



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2021 60 stp

Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning (MINA)

En evaluering av ung sjøørrets (*Salmo trutta*) vandringsdynamikk og overlevelse i seks sidebekker til Verdalsvassdraget ved hjelp av PIT-telemetry

An evaluation of young sea trout (*Salmo trutta*)
migration dynamics and survival in six tributaries to
the Verdal watercourse using PIT telemetry

Thomas Ustvett

Master i naturforvaltning

Masteroppgave i naturforvaltning

En evaluering av ung sjørrets (*Salmo trutta*) vandringsdynamikk og overlevelse i seks sidebekker til Verdalsvassdraget ved hjelp av PIT-telemetry



Foto: Thomas Ustvett

Forord

Med denne masteroppgaven avsluttes min tid som naturforvaltningsstudent ved Norges miljø- og biovitenskapelige universitet. Masteroppgaven er en del av prosjektet: «Ny giv for sjørretbekkene i Verdal», som navnet tilsier har som overordnet mål å gi kunnskap som kan forbedre sjørretens habitater i Verdalsbekkene i Trøndelag. Min masteroppgave bygger videre på masteroppgavene til Nese (2019) og Lund (2020), som har evaluert den unge sjørretens vandringsdynamikk og overlevelse i de seks studiebekkene ved hjelp av PIT-telemetry.

Medstudent Emilie Pedersen takkes for et godt og trivelig samarbeid under feltarbeidet. I tillegg rettes en takk til alle ildsjeler som har bidratt under feltarbeidet: Arvid Husan, Ragnar Arntzen, Frode Kjønstad, Arild Stenberg, Anne-Gudrun Klæth Lyngsmo, Gjermund Gomo, Maurice Samulski, Einar Gustad, Mari Vold, Asle Solberg, Torgeir Bjørkli, Einar Jostein Bjørsmo, Vidar Segtnan, Randi Segtnan, Marcel Fossum og Thor Bjørn Rudi Thorkildsen. En takk rettes også til: Svein Johan Hermann, Terje Jünge og John Olav Larsen for oppbevaring av utstyr.

En stor takk rettes til hovedveileder Thronoddvar Haugen for en uvurderlig hjelp og støtte under arbeidet med masteroppgaven. Prosjektleder, organisator og biveileder Stian Stensland får også en stor takk for sitt engasjement for Verdalssjørreten og for innspill til denne oppgaven. En stor takk rettes også til min mor Eva Ustvett og stefar Morten Sten Olsen for disposisjon av bolig og støtte under arbeidet med denne oppgaven.

Prosjektet er finansiert med midler fra Miljødirektoratet, Statsforvalteren i Trøndelag, NMBU, Trøndelag Fylkeskommune, Bane Nor, NVE og Verdal kommune, som alle fortjener en takk for bidraget til prosjektet. En stor takk rettes også til Vannforeningen for sitt øremerkede stipend til min masteroppgave.

Norges miljø- og biovitenskapelige universitet

Oslo, 01.12.2021

Thomas Ustvett

Samtlige foto er tatt av undertegnede om ikke annet er oppgitt.

Sammendrag

Menneskelige inngrep er en av de største truslene mot jordens fauna, og slike trusler har også medført at bestanden av sjørret (*Salmo trutta L.*) i Norge er sterkt redusert sammenlignet med tidligere. Lakselus ansees som den største trusselen på nasjonalt nivå, men er i hovedsak konsentrert til områder med oppdrettsvirksomhet. En annen årsak til bestandsnedgangen av sjørret skyldes habitatforringelser i vassdragene, der også mindre bekker er viktige for sjørreten. I Verdalsvassdragets sidebekker har produksjonen av ung sjørret blitt redusert med 80 % sammenlignet med tiden rundt 2. verdenskrig. Sjørret danner ofte metapopulasjoner i slike forgrenede bekkesystemer som ved Verdalsvassdraget. For å sikre robuste populasjoner av sjørret er det derfor viktig å hensynta og bevare funksjonen til de mindre bekkene slik at både tetthetsavhengige og tetthetsavhengige prosesser får utfolde seg naturlig og påvirke den unge sjørretens populasjonsdynamikk og vandring.

Denne merke-gjefangststudien bygger videre på to tidligere masterstudier, der seks sidebekker til Verdalselva er blitt studert. I perioden 2018-2020 har i alt 2124 ungfisk av sjørret (60 – 195 mm) i aldersklassene 0+ og >0+ blitt PIT-merket i alle disse bekkene. Bekkene har blitt betraktet i metapopulasjonsperspektiv, med utgangspunkt i at populasjons- og vandringsdynamikken til den unge sjørreten i bekkene har en underliggende source- og sinkdynamikk. Hensikten var å undersøke overlevelse og vandring mellom de tre bekkene med høye tettheter og antatt god habitatkvalitet (sourcebekker), og de tre bekkene med lave tettheter og antatt dårligere habitatkvalitet (sinkbekker), der fire av bekkene har hatt habitatforbedrende tiltak. For å detektere vandringsmønstrene har det blitt montert stasjonære PIT-antennar ved samtlige bekkers utløp, mens intern migrasjon har blitt detektert med bærbar PIT-skannerantenne, og ved PIT-skanning av fysiske gjefangster under elfiske.

Det ble funnet en svak støtte for at tetthetsavhengig dødelighet var avgjørende i både source- og sinkbekkene, der overlevelsen sank med økende tettheter i begge systemer. En forskjell var at overlevelsen økte med fiskelengde i sourcebekkene, mens den sank med fiskelengden i sinkbekkene. Større fisks reduserte overlevelse i sinkbekkene kan indikere at sinkbekkene ikke har tilstrekkelig habitattilbud eller ressurser etter hvert som fisken vokser til. Dette antyder at den tetthetsavhengige konkurransen i sinkbekkene, antagelig i større grad blir påvirket av ytre abiotiske og biotiske faktorer. Vandringsanalysene i denne studien ble usikre, men det ble funnet at sourcebekkene hadde en større utvandringssannsynlighet enn i

sinkbekkene, mens sannsynligheten for internvandring og tilbakevandring var størst i sinkbekkene.

Det ble observert at minimum 2,8 % av all PIT-merket fisk (59 PIT-merkede individer fordelt på 60 vandringer) hadde vandret mellom bekker. Av 30 mulige vandringskombinasjoner mellom bekkene, ble det observert 19 vandringskombinasjoner (63,3 %). Samtlige av sourcebekkene hadde en betydelig større utvandringsandel enn sinkbekkene. Med ett unntak, ble det funnet at utvandringen sourcebekkene var større enn antall innvandrende individer. Den ene sourcebekken som mottok flere innvandrende individer enn den sendte ut, kan trolig forklares med avstanden (254 meter) til en nærliggende sourcebekk, som var den korteste avstanden målt for individer som byttet bekk. Det ble observert at sannsynligheten for oppvandring til source- og sinkbekkene ved bekkebytter sank med vandringsavstanden mellom bekkene, der den gjennomsnittlige vandringsdistansen var på 2550 meter. Oppvandringssannsynligheten til sinkbekkene var større enn til sourcebekkene.

Funnene i denne studien indikerer en svak støtte for at tetthetsavhengig overlevelse er av betydning i de seks merkebekkene, både i source- og sinkbekkene. Funnene viser også at det foregår vandring mellom bekker, der flere individer utvandrer fra de mer produktive sourcebekkene til de mindre produktive sinkbekkene. Trolig er vandringen mellom bekkene underestimert, så behovet for ytterligere forskning trengs for å belyse source- og sinkmekanismene som er lagt til grunn for studien.

Abstract

Human encroachment is one of the biggest threats to the earth's fauna, and such threats have also meant that the population of sea trout (*Salmo trutta L.*) in Norway is greatly reduced compared to before. Salmon lice is considered the greatest threat at the national level but are mainly concentrated in areas with aquaculture activities. Another reason for the decline in the sea trout population is due to habitat degradation in the watercourses, where smaller streams are important for the sea trout. In the tributaries of the Verdal watercourse, the production of young sea trout has been reduced by 80% compared with the time around World War II. Sea trout often form metapopulations in such branched stream systems as at the Verdal watercourse. To ensure robust populations of sea trout, it is therefore important to consider

and preserve the function of the smaller streams, so that both density-dependent and density-dependent processes can unfold naturally and influence the young sea trout's population dynamics and migration.

This mark-recapture study builds on two previous master's studies, where six tributaries to the Verdal River have been studied. In the period 2018-2020, a total of 2124 young fish of sea trout (60 - 195 mm) in the age classes 0+ and > 0+ have been PIT-marked in all these streams. The streams have been viewed in a metapopulation perspective, based on the idea that the population and migration dynamics of the young sea trout in the streams are distributed in source and sink dynamics. The purpose was to investigate survival and migration between the three streams with high densities and assumed good habitat quality (source streams), and the three streams with low densities and assumed poorer habitat quality (sink streams), where four of the streams have had habitat improvement measures. In order to detect the migration patterns, stationary PIT antennas have been installed at the outlets of all streams, while internal migration has been detected with a portable PIT scanner antenna, and by PIT scanning of physical recaptures during electrofishing.

Weak support was found that density-dependent mortality was crucial in both the source and sink streams, where survival decreased with increasing densities in both systems. One difference was that survival increased with fishing length in the source streams, while it decreased with fishing length in the sink streams. The reduced survival of larger fish in the sink streams may indicate that the sink streams do not have sufficient habitat supply or resources as the fish grow. This suggests that the density-dependent competition in the sink streams is probably to a greater extent influenced by external abiotic and biotic factors. The migration analyzes in this study were uncertain, but it was found that the source streams had a greater probability of emigration than the sink streams, while the probability of internal migration and return migration was greatest in the sink streams.

It was observed that a minimum of 2.8% of all PIT-labeled fish (59 PIT-marked individuals divided into 60 migrations) had migrated between streams. Of 30 possible migration combinations between the streams, 19 migration combinations (63.3%) were observed. All of the source streams had a significantly larger emigration rate than the sink streams. With one exception, it was found that the emigration source streams were greater than the number of immigrant individuals. The one source stream that received more immigrant individuals than

sent out can probably be explained by the distance (254 meters) to a nearby source stream, which was the shortest distance measured for individuals who migrated to other streams. It was observed that the probability of migrating to the source and sink streams by the river Verdalselva decreased with the migration distance between the streams, where the average migration distance was 2550 meters. The observed probability of migrating to the sink streams was greater than to the source streams.

The findings in this study indicate a weak support that density-dependent survival is important in the six brand streams beside Verdalselva, both in the source and sink streams. The findings also show that there is migration between streams, where more individuals migrate from the more productive source streams to the less productive sink streams. The migration between the streams is probably underestimated, thus the need for further research is required to shed light on the source and sink mechanisms this study is based on.

Innholdsfortegnelse

Introduksjon	8
Materiale og metode.....	12
Studieart	12
Studieområde.....	14
Om Verdalssvassdraget	15
Om studiebekkene og studiedesign	16
Datainnsamling i felt	19
Stasjonære PIT-lesere.....	21
Bærbar PIT-skanning	23
Måling av vanntemperatur og vannstand	25
Vannivå og temperaturdata	25
Forberedelse av datanalyser og merke-gjenfangstanalyser.....	26
Databehandling i MARK	28
Andre statistiske dataanalyser	31
Resultater.....	32
Totalfangst ved elfiske	32
Fangst per bekk	32
Merke-gjenfangstanalyser (CAS-modeller)	34
Gjenfangstsannsynlighet (p).....	37
Månedlig overlevelse (S).....	38
Vandringssannsynlighet (psi).....	39
Betydning av avstand for vandring mellom bekker	40
Migrasjonsmønstre mellom bekker	42
Vandringsdistanse og vandringskombinasjoner	43
Forventet ut- og innvandring.....	45
Diskusjon.....	45

S1: Finnes det bevis for tetthetsavhengige faktorer som styrer overlevelse og vandring mellom source -og sinkbekkene i studiebekkene i Verdal?	46
S2: Finnes det bevis for en source-/sinkdynamikk mellom bekkene i Verdalsvassdraget?. 50	
Konklusjon	55
Konsekvenser for forvaltning og habitatrestaurering	56
Videre anbefalinger	57
Litteratur	58
Vedlegg	66

Introduksjon

Habitatforringelse i form av menneskeskapte arealendringer utgjør en av de største truslene mot jordens økosystemer, både i terrestriske- og akvatiske systemer, noe rapporten fra FNs naturpanel IPBES i 2019 ga ettertrykkelig uttrykk for. Konklusjonen var at arealendringene må tas på største alvor i en tid der også klimaendringer utgjør en stadig større trussel (IPBES, 2019). Ferskvannshabitater er globalt sett under press fra en rekke trusler: forurensning, overutnyttelse, innvandring av nye arter, klimaendringer, samt en rekke arealinngrep (Carpenter et al., 2011; Dudgeon et al., 2006; Reid et al., 2019). Sjørørret (*Salmo trutta L.*) som denne studien omhandler, er i likhet med sin slektning laksen (*Salma salar L.*) under sterkt press fra menneskeskapte endringer, noe som har medført en kraftig bestandsnedgang i Norge, ifølge en temarapport utgitt av Vitenskapelig råd for lakseforvaltning i 2019 (Anon, 2019).

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning (Anon, 2019) konkluderte med at det kun er 20 % av sjørretvassdragene som kan karakteriseres som i god eller svært god tilstand, mens om lag halvparten (48 %) kunne klassifiseres som i dårlig eller i svært dårlig tilstand. Verst stod det til på Vestlandet og i Midt-Norge, mens de nordligste fylkene kom best ut. Den nasjonale bestandsnedgangen av sjørret tilskrives en rekke menneskeskapte påvirkningsfaktorer, som rangert fra størst til minst påvirkningsgrad er: lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*), landbruk, fangstpåvirkning, vassdragsreguleringer, samferdsel, arealinngrep, annen vannbruk, forsurening, avløp og miljøgifter (Anon, 2019). Eksempelvis er lakselusutfordringene et sjøproblem, først og fremst i områder med mye oppdrettsvirksomhet der lusetettheten er høy (Anon, 2019; Finstad & Bjørn, 2011; Shephard et al., 2016; Skaala et al., 2014; Thorstad et al., 2015). Lakselusutfordringene avtar med avstand, og er høyest innen en avstand på ca. 30 km (Serra-Llinares et al., 2014).

De ulike påvirkningene er ofte områdespesifikke, noe som medfører at en utfordring i et område ikke nødvendigvis utgjør den største trusselen i et annet (Anon, 2019). Både sjørret og laks er anadrome, noe som innebærer et liv delvis i ferskvann og delvis i sjøen. Felles for dem begge er at rennende vann fungerer som gyteområder, og som viktige oppvekstområder i ungfiskfasen, før de er store nok til å foreta næringsvandring ut i sjøen, der sjørreten i motsetning til laksen er en kysttilknyttet fisk (Jonsson & Jonsson, 2011; Klemetsen et al., 2003). Sjørreten er kjent for å ta i bruk svært små bekker, selv bekker med en bredde på ca.

50 cm kan bli benyttet for gyting av forholdsvis stor sjørret i gyteperioden på høsten. Etter gytingen fungerer bekkene som viktige oppvekstområder for ung sjørret, frem til fisken har smoltifisert og tilpasset seg et liv som næringsvandrer i sjøen (Armstrong et al., 2003; Crisp, 1993). Viktigheten av ivaretagelsen av sjørretens mindre oppvekstbekker blir tydelig gjenspeilet i artikkelen: «Sjørret i Trondheimsfjorden; en utdøende ressurs. Hva betyr bekker for sjørreten?» (Bergan, 2013). Ifølge artikkelen har sjørretbestanden i Trondheimsfjorden sannsynligvis aldri vært så lav som da artikkelen ble lansert i 2013. Til tross for at en del av Trondheims-sjørretens utfordringer tilknyttes sjøfasen, adresseres problematikken av at mange små bekker og vassdrag over mange år har blitt neglisjert under samfunnsutviklingen i Trondheim kommune. Fra etterkrigsdagene og utover 80- og 90-tallet har dette medført en bit-for-bit-ødeleggelse av svært mange bekker som tidligere var svært produktive. Dette har medført at dagens sjørretproduksjon i Trondheim kan være så lav som 10 % av den opprinnelige produksjonen (Bergan, 2013; Bergan & Nøst, 2017). Tilsvarende funn er også dokumentert fra Bergensområdet hvor det ble estimert at 74 % av bekkearealet i 25 bekker var påvirket av menneskelige morfologiske inngrep, og at sjørretproduksjonen antakelig var redusert med 64 % (Pulg et al., 2011).

I Verdal, helt innerst i Trondheimsfjorden, der lusetettheten er lav (Anon, 2019; Serra-Llinares et al., 2014), har også forringelsen av den unge sjørretens oppvekstbekker i tilknytning til Verdalsvassdraget blitt adressert og dokumentert i flere år. Forurensning fra landbruk og bebyggelse, samt ulike vandringshindre som kulverter og stikkrenner har blitt utpekt som hovedutfordringene (Berger et al., 2007; Direktoratet for naturforvaltning, 2002; Haukland et al., 1986; Hol et al., 2019; Kristiansen & Rikstad, 2007). I Verdal pågår det derfor et engasjement for sjørretens oppvekstbekker, der NMBU ble involvert i 2015. Dette har medført at flere masterstudenter har evaluert bekkenes tilstand, samt effektene av habitatforbedringene og restaureringstiltakene som er gjort (Esdar, 2019; Hol, 2018; Lund, 2020; Mürer et al., 2019; Nese, 2019; Pedersen, 2021; Vårhus, 2016). I Verdalsbekkene er det blitt estimert et arealtap på 66 000 m², tilsvarende 32 % av antatt produksjonsareal rundt 2. verdenskrig. Den årlige totalproduksjonen av ung sjørret i aldersklassene 0+ og 1+ er estimert til en 80 % reduksjon sammenlignet med tidligere tider. Dette tilsvarer et årlig tap av 313 000 ungfisk (0+ og 1+) (Hol, 2018; Hol et al., 2019).

I 2007 forpliktet Norge seg via EØS-avtalen til å følge EUs vanndirektiv via Vannforskriften. Vanndirektivet innebærer en forpliktelse om at europeiske vannforekomster minst skal ha en

god økologisk og kjemisk tilstand, hvor de første tiltaksplanene av betydning for norsk vannforvaltning kom i 2016 (Halleraker, 2021; Vannforskriften). I forbindelse med vanndirektivet er det blitt et mål om at man minst skal oppnå god økologisk status for fisk, som en av parameterne for god økologisk tilstand. For laksefisk i små bekker og elver defineres den økologiske tilstanden basert på ungfisktetthetene av årsklasser (0+ og $\geq 1+$) per 100 m², mot en fastsatt referansetilstand for habitatklasser av ulik kvalitet (Sandlund et al., 2013). Habitatforringelser og laksefisknedgang i norske vassdrag har medført at habitatforbedrende tiltak, restaurering og fjerning av vandringsperrer er blitt vanligere i norsk forvaltningspraksis (Pulg et al., 2018). For en hensiktsmessig forvaltning er det derfor av betydning å få evaluert effektene av de habitatfremmende tiltak som blir gjort (Griffith & McManus, 2020).

Ungfisk av ørret er svært aggressive og territorielle, noe som medfører at større og eldre individer får forrang på de prefererte habitatene (Bohlin et al., 2002; Titus, 1990), Habitatkvalitetene avgjøres av en rekke faktorer, som eksempelvis næringstilgang, skjulmuligheter, temperatur, vanndybde, vannhastighet og vannkvalitet (Heggenes et al., 1999). Kampen om de prefererte habitatene og ressursene påvirker følgelig ungfiskens populasjonsdynamikk, der interkohort-konkurransen mellom ulike årsklasser og intrakohort-konkurranse mellom jevnaldrende individer, påvirker fiskenes romlige fordeling (Nordwall et al., 2001). Det er derfor viktig å sikre konnektivitet mellom ulike habitater for å sikre fiskepopulasjoners robusthet (Hamann & Kennedy, 2012; Yeakel et al., 2018).

For å undersøke den unge Verdalssjøørreten vandrings- og populasjonsdynamikk som en respons på miljøvariablene, herunder habitattiltak, er det i denne studieserien benyttet en merke-gjenfangstmetodikk ved hjelp av PIT-telemetry (Passive Integrated Transponder). Merke-gjenfangststudier ved hjelp av PIT-telemetry har etablert seg som en velegnet metode for å studere dyrs populasjonsdynamikk, deriblant fisk (Ombredane et al., 1998). PIT-merker kan raskt og skånsomt implanteres i ung laksefisks bukhule med minimal påvirkning på individenes atferd og dødelighet (Brown et al., 2013). PIT-merkede individer kan detekteres av PIT-lesere innen en gitt radius. PIT-merkestudier er derfor ypperlig til å studere vekstrater, vandringsmønstre og overlevelse (Gibbons & Andrews, 2004). Ved hjelp av PIT-telemetry har Nese (2019) og Lund (2020) tidligere studert de seks studiebekkene med utgangspunkt i at bekkene bærer preg av en source-/sinkdynamikk i et metapopulasjonsperspektiv. En metapopulasjon består av delvis tilknyttede delpopulasjoner innen et begrenset geografisk

område, med muligheter for utveksling av individer. En source-/sinkdynamikk innebærer teorien om at gode habitater produserer flere individer enn dårligere habitater, og at det foregår en utvandring av overskuddsindivider til dårligere habitater hvor det produseres færre individer. En teoretisk konsekvens er at nettomigrasjonen til sinksystemene er større enn for sourcesystemene (Hanski & Gaggiotti, 2004; Pulliam, 1988). I et forvaltningsperspektiv er metapopulasjonsperspektivet en viktig faktor for å sikre populasjonsrobustheten for migrerende laksefisk (Cooper & Mangel, 1999; Falke & Fausch, 2010; Rieman & Dunham, 2000).

Hovedmålsetningen med denne studieserien blir derfor å evaluere den unge sjørøretens vandrings- og populasjonsdynamikk som en respons på bekkenes miljøvariabler og habitatforbedrende tiltak med det nevnte source-/sinkperspektivet. De tre bekkene: Follobekken, Skjördalsbekken og Bjørk-/Lundbekken er kategorisert som sourcebekker, mens Brokskitbekken, Korsådalsbekken og Rossvollbekken er kategorisert som sinkbekker. Da denne studien bygger videre på funnene av Nese (2019) og Lund (2020), har jeg valgt å ta utgangspunkt i de nevntes tidligere problemstillinger og hypoteser.

S1: Finnes det bevis for tetthetsavhengige faktorer som styrer overlevelse og vandring mellom source -og sinkbekkene i studiebekkene i Verdal?

H1.1: Sourcebekkene har tetthetsavhengig overlevelse og vandring.

H1.2: Sinkbekkene har tetthetsuavhengig overlevelse og vandring.

S2: Finnes det bevis for en source-/sinkdynamikk mellom bekkene i Verdalsvassdraget?

H2.1: Ungfisk av ørret vandrer fra bekker med høye tettheter og god habitatkvalitet.

H2.2: Ungfisk av ørret vandrer til bekker med lave tettheter og dårligere habitatkvalitet.

Materiale og metode

Studieart

I de seks studiebekkene i Verdal er det ørret som utgjør studiearten, selv om det også er sporadiske innslag av laks. Ørret er Norges mest utbredte fiskeart, med populasjoner tilknyttet kysten og høyt til fjells, vel 1300 moh (Huitfeldt-Kaas, 1918; L'Abée-Lund & Vøllestad, 2017). I vassdrag med kysttilknytning deles ofte ørretpopulasjoner i to ulike livshistorieløp: en stasjonær populasjon, og en delvis migrerende populasjon som foretar næringsvandring ut i sjøen, der sistnevnte populært kalles sjøørret. Et anadromt livsløp er noe sjøørreten deler med sin slektning laksen: Begge har sine oppvekstområder i ferskvann, men foretar næringsvandring ut i sjøen etter smoltifisering, for å optimere vekst og reproduktiv suksess, da sjøveksten er bedre enn i ferskvann (Jonsson & Jonsson, 2011). Migrasjon til saltvann innebærer en vesentlig risiko, da predasjonstrykket fra sjøfugl, fisk og pattedyr kan være høyt, noe som medfører økt dødelighet (Dieperink et al., 2001; Lyse et al., 1998). Selv om næringsvandring til sjøen medfører en økt dødelighet sammenlignet med en stasjonær tilværelse i ferskvann, må det ansees som en avveining, da overlevende sjøørreter kompenseres med en sterkere vekst og økt fekunditet (Jonsson & Jonsson, 1997). I motsetning til laksen som vandrer langt ut i Atlanterhavet, er sjøørreten i all hovedsak enn kysttilknyttet fisk. For det meste oppholder sjøørreten seg innen 40 km fra sitt oppvekstvassdrag, men unntaksvis betydelig lenger (Jonsson & Jonsson, 2011; L'Abée-Lund & Vøllestad, 2017). Sjøørretens oppholdstid i sjøen før den oppnår kjønnsmodning har en tendens til å øke med breddegrad: fra ett til mer enn tre år (Jonsson & L'Abée-Lund, 1993).

Sjøørret og laks gyter i rennende vann, fortrinnsvis i bekker og elver, der sjøørreten i større grad benytter seg av mindre bekker (Crisp, 1993). I nordlige og høyereliggende områder ankommer sjøørret og laks gyteplassene i høstperioden der de gyter i grusstørrelser opptil ca. 10 % av sin egen lengde (Kondolf & Wolman, 1993) i september-desember (Crisp, 1993; Jonsson et al., 2018). Tiden fra gyting til eggklekking er svært temperaturavhengig og minker med økende vanntemperatur. I tillegg til temperatur er tilstrekkelig oksygen, pH og vanndybde av betydning for klekkesuksessen. Klekking skjer vinterstid, der yngelen forblir i gytegrusen mens den livnærer seg av plommesekken (Crisp, 1993). På senvåren svømmer yngelen opp fra grusen, hvor det oppstår en kritisk periode på 1-2 måneder med intens intraspesifikk konkurranse, der den unge aggressive og territorielle yngelen kappes om de beste plassene. Yngel som taper i næringskonkurransen driver ofte nedstrøms og er utsatt for

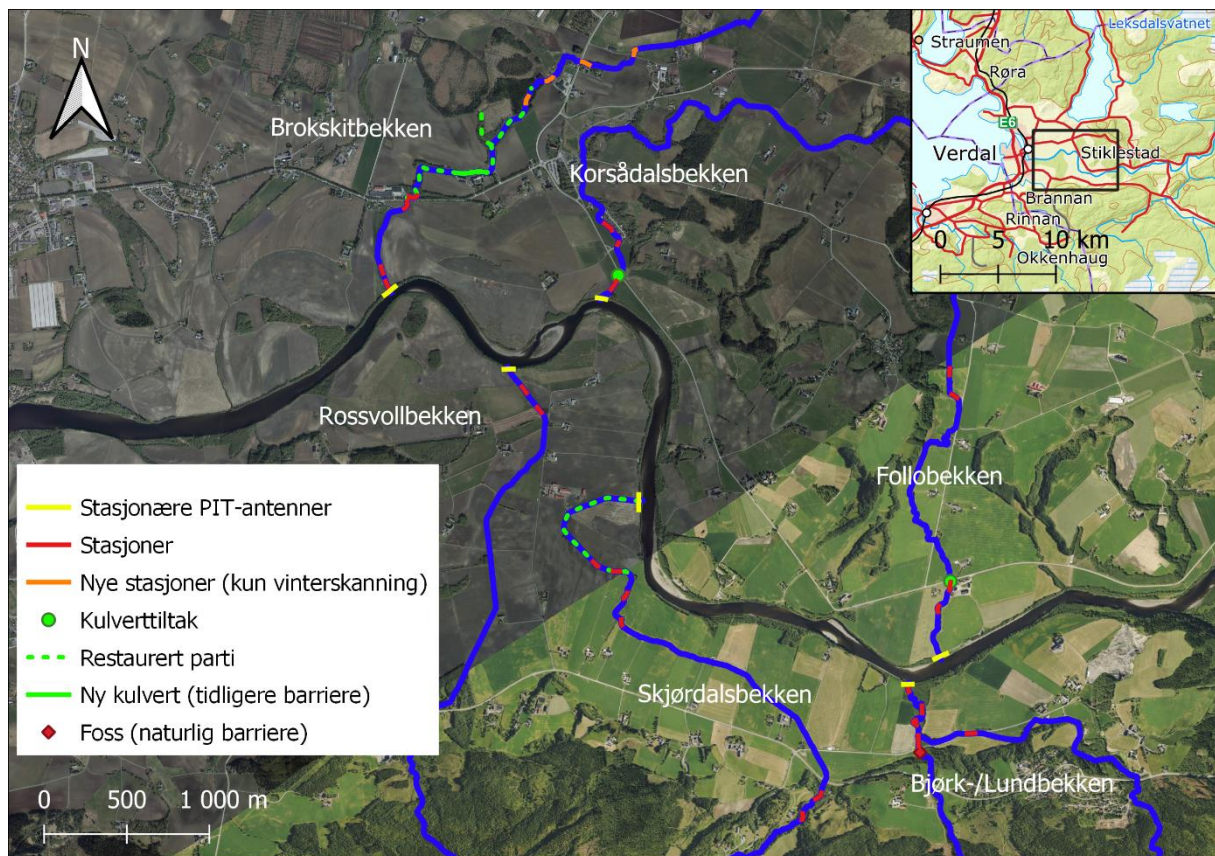
en høy dødelighet (Elliott, 1989a). Den kritiske perioden er tiden med suverent høyest dødelighet, med varierende innvirkning på de forskjellige årsklassene. Etter den kritiske perioden avtar dødeligheten utover sommeren og høsten. Den tetthetsavhengige dødeligheten for ørret er i England blitt observert å være gjeldende inntil en alder av 2 år, og som en funksjon av den initielle egg tettheten, der overlevelsen øker frem til en viss egg tetthet, for deretter å avta kraftig ved høyere egg tettheter (Elliott, 1989b)

Intraspesifikk konkurranse mellom ulike årsklasser hos ørret er vanlig, der sterke årsklasser av eldre ungfisk ($>0+$) undertrykker yngre og mindre yngel ($0+$), noe som igjen medfører svingninger i årsklassetetthetene (Bohlin, 1977; Nordwall et al., 2001). Ungfisk av ørret foretrekker dypere områder, noe som i allopatriske populasjoner medfører at eldre individer opptar de dypere og roligere partiene, mens den yngre ørreten ofte blir fortrent til grunnere partier (Bohlin, 1977; Kaspersson et al., 2012). I vassdrag med sympatriske ungfiskbestander av ørret og laks, oppstår det ofte overlappende nisjer. I mindre bekker medfører dette at den mer aggressive ørreten får forrang ved den interspesifikke konkurransen, der særlig større individer av ørret opptar de roligere partiene, mindre ørret blir fortrent til grunnere partier, mens den mer svømmesterke laksen i større grad tar i bruk striere partier (Berg et al., 2014; Heggenes et al., 1999). Standplasser og skjulmuligheter for ungfisk av ulike årsklasser er dermed viktig i en konkurransesituasjon. Gytegrus gir egnet habitat for ungfisk <8 cm, mens større individer (8-15 cm) gjerne tar i bruk grovere steiner og blokker, i tillegg til dødt tremateriale (Pulg et al., 2019). Habitatskvaliteten og tetthetene har dermed en sterk påvirkningsgrad på fiskens romlige fordeling i sin søken etter næring på invertebrater og beskyttelse mot predatorer (Bremset & Heggenes, 2001; Heggenes et al., 1999). I tillegg vil påvirkning fra abiotiske faktorer som vær og klima kunne påvirke vannføringen, fiskens vekst, overlevelse og vandring (Bærum et al., 2013; Jonsson & Jonsson, 2009). I bekker med tilknytning til større elver kan ungfisk av ørret fra bekkene også ta i bruk hovedelvene som en respons på abiotiske og biotiske forhold (Jonsson & Sandlund, 1979).

Ungfiskfasen før smoltifisering varierer stort. I bekker i Sør-Norge kan smoltstørrelse og alder være 6,7 cm og 1,2 år, mens det i en bekk i Midt-Norge kan være 18,5 cm og ca. 4 år (Jonsson et al., 2001). I de seks Verdalsbekkene er majoriteten av ungfisk estimert til å være i aldersgruppen $0+$ med lengder opptil 7-9 cm, mens størrelsene i aldersgruppen $>0+$ til $1+$ er estimert fra 7-9 cm opptil 14 cm. $>1+$ (14 cm) opptrår imidlertid sporadisk (Lund, 2020; Nese, 2019).

Studieområde

Studieområdet ligger i Verdal kommune, Trøndelag fylke, og består av de seks studiebekkene Brokskitbekken, Korsådalsbekken, Follobekken, Rossvollbekken, Skjørdalsbekken og Bjørk-/Lundbybekken ($63^{\circ}46.2368963'$, $11^{\circ}35.2416902'$). Samtlige er sidebekker til Verdalselva, og er i luftlinje lokalisert omtrent 5,5 km (Brokskitbekken) og 8,5 km (Follobekken) oppstrøms Verdalselvas munning ved Verdalsøra. I elvelengde utgjør dette 7,6 km (Brokskitbekken) og 12,9 km (Follobekken) (**Figur 1**). De seks studiebekkene utgjør et utvalg av mer enn 30 Verdalsbekker med bekreftede populasjoner av anadrom sjøørret, der et flertall er sidebekker til Verdalselva i et sterkt jordbrukspreget område. I enkelte bekker er det sporadiske innslag av laks, i tillegg til trepigget stingsild (*Gasterosteus aculeatus*) (Hol, 2018; Pedersen et al., 2021).



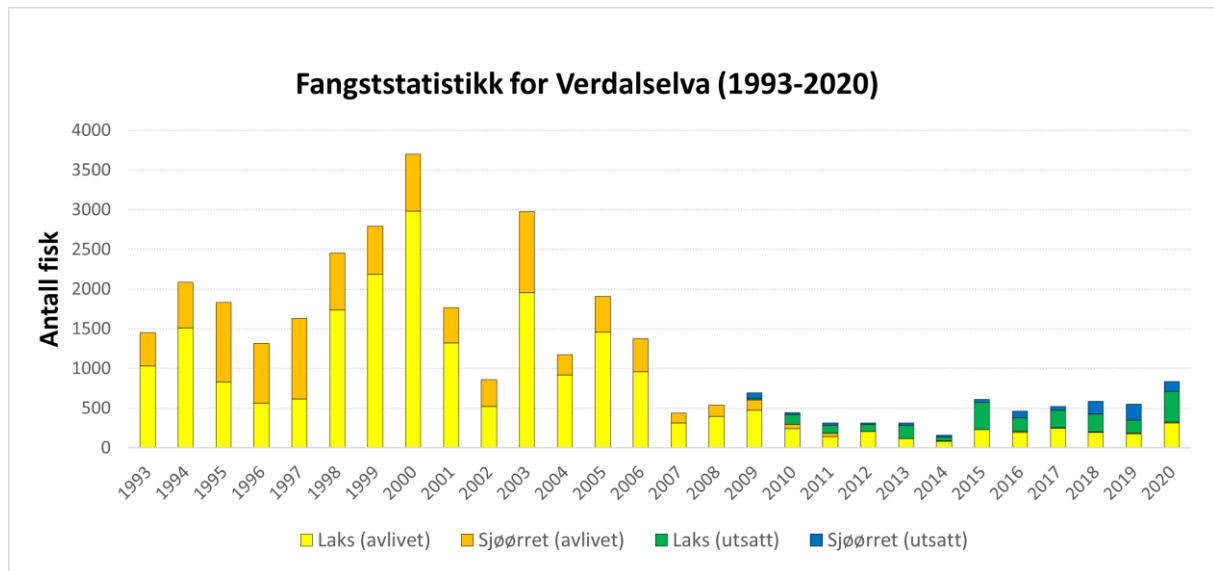
Figur 1: De 6 studiebekkenes merkestasjoner (røde linjer), og nye stasjoner (oransje) i Brokskitbekken hvor det ikke ble merket fisk i dette studiet. Fra bekkemunningene til Verdalselvas munning helt ytterst i sjøkanten er det mellom 7,6 km (Brokskitbekken) og 12,9 km (Follobekken) målt i elvelengde (Kartverket, ortofoto i WGS 84).

Om Verdalsvassdraget

Verdalselva er en større laks- og sjørretelv, som blir dannet av elvene Helgåa i nordøst og Inna i sørøst, og har et total nedbørsfelt på 1454 km² (Rosvold, 2021). Selve Verdalselva er ca. 20 km lang (Berger & Bremset, 2011) og renner gjennom den brede Verdalen i sterkt jordbrukspreget landskap, i en kommune som anses som en av de største og mest produktive i Trøndelag (Thorsnæs & Rosvold, 2021). Frem til 1990 var den laks- og sjørretførende strekningen på ca. 32 km da den gikk fram til barrieren Granfossen, der elven går under navnet Helgåa. I 1990 ble det bygget en laksetrapp ved Granfossen i Helgåa, som økte den lakseførende strekningen til ca. 53 km med stopp ved Kløftafossen. Inkluderer man sideelven Inna (2 km), og de to sideelvene Juldøla (2,5 km) og Skjækerelva (500 m) som ble tilgjengeliggjort i 1990, er den tilgjengelige anadrome strekningen i Verdalsvassdraget i dag på ca. 58 km (Berger & Bremset, 2011).

Verdalselva munner ut ved Verdalsøra helt øst i Trondheimsfjorden, som fikk status som nasjonal laksefjord i 2003 (St.prp. nr. 32 (2006–2007)). I 2007 fikk Verdalselva status som nasjonalt laksevassdrag (NLV) etter behandling i Stortinget. Elvens verneverdi ble ansett som meget god grunnet stort produksjonspotensial for laks og sjørret, få vassdragsreguleringer, og tilknytning til Trondheimsfjorden, som allerede hadde status som nasjonal laksefjord (Halleraker, 2020; St.prp. nr. 32 (2006–2007)). En konsekvens av Trøndelagskystens reduserte laks- og sjørretbestander har medført et forbud mot fiske med stang og håndsnøre i tidsrommet 1. mars til 31. mai (Forskrift om fiske etter anadrome laksefisk i sjøen, 2021).

I hoveddelen av Verdalselva er laks den dominerende arten i fangststatistikken, men fangstene av både laks og sjørret har gått kraftig ned siden 90- og tidlig 00-tallet (**Figur 2**). I 1993 ble det eksempelvis avlivet 425 sjørret med en snittvekt på ca. 1,05 kg, og 1029 laks med en snittvekt på 3,6 kg. Fra 2009 og utover har det vært en sterk økning i andelen gjenutsatt laks og sjørret, der laks fremdeles er den dominerende arten. I 2020 ble det avlivet 9 sjørreter med en snittvekt på ca. 1,8 kg, mens de 126 gjenutsatte hadde en snittvekt på ca. 1,4 kg (Statistisk sentralbyrå, 2021).



Figur 2: Fangststatistikk over antall avlivet/gjenutsatt laks og sjørørret i Verdalselva i årene 1993-2020 (Statistisk sentralbyrå, 2021)

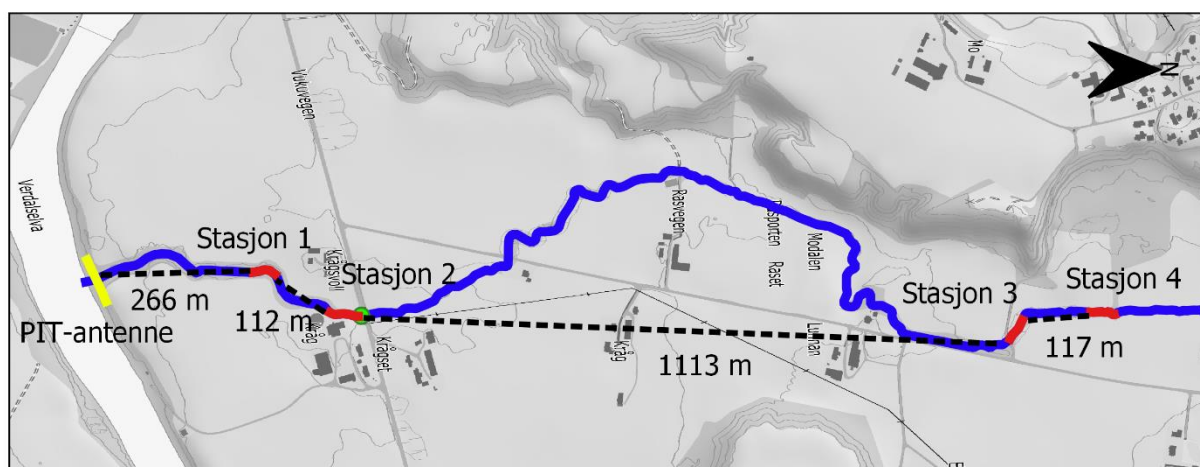
I tillegg til laks og sjørørret, som er de dominerende artene i den anadrome delen av Verdalsvassdraget, er det innslag av trepigget stingsild, ørekyt (*Phoxinus phoxinus*), ål (*Anguilla anguilla*) og skrubbe (*Platichthys flesus*) som er konsentrert til vassdragets nedre deler (Berger & Bremset, 2011).

Om studiebekkene og studiedesign

De seks studiebekkene er de samme som inngikk i masteravhandlingene til Nese (2019) og Lund (2020), som funnene i denne studien bygger videre på. Nese (2019) inndelte i 2018 studiebekkene i tre sourcebekker, der samtlige sourcebekkers munnings til Verdalselva (Skjördalsbekken, Bjørk-/Lundbekken og Follobekken) ligger oppstrøms de tre sinkbekkenes munnings (Brokskitbekken, Rossvollbekken og Korsådalsbekken). Kriteriene for inndelingen i source- og sinkbekker ble basert på tidligere estimer av ungfisktettheter gjort av Vårhus (2016) og Hol (2018). Tetthetskriteriene for de tre sinkbekkene ble satt til laksefisktettheter <26,27 individer per 100 m², og i sourcebekkene >75,5 individer per 100 m².

I hver studiebekk ble det anlagt elfiskestasjoner på ca. 100 m², heretter omtalt som stasjoner, i partier som ble antatt å være gode sjørørrethabitat. Stasjonene er oppmålt med GPS (Garmin etrex 10), der trær markert med gaffateip angir begynnelsen og slutten på en stasjon, som i en bekk med 2 meters bredde er ca. 50 meter lang. Opprinnelig var det planlagt tre stasjoner i hver bekk, men grunnet bekkens ulike profiler og tilgjengelige anadrome strekninger ble det

anlagt 2-6 stasjoner i hver bekk. Stasjonene er lagt parvis og oppstrøms, der stasjon 1 er nærmest utløpet, deretter etterfulgt av stasjon 2, stasjon 3 osv. Mellom et stasjonspar som f.eks. stasjon 1 og 2, er det mellom ca. 30 og 150 meter i luftlinje, mens det fram til neste stasjonspar (eks. stasjon 3 og 4) er minst 100 meter i luftlinje. I to av bekkene er avstandene lange, som mellom stasjon 4 og 5 i Skjørdalsbekken med 1,57 km, som da er lengst. I Follobekken er det eksempelvis 1,1 km fra slutten på stasjon 2 til begynnelsen på neste stasjonspar eksempelvis 3. og 4. stasjon (**Figur 3**). Dette oppsettet forenkler det å studere alt fra kortere internvandring til lengre vandring mellom stasjoner i de ulike bekkene. Et slikt oppsett muliggjør også det å studere hvordan fiskens vandringsmønstre responderer på habitatforbedrende og konnektivitetsfremmende tiltak. Ved utløpet av samtlige bekkers munnings er det montert stasjonære PIT-antennene som registrerer merket fisks passeringer. Se også **tabell 1** for videre informasjon om stasjoner og avstander.



Figur 3: Studiesystem med stasjoner i oppstrøms retning fra PIT-antennen ved utløpet til Verdalselva. Avstanden mellom et stasjonspar ligger på 30-150 meter i luftlinje, deretter minst 100 meter til neste stasjonspar. Her eksemplifisert fra Follobekken (90°rotasjon der nord peker mot høyre). Her er avstanden mellom tilhørende par 112 meter (st. 1 og 2) og 117 meter (st. 3 og 4). Avstanden mellom disse (st. 2 og 3) er i dette tilfelle 1113 meter og dermed nest lengst. Grønt punkt ved stasjon 2 indikerer kulverttiltak med kulpetrapp gjort i 2017 (Kartverket, gråtonekart i WGS 84).

I noen av studiebekkene er det gjort tiltak som har betydning for bekkenes konnektivitet. I Brokskitbekken rett på oversiden av Stiklestad allé ble det i mai 2020 ferdigstilt et bekkeparti på ca. 1200 meter hvor det har vært en omfattende habitatrestaurering, som har medført at dette partiet har blitt kraftig utbedret. Det er nå større kulper og flere stryk, tilføyd store mengder substrat i form av gytegrus, og større steinblokker for skjul og standplasser. Ved bekkekanten er det tilrettelagt for spredning av ny kantvegetasjon. I Brokskitbekken er

det i 2020 blitt lagt til én ny og fjerde merkestasjon umiddelbart ved begynnelsen av det restaurerte området (siste røde stasjon oppstrøms på **Figur 1**. I tillegg ble det anlagt fire nye stasjoner (oransje linje) der det ikke ble merket fisk. I Skjördalsbekkens nedre parti, fra utløpet til og med andre stasjon ble det i 2019 gjort tilsvarende habitatrestaurering som i Brokskitbekken, slik at første og andre stasjon er blitt flyttet noe i denne studien. I Bjørk-/Lundbekken er det i motsetning til fjoråret tillagt en femte stasjon i den delen som heter Lundbekken. I 2017 ble det i Korsådalsbekken anlagt ny kulvert med terskler under Vukuvegen, mens Follobekken fikk ny kulvert uten terskler, men en kulpetrapp for å fremme konnektiviteten. I de to sistnevnte bekker er stasjonsantall og forholdene som før.

Tabell 1: Oversiktstabell over de seks studiebekkene med økologisk tilstand for laksefisk (2020), tilgjengelig anadrom strekning, antall stasjoner, PIT-antennenes avstand til munningen i Verdalselva, avstand fra første stasjon til munning og avstand til munning fra siste stasjon. I Brokskitbekken er det i utgangspunktet 4 ordinære merkestasjoner, men høsten 2020 ble det opprettet 4 til i det nyrestaurerte området som ble PIT-skannet med bærbar antenne januar 2021. Økologisk tilstand er satt i henhold Sandlund et al. (2013) basert på tabell 7.1 for «anadrom habitatklasse ikke beskrevet» (Pedersen et al., 2021).

Bekk og kategori	Økologisk tilstand for laksefisk 2020	Anadrom strekning 2020	Antall stasjoner 2020	PIT-antennenes avstand til munning	Avstand til munning fra første stasjon	Avstand til munning fra siste stasjon
Brokskitbekken (sink)	Moderat	2,3 km	4 (8)	3 m	15 m	686 m
Korsådalsbekken (sink)	Svært dårlig	0,75 km	3	10 m	98 m	509 m
Follobekken (source)	God	Minst 3,5 km	4	15 m	306 m	2193m
Bjørk-/Lundbekken (source)	God	1,85 km	5	5 m	7 m	905 m
Skjördalsbekken (source)	Svært god	3,87 km	6	20 m	830 m	3379 m
Rossvollbekken (sink)	Svært dårlig	2,35 km	2	10 m	145 m	298 m

Datainnsamling i felt

Merkerunder og tetthetsfiske ved bruk av elfiske

For innsamling av merkefisk og for tetthetsfiske ble det elfisket, etter metodikken beskrevet av Bohlin et al. (1989). Elektrofiskeapparatet som ble benyttet i de seks merkebekkene var modellen Geomega FA-55 fra Terik Technology, som til enhver tid var satt til liten fisk, der spenning og frekvens automatisk ble styrt av apparatet. Elfisket ble alltid utført av to elfiskere: elfisker med hov, og en medhjelper med hov og bømme, med hensyn til både fangsteffektivitet og sikkerhet. Elfisketillatelsen ble gitt av statsforvalteren i Trøndelag (ref: 2020/5930). Studiebekkenes stasjoner, som hver utgjorde ca. 100 m², ble deretter grundig avfisket i oppstrøms retning. På forsommeren 2020 (28.05. – 30.05.), da det kun ble elfisket etter merkefisk, ble det bare én elfiskerunde per stasjon. I høstperioden (24.08. - 03.09.) ble det også tetthetsfisket i tråd med metodikken i Bohlin et al. (1989), da med tre runder per stasjon, med en 30 minutters pause fra slutten på en runde til starten på neste. Under tetthetsfisket var det kun fisk fra første runde som ble merket, for sikre minst mulig belastning på merkefisken.

Elfisket ble primært utført av undertegnede og en annen masterstudent, men i noen stasjoner på høsten hadde vi også medhjelpere, som fungerte som hovere og bømmebærere. Hver hjelper fikk forsøke seg litt med elfiskeapparatet, enten i andre eller tredje runde, etter å ha fått instruksjoner og innblikk i hvordan elfiske utføres. Ved fangst av færre enn fem, eller ingen individer ble det ikke gjennomført flere runder. I Brokskitbekken stasjon 2 og i Rossvollbekken stasjon 2 ble det gjennomført to runder, mens det i Korsådalsbekken stasjon 2 kun ble gjennomført én runde grunnet fangst av få individer (færre enn fem).



Bilde 1: Elfiske i Bjørkbekken st. 2 Foto: Stian Stensland.

Fangsten ble plassert i bølter med ulike farger, slik at vi hadde kontroll på fisken fra de ulike rundene for telling, lengdemåling, artsidentifikasjon, gjenfangstskanning og merking. Vedtak om merketillatelse var på forhånd gitt av Mattilsynet (FOTS ID 23712).

Hver eneste fisk ble deretter talt opp og målt, artsidentifisert, gjenfangstskannet med håndholdt PIT-leser (Oregon RFID EasyTracer I FDX/HDX Reader). Ved lengdemålingen ble all fisk målt etter totallengde (TL), dvs. fra snute til ytterste punkt på halefinne. Merkefisk ble også målt i gaffellengde (GL): fra snute til «gaffelkløft» i halefinne (**Bilde 2**).

All fisk med gaffellengde (GL) ≥ 60 mm fikk innsatt et PIT-merke av typen: Oregon RFID HDX ISO 11784/11785 compliant ICAR-registered animal tag, med unntak av noen få individer som ble ansett som for svake til å tåle merkeprosedyren. Basert på merkefiskens gaffellengde (GL) ble det benyttet tre merkestørrelser av ovennevnte fabrikat:

GL: 60-79 mm ble merket 12,0 mm x 2,12 mm, vekt: 0,1 g.

GL: 80-119 ble merket med 14,0 mm x 3 mm, vekt: 0,25 g,

GL: ≥ 120 med 23 mm x 3,65 mm, vekt: 0,6 g.



Bilde 2: Måling av gaffellengde (gul linje) og totallengde (blå linje). Her en ørret på 61 mm (GL) og 63 mm (TL).



Bilde 3 Merkekandidat på 61 mm (GL) med det minste PIT-merke (12,0 mm x 2,12 mm).

PIT-merkene ble under operasjonsprosedyren oppbevart i begerglass med desinfeksjonsmiddelet klorheksidin for å motvirke infeksjon ved merkeinjisering.

Merkefisk ble anestisert i en bølge med lokalbedøvelsen benzokain med blandingsforhold på 3 ml per 10 liter vann. Merking ble initiert så fort fisken viste respons på bedøvelsen, som ble kontrollert ved fraværende reaksjon på spinalrefleksstimulasjon ved fiskens halerot.

Merkefiskens gaffellengde og totallengde ble først målt, og fikk deretter et lite skalpellsnitt

(ca. 2-5 mm) ved spissen av brystfinnen, litt opp til siden av bukens midtlinje. PIT-merket ble umiddelbart innført i snittåpningen, skannet med PIT-leser under merkeprosedyren, og deretter plassert i en egen oppvåkningsbøtte. PIT-koder og lengdedata ble kontinuerlig loggført i en feltbok, for senere å kunne føre disse inn i et Excel-skjema. Etter at all fisk var blitt talt opp og merket ble fisken gjenutsatt i sine respektive stasjoner, jevnt fordelt i mindre turbulente områder for at den lettere skulle komme seg etter merkeprosedyren.

Innsamlingen av fisk til PIT-merking foregikk i to forskjellige perioder, en gang på forsommeren og en gang på høsten 2020. I oktober ble det tetthetsfisket i en rekke andre Verdalsbekker på vegne av statsforvalteren i Trøndelag, i all hovedsak i bekker og stasjoner som ikke inngår i dette studie. På slutten av dette oppdraget ble det 05.10.2020 og 06.10.2020 utført ekstra tetthetsfiske (3 ganger overfiske) i noen av merkestasjonene: Broskitbekken stasjon 4, Skjørdalsbekken stasjon 5, og Bjørkbekken stasjon 5.



Bilde 4: Undertegnede PIT-merker fisk i Follobekken. Foto: Åsgeir Rossebø Almås.

Stasjonære PIT-lesere

Ved utløpet av bekkene (se figur 1) ble det benyttet stasjonære PIT-lesere: ORSR Long Range HDX PIT Tag Reader, samt en tuner (ATC Auto Tuner) var av merket Oregon RFID (<https://www.oregonrfid.com/>). PIT-leserne registrerer de PIT-merkede individenes passeringer til enhver tid, der passeringene lagres automatisk med hensyn til tid og sted.

PIT-leserne var tilkoblet dobbeltlagte 2,5 mm antenneråder i kobber, som fungerer som detektorer i det PIT-merkede individer passerer antennerådene. Antennerådene ble lagt på tvers i bekkene, og sikret med steiner som sørger for trådenes vannkontakt og økt deteksjonssannsynlighet, i tillegg til sikring mot vær.

Utstyrets strømforsyning var 12 volts batterier (AGM 120 Ah) som lades opp av 85 watts solcellepaneler av typen Sunenergy. For beskyttelse av det tekniske utstyret ble PIT-leserne sikret i verktøykasser, mens tunerne ble montert på trær og stolper og beskyttet med plast. De stasjonære PIT-leserne ble satt til å være i drift fra 28.05.2020 og utover vinteren 2021. De første registreringene ble nedlastet 30.11.2020-01.12.2020, der det viste seg at PIT-leserne i stor grad hadde vært ute av drift, grunnet innstillingsoppsettet og manglende oppladning fra solcellepanelene. De stasjonære PIT-leserne har derfor kun noen sporadiske registreringer i perioden 28.05.2020 til 24.09.2020, der kun 23 individer er registrert.



Bilde 5: Solcellepanel ved Follobekkens utløp.



Bilde 6: Antenneråd sikret med steiner. Her fra Follobekken.



Bilde 7: PIT-leserboks fra Oregon RFID. Her ved Korsådsbekken.



Bilde 8: PIT-leser i oppbevaringsboks og tilknyttet tuner (innpakket i plast til venstre). Her fra Korsådsbekken.

Bærbar PIT-skanning

I tillegg til de stasjonære PIT-leserne ved bekkenes utløp ble det også benyttet en bærbar PIT-antenne (Mobile Reader Kit) fra Oregon RFID (<https://www.oregonrfid.com/products/hdx-long-range-readers/mobile-reader-kit/>). Settet består av en antennestang, samt en tilsvarende PIT-leser benyttet ved de stasjonære stasjonene (ORSR Long Range HDX PIT Tag Reader) og et oppladbart batteri som bæres i en sekkeanordning på ryggen. Det ble båret en håndholdt GPS (Garmin eTrex 10) det ble ført en sporlogg på, for å sikre når og hvor de ulike PIT-registreringene ble gjort, og for avstandsmåling ved skanneslutt. PIT-leserens innebygde GPS har vist seg å være upålitelig (Thronnd Haugen, personlig meddelelse), så sporloggen fra GPSen ble ansett som viktig for deteksjonsposisjonene. Den bærbare PIT-skanningen ble gjort sommeren 2020 (30.06.-03.07.) og vinteren 2021 (18.01.-21.01.).



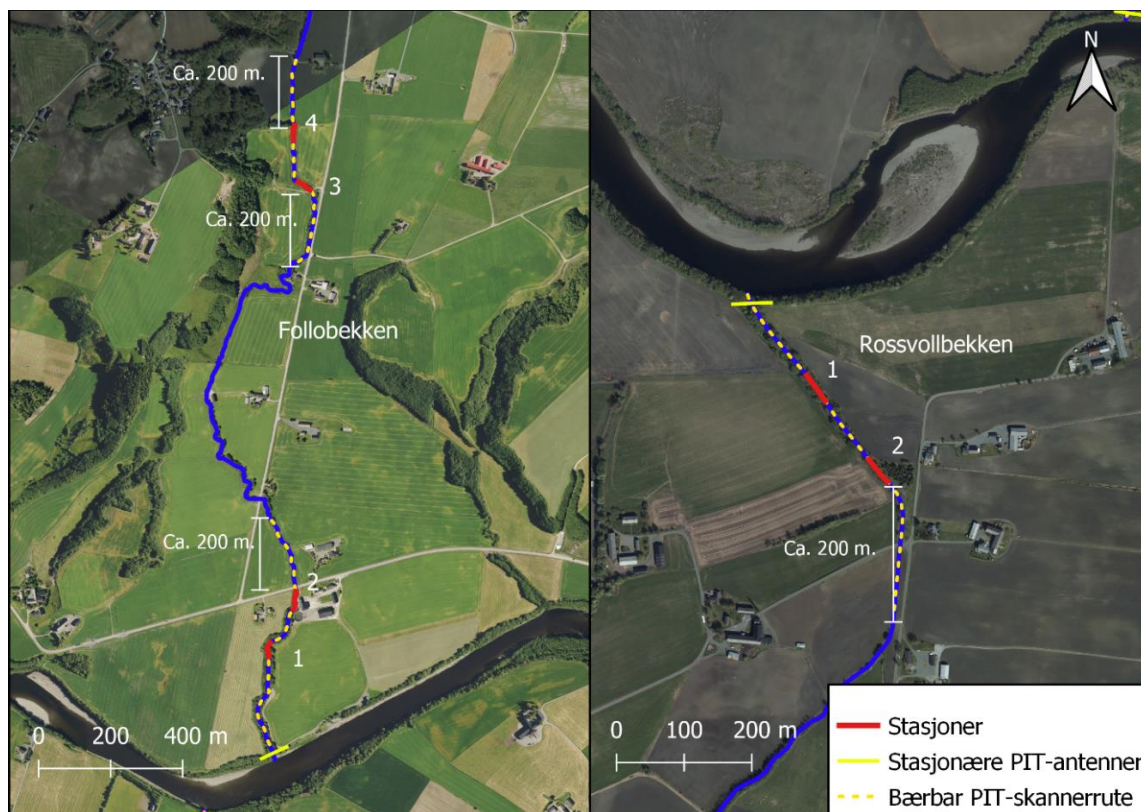
Bilde 9: PIT-skanning i Bjørkbekken.



Bilde 10: PIT-leser fra Oregon RFID ble båret i en sekkeanordning på ryggen.

PIT-skanningen foregikk ved at undertegnede skannet seg oppstrøms, der antennestangen ble ført pendlende bevegelser langs bekkenes varierende tverrsnitt, inkl. skanning i dypere partier og oppsamlede kvisthauger/elementer for å optimere deteksjonssannsynligheten. Skanningen startet i samtlige bekkers munning til Verdalselva, og i Brokskitbekken, Rossvollbekken og Bjørk-/Lundbekken ble bekkene skannet fra munning til 200 meter (luftlinje) etter siste

stasjonsslutt med unntak av i Korsådalsbekken der sluttstrekningen kun ble ca. 130 meter grunnet, da ble for dypt å fortsette videre. Grunnet store avstander mellom stasjon 1-2 og 3-4 i Follobekken, og mellom stasjon 1-4 og 5-6 til i Skjördalsbekken ble skanningen gjort litt annerledes. Skanningene ble gjort fra munningene, men til 200 meter etter stasjonsslutt i Follobekken stasjon 2 og Skjördalsbekken stasjon 4. Deretter ble skanningen gjenopptatt 200 meter nedstrøms de to bekkenes siste stasjonspar i Follobekken st. 3 og Skjördalsbekken st. 5 (se **Figur 4** nedenfor for eksemplifisering av skannerrute).



Figur 4: Eksempler på PIT-skannerruter (stiplet gul linje) i bekker med lang og kort avstand mellom stasjonsparene, eksemplifisert av henholdsvis Follobekken og Rossvollbekken.

Sommeren 2020 ble det ikke skannet i Brokskitbekkens nye stasjoner (st. 5-8), da disse ennå ikke var opprettet, så skanning sluttet 200 meter etter stasjon 4. Under vinterperioden ble hele strekningen i Brokskitbekken gjennomgått, der både gamle og nye stasjoner ble gjennomgått (st. 1-8) med stopp ved slutt på stasjon 8, for å se om fisken hadde tatt i bruk disse områdene etter den ferdigstilte restaureringen i mai. Korsådalsbekken ble kun skannet på sommeren 2020, da den bærbare PIT-leseren sluttet å virke da denne bekken skulle skannes i januar 2021.

Måling av vanntemperatur og vannstand

I felt ble det også målt vanntemperatur og vannstand ved hjelp av HOBO U20L-vannlogger, som automatisk registrerte vanntemperatur og vannstand hvert 30. minutt (12 ganger i døgnet). I hver merkebekk ble det benyttet én vannlogger, som ble oppsatt like ved de stasjonære PIT-antennene. Vannloggerne ble festet med strips til et nedskrudd armeringsjern, slik at de hele tiden var i kontakt med bekkebunnen, og sikret med hyssing fastknyttet til et tre. Vannloggerdataene ble nedlastet og avlest som en txt-fil og deretter lagt inn i Excel for videre behandling. I Excel ble loggerdataene satt til å gjelde for studieperioden (24.05.2020-20.01.2020), før plotting med R (R Development Core Team, 2020) der tilleggspakken ggplot2 i RStudios ble benyttet (RStudio team, 2020).



Bilde 11: HOBO U20L-vannloggerne som ble benyttet.

Tilgjengelig fra:

<https://www.onsetcomp.com/files/Content-Pages/product-landing-banners/U20L.jpg>



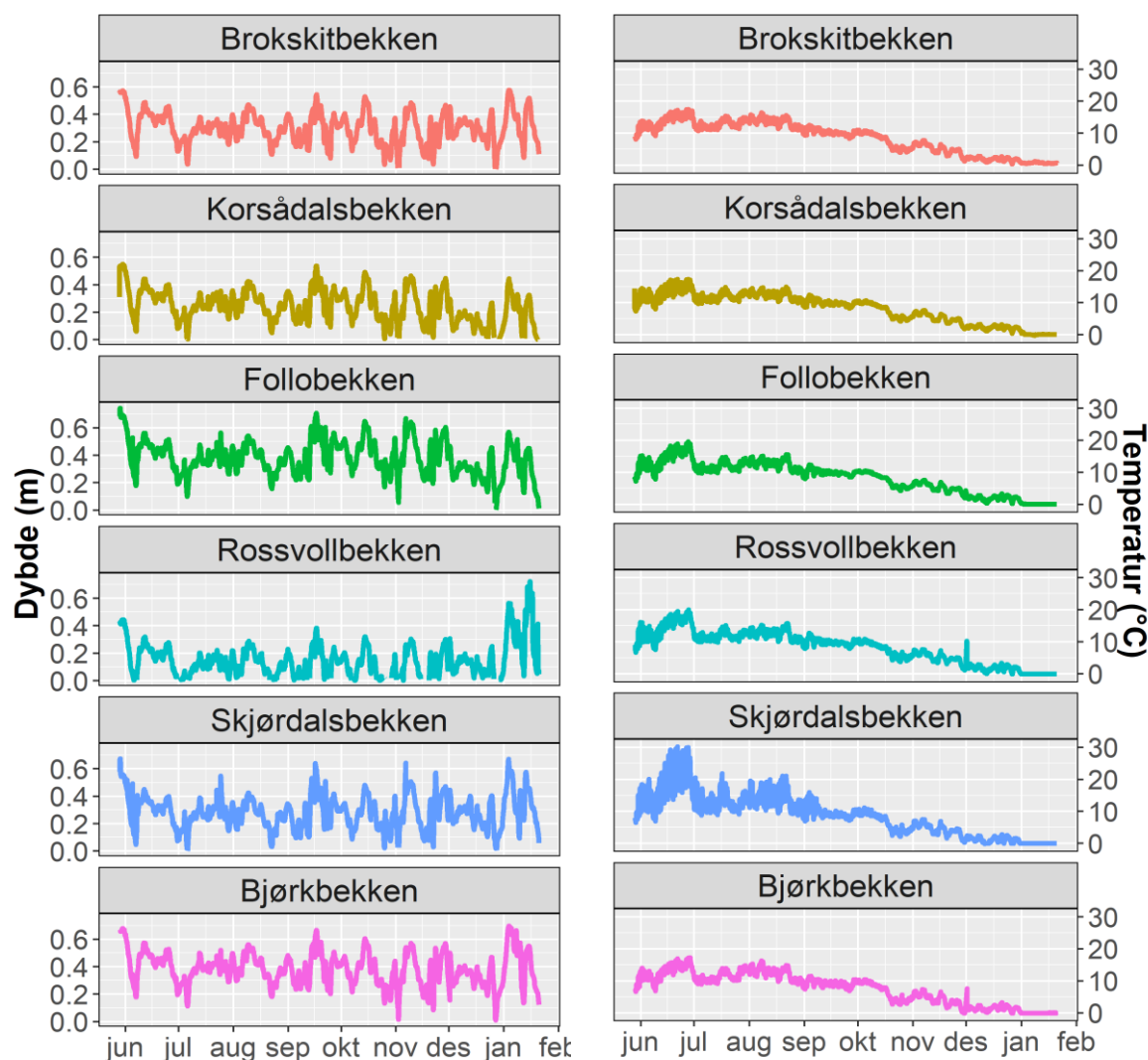
Bilde 12: Vannlogger festet til armeringsjern med strips og sikret med hyssing. Her fra Brokskitbekken.

Vannivå og temperaturdata

Dybde og temperaturene i de seks studiebekkene var i stor grad korrelerte gjennom hele måleperioden fra 28.05.2021-21.01.2021. Lave vanndybder ble observert i begynnelsen av juni (0-0,4 m), begynnelsen av juli (0-0,2 m), samt i begynnelsen av november (ca.0-0,2 m) og slutten av desember (ca. 0-0,2 m). De største vanndybdene ble registrert i slutten av mai (ca.0,4-0,7 m), midtveis i september (ca.0,3-0,7 m), og i begynnelsen av januar (ca. 0,4-0,7 m). De høyeste vanntemperaturene ble registrert i slutten av juni med vanntemperaturer på ca. 15-20°C i samtlige bekker, med unntak av Skjördalsbekken som registrerte vanntemperaturer på godt over 30°C. Fra juli og fram til midten av oktober lå

vanntemperaturen på ca. 8-13°C, med registreringer i Skjördalsbekken på 13-20°C. Fra midten av oktober falt temperaturen gradvis fra ca. 8°C til nærmere 0°C i desember og utover i januar.

Figur 5: Dybde og vanntemperatur i de seks merkebekkene målt fra 28.05.2020-21.01.2021.



Forberedelse av datanalyser og merke-gjenfangstanalyser

For sortering og behandling av rådata ble Microsoft Excel (Office 365) benyttet for å klargjøre samtlige data, der alle registreringene fra feltarbeidet ble lagt inn og gjennomgått før videre behandling i de andre dataprogrammene som ble benyttet. De statistiske analysene for vandring og overlevelse ble gjort i MARK, versjon 9.0 (White & Burnham, 1999). Histogram,

plot, og enkelte analyser ble gjort i R (R Development Core Team, 2020) med hjelpeprogrammet Rstudio, versjon 4.1.1 (RStudio team, 2020) GIS-programmet Qgis (versjon 3.1) ble benyttet for å korrigere at merkefiskens GPS-posisjoner var korrekte, oppmåling av avstander, og for produksjon av illustrasjonskart. All elektrofisket fisk fra merke-gjenfangstrundene og tetthetsfisket ble lagt inn i et Excel-skjema der hvert individ ble sortert etter: elfiskestasjon, rundenummer, dato, art, totallengde, gaffellengde (kun ny merkefisk), samt PIT-nummere for et hvert merket individ. Ettersom totallengden (TL) for merkefisk i maiperioden ikke ble registrert, ble følgende formel: $TL = 0.9364 + 0.9896 * FL$ ($R = 0.997$) brukt for å estimere denne i ettertid. Lengdeeffektene benyttet i analysene består derfor av totallengdene målt i felten og estimert ved ovennevnte formel.

Deteksjonshistorikken til samtlige PIT-skannere ble lastet ned fra leserne som automatisk lagrer PIT-deteksjonene med PIT-nummer, deteksjonstidspunkt (dato og klokkeslett), deteksjonsvarighet og GPS-posisjon. Disse dataene ble gjennomgått og behandlet i Excel, der individer som ble påtruffet flere ganger i samme deteksjons-runde/tidspunkt ble sortert til å kun utgjøre én deteksjon. Eksempelvis ble ofte ett og samme individ ofte umiddelbart skannet på nytt under skannerundene med den bærbare PIT-skanneren. For deteksjonene gjort med den bærbare PIT-skanneren ble det for vinterrunden tillagt GPS-posisjoner fra sporloggeren til Garmin-GPSen (Garmin eTrex 10), da PIT-leserens innebygde GPS-registrator ofte er svært upålitelig (Thronnd Haugen, personlig meddelelse). For sommerrunden ble det også opprettet en lik sporlogg, men denne GPSen forsvant under feltarbeidet på høsten, slik at deteksjonskoordinatene måtte gjenskapes etter beste evne, ved hjelp av tidligere registrerte antatte «dødfunn». Under begge skannerundene ble antatte dødfunn registrert med tilhørende GPS-posisjon etter anbefaling fra Lund (2020), slik at eventuelle døde individer kunne tas i betraktning i de statistiske analysene. En del steder ble det deteksjoner på tørrlagte partier, og i partier der en levende fisk utvilsomt ville vært synlig, eller gitt et fluktutslag på PIT-leseren ved tilført støy. I sommerrunden ble GPS-posisjonene til dødfunnene registrert i en notatblokk, men uten klokkeslett, slik at disse var umulige å knytte til PIT-leserens tidsregistreringer. Ved skannerrunden i januar, ble deteksjonsposisjonene sikret ved hjelp av sporloggen, mens GPS-posisjonene til de antatt døde individene ble tatt bilde av med mobilkamera. Basert på antatt «sikre» sammenfallende dødfunnskoordinater fra denne studien og fra fjoråret (Lund, 2020), var det mulig å finne noen faste holdepunkter for sommerrunden 2020. Fra disse holdepunktene ble det i Excel og i R laget en alternativ sporlogg for

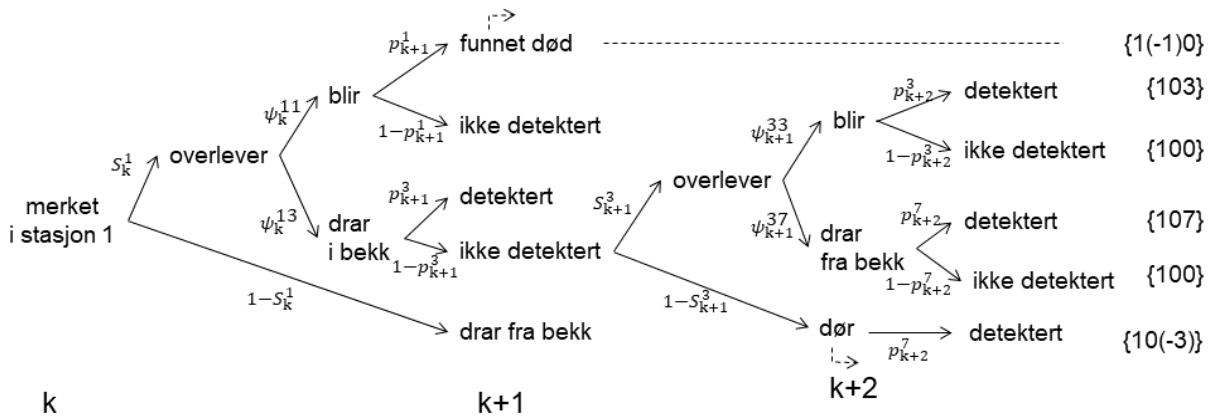
sommerrunden, der de øvrige deteksjonskoordinatene ble beregnet på grunnlag av den gjennomsnittlige forflytningshastigheten mellom de sikre holdepunktene.

Databehandling i MARK

I MARK ble dataene for merke- gjenfangstrundene og PIT-skanningene analysert i en fangst-merke-gjenfangstserie (CMR) bestående av totalt 14 gjenfangstrunder i kronologisk rekkefølge der k =gjenfangstrunde og $k_{max}=14$. Gjenfangstrundene består av gjenfangster gjort under elfiske, «gjenfangster» med bærbar PIT-skanner, og av «gjenfangster» fra de stasjonære PIT-stasjonene – som utgjorde gjenfangstene mellom de nevnte rundene. Dersom en fisk under én og samme gjenfangstrunde forflyttet seg fra en lokasjon til minst én annen lokasjon, ble individets ekstragjenfangst satt til neste runde for at den skulle kunne inngå i MARK-analysene. Gjenfangstserien bygger videre på masteravhandlingene til Nese (2019) som hadde fire runder i perioden 02.06.2018-25.01.2019, og Lund (2020) med seks runder i perioden 30.06.2019-10.01.2020, i alt 10 gjenfangstrunder fra før. I denne studien ble det tillagt fire runder: 28.05.2020-30.05.2020 (merkeperioden), 30.06.2020-03.07.2020 (bærbar skanning), 24.08.2020-03.09.2020 og 05.10.2020 -06.10.2020 (merke-/tetthetsfiske og kontrollrunder på høsten) og 18.01.2021-21.01.2021 (bærbar skanning). For at gjenfangstdatoene lettest skulle inngå i de fire nye rundene i gjenfangstserien, ble en midtdato for feltperioden benyttet: 29.05.20, 01.07.2020, 29.08.2020 og 19.01.21. Se Haugen et al. (2007) for tilsvarende prosedyre. I 2018 fanget Nese 1698 ungfisk, fordelt på 1685 ørreter og 13 laks, hvor 582 ble PIT-merket. Under sitt feltarbeid i 2019 fikk (Dahlen Lund) 2658 ungfisk: 2647 ørreter og 11 laks, der 746 individer ble PIT-merket. Legger man til fangsttallene fra 2020 er det i årene 2018, 2019 og 2020 blitt fanget totalt 7328 ungfisk, fordelt på 7301 ørreter og 27 laks i de seks merkebekkene. I løpet av disse årene er det nå PIT-merket 2124 ørreter (FL: 60-195 mm) og 2 laks (FL: 63-78 mm). Det er kun merket ørret som inngår i analysene.

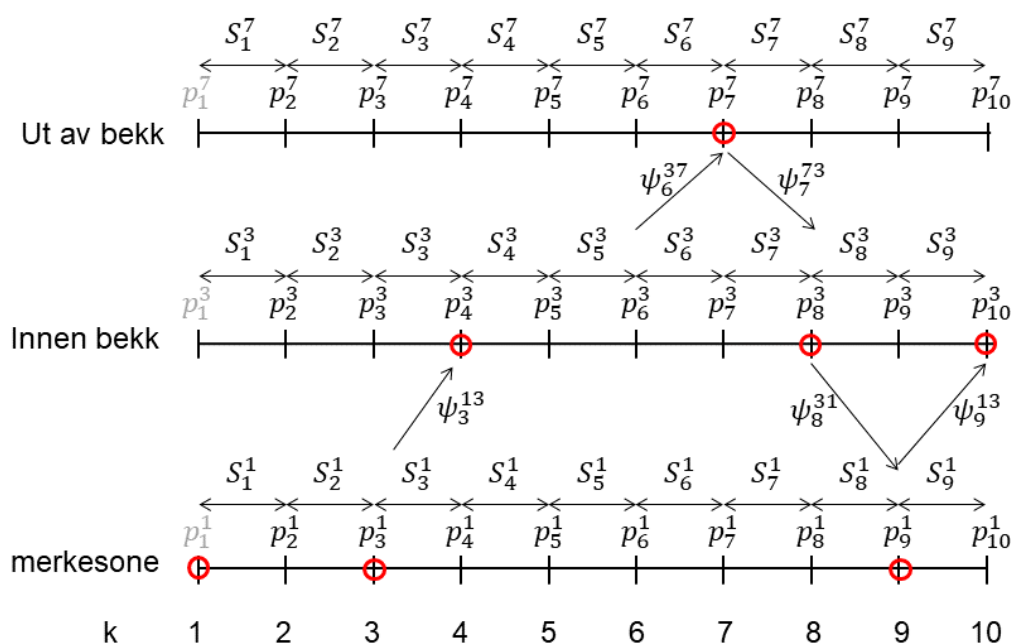
For en multistate-analyse i MARK ble gjenfangstserien satt opp etter en Conditional Arnason-Schwarz-modellstruktur (CAS) (Neil Arnason, 1972; Neil Arnason, 1973; Schwarz et al., 1993). CAS-modellen ble benyttet for å beregne tre parametere: gjenfangst og deteksjonssannsynlighet (p), overlevelsessannsynlighet (S), samt intern- og eksternvandring (ψ/ψ_i). Tre tilstander (states) ble satt for å representere vandringshandlingen et individ hadde gjort mellom de ulike gjenfangstrundene (k): blivende i merkestasjonen (ingen vandring),

internt vandrende (påtruffet opp- eller nedstrøms merkestasjonen) og utvandret (passert stasjonær PIT-antenne) (**Figur 6**). Blivende individer (detektert i sin egen merkestasjon) fikk kode 1, internt vandrende (detektert opp-nedstrøms merkestasjon) fikk kode 3, og utvandrende individer (vandret ut av bekk) fikk kode 7. I runder der et merket individ ikke ble gjenfanget/detektert fikk det koden 0. Dersom et individ ikke blir gjenregistrert kan dette bety at individet har utvandret og ikke tilgjengelig for deteksjon, eller død.



Figur 6: CAS-skjebnediagram som viser deteksjonsutfall over tre gjenfangstrunder (k) for seks forskjellige deteksjonshistorier, som oppgis i klammeparenteser ytterst til høyre. Pilene viser de respektive CAS-parameterne p, S og ψ , samt tilstand/state (1,3,7 og 0). Minustegn angir høyresensorering, som innebærer at deteksjonsdataene til individet inkluderes til det gitte tidspunkt, men etterpå ekskluderes.

Eksempelvis vil en fisk med en fiktiv deteksjonshistorikk på ti merkerunder: 1013007313 (**Figur 7**) der k=merkerunde (1-10) og ψ =vandringshandling (1,3 og 7) bety følgende: Fisken ble merket første runde, ikke påtruffet i andre runde, og igjen påtruffet i merkestasjonen i tredje runde. I fjerde runde ble fisken påtruffet utenfor merkestasjon internt i merkebekken (enten opp- eller nedstrøms merkestasjonen), og ikke påtruffet i femte og sjette runde. I syvende runde ble fisken registrert som utvandret, da den må ha passert stasjonær PIT-antenne i utløpet, og i åttende runde igjen påtruffet i merkebekken, men utenfor merkestasjon (den må ha vandret oppstrøms igjen). I niende runde ble den påtruffet i merkestasjon, mens den i tiende runde ble påtruffet opp- eller nedstrøms merkestasjonen.



Deteksjonshistorie: 1013007313

Figur 7: Parametriseringsfigur som viser ovennevnte fiktive deteksjonshistorie der de røde rundingene angir deteksjonspunkter per runde for tilstandsstrukturen i min oppgave: merkesone, intern bekkedforflytning og utvandring.

For å estimere parameterne (p , S og ψ) i MARK ble maximum-loglikelihoodmetoden benyttet. Fiskestørrelser i totallengde (mm), samt historisk middeltemperatur og døgnnedbør ble lagt til som kovariater. Middeltemperaturen og nedbørsdataene for perioden 28.05.2018 – 21.01.2021 ble nedlastet fra Norsk klimaservicesenter, med målinger av de to nærmeste målestasjonene som ble antatt å gjenspeile været i studieområdet på en best måte. Buran målestasjon i Levanger ga nedbørsdata, mens Mære målestasjon i Steinkjer ga middeltemperatur og døgnnedbør (Norsk klimaservicesenter, 2021). Årsaken til at det ble valgt to målestasjoner var at Buran som lå nærmest studieområdet (ca. 7 km unna) kun leverte nedbørsdata, og at Mære som lå lengst unna (ca. 21 km) hadde både middeltemperatur og døgnnedbør, men manglet en lengre periode med nedbørsdata. Gjennomsnittet av middeltemperaturen og døgnnedbøren ble deretter tilpasset midtdatoene for de 14 gjenfangstrundene som inngikk i CAS-modellen. 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, som f.eks. ungfisktetthet, vannføring eller temperatur, eller som individkovariater som f. eks. størrelse.

I MARK ble det kjørt en rekke analysemodeller som i hovedsak var basert på varianter av modeller som adresserte problemstillingene i oppgaven. Dette resulterte i mange kandidatmodeller, der kandidatmodellen med mest støtte i dataene ble valgt ut ved bruk av Akaikes informasjonskriterium (AIC (Akaike, 1974). Modellen med lavest AIC-verdi (eller snarere AICc) ble valgt ut. Dersom andre kandidatmodeller hadde AIC-verdier som kun var mindre enn 2 AIC-enheter ble også disse omtalt. For å adressere hypotesene der tetthetseffekter inngikk, ble tettheter fra første overfiskingsomgang per runde brukt som kovariat. På denne måten kunne elfiskeresultater fra alle elfiskerundene brukes i analysene og ikke bare tettheter fra august/septemberrundene (der tre-gangers overfiske ble utført). Ved å sjekke korrelasjonen mellom tettheter for engangsoverfiske og tregangsoverfiske ble det funnet et korrelasjonsestimat på $r_p=0,956$. For gjenfangstrunder der ikke elfiske ble utført (dvs. bærbare- og stasjonære PIT-leserdata), ble tetthet fra siste elfiskerunde brukt som tetthetskovariat. Årets bekkemålinger av vanntemperatur og vannføring inngår ikke som kovariater grunnet tidligere års mangel på disse dataene.

Andre statistiske dataanalyser

I statistikkprogrammet R versjon 3.5.1. (R Development Core Team, 2020) ved hjelp av RStudio (RStudio team, 2020) ble det også foretatt tilleggsanalyser for å belyse andre aspekter enn de som ble adressert gjennom merke-gjenfangstanalysene som ble gjort i MARK. En kji-kvadrattest ble utført for å sjekke om mellombekk-vandringen mellom source- og sinkbekkene skilte seg fra en tilfeldig forflytning (Sokal & Rohlf, 1995). Forventingen var at sinkbekkene skulle motta færre og sende ut flere individer, enn ved en tilfeldig fordeling av individene som forflyttet seg mellom de to bekketegoriene. For analyse av vandrings sannsynlighet mellom bekker, ble generaliserte lineære modeller tilpasset (McCullagh & Nelder, 1989). Oppvandringssannsynligheten (responsvariabelen) ble estimert fra antall individer fra en gitt utvandringssbekk, og som deretter oppvandret til en annen bekk, og deretter delt på totalantall som vandret ut fra utvandringssbekken. Av spesiell interesse var effekten av vannavstand mellom bekkemunninger, samt hvilken effekt avstanden hadde på source- og sinkbekkene. Modellene ble tilpasset på en logit-skala.

Resultater

Totalfangst ved elfiske

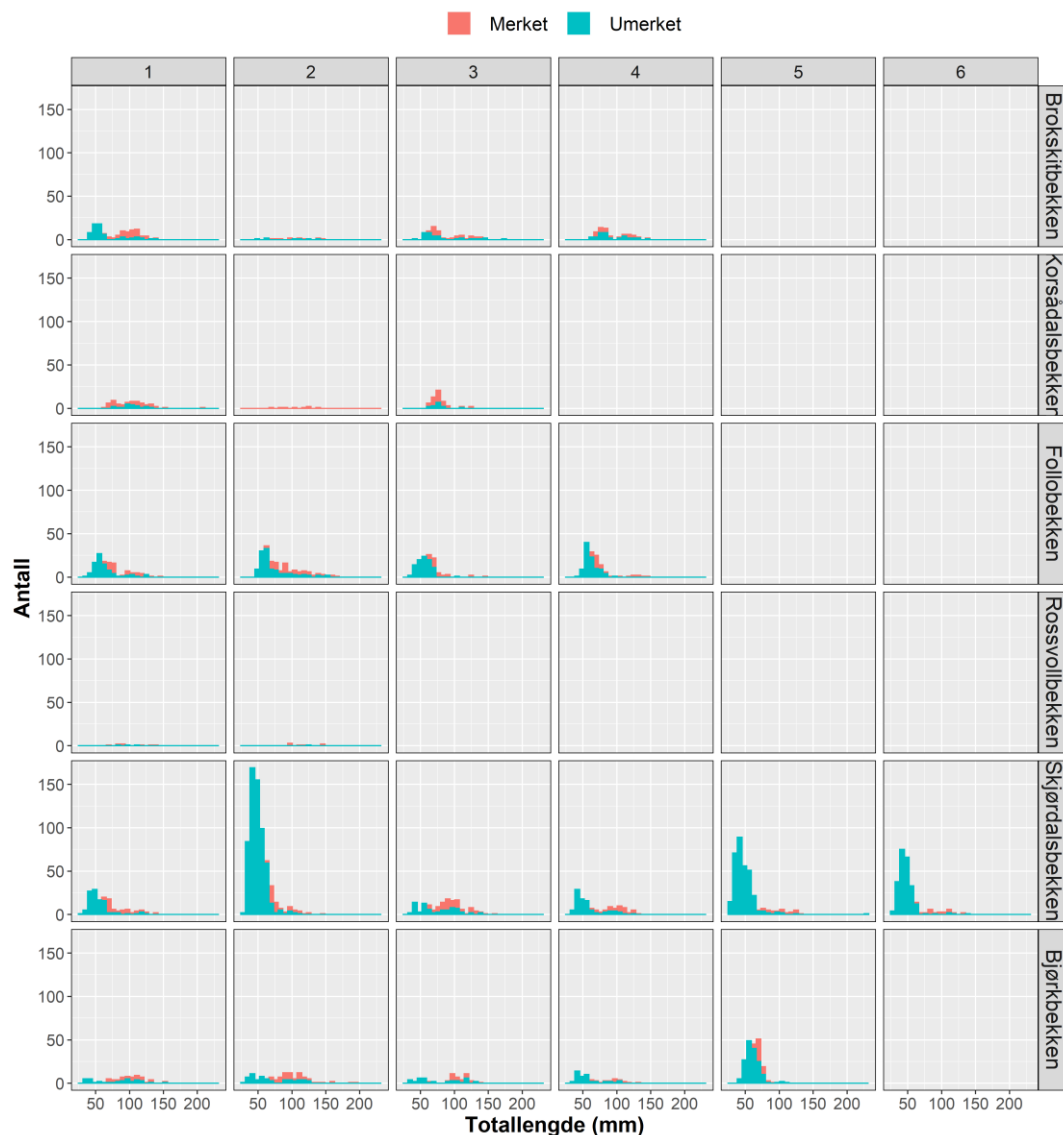
I 2020 ble det totalt fanget 3185 ungfisk: 3182 ørreter og 3 laks ved elfiske i de seks merkebekkene (**Figur 8**). Lengdene på ørretfangstene (n=3182) varierte fra 29-230 mm (TL), med en gjennomsnittslengde på 66 mm (TL). 796 ørreter i størrelsene 62-195 mm (TL) ble PIT-merket, med en gjennomsnittslengde på 92 mm (TL). De 3 laksene som ble fanget hadde lengder på 69-94 mm (TL), med et gjennomsnitt på 82 mm (TL). Av disse ble 2 PIT-merket (TL = 69 og 82 mm), med et gjennomsnitt på 76 mm (TL). Fangstene inkluderer merkerundene i mai, tetthetsfisket i august/september og kontrollsjekk i oktober, der Brokskitbekken st. 4, Skjördalsbekken st. 5, og Bjørkbekken/Lundbekken st. 5 ble tetthetsfisket på nytt. 213 ørreter ble fanget i sistnevnte periode. Totalt ble det 43 gjenfangster av ørret med en gjennomsnittslengde på 111 mm (TL), der størrelsene varierte fra 67-207 mm (TL).

Fangst per bekk

Totalfangst per bekk (inkl. gjenfangster), antall merkefisk, og fysiske gjenfangster er vist med gjennomsnittlig totallengde (TL) i parentes.

- I sinkbekken Brokskitbekken ble det i de fire stasjonene totalt fanget 269 ørreter (TL = 86 mm) og 1 laks (TL = 69 mm). I alt ble 116 ørreter (TL = 95 mm) og 1 laks PIT-merket (TL = 69 mm), i tillegg til at det ble registrert 10 fysiske gjenfangster av ørret (TL = 112 mm). I den nyrestaurerte stasjon 4, økte fangstene fra 2 ørreter under merkefiske (1 runde) i mai til 26 individer ved tetthetsfiske (3 runder) i august. Hele 5 av 10 gjenfangster ble gjort i stasjon 4 (august og oktober) (TL = 105 mm).
- I sinkbekken Korsådalsbekken med sine tre stasjoner ble det fanget 130 ørreter (TL = 92 mm), der 89 ble PIT-merket (TL = 90 mm) i tillegg til 6 fysiske gjenfangster (TL = 132 mm).
- I sourcebekken Follobekkens fire stasjoner ble det totalt fanget 566 ørreter (TL = 71 mm). Av disse ble 167 PIT-merket (TL = 88 mm). Det ble gjort 6 fysiske gjenfangster (TL = 126 mm).
- I sinkbekken Rossvollbekken med sine to stasjoner, var der det ble fanget desidert minst fisk, men var til gjengjeld bekken med høyest snittstørrelse. Totalt ble det fanget 17 ørreter (TL = 110 mm) og 1 laks (TL = 82 mm). Av disse ble 11 ørret (TL = 108 mm) og 1 laks PIT-merket (TL = 82 mm). Det ble gjort 2 fysiske gjenfangster av ørret (TL = 132 mm).

- Sourcebekken Skjördalsbekken var bekken med suverent flest fangede individer og høyest tetthet. Av en totalfangst på 1685 ørret (TL = 57 mm) og 1 laks (TL = 94 mm) (inkl. 99 ørreter i høstkontrollsjekken i stasjon 5, TL = 60 mm). Av totalfangsten ble 252 ørreter PIT-merket (TL = 92 mm). Hele 803 individer ble fanget i de nyrestaurerte stasjonene 1 og 2. Det ble gjort 8 fysiske gjenfangster av ørret (TL = 118 mm), men ingen i de nyrestaurerte partiene.
- I sourcebekken Bjørk-/Lundbekken med sine fem stasjoner ble det fanget 515 ørreter (TL = 75 mm), inkl. 90 under høstkontrollsjekken i stasjon 5, (TL = 64 mm). 161 ørreter ble PIT-merket (TL = 95 mm). Det ble gjort 11 fysiske gjenfangster av ørret (TL = 82 mm).



Figur 8: Totalfangst ($n=3185$) og totallengdene (TL) fordelt på 3182 ørret (29-230 mm) og 3 laks (69-94 mm) for de seks merkebekkene. Tallene inkluderer merkerundene i mai, tetthetsfiske og merkerunder i august/september, samt kontrollsjekk i oktober (Brokkitbekken st. 4, Skjördalsbekken st. 5, og Bjørk-/Lundbekken st. 5)

Merke-gjenfangstanalyser (CAS-modeller)

Det ble i alt tilpasset 13 CAS-kandidatmodeller (**Tabell 18** i vedlegg). Den mest støttede modellen hadde 100 % støtte i dataene med en AICc-vekt på 1. Dette var en svært enkel modell som kun predikerte en gjennomsnittlig overlevelse, gjenfangstsannsynlighet og forflytningssannsynlighet. Modellen på andreplass har fått kunstig lav AICc da flere av parameterne ikke har vært mulig å estimere.

Når en ser bort fra de to øverste modellene, som i liten grad adresserer problemstillingene i oppgaven, er det den opprinnelige tredjemodellen som står igjen med mest støtte og dermed toppmodell. Se **Tabell 2 og Tabell 3** på de neste sidene. Den utvalgte CAS-modellen hadde 42,036 lavere AICc-enheter enn andremodellen med nest mest støtte i dataene. Den utvalgte tredjemodellen gir en svakere antydning for at ungfiskens overlevelse varierer med tetthet og fiskelengde (registrerte totallengder for merket fisk) i source- og sinkbekkene. Modellen gir også støtte for at vandringsmønstrene er ulike mellom source- og sinkbekkene, men det lyktes ikke å få fram tetthets- eller lengdeeffekter for vandring.

Tabell 2: Modellseleksjonstabell som viser de 11 resterende kandidatmodellene etter at de 2 nevnte og øverste modellene er valgt vekk. Valgt modell øverst i fet tekst. Kandidatmodeller tilpasset merke-gjefangstdata fra de seks merkebekkene Brokskitbekken (sink), Korsådsbekken (sink), Follobekken (source), Rossvollbekken (sink), Skjördalsbekken (source) og Bjørk-/Lundbekken (source). *S* = overlevelsessannsynlighet, *p* = gjefangstsannsynlighet, *psi* = vandringssannsynlighet. *SS*=source/sinkbekk, *L* = lengde, *Res* = resident (stasjonær), *Mig* = internvandring, *Emig* = utvandring.

Modell			AICc	ΔAICc	AICc Weights	Model Likelihood	Num. Par	Deviance
<i>S</i>	<i>p</i>	<i>psi</i>						
Res(SS*L+tetthet);Mig(SS);Emig(.)	Res&Mig(Bekk+L);Emig(.)	Res-Mig(SS);Res&Mig-Emig(SS);Mig-Res(0);Emig-Res(SS)	7006.452	0.000	0.428	1.000	22	6962.101
Res(SS*L+tetthet);Mig(SS);Emig(.)	Res&Mig(Bekk+L);Emig(.)	Res-Mig(SS);Res&Mig-Emig(SS+L);Mig-Res(0);Emig-Res(SS)	7007.229	0.777	0.290	0.678	23	6960.846
Res(SS*L+tetthet);Mig(SS);Emig(.)	Res&Mig(Bekk+L);Emig(.)	Res-Mig(SS);Res&Mig-Emig(SS);Mig-Res(0);Emig-Res(SS)	7008.218	1.766	0.177	0.414	26	6955.730
Res(SS*L+tetthet);Mig(SS);Emig(.)	Res&Mig(Bekk+L);Emig(.)	Res-Mig(SS);Res&Mig-Emig(SS);Mig-Res(0);Emig-Res(SS)	7011.841	5.389	0.029	0.068	21	6969.521
Res(SS+tetthet);Mig(SS);Emig(.)	Res&Mig(Bekk+L);Emig(.)	Res-Mig(SS);Res&Mig-Emig(SS);Mig-Res(0);Emig-Res(SS)	7011.874	5.421	0.028	0.067	19	6973.610
Res(SS*L+tetthet);Mig(SS);Emig(.)	Res&Mig(Bekk+L);Emig(.)	Res-Mig(SS);Res&Mig-Emig(SS*L);Mig-Res(0);Emig-Res(SS)	7012.045	5.592	0.026	0.061	23	6965.661
Res(SS*L+tetthet);Mig(SS);Emig(.)	Res&Mig(Bekk+L);Emig(.)	Res-Mig(SS);Res&Mig-Emig(SS+L);Mig-Res(0);Emig-Res(SS)	7013.837	7.385	0.011	0.025	22	6969.486
Res(SS*tetthet);Mig(SS);Emig(.)	Res&Mig(Bekk+L);Emig(.)	Res-Mig(SS);Res&Mig-Emig(SS);Mig-Res(0);Emig-Res(SS)	7013.896	7.444	0.010	0.024	20	6973.605
Res(SS*L+tetthet);Mig(SS);Emig(.)	Res&Mig(Bekk*L);Emig(.)	Res-Mig(SS);Res&Mig-Emig(SS);Mig-Res(0);Emig-Res(SS)	7032.777	26.324	0.000	0.000	29	6974.171
Res(.);Mig(.);Emig(.)	Res(.);Mig(.);Emig(.)	Res-Mig(SS);Res&Mig-Emig(SS);Mig-Res(0);Emig-Res(SS)	7058.798	52.345	0.000	0.000	10	7038.722
Res(.);Mig(.);Emig(.)	(.)	(.)	7075.121	68.668	0.000	0.000	10	7055.045

AICc: Informasjonspoengsummen til modellen. En lavere *c*-verdi indikerer at verdien er beregnet fra AIC-testen og korrigert for små utvalgsstørrelser.

Delta(Δ)AICc: Forskjellen i AIC-poengsummene mellom den mest støttede modellen (øverst i fet skrift) og den aktuelle modell som blir sammenlignet.

AICcWt/AICc-vekt: Andelsvektingen av den prediktive totalmengden basert på samtlige vurderte modeller.

Model Likelihood/Modellsannsynlighet: Sannsynlighetsgraden for at den respektive modell har mest støtte i dataene.

Num.Par: Antall estimerte parametere.

Deviance: Devians.

Tabell 3: Logit-parameterestimater for den utvalgte modellen i **Tabell 2**. SE = standardfeil: UCL=øvre 95 % konfidensintervall: LCL=nedre 95 % konfidensintervall. S = overlevelsessannsynlighet, p = gjenfangstsannsynlighet, psi = vandringsannsynlighet.

Res = resident (stasjonær), Mig = internvandring, Emig = utvandring.

Bro = Broskitbekken, Kor = Korsådsbekken, FOL = Follobekken, SKJ = Skjördalsbekken, BJO = Bjørk-/Lundbekken.

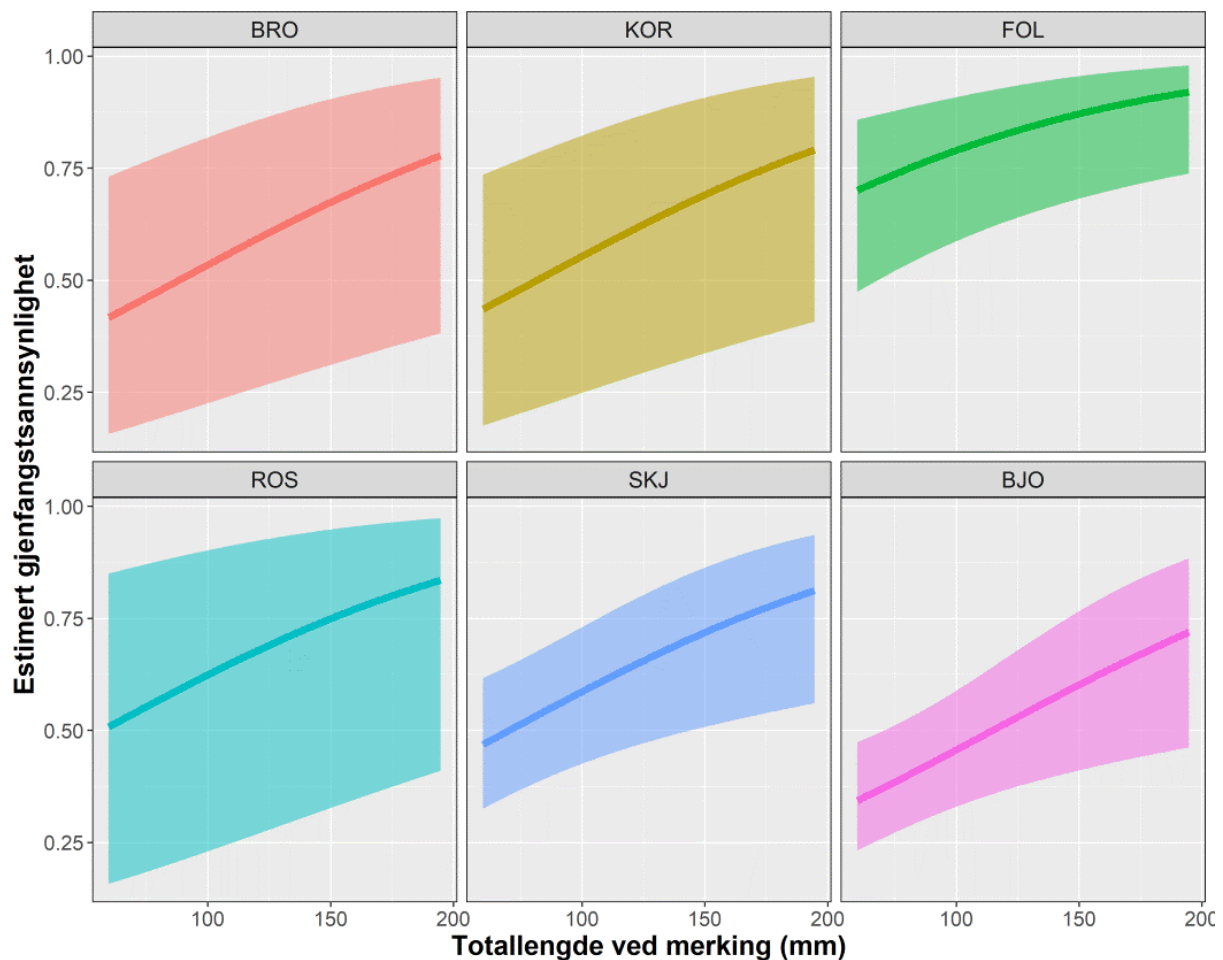
Type	Gruppe	Effekt	Kovariat	Intercept/slope	Logit-parameterestimater			
					Estimat	SE	LCL	UCL
S	Res	Source		Intercept	2.737	0.334	2.083	3.391
S	Res	Sink		Intercept	-0.865	0.307	-1.467	-0.263
S	Res	Source&Sink	Tetthet	slope	-1.608	0.362	-2.318	-0.898
S	Res	Source	Lengde	slope	0.084	0.123	-0.157	0.324
S	Res	Sink	Lengde	slope	-0.300	0.189	-0.671	0.071
S	Mig	Source		Intercept	1.849	0.257	1.345	2.354
S	Mig	Sink		Intercept	3.278	0.636	2.032	4.525
S	Emig	Source&Sink		Intercept	1.534	0.130	1.278	1.790
p	Resident	BRO		Intercept	-0.004	0.690	-1.356	1.347
p	Res&Mig	KOR		Intercept	0.072	0.663	-1.227	1.371
p	Res&Mig	FOL		Intercept	1.180	0.485	0.229	2.131
p	Res&Mig	ROS		Intercept	0.363	0.868	-1.337	2.064
p	Res&Mig	SKJ		Intercept	0.207	0.313	-0.407	0.822
p	Res&Mig	BJO		Intercept	-0.316	0.262	-0.830	0.197
p	Res&Mig	Alle	Lengde	slope	0.272	0.101	0.075	0.470
p	Emig	Alle		Intercept	-2.722	0.170	-3.056	-2.389
psi	Res->Mig	Sink		Intercept	-0.119	0.417	-0.938	0.699
psi	Res->Mig	Source		Intercept	-0.818	0.182	-1.174	-0.461
psi	Res/Mig->Emig	Sink		Intercept	-0.007	0.441	-0.871	0.857
psi	Res/Mig->Emig	Source		Intercept	0.651	0.190	0.279	1.023
psi	Mig->Res	Sink		Intercept	0.000	fixed		
psi	Mig->Res	Source		Intercept	0.000	fixed		
psi	Emig->Res	Sink		Intercept	-0.526	1.113	-2.708	1.656
psi	Emig->Res	Source		Intercept	-1.620	0.231	-2.073	-1.167

Gjenfangstsannsynlighet (p)

Den estimerte gjenfangstsannsynligheten økte med fiskens totallengde ved merking i alle seks merkebekker, basert på fisk som var 60-195 mm ved merking (**Figur 9**).

Observert gjennomsnittlig gjenfangstsannsynlighet for alle seks bekkene var på 66 %.

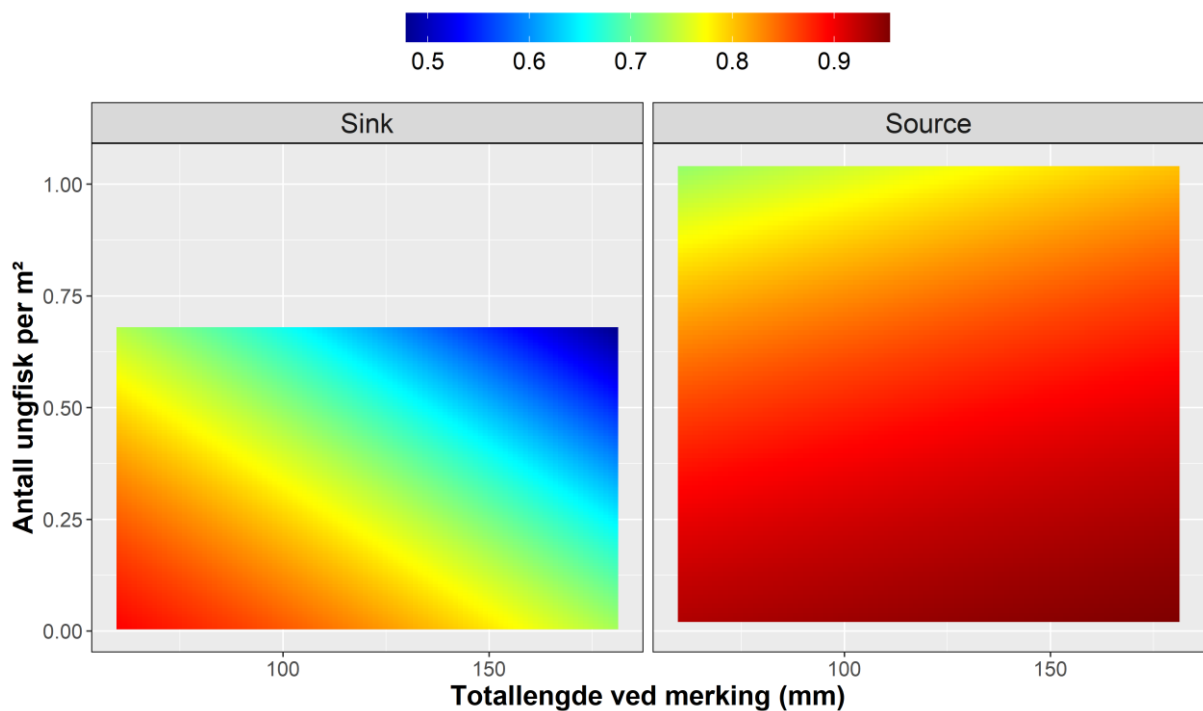
Den høyeste gjenfangstsannsynligheten ble funnet i sourcebekken Follobekken med gjenfangstsannsynligheter på 70-92 %, med en gjennomsnittlig gjenfangstsannsynlighet på 83% mens tilsvarende for bekken med lavest gjenfangstsannsynlighet ble observert Bjørk-/Lundbekken med 53 %, også det en sourcebekk. For sinkbekkene var gjenfangstsannsynligheten høyest i Rossvollbekken (51-83 %) med et gjennomsnitt på 69 %. Sinkbekken med lavest gjenfangstsannsynlighet var Brokskitbekken (42-78 %) med et gjennomsnitt på 61 %.



Figur 9: Estimert gjenfangstsannsynlighet med 95% konfidensintervall for de seks merkebekkene: Brokskitbekken (sink), Korsådsbekken (sink), Follobekken (source), Rossvollbekken (sink), Skjördalsbekken (source) og Bjørk-/Lundbekken (source). Gjenfangstsannsynligheten økte med totallengden ved merking (60-195 mm).

Månedlig overlevelse (S)

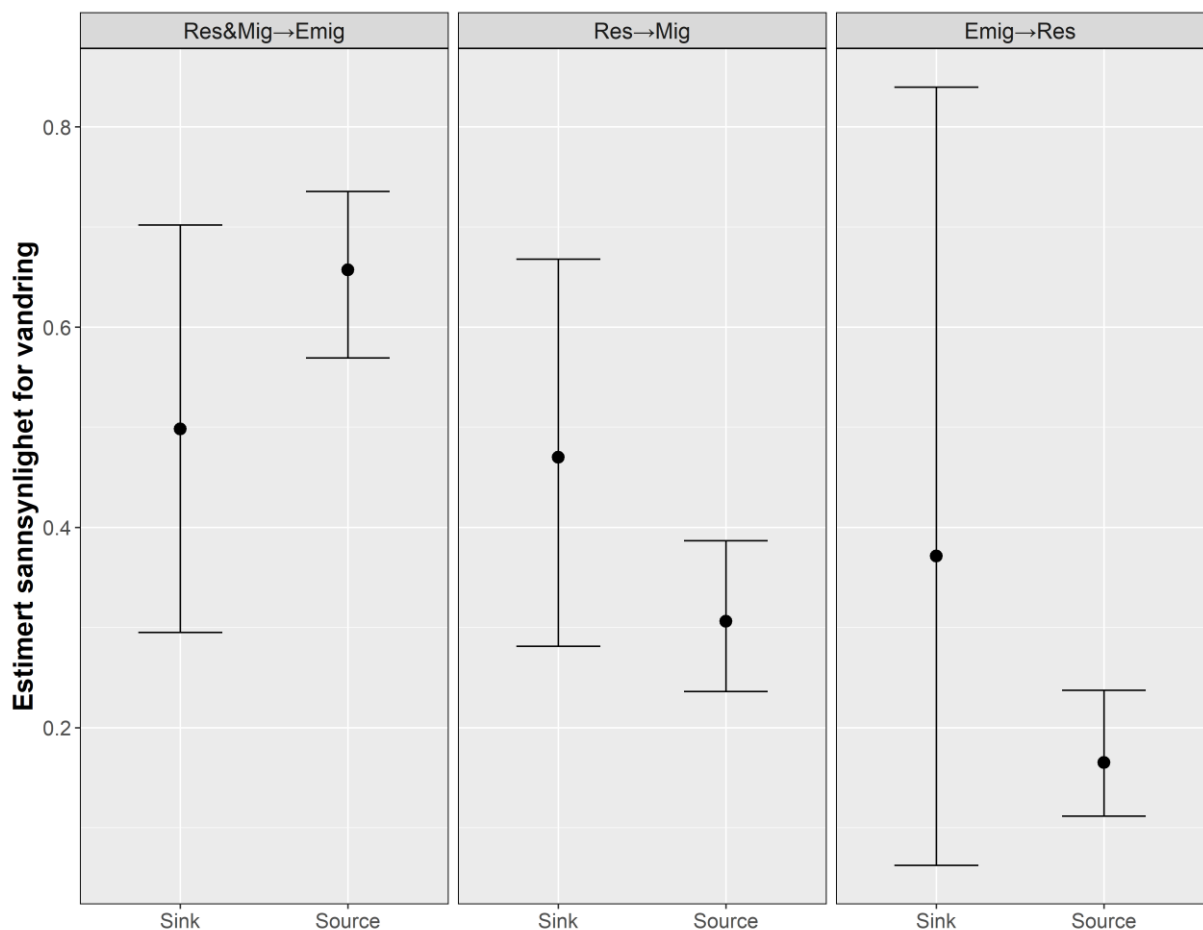
I henhold til **Figur 10** er den månedlige overlevelsen i sinkbekkene høyest for mindre individer, der dødeligheten øker med tetthet (antall ungfisk per m²) og fiskelengde (totallengde ved merking i mm). I sourcebekkene avtar også den månedlige overlevelsen med økende tetthet (antall ungfisk per m²), men i motsetning til sinkbekkene øker overlevelsen med økende fiskelengde (totallengde ved merking i mm). **Figur 10** taler derfor for en tetthetsavhengig overlevelse for de seks studiebekkene, både source- og sinkbekkene.



Figur 10: Estimert månedlig overlevelse hos resident ungfisk av ørret som funksjon av totallengde ved merking (mm), ungfisktetthet (antall ungfisk per m²) og source-sink-tilhørighet i de seks studiebekkene. Estimatenes er generert fra den utvalgte modellen som er presentert i **Tabell 2 og Tabell 3**. Estimatenes er framstilt i fargesjatteringer der verdiene framkommer av fargepaletten i overkant av figuren, der blåfarge indikerer lav overlevelse og rød er høy overlevelse. Ungfisktettheten er basert på antall individer som fanges ved første overfiske i de respektive elfiskestasjonene.

Vandringssannsynlighet (psi)

Den estimerte vandringssannsynligheten per måned var høyest for utvandrende individer fra sourcebekkene med et estimat på 66 %, mens i sinkbekkene ble utvandringssannsynligheten estimert til 50 %. Utvandringssannsynligheten innebar at individer var registrert som stasjonære eller internt vandrende, for deretter å ha blitt registrert som utvandret (**Figur 11 og Tabell 3**). Sinkbekkene hadde en større observert internvandringssannsynlighet (47 %) sammenlignet med sourcebekkene (31 %), noe som innebar å gå fra å være stasjonær til å bli internvandrende. Sannsynligheten for tilbakevandring var også større i sinkbekkene (37 %) mot sourcebekkene (17 %), noe som innebar å gå fra registrert som utvandret, til igjen å bli registrert som stasjonær.



Figur 11: Prediksjonsplott for estimert sannsynlighet for vandring med konfidensintervall på 95 %.

Utvandrende = Res (stasjonær) & Mig (internvandrende) til Emig (utvandret).

Internvandrende = Res (stasjonær) til Mig (internvandrende)

Tilbakevandrende = Emig (utvandret) til Res (stasjonær)

Betydning av avstand for vandring mellom bekker

Oppvandringssannsynlighet som funksjon av vanddistanse

Det ble funnet 60 tilfeller der merkeørret vandret til en annen bekk. Disse registreringene ble utgjort av 59 individer, der ett individ tok tur-retur Bjørk-/Lundbekken-Skjørdalsbekken.

Modellseleksjonen av dataene for oppvandringssannsynlighet resulterte i en additiv modell som mest effektivt forklarte variasjonen for vandringsavstand mellom source-sinksystemene. Den utvalgte AIC-modellen hadde 2,08 færre AICc-enheter enn modellen med nest mest støtte (**Tabell 4** og **Tabell 5**).

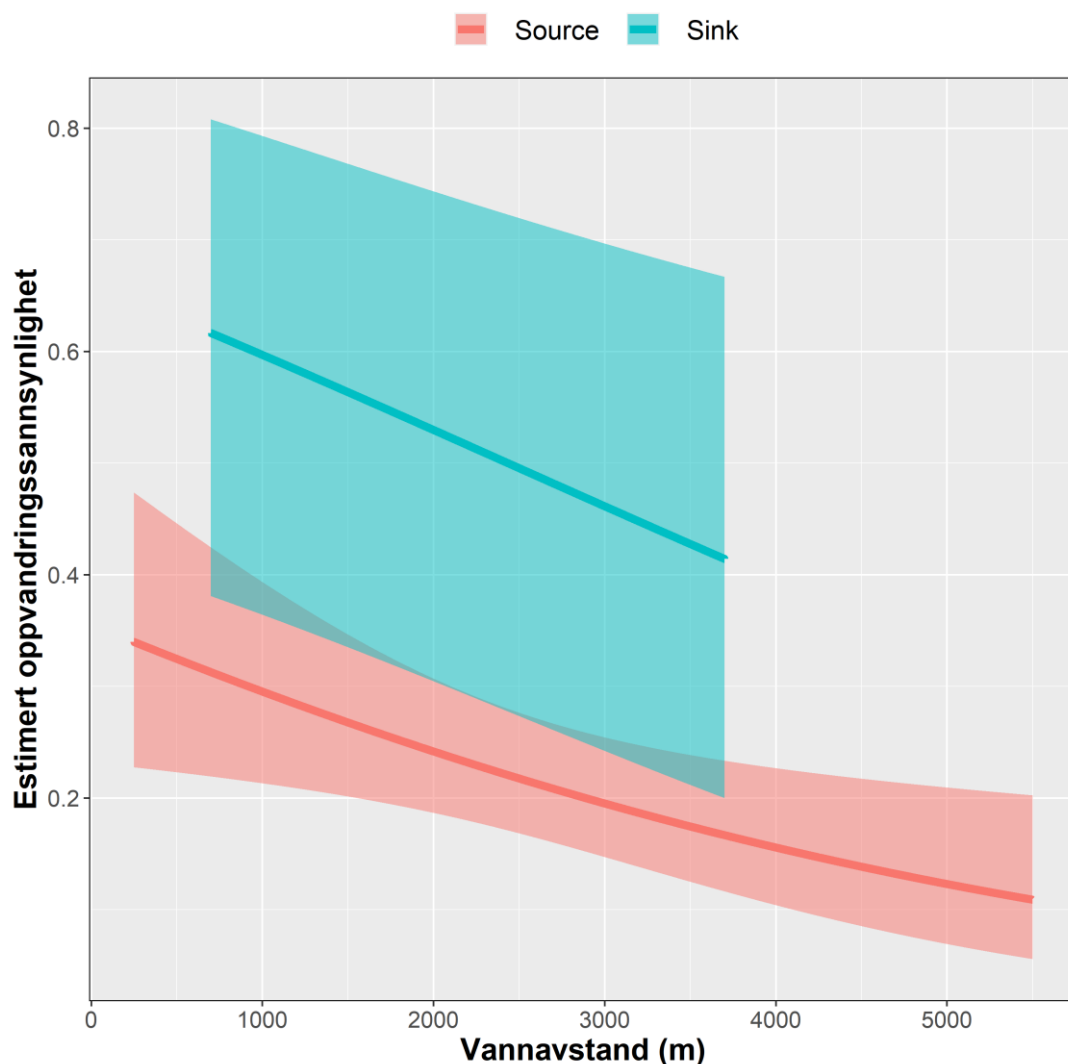
Tabell 4: Modellseleksjonstabell for kandidatmodeller som estimerer oppvandringssannsynlighet mellom par av bekker. Merk at alle modellene er basert på individer som positivt er vist at foretar oppvandring i løpet av studieperioden.

Modell	K	AICc	$\Delta AICc$	AICcWt	Cum.Wt	LL
Vanndistanse+SourceSink	3	84,58	0	0,58	0,58	-38,49
Vanndistanse*SourceSink	4	86,65	2,08	0,21	0,79	-37,9
Vanndistanse	2	87,71	3,13	0,12	0,91	-41,48
SourceSink	2	88,44	3,86	0,08	1	-41,84
Intercept	1	95,04	10,46	0	1	-46,4

Tabell 5: Parameterestimer og Likelihood Ratio-test (effekt-test). Merk at parameterestimatet for vanndistanse er skalert på km-nivå istedenfor meter, dette for å få færre desimaler i estimatet.

Parameterestimat			LR-test				
Term	Estimate	SE	Effekt	DF	X ²	DFres	p
Intercept	-0.596	0.308	Vanndistanse	1	9.844	17	0.002
Vanndistanse (km)	0.274	0.109	SourceSink	1	5.9778	16	0.014
SourceSink[Sink]	1.262	0.514					

Ved vandring mellom bekkene via Verdalselva ble det observert at sannsynligheten for oppvandring til sinkbekkene var signifikant større enn oppvandringen til sourcebekkene for de 60 registrerte mellombekk-vandringene. For både sink- og sourcebekkene sank oppvandringssannsynligheten med vandringsavstanden, målt i vanddistansen mellom merkebekkenes munnninger (**Figur 12**). Oppvandringssannsynligheten til en sinkbekk var $>60\%$ med en vannavstand på ca. 750 meter og $>40\%$ ved en vannavstand på ca. 3700 meter. Oppvandringssannsynligheten til sinkbekkene var derfor signifikant større enn oppvandringen til sourcebekkene, der oppvandringssannsynligheten lå på $<35\%$ ved en vannavstand på ca. 250 meter og $>10\%$ ved en vannavstand på ca. 5500 meter.



Figur 12: Estimert oppvandringssannsynlighet ved bekkeskifte mellom source- og sinkbekkene som en funksjon av oppmålt vannavstand mellom bekkenes munnninger. Merk at disse sannsynlighetene kun gjelder for fisk hvor bekkebytte er kjent at finner sted.

Migrasjonsmønstre mellom bekker

Av et totalantall merkeørreter på $n=2124$ i perioden 2018-2020, er 60 bekkebytter for ørret blitt foretatt av 59 individer. Ett individ tok tur-retur Bjørk-/Lundbekken-Skjørdalsbekken, og inkluderes derfor i resultatene under (

Tabell 6). Gjennomsnittslengden for de 59 unike individene var 88 mm (TL) ved merking.

Flest individer utvandret fra sourcebekkene: Skjørdalsbekken (21 av 646 merkeørreter = 3,3%), Bjørk-/Lundbekken (16 av 479 merkeørreter = 3,3 %) og Follobekken (13 av 481 merkeørreter = 2,7 %). I sinkbekkene var antallet utvandrere naturlig nok lavere:

Broskitbekken (4 av 187 merkeørreter = 2,1 %) Korsådalsbekken (4 av 281 = 1,4 %) og Rossvollbekken (2 av 50 = 4 %). Bekkene som mottok flest innvandrende ørreter var

sourcebekken Follobekken ($n=18$), sinkbekken Rossvollbekken ($n=16$) og sinkbekken

Broskitbekken ($n=10$). Mest interessant er kanskje bekkenes nettomigrasjon, her presentert

som andel av vandrere ($n=60$), der sinkbekkene Rossvollbekken (23,3%), Broskitbekken (10 %) og Korsådalsbekken (3,3 %) mottok flere ørreter enn de sendte ut. Det motsatte ble

observert i sourcebekkene Skjørdalsbekken (- 26,7 %) og Bjørk-/Lundbybekken (-18,3 %).

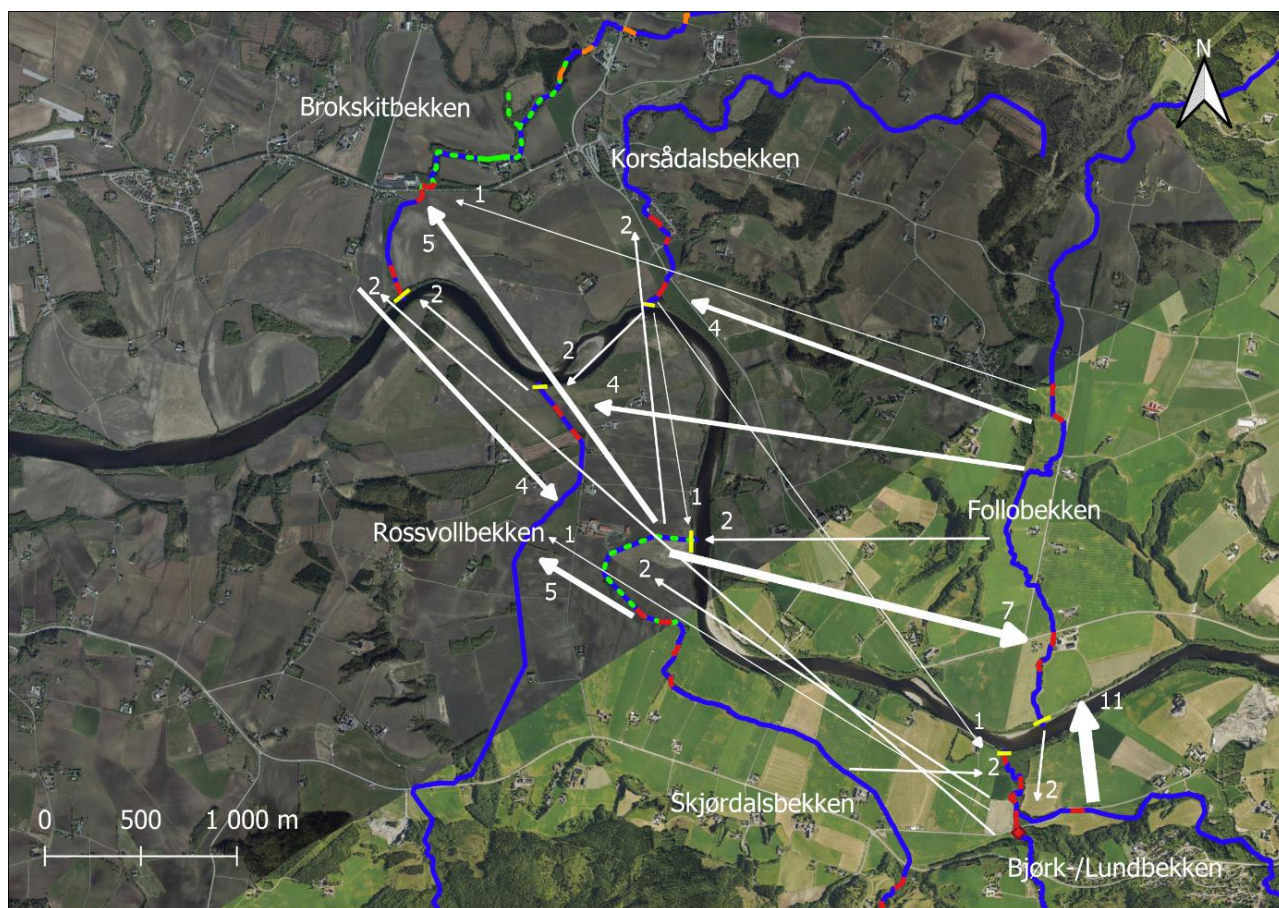
Den av sourcebekkene som skilte seg ut her var Follobekken, som mottok flere enn den sendte ut (8,3 %).

Tabell 6: En oversikt over totalantall merket fisk ($n=2124$) i sinkbekkene (rød farge) og sourcebekkene (grønn farge) og antall registrerte vandrere mellom bekken (n= 60, 2,8 % av totalantall merkefisk). Nettomigrasjon viser nettoandelen av vandrere basert på de ulike bekkenes antall merkeindivider og for registrert antall bekkebytter ($n=60$) utgjort av 59 individer (der 1 hadde tur-retur Bjørk-/Lundbekken – Skjørdalsbekken).

Bekk	Antall merket ørret i 2018-2020	Antall ørreter utvandret til andre bekker	Andel av totalantall merkeørreter utvandret til andre bekker	Antall ørreter innvandret fra andre bekker	Netto ut-/innvandring av totalantall merkeørret	Netto ut-/innvandring av registrerte vandrere
Broskitbekken	187	4	2,1 %	10	3,2 %	10,0 %
Korsådalsbekken	281	4	1,4 %	6	0,7 %	3,3 %
Follobekken	481	13	2,7 %	18	1,0 %	8,3 %
Rossvollbekken	50	2	4,0 %	16	28,0 %	23,3 %
Skjørdalsbekken	646	21	3,3 %	5	-2,5 %	-26,7 %
Bjørk-/Lundbekken	479	16	3,3 %	5	-2,3 %	-18,3 %
Alle bekken (sum)	2124	60	2,8 %	60		

Vandringsdistanse og vandringskombinasjoner

I alt ble det registrert 19 av totalt 30 mulige (63,3 %) vandringskombinasjoner mellom de seks bekkenes munnninger (**Figur 13 og Tabell 7**). Av de 60 registrerte bekkebyttene var det et lite flertall på 34 som hadde vandret nedstrøms Verdalselva før de gikk opp i ny bekk, mot 26 som hadde tatt veien oppstrøms Verdalselva før de gikk opp i ny bekk. Den gjennomsnittlige vandringsdistansen for de 60 bekkebyttene var omtrentlig 2550 meter fra bekkemunning til bekkemunning. Den lengste vandringsdistansen ble observert for ett individ som hadde vandret fra Follobekken (source) til Brokskitbekken (sink), en vannvei på ca. 5456 meter nedstrøms Verdalselva. Den korteste vandringsveien var mellom Follobekken og Bjørk-/Lundbekken på ca. 254 meter, som så å si ligger overfor hverandre. Fra Bjørk-/Lundbekken vandret 11 individer den korte oppstrømsrekningen til Follobekken, mens 2 tok den motsatte veien.



Figur 13: Kart over samtlige vandringsruter fra **Tabell 7** nedenfor, som viser de 19 vandringskombinasjonene mellom de seks merkebekkenes munnninger de 60 vandringsregistreringene de 59 registrerte merkeørretene i 2018-2020 har foretatt. Pilenes plasseringer i kartet indikerer derfor ikke hvor i bekkene ørretene har vandret fra, men for å forenkle fremstillingen.

Tabell 7: Oversikt over registrerte vandringer mellom bekker (n=60), inkl. 1 ørret som vandret tur-retur Bjørk-/Lundbekken – Skjördalsbekken. Øverst sees en oppsummering av ut-/innvandringsantall for den aktuelle bekk: Sinkbekker (rød farge) og sourcebekker (grønn farge). Videre vises en oversikt over hvilke bekker som utvekslet de 60 registreringene fordelt på 19 ulike vandringskombinasjoner, og vandringsavstand målt i vanndistansene mellom bekkenes munnings.

Bekk	Utvandringer til andre bekker	Utvandringsandel til andre bekker	Innvandringer til andre bekker	Innvandringsandel fra andre bekker
Brokskitbekken	4	6,7 %	10	16,7 %
Korsådalsbekken	4	6,7 %	6	10,0 %
Follobekken	13	21,7 %	18	30,0 %
Rossvollbekken	2	3,3 %	16	26,7 %
Skjördalsbekken	21	35,0 %	5	8,3 %
Bjørk-/Lundbekken	16	26,7 %	5	8,3 %

Utvandret fra	Innvandret til	Antall vandringer	Andel vandringer	Vanndistanse i meter (munning til munning)	Vandringsretning i Verdalselva
Brokskitbekken	Rossvollbekken	4	6,7 %	931	Oppstrøms
Korsådalsbekken	Bjørk-/Lundbekken	1	1,7 %	3662	Oppstrøms
Korsådalsbekken	Rossvollbekken	2	3,3 %	745	Nedstrøms
Korsådalsbekken	Skjördalsbekken	1	1,7 %	1437	Oppstrøms
Follobekken	Bjørk-/Lundbekken	2	3,3 %	254	Nedstrøms
Follobekken	Brokskitbekken	1	1,7 %	5456	Nedstrøms
Follobekken	Korsådalsbekken	4	6,7 %	3884	Nedstrøms
Follobekken	Rossvollbekken	4	6,7 %	4554	Nedstrøms
Follobekken	Skjördalsbekken	2	3,3 %	2424	Nedstrøms
Rossvollbekken	Brokskitbekken	2	3,3 %	931	Nedstrøms
Skjördalsbekken	Bjørk-/Lundbekken	2	3,3 %	2233	Oppstrøms
Skjördalsbekken	Brokskitbekken	5	8,3 %	3030	Nedstrøms
Skjördalsbekken	Follobekken	7	11,7 %	2424	Oppstrøms
Skjördalsbekken	Korsådalsbekken	2	3,3 %	1437	Nedstrøms
Skjördalsbekken	Rossvollbekken	5	8,3 %	2136	Nedstrøms
Bjørk-/Lundbekken	Brokskitbekken	2	3,3 %	5269	Nedstrøms
Bjørk-/Lundbekken	Follobekken	11	18,3 %	254	Oppstrøms
Bjørk-/Lundbekken	Rossvollbekken	1	1,7 %	4357	Nedstrøms
Bjørk-/Lundbekken	Skjördalsbekken	2	3,3 %	2233	Nedstrøms

Forventet ut- og innvandring

Den forventede utvandringen fra sinkbekk til sinkbekk og fra sourcebekk til sourcebekk var mindre enn det som ble observert. Den forventede utvandringen fra sourcebekk til sinkbekk og fra sinkbekk til sourcebekk var større enn det som ble observert (**Tabell 8**). Det observerte vandringsmønsteret mellom sourcebekkene og sinkbekkene skilte seg ikke signifikant fra en tilfeldig fordeling av de utvandrende individene i kji-kvadrattesten ($X\text{-squared} = 2.2634$, $df = 1$, $p\text{-value} = 0.1325$).

Tabell 8: Krysstabell over ut- og innvandring mellom sink- og sourcebekkene ved en forventet (tilfeldig) fordeling, og den faktiske observerte fordelingen av de 60 de registrerte vandringene mellom bekker ($n=60$), inkl. 1 ørret som vandret tur-retur Bjørk-/Lundbekken – Skjördalsbekken.

Forventet (antall)	Innvandret til		
		Sink	Source
Utvandret fra	Sink	5,33	4,67
	Source	26,67	23,33
Observert (antall)	Innvandret til		
		Sink	Source
Utvandret fra	Sink	8	2
	Source	24	26

Diskusjon

I denne oppfølgingsstudien etter Nese (2019) og Lund (2020) ble det i likhet med tidligere observert høyere tettheter av ungfisk i sourcebekkene enn i sinkbekkene. Det ble funnet en svak statistisk støtte for at den månedlige overlevelsen var tetthetsavhengig og lengdespesifikk, i både source- og sinkbekkene. I sourcebekkene ble det observert at overlevelsen økte med fiskelengde, mens den avtok med fiskelengden i sinkbekkene. Det ble estimert en større utvandrigsandel fra sourcebekkene, mens intern- og tilbakevandringssannsynligheten var størst i sinkbekkene. For fisk som vandret mellom bekker, ble det observert at oppvandringssannsynligheten til sinkbekkene var større enn oppvandringen til sourcebekkene. For både source- og sinkbekkene sank vandringssannsynligheten med økende vandringsdistanse målt i vannavstanden mellom munnings via Verdalselva.

Det tas høyde for at den tredje utvalgte CAS-modellen ikke var den som oppnådde mest støtte i henhold til AICc-kriteriene, og at tekniske utfordringer og ugunstige PIT-skanneforhold kan ha påvirket dataene.

S1: Finnes det bevis for tetthetsavhengige faktorer som styrer overlevelse og vandring mellom source -og sinkbekkene i studiebekkene i Verdal?

Har sourcebekkene tetthetsavhengig overlevelse (H.1.1) og sinkbekkene tetthetsuavhengig overlevelse (H.1.2)?

Det ble påvist en svak statistisk støtte for at den månedlige overlevelsen i både source- og sinkbekkene var tetthetsavhengige, da det ble påvist en negativ korrelasjon mellom overlevelse og tettheter (**Figur 10**). Dette funnet er i tråd med Lund (2020), men ikke med Nese (2019) som kun fant belegg for tetthetsavhengig overlevelse i sourcebekkene.

Tetthetsavhengig dødelighet i ørretbekker er godt dokumentert med litteratur som indikerer tetthetsavhengighet i systemer med både lav og høy tetthet (Elliott, 1994; Lobón-Cervía et al., 2012; Vøllestad & Moland Olsen, 2008). I Lake District i England har Elliott (1989b) påvist dødeligheten for ung ørret, opptil en alder av 2+, for det meste var styrt av tetthetsavhengighet. Elliott (1989b) mente også at den tetthetsavhengige dødeligheten kunne sees som en funksjon av den initielle eggtettheten, med økt overlevelse frem til en viss eggtetthet, for deretter å avta kraftig. Suverent høyest dødelighet ble observert under den «kritiske oppsvømsperioden» (1-2 måneder) på forsommeren, deretter avtok dødeligheten utover sommeren og høsten.

I de seks Verdalsbekkene ble det observert at overlevelsen økte med individstørrelsen. Dette kan antyde at eldre årsklasser/større individer har et fortrinn i den intraspesifikke konkurransen om bekkenes ressurser, som har resultert i redusert dødelighet for større individer, mens det motsatte (økt dødelighet) ble observert for de yngre/mindre individene (Bohlin, 1977; Nordwall et al., 2001). Dette gjenspeiles også for den estimerte gjenfangstsannsynligheten i både source- og sinkbekkene, der gjenfangstsannsynligheten også økte med fiskelengde (**Figur 9**). Ergo, et individ som er i live har større sannsynlighet for å bli gjenfanget. Et mer «interessant» og overraskende funn er imidlertid at den observerte dødeligheten økte med fiskelengde i sinkbekkene, noe som kan tyde på at habitatene i sinkbekkene ikke er tilstrekkelige nok etter hvert som fisken vokser til. Det kan derfor tenkes

at veksten og overlevelsen i sinkbekkene i større grad blir begrenset av abiotiske og biotiske faktorer, som eksempelvis temperatur og næringstilgang (Bærum et al., 2013).

Vøllestad og Moland Olsen (2008) fant en negativ korrelasjon mellom overlevelse og ungfisktetthet i studiebekker med innlandsørret med en ungfisktetthet på 0,2-0,8 ungfisk m², ikke helt ulikt tetthetene i denne studiens sinkbekker (0,06-0,7 ungfisk m²). I Vøllestad og Moland Olsen (2008) studie ble det også påvist at den tetthetsavhengige dødeligheten var avgjørende under gunstige forhold (ingen tørke), men at tetthetsuavhengige faktorer som ugunstige forhold (blant annet tørke) påvirket dødeligheten. De svært varme sommermånedene i 2018 ble av Nese (2019) antatt å ha påvirket de seks studiebekkenes tilgjengelige areal som følge av tørke, og dermed den tetthetsavhengige konkurransen. Han mente at dette kan ha medført økt dødelighet i 2018. Richenberg (2019) observerte at andelen >0+ høsten 2018 i samtlige sourcebekker (Follobekken, Skjördalsbekken, Bjørk-Lundbekken) var svært lav sammenlignet med 0+, og antok at de eldre årsklassene kunne ha utvandret fra bekkene. Det kan derfor tenkes at dette har medført sterke årsklasser av 1+, som igjen kan ha undertrykket 0+-årsklassene i sourcebekkene i 2019. I 2020 kan dette ha gitt grobunn for mindre årsklasser av 1+ og sterke 0+ årsklasser i sourcebekkene. Dette stemmer godt med de høye tetthetene av mindre fiskestørrelser i 2020, særlig i sourcebekkene Skjördalsbekken og Follobekken (**Figur 8**), og med Pedersen (2021), som fant en overvekt av 0+ i disse bekkene. Intrakohortkonkurranse (Bohlin, 1977; Nordwall et al., 2001) kan antagelig ha påvirket den tetthetsavhengige dødeligheten som er funnet i denne studien.

Slutten av mai og store deler av juni 2020 var i Trøndelag usedvanlig tørr og varm ifølge flere lokale som ble påtruffet under skanning med bærbar PIT-antenne i månedsskiftet juni/juli. Under PIT-skanningen var det svært lav vannstand i bekkene, der de nevnte observasjonene stemmer godt med loggingene av dybde og vanntemperatur (**Figur 5**).

Det kan spekuleres i at fisk merket en snau måned i forveien (slutten av mai), kan ha vært ekstra sårbar for den langvarige varmeperioden og redusert vannføring (tørke) f.eks. (Elliott et al., 1997; Jespersen et al., 2021; Vøllestad & Moland Olsen, 2008). Overlevelsen ved PIT-merking av laksefisk er generelt svært høy, men særlig de minste (0+) kan antagelig være mer sårbar under tørke og ekstra utsatt for predasjon (Brown et al., 2013). I Verdalsbekkene er det flere potensielle predatorer som eksempelvis mink (*Neovison vison*), oter (*Lutra lutra*) og gråhegre (*Ardea cinerea*) (Artsdatabanken, 2021). I feltperioden til Lund (2020) ble det observert spor etter både mink og oter, deriblant flere bitemerker på fisk. Lund (2020) har

også fått bekreftet av Nese (2019) at det året før ble observert flere PIT-merker i fiskeblod på land. Predasjon kan dermed ikke utelukkes med hensyn til dødeligheten i de seks studiebekkene. I en studie av Heggenes og Borgstrøm (1988) fant de at minkpredasjon på ung ørret kunne medføre en dødelighetsrate på 0,8 i løpet av noen dager i de minste bekkene under lav vannføring. Dødelighet grunnet mink kan derfor være svært betydelig om denne er til stede. Oter (Jacobsen, 2005) og hegre (Richard et al., 2015) kan også bidra til økt dødelighet, og det kan derfor antas at predasjon kan påvirke dødeligheten i Verdalsbekkene, særlig under ugunstige værforhold som tørke, og ved fravær av prefererte karpefisker – som er dårligere svømmere enn laksefisk (Heggenes & Borgstrøm, 1988; Jacobsen, 2005)

Funnene i denne studien indikerer en støtte for H1.1 om at «overlevelsen i sourcebekkene er tetthetsavhengig». H1.2: «Sinkbekkene har tetthetsuavhengig overlevelse» ble derimot ikke støttet, da det også i sinkbekkene tyder på en tetthetsavhengig overlevelse, og ikke en tetthetsuavhengig overlevelse slik hypotese H1.2 tok utgangspunkt i.

Har sourcebekkene tetthetsavhengig vandring (H1.1), og sinkbekkene tetthetsuavhengig vandring (H1.2)?

Vandringsresultatene indikerte at utvandringssannsynligheten var større i sourcebekkene (66 %) enn i sinkbekkene (50 %), men det lot seg dessverre ikke gjøre å teste ut effekter av tetthet, eller andre miljøkovariater, for vandringsparameterne i CAS-modelleringen. Konfidensintervallene var også store, særlig for sinkbekkene, noe som medfører at resultatene for vandring ikke var sterke. Det ble funnet en tetthetsavhengig dødelighet også i sinkbekkene, der dødeligheten økte med lengde, noe som trolig medfører et større utvandringssmotiv også for større individer. En større utvandringssannsynlighet i sourcebekkene kan antagelig sees i lys av den økte overlevelsen for større individer, noe som kan indikere at mindre individer i større grad taper den intraspesifikke konkurransen (Bohlin, 1977; Nordwall et al., 2001), og dermed blir tvunget til å utvandre. Allikevel kan det antas at også intrakohortkonkurranse er av betydning i sinkbekkene der fiskens gjennomsnittslengder generelt var størst. Utvandringssannsynligheten i sourcebekkene kan antagelig også sees i sammenheng med en større produksjon av ungfisk, deriblant smolt. Jonsson og Sandlund (1979) fant eksempelvis at en del ørret utvandret fra bekkene til den større innlandselva Søre Osa, i løpet av sitt første leveår. En større andel ørret kan derfor ha utvandret fra sourcebekkene til Verdalselva, noe som også vil stemme godt med Nese (2019) og Richenberg (2019) sine antagelser om en større utvandring av >0+ i sine feltperioder.

At internvandringssannsynligheten i sinkbekkene var større enn i sourcebekkene kan indikere dårligere habitatforhold i sinkbekkene, som ved en generelt lavere overlevelsessannsynlighet skaper et motiv for mer vandring. Da dødeligheten økte med økende fiskelengde i sinkbekkene, kan dette tyde på at større individer er mer utsatt for å «vokse seg ut av bekken», og dermed har et større vandringsbehov sammenlignet med sourcebekkene. Selv om overlevelsen i sinkbekkene var større for mindre individer enn for større individer, kan det nok antas at interkohort-konkurransen medfører et større vandringsbehov også for mindre individer. Det kan i tillegg tenkes at det har vært en økt sannsynlighet for deteksjon i sinkbekkene under skanningen med bærbar PIT-antenne. Dette skyldes at disse bekkene er kortere og at større deler av bekkene er blitt gjennomgått med bærbar PIT-antenne.

En større tilbakevandringsandel til sinkbekkene enn i sourcebekkene kan trolig sees i lys av den større internvandringssannsynligheten i sinkbekkene. En mulig forklaring er at fisken i sinkbekkene i større grad flytter mer på seg, og at de derfor har en større sannsynlighet for å vandre ut av bekken, for deretter å vandre tilbake igjen. Det kan tenkes at vandringen blir påvirket av eksempelvis redusert næringstilgang og tørke, noe som vil kunne forsterke den tetthetsavhengige konkurransen under ugunstige forhold.

Da det ikke lot seg gjøre å teste tetthetseffekter og andre miljøkovariater, i tillegg til store konfindensintervaller, er resultatene for vandring svake. En større utvandringsandel fra sourcebekkene enn i sinkbekkene kan gi en indikasjon på at source- og sinkbekkene bærer preg av tetthetsavhengig vandring, noe som indikerer støtte til H1.1: «Sourcebekkene har tetthetsavhengig vandring». H1.2: «Sinkbekkene har tetthetsuavhengig vandring» får dermed ikke støtte. Det kan tenkes at en større internvandring og tilbakevandring i sinkbekkene indikerer tetthetsavhengighet i begge systemene, men dette må ansees som spekulasjoner til sikrere analyser der tetthet- og lengdeeffekter foreligger.

S2: Finnes det bevis for en source-/sinkdynamikk mellom bekkene i Verdalsvassdraget?

Vandrer ungfisk av ørret fra bekker med høye tettheter og god habitatkvalitet (H2.1) til bekker med lave tettheter og dårligere habitatkvalitet (H2.2)?

Det ble påvist noen tydelige og interessante mønstre for ungfisk av ørret som byttet bekk. Det må tas i betraktning at utvalget på de 60 mellombekk-vandringene var lavt (2,8 %), gitt et totalantall på 2124 PIT-merkefisk. Funnene fra mellombekk-vandringene viste at sourcebekkene med høyest tettheter hadde en betydelig høyere utvandringsandel og dermed negativ nettoinnvandring, mens sinkbekkene med lavest tettheter hadde en tydelig positiv nettoinnvandring, da de mottok mange av sourcebekkenes utvandrere. Dette er akkurat i tråd med teoriutgangspunktet om at sourcesystemene med bedre habitatkvalitet produserer overskuddsindivider som utvandrer til sinksystemene med dårligere habitatkvalitet (Hanski & Gaggiotti, 2004; Pulliam, 1988). For 2019-2020 regnet også Lund (2020) ut nettoinnvandring og -utvandring, men tok da utgangspunkt i bekkens totalantall av PIT-merkede individer. I denne studien er også andelen av de registrerte mellombekk-vandrerne (n=60) inkludert, for tydeligere å vise forskjellene mellom vandrerne som faktisk er registrert i source-sinkperspektivet som er lagt til grunn. Begge metodene gjenspeiler allikevel bekkenes forholdsmessige rangeringer av nettoinnvandring og -utvandring.

Skjördalsbekken hadde i likhet med feltperioden til Lund (2020), denne studiens høyeste tettheter, og skilte seg særlig ut som en overskuddsbekk under feltperioden i 2020-2021. Særlig i det nyrestaurerte området i stasjon 1 og 2 ble det observert høye tettheter høsten 2020. Dette er en forskjell fra feltperioden til Lund (2020), da Skjördalsbekken kunne vise til tredje laveste nettomigrasjon. De høye tetthetene i den nederste delen (stasjon 1 og 2) kan dermed muligens forklare hvorfor Skjördalsbekken i denne studien har flest utvandrere og lavest nettoinnvandring. Bjørk-/Lundbekken var bekkene som i 2019-2020 markerte seg som en overskuddsbekk, mens i denne studien hadde nest lavest nettoinnvandring. Follobekken hadde også en høy utvandringsandel bekkebyttere, men hadde i motsetning til de andre sourcebekkene en positiv nettoinnvandring, og inntok dermed en mellomstilling. En mulig forklaring på Follobekkens positive nettoinnvandring er den korte avstanden (254 m) oppstrøms til Bjørk-/Lundbekken, der sistnevntes største utvandringsandel (18,33 %) vandret til nettopp Follobekken. Dette kan trolig sees i sammenheng med sannsynligheten for at oppvandring til source- og sinkbekkene sank med vandringsdistansen, men at oppvandringssannsynligheten til sinkbekkene var signifikant høyere (**Figur 12**). Isolert sett

kan dette tyde på at den tetthetsavhengige konkurransen er større i Bjørk-/Lundbekken enn i Follobekken. Dette antok også Lund (2020) i 2020, og ved hans feltarbeid i 2019 var det også høye tettheter av 0+ i Bjørk-/Lundbekken.

Samtlige sinkbekker kunne i denne studien vise til en positiv nettoinnvandring, da de mottok flere individer enn de sendte ut, og dermed oppfylte kriteriene for source-sinkhypotesene (Hanski & Gaggiotti, 2004; Pulliam, 1988). Dette i motsetning til da Lund (2020) fant at Korsådalsbekken hadde en negativ nettoinnvandring, og dermed ikke oppfylte source-sinkkriteriene. En mulig forklaring på at Korsådalsbekken kom annerledes ut i denne studien, kan skyldes lavere fisketettheter og manglende skanning med bærbar PIT-skanner i januar. Rossvollbekken kom også i denne studien ut som bekken med desidert lavest tettheter og størst positiv nettoinnvandring, med en innvandringsandel på 26,7 % av samtlige registrerte. Den nyrestaurerte Broskitbekken hadde også en positiv nettoinnvandring, men en relativ nedgang sammenlignet med Lund (2020).

Den utførte kji-kvadrattesten indikerte at vandringene mellom sourcebekkene og sinkbekkene ikke skilte seg signifikant fra en estimert tilfeldig fordeling av individene som vandret mellom bekkene. Dette er noe overraskende sett i lys av funnene i Lund (2020), som fikk et signifikant avvik fra en tilfeldig fordeling, og som spekulerte i at vandringsavstand var av betydning. Resultatene fra min studie indikerte at økende vandringsavstand reduserte oppvandringssannsynligheten til både source- og sinkbekkene, men at oppvandringssannsynligheten til sinkbekkene var signifikant større for de registrerte individene som byttet bekk. Dette er en observasjon som står i kontrast til kji-kvadrattesten, og dermed taler for en mer målrettet vandring til sinkbekkene. Vandringsdistansen er interessant da de tre sourcebekkenes munnings ligger lengst oppstrøms blant de seks studiebekkene ved Verdalselva, mens de tre sourcebekkene ligger lengst nedstrøms Verdalselva. Avstanden mellom sourcebekkenes munnings er derfor betydelig kortere enn avstanden til sinkbekkene. I denne studien ble det funnet at gjennomsnittsdistansen for de 60 registrerte vandringene (59 individer) var på 2550 meter via Verdalselva fra bekkemunning til bekkemunning, noe som er betydelig og tyder på at ørreten ikke tilfeldig svømmer opp i nærmeste bekk. Fra forskning på metapopulasjoner i USA har Kazyak et al. (2016) rapportert at bekkerøye (*Salvelinus fontinalis*) svært sjelden beveger seg innover i andre bekkesystemer, men at kortere vandring mellom bekkene og hovedelven forekommer oftere.

Litteraturen om vandringsavstand for såpass unge årsklasser (0+ - >1+) som dominerer i Verdalsbekkene er ellers tilsynelatende svært begrenset. Fra høyereliggende skogsområder i Spania fant Aparicio et al. (2018) at ørret (fra 1+ og 120 mm) i mindre elvesystemer i hovedsak ikke vandret lengre enn 100 meter, men i enkelte delpopulasjoner ble vandringslengder opp mot 540 meter registrert. Delpopulasjonene som vandret mest, besto av gjennomgående større individer med hurtigere vekst. Lignende funn er også gjort av Heggenes et al. (2007) med da for interntvandrende ørret i innlandselven Måna ved Rjukan. Merkeørretene med gjennomsnittslengder på 185-222 mm var i stor grad svært stasjonære, men vandringer opp imot 3294 meter ble observert for ett individ. Til sammenligning vandret ett individ i min studie 5456 meter.

Funnene basert på mellombekk-vandrere indikerer derfor støtte for hypotese H2.1: «at ungfisk av ørret vandrer fra bekker med høye tettheter og god habitatkvalitet». H2.2: at ungfisk av ørret vandrer til bekker med lave tettheter og dårligere habitatkvalitet», gis dermed delvis støtte med en tydelig positiv nettomigrasjon. Årsklassesvingninger og dermed den intraspesifikke konkurransen i ørretbekker er kjent for å ha store svingninger (Bohlin, 1977; Nordwall et al., 2001), noe som helt klart kan ha påvirket funnene som er gjort når utvalget er såpass begrenset. Svært mye nedetid for de stasjonære PIT-antennene er også en åpenbar svakhet, da omfanget av mellombekk-vandring trolig er kraftig underestimert – i tillegg til at det kan medføre bias-forskjeller bekkene imellom, hvis nedetiden har vært ulik. Funnene er imidlertid interessante, der flere og sikrere registreringer i påfølgende studier vil kunne fremskaffe bedre analyser. Gjennomsnittslengden for de registrerte vandrerne var 88 mm (TL) ved PIT-merking, og dermed helt likt med all merket fisk. Da vandringene har skjedd etter merking er det åpenbart at disse nok var større ved vandringstidspunktet. Det kan derfor være viktig i påfølgende studier å få frem sammenhengen mellom fiskelengde, vandringsdistanse og vandringstidspunkt for tydeligere svar.

Metodeevaluering og påvirkningsfaktorer

Elfiske foregikk etter den standardiserte fremgangsmetoden etter Bohlin et al. (1989), og ble i stor grad gjennomført av undertegnende og medstudent Emilie Pedersen. Under innsamling av merkefisk på våren, fikk vi opparbeidet erfaring og et effektivt samspill, slik at effektiviteten under tetthetsfiske og merkingen på høsten ble god. Under det intensive feltarbeidet på høsten ble det i tillegg tetthetsfisket i syv andre bekker som inngikk i

Pedersens masteroppgave (Pedersen, 2021). I denne perioden delte vi av og til opp i to elfiskelag ledet av hver sin masterstudent, hvor vi fikk stor hjelp av lokale ildsjeler. Samtlige fungerte som ekstrahovere, men fikk også prøve seg med elfiskeapparatet i enten andre eller tredje runde. Det kan derfor tenkes at fangsteffektiviteten kan ha blitt litt redusert, både med hensyn til hoving og føring av elfiskeapparat, da antagelig flere fisk unnslapp. I enkelte bekkestrekninger som i de nedre delene av Follobekken, Skjördalsbekken og Bjørk-/Lundbekken er det innimellom svært tettvekst vegetasjon, ansamlinger av død ved, og finsedimenter som reduserer sikt. Disse faktorene kan derfor sannsynligvis ha resultert i redusert fangbarhet under elfisket (Bohlin et al., 1989), herunder gjenfangst av merkeindivider, samt under skanningen med bærbar PIT-skanner.

Mye nedetid for de stasjonære PIT-stasjonene har sannsynligvis medført at en betydelig andel utvandrende og innvandrende individer ikke har blitt detektert, og at man under feltperioden i mai 2020 til januar 2021 ikke har oppdaget interessante vandringsmønstre. Høsten 2020 burde det vært muligheter for registreringer av tilbakevandrende gytefisk, ettersom 2017-2016-årgangen (1+ og 2+) merket under feltarbeidet til Nese (2019) i 2018, ville vært 3 og 4 år gamle i 2020, og kanskje kjønnsmoden gytefisk. Lund (2020) anslo at nedetiden til de stasjonære PIT-antennene var på 40-50 % under datainnsamlingen i 2019-2020, mens nedetiden i denne studien er høyst usikker. Antagelig er det betydelig mer nedetid i denne studien, da det kun er registrert 60 mellombekk-vandrere mot 51 registrert av Lund (2020) året før. Eksempelvis ble kun 23 unike individer detektert av de stasjonære PIT-antennene i perioden 28.05.2020 til 24.09.2020, mot 139 året før. Med to runder med den bærbare PIT-antennen sommeren 2020 og vinteren 2021 ble det også færre runder enn året før, da det ble foretatt tre runder. Lund (2020) merket 746 individer fordelt på tre merkeperioder, mens det i denne studien ble merket 796 fordelt på to merkeperioder (inkl. tetthetsfiske). I oktober 2020 ble det riktignok tetthetsfisket i Brokskitbekken st. 4, Skjördalsbekken st. 5 og Bjørk-/Lundbekken st. 5, men disse utgjør bare et lite utvalg av alle bekkestasjonene. Med andre ord har det også vært en redusert sannsynlighet for gjenfangst av PIT-merket fisk.

Juni 2020 var usedvanlig varm og tørr i Verdal noe undertegnede under første PIT-skanning i månedsskifte juni/juli 2020 fikk bekreftet av flere lokale eldre, som sa de ikke kunne minnes en slik varmeperiode de siste tiårene. Dette stemmer godt med observasjoner i felt og med vanndybde- og temperaturloggen (**Figur 5**). Svært mange PIT-deteksjoner ble oppfattet som dødfunn da de enten ble registrert på tørrlagt grunn (åpenbare dødfunn) og i områder man

skulle forventet at en fluktrespons ville gitt utslag på den bærbare PIT-skanneren. Dette er i tråd med Linnansaari et al. (2007) og Saboret et al. (2021), som hevder at levende PIT-merkeindividers bevegelser oppfattes, noe som samsvarer godt med inntrykket fra den bærbare PIT-skanningen i sommerperioden. I PIT-merkestudier av ørret anslo Saboret et al. (2021) at så mye som 80 % av registreringene etter en toårig merkestudie kunne være oppsamlede PIT-merker etter død fisk, basert på manglende fluktrespons fra fisken. Dette funnet er ikke overraskende og kan potensielt være en stor feilkilde om det ikke korrigeres for i studiebekkene i Verdal. Allikevel er det ikke usannsynlig at svært mange individer kan ha vandret ut i Verdalselva, og at inntrykket av dødeligheten ved bærbar PIT-skanning ikke gjenspeiler den faktiske overlevelsen.

Den andre PIT-skanningen ble utført nest siste uke i januar, da bekkene i stor grad var belagt med is og snø, hovedsakelig i de sakterennende partiene og de dype kulpene. Innimellom var det tykke lag med is og snø, og luftlommer på anslagsvis 20 cm. I perioder der det gikk lang tid mellom funnene ble det derfor mistenkt at deteksjonsevnen var for dårlig. Imidlertid fant Linnansaari et al. (2007) at deteksjonseffektiviteten ved bærbar PIT-skanning er gjennomgående god også under vinterlige forhold. I Linnansaari et al. (2007) sin studie ble PIT-merker (23 mm) funnet med stor nøyaktighet gjennom lag av is, snø, stein og tre opptil en deteksjonsavstand på 90 cm. Det kan derfor tenkes at deteksjonsevnen var god i mitt studie, men det kan heller ikke utelukkes at det særlig i de dypeste partiene kan ha vært redusert deteksjonsevne. De ugunstige vinterforholdene gjorde det ekstra krevende å skille potensielt levende individer fra løstliggende merker (dødfunn). En del steder ble det forsøkt å frembringe en fluktrespons fra fisken ved kraftige tramp i islagene, for å se om dette ga utslag på PIT-skanneren, som oftest uten hell. En mulig forklaring på manglende fluktrespons kan være at ung ørret (<25 cm) under lave vintertemperaturer beveger seg svært lite ved dagslys, og at de gemmer seg i substratet hvor det er mulig (Heggenes & Dokk, 2001). Da Korsådalsbekken som siste bekk, skulle skannes i januar ble det oppdaget at PIT-skannerapparatet ikke fungerte. Apparatet ble forsøkt reparert i felt, men til ingen nytte. Den fraværende vinterskanningen av sinkbekken Korsådalsbekken kan derfor påvirke resultatene fra denne bekken, og dermed dataene for source-/sinkstrukturen som er lagt til grunn.

Virkningen av redusert deteksjonssannsynlighet har mest sannsynlig innvirket på de statistiske analysene som er lagt til grunn. En annen faktor som kan ha innvirket på resultatene i analysene av dødeligheten, er utvandring av individer som senere ikke blir

detektert. En svakhet med årets statistiske analyser er at det ikke lyktes å få til en ønsket CAS-modell, som var bedre egnet til å belyse studiens problemstillinger. Valget falt dermed på den utvalgte tredjemodellen, som kun belyste den månedlige overlevelsen som en funksjon av tetthet og fiskelengde. For vandrings sannsynlighet lyktes det ikke å få til tetthet eller lengdeeffekter, noe som medførte at spørsmålet om tetthetsavhengig eller tetthetsuavhengig vandring ble mer utfordrende å besvare. Sannsynligvis vil de statistiske analysene bli bedre og sikrere etter hvert som mer data blir tillagt. Allikevel understrekes viktigheten av å hensynta mulige feilkilder, slik at dataene på sikt blir best mulig.

Konklusjon

Funnene i denne studien indikerer at tetthetsavhengighet er av betydning i de seks studiebekkene i Verdal, både i source- og sinkbekkene, men den statistiske støtten er svak. Hypotesen om en tetthetsavhengig overlevelse i sourcebekkene ble imidlertid støttet, mens hypotesen om tetthetsuavhengig overlevelse i sinkbekkene ble ikke støttet. Den månedlige overlevelsen indikerer derfor en tetthetsavhengig overlevelse i både source- og sinkbekkene, i likhet med fjorårets funn av Lund (2020). I sourcebekkene økte overlevelsen som funksjon av fiskelengde, mens dødeligheten økte med fiskelengde i sinkbekkene. Dette kan indikere at habitatforholdene i sinkbekkene ikke er tilstrekkelige etter hvert som fisken vokser til. Det ble påvist ulike vandringsmønstre i source- og sinkbekkene, med størst utvandringssannsynlighet fra sourcebekkene, men større intern- og tilbakevandringssannsynlighet i sinkbekkene. Disse funnene kan indikere en tetthetsavhengig vandring, men må ansees som for svake til å bekrefte hypotesene om at vandringsmønstrene er tetthetsavhengige eller tetthetsuavhengige.

Det ble funnet belegg for å støtte hypotesen om at overskuddsindivider av ung sjørørret vandret fra bekker med høyere tettheter (source) til lavere tettheter (sink). En større andel ung sjørørret vandret fra bekker med høy tetthet til bekker med lavere tetthet.

Oppvandringssannsynligheten til source- og sinkbekkene sank med vandringsavstand, der oppvandringssannsynligheten til sinkbekkene var størst. Disse observasjonene taler derfor for source-sinkteorien som er lagt til grunn for denne studien, der vandringen mellom bekker trolig er underestimert. Kunnskapen om vandringsdynamikken for så ung sjørørret er tilsynelatende svært begrenset, og derfor viktig og interessant å forske videre på.

Konsekvenser for forvaltning og habitatrestaurering

Fra et forvaltningsmessig perspektiv kan funnene i denne studieserien være med på å belyse mindre bekkers betydning for sjørørret, fra ungfisk til voksen fisk. For ungfisk av sjørørret er tetthetsavhengig konkurranse av betydning for overlevelse, vekst og vandringsmønstre.

I tillegg kommer påvirkningen fra tetthetsuavhengige abiotiske og biotiske faktorer.

Habitatforringelse av norske laksefiskvassdrag er en stor utfordring i seg selv, men trolig vil eskalerende klimautfordringer medføre en ytterligere belastning. Det blir derfor enda viktigere å avbøte på menneskeskapte inngrep, for å sikre at gyte- og oppvekstforholdene til migrerende laksefisk, herunder sjørørret, blir så gode som mulig.

Kunnskapen fra denne og lignende studier bør derfor tas i betraktning i forbindelse med den nye nasjonale restaureringsstrategien, i tråd med føringene fra Vanndirektivet. De mindre sjørørretbrikkene kan trolig spille en viktig rolle for å nå målet om at 15 % av norske forringede vassdrag skal restaureres. Siden det er FNs restaureringstiår (2021-2030) er trolig ordtaket «mange bekker små utgjør en stor å» svært passende i den videre forvaltningen av den svært populære sjørørreten.



Bilde 10: Et «litt» større eksemplar – størrelsen ved PIT-merking tatt i betraktning. Her sees gyteklar sjørørret på vei opp Skjördalsbakkens nyrestaurerte parti (andre stasjon) en oktoberdag i 2020. Kanskje blir ett eller flere PIT-merkeindivider av dette kaliberet detektert i Verdalsbakkene en gang?

Videre anbefalinger

- De stasjonære PIT-leserne er svært viktige for å oppdage ut- og innvandring fra bekkene. Særlig viktig er det at de er operative når en kan forvente vandring: som ved smoltutvandring på våren, som respons på abiotiske faktorer (temperatur og vannstand), og for gytevandringen om høsten. Det kan derfor være lurt å få kontrollert at PIT-leserne er operative med jevnere mellomrom.
- Skanning med bærbar PIT-antenne er viktig for å kunne oppdage merkefiskens vandringer som ikke de stasjonære PIT-antennene har forutsetninger for å oppdage. Det kan derfor anbefales å få til flere slike PIT-skanninger enn hva som ble gjort i denne studien, og sikres at PIT-skanningene blir foretatt under gunstige forhold.
- I enkelte partier av bekkene er det forholdsvis mange løstliggende PIT-merker i bekkebunnen, også på tørrlagte områder, som fort kan medføre overestimering av overlevelse om de ikke hensyntas. Det er derfor viktig å få skannet hele bekkebredden og registrere antatte dødfunn med GPS-posisjon fra håndholdt GPS. Antatte dødfunn kan derfor lettere sammenlignes for sikrere vurderinger av dødelighet i ettertid.
- Det er blitt påvist at den unge sjørreten bytter bekker i de seks studiebekkene og at enkelte kan vandre langt. Ved tetthetsfiske i de andre av Verdalsvassdragets trettitalls bekker bør derfor fangstene undersøkes med håndholdt PIT-skanner. Kanskje kan det også vurderes å gjøre grundigere undersøkelser med eksempelvis bærbar PIT-skanner?

Litteratur

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on automatic control*, 19 (6): 716–723.
- Anon. (2019). *Klassifisering av tilstanden til 430 norske sjørretbestander*: Vitenskapelig råd for lakseforvaltning.
- Aparicio, E., Rocaspana, R., de Sostoa, A., Palau-Ibars, A. & Alcaraz, C. (2018). Movements and dispersal of brown trout (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) in Mediterranean streams: influence of habitat and biotic factors. *PeerJ*, 6: e5730-e5730. doi: 10.7717/peerj.5730.
- Artsdatabanken. (2021). Artskart. Tilgjengelig fra: <https://artskart.artsdatabanken.no/> (lest 26.11.2021).
- Berg, O. K., Bremset, G., Puffer, M. & Hanssen, K. (2014). Selective segregation in intraspecific competition between juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Ecol Freshw Fish*, 23 (4): 544-555. doi: 10.1111/eff.12107.
- Bergan, M. (2013). Sjørret i Trondheimsfjorden ; en utdøende ressurs . Hva betyr bekker for sjørreten ? Fra Ranheim til Lade og Nidelva. *Vann*, 48 (2): 175-190.
- Bergan, M. & Nøst, T. (2017). *Tapt areal og produksjonsevne for sjørretbekker i Trondheim kommune*. NINA Rapport 1354. Trondheim: NINA. Tilgjengelig fra: <https://brage.nina.no/nina-xmlui/handle/11250/2446250> (lest 15.10.2021).
- Berger, H. M., Bergan, M. A. & Paulsen, L. I. (2007). *Bunndyr, vannkvalitet og fisk i bekker i Verdal og Levanger, Nord-Trøndelag 2007*. Rapport Nr 5 – 2007: Berger feltBIO.
- Berger, H. M. & Bremset, G. (2011). *Status for laksebestanden i Verdalselva. Vurderinger av produksjonspotensial basert på ungfiskundersøkelser og bonitering*: Norsk institutt for naturforskning.
- Bohlin, T. (1977). Habitat Selection and Intercohort Competition of Juvenile Sea-Trout *Salmo trutta*. *Oikos*, 29 (1): 112-117. doi: 10.2307/3543300.
- Bohlin, T., Hamrin, S., Heggbergert, T. G., Rasmussen, G. & Saltveit, S. J. (1989). Electrofishing: theory and practice with special emphasis on salmonids. *Hydrobiologia*, 173 (1): 9-43. doi: 10.1007/BF00008596.
- Bohlin, T., Pettersson, J. C. E. & Johnsson, J. I. (2002). Is selection for territorial aggression in brown trout density-dependent? *Journal of fish biology*, 60 (5): 1335-1337. doi: 10.1006/jfbi.2002.1933.
- Bremset, G. & Hegggenes, J. (2001). Competitive interactions in young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in lotic environments. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 75: 127-142.
- Brown, R. S., Oldenburg, E. W., Seaburg, A. G., Cook, K. V., Skalski, J. R., Eppard, M. B. & Deters, K. A. (2013). Survival of seaward-migrating PIT and acoustic-tagged juvenile Chinook salmon in the Snake and Columbia Rivers: an evaluation of

- length-specific tagging effects. *Animal Biotelemetry*, 1 (1): 8. doi: 10.1186/2050-3385-1-8.
- Bærum, K. M., Haugen, T. O., Kiffney, P., Moland Olsen, E. & Vøllestad, L. A. (2013). Interacting effects of temperature and density on individual growth performance in a wild population of brown trout. *Freshw Biol*, 58 (7): 1329-1339. doi:10.1111/fwb.12130.
- Carpenter, S. R., Stanley, E. H. & Vander Zanden, M. J. (2011). State of the World's Freshwater Ecosystems: Physical, Chemical, and Biological Changes. *Annual review of environment and resources*, 36 (1): 75-99. doi: 10.1146/annurev-environ-021810-094524.
- Cooper, A. & Mangel, M. (1999). The dangers of ignoring metapopulation structure for the conservation of salmonids. *Fishery Bulletin*, 97: 213-226.
- Crisp, D. T. (1993). The environmental requirements of salmon and trout in fresh water. *Freshwater Forum*, 3 (3): 176-202.
- Dieperink, C., Pedersen, S. & Pedersen, M. I. (2001). Estuarine predation on radiotagged wild and domesticated sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts: Estuarine predation on smolts. *Ecology of freshwater fish*, 10 (3): 177-183. doi: 10.1034/j.1600-0633.2001.100307.x.
- Direktoratet for naturforvaltning. (2002). *Slipp fisken fram! : fiskens vandringsmulighet gjennom kulverter og stikkrenner*, b. 22-2002. Trondheim: Direktoratet for naturforvaltning. Tilgjengelig fra: <https://www.miljodirektoratet.no/globalassets/publikasjoner/dirnat2/attachment/385/dn-handbok-22-2002.jpg.pdf> (lest 14.11.2021).
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M. L. J., et al. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol. rev*, 81 (2): 163-182. doi: 10.1017/S1464793105006950.
- Elliott, J. M. (1989a). The critical-period concept for juvenile survival and its relevance for population regulation in young sea trout, *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology*, 35 (sA): 91-98. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03049.x>.
- Elliott, J. M. (1989b). Mechanisms Responsible for Population Regulation in Young Migratory Trout, *Salmo trutta*. I. The Critical Time for Survival. *The Journal of animal ecology*, 58 (3): 987-1001. doi: 10.2307/5137.
- Elliott, J. M. (1994). *Quantitative ecology and the brown trout*. Oxford series in ecology and evolution. Oxford: Oxford University Press.
- Elliott, J. M., Hurley, M. A. & Elliott, J. A. (1997). Variable Effects of Droughts on the Density of a Sea-Trout *Salmo trutta* Population Over 30 Years. *The Journal of applied ecology*, 34 (5): 1229-1238. doi: 10.2307/2405234.
- Esdar, L. C. R. (2019). *Spatial variation in benthic macroinvertebrate community structures in tributaries of Verdal river : effects of biotic and abiotic environmental factors and restoration measures*: Norwegian University of Life Sciences, Ås.

- Falke, J. & Fausch, K. (2010). From Metapopulations to Metacommunities: Linking Theory with Empirical Observations of the Spatial Population Dynamics of Stream Fishes. I: b. 73, s. 207-233.
- Finstad, B. & Bjørn, P. (2011). Present Status and Implications of Salmon Lice on Wild Salmonids in Norwegian Coastal Zones. I, s. 279-305.
- Forskrift om fiske etter anadrome laksefisk i sjøen. (2021). *Forskrift om fiske etter anadrome laksefisk i sjøen av 15.mars 2021 nr. 797*. Tilgjengelig fra: <https://lovdata.no/dokument/SF/forskrift/2021-03-15-797> (lest 17.11.2021).
- Gibbons, J. W. & Andrews, K. M. (2004). PIT Tagging: Simple Technology at Its Best. *Bioscience*, 54 (5): 447-454. doi: 10.1641/0006-3568(2004)054[0447:PTSTAI]2.0.CO2.
- Griffith, M. B. & McManus, M. G. (2020). Consideration of spatial and temporal scales in stream restorations and biotic monitoring to assess restoration outcomes: A literature review, part 2. *River Res Appl*, 36 (8): 1398-1415. doi: 10.1002/rra.3694.
- Halleraker, J. H. (2020). nasjonale laksevasdrag. I: *Store norske leksikon*. Tilgjengelig fra: https://snl.no/nasjonale_laksevasdrag (lest 28.07.2021).
- Halleraker, J. H. (2021). EUs vanndirektiv. I: *Store norske leksikon*. Tilgjengelig fra: https://snl.no/EUs_vanndirektiv.
- Hamann, E. J. & Kennedy, B. P. (2012). Juvenile dispersal affects straying behaviors of adults in a migratory population. *Ecology*, 93 (4): 733-740. doi: 10.1890/11-1009.1.
- Hanski, I. A. & Gaggiotti, O. E. (2004). *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. San Diego: Elsevier Science & Technology.
- Haugen, T. O., Winfield, I. J., Vøllestad, L. A., Fletcher, J. M., James, J. B. & Stenseth, N. C. (2007). Density Dependence and Density Independence in the Demography and Dispersal of Pike over Four Decades. *Ecological monographs*, 77 (4): 483-502. doi: 10.1890/06-0163.1.
- Haukland, J. H., Andreassen, S. A. & Rikstad, A. (1986). *Fisk og forurensning i sidebekkene til Verdalselva*. Rapport nr. 2 -1986. Steinkjer: Fylkesmannen i Nord-Trøndelag.
- Heggenes, J. & Borgstrøm, R. (1988). Effect of mink, *Mustela vison* Schreber, predation on cohorts of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *S. trutta* L., in three small streams. *Journal of Fish Biology*, 33 (6): 885-894. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05536.x>.
- Heggenes, J., Baglinière, J. L. & Cunjak, R. A. (1999). Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of freshwater fish*, 8 (1): 1-21. doi: 10.1111/j.1600-0633.1999.tb00048.x.
- Heggenes, J. & Dokk, J. G. (2001). Contrasting temperatures, waterflows, and light: seasonal habitat selection by young Atlantic salmon and brown trout in a boreonemoral river. *Regul. Rivers: Res. Mgmt*, 17 (6): 623-635. doi: 10.1002/rrr.620.

- Heggenes, J., Omholt, P. K., Kristiansen, J. R., Sageie, J., Økland, F., Dokk, J. G. & Beere, M. C. (2007). Movements by wild brown trout in a boreal river: response to habitat and flow contrasts. *Fisheries management and ecology*, 14 (5): 333-342. doi: 10.1111/j.1365-2400.2007.00559.x.
- Hol, E. (2018). *Tapt areal og redusert produksjonsevne i Verdalsvassdragets sjørretbekker*. Masteroppgave. Ås: Norges miljø- og biovitenskapelige universitet.
- Hol, E., Stensland, S., Haugen, T. O. & Bergan, M. A. (2019). Metode for beregning av tapt ungfiskproduksjon, og økologisk tilstandsklassifisering av sjørretbekker i henhold til vannforskriften. *Vann*, 54 (3): 201-211.
- Huitfeldt-Kaas, H. (1918). *Ferskvandsfiskenes utbredelse og indvandring i Norge : med et tillæg om krebsen*. Kristiania: Centraltrykkeriet.
- IPBES. (2019). *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. I: Brondizio, E. S., Settele, J., Díaz, S. & Ngo, H. T. e. (red.). Bonn: IPBES.
- Jacobsen, L. (2005). Otter (*Lutra lutra*) predation on stocked brown trout (*Salmo trutta*) in two Danish lowland rivers. *Ecology of freshwater fish*, 14 (1): 59-68. doi: 10.1111/j.1600-0633.2004.00076.x.
- Jespersen, H., Rasmussen, G. & Pedersen, S. (2021). Severity of summer drought as predictor for smolt recruitment in migratory brown trout (*Salmo trutta*). *Ecology of freshwater fish*, 30 (1): 115-124. doi: 10.1111/eff.12569.
- Jonsson, B. & Sandlund, O. T. (1979). Environmental factors and life histories of isolated river stocks of brown trout (*Salmo trutta m. fario*) in S re Osa river system, Norway. *Environmental biology of fishes*, 4 (1): 43-54. doi: 10.1007/BF00005927.
- Jonsson, B. & L'Abée-Lund, J. H. (1993). Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. *Journal of Fish Biology*, 43 (sA): 1-16. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb01175.x>.
- Jonsson, B., Jonsson, N., Brodtkorb, E. & Ingebrigtsen, P. J. (2001). Life-history traits of Brown Trout vary with the size of small streams. *Functional ecology*, 15 (3): 310-317. doi: 10.1046/j.1365-2435.2001.00528.x.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2009). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology*, 75 (10): 2381-2447. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02380.x>.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2011). *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout: Habitat As a Template for Life Histories*. Fish & Fisheries Series, b. 33. Dordrecht: Dordrecht: Springer Netherlands.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Jonsson, M. (2018). Water level influences migratory patterns of anadromous brown trout in small streams. *Ecology of freshwater fish*, 27 (4): 1066-1075. doi: 10.1111/eff.12415.

- Jonsson, N. & Jonsson, B. (1997). Energy Allocation in Polymorphic Brown Trout. *Functional ecology*, 11 (3): 310-317. doi: 10.1046/j.1365-2435.1997.00083.x.
- Kaspersson, R., Höjesjö, J. & Bohlin, T. (2012). Habitat exclusion and reduced growth: a field experiment on the effects of inter-cohort competition in young-of-the-year brown trout. *Oecologia*, 169 (3): 733-742. doi: 10.1007/s00442-012-2248-5.
- Kazyak, D. C., Hilderbrand, R. H., King, T. L., Keller, S. R. & Chhatre, V. E. (2016). Hiding in Plain Sight: A Case for Cryptic Metapopulations in Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*). *PLOS ONE*, 11 (1): e0146295. doi: 10.1371/journal.pone.0146295.
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F. & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of freshwater fish*, 12 (1): 1-59. doi: 10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x.
- Kondolf, G. M. & Wolman, M. G. (1993). The sizes of salmonid spawning gravels. *Water Resources Research*, 29 (7): 2275-2285. doi: <https://doi.org/10.1029/93WR00402>.
- Kristiansen, S. A. & Rikstad, A. (2007). *Sjøaurebekker i Verdalsvassdraget Rapport fra undersøkelser av fisk og forurensning i 2005/2006*. Rapport nr 4 – 2007. Steinkjer: Miljøvernavdelingen Fylkesmannen i Nord-Trøndelag
- L'Abée-Lund, J. H. & Vøllestad, L. A. (2017). Life-history Plasticity in Anadromous Brown Trout. I: *Brown Trout*, s. 251-265.
- Linnansaari, T., Roussel, J.-M., Cunjak, R. A. & Halleraker, J. H. (2007). Efficacy and accuracy of portable PIT-antennae when locating fish in ice-covered streams. *Hydrobiologia*, 582 (1): 281-287. doi: 10.1007/s10750-006-0546-9.
- Lobón-Cervía, J., Budy, P. & Mortensen, E. (2012). Patterns of natural mortality in stream-living brown trout (*Salmo trutta*): Patterns of mortality in stream brown trout. *Freshwater biology*, 57 (3): 575-588. doi: 10.1111/j.1365-2427.2011.02726.x.
- Lund, S. D. (2020). *Vandringsdynamikk og overlevelse hos ungfisk av sjørret (Salmo trutta) i seks sidebekker til Verdalselva*: Norwegian University of Life Sciences, Ås.
- Lyse, A. A., Stefansson, S. O. & Fernö, A. (1998). Behaviour and diet of sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Journal of fish biology*, 52 (5): 923-936. doi: 10.1111/j.1095-8649.1998.tb00593.x.
- McCullagh, P. & Nelder, J. A. (1989). *Generalized Linear Models I*. London: Chapman and Hall.
- Mürer, V., Stokke, K. B. & Stensland, S. (2019). *Forvaltningsansvar for bevaring og restaurering av kantvegetasjon langs vassdrag : med fokus på sjørretbekker i Verdal kommune*. Management responsibility for conservation and restauration of riparian vegetation : a casestudie of sea trout streams in Verdal municipality: Norwegian University of Life Sciences, Ås.

- Neil Arnason, A. (1972). Parameter estimates from mark-recapture experiments on two populations subject to migration and death. *Population ecology*, 13 (2): 97-113. doi: 10.1007/BF02521971.
- Neil Arnason, A. (1973). The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Population ecology*, 15 (2): 1-8. doi: 10.1007/BF02510705.
- Nese, R. J. (2019). *Growth, survival and migration of juvenile brown trout (Salmo trutta) in six tributaries to river Verdalselva : connectivity and source sink dynamics*. Vekst, overlevelse og vandring hos ørretunger (*Salmo trutta*) i seks sidebekker til Verdalselva : konnektivitet og source-sink dynamikk: Norwegian University of Life Sciences, Ås.
- Nordwall, F., Näslund, I. & Degerman, E. (2001). Intercohort competition effects on survival, movement, and growth of brown trout (*Salmo trutta*) in Swedish streams. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 58 (11): 2298-2308. doi: 10.1139/cjfas-58-11-2298.
- Norsk klimasservicesenter. (2021). *Observasjoner og værstatistikk*. Tilgjengelig fra: <https://seklima.met.no/> (lest 04.10.2021).
- 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 (371-372): 99-106. doi: 10.1023/A:1017022026937.
- Pedersen, E. (2021). *Evaluering av fysiske miljøtiltak og miljøeffekter på yngeltetthet av sjørret (Salmo trutta) i 13 bekker i Verdal kommune*. Masteroppgave. Ås: Norges miljø- og biovitenskapelige universitet.
- Pedersen, E., Ustvett, T., Stensland, S. & Haugen, T. (2021). *Fiskeundersøkelser og evaluering av tiltak i 35 anadrome bekker i Verdal kommune*: Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning, Norges miljø- og biovitenskapelige universitet. Upublisert manuskript.
- Pulg, U., Barlaup, B. T., Skoglund, H. & Gabrielsen, S. E. (2011). *Sjøaurebekker i Bergen og omegn*. LFI-Rapport Nr. 181: LFI UNI MILJØ.
- Pulg, U., Barlaup, B. T., Skoglund, H., Velle, G., Gabrielsen, S.-E., Stranzl, S., Espedal, E. O., Lehmann, G. B., Wiers, T., Skår, B., et al. (2018). *Tiltakshåndbok for bedre fysisk vannmiljø: God praksis ved miljøforbedrende tiltak i elver og bekker (4. opplag)*. LFI rapport 296. Bergen: NORCE LFI.
- Pulg, U., Vollset, K. W. & Lennox, R. J. (2019). Linking habitat to density-dependent population regulation: How spawning gravel availability affects abundance of juvenile salmonids (*Salmo trutta* and *Salmo salar*) in small streams. *Hydrobiologia*, 841 (1): 13-29. doi: 10.1007/s10750-019-03997-1.
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, Sinks, and Population Regulation. *The American naturalist*, 132 (5): 652-661. doi: 10.1086/284880.

- R Development Core Team. (2020). *R: a language and environment for statistical computing* (Versjon 3.5.1.). Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Tilgjengelig fra: <http://www.R-project.org>.
- Reid, A. J., Carlson, A. K., Creed, I. F., Eliason, E. J., Gell, P. A., Johnson, P. T. J., Kidd, K. A., MacCormack, T. J., Olden, J. D., Ormerod, S. J., et al. (2019). Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 94 (3): 849-873. doi: 10.1111/brv.12480.
- Richard, A., Cattaneo, F. & Rubin, J.-F. (2015). Biotic and abiotic regulation of a low-density stream-dwelling brown trout (*Salmo trutta* L.) population: effects on juvenile survival and growth. *Ecol Freshw Fish*, 24 (1): 1-14. doi: 10.1111/eff.12116.
- Richenberg, H. M. (2019). *Evaluering av fysiske tiltak og miljøeffekter på yngeltetthet hos sjørret (Salmo trutta) i Verdalsvassdragets sidebekker*. Masteroppgave. Ås: Norges miljø- og biovitenskapelige universitet. Tilgjengelig fra: <http://hdl.handle.net/11250/2609278> (lest 25.11.2021).
- Rieman, B. E. & Dunham, J. B. (2000). Metapopulations and salmonids: a synthesis of life history patterns and empirical observations. *Ecology of Freshwater Fish*, 9 (1-2): 51-64. doi: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2000.90106.x>.
- Rosvold, K. A. (2021). Verdalselva. I: *Store norske leksikon*. Tilgjengelig fra: <https://snl.no/Verdalselva> (lest 30.09.2021).
- RStudio team. (2020). *RStudio: Integrated Development for R* (Versjon 4.1.1.). Boston, MA. Tilgjengelig fra: <https://www.rstudio.com/>.
- Saboret, G., Dermond, P. & Brodersen, J. (2021). Using PIT-tags and portable antennas for quantification of fish movement and survival in streams under different environmental conditions. *J Fish Biol*, 99 (2): 581-595. doi: 10.1111/jfb.14747.
- Sandlund, O., Bergan, M., Brabrand, Å., Diserud, O., Fjeldstad, H. P., Halleraker, J., Haugen, T., Oppland, O., Helland, I., Hesthagen, T., et al. (2013). *Vannforskriften og fisk – forslag til klassifiseringssystem*. M22-2013: Miljødirektoratet.
- Schwarz, C. J., Schweigert, J. F. & Arnason, A. N. (1993). Estimating Migration Rates Using Tag-Recovery Data. *Biometrics*, 49 (1): 177-193. doi: 10.2307/2532612.
- Serra-Llinares, R. M., Bjørn, P. A., Finstad, B., Nilsen, R., Harbitz, A., Berg, M. & Asplin, L. (2014). Salmon lice infection on wild salmonids in marine protected areas: an evaluation of the Norwegian 'National Salmon Fjords.
- Shephard, S., MacIntyre, C. & Gargan, P. (2016). Aquaculture and environmental drivers of salmon lice infestation and body condition in sea trout. *Aquaculture Environment Interactions*, 8: 597-610. doi: 10.3354/aei00201.
- Skaala, Ø., Johnsen, G. H., Lo, H., Borgstrøm, R., Wennevik, V., Hansen, M. M., Merz, J. E., Glover, K. A. & Barlaup, B. T. (2014). A conservation plan for Atlantic salmon (*Salmo salar*) and anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in a region with intensive industrial use of aquatic habitats, the Hardangerfjord, western Norway. *Marine biology research*, 10 (3): 308-322. doi: 10.1080/17451000.2013.810758.

- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1995). *Biometry : the principles and practice of statistics in biological research*. I. New York: W. H. Freeman and Company.
- St.prp. nr. 32 (2006–2007). *Om vern av villaksen og ferdigstilling av nasjonale laksevassdrag og laksefjorder*. Oslo: Miljøverndepartementet.
- Statistisk sentralbyrå. (2021). 08991: *Elvefiske. Fangst, etter elv/vassdrag, fiskeslag og bruken av fangsten 1993 - 2020*. Tilgjengelig fra: <https://www.ssb.no/statbank/table/08991/> (lest 05.09.2021).
- Thorsnæs, G. & Rosvold, K. A. (2021). Verdal. I: *Store norske leksikon*. Tilgjengelig fra: <https://snl.no/Verdal> (lest 25.02.2021).
- Thorstad, E. B., Todd, C. D., Uglem, I., Bjørn, P. A., Gargan, P. G., Vollset, K. W., Halttunen, E., Kålås, S., Berg, M. & Finstad, B. (2015). Effects of salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* on wild sea trout *Salmo trutta*—a literature review. *Aquaculture Environment Interactions*, 7 (2): 91-113. doi: 10.3354/aei00142.
- Titus, R. G. (1990). Territorial behavior and its role in population regulation of young brown trout (*Salmo trutta*): new perspectives. *Annales Zoologici Fennici*, 27 (2): 119-130.
- Vannforskriften. (2006). *Forskrift om rammer for vannforvaltningen av 15. desember 2006 nr. 1446*. Tilgjengelig fra: <https://lovdata.no/dokument/SF/forskrift/2006-12-15-1446> (lest 09.11.2021).
- Vøllestad, L. A. & Moland Olsen, E. (2008). Non-additive effects of density-dependent and density-independent factors on brown trout vital rates. *Oikos*, 117 (11): 1752-1760. doi: 10.1111/j.1600-0706.2008.16872.x.
- Vårhus, L. M. (2016). *Restaureringssuksess av sidebekker til Verdalselva, klassifisering av økologisk tilstand med bunndyr som kvalitetselement og forventningsverdier til ungfisketthet av laksefisk*. Ås: Norges miljø- og biovitenskapelige universitet.
- White, G. C. & Burnham, K. P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird study*, 46 (sup1): S120-S139. doi: 10.1080/00063659909477239.
- Yeakel, J. D., Gibert, J. P., Gross, T., Westley, P. A. H. & Moore, J. W. (2018). Eco-evolutionary dynamics, density-dependent dispersal and collective behaviour: implications for salmon metapopulation robustness. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373 (1746): 20170018. doi: 10.1098/rstb.2017.0018.

Vedlegg

Tabell 9: Oversikt over stasjonsvis fisketetthet i Verdalsbekkene fra elfiske i august 2019 og september-oktober 2020 som i all hovedsak er ørret, der Zippins metode er benyttet. I Brokskitbekken st. 5-8 indikerer bindestrek (-) ny elfiskestasjon høsten 2020, slik at det ikke foreligger tetthetsestimater fra 2019. Antall runder fisket i 2020, samt kommentar (*) er vedlagt.

Bekk	Stasjon	Runder fisket (2020)	Laksefisk/100 m ² (2019)	Laksefisk/100 m ² (2020)	Kommentar (*)
Brokskitbekken (sink)	1	3	53,1	96,68	
Brokskitbekken (sink)	2	2	0	40,34	
Brokskitbekken (sink)	3	3	44,4	61,41	
Brokskitbekken (sink)	4	3	-	93,68	Ny merke- og elfiskestasjon våren 2020.
Brokskitbekken (sink)	5	1	-	0	Ny elfiskestasjon 2020.
Brokskitbekken (sink)	6	1	-	0	Ny elfiskestasjon 2020.
Brokskitbekken (sink)	7	1	-	0	Ny elfiskestasjon 2020.
Brokskitbekken (sink)	8	1	-	0	Ny elfiskestasjon 2020.
Korsådalsbekken (sink)*	1	3	80,84	48,07	
Korsådalsbekken (sink)*	2	1	113,05	14,08	Fikk 5 fisk 1. runde, 2020.
Korsådalsbekken (sink)*	3	3	144,21	64,50	
Follobekken (source)	1	3	129,01	154,79	
Follobekken (source)	2	3	227,69	184,43	
Follobekken (source)	3	3	72,19	156,71	
Follobekken (source)	4	3	19,18	185,97	Nyrestaurert i mai 2020.
Rossvollbekken (sink)	1	3	1,11	6,41	
Rossvollbekken (sink)	2	2	2,98	7,68	
Skjördalsbekken (source)	1	3	140,17	155,39	Nyrestaurert i 2019.

Skjördalsbekken (source)	2	3	127,21	492,26	Nyrestaurert i 2019.
Skjördalsbekken (source)	3	3	73,45	90,62	
Skjördalsbekken (source)	4	3	162,05	99,75	
Skjördalsbekken (source)	5	3	303,62	335,43	
Skjördalsbekken (source)	6	3	226,92	200,44	
Bjørk-/Lundbekken (source)	1	3	139,7	63,75	
Bjørk-/Lundbekken (source)	2	3	140,1	102,82	
Bjørk-/Lundbekken (source)	3	3	152,1	75,82	
Bjørk-/Lundbekken (source)	4	3	192,8	71,19	
Bjørk-/Lundbekken (source)	5	3	223,5	256,18	

Tabell 10: Oversikt over samlet tetthet av 0+- og >0+- ørret (ant. ørret per 100 m²) i studiebekkene fra 1985 til 2020. 0 betyr at bekken var fisketom, bindestrek betyr at bekken ikke ble fisket og tetthetsestimert det aktuelle året. Tomme felt er bekker det er usikkert om ble fisket det året. Antall stasjoner i bekkene og plassering av disse kan variere noe fra år til år.

Tetthetsberegningene er gjort i samsvar med Zippins metode, bortsett fra i 1986 og 2005/2006, (se * og **). Dette gjør at disse tallene er indikasjoner på utviklingen i bekkene.

Bekk	1985 ¹ *	1992 ²	2005/2006 ³		2015 ⁴	2017 ⁵	2018 ⁶	2019 ⁷	2020 ⁸
Brokskitbekken	0	144	36		18,5	-	6,5	32,5	73,0
Korsådsbekken	19,3	40,4	10		-	26,3	33,9	112,5	42,2
Follobekken	0	55,3	6	35	75,5	-	126,3	112,0	146,2
Rossvollbekken	0	1,3		0	0	-	13,3	2,0	6,4
Skjördalsbekken	8 (1984: 33,4)	79,7	22		-	245,0	179,9	171,8	229,0
Bjørk-/Lund-/ bekken	15,3 (1984: 23,9)	-	20		86,5	-	50,9	169,6	113,9

¹ (Haukland et al., 1986) *0+ av ørret er ikke tatt med i tetthetsberegningen

² (Lyngstad, 1992)

³ (Kristiansen & Rikstad, 2007) **Fisket kun én runde, derfor opereres tettheten i hele tall

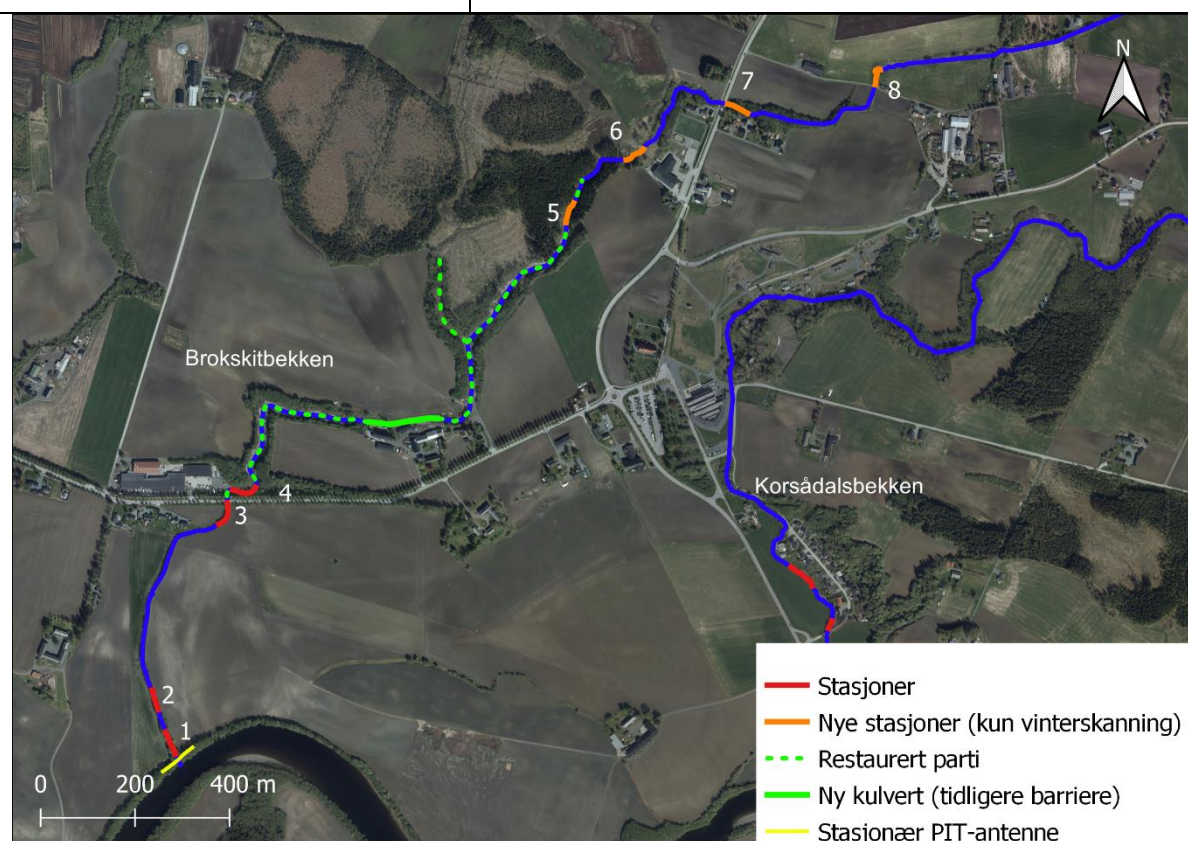
⁴ (Vårhus, 2016)

⁵ (Hol, 2018)

⁶ (Richenberg, 2019)

⁷ (Richenberg & Stensland, 2019) Tetthet av laksefisk, ikke kun ørret.

⁸ Resultater fra denne studien og Pedersen, 2021. ***Fangstene for runde 1 og runde 2 er byttet om i Zippins for å få et tetthetsestimat.

Brokskitbekken (sinkbekk)Estimert tetthet 2019: 32,5/100m²(3stasjoner)Estimert tetthet høst 2020:73,0/100 m²(4 stasjoner)*Kulp i stasjon 1.**Stasjon 3.*

Brokskitbekken betraktes som en sinkbekk. Stasjon 1-3 strekker seg via en ravinedal i jordbrukslandskapet med løvskogkantsone på begge sider. Her er det kulper, variert substrat og død ved som tidvis gir gode oppvekstområder.

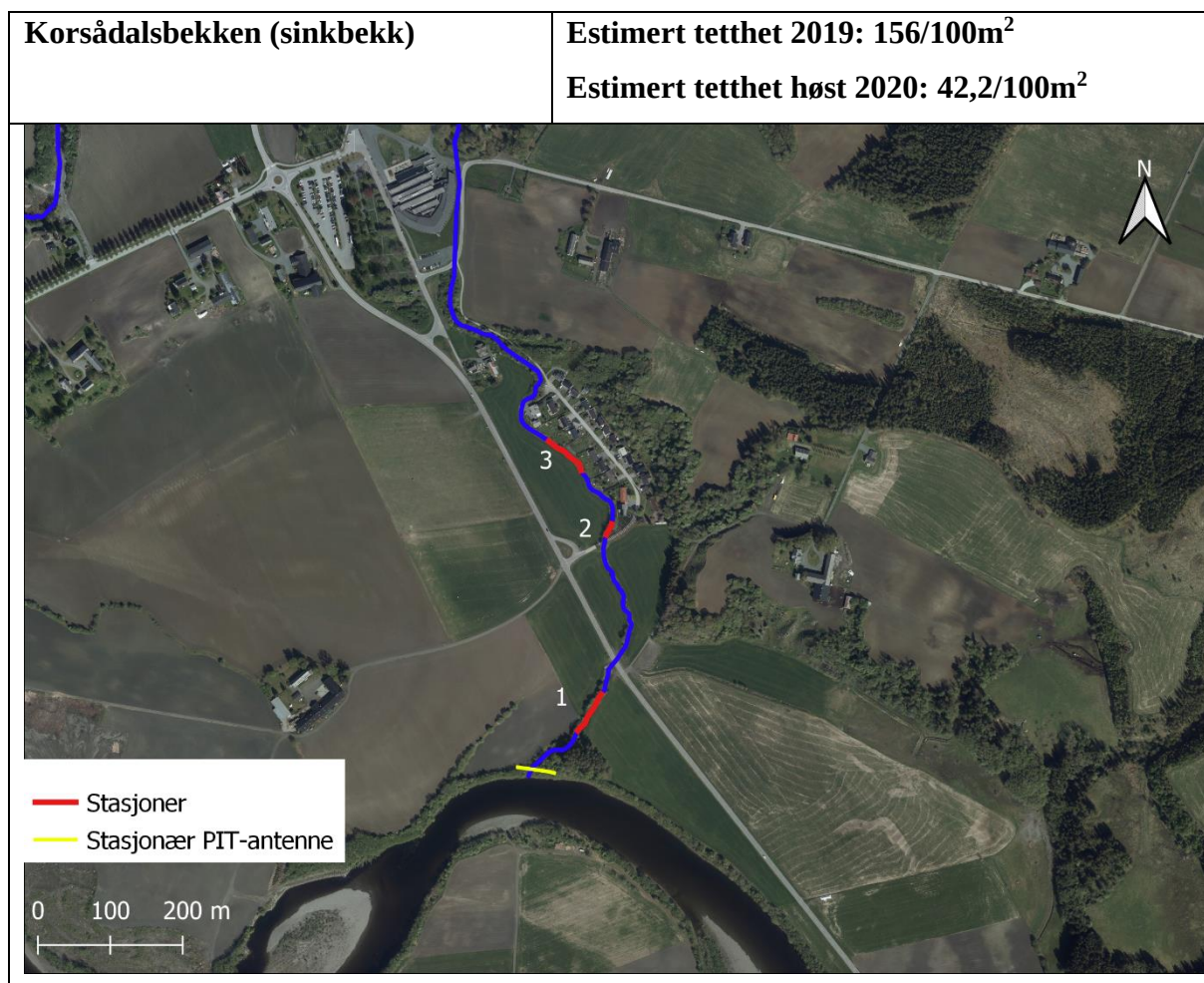
I mai 2020 ble et lengre parti like oppstrøms Stiklestad allé ferdigrestaurert. Bekken er blitt utvidet, tilført store mengder substrat: fra gytegrus til større steinblokker. Ved Teglverket ble det opprettet en 4. merke-gjenfangststasjon. I tillegg ble høsten 2020 etablert nye stasjoner (st. 5-8) tiltenkt fremtidige undersøkelser. Per 2020 manglet det kantvegetasjon ved det nyrestaurerte området.

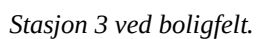
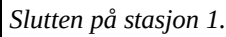
	Fra 1972 har bekken vært lukket ved Stiklestad allé 290, men her ble bekken i mai 2020 gjenåpnet ved hjelp av en ca. 100 meter lang betongkulvert med innbygde terskler. Dette medfører at den anodrome strekningen nå strekker seg forbi stasjon 8, nærmere slik det en gang var. Under Leksdalsvegen ved stasjon 7, og under veien før stasjon 8, ble det i oktober 2020 montert gummiterskler for å forbedre konnektiviteten. I stasjon 6 og 7 er det variert substrat og tilstrekkelig med kantvegetasjon, mens i stasjon 8 er det tett urtekantvegetasjon og langt mer gjørmete substrat.
Stasjon 4 ved Teglverket med nyrestaurert parti.	
Historisk anadrom strekning 3465 meter (Hol, 2018)	Anadrom strekning 2020 2320 meter (Pedersen, 2021)

Tabell 11 (Brokskitbekken): Oppsummering av all fangst gjort ved elfiske (der L= inkl. laks), antall fisk som ble PIT-merket, samt gjenfangster av fysiske individer og ved bærbar PIT-skanning (grå ruter). Til slutt sees totallengdesnitt i mm (TL) for totalantallet som ble fanget, PIT-merket fisk og for fysiske gjenfangster. Bindestrek (-) mellom stasjonsnumre indikerer deteksjon med bærbar PIT-skanner mellom disse stasjonene, mens pluss (+) indikerer deteksjon innen 200 meter oppstrøms siste stasjon.

Runde	Dato	Stasjon	Totalantall	Antall PIT-merket	Antall gjenfangster	TL-snitt av totalantall (mm)	TL-snitt ved PIT-merking (mm)	TL-snitt ved gjenfangst (mm)
1	29.05.2020	1	11	10	1	89	86	111
1	29.05.2020	2	5	5		106	106	
1	29.05.2020	3	9	8		80	82	
1	29.05.2020	4	2	2		79	79	
Bærbar PIT-skanning								
2	02.07.2020	0-1						
2	02.07.2020	1			3			
2	02.07.2020	1-2						
2	02.07.2020	2			2			
2	02.07.2020	2-3			2			
2	02.07.2020	3						
2	02.07.2020	3-4						
2	02.07.2020	4						
2	02.07.2020	4+						

3	31.08.2020	1	103 (1L)	38 (1L)	1	78	103	102
3	31.08.2020	2	11	4		96	101	
3	31.08.2020	3	63	26	3	87	91	126
3	31.08.2020	4	42	24	1	93	93	135
3	05.10.2020	4	24		4	93		98
Bærbar PIT-skanning								
4	18.01.2021	0-1			1			
4	18.01.2021	1			3			
4	18.01.2021	1-2			1			
4	18.01.2021	2			1			
4	18.01.2021	2-3			5			
4	18.01.2021	3						
4	18.01.2021	3-4						
4	18.01.2021	4			1			
4	18.01.2021	4+			2			
Stasjonær PIT-antenne (unike individer)					1			
Sum og snittlengder			270	79	32	86	95	112





Godt med kantvegetasjon, noe død ved og variert steinsubstrat, med unntak av en del finsedimenter i øvre deler av stasjon 1. Mellom stasjon 1 og 2 er bekken smal der den renner igjennom jordbrukslandskap omgitt av høyvokst urtekantvegetasjon. Før stasjon 2 er det en eldre kulvert som også ser ut til å fungere fint med hensyn til konnektivitet. Ved stasjon 2 er det noe overhengende kantvegetasjon, litt steinsubstrat, men med en del finsedimenter. Videre danner bekken en grense mot hageplenene, der bekken er svært smal og blant annet stasjon 3 ligger. Snaue 300 meter oppstrøms stasjon 3 ligger det et rør ved Stiklestad kultursenter som fungerer som en barriere.

Anadrom strekning
750 meter (Hol, 2018)

Tabell 12 (Korsådsbekken): Oppsummering av all fangst gjort ved elfiske (der L= inkl. laks), antall fisk som ble PIT-merket, samt gjenfangster av fysiske individer og ved bærbar PIT-skanning (grå ruter). Til slutt sees totallengdesnitt i mm (TL) for totalantallet som ble fanget, PIT-merket fisk og for fysiske gjenfangster.

Bindestrek (-) mellom stasjonsnumre indikerer deteksjon med bærbar PIT-skanner mellom disse stasjonene, mens pluss (+) indikerer deteksjon innen 200 meter oppstrøms siste stasjon.

71

1	28.05.2020	3	8	8		85	85	
Bærbar PIT-skanning								
2	01.07.2020	0-1			1			
2	01.07.2020	1			6			
2	01.07.2020	1-2			7			
2	01.07.2020	2			2			
2	01.07.2020	2-3			6			
2	01.07.2020	3			4			
2	01.07.2020	3+			1			
3	01.09.2020	1	46	24	2	108	111	123
3	02.09.2020	2	5	4	1	117	110	142
3	01.09.2020	3	47	31	1	76	75	125
Bærbar PIT-skanning								
4		Alle			Ikke skannet			
Stasjonær PIT-antenne (unike individer)					3			
Sum og snittlengder			130	89	36	92	90	132

Follobekken (sourcebekk)

Estimert tetthet 2019: 112,0/100m²

Estimert tetthet høst 2020: 170,5/100m²





Begynnelsen på stasjon 1.



Kulvert med kulpetrapp ved slutten av stasjon 2. Foto: Stian Stensland.

Follobekken regnes som en sourcebekk den østeligste bekken og ligger på nordsiden av Verdalselva og regnes som en sourcebekk.

Fra utløpet til og med stasjon 2 renner bekken gjennom en ravinedal i jordbrukslandskapet. Godt med kantvegetasjon, variert bunnsubstrat, kulper og død ved som gir gode oppvekstområder for fisk, som gjenspeiles i høye tettheter. I slutten på stasjon 2 går bekken gjennom noen kulpetrapper før den møter en kulvert under Vukuvegen som ble oppført i 2013/2014 (Haugland & Hjelle 2015), og deretter utbedret i 2017. Kulverten kan nok tidvis utgjøre en størrelsesselektiv hindring, da fallet er større enn det som fremkommer på bildet, i tillegg til at den mangler terskler.

Mellom stasjon 2 og 3 bærer bekken større preg av kanalisering, med færre kulper og tidvis mer sparsommelig kantvegetasjon. Nedenfor 3. og forbi 4. stasjon er det igjen bedre forhold for fisk, da det er godt med kantvegetasjon, variert bunnsubstrat, kulper og død ved. Her er det også bra med ungfisk, men ikke de samme tetthetene som i stasjon 1 og 2, noe som tyder på at gytefisk klarer å passere minst 3 kulverter (inkl. den under Vukuvegen). I forbindelse med en annen undersøkelse høsten 2020 observerte undertegnede gytefisk vel 1100 meter høyere opp i bekken, rett ved Follo gård. Grunneieren her opplyste at han i årene før hadde observert flere gytefisk i området, noe som helt klart indikerer at kulvertene ikke fungerer som barrierer for gytefisk.

Historisk anadrom strekning
5920 meter (Hol, 2018)

Anadrom strekning
Minst 3500 meter (trengs å fastsettes)

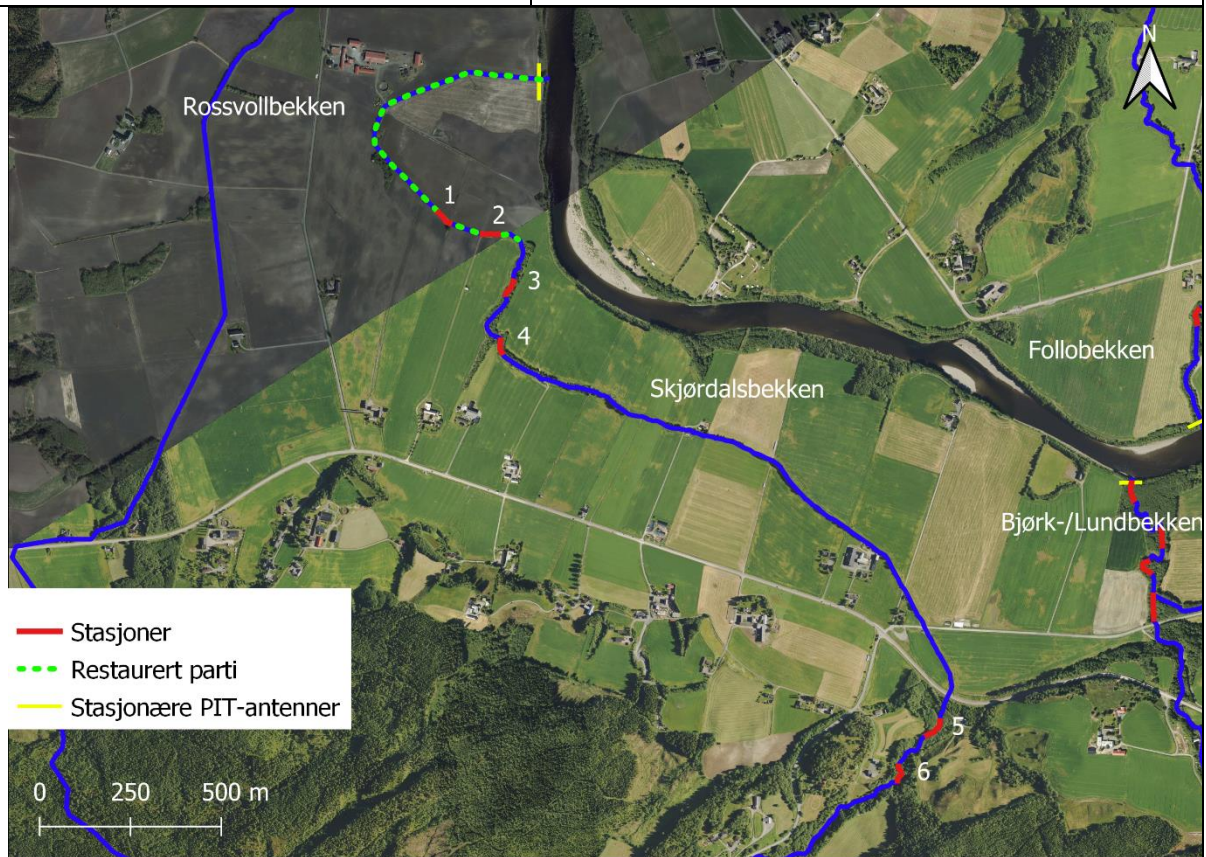
Tabell 13 (Follobekken): Oppsummering av all fangst gjort ved elfiske (der L=laks), antall fisk som ble PIT-merket, samt gjenfangster av fysiske individer og ved bærbar PIT-skanning (grå ruter). Til slutt sees totallengdesnitt i mm (TL) for totalantallet som ble fanget, PIT-merket fisk og for fysiske gjenfangster. Bindestrek (-) mellom stasjonsnumre indikerer deteksjon med bærbar PIT-skanner mellom disse stasjonene, mens pluss (+) indikerer deteksjon innen 200 meter oppstrøms siste stasjon.

Runde	Dato	Stasjon	Totalantall	Antall PIT-merket	Antall gjenfangster	TL-snitt av totalantall (mm)	TL-snitt ved PIT-merking (mm)	TL-snitt ved Gjenfangst (mm)
1	28.05.2020	1	8	6		83	80	
1	28.05.2020	2	25	25		100	100	
1	28.05.2020	3	8	6	1	83	86	84
1	28.05.2020	4	3	3		83	83	
Bærbar PIT-skanning								
2	30.06.2020	0-1			8			
2	30.06.2020	1			1			
2	30.06.2020	1-2			14			
2	30.06.2020	2			22			
2	30.06.2020	2+						
2	30.06.2020	3-			4			
2	30.06.2020	3						
2	30.06.2020	3-4			2			
2	30.06.2020	4			6			
2	30.06.2020	4+			1			
3	02.09.2020	1	122	36		70	89	
3	03.09.2020	2	155	35	4	78	92	136
3	02.09.2020	3	114	23		59	76	
3	02.09.2020	4	131	33	1	66	80	130
Bærbar PIT-skanning								
4	20.01.2021	0-1			1			
4	20.01.2021	1			3			
4	20.01.2021	1-2			4			
4	20.01.2021	2			1			
4	20.01.2021	2+						
4	20.01.2021	3-			2			
4	20.01.2021	3			1			
4	20.01.2021	3-4			4			
4	20.01.2021	4			3			
4	20.01.2021	4+			1			
Stasjonær PIT-antenne (unike individer)					3			
Sum og snittlengder			566	167	87	71	88	126

Rossvollbekken (sink)	Estimert tetthet 2019: 2,0/100m² Estimert tetthet høst 2020: 7,0/100m²
 — Stasjoner — Stasjonær PIT-antenne	
 <i>Stasjon 1 på lav vannstand under PIT-skanning i juli.</i>  <i>Stasjon 2. Foto: Emilie Pedersen.</i>	Rossvollbekken befinner seg på sørsiden av Verdalselva og regnes som en sinkbekk. Bekken renner igjennom en ravinedal omringet av jorder, men er omgitt av godt med kantvegetasjon fra Verdalselva og et stykke etter 2. stasjon. Her er det godt med kulper, stilleflytende partier og død ved, men det er mye finsubstrat og mindre gytegrus og grovere substrat. Bekken har svært lave tettheter, og studiets minst produktive. Etter 2. stasjon bærer bekken sterkt preg av kanalisering og har svært lite kantvegetasjon som er lite egnet for fisk.
Historisk anadrom strekning 3570 meter (Hol, 2018)	Anadrom strekning 2350 meter (Hol, 2018)

Tabell 14 (Rossvollbekken): Oppsummering av all fangst gjort ved elfiske (der L= inkl. laks), antall fisk som ble PIT-merket, samt gjenfangster av fysiske individer og ved bærbar PIT-skanning (grå ruter). Til slutt sees totallengdesnitt i mm (TL) for totalantallet som ble fanget, PIT-merket fisk og for fysiske gjenfangster. Bindestrek (-) mellom stasjonsnumre indikerer deteksjon med bærbar PIT-skanner mellom disse stasjonene, mens pluss (+) indikerer deteksjon innen 200 meter oppstrøms siste stasjon.

Runde	Dato	Stasjon	Totalantall	Antall PIT-merket	Antall gjenfangster	TL-snitt av Totalantall (mm)	TL-snitt ved PIT-merking (mm)	TL-snitt ved gjenfangst (mm)
1	30.05.2020	1	5 (1L)	3 (1L)		84	81	
1	30.05.2020	2	2	2		94	94	
Bærbar PIT-skanning								
2	01.07.2020	0-1			2			
2	01.07.2020	1			1			
2	01.07.2020	1-2						
2	01.07.2020	2			1			
2	01.07.2020	2+			1			
3	03.09.2020	1	5	3	1	118	120	117
3	03.09.2020	2	6	4	1	126	120	147
Bærbar PIT-skanning								
4	20.01.2021	0-1						
4	20.01.2021	1						
4	20.01.2021	1-2			2			
4	20.01.2021	2						
4	20.01.2021	2+			3			
PIT-antenne (unike individer)					9			
Sum og snittlengder			13	9	21	105	106	132

Skjördalsbekken (source)**Estimert tetthet 2019: 171,0/100m²****Estimert tetthet høst 2020: 211,6/100m²**

Stasjon 1 ved nyrestaurert parti.



Begynnelsen på stasjon 2 i det nyrestaurerte partiet.

Skjördalsbekken er studiebekken med høyest tettheter, ligger på sørsiden av Verdalselva og regnes som en sourcebekk.

Bekken renner igjennom jordbrukslandskap fra utløpet til Verdalselva til like før stasjon 5.

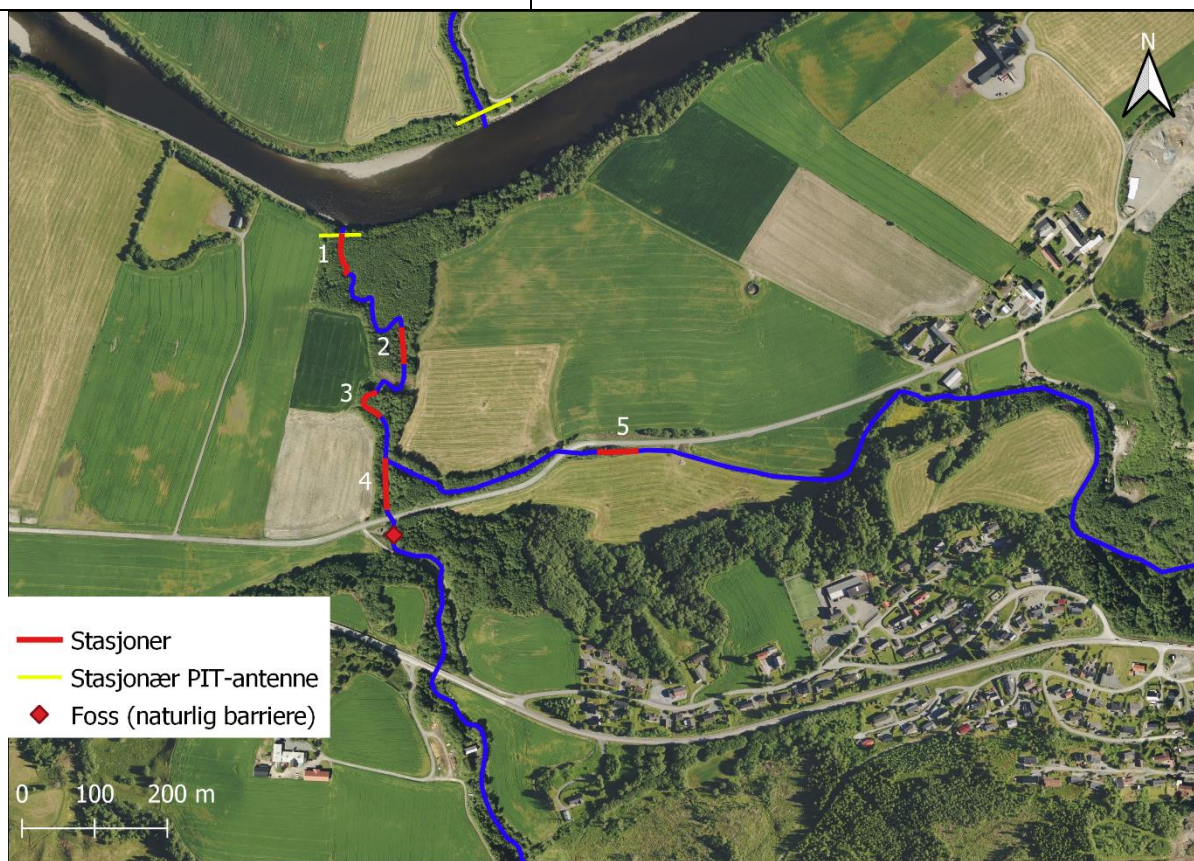
Studiebekken med høyest tetthet, der særlig det nyrestaurerte strekket (ferdig 2019) fra utløpet til og med stasjon 2 hadde svært høye tettheter i august 2020. Det nyrestaurerte strekket er gjort bredere og fått tilført større mengder substrat, som gytegrus og steinblokker for skjul. Foreløpig ingen kantvegetasjon langs det nyrestaurerte strekket.

	Ved stasjon 3 og 4 renner bekken i en ravinedal hvor det er rikelig med kantvegetasjon, kulper, variert substrat og død ved, noe som gjør området godt egnet som oppvekstområde for ungfisk.
	I stasjon 5 og 6 renner bekken igjennom et løvskogpreget område hvor det er godt med kantvegetasjon og noen mindre kulper og mye gytegrus. Forholdsvis høye tettheter av 0+, som i stor grad var mindre enn samme årsklasser i de lavereliggende stasjonene.
Begynnelsen på stasjon 6.	Mellom stasjon 4 og 5 er det flere kulverter, men disse anses ikke å utgjøre vandringshindre, i hvert fall for gytefisk. Snaue 150 meter ovenfor stasjon 6 ligger det en kulvert som sannsynligvis utgjør stopp på anadrom strekning.
Historisk anadrom strekning 6285 meter (Hol, 2018)	Anadrom strekning 3870 meter (Hol 2018)

Tabell 15 (Skjördalsbekken): Oppsummering av all fangst gjort ved elfiske (der L= inkl. laks), antall fisk som ble PIT-merket, samt gjenfangster av fysiske individer og ved bærbar PIT-skanning (grå ruter). Til slutt sees totallengdesnitt i mm (TL) for totalantallet som ble fanget, PIT-merket fisk og for fysiske gjenfangster. Bindestrek (-) mellom stasjonsnumre indikerer deteksjon med bærbar PIT-skanner mellom disse stasjonene, mens pluss (+) indikerer deteksjon innen 200 meter oppstrøms siste stasjon.

Runde	Dato	Stasjon	Totalantall	Antall PIT-merket	Antall gjenfangster	TL-snitt av totalantall (mm)	TL-snitt ved PIT-merking (mm)	TL-snitt ved Gjenfangst (mm)
1	29.05.2020	1	10	5		62	72	
1	29.05.2020	2	11	4		68	92	
1	29.05.2020	3	5	4		72	84	
1	29.05.2020	4	8	4		64	70	
1	29.05.2020	5	6	3		68	77	
1	29.05.2020	6	4	3		66	69	
Bærbar PIT-skanning								
2	02.07.2020	0-1						
2	02.07.2020	1						
2	02.07.2020	1-2			2			
2	02.07.2020	2			1			
2	02.07.2020	2-3			1			

2	02.07.2020	3			4			
2	02.07.2020	3-4			5			
2	02.07.2020	4			1			
2	02.07.2020	4+						
2	02.07.2020	5-						
2	02.07.2020	5						
2	02.07.2020	5-6						
2	02.07.2020	6			1			
2	02.07.2020	6+						
3	27.08.2020	1	144	42		64	88	
3	27.08.2020	2	639 (1L)	50		51	92	
3	28.08.2020	3	141	66	1	85	97	159
3	29.08.2020	4	122	34		69	102	
3	25.08.2020	5	242	16	1	47	101	126
3	25.08.2020	6	255	21	1	51	99	93
3	05.10.2020	5	99		5	60		113
Bærbar PIT-skanning								
4	20.01.2021	0-1						
4	20.01.2021	1						
4	20.01.2021	1-2						
4	20.01.2021	2						
4	20.01.2021	2-3			3			
4	20.01.2021	3			4			
4	20.01.2021	3-4			3			
4	20.01.2021	4			1			
4	20.01.2021	4+						
4	20.01.2021	5-						
4	20.01.2021	5			1			
4	20.01.2021	5-6			2			
4	20.01.2021	6			8			
4	20.01.2021	6+						
Stasjonær PIT-antenne (unike individer)					9			
Sum og snittlengder			1047	252	54	57	92	118

Bjørk-/Lundbekken (source)Estimert tetthet 2019: 169,0/100m²Estimert tetthet 2020: 91,7/100m²

Stasjon 1. Foto: Emilie Pedersen

Bjørk-/Lundbekken ligger på sørsiden av Verdalselva og regnes som en sourcebekk.

Alle stasjonene befinner seg i jordbrukslandskap, der stasjon 1-4 renner i en ravinedal hvor det er rikelig med løvtrær som danner kantvegetasjonen. Flere kulper, variert substrat og rikelig med død ved, som danner gode oppvekstområder for fisk. Oppstrøms stasjon 4 (rett etter veien) er det en foss som danner en naturlig barriere der bekken går under navnet Bjørkbekken.

Ved stasjon 5 går bekken under navnet Lundbekken. Her er bekken vesentlig smalere og grunnere. Løvkantskogen langs nordsiden gir bra

 Stasjon 5.	med skygge, men er i stor grad fraværende på sørsiden. Substrat med større innslag av mindre kornstørrelser. Studiestrekningen er lite preget av vandringsbegrensende kulverter, men det finnes én under veien oppstrøms stasjon 4, samt én under veien før stasjon 5. Disse ser ikke ut til å begrense konnektiviteten.
Historisk anadrom strekning 2050 meter (Hol, 2018)	Anadrom strekning 1850 meter (Hol, 2018)

Tabell 16 (Bjørk-/Lundbekken): Oppsummering av all fangst gjort ved elfiske (der L= inkl. laks), antall fisk som ble PIT-merket, samt gjenfangster av fysiske individer og ved bærbar PIT-skanning (grå ruter). Til slutt sees total lengdesnitt i mm (TL) for totalantallet som ble fanget, PIT-merket fisk og for fysiske gjenfangster.

Bindestrek (-) mellom stasjonsnumre indikerer deteksjon med bærbar PIT-skanner mellom disse stasjonene, mens pluss (+) indikerer deteksjon innen 200 meter oppstrøms siste stasjon.

Runde	Dato	Stasjon	Totalantall	Antall PIT-merket	Antall gjenfangster	TL-snitt av totalantall (mm)	TL-snitt ved PIT-merking (mm)	TL-snitt ved Gjenfangst (mm)
1	30.05.2020	1	12	11		86	88	
1	30.05.2020	2	12	6		66	73	
1	30.05.2020	3	3	1		68	95	
1	30.05.2020	4	5	4		67	69	
1	30.05.2020	5	8	4		70	76	
Bærbar PIT-skanning								
2	02.07.2020	0-1						
2	02.07.2020	1			3			
2	02.07.2020	1-2			7			
2	02.07.2020	2			5			
2	02.07.2020	2-3			1			
2	02.07.2020	3			2			
2	02.07.2020	3-4						

2	02.07.2020	4			2			
2	02.07.2020	4-5						
2	02.07.2020	5						
2	02.07.2020	5+			1			
3	29.08.2020	1	60	24		91	107	
3	29.08.2020	2	102	45	2	87	106	132
3	30.08.2020	3	61	25		91	107	
3	30.08.2020	4	56	11		66	104	
3	30.08.2020	5	106	30		60	69	
3	06.10.2020	5	90		9	64,2		71
Bærbar PIT-skanning								
4	19.01.2021	0-1						
4	19.01.2021	1			2			
4	19.01.2021	1-2			5			
4	19.01.2021	2			6			
4	19.01.2021	2-3			1			
4	19.01.2021	3			1			
4	19.01.2021	3-4						
4	19.01.2021	4			1			
4	19.01.2021	4-5						
4	19.01.2021	5						
4	19.01.2021	5+			1			
Stasjonær PIT-antenne (unike individer)					9			
Sum og snittlengder			515	161	58	75	95	82

Tabell 17: GPS-koordinater for samtlige stasjoner i de seks merkebekkene i 2020.

Bekk	Stasjon	Start		Slutt		År
		x	y	x	y	
Broskitbekken	1	625113	7076052	625091	7076098	2020
	2	625079	7076146	625063	7076187	2020
	3	625206	7076536	625228	7076588	2020
	4	625233	7076608	625280	7076616	2020
	5	625934	7077177	625952	7077218	2020
	6	626066	7077310	626105	7077332	2020
	7	626281	7077427	626324	7077410	2020
	8	626593	7077469	626604	7077501	2020
Korsådsbekken	1	626455	7076048	626489	7076098	2020
	2	626492	7076319	626504	7076333	2020
	3	626460	7076407	626416	7076448	2020

Follobekken	1	628436	7074095	628443	7074130	2020
	2	628502	7074227	628512	7074275	2020
	3	628551	7075393	628517	7075412	2020
	4	628501	7075530	628504	7075570	2020
Rossvollbekken	1	625916	7075459	625945	7075422	2020
	2	626012	7075337	626027	7075298	2020
Skjördalsbekken	1	626351	7074402	626376	7074370	2020
	2	626468	7074343	626510	7074340	2020
	3	626565	7074209	626532	7074176	2020
	4	626514	7074048	626522	7074015	2020
	5	627727	7073000	627697	7072955	2020
	6	627617	7072875	627611	7072836	2020
Bjørk-/Lundbekken	1	628257	7073655	628264	7073604	2020
	2	628339	7073526	628344	7073483	2020
	3	628301	7073437	628305	7073409	2020
	4	628320	7073345	628329	7073282	2020
	5	628610	7073356	628659	7073360	2020

Tabell 18: De 13 opprinnelige CAS-modellene. Utvalgt CAS-modell som nr. 3 i fet skrift.

Modell	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Model Likelihood	Num. Par	Deviance
S(state)p(state)psi(.)	6921.732	0	1	1	12	6897.6241
S(res(SS*t),mig(SS)emig(.))p(1,3(Stream),7(.))psi(1-3(SS)emig(SS),return(SS))	6964.416	42.684	0	0	40	6883.2703
S(res(SS*L+tetthet),mig(SS)emig(.))p(1,3(Stream+L),7(.))psi(1-3(SS)emig(SS),return(SS))	7006.4524	84.7204	0	0	22	6962.1011
S(res(SS*L+tetthet),mig(SS)emig(.))p(1,3(Stream+L),7(.))psi(1-3(SS)emig(SS+L),return(SS))	7007.2289	85.4969	0	0	23	6960.8456
S(res(SS*L+tetthet),mig(SS)emig(.))p(1,3(Stream*L),7(.))psi(1-3(SS)emig(SS),return(SS))	7008.2182	86.4862	0	0	26	6955.7302
S(res(SS*L+tetthet),mig(SS)emig(.))p(1,3(Stream),7(.))psi(1-3(SS)emig(SS),return(SS))	7011.8411	90.1091	0	0	21	6969.5205
S(res(SS+tetthet),mig(SS)emig(.))p(1,3(Stream),7(.))psi(1-3(SS)emig(SS),return(SS))	7011.8735	90.1415	0	0	19	6973.61
S(res(SS*L+tetthet),mig(SS)emig(.))p(1,3(Stream),7(.))psi(1-3(SS)emig(SS*L),return(SS))	7012.0446	90.3126	0	0	23	6965.6613
S(res(SS*L+tetthet),mig(SS)emig(.))p(1,3(Stream),7(.))psi(1-3(SS)emig(SS+L),return(SS))	7013.8373	92.1053	0	0	22	6969.486
S(res(SS*tetthet),mig(SS)emig(.))p(1,3(Stream),7(.))psi(1-3(SS)emig(SS),return(SS))	7013.8959	92.1639	0	0	20	6973.6045
S(res(SS*L+tetthet),mig(SS)emig(.))p(1,3(Stream*L),7(.))psi(1-3(SS)emig(SS*L),return(SS))	7032.7767	111.0447	0	0	29	6974.1713
S(state)p(state)psi(res-mig(.),mig-res(.)-emig(.),-return(.))	7058.7976	137.0656	0	0	10	7038.7216
S(state)p(.)psi(.)	7075.1205	153.3885	0	0	10	7055.0445



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

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway