellen), **Delta_AICc** = modellens AICc-differanseverdi i forhold til modellen med lavest AICc, **AICcWt** = Hvor mange prosent (%) støtte modellen har i det aktuelle datasettet.*

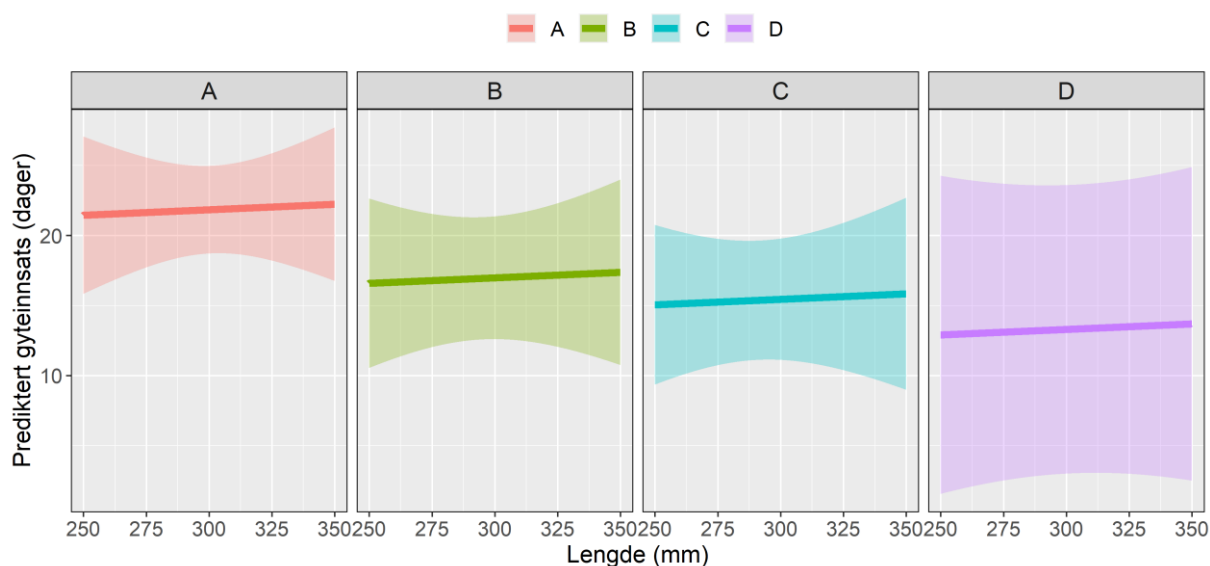
AIC-TABELL FOR GYTETID

MODELLER	K	AICc	Delta_AICc	Modellik	AICcWt	LL	Cum. Wt
BEKK + FISKELENGDE	6	1328,351	0,000	1,000	0,447	-657,906	0,447
FISKELENGDE	3	1329,663	1,311	0,519	0,232	-661,756	0,679
BEKK + KJØNN + FISKELENGDE	7	1330,506	2,155	0,340	0,152	-657,892	0,831
BEKK+KJØNN * FISKELENGDE	8	1332,657	4,306	0,116	0,052	-657,861	0,883
BEKK	5	1333,457	5,106	0,078	0,035	-661,539	0,918
BEKK * FISKELENGDE	9	1333,585	5,234	0,073	0,033	-657,204	0,951
KJØNN * FISKELENGDE	5	1333,891	5,540	0,063	0,028	-661,754	0,979
BEKK + KJØNN	6	1335,555	7,204	0,027	0,012	-661,510	0,991
KJØNN	3	1337,308	8,957	0,011	0,005	-665,579	0,996
BEKK * KJØNN	8	1338,014	9,663	0,008	0,004	-660,543	0,999
BEKK * KJØNN * FISKELENGDE	15	1343,125	14,774	0,001	0,0003	-654,930	1,000

Tabell 14: Parameterestimer for modellen som hadde mest støtte i dataene for forklaringen av variasjon i gytetid (tabell 13). Forklaring av viktigste verdiparametere i tabellen: **Estimatet** er den estimerte effekten (gjennomsnittet) av den gitte faktoren. **Interceptet** øverst er skjæringspunktet, og estimatene som oppgis for faktorene under dette oppgir differansen fra denne (enten positivt eller negativ). **SE** (Standard Error) er standardfeilen og dette er det gjennomsnittlige avviket eller variasjonen fra estimatet hos de ulike faktorene. A = Elsjøbekken, B = Stårsjøbekken, C = Botnetjernsbekken, D = Trasletjernsbekken.

GYTETID, PARAMETERESTIMATER FOR TOPPMODELLEN			TEST-STATISTIKK					
TERM	Estimat	SE	Effekt	DF	SS	MSS	F-verdi	p
BEKK C (INTERCEPT)	13,087	13,807	Bekk	3	1531,8	510,61	2,6376	0,05158
BEKK A	6,402	2,732	Fiskelengde	1	5,4	5,45	0,0281	0,86698
BEKK B	1,536	3,118	Residualer	158	30587,4	193,59		
BEKK D	-2,150	5,712						
FISKELENGDE	0,007	0,046						

Toppmodellen for prediktert gytetid på bekken viste at fiskelengde var svakt positivt korrelert med oppholdstid i gytebekken, med stor usikkerhet knyttet til dette (figur 41). En kan likevel se en noe klarere forskjell i tid brukt imellom de ulike bekkene, der bekk A hadde prediktert lengst gjennomsnittlig oppholdstid og bekk D hadde prediktert kortest gjennomsnittlig oppholdstid. Øvrige bekker (B og C) fulgte ellers også denne trenden (figur 41). Det store konfidensintervallet i bekk D (figur 41) skyldes at det ble registrert få gytefisk i denne bekken, noe som nevnt tidligere kan skyldes en sviktende PIT-antenne.

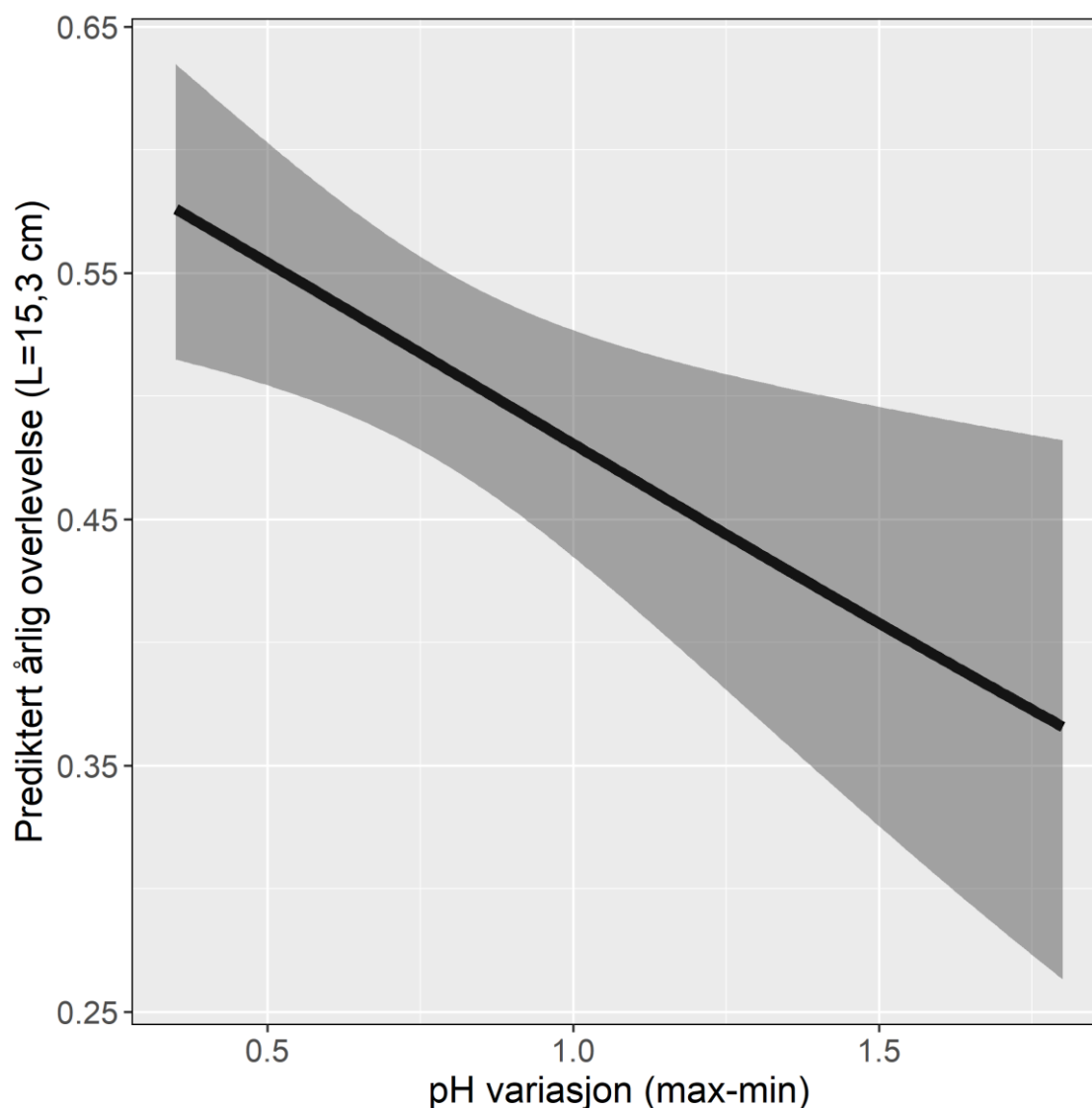


Figur 41: Prediksjonsplott for modellen som hadde mest støtte i dataene for forklaring av variasjon i gytetid (Tabell 13). De ulike boksene representerer de ulike bekkene: A = Elsjøbekken, B = Stårsjøbekken, C = Botnetjernsbekken, D = Trasletjernsbekken. Den fargede linjen i hver boks viser gjennomsnittlig prediktert gytetid (y-akse) for gitt bekk korrelert med fiskelengde (x-akse). Tilhørende farget skravering rundt linjen viser 95 % konfidensintervall.

3.4.2 Overlevelse og vandring mellom bekker (CAS-analysene)

Modellseleksjonen for overlevelse og bekkebytte fikk en modell med en interaksjonseffekt mellom bekk og fiskelengde, samt en additiv effekt av pH-differanse som prediktorer som toppmodell (se appendix kap. A6, tab. A5). Alle tre faktorene var inkludert i den predikterte årlige overlevelsen, mens bekkebytte kun hadde interaksjonseffekten mellom bekk og fiskelengde som prediktor (se appendix, kap. A6, tab. A5). Denne modellen hadde 38,7 % støtte i dataene (AICc vekt = 0,387, appendix kap. A6, tab. A6).

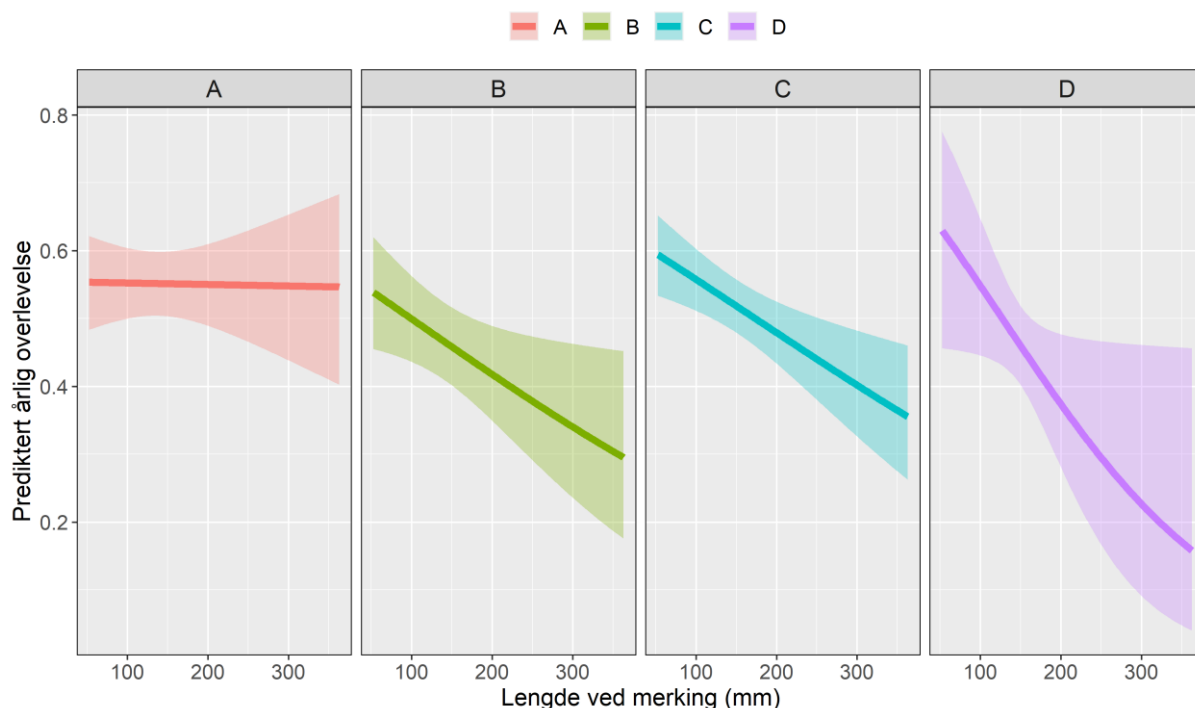
Den utvalgte CAS-modellens predikterte årlige overlevelse hos ørret på 15,3 cm, som er den gjennomsnittlige fiskelengden hos all merket fisk, var negativt korrelert med økt differanse i pH. Denne effekten var relativt sterk, der pH-differanser $< 0,5$ ga prediktert årlig overlevelse på $> 0,55$ %, mens pH-differanser $> 1,75$ ga årlige overlevelser på $< 0,37$ % (figur 42). I et treårsperspektiv vil dette gi overlevelser på henholdsvis 17 % og 5 % ($0,55^3$ og $0,37^3$).



Figur 42: Prediksjon av årlig overlevelse hos gjennomsnittlig lang ørret (snittlengde av all merket ørret i bekkene 2015–2020). Snittlengde = 15,3 cm, standardavvik = 8,38 cm. Prediksjonene stammer fra den utvalgte CAS-modellen (se appendix kap. A6, tab. A5). Den sorte linjen viser prediktert prosentvis årlig overlevelse hos 15,3 cm ørret (y-akse) korrelert med økning i gjennomsnittlig pH-variasjon (pH-differanse). Den grå skraveringen rundt viser 95% konfidensintervall. pH-differanse er oppgitt i antall standardavvik fra gjennomsnittlig pH-differanse.

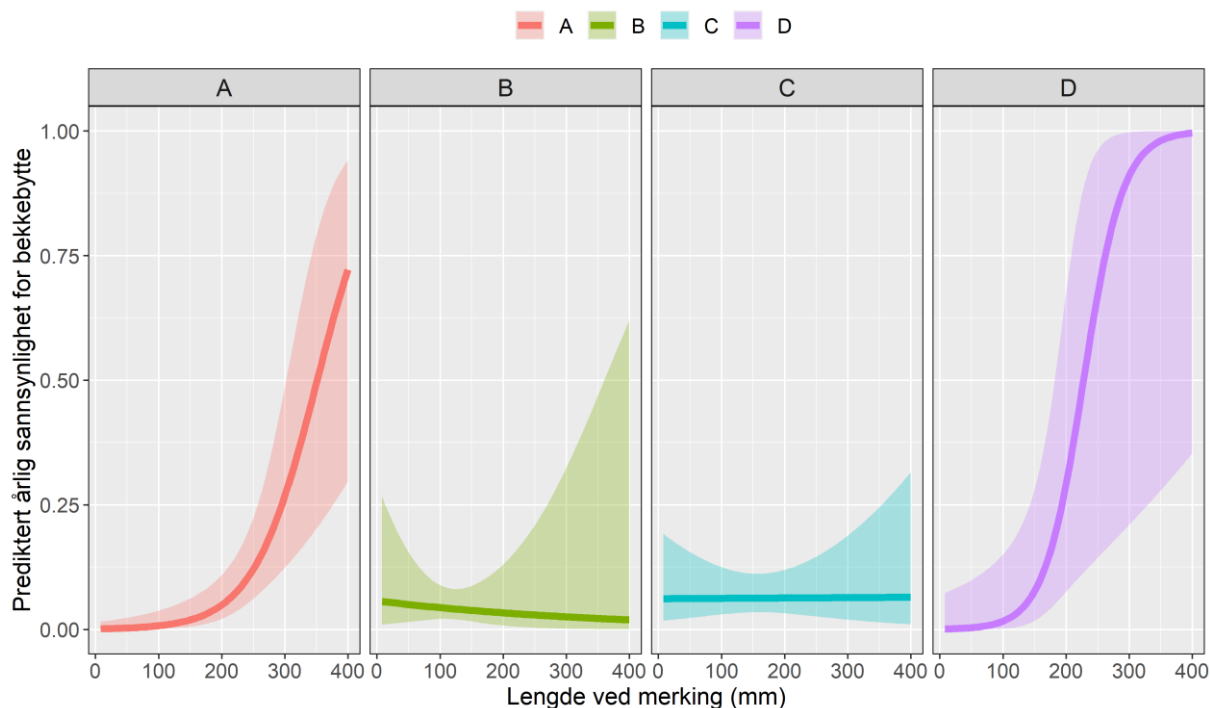
Den utvalgte CAS-modellen inkluderte også, i tillegg til den additive effekten fra pH-differansen, en interaksjonseffekt mellom fiskens lengde og hvilken bekk den kom fra (se appendix kap. A6, tab. A5). I bekk B, C og D var prediktert årlig overlevelse negativt korrelert med ørretens lengde ved merking og bekkens gjennomsnittlige pH-differanse, med sterkest negativ effekt i bekk D (figur 43). I bekk A var det ingen tydelig korrelasjon mellom disse prediktorene, da årlig overlevelse mer eller mindre lå stabilt på litt under 60 % for alle fiskelengder ved bekkens gjennomsnittlige pH-differanse (figur 43). Bekk B og C hadde

prediktert relativt lik negativ korrelasjon mellom fiskelengde og årlig overlevelse ved gjennomsnittlig pH-differanse (figur 43).



Figur 43: Prediksjonsplott for modellen som hadde mest støtte i dataene for forklaringen av variasjonen i årlig overlevelse. Prediksjonene stammer fra den utvalgte CAS-modellen (se appendix kap. A6, tab. A5). De ulike boksene representerer de ulike bekkene; A = Elsjøbekken, B = Stårsjøbekken, C = Botnetjernsbekken, D=Trasletjernsbekken. De fargede linjene viser predikert årlig prosentvis overlevelse (y-akse) korrelert med fiskelengde ved merking (x-akse) for hver bekk, korrelert med den aktuelle bekkens gjennomsnittlige pH-variasjon (pH-differanse). Tilhørende fargeskraveringer rundt linjene viser 95% konfidensintervall. Gjennomsnittlig pH-differanse i bekkene: A = 0,52, B = 1,17, C = 0,76, D = 1,18.

Den utvalgte CAS-modellen predikterte stor forskjell i lengdespesifikk sannsynlighet for å svømme til en annen bekk i løpet av et år mellom individer fra de forskjellige bekkene (figur 44). I bekk B og C var prediktert sannsynlighet for å bytte bekk på et stabilt lavt nivå med 2–7 % årlig sannsynlighet, dvs. uavhengig av fiskens lengde (figur 44). I bekk A økte sannsynligheten for å bytte bekk dramatisk etter fisken hadde nådd ca. 20 cm. Sannsynligheten økte fra rett over 0 %, til prediktert ca. 25 % årlig sannsynlighet ved fiskelengde på 30 cm og ca. 50 % årlig sannsynlighet ved fiskelengde på 35 cm (figur 44). Bekk D hadde likevel den mest signifikante effekten, der ørreten hadde sterkt økende årlig sannsynlighet for å bytte bekk fra fylte 10 cm. Sannsynligheten gikk fra å ligge på litt over 0 % frem til denne lengden, til prediktert over 90 % årlig sannsynlighet for å bytte bekk ved 30 cm, og ca. 97 % prediktert årlig sannsynlighet for å bytte bekk ved 35 cm (figur 44).



Figur 44: Prediksjonsplott for modellen som hadde mest støtte i dataene for forklaringen av variasjonen i årlig sannsynlighet for å bytte bekk (migrere fra oppvekstbekk). Prediksjonene stammer fra den utvalgte CAS-modellen (appendix kap. A6, tab. A5). De ulike boksene representerer de ulike bekkene; A = Elsjøbekken, B = Stårjøbekken, C = Botnetjernsbekken, D = Trasletjønsbekken. De fargede linjene viser prediktert årlig prosentvis sannsynlighet for å bytte bekk (y-akse), korrelert med fiskelengde ved merking (x-akse), for hver bekk. Tilhørende fargeskraveringer viser 95 % konfidensintervall.

Sannsynligheten for at ørret som hadde byttet gytebekk, eller vært innom en annen bekk i løpet av gytesesongene, kom tilbake til opprinnelig bekk, ble også prediktert. Her var den predikterte årlige sannsynligheten den samme for alle bekkene: 55,72 %, med øvre og nedre konfidensintervall på henholdsvis 79,36 og 29,16 %.

3.5 Andre viktige observasjoner

Natten 29.–30. september 2020, ble ni fangede gytefisk fra bekk D satt i keep-net i denne bekken over natten, for merking påfølgende morgen. I løpet av natten hadde fem av fiskene omkommet. Da vi så på data fra pH-loggerne, så vi at det hadde vært en periode i løpet av natta med surt vann der $\text{pH} < 5$. I etterkant kunne vi også se ut fra vannprøvene at LAI hadde hatt stigende verdier i forkant, og at det 30. september ble målt 79 $\mu\text{g/L}$ LAI. Ellers er det også kun funnet én 0+ ovenfor stasjon 1 i bekk D i løpet av årene 2015–2020.

Under gyteperioden observerte vi at de største samlingene av gytefisk gikk opp i bekkene i forbindelse med regnskyll og påfølgende økt vannstand i bekkene. Dette har vi likevel ikke gode nok data for, eller gjort statistikk for. Derfor nevnes det her som en observasjon.

4. Diskusjon

4.1 Vannkjemi

For høsten 2020 var temperaturtrendene ganske like mellom bekkene, mens pH har variert slik som forventet i forhold til kalkingsregimet i de ulike bekkene. Bekk C og D hadde de laveste målte pH-verdiene, med flere episoder der pH var under 5. Disse to bekkene hadde også de mest ustabile pH-verdiene med flest svingninger i form av kortvarige sure støt. Det er også i disse to bekkene at kalking ble avsluttet i 2007 (bekk D) og 2014 (bekk C). Bekk A og B, som henholdsvis fremdeles er fullkalket og delvis kalket i nedbørsfeltet, hadde jevnere og høyere pH-verdier i løpet av høsten. Som forventet ut fra tidligere målinger gjort av Pettersen og Wold (2019), kunne også øvrige kjemiske parametere som Ca og ANC i stor grad gjenspeile seg i kalkingsregimet, da disse hadde lavere verdier der pH var lavere. Mengden LAl gjenspeilet seg også i kalkingsregimet, og hadde høyere verdier der pH var lav. For nivåene av LAl, viste det seg at spesielt bekk D var i dårlig tilstand med tanke på målene i vannforskriften, og med målte nivåer av LAl på godt over 95 µg/L, kan tilstanden klassifiseres som svært dårlig (vanndirektivet, 2018). Videre hadde bekk C og D verdier av LAl over 65 µg/L, som tilsvarer dårlig tilstand, mens bekk A hadde over 40 µg/L, som tilsvarer moderat tilstand (vanndirektivet, 2018). Disse verdiene tyder på at bekkene hadde høyere nivåer av LAl i 2020 enn det som ble målt av Pettesen og Wold (2019) i årene 2016–2018. Det er ikke utenkelig at kombinasjonen av svingninger i pH i disse bekkene, i intervallet pH 5–6, som omtales som det mest kritiske intervallet i studiene til Poléo m.fl. (1994) og Poléo (1995), sammen med mengden LAl, kan ha hatt negative effekter på både yngel og gytefisk. En studie av Poléo og Muniz (1993) viste at dødeligheten hos laksesmolt var svært dødelig ved temperaturer over 10 °C. Selv om Poléo og Muniz (1993) så på laks, er det ikke utenkelig at ørret påvirkes på liknende måte. Både bekk B, C og D hadde perioder der pH var rundt 5 samtidig som vanntemperaturen lå rundt 10 °C. Hvor giftige de målte verdiene av LAl er for ørreten er likevel vanskelig å si da tidligere studier stort sett har sett på høyere målte verdier av aluminium (Rosseland og Skogheim, 1984, Reader m.fl., 1991, Poléo m.fl., 1997). Rosseland og Skogheim (1984) viste uansett at mortaliteten hos laksefisk steg med økte konsentrasjoner av aluminium. En studie fra Skottland viste at ørretyngel ikke kunne overleve lenger enn 180 dager i vann med pH 4,5 og LAl-verdi på 60 µg/L (Turnpenny m.fl., 1988). Dette er nok en av studiene som er nærmest sammenliknbar med mine funn når det

gjelder pH- og LAI-verdier. Studien viste også at disse forholdene var akutt toksiske for egg- og plommesekkstadiet, men samtidig at den toksiske effekten opphørte når pH ble økt til 5,4 (Turnpenny m.fl., 1988). ANC var lavest i bekk C og D, og gjør disse bekkene ekstra sårbare overfor forsurening i forhold til bekk A og B. Videre hadde Bekk D de høyeste verdiene av TOK, som binder seg til LAI og gjør den mindre toksisk for fisk (Baker, 1981, Henriksen m.fl., 1989). Uansett var LAI-verdiene høye i bekk D. En studie har videre vist at abbor tålte en pH-verdi på ca. 0,5 lavere når mengden med TOK økte fra ca. 2–6 mg/L (Henriksen m.fl., 1989). Det er ikke utenkelig at TOK også kan ha hatt en positiv virkning på overlevelsen hos ørret, da TOK-verdiene i alle bekkene var over 6 mg/L utover høsten. Fiskens overlevelse diskuteres for øvrig videre i kapittel 4.5.

4.2 Egg

Det ble ikke funnet noen støtte for at gjennomsnittlig eggstørrelse var forskjellig mellom bekkene, eller at eggene var mindre i surt vann enn i vann med høyere pH, slik det ble foreslått av Dalziel (1991). Dette betyr at det var vanskelig å påvise noen effekter på egg som kunne knyttes til vannkvalitet. Det var fiskelengden som best kunne forklare variasjonen i diameteren på egg, der eggstørrelse var positivt korrelert med fiskelengde. Dette gir mening siden større fisk får plass til større egg, samt at større fisk kan allokere mer energi til egg enn mindre fisk, noe som også er i tråd med hva som ble funnet i studiene til Jonsson og Jonsson (1997,1999).

Stearns (2003) viste at økt eggstørrelse tenderer til å resultere i økt reprodutiv suksess i videre generasjoner (fitness) hos ørret. Dette kan gi mening da større larver og avkom har en fordel i konkurranse om plass og mat. Derav får ørreten større sannsynlighet for å overleve de første livsstadiene, noe som også er vist av blant annet Elliot (1984), og Einum og Fleming (1999). Effekten av overlevelsen hos større i forhold til små avkom, har også vist seg å være mer definert i dårligere oppvekstmiljø (Einum og Fleming, 1999). Det ville i så fall, som følge av dette, vært fornuftig å forvente større egg under omstendigheter der det hovedsakelig er tetthetsavhengige faktorer som spiller inn (Gregersen m.fl., 2006). Likevel finnes det en nødvendig avveining mellom noen store, eller mange små egg (Jonsson og Jonsson, 1999). Noe av bakgrunnen for dette er at enkelte studier har foreslått at eggstørrelsen er selektert for å maksimere morens reprodutive suksess fremfor yngelens (Smith og Fretwell, 1974, Einum

og Fleming, 2000). Smith og Fretwell (1974) og Einum og Fleming (2000) mente derfor at en mellomstor eggstørrelse kunne forventes, da morens reproduktive suksess er et resultat av antall avkom og deres gjennomsnittlige reproduktive suksess til videre generasjoner. Med den påstanden i bakgrunnen mente Roff (1992) derfor at større egg, med kostnaden av færre avkom, ville være negativt for morens optimale reproduktive suksess.

En annen teori er at det er en fordel å legge mange egg hvis dødeligheten er høy i tidlige livsstadier (Stearns, 1992). En studie av Krogh (1959) indikerte også at det fantes en seleksjon for mindre eggstørrelse, siden større egg skulle ha større vanskeligheter med å ta opp nok oksygen. Dette har likevel en nyere studie motbevist (Einum m.fl., 2002). Einum m.fl. (2002) fant at lave oksygennivåer selekterte for større egg og at oksygenbehovet steg relativt sakte med økte eggstørrelser. Likevel er det gjort få studier på hvordan LAI direkte påvirker oksygenopptaket i egg under sure forhold.

LAI hadde for øvrig ikke noen signifikant påvirkning på eggstørrelse. Det skal likevel sies at det kun ble tatt høyde for indirekte påvirkning av eggene. Noe som videre kunne kommet som et resultat av stress hos gytefisken i LAI-rikt vann med turbulent vannkjemi, noe for øvrig få studier har sett på. En studie gjort av Lee og Gerking (1980) indikerte at eggene kan være sårbare for lave pH-verdier de første timene etter at de er lagt, da de ytterste membranene som skal beskytte embryoet fortsatt ikke har stivnet og fremdeles har høy permeabilitet. Lacroix (1985) viste at klekkesuksessen til egg som først var befruktet før de ble plantet i surt vann, var sterkt negativt korrelert med pH (4,5–5,0), der dødeligheten var på 50 % rundt pH- 4,7. Dette indikerer at eggene kan risikere å dø som følge av lav pH etter at de er lagt i bekken. Spesielt ved surt smeltevann om våren før klekking, der det er vist at pH og LAI kan nå kritiske verdier i vann med lav bufferkapasitet (Jeffries m.fl., 1979, Sharpe m.fl., 1984, Wigington Jr m.fl., 1992). Det er samtidig vist at LAI kan redusere giftvirkningen av lav pH i eggstadiet, muligens gjennom å redusere permeabiliteten i membranene i eggene og redusere opptaket av H^+ (Sayer m.fl., 1993). En studie av Beamish m.fl. (1975) har samtidig funnet at hunnfisk hos noen fiskearter unngår å slippe egg i surt vann, og at eggene som slippes har dårlig kvalitet og lavere overlevelse. Hvordan overlevelseshraten hos egg er i forhold til LAI, etter at eggene er gytt ut, samt under hvilke pH-verdier ørreten eventuelt unngår å slippe egg, må likevel studeres nærmere.

I modelleringen av effekter på tørrvekt hos egg var det en modell som kun viste snittvekten av alle eggene som ble toppmodellen, noe som kan tyde på mye uforklart variasjon i egg tørrvekt. Likevel fantes den positive korrelasjonen med fiskelengde, som ble funnet for eggdiameter,

også i forklaringen av variasjonen i tørrvekt hos egg, men var ikke signifikant. En positiv korrelasjon mellom tørrvekt hos egg og fiskelengde ble også funnet av Ojanguren m.fl. (1996). Her viste det seg også at yngelen fra kullene med egg med høyere tørrvekt hadde bedre svømmeferdigheter og klarte seg bedre under sulteperioder (Ojanguren m.fl., 1996). Einum og Fleming (1999) viste også at eggenes tørrvekt var sterk positivt korrelert med eggstørrelse. Det gjaldt også eggene i min studie (se appendix kap. A4, fig. A11). Dette kan dermed indikere at økt tørrvekt, kan kobles til de samme fordelene hos yngel som økt eggdiameter i et konkurransemessig perspektiv.

4.3 Førsteårsvekst og yngeltetthet

Tilbakeberegnet fiskelengde etter første vekstsesong (førsteårsvekst) var ikke statistisk signifikant forskjellig mellom bekkene, men likevel hadde bekk A, som er fullkalket, og som har høyeste pH-verdier og laveste verdier av LAl, de største førsteårslengdene med flere fisker i lengdeintervallet 75–100 mm. Bekk D som ikke kalkes, og som har de laveste verdiene av pH og høyeste verdier av LAl, hadde ingen fisker over 75 mm etter første vekstsesong. Videre viste det seg at interaksjonen mellom gjennomsnittlig yngeltetthet og pH-differanse hadde en sterkt signifikant negativ effekt på fiskelengden etter første vekstsesong, slik det var forventet. Det er kjent at yngeltetthet påvirker førsteårsveksten hos ørret gjennom både intra- og interkohort konkurranse, der spesielt høyere tetthet av 1+ yngel undertrykker veksten hos 0+ yngel. Dette er vist i flere studier (Zavorka m.fl., 2016, Louhi m.fl., 2014, Kaspersson og Höjesjö, 2009, Lahti m.fl., 2001). Når det kommer til pH, har en studie av Sadler og Turnpenny (1986) vist at pH-verdier på 4,3–4,4, ved fravær av LAl, reduserte veksten, og ga høy dødelighetsrate hos 1+ ørret yngel. Den samme studien viste samtidig at nivåer av LAl fra 20 µg/L og oppover, var nok til å redusere vekst og være svært giftig for ørret yngelen ved pH-verdier mellom 4,4 og 5,2, der den mest kritiske effekten var ved pH 5,1 (Sadler og Turnpenny, 1986). Ved pH 5,9–6,3 var disse negative effektene imidlertid kraftig redusert (Sadler og Turnpenny, 1986). Selv om Sadler og Turnpenny (1986) så på 1+ yngel, som er ørret i sin andre vekstsesong, er det ikke utenkelig at liknende effekter også kan gjelde veksten hos 0+ yngel i min studie.

Det kan være nærliggende å tro at kombinasjonen av lav pH og høy LAl, på lik linje med yngeltetthet, kan være årsaken til den korrelerte negative effekten på førsteårsvekst. Dette

spesielt med tanke på hvordan LAI opptrer ved svingninger i pH. Riktig nok har jeg ikke gjort analyser for LAIs påvirkning på førsteårsvekst direkte, men samtidig ble det vist av Sadler og Turnpenny (1986) at pH alene, ved fravær av LAI, ikke reduserte veksten (eller økte mortaliteten) hos 1+ yngel før pH var under 4,4. Det er kun i bekk D registrert tilsvarende lave pH-verdier. I denne bekken er det samtidig funnet kun én 0 + yngel ovenfor stasjon 1 i løpet av årene 2015-2020. Videre hadde både bekk B, C og D skarpe svingninger i pH-verdier rundt 5,1 i løpet av høsten 2020, der samtlige bekker også hadde målte verdier av LAI på godt over 20 µg/L. Dette tilsvarer det som ble funnet å være de mest kritiske verdiene for vekst samt overlevelse hos yngel i Sadler og Turnpenny (1986). Om disse målte verdiene av pH og LAI fra høsten 2020 er representative for resten av året, kan ikke fastslås. Likevel viser disse målingene at verdiene av pH og LAI, i det minste periodevis, har potensiale for å ha negative virkninger på ungfisken i bekkene.

4.4 Gytetid

Det var stor variasjon i antall oppholdsdager på bekken av gytefisk i gyteperioden. Det ble observert alt fra 1 til over 40 dager. Likevel var det lite variasjon i gjennomsnittlig antall dager brukt på gytebekken mellom de forskjellige bekkene. Bekk A og C var de som hadde størst differanse med nesten fem døgn, og denne differansen nærmet seg statistisk signifikant. På tross av at det ikke var noen signifikant effekt av bekkefaktoren, ble en modell som inkluderte bekk og fiskelengde, den modellen som mest effektivt forklarte variasjon i gytetid. Dette på tross av at heller ikke fiskelengde hadde noen signifikant effekt. Forskjellen mellom hunn- og hannfisk viste heller ikke noe særlig grad av betydning når det kom til differanse i gytetid. Klemetsen m.fl. (2003) omtaler det som vanlig at hannfisk blir stående i gytebekken i lengre perioder, for muligheten til å gyte med flere hunner, mens hunnene ofte forlater gytebekken så snart eggene er lagt. Klemetsen m.fl. (2003) mener også at det er vanlig at hannene kan bli stående i gyteområdet i lange perioder etter at alle hunnene har forlatt bekken. Dette fant jeg likevel ingen støtte for her. Alt i alt var variasjonen som jeg så mellom ulike fiskeindivider når det kom til gytetid, tilsynelatende i stor grad uforklart. Noe av skylden kan ligge i at det kun ble registrert fem gytefisk i bekk D, etter at all fisk som kun ble registrert én gang i løpet av perioden ble fjernet fra dataene. Usikkerhetsmomentet rundt denne delen av modellen ble derfor stort. For øvrig var alle de fem registrerte gytefiskene i bekk D hunnfisk. Et stort bias var det også i øvrige bekker, der det var en stor overvekt av

hunnfisk (se appendix kap. A5, tab. A3). Dette kan ha påvirket resultatene for kjønn som faktor i modellseleksjonen.

På tross av at den utvalgte modellen for gytetid ikke hadde statistisk signifikante funn, og etterlot mye uforklart variasjon, kunne det likevel sees en trend i plottet av modellen, der den gjennomsnittlige gytetiden mellom bekkene var noe negativt korrelert med kalkingsregimet, og derav den gradvis dårligere vannkjemien i de ulike bekkene. Bekk A, som hadde best vannkjemie, hadde også predikert lengst gjennomsnittlig gytetid, mens bekk D, som hadde dårligst vannkjemie, hadde predikert kortest gjennomsnittlig gytetid. Til gjengjeld er usikkerheten som nevnt stor i bekk D pga. få data. Det er likevel ikke utenkelig at om dataene for bekk D var mer utfyllende, og at om denne delen av modellen hadde hatt et smalere konfidensintervall, at bekkeneffekten likevel kunne blitt en statistisk signifikant faktor. Da kunne det videre vært nærliggende å tro at det ulike kalkingsregimet, samt den ulike vannkjemien i de forskjellige bekkene, kunne vært en faktor for forskjellen i gytetid, der fisken oppholdt seg kortere i bekkene med lavere pH og høyere verdier av LAI. Dette gir mening siden fisken blir fortere sliten og stresset av å stå i slikt vann (Ikuta m.fl., 2000). Det er viktig å være kritisk til statistiske modeller og p-verdier, spesielt når dataene er mangelfulle. En må også tenke på at statistisk signifikans og biologisk signifikans ikke nødvendigvis er det samme.

Blant andre faktorer som spiller inn på gytetid, er breddegrad og gyteområdets høyde over havet. Dette har videre vist seg å være nært relatert til vanntemperatur, der sørligere breddegrader med varmere vann er forventet å ha lengre gytesesonger enn i de kaldere miljøene lenger nord (Klemetsen m.fl., 2003, Gortázar m.fl., 2007). Bekkene fulgte i stor grad samme temperaturtrend i løpet av høsten 2020, og det kan derfor ikke antas at dette skulle ført til noen variasjon i gytetid mellom bekkene. En annen faktor som kan spille inn på gytetiden er ustabile gyteforhold, som kanskje er den viktigste faktoren her, med tanke på ulike vannkjemier i de forskjellige studiebekkene. Gortázar m.fl. (2007) foreslo at lengre gyteperioder kunne forventes i ustabile miljøer. Selv om Gortázar m.fl. (2007) så på ustabile miljøer som følge av et uforutsigbart vannføringsregime nedenfor et vannreservoar og habitatfragmentering, er det ikke utenkelig at ustabil vannkjemie kan ha liknede effekt, der gytefisken er mer selektiv på når den går opp i bekken for å gyte. Eventuelt kan det tenkes at hunnfisken bruker lengre tid på å slippe eggene i påvente av mindre surt vann i bekkene med de laveste pH-verdiene med størst svingninger. Dette er vist hos enkelte fiskearter av Beamish m. fl (1975). I så fall burde modellen for oppholdstid i de forskjellige bekkene hatt motsatt

rangering av det den fikk i min modellering, der bekk D med dårligst vannkjemi, hadde prediktert kortest gjennomsnittlig gytetid.

4.5 Overlevelse

Overlevelsen hos gjennomsnittslengden (15,3 cm) av alle merkede ørreter var sterkt negativt korrelert med økt gjennomsnittlig pH-differanse og i likhet med resultatene for gytetid, der en kunne se en trend som kunne korreleres med de ulike kalkingsregimene i bekkene, kunne en se en liknende rangering for prediktert årlig overlevelse. Bekk A, som er fullkalket, hadde prediktert lik overlevelse for alle fiskelengder ved gjennomsnittlig pH-differanse. Bekk D derimot, som har vært lengst uten kalktilsetninger, hadde en tydelig nedgang i overlevelse med økt fiskelengde ved gjennomsnittlig pH-differanse. Bekk B som er delvis kalket, og bekk C som i likhet med bekk D ikke er kalket, hadde også negativ årlig prediktert overlevelse, men ikke i like stor grad som bekk D. Dette var som forventet. Det er nærliggende å tro at den dårligere vannkjemien med lavere og mer svingende pH-verdier, samt de høyere nivåene av LAI, kan ha noe med den reduserte overlevelsen i bekkene som ikke er fullkalket å gjøre. En observasjon under feltarbeidet av gytefisk som ble satt i keep-net i bekk D over natten for merking påfølgende dag, indikerte at denne hypotesen bør tas i nærmere ettersyn. Dette fordi en stor prosentandel av disse fiskene døde i løpet av natten. Et registrert støt av surt vann i løpet av natten, med pH nede i under 5 og målt LAI-verdi på 79 µg/L samme døgn, kan indikere bakgrunnen for mortaliteten som ble observert. Selv om denne hendelsen ikke var intensjonell, kan det likevel være en viktig observasjon å ha med seg videre.

En studie på bekkerøye i en sur innsjø viste at det var høy mortalitet blant gytefisk etter gyting (Frenette og Dodson, 1984). Dette kan ha noe med at gyting krever mye energi og at fisken kan være ekstra sårbar for dårlig vannkjemi når den allerede er utslitt. Ørret kan tenkes å være mer sensitiv for surt vann etter gyting, da det er vist at denne er mindre tolerant overfor forsuring enn bekkerøye (Gjedrem og Rosseland, 2012).

Et aspekt ved overlevelsesmodellen som også bør nevnes, er at den kun har tatt hensyn til merkede fisk, som i hovedsak er fra 80 mm og oppover. Modellen inkluderer dermed ikke dødelighetsraten hos yngre livsstadier, der effekten av dårlig vannkjemi er omtalt som mest kritisk (Schofield, 1976, Baker og Christensen, 1991). Snøsmeltingen om våren, i tillegg til kraftige regnfall, er som tidligere nevnt de mest kritiske periodene med tanke på verdier av

pH og LAI (Jeffries m.fl., 1979, Sharpe m.fl., 1984, Lier-Hansen m.fl., 1986, Wigington Jr m.fl., 1992). Leivestad og Muniz (1976) dokumenterte høy mortalitet for både ørret og laks under nettopp slike episoder. Wright m.fl. (1976) viste videre at majoriteten av mortaliteten lå hos 0+ yngel. Det kan tenkes at den lave forekomsten av 0+ yngel i bekk D kan ha bakgrunn i nettopp slike episoder med surt vann som kommer med smeltevann om våren, eller med kraftige regnfall ellers i året. Dette spesielt med tanke på variasjonen i pH som ble observert i denne bekken. Som nevnt i kapittelet om førsteårsvekst (se kapittel 4.3), hadde bekk D kritiske verdier av pH og LAI, noe som muligens ikke bare begrenset veksten første året, men som også kan ha medført at mye av produksjonen i denne bekken har gått tapt på grunn av høy mortalitet i tidlige livsstadier. Nettopp mortaliteten i tidlige livsstadier er i flere studier omtalt som hovedårsaken til at enn rekke fiskebestander har gått tapt pga. forsurening (Jensen og Snekvik, 1972, Rosseland, 1986).

4.6 Bekkebytte

Resultatene for prediktert årlig sannsynlighet for bekkebytte viste, i likhet med prediktert årlig overlevelse, store forskjeller i signifikans mellom bekkene. Likevel var resultatene uventet i forhold til forventningene, der jeg hadde sett for meg at migrasjonen ut av bekkene burde vært høyere i bekkene med surest vann. Riktignok var det bekk D, som ikke er kalket og som har dårligst vannkjemi, som hadde den mest signifikante effekten. Likevel hadde samtidig bekk A en tilnærmet like signifikant effekt i sannsynligheten for bekkebytte med økt fiskelengde som bekk D. Dette på tross at denne bekken har best vannkjemi. Her kan det diskuteres om det er to ulike grunner til den store sannsynligheten for bekkebytte i disse to bekkene. Bekk A, som har den beste vannkjemien, kan potensielt også ha mest konkurranse om plass og mat. Derfor kan det av den grunn være en teori at ørreten benytter andre bekker der konkurransen er mindre. Dataene for gjennomsnittlig yngeltetthet viser likevel at bekk A ikke har den høyeste tettheten, da den forekommer i bekk B. Prediktert årlig sannsynlighet for bekkebytte var for øvrig på et jevnt et lavt nivå både i bekk B og C. Konkurransen i tidlige livsstadier er derfor nødvendigvis ikke årsaken til den høye graden av bekkebytte i bekk A. Ifølge modellen er det etter at ørreten har nådd 200 mm, at den sterke økningen i sannsynlighet for bekkebytte starter. Det var i bekk A det ble registrert desidert mest gytefisk (se appendix kap. A5, tab. A3), altså fisk som oftest er over 200 mm. Det kan derfor være en teori at konkurransen rundt gyting kan være årsaken til at ørreten velger å gyte i andre bekker der konkurransen er

mindre. Dette på tross av at bekk A er bekken med flest gyteplasser og mest gytegrus (se appendix kap. A1.1). Likevel finnes det etter min erfaring lite litteratur om bekkebytte som følge av intraspesifikk konkurranse i forbindelse med gyting hos ørret.

I bekk D, der den predikterte årlige sannsynligheten for bekkebytte allerede økte sterkt fra ørreten var litt over 100 mm, kan det være andre årsaker for bekkebytte. En studie på bekkerøye viste at denne arten unngår å gyte i bekker med surt vann, om det er mulighet for det (Johansson m.fl., 1977). Det er ikke utenkelig at ørreten i Råsjøen migrerer til de andre studiebekkene som har bedre vannkvalitet, ettersom det er vist at ørret foretrekker å svømme opp passasjer med mer nøytral pH-verdi (Ikuta m.fl., 2003). Likevel skal heller ikke i bekk D muligheten for konkurransemessige forhold fraskrives, da denne bekken har svært begrenset med egnet gytesubstrat og gyteplasser (se appendix kap. A1.4). Likevel øker sannsynligheten for bekkebytte lenge før ørreten når lengder som vi har observert hos gytemoden fisk. Vi observerte at mange gytefisk i bekk D kun hadde vært registrert én gang i denne bekken i 2020-sesongen. Det kan tenkes at disse fiskene var førstegangsgytere med opprinnelse fra bekk D som var innom for å sjekke forholdene, men som heller valgte å gyte i andre bekker på grunn av dårlig vannkvalitet og lite egnede gyteforhold. Det er samtidig ikke utenkelig at den sviktende PIT-antennen i denne bekken også kan ha vært en årsak til at flere fisk kun ble registrert én gang i løpet av perioden. Ikuta m.fl. (2003) observerte uansett at flere arter av laksefisk, herunder også brunørret, prefererte å svømme opp passasjer med nøytralt vann fremfor forsuret vann når den fikk mulighet. Allerede ved pH 6 viste det seg at ørreten heller prefererte nøytralt vann, og ved pH 5,5 valgte alle ørretindividerne (100%) i testen å svømme opp passasjen med nøytralt vann (Ikuta m.fl., 2003). Likevel kan vi ikke være helt sikre på at det var pH-en som var grunnen til at en stor prosentandel unngikk å gyte i bekk D, da vi ikke fikk igjennom noen modeller som koblet bekkebytte opp mot pH da vi kjørte de statistiske analysene. En teori kan likevel være at kombinasjonen av lave pH-verdier og dårlige gyteforhold kan ha hatt innvirkning. Dette bør uansett etterprøves og studeres nærmere.

En relativt ny studie av Mikheev m.fl. (2021) fra en stor elv i New Zealand, viste at en stor prosentandel av gytemoden ørret som ble fanget i elva, hadde opprinnelse fra andre steder. Dette på tross av at det er kjent at ørreten ofte gyter i samme bekk eller elv som den ble født (Tilzey, 1977, Hindar, 1992). Mikheev m.fl. (2021) foreslo at den store andelen av gytefisk som kom fra andre elver, eller andre deler av elven, kunne knyttes opp mot geomorfologien i nærliggende områder. At dette aspektet kan spille inn også i min studie er ikke helt utenkelig, da bekkene varierer noe i geomorfologiske trekk, som igjen kan påvirke fremkomsten for

gytefisken i de ulike bekkene (se appendix kap. A1). Dette spesielt med tanke på bekk D som har vandringshinder nære utløpet til innsjøen (se appendix kap. A1, fig. A9).

5. Konklusjon og videre anbefalinger

Leivestad og Muniz (1976) var tidlig ute med å konkludere at dødelighet hos egg og plommeseekkyngel var hovedgrunnen til svikten i reproduksjonen hos ørret i norske vassdrag. Wright m.fl. (1976) foreslo videre at denne svikten i rekruttering var hovedårsaken til at fiskebestander ble drevet mot utryddelse under forsuren av vassdragene som nådde sin topp på 70-tallet. I min studie av bekkene ved Råsjøen fant jeg ulike grader av tilpasninger og effekter av vannkjemi hos ørreten i ulike livsstadier. Jeg fant at eggstørrelsen var lite påvirket av vannkjemien før de ble sluppet i bekken. Til gjengjeld fant jeg at førsteårsveksten var sterkt negativt korrelert med svingninger i pH, sammen med fisketetthet. Den gjennomsnittlige tiden brukt på bekkene viste en trend mot at tiden investert på gyting var kortere i bekkene med dårligere vannkjemi. Her burde jeg likevel hatt mer utfyllende data, spesielt i bekk D, for å kunne si noe sikkert. Den predikterte årlige overlevelsen var sterkt negativt korrelert med svingninger i pH-verdi, der den predikterte årlige overlevelsen også var negativt korrelert med fiskelengde i bekk B, C og D. Bekkeeffekten var også sterk, der effekten av økt pH-differanse og fiskelengde viste sterkere negative effekter på overlevelsen i bekkene med dårligere vannkjemi. Samtidig har vi ikke sett på overlevelsen hos ørret fra eggene blir lagt i bekken til ørreten har fylt 8 cm, som har vist seg å innebære de mest kritiske stadiene i andre studier. Vi så videre at den årlige sannsynligheten for å migrere til annen bekk var sterkt positivt korrelert med økt fiskelengde i bekk A og D. Effekten var også nesten like stor i bekk A med best vannkjemi, som i bekk D med dårligst vannkjemi, uten å kunne forklare grunnen til dette. Her kreves det mer målrettede studier.

Dette studiet indikerer at forholdene i spesielt bekk D er dårlige med tanke på tanke på vannkjemi og rekruttering. Det bør tas i vurdering å gjenoppstarte kalkingen av denne bekken, spesielt i henhold til målene i Vannforskriften (2006). Dette kan også vurderes i bekk C. Det anbefales likevel å gjøre et prøvefiske i innsjøen, for å kartlegge bestandsstrukturen hos ørret, før eventuelt nåværende kalkingsregime endres. Forholdene i bekk A virker gode, og bekrefter tidligere dokumentasjon på at kalking har god effekt på vannkemiske faktorer. Det virker også som at de biologiske forholdene er bra for fisken i denne bekken i sammenlikning

med bekk C og D. Bekk B har også tilsynelatende gode forhold, spesielt med tanke på yngeltetthet, og viser at rekrutteringen kan være bra også i bekker som kun er delvis kalket. Likevel kan det være aktuelt for fremtidige studier å se nærmere på overlevelsen hos ørreten fra eggstadiet i bekken til den er forbi yngelstadiene (8 cm), da overlevelsen hos disse stadiene ikke er studert nærmere her.

.

Kilder

- ANDERSON, D. A. 2008. Model Based Inference in the Life Sciences: A Primer on Evidence by ANDERSON, D. A. *Biometrics*, 64, S. 1309-1309.
- ASKHEIM, S. 2020. *Råsjøen. I Store norske leksikon*. Tilgjengelig fra: <https://snl.no/R%C3%A5sj%C3%B8en> [Lest 23.10.2020 2020].
- BAKER, J. P. 1981. *Aluminum toxicity to fish as related to acid precipitation and Adirondack surface water quality*. Cornell University.
- BAKER, J. P. & CHRISTENSEN, S. W. 1991. Effects of acidification on biological communities in aquatic ecosystems. *Acidic deposition and aquatic ecosystems*. Springer.
- BEAMISH, R., LOCKHART, W., VAN LOON, J. & HARVEY, H. H. 1975. Long-term acidification of a lake and resulting effects on fishes. *Ambio*, S. 98–102.
- BOHLIN, T., HAMRIN, S., HEGGBERGET, T., RASMUSSEN, G. & SALTVEIT, S. 1989. Electrofishing — Theory and practice with special emphasis on salmonids. *The International Journal of Aquatic Sciences*, 173, S. 9–43.
- BOOTH, C., MCDONALD, D., SIMONS, B. & WOOD, C. 1988. Effects of aluminum and low pH on net ion fluxes and ion balance in the brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45, S. 1563–1574.
- BORGSTRØM, R. & HANSEN, L. P. 2000. *Fisk i ferskvann : et samspill mellom bestander, miljø og forvaltning*, Oslo, Landbruksforlaget.
- BRABRAND, Å., KOESTLER, A. & BORGSTRØM, R. 2002. Lake spawning of brown trout related to groundwater influx. *Journal of fish biology*, 60, S. 751–763.
- CRAIG, J. 1982. A note on growth and mortality of trout, *Salmo trutta* L., in afferent streams of Windermere. *Journal of Fish Biology*, 20, S. 423–429.
- CRISP, D. 1988. Prediction, from temperature, of eyeing, hatching and ‘swim-up’ times for salmonid embryos. *Freshwater biology*, 19, S. 41–48.
- DAHL, K. 1910. *Alder og vekst hos laks og ørret belyst ved studiet av deres skjæl*, Kristiania, Landbruksdepartementet.
- DALZIEL, T. R. K., LYNAM, S. 1991. Survival and development of four strains of Norwegian trout and one strain of Scottish trout (*Salmo trutta*) exposed to different pH levels in the absence of aluminium. *Rep. No. TR/91/23052/R.*, 34
- DE VRIES, A. & MEYS, J. 2015. *R for Dummies*, John Wiley & Sons.

- DRISCOLL, C. T. 1984. A procedure for the fractionation of aqueous aluminum in dilute acidic waters. *International Journal of Environmental Analytical Chemistry*, 16, S. 267–283.
- EINUM, S. & FLEMING, I. A. 1999. Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266, S. 2095–2100.
- EINUM, S. & FLEMING, I. A. 2000. Highly fecund mothers sacrifice offspring survival to maximize fitness. *Nature*, 405, S. 565–567.
- EINUM, S., HENDRY, A. P. & FLEMING, I. A. 2002. Egg-size evolution in aquatic environments: does oxygen availability constrain size? *Proc Biol Sci*, 269, S. 2325–2330.
- ELLIOTT, J. 1984. Numerical changes and population regulation in young migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream, 1966–83. *The Journal of Animal Ecology*, S. 327–350.
- FRENETTE, J.-J. & DODSON, J. J. 1984. Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) population structure in acidified Lac Tantaré, Quebec. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41, S. 865–877.
- GENSEMER, R. W., GONDEK, J. C., RODRIQUEZ, P. H., ARBILDUA, J. J., STUBBLEFIELD, W. A., CARDWELL, A. S., SANTORE, R. C., RYAN, A. C., ADAMS, W. J. & NORDHEIM, E. 2018. Evaluating the effects of pH, hardness, and dissolved organic carbon on the toxicity of aluminum to freshwater aquatic organisms under circumneutral conditions. *Environ Toxicol Chem*, 37, S. 49–60.
- GIBBONS, W. J. & ANDREWS, K. M. 2004. PIT Tagging: Simple Technology at Its Best. *BioScience*, 54, S. 447–454.
- GJEDREM, T. & ROSSELAND, B. O. 2012. Genetic variation for tolerance to acidic water in salmonids. *J Fish Biol*, 80, S. 1–14.
- GORTÁZAR, J., GARCIA DE JALON, D., ALONSO-GONZÁLEZ, C., VIZCAÍNO, P., BAEZA, D. & MARCHAMALO, M. 2007. Spawning period of a southern brown trout population in a highly unpredictable stream. *Ecology of Freshwater Fish*, 16, S. 515–527.
- GRANDE, M., MUNIZ, I. & ANDERSEN, S. 1978. Relative tolerance of some salmonids to acid waters: With 6 figures and 4 tables in the text. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 20, S. 2076–2084.

- GREGERSEN, F., HAUGEN, T. O. & LARSEN, Ø. N. 2006. Egg size differentiation among sympatric demes of brown trout: possible effects of density-dependent interactions among fry. *Ecology of freshwater fish*, 15, S. 237–246.
- HAUGEN, T. O., HESTHAGEN, T., KRISTENSEN, T., WRIGHT, R. F., ROSSELAND, B. O., COSBY, B. J. & BULGER, A. J. 2007a. Ustabil vannkvalitet – konsekvenser for bestandsutvikling hos aure. S. 8–9.
- HAUGEN, T. O., WINFIELD, I. J., VØLLESTAD, L. A., FLETCHER, J. M., JAMES, J. B. & STENSETH, N. C. 2007b. Density Dependence and Density Independence in the Demography and Dispersal of Pike over Four Decades. *Ecological monographs*, 77, S. 483–502.
- HEGSETH, H. 2016. Plan for kalking av vassdrag i Noreg 2016-2021. I: MILJØDIREKTORATET. Miljødirektoratet. S. 1 – 24
- HEMING, T. 1982. Effects of temperature on utilization of yolk by chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) eggs and alevins. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39, S. 184–190.
- HENRIKSEN, A., LIEN, L., ROSSELAND, B. O., TRAAEN, T. S. & SEVALDRUD, I. S. 1989. Lake acidification in Norway - present and predicted fish status. *Ambio*, 18, S. 314–321.
- HESTHAGEN, T., FISKE, P. & SAKSGÅRD, R. 2016. Recovery of young brown trout (*Salmo trutta*) in acidified streams: What are the critical values for acid-neutralizing capacity? *Atmospheric environment* (1994), 146, S. 236–244.
- HESTHAGEN, T., FJELLHEIM, A., SCHARTAU, A. K., WRIGHT, R. F., SAKSGÅRD, R. & ROSSELAND, B. O. 2011. Chemical and biological recovery of Lake Saudlandsvatn, a formerly highly acidified lake in southernmost Norway, in response to decreased acid deposition. *Science of the Total Environment*, 409, S. 2908–2916.
- HESTHAGEN, T. & JONSSON, B. 2002. Life history characteristics of brown trout in lakes at different stages of acidification. *Journal of Fish Biology*, 60, S. 415–426.
- HINDAR, A. & ENGE, E. 1999. Evaluering av kalkingstrategien for store innsjøkalkingsprosjekter i Norge. Norsk institutt for vannforskning. S. 8–14
- HINDAR, A., GARMO, Ø. A. & TEIEN, H.-C. 2015. Sammenhengen mellom labilt aluminium og pH i kalkede laksevasdrag. S. 5
- HINDAR, A., SKIPLE, A., HÅØYA, A. & ENGE, E. 1996. Optimalisering vassdragskalking-brukermanual til programmet TPKALK 1.11.(Optimalization of lake liming-user manual for the PC-based programme TPKALK 1.11). S. 3–17

- HINDAR, K. 1992. *Ecological and genetic studies on salmonid populations : with emphasis on identifying causes for their variation*. K. Hindar.
- IKUTA, K., KITAMURA, S., YADA, T., ITO, F., YAMAGUCHI, M., KANEKO, T., NAGAE, M., ISHIMATSU, A. & IWATA, M. 2000. Effects of acidification on fish reproduction. *UJNR Tech. Rep.*, S. 39–45.
- IKUTA, K., SUZUKI, Y. & KITAMURA, S. 2003. Effects of low pH on the reproductive behavior of salmonid fishes. *Fish physiology and biochemistry*, 28, S. 407–410.
- JEFFRIES, D., COX, C. & DILLON, P. 1979. Depression of pH in lakes and streams in central Ontario during snowmelt. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 36, S. 640–646.
- JENSEN, K. W. & SNEKVIK, E. 1972. Low pH Levels Wipe out Salmon and Trout Populations in Southernmost Norway. *Ambio*, 1, S. 223–225.
- JOHANSSON, N., RUNN, P. & MILBRINK, G. 1977. Early development of three salmonid species in acidified water. *Zoon;(Sweden)*, 5. S. 127–132
- JONSSON, B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society*, 114, S. 182–194.
- JONSSON, B. 1989. Life history and habitat use of Norwegian brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwater Biology*, 21, S. 71–86.
- JONSSON, B. & GRAVEM, F. R. 1985. Use of space and food by resident and migrant brown trout, *Salmo trutta*. *Environmental Biology of Fishes*, 14, S. 281–293.
- JONSSON, B. & JONSSON, N. 2011. *Ecology of Atlantic salmon and brown trout: habitat as a template for life histories*, Springer Science & Business Media.
- JONSSON, N. & JONSSON, B. 1997. Energy allocation in polymorphic brown trout. *Functional Ecology*, 11, S. 310–317.
- JONSSON, N. & JONSSON, B. 1999. Trade-off between egg mass and egg number in brown trout. *Journal of Fish Biology*, 55, S. 767–783.
- JONSSON, N., NÆSJE, T., JONSSON, B., SAKSGÅRD, R. & SANDLUND, O. 1999. The influence of piscivory on life history traits of brown trout. *Journal of Fish Biology*, 55, S. 1129–1141.
- JÜRGENS, H. G. & LIER-HANSEN, S. 1995. *Kalking - bringer liv tilbake i forsured vann og vassdrag*, Trondheim, Direktoratet for naturforvaltning. S. 5–18
- KASPERSSON, R. & HÖJESJÖ, J. 2009. Density-dependent growth rate in an age-structured population: a field study on stream-dwelling brown trout *Salmo trutta*. *J Fish Biol*, 74, S. 2196–2215.

- KLEMETSEN, A., AMUNDSEN, P. A., DEMPSON, J., JONSSON, B., JONSSON, N., O'CONNELL, M. & 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, S. 11–26.
- KROGH, A. 1959. *The comparative physiology of respiratory mechanisms*, University of Pennsylvania press.
- KROGLUND, F., ROSSELAND, B., TEIEN, H.-C., SALBU, B., KRISTENSEN, T. & FINSTAD, B. 2008. Water quality limits for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) exposed to short term reductions in pH and increased aluminum simulating episodes. *Hydrology and Earth System Sciences*, 12, S. 491–507.
- L'ABÉE-LUND, J., LANGELAND, A. & SÆGROV, H. 1992. Piscivory by brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Norwegian lakes. *Journal of Fish Biology*, 41, S. 91–101.
- LACROIX, G. L. 1985. Survival of eggs and alevins of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in relation to the chemistry of interstitial water in redds in some acidic streams of Atlantic Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42, S. 292–299.
- LAHTI, K., LAURILA, A., ENBERG, K. & PIIRONEN, J. 2001. Variation in aggressive behaviour and growth rate between populations and migratory forms in the brown trout, *Salmo trutta*. *Animal Behaviour*, 62, S. 935–944.
- LARGIADER, C. R., ESTOUP, A., LECERF, F., CHAMPIGNEULLE, A. & GUYOMARD, R. 2001. Microsatellite analysis of polyandry and spawning site competition in brown trout (*Salmo trutta* L.). *Genetics selection evolution (Print)*, 33, S. 205–222.
- LEE, R. M. & GERKING, S. D. 1980. Sensitivity of fish eggs to acid stress. *Water Research*, 14, S. 1679–1681.
- LEIVESTAD, H. & MUNIZ, I. 1976. Fish kill at low pH in a Norwegian river. *Nature*, 259, S. 391–392.
- LIER-HANSEN, S., MYKKELTVEDT, K. & NORGES JEGER- OG, F. 1986. *Fra surt vann til gode fiskevann : om forsuring av fiskevann : årsak, virkning og mottiltak*, Oslo, Norges jeger- og fiskerforbund. S. 9–77
- LOBÓN-CERVIÁ, J. & SANZ, N. 2017. Brown trout: Biology, ecology and management.
- LOUHI, P., MÄKI-PETÄYS, A., HUUSKO, A. & MUOTKA, T. 2014. Resource use by juvenile brown trout and Alpine bullhead: influence of interspecific versus intraspecific competition. *Ecol Freshw Fish*, 23, S. 234–243.

- LUND, E., GARMO, Ø., DE WIT, H., KRISTENSEN, T., HAWLEY, K. & WRIGHT, R. 2018. Reduced Acid Deposition Leads to a New Start for Brown Trout (*Salmo trutta*) in an Acidified Lake in Southern Norway. *An International Journal of Environmental Pollution*. Cham.
- MALCOLM, I. A., BACON, P. J., MIDDLEMAS, S. J., FRYER, R. J., SHILLAND, E. M. & COLLEN, P. 2014. Relationships between hydrochemistry and the presence of juvenile brown trout (*Salmo trutta*) in headwater streams recovering from acidification. *Ecological Indicators*, 37, S. 351–364.
- MATHISMOEN, O. 1995. *Sur nedbør*, Oslo, Miljøverndepartementet. S. 1–25
- MCCARTNEY, A. G., HARRIMAN, R., WATT, A. W., MOORE, D. W., TAYLOR, E. M., COLLEN, P. & KEAY, E. J. 2003. Long-term trends in pH, aluminium and dissolved organic carbon in Scottish fresh waters; implications for brown trout (*Salmo trutta*) survival. *Sci Total Environ*, 310, S. 133–141.
- MCELREATH, R. 2016. Statistical rethinking: A bayesian course with examples in R and Stan.
- MIKHEEV, P. B., JARVIS, M. G., MATTHAEI, C. D., INGRAM, T., REID, M. R., NIKIFOROV, A. I., CHERNIENKO, I. S. & CLOSS, G. P. 2021. Straying of brown trout in the catchment of a large New Zealand river evaluated by otolith microchemistry. *Ecology of freshwater fish*, 30, S. 433–443.
- MILJØDIREKTORATET 2021. Vannmiljø. Miljødirektoratet: Miljødirektoratet. Tilgjengelig fra: <https://vannmiljo.miljodirektoratet.no> [Lest 05.03.21]
- MILNER, N. & VARALLO, P. 1990. Effects of acidification on fish and fisheries in Wales. *Acid waters in Wales*. Springer.
- NEIL ARNASON, A. 1972. Parameter estimates from mark-recapture experiments on two populations subject to migration and death. *Population Ecology*, 13, S. 97–113.
- NEIL ARNASON, A. 1973. The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Population Ecology*, 15, S. 1–8.
- NORSK KLIMASERVISESENTER 2021. Observasjoner og værstatistikk. Tilgjengelig fra: <https://seklima.met.no/>: Norsk Klimaservicesenter. [Lest 09.08.2021]
- NVE. 2018. *Begrepsliste*. NVE (Norges vassdrags- og energidirektorat). Tilgjengelig fra: <https://www.nve.no/begrepsliste/?ref=mainmenu> [Lest 21.01 2021].
- NVE. 2021. NVE innsjødatabase. Tilgjengelig fra: <https://temakart.nve.no/tema/innsjodatabase>. NVE. [Lest 11.11.2020]

- OJANGUREN, A., REYES-GAVILAN, F. & BRANA, F. 1996. Effects of egg size on offspring development and fitness in brown trout, *Salmo trutta* L. *Aquaculture*, 147, S. 9–20.
- OMBREDANE, D., BAGLINIERE, J. L. & MARCHAND, F. 1998. The effects of passive integrated transponder tags on survival and growth of juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.) and their use for studying movement in a small river. *Hydrobiologia*, 371, S. 99–106.
- PETTERSEN, R. A. & WOLD, K. M. 2019. Overvåkning av ørretbekker i Råsjøen - Hvordan kalkingskutt påvirker ørretbestandene. S. 18
- POLÉO, A. B., LYDERSEN, E. & MUNIZ, I. P. 1991. The influence of temperature on aqueous aluminium chemistry and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fingerlings. *Aquatic toxicology*, 21, S. 267–277.
- POLÉO, A. B. & MUNIZ, I. P. 1993. The effect of aluminium in soft water at low pH and different temperatures on mortality, ventilation frequency and water balance in smoltifying Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Environmental biology of fishes*, 36, S. 193–203.
- POLÉO, A. B., ØSTBYE, K., ØXNEVAD, S. A., ANDERSEN, R. A., HEIBO, E. & VØLLESTAD, L. A. 1997. Toxicity of acid aluminium-rich water to seven freshwater fish species: a comparative laboratory study. *Environmental Pollution*, 96, S. 129–139.
- POLÉO, A. B. S. 1995. Aluminium polymerization — a mechanism of acute toxicity of aqueous aluminium to fish. *Aquatic toxicology*, 31, S. 347–356.
- POLÉO, A. B. S., LYDERSEN, E., ROSSELAND, B. O., KROGLUND, F., SALBU, B., VOGT, R. D. & DVELLESTAD, A. 1994. Increased mortality of fish due to changing al-chemistry of mixing zones between limed streams and acidic tributaries. *Water, air, and soil pollution*, 75, S. 339–351.
- R CORE TEAM 2013. R: A language and environment for statistical computing.
- READER, J., DALZIEL, T., MORRIS, R., SAYER, M. & DEMPSEY, C. 1991. Episodic exposure to acid and aluminium in soft water: survival and recovery of brown trout, *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology*, 39, S. 181–196.
- REIMERS, E. & DØVING, K. B. 1992. *Fiskens fysiologi*, Bergen, John Grieg.
- ROFF, D., HEIBO, E. & VØLLESTAD, L. 2006. The importance of growth and mortality costs in the evolution of the optimal life history. *Journal of evolutionary biology*, 19, S. 1920–1930.

- ROFF, D. A. 1984. The evolution of life history parameters in teleosts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41, S. 989–1000.
- ROFF, D. A. 1992. *The evolution of life histories : theory and analysis*, New York, Chapman & Hall.
- ROSSELAND, B. & SKOGHEIM, O. 1984. A comparative study on salmonid fish species in acid aluminium-rich water. II. Physiological stress and mortality of one and two year old fish. *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, 61, S. 186–194.
- ROSSELAND, B. O. 1986. Ecological effects of acidification on tertiary consumers. Fish population responses. *Water, air, and soil pollution*, 30, S. 451–460.
- ROSSELAND, B. O., HESTHAGEN, T., WRIGHT, R. F., KROGLUND, F., KRISTENSEN, T. & SAKSGÅRD, R. 2005. 9. Lake Saudlandsvatn, South Norway, a lake under recovery from acidification. *Force in Tallinn, Estonia, October 17-19, 2005*, S. 33–37.
- ROUSSEL, J. M., HARO, A. & CUNJAK, R. A. 2000. Field test of a new method for tracking small fishes in shallow rivers using passive integrated transponder (PIT) technology. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 57, S.1326–1329.
- SADLER, K. & TURNPENNY, A. 1986. Field and laboratory studies of exposures of brown trout to acid waters. *Water, Air, and Soil Pollution*, 30, S. 593–599.
- SAYER, M., READER, J. & DALZIEL, T. 1993. Freshwater acidification: effects on the early life stages of fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 3, S. 95–132.
- SCHOFIELD, C. L. 1976. Acid precipitation: effects on fish. *Ambio*, S. 228–230.
- SCHWARZ, C. J., SCHWEIGERT, J. F. & ARNASON, A. N. 1993. Estimating migration rates using tag-recovery data. *Biometrics*, S. 177–193.
- SCOTT, D. & IRVINE, J. R. 2000. Competitive exclusion of brown trout *Salmo trutta* L., by rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* Walbaum, in lake tributaries, New Zealand. *Fisheries management and ecology*, 7, S. 225–237.
- SHARPE, W. E., DE WALLE, D. R., LEIBFRIED, R. T., DINICOLA, R. S., KIMMEL, W. G. & SHERWIN, L. S. 1984. Causes of acidification of four streams on Laurel Hill in southwestern Pennsylvania. Wiley Online Library. S. 619–631
- SMITH, C. C. & FRETWELL, S. D. 1974. The Optimal Balance between Size and Number of Offspring. *The American naturalist*, 108, S. 499–506.
- SPARLING, D. W. & LOWE, T. P. 1996. Environmental hazards of aluminum to plants, invertebrates, fish, and wildlife. *Reviews of environmental contamination and toxicology*, S. 1–127.

- STEARNS, C. 1992. Number and size of offspring. *The Evolution of Life Histories*, Pp., S. 150-179.
- STEARNS, S. C. 2003. Evolution of egg size and number. *Evolution illuminated: salmon and their relatives*, Oxford University Press. S. 126–153
- STEARNS, S. C. & KOELLA, J. C. 1986. The Evolution of Phenotypic Plasticity in Life-History Traits: Predictions of Reaction Norms for Age and Size at Maturity. *Evolution*, 40, S. 893–913.
- STEINGRÍMSSON, S. Ó. & GÍSLASON, G. M. 2002. Body size, diet and growth of landlocked brown trout, *Salmo trutta*, in the subarctic River Laxá, North-East Iceland. *Environmental Biology of Fishes*, 63, S. 417–426.
- TILZEY, R. 1977. Repeat homing of brown trout (*Salmo trutta*) in Lake Eucumbene, New South Wales, Australia. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 34, S. 1085–1094.
- TJOMSLAND, T. 1998. Simulerte effekter av minstevannføringspåslipp på vannkvaliteten i Måna.
- TURNPENNY, A., DEMPSEY, C. H., DAVIS, M. & FLEMING, J. 1988. Factors limiting fish populations in the Loch Fleet system, an acidic drainage system in south-west Scotland. *Journal of fish biology*, 32, S. 101–118.
- VANNDIREKTIVET. 2018. Veileder 02:2018, Klassifisering av miljøtilstand i vann- Økologisk og kjemisk klassifiseringssystem for kystvann, grunnvann, innsjøer og elver. Miljødirektoratet. S. 99–107
- VANNFORSKRIFTEN 2006. Forskrift om rammer for vannforvaltningen av 15. desember 2006. I: KLIMA- OG MILJØDEPARTEMENTET og OLJE- OG ENERGIDEPARTAMENTET. Tilgjengelig fra: https://lovdata.no/dokument/SF/forskrift/2006-12-15-1446#KAPITTEL_1. [Lest 17.10.2021]
- WHITE, G. C. & BURNHAM, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird study*, 46, S. 120–139.
- WIGINGTON JR, P., DAVIES, T., TRANTER, M. & ESHLEMAN, K. 1992. Comparison of episodic acidification in Canada, Europe and the United States. *Environmental pollution*, 78, S. 29–35.
- WRIGHT, R. F., DALE, T., GJESSING, E. T., HENDREY, G. R., HENRIKSEN, A., JOHANNESSEN, M. & MUNIZ, I. P. 1976. Impact of acid precipitation on freshwater ecosystems in Norway. *Water, air, and soil pollution*, 6, S. 483–499.

ZAVORKA, L., HORKY, P., HÖJESJÖ, J. & SLAVIK, O. 2016. Effect of individuals' local persistence, and spatial and temporal scale, on density-dependent growth: a study in brown trout *Salmo trutta*. *Ethology, ecology & evolution*, 28, S. 272–283.

Appendix

A1. Beskrivelse av bekkene

A1.1 Bekk A: Elsjøbekken

Elsjøbekken renner nordover fra Lille Elsjøen og ender i sørvest-enden av Råsjøen. Bekken har et fall på 62 meter fordelt på ca. 1,3 km (målt i UT.no) og har få vandringshindre underveis. Den nederste stasjonen (stasjon A1) er dominert av sandbunn, med mosaikk av grus og småstein (figur A1). De to neste stasjonene (stasjon A2 og A3), har noe høyere strømhastighet og er mer preget av grovere materiale som grus og stein. Mellom stasjon A3 og A4 går bekken gjennom en kulvert under en grusvei (figur A2). Denne kulverten opererer sannsynligvis ikke som noe vandringshinder, med mindre vannstanden er svært lav. Stasjon A4 – A6 er brattere enn de nedenforliggende stasjonene og er preget av større blokker og stein, men har kulper innimellom med finere materiale (figur A3). Potensielle gyteplasser finnes oppover langs alle stasjonene. Bekken bærer preg av menneskelig aktivitet da det ser ut til at den kan være rettet ut i forbindelse med tømmerfløting.



Figur A1(t.h.): Overgangen mellom stasjon A1 og A2. Stasjon A1 er dominert av sandbunn, med mosaikk av grus og småstein.

Figur A2 (t.v.): Kulvert mellom stasjon A3 og A4.



Figur A3: Stasjon A4-A6 er preget av brattere partier og større stein og blokker, med kulper med finere materiale innimellom.

A1.2 Bekk B: Stårsjøbekken

Stårsjøbekken renner nordover fra Stårsjøen og renner ut ved sørbredden av Råsjøen. Bekken har et fall på 40 meter fordelt på 1,1 km (målt i UT.no). Bekken har to mulige vandringshindre: Et naturlig fosseparti med to fosser rett etter hverandre (stasjon B4) (figur A4 og A5), og en kulvert som går under veien mellom stasjon B5 og B6 (figur A6). Stasjon B4 inneholder kun fossen og opererer som en «død» stasjon, selv om det muligens kan passere fisk her på høy vannføring. Kulverten kan muligens også forseres på høy vannføring. Bekkens morfologi ved stasjon B1-B5 er ellers ganske lik stasjon A4-A6 i Elsjøbekken. Stasjon B6 er mer dyp og stilleflytende med mudderbunn. På grunn av at stasjon B4, som utgjøres kun av fossen, er relativt kort og ansett som «død», har bekken fått en ekstra stasjon (B7) i forhold til de andre bekkene. Denne stasjonen består av mye småstein og er begrodd av en del alger. Det er flere egnede gyteplasser langs hele bekken.



Figur A4 og A5: Fosser ved stasjon B4 som virker som vandringshinder på lav vannføring.



Figur A6: Kulvert mellom stasjon B5 og B6.

A1.3 Bekk C: Botnetjernsbekken

Botnetjernsbekken renner sørvestover fra Botnetjern og renner ut i østenden av Råsjøen. Bekken har et fall på 24 meter fordelt på ca. 1,2 km (målt i UT.no). Botnetjernsbekken har en del lik morfologi med Bekk A og B, men har et mindre nedbørsfelt og er mer utsatt for tørke. Bekken renner under en betongbru mellom stasjon C3 og C4, men dette opererer ikke som noe vandringshinder (figur A7). Stasjon C1–C4 har et noenlunde jevnt fall, med en del småstryk og kulper preget av grus, småstein og noen større steiner innimellom. Stasjon C5–C6 er noe mer flatt og sakteflytende, med større og dypere kulper innimellom. Her er også rikelig med gytesubstrat. For øvrig finnes det gode gytemuligheter i alle stasjonene. Ovenfor stasjonene derimot renner bekken svært sakte gjennom myrområder, med mudderbunn som gir dårligere gyteforhold enn ved studiestrekket (figur A8).



Figur A7 (t.h.): Bekken renner under betongbru mellom stasjon C3 og C4.

Figur A8 (t.v.): Områdene ovenfor stasjon C6 (ovenfor studiestrekket) er preget av myr og mudderbunn med dårlige gyteforhold.

A1.4 Bekk D: Trasletjernsbekken

Trasletjernsbekken renner sørover fra Trasletjern og ender opp i nordvest-enden av Råsjøen ved en vik som munner ut i utløpet av Råsjøen. Bekken har et fall på 37 meter fordelt på ca.

1,8 km (målt i UT.no). Stasjon D1 og D2 er bratte med mye hastighet på vannet, og er preget av store blokker og fossefall. Et fossefall mellom stasjon D1 og D2 kan operere som et vandringshinder, spesielt på lav vannstand og for småfisk (figur A9). Det er begrenset med egnet gyteareal i forhold til i de andre bekkene. Nederst der bekken renner ut i Råsjøen, splitter bekken opp og renner ut i en vifteformasjon. I denne vifteformasjonen er det rikelig med gytesubstrat i motsetning til resten av bekken.



Figur A9: Foss mellom stasjon D1 og D2 utgjør en vandringsbarriere ved lav vannføring.

A.2. Koordinater til innsjøer i nedbørsfeltet

Tabell A1: Koordinater for innsjøene i nedbørsfeltet til studiebekken. X og Y er koordinater i UTM WGS 84 (tallene er hentet fra NVE sin innsjødatabase).

Innsjø	X	Y
Søndre Bakkholtjern	269458	6678742
Nordre Bakkholtjern	269312	6678940
Svartvann	268818	6679091
Store Elsjø	269238	6679432
Lille Elsjø	268929	6679938
Kolsjøen	266485	6681341
Stårsjøen	267534	6680908
Botntjern	265962	6682624
Kroktjern	268288	6684333
Torestjern	268004	6683880
Trasletjern	268704	6683446
Råsjøen	267242	6682233

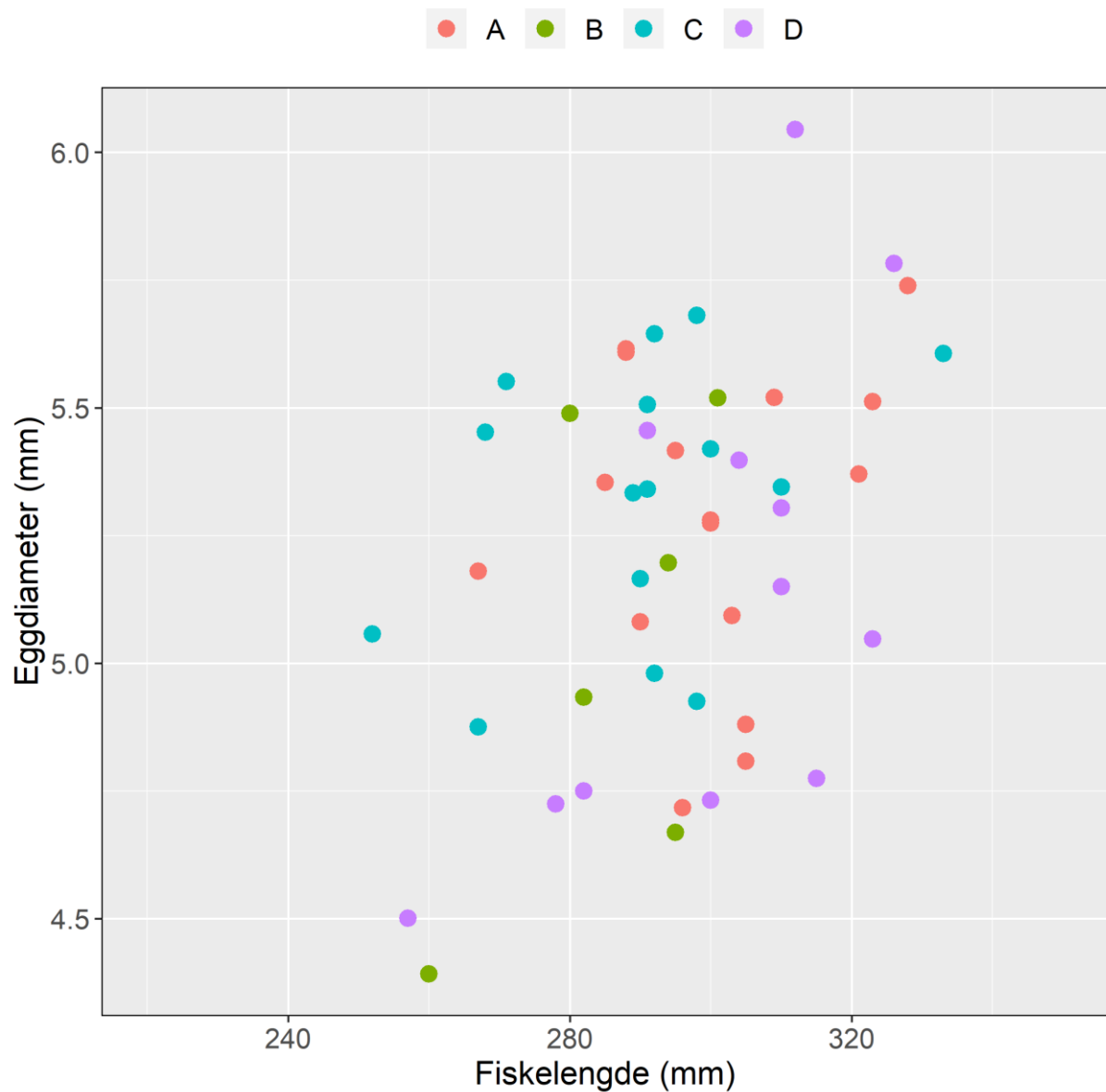
A.3. Analysemetoder på lab

Tabell A2: Oversikt over analysemetoder brukt for de forskjellige kjemiske parameterne som ble målt på VestfoldLAB AS. * $LAI = RAI - ILAI$ ** $ANC = (Ca + Mg + Na + K) - (SO_4 + Cl + NO_3)$

ANALYSEMETODER BRUKT PÅ LABB

KJEMISK PARAMETER	ANALYSEMETODE
PH (SURHETSGRAD)	NS-EN ISO 10523
LAL (LABILT ALUMINIUM)	Beregning*
ANC (SYRENØYTRALISERINGSKAPASITET)	Beregning**
ALKALITET TOTAL (BASESTYRKE)	NS-EN ISO 9963-1
CA (KALSIUM)	NS-EN ISO7980
TOK (TOTALT ORGANISK KARBON)	NS 1484, 1997
MG (MAGNESIUM)	NS-EN ISO7980
NA (NATRIUM)	Int/Std.Meth326B
SO ₄ (SULFAT)	NS-EN ISO 10304-1
CL (KLORID)	NS-EN ISO 10304-1
K (KALIUM)	Int/Std.Meth326B
NO ₃ (NITRAT)	Ikke oppgitt
RAI (REAKTIVT ALUMINIUM)	Spektrof. best. CFA
ILAI (IKKE-LABILT ALUMINIUM)	Spektrof. best. CFA

A4. Egg



Figur A10: Scatterlott av målte gjennomsnittlige eggstørrelser (mm) mot fiskelengde (mm) med fargekode etter bekketilhørighet. Bekk A (Elsjøbekken): $n = 16$, Bekk B (Stårsjøbekken): $n = 6$, Bekk C (Botnetjernsbekken): $n = 15$, Bekk D (Trasletjernsbekken): $n = 12$. Hvert punkt representerer et snitt av 10 egg fra et fiskeindivid.

A5. Kjønnnsfordeling hos registrert gytefisk i bekkene 2020

Tabell A3: Oversikt over registrert gytefisk og kjønnnsfordeling hos gytefisk innenfor gyteperioden. Legg merke til at det er en overvekt av hunner i samtlige bekker og at det ikke er registrert gytende hannfisk i bekk D.

BEKK	F	M
BEKK A	50	26
BEKK B	24	16
BEKK C	25	16
BEKK D	7	0

A6. CAS-analyser

Tabell A4: Utdrag av input-fila som ble brukt i CAS-analysene.

/*228000296851*/	010000	0	1	0	0	1.857	;
/*228000296852*/	010000	0	1	0	0	0.449	;
/*228000296853*/	010000	0	1	0	0	1.022	;
/*228000296854*/	010000	0	1	0	0	1.093	;
/*228000296855*/	010000	0	1	0	0	1.880	;
/*228000296856*/	010000	0	1	0	0	1.523	;
/*228000296857*/	000110	0	1	0	0	2.107	;
/*228000296858*/	011000	0	1	0	0	1.212	;
/*228000296859*/	010010	0	1	0	0	1.296	;
/*228000296860*/	012000	0	1	0	0	0.986	;
/*228000296861*/	010000	0	1	0	0	1.511	;
/*228000296862*/	010000	0	1	0	0	1.391	;
/*228000296863*/	010000	0	1	0	0	2.000	;
/*228000296864*/	010000	0	1	0	0	0.819	;
/*228000296865*/	010000	0	1	0	0	1.153	;
/*228000296866*/	010000	0	1	0	0	0.879	;
/*228000296867*/	010000	0	1	0	0	0.771	;
/*228000296868*/	011200	0	1	0	0	0.855	;
/*228000296869*/	010000	0	1	0	0	0.986	;
/*228000296870*/	011100	0	1	0	0	0.390	;
/*228000296871*/	010101	0	1	0	0	1.069	;
/*228000296872*/	010100	0	1	0	0	1.749	;
/*228000296873*/	010000	0	1	0	0	1.069	;
/*228000296874*/	010000	0	1	0	0	1.916	;
/*228000296875*/	010000	0	1	0	0	1.642	;
/*228000296876*/	010000	0	1	0	0	1.773	;
/*228000296877*/	010000	0	1	0	0	1.403	;
/*228000296878*/	011000	0	1	0	0	1.022	;
/*228000296879*/	010000	0	1	0	0	1.141	;
/*228000296880*/	010000	0	1	0	0	0.354	;
/*228000296881*/	010000	0	1	0	0	0.449	;
/*228000296882*/	010000	0	1	0	0	1.379	;
/*228000296883*/	010000	1	0	0	0	1.069	;
/*228000296884*/	010000	1	0	0	0	1.821	;
/*228000296885*/	010000	1	0	0	0	1.594	;
/*228000296886*/	010000	1	0	0	0	1.749	;
/*228000296887*/	011000	1	0	0	0	1.439	;
/*228000296888*/	010000	1	0	0	0	1.284	;
/*228000296889*/	010000	1	0	0	0	1.165	;
/*228000296890*/	010000	1	0	0	0	1.713	;
/*228000296891*/	010000	1	0	0	0	1.081	;
/*228000296892*/	010000	1	0	0	0	1.725	;
/*228000296893*/	010001	1	0	0	0	-0.135	;
/*228000296894*/	010000	1	0	0	0	1.117	;
/*228000296895*/	010000	1	0	0	0	1.678	;
/*228000296896*/	010000	1	0	0	0	1.666	;
/*228000296897*/	010000	1	0	0	0	2.501	;
/*228000296898*/	010000	1	0	0	0	1.534	;

Tabell A5: AIC-tabell for CAS-analysene.

Modellstruktur						Modellseleksjonsparametere				
S		p		Psi		AICc	$\Delta AICc$	AICc vekt	Ant. par	Devians
Blir	Bytter	Blir	Bytter	Bytter	Return					
bekk*L+pHdiff	konst	bekk*t		bekk*L	konst	3958,378	0,000	0,387	39	3879,213
bekk*L	konst	bekk*t		bekk*L	konst	3959,495	1,117	0,221	40	3878,270
bekk*L+pHdiff+pHmin	konst	bekk*t		bekk*L	konst	3959,960	1,582	0,175	40	3878,735
bekk*t	bekk*t	bekk*t		bekk+L	konst	3961,384	3,006	0,086	44	3871,902
bekk*L+pHdiff*pHmin	konst	bekk*t		bekk*L	konst	3961,467	3,089	0,083	41	3878,180
bekk*L+pHmin	konst	bekk*t		bekk*L	konst	3963,108	4,730	0,036	39	3883,943
bekk+L	konst	bekk*t		bekk+L	konst	3967,116	8,738	0,005	34	3898,229
bekk+L	konst	bekk*t		bekk+L	konst	3968,830	10,451	0,002	37	3893,780
bekk*L	bekk	bekk*t		bekk+L	konst	3968,830	10,451	0,002	37	3893,780
bekk+L	bekk	bekk*t		bekk+L	konst	3969,169	10,790	0,002	35	3898,229
pHdiff+L	bekk	bekk*t		bekk+L	konst	3971,199	12,821	0,001	33	3904,363
bekk*t	bekk*t	bekk*t		bekk	konst	3974,491	16,113	0,000	45	3882,941
bekk	konst	bekk*t		bekk+L	konst	3978,201	19,822	0,000	34	3909,313
pHdiff	bekk	bekk*t		bekk+L	konst	3979,974	21,595	0,000	32	3915,187
bekk*t	bekk*t	bekk*t		bekk	bekk	3981,121	22,743	0,000	52	3875,052
bekk*t	bekk*t	bekk*t		bekk	bekk	3989,926	31,548	0,000	62	3862,983
bekk	bekk	bekk	bekk	bekk	bekk	3994,741	36,363	0,000	24	3946,296
bekk*t	bekk*t	bekk*t		bekk*t	bekk*t	4002,874	44,496	0,000	84	3829,449
bekk		bekk		bekk	bekk	4042,282	83,903	0,000	16	4010,080

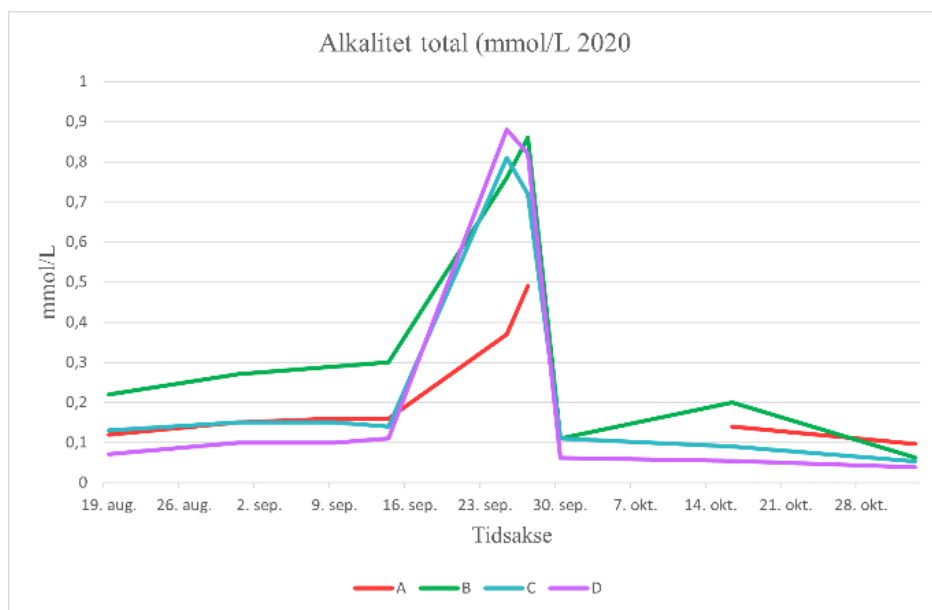
Tabell A6: Parameterestimer for toppmodellen i CAS-analysene for prediktert årlig overlevelse og prediktert årlig sannsynlighet for å migrere til annen bekk (tab. A5).

**CAS-ANALYSER,
PARAMETERESTIMATER
FOR TOPPMODELLEN**

PARAMETER	Type	Bekk	Gruppe	Effekt	Estimat	SE
S	Skjæringspunkt	Alle	Resident		0.51	0.19
	stigningstall	Alle	Resident	pH diff	-0.59	0.23
	stigningstall	C	Resident	stL	-0.26	0.08
	stigningstall	A	Resident	stL	0.26	0.13
	stigningstall	B	Resident	stL	-0.01	0.15
	stigningstall	D	Resident	stL	-0.33	0.31
	Skjæringspunkt	C	Vandrere		-0.77	1.11
	Skjæringspunkt	A	Vandrere		-0.54	0.84
	Skjæringspunkt	B	Vandrere		2.52	3.43
	Skjæringspunkt	D	Vandrere		1.14	1.82
P	Skjæringspunkt	C	Alle	2016	-1.30	0.27
	Skjæringspunkt	C	Alle	2017	-1.05	0.21
	Skjæringspunkt	C	Alle	2018	-1.65	0.26
	Skjæringspunkt	C	Alle	2019	-0.12	0.29
	Skjæringspunkt	C	Alle	2020	1.84	1.24
	Skjæringspunkt	A	Alle	2016	-1.29	0.22
	Skjæringspunkt	A	Alle	2017	-1.83	0.23
	Skjæringspunkt	A	Alle	2018	-0.45	0.23
	Skjæringspunkt	A	Alle	2019	-1.39	0.25
	Skjæringspunkt	A	Alle	2020	-0.61	0.22
	Skjæringspunkt	B	Alle	2016	-0.80	0.24
	Skjæringspunkt	B	Alle	2017	-0.90	0.21
	Skjæringspunkt	B	Alle	2018	-1.02	0.25
	Skjæringspunkt	B	Alle	2019	-0.90	0.31
	Skjæringspunkt	B	Alle	2020	-0.48	0.37
	Skjæringspunkt	D	Alle	2016	-0.51	0.50
	Skjæringspunkt	D	Alle	2017	-2.55	0.62
	Skjæringspunkt	D	Alle	2018	-1.27	0.42
	Skjæringspunkt	D	Alle	2019	-1.40	0.49
	Skjæringspunkt	D	Alle	2020	-0.73	0.55
PSI	Skjæringspunkt	C	1-2		-2.70	0.32
	Skjæringspunkt	A	1-2		-3.88	0.61
	Skjæringspunkt	B	1-2		-3.24	0.46
	Skjæringspunkt	D	1-2		-2.39	0.77
	stigningstall	C	1-2	stL	0.01	0.32
	stigningstall	A	1-2	stL	1.64	0.55
	stigningstall	B	1-2	stL	-0.25	0.73
	stigningstall	D	1-2	stL	2.68	1.16
	Skjæringspunkt	Alle	2-1		0.23	0.57

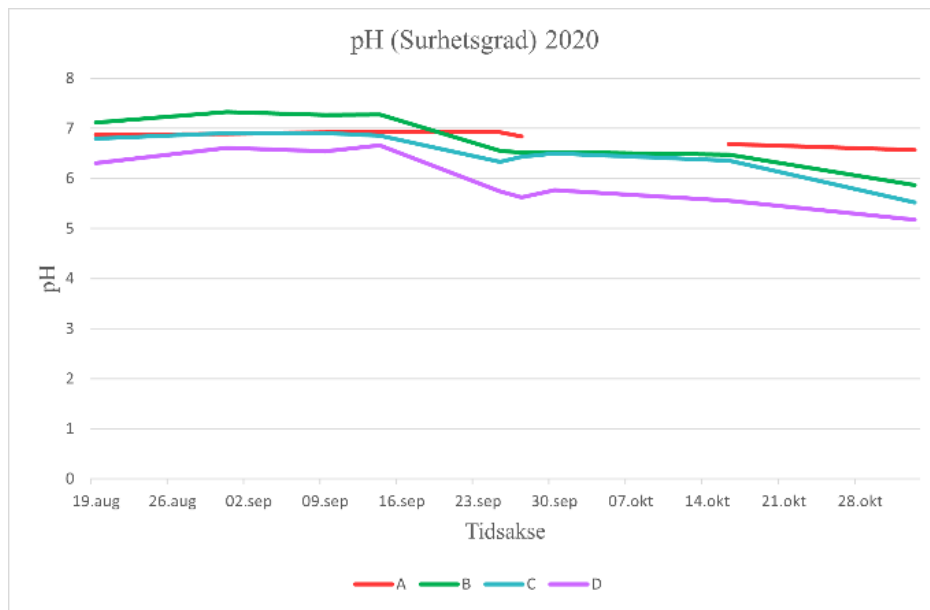
A7. Vannprøver for alkalitet og pH høsten 2020

Alkalitet viste en stabilt lav trend med verdier mellom 0,038 (bekk D) og 0,3 mmol/L (bekk B) i alle bekkene, men hadde et stort hopp i samtlige bekker mellom 14. og 30. september der nivåene nådde over 0,8 mmol/L i alle bekkene bortsett fra bekk A som ikke hadde noen målte verdier over 0,5 mmol/L (figur A12).



Figur A12: Oversikt målte verdier (9 målinger) av alkalitet (basestyrke) i mmol/L fra studiebekkene 2020, hentet ut fra de analyserte vannprøvene. A = Elsjøbekken (rød graf), B = Stårsjøbekken (grønn graf), C = Botnetjernsbekken (turkis graf), D = Trasletjernsbekken (lilla graf). En måling som ble borte fra bekk A fører til et brudd i grafen for denne bekken.

pH-målingene viste en synkende trend i bekk B, C og D utover høsten. pH-en i bekk A holdt seg mer stabil og var den eneste bekken der pH ikke sank under 6 (figur A13).



Figur A13: Oversikt over målte verdier (9 målinger) av pH (surhetsgrad) fra studiebekkene 2020, hentet ut fra de analyserte vannprøvene. A = Elsjøbekken (rød graf), B = Stårsjøbekken (grønn graf), C = Botnetjernsbekken (turkis graf), D = Trasletjernsbekken (lilla graf). En måling som ble borte fra bekk A fører til et brudd i grafen for denne bekken.



Norges miljø- og biovitenskapelige universitet
Noregs miljø- og biovitenskapelige universitet
Norwegian University of Life Sciences

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway