



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2023 60stp

Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning

**En studie av gyttende sjørret
(*Salmo trutta*) i seks sidebekker til
Verdalselva:
metapopulasjonsdynamikk og
livshistorieforskjeller**

A study of spawning anadromous brown trout
(*Salmo trutta*) in six tributaries to Verdalselva:
metapopulation dynamics and life history differences

Sondre Røragen

Naturforvaltning

Forord

Denne masteroppgaven er avslutningen på min tid som naturforvaltningsstudent ved Norges miljø- og biovitenskaplige universitet (NMBU). Oppgaven er skrevet som en del av prosjektet «Ny giv for sjørrerbekkene i Verdal», og har som mål å gi kunnskap som kan gi en bedre og mer presis forvaltning av sjørrereten i Verdal. Denne masteroppgaven bygger videre på oppgavene til (Lund, 2020; Nese et al., 2019; Ustvett et al., 2021) som evaluerte ung sjørrers vandringsdynamikk i bekkene ved hjelp av PIT-telemetry (Passive Integrated Transponder). I denne oppgaven ble gytefisk studert, da de første ørretene merket 2018 og 2019 forventes å gyte høsten 2022.

En stor takk vendes til medstudent Stian Røed og Simon Gran Stensrud. Stian Røed var en god samarbeidspartner under merkingen av ungfisk, samt tetthetsfisket høsten 2022. Simon Gran Stensrud var også til god hjelp mot slutten av gyteperioden. En spesiell takk må også rettes til Karl Arne Berg og Arvid Pleyrn Husan var til god hjelp under tetthetsfiske og rusefangsten, som var tidkrevende og tungt arbeid. Mikael Jørgensen som hadde skrevet en lignende masteroppgave fra Råsjøen på Romerikssåsen ble redningen under den største oppgangen, da det ble for mye fisk til at jeg klarte å håndtere de alene. John Roger Ekren skal ha en stor takk for å ha utviklet løsningen for å flomsikre den stasjonære antennen i Skjærdalsbekken. Roger Wilhelmsen takkes for en god og effektiv minkfangst under feltarbeidet. Dette sparte sannsynligvis livet til mange av fiskene som var fanget i rusa uten fluktmuligheter. En stor takk vendes også til andre ildsjeler som bidro under feltarbeidet: Torbjørn Øverbo, Balder Tømmerdal, Marita Paalerud Fredriksen, Håvard Frafjord, Marte Buvarp, Synnøve Hervik, Emil Conen, Fredrik Nordli, Julian Arntzen, Herman slettmoen, Zacharias Valldal, Stig Thomas Gulbrandsen, Sander Harstad, Sagka Sundset, Knut-Harald Reite, Ole Andreas Bergheim og Trine Gullberg Skogli.

Hovedveileder Thronoddvar Haugen takkes for god veiledning og hjelp under arbeidet med masteroppgaven. Prosjektleder og biveileder Stian Stensland takkes for sitt engasjement rundt prosjektet, samt organisering av hjelpere under feltarbeidet.

Prosjektet er finansiert via midler fra Statsforvalteren i Trøndelag, Trøndelag Fylkeskommune, Bane Nor, Verdal kommune/vannområdemidler Miljødirektoratet, NMBU og NVE. Jeg vil også takke Vannforeringen for økonomisk støtte til feltarbeidet.

Norges miljø og biovitenskaplige universitet

Ås, 15.06.2023

Sondre Røragen

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

Sammendrag

Den Norske sjøørretbestanden er sterkt redusert sammenlignet med den naturlige tilstanden. På nasjonalt nivå blir økt smittepress fra lakselus knyttet til oppdrettsanlegg for laks i sjøen vurdert til å ha den største negative effekten. Forurensning, fragmentering og habitatforringelse av ferskvannshabitatene er også viktige trusselsfaktorer. Verdalselvvassdraget er lokalisert innerst i Trondheimsfjorden og langt fra oppdrettsanlegg. Fragmentering og tap av ferskvannshabitater ansees her som viktigste årsak til den 80 % reduksjonen som er estimert for denne sjøørretbestanden. De siste årene har derfor flere tiltak blitt satt i verk for å bedre konnektiviteten i elvesystemet, ved å fjerne vandringsbarrierer og hindre. Siden 2018 har ungfisken i seks sidebekker til Verdalselva blitt studert ved hjelp av PIT-telemetri (Passive Integrated Transponder). Man antar at ørreten i Verdalselvvassdraget utgjør et metapopulasjonssystem bestående av flere subpopulasjoner, der subpopulasjonene med et overskudd av individer (source) mater subpopulasjonene med underskudd av individer (sink). Tidligere studier fra Verdalselva kom frem til at minst 2,8 % ungfisk vandret mellom flere bekker gjennom året. Fra 2018 til 2022 er det blitt merket 3521 ung laksefisk i systemet (hovedsakelig ørret), så man forventet i 2022 å få de første gjenfangstene av disse som gytefisk. Derfor ble gytefisken i 2022 studert i denne studien. Gytefisken ble studert i et metapopulasjonsperspektiv for å se hvordan de brukte de forskjellige bekkene under gyteperioden, samt undersøke om det er livshistorieforskjeller mellom de ulike bekkene.

Gytefisken ble fanget i ruser under oppvandrings- og gyteperioden. Disse ble merket med PIT-merker, dersom de ikke alt var merket. Det ble også tatt skjellprøver for å få alder- og vekstdata, vekt og lengde ble målt, samt rognprøver. Ultralyd for måling av eggstørrelse *in vivo* ble også utprøvd som en pilottest.

Gjenfangster fra ruser og PIT-antennar ble brukt for å kvantifisere andel ørret som vandret tilbake til oppvekstbekk (hjemvandrere) og andel ørret som vandret til annen bekk (streifere). Det ble 37 gjenfangster fra tidligere år, hvorav 35 % var streifere. Hele 46 av 338 (14 %) av gytefisk som ble merket for første gang 2022 streifet etter merking. Streiferne var hovedsakelig hanner, men én hunnørret streifet også. Streifing er sannsynligvis viktig for å mate sinkbekkene med gytefisk. Selv om få hunner streifet, viste denne studien at hunnørret kan streife. Da en hunn har mange egg, vil de ha en stor effekt på bekk med få gytefisk. Dette er sannsynligvis en viktig grunn til den momentane rekoloniseringen man ofte ser etter konnektivitetsforbedrende tiltak. Konnektivitet er med andre ord nøkkelen til en sunn ørretbestand i Verdalselva. Fra de utgytte PIT-merkene, så man at ørreten utnyttet tilgjengeliggjorte områder i Follobekken.

Tørrvekten på eggene økte med fiskelengden i alle bekkene. Det var også forskjell i tørrvekt mellom bekkene korrigert for fiskelengde. Ørret fra Bjørkbekken hadde relativt større egg enn resten av bekkene og skilte seg signifikant fra Follobekken, der eggene i gjennomsnitt var 0,005 gram lettere. Forskjellen i gjennomsnittlig eggstørrelse mellom Bjørkbekken og Follobekken ble vurdert til å kunne være et resultat av konkurranse og kanskje særlig intrakohortkonkurranse, der det er en trade-off mellom eggstørrelse og fekunditet for å maksimere yngeloverlevelse hos hunnørreten. Bekkenes utforming kan også påvirke antall nisjer, noe som igjen kan påvirke hvilken eggstørrelser som favoriseres ved naturlig utvalg.

Det ble totalt fanget 341 gytefisk (256 hannørret og 85 hunnørret). Den høyeste andelen hunnørret ble fanget i Bjørkbekken (36 %) og den laveste andelen ble fanget i Follobekken (19 %). Hunnene var i gjennomsnitt 1,6 år eldre enn hannene og i gjennomsnitt 117 mm lengre. Ørret fra Bjørkbekken var i gjennomsnitt 1,9 år eldre og i gjennomsnitt 109 mm lengre enn ørret fra Korsådalbekken, som var de mest forskjellige underpopulasjonene. Gytefisken ble fra skjell estimert til å ha en smoltifiseringsalder mellom en og fem år. Hunnene smoltifiserte i gjennomsnitt 0,2 år senere enn hannene. Bedre vekst første år ga også lavere smoltifiseringsalder. De fleste gytefiskene hadde smoltifisert som 2+, men mange hadde også smoltifisert som 3+. I bekkene var det forskjell i gjennomsnittlig smoltifiseringsalder mellom Bjørkbekken (2,5 år) og Korsådalbekken (2,1 år) korrigert for førsteårsvekst. Lengde ved smoltifisering ble påvirket av første års sjøvekst. Større smolt hadde generelt bedre vekst første år i sjøen. Dette gjaldt spesielt hunnene som i gjennomsnitt hadde bedre sjøvekst enn hannene, med unntak av de aller minste smoltene.

En mulig forklaring på den store skeivfordelingen mellom kjønn kan kanskje være at hunn og hann bruker forskjellige områder i sjøen, der hunnørreten har en mer vekstorientert strategi for å maksimere fekunditet og eggstørrelse. Dette blir støttet av alders og lengdedata, der hunnene i gjennomsnitt var eldre og lengre enn hannene. Førsteårsveksten i sjøen støttet også dette, da hunnene i gjennomsnitt hadde bedre sjøvekst enn hannene. Den gjennomsnittlig lavere smoltifiseringsalderen hos hannene kan være en tilpasning for å tidligere kunne bli kjønnsmoden. Alders og størrelsesforskjeller mellom bekkene henger sannsynligvis sammen med konnektivitetsforbedrende tiltak, som har produsert mer ørret etter tiltaket.

Oppvandringssannsynligheten til bekkene ble positivt påvirket av en interaksjon mellom økning i vannstand og økning i temperatur. Flere bekker har hindre, som blir enklere for ørret å forsere på høy vannstand. Hannene oppholdt seg i gjennomsnitt nesten i en tre ganger lengre periode i bekkene enn hunnene fra samme bekk. Dette kan være fordi hannene økte gytesuksessen ved

å bedekke så mange hunner som mulig. En uforutsett bonus ved utgytte PIT-merker var at man ved å skanne disse merkene med bærbar PIT-antenne, fikk nyttig informasjon om gyteplasser, der man så at tilgjengeliggjorte området ble utnyttet av ørreten.

Abstract

The sea trout population in Norway has greatly declined over the last decades where aquaculture farming-induced salmon lice infection pressure has largely been considered the main driver of this decline. The Verdalselva watercourse is located in inner parts of Trondheimsfjorden, far from salmon farms. The observed 80 % decline in this river system's brown trout population has been attributed to habitat fragmentation and habitat degradation. In recent years, several measures have been implemented to enhance waterway connectivity. Since 2018, juvenile trout from six tributaries to Verdalselva have been studied using PIT-telemetry (Passive Integrated Transponder). It has been suggested that Verdalselva brown trout comprises a metapopulation of several subpopulations. Individuals from small sub-populations living in tributaries with less favorable conditions (sinks) typically receive individuals from source sub-populations that produce surplus of individuals. Previous studies have documented that at least 2,8 % of tagged juveniles undertake among-stream migrations. By 2022, a total of 3521 juvenile salmonids (mainly brown trout) have been tagged since 2018. The first returning tagged spawners are expected to return during 2022. During the fall 2022, this study of the returning spawners was undertaken to investigate their utilization of the tributaries during the spawning period, and if there were evidence of among-tributary variation in life-history traits that could be attributed to local adaptations.

Fyke nets were used to catch the spawners. They were tagged if they were not tagged already. Scale samples were collected for age and growth estimation; length and weight were measured, and egg collected for dry weight measurements. Ultrasound was also used as a pilot test for in vivo egg-size measurements. Recaptured trout from fyke nets and PIT-antennas was used to quantify the number of trout that returned to their natal stream (homers), and trout that stayed (strayers), yielding 37 recaptured trout tagged spawners where 35 % were strayers. A total of 46 out of 338 spawners tagged (14 %) during the spawning period also strayed. The strayers were mostly males with just one straying female. Straying is likely important for feeding sink streams with spawners. Even though few females strayed, this study proved that they could. As one female carry many eggs, they could have a big effect in streams with few spawners. This is likely an important reason for the instant recolonization that is often experienced after restored connectivity.

When analyzing the egg dry weight, it was found that it increased with fish length. There were also between-stream differences, as the egg dry weight from Bjørkbekken on average was 0.005 grams heavier than the egg dry weight from Follobekken. The differences in average egg size

between tributaries could likely be attributed to juvenile competition, especially intra-cohort competition over territories and food. There was likely a trade-off between egg size and fecundity to maximize offspring survival. Among-stream variation in niche provisioning could also be an explanation for the observed egg-size variation.

A total of 341 (256 males and 85 females) spawners were caught. Bjørkbekken had the highest number of females (36 %) and Follobekken had the lowest number (19 %). Variation in life-history traits in the spawning trout was found among tributaries. The spawners from Bjørkbekken were on average older and longer than the rest. Differences between the genders were also found. Female spawners were on average 1,6 years older and on average 117 mm longer than the males. Spawners from Bjørkbekken were also on average 1,9 year older and on average 109 mm longer than trout from Korsådsbekken, constituting the largest contrast. Differences among streams were likely an effect of restored connectivity. Scale analyses revealed that spawners had smolt at ages between one and five years. It was found that better first-year growth resulted in earlier smolting. Larger smolts generally grew better during the first year at sea. On average, females grew faster while at sea than males.

The uneven gender ratio was likely a product of differential habitat use during sea migration and different time spent at sea. Females likely prioritize growth to maximize egg size and fecundity. The average size- and age distribution also supported this as females were larger and older than the males. First-year sea growth supported this, as females on average grew more than the males.

It was found that initiation of entrance to tributary was more likely under increasing water level temperature. The increased discharge makes it easier for spawners to maneuver in the small streams. Males resided on average 2.8 times longer in the streams than their female counterparts during the spawning period, which is likely due to them having opportunities to spawn many times. Using positions of discarded PIT-tags, assumed mostly caused by spawning activity, nests could be identified by using a mobile PIT-antenna. Using this method enabled showing that the spawners utilized accessible areas after restored connectivity.

Innholdsfortegnelse

Forord	i
Sammendrag	Error! Bookmark not defined.
Abstract	Error! Bookmark not defined.
1. Innledning	1
1.1 Problemstillinger:	5
2. Materiale og metode	5
2.1 Studieart	5
2.2 Bakgrunn for prosjektet	7
2.3 Studieområdet	7
2.4 Studiebakkene og studiedesign	10
2.5 Material og metode i felt	13
2.5.1 PIT-telemetri	13
2.5.2 Fangst og håndtering av gytefisk	17
2.5.3 Fiskeprøver	21
2.5.4 PIT-merking	24
2.5.5 Måling av vanntemperatur og vannstand	25
2.6 Metode labb	25
2.6.1 Skjellprøver	25
2.6.2 Tørrvekt rogn	26
2.6.3 Ultralydbasert eggstørrelse	27
2.7 Kvantitative analyser	29
2.7.1 Kategorisering av data	30
2.7.2 Fiskedata	32
2.7.3 Forberedelse av analyser	32
2.8 Statistiske analyser	32
3 Resultater	34
3.1 Miljødata og deteksjoner	34
3.1.1 Vannsøyletrykk	34
3.1.2 Vanntemperatur	35
3.2 Fangstoversikt	36
3.3 Lengdefordeling	38
3.4 Hjemvandring og streifing	40
3.5 Tørrvekt rogn	42
3.6 Aldersdata	45

3.6.1 Vekst første år	45
3.6.2 Smoltifiseringsalder	46
3.6.4 Smoltifiseringslengde ved forskjellig smoltifiseringsalder	48
3.6.5 Tilvekst første år i sjøen.....	48
3.6.6 Totalalder	50
Oppvandring og oppholdstid	52
3.7.3 Oppvandringssannsynlighet	52
3.7.4 Oppholdstid	55
3.8 Utgytte PIT-merker.....	58
3.9 Viktige observasjoner.....	61
4 Diskusjon.....	62
4.1 Om fangsten	62
4.2 Å streife eller å vende hjem?.....	63
4.3 Livshistorieforskjeller.....	66
4.3.1 Eggvekt	66
4.3.2 Førsteårsvekst, smoltifiseringsalder og første års sjøvekst.....	69
4.3.3 Størrelsesfordeling og aldersfordeling	73
4.4 Oppgangen og gytetid.....	75
4.5 Utgytte PIT-merker.....	77
5 Konklusjon.....	78
5.1 Problemstilling 1. og 2.....	78
5.2 Problemstilling 3.....	79
5.3 Problemstilling 4.....	80
5.4 Konsekvenser for forvaltningen.....	80
5.5 Videre anbefalinger til prosjektet og forbedring av metoden.....	81
Vedlegg.....	83
V1 Bekkeoversikt	83
V2 Lengdefordeling.....	89
V3 Tørrvekt rogn.....	89
V4 Smoltifiseringsalder og vekstkurver	90
V5 Sjøvekst	92
V6 Totalalder	92
V7 Temperatur 2021.....	92
V8 Oppvandring sannsynlighet	93
V9 Oppholdstid	93

V10 Kategorisert adferd etter behandling.....	94
V11 Lite forstyrret fisk	94
Referanser	96

1. Innledning

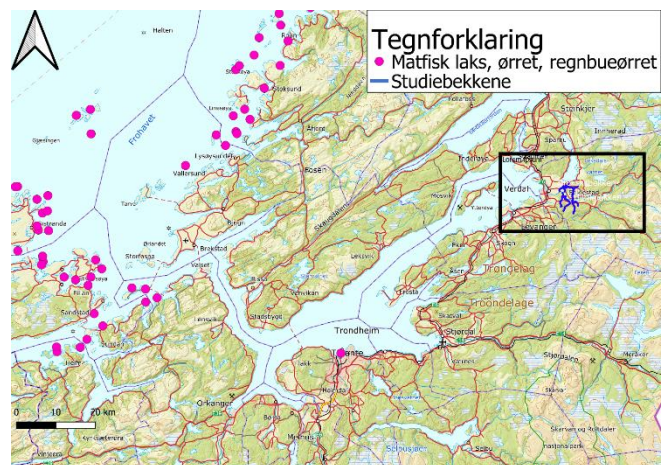
Siden den industrielle revolusjonen på slutten av 1700-tallet har samfunnet forandret seg og blitt mer industrialisert. Veier, jernbaner og byer steg fram og antallet mennesker i verden mangedoblet seg. Folketallet i verden steg fra 0,5 milliarder mennesker på 1600-tallet til 8 milliarder mennesker i 2023 (United Nations, 2022) og landbruket ble mer industrialisert. En konsekvens av denne utviklingen er at naturen har blitt fragmentert, endret og degradert, noe som skaper problemer for flere arter og økosystemer, og resultert i en urovekkende reduksjon i biodiversitet verden over. Ifølge FNs naturpanel IPBES er det fem forskjellige grunner til at biodiversiteten endrer seg. Den viktigste faktoren som endrer biodiversiteten er arealendringer, etterfulgt av overhøsting, klimaendringer, forurensning og spredning av fremmedarter (Economic & Social Affairs, 2022). Arter som gjennom livet vandrer mellom habitattyper, slik som de anadrome og katadrome artene laks (*Salmo salar*), ørret (*Salmo trutta*) og ål (*Anguilla anguilla*) er gode eksempler på arter som i aller høyeste grad blir påvirket av samtlige av disse faktorene.

Trondheimsfjorden har historisk hatt en god produksjon av sjøørret, men produksjonen er nå sannsynligvis historisk lav (Bergan, 2013; Forseth & Fiske, 2022). Konsekvensen av dette er at det siden 2009 har vært fiskeforbud i elvene etter sjøørret i fiskesesongen. Fisket etter sjøørret i sjøen har også blitt begrenset og er nå forbudt i mars, april og mai. Det er altså ikke noe høstbart overskudd man kan høste av lengre. De samme trendene som man ser i Trondheimsfjorden, er sannsynligvis representativt for resten av landet. Av 1251 lakseførende vassdrag med sjøørret ble nesten 40% vurdert til å være i dårlig tilstand, svært dårlig tilstand eller tapt (Forseth & Fiske, 2022). Bare 20 % hadde god eller svært god tilstand. Det var på Vestlandet og i Midt-Norge det sto dårligst til. Lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) ble vurdert til å være den faktoren som hadde størst negativ påvirkning på sjøørret. Vannkraft, landbruk og samferdsel ble også vurdert til å ha stor negativ påvirkning på bestandene.

Studien «Tapt areal og produksjonsevne for sjøørretbekker i Trondheim kommune» kom frem til at 70 % av bekkearealet til sjøørret i Trondheim var gått tapt (Bergan & Nøst, 2017). Endret landbruksaktivitet og rask byutvikling etter krigen og frem til slutten av 1980-tallet ble pekt ut som hovedgrunnene til denne utviklingen. Det ble anslått at 90% av produksjonsarealet var tapt etter en ekspertvurdering av kvaliteten på de resterende arealene. (Bergan, 2013) viser til at myndighetene i stor grad har oversett sjøørretbekkene gjennom årene. Uvitenhet og «bit for bit»-mentalitet skal ha ført til at sjøørreten har havnet i dette uføret. Konsekvensene av tiltak som påvirker bekkene har blitt vurdert bit for bit istedenfor å bli vurdert i en helhet. Det er flere eksempler på at sjøørretbekkene lenge var blitt oversett. Det ble frem til 1980-tallet for eksempel

gitt tilskudd til å drenere myrer, kanalisering av bekker og rørlegging av sjøørretbekkene. Drenering av myrer har gjort bekkene mer sårbare i møte med tørke, og kanalisering har gitt flere bekker dårlig sjøørrethabitat og minket tilgjengelig bekkeareal. Kulverter har i forbindelse med veiutbygging skapt flere vandringsbarrierer for sjøørreten.

Lakselus i sjøfasen er ansett til å være den viktigste grunnen til den reduserte sjøørretbestanden i landet (Anon, 2019). Studien til Bergen og Nøst viser imidlertid at det er flere faktorer som spiller inn og at arealendringer og fragmentering er et stort problem for sjøørreten i Trondheimsfjorden. Hol et al. (2019) estimerte for eksempel at 80% av den historiske sjøørretproduksjonen i Verdalselvvassdraget var gått tapt. I Orkla ble det estimert at bare 51,2 % av opprinnelig produksjonsevne i 87 sidevassdrag og bekker gjenstod (Solem et al., 2021). Bergen og Nøst (2017) estimerte at 90 % av sjøørretproduksjonen i Trondheimsfjorden var tapt. Tilstanden til ferskvannsområdene til ørreten er altså også viktig. I Verdal kommune er degradering av ferskvannsområdene til ørreten sannsynligvis spesielt viktig, da sjøørreten sannsynligvis blir eksponert relativt lite for lakselus grunnet lang avstand til oppdrettsanlegg (**Figur 1**). Uansett er det flere oppdrettsanlegg utenfor Hitra og Frøya, samt langs kysten nordover. oppdrettsanleggene er lokalisert rundt 120 km i luftlinje eller rundt 150 km for en sjøørret. Det er altså langt for en sjøørret fra Verdalselva, men det er ikke en uoverkommelig distanse for sjøørreten (Eldøy et al., 2021; Thorstad et al., 2016). Spesielt større individer har potensiale til å utnytte seg av slike områder langt unna (Eldøy et al., 2021). Det er også vist at vandringslengden hos sjøørret øker med lengden på fjorden.



Figur 1: Kart over oppdrett, der rosa prikker viser anlegg for matfiskproduksjon av laks, ørret eller regnbueørret (Fiskeridirektoratet, 2023). Studieområdet er lokalisert nordøst på kartet (Kartverket, Topografisk norgeskart 4 i WGS 84).

Vanndirektivet ble i 2009 innført i Norsk lov gjennom vannforskriften (Lovdata, 2009). Det stilles derfor krav til overvåkning, vurdering og tiltak for å oppnå god tilstand i vannsystemene. Ørretens tilstand i bekkene er godt egnet for økologisk tilstandsklassifisering i bekkene (Sandlund et al., 2013). Tiltak blir derfor satt i gang for å forbedre den økologiske tilstanden. Fisketrapper og kulverter med terskler er eksempler på tiltak som blir gjort for å få ørreten forbi vandringshindre, noe som har åpnet nye gyte- og oppvekstområder som tidligere var

utilgjengelig. Norges miljø- og biovitenskaplige universitet (NMBU) har vært involvert i forskning i forbindelse med Verdalselva siden 2015 gjennom prosjektet «Ny giv for sjøørreten i Verdalsbekkene». Flere masterstudenter har derfor vært involvert i prosjektet for å se på effekten av tiltakene og utviklingen av sjøørretbestanden, samt bidra til spennende forskning og ny kunnskap (Berntsen, 2022; Esdar, 2019; Hoberg, 2022; Hol, 2018; Lund, 2020; Mürer, 2019; Nese et al., 2019; Njaa, 2022; Pedersen, 2021; Richenberg, 2019; Ustvett et al., 2021; Vårhus, 2016).

Tidligere studier fra Verdalselva viser at tilstand til sjøørretbekkene i Verdalen er sterkt redusert. Hol et al. (2019) vurderte at tilgjengelig bekkeareal var redusert med 35,89 %. Samtidig var kvaliteten på mange av bekkene også redusert i forhold til naturlig tilstand. Produksjonen av ørret i Verdalsbekkene ble derfor vurdert til å være redusert med 80 % i forhold til referansetilstand. Bekkene i Verdalselvsystemet reflekterer dermed tilstanden i resten av Trondheimsfjorden.

Tidligere PIT-telemetristudier (Passive Integrated Transponder) har vist at ørretparren i Verdalsbekkene er en del av en større metapopulasjon bestående av flere subpopulasjoner (Lund, 2020; Nese et al., 2019; Ustvett et al., 2021). Fiskene ble merket med PIT-merker, og antennesystemer ble satt opp i utløpet av sidebekker til Verdalselva. Ustvett estimerte i sin oppgave at minst 2,8 % av parren byttet bekk i løpet av en sesong, noe som mest sannsynlig er et veldig konservativt estimat, da antennesystemene var ute av drift i flere perioder. Det er i tillegg mange flere bekker uten antennesystemer, da bare seks av bekkene har blitt brukt i metapopulasjonsstudiene. Uansett klarte Ustvett et al. (2021) å finne en slags source-sink dynamikk (Hanski & Gaggiotti, 2004; Pulliam, 1988), der sourcebekkene i gjennomsnitt hadde netto utvandring og sinkbekkene i gjennomsnitt hadde netto innvandring. Konnektiviteten i vassdraget er altså viktig, da sjøl sinkbekkenes ressurser kan utnyttes ved at ungfisken kan vandre. Dermed øker det totale produksjonspotensialet til vassdraget.

Ustvett et al. (2021) fant også noe høyere dødelighet blant ungfisken i sourcebekkene, noe som kan forklares av intra- og interkohortkonkurranse (konkurranse mellom samme årsklasse og forskjellige årsklasser) (Elliott, 1994). Overlevelsen var også større hos større fisk, noe som kan forklares av interkohortkonkurranse (konkurranse mellom årsklasser) (Bohlin, 1977; Kaspersson et al., 2012).

En annen viktig del av en metapopulasjonsdynamikk i et elvesystem som Verdalselva er gytefiskens bruk av bekkene som gytehabitat. Gjenåpning av bekker gir oftest nesten momentan

rekolonisering av ørret. Dette skjedde for eksempel i Brokskitbekken som er en av studiebekkene i prosjektet der fisk blir merket. Bekken var lukket fra 1972 til 2020. Etter restaureringen tidlig høsten 2020 ble det igjen funnet ungfisk i alle bekkens stasjoner høsten 2022. Samt høye tettheter i enkelte stasjoner.

Gytefisker spiller sannsynligvis en viktig rolle i rekoloniseringen av bekker. En dansk studie i fire bekker i Mariager fjord viste for eksempel at 37 % av sjøørretene returnerte til en annen bekk enn de vandret ut fra som smolt (Källo et al., 2022). Bekkene i Mariager fjord er adskilte av en fjord, mens ørreten i Verdalsbekkene er adskilt av hovedelven. De kan altså enklere besøke flere bekker, da de slipper å krysse saltvann. Det er derfor interessant å se om ørreten oppfører seg på samme måten i Verdalsbekkene og om dette kan være noe av grunnen til den momentane rekoloniseringen av bekkene etter konnektivitetsforbedringer.

I denne studien skal gytefisken undersøkes. I 2022 forventes gjenfangster av gytemoden fisk som stammet fra de første årene med PIT-merking. Dette gjør at vi kan få data fra tilbakevendende sjøørret, samt undersøke hvordan gytefisken oppfører seg i Verdalselvsystemet. Gytefiskens bruk av bekkene vil kunne belyse viktigheten av konnektivitet i ett elvesystem som Verdalselva. Denne avhandlingen vil i tillegg gi kunnskap om gytefisken i Verdalselvsystemet ved å se på vekst, smoltifisering, alder, rognvekt, oppvandring og oppholdstid i gytebekk. Bekkene i Verdalen er veldig forskjellige når det kommer til habitat og historie samt ungfisktetthet (Esdar, 2019; Hoberg, 2022; Hol, 2018; Vårhus, 2016). Noen har mye finpartikler som substrat, mens andre har grovt substrat med gode gyte- og oppvekstmuligheter. Å sammenligne bekkene for å se om det fins forskjeller i gytefiskbestanden og lokale tilpasninger er derfor interessant.

1.1 Problemstillinger:

1. Hvordan bruker gytefiskene av ørret de ulike gytebekkene i Verdalselva?
 - Blir restaurerte og tilgjengeliggjorte områder utnyttet av gytefiskene?
2. Er det stor andel streifere blant gytefiskene, og er denne streifingen i så fall viktig for å mate sinkbekker med gytefisk?
3. Er det livshistorieforskjeller (alder ved smoltifisering og gyting, vekst og eggstørrelse) mellom gytefiskene av ørret i de seks studiebekkene?
 - Er det også her forskjeller mellom kjønn.
4. Hvilke drivere påvirker oppvandringssannsynligheten i gytetiden og hvor lenge oppholder gytefiskene seg i bekkene?

2. Materiale og metode

2.1 Studieart

I de seks bekkene der gytefiskene ble studert var det ørret som utgjorde studiearten. Ørreten er Norges mest utbredte fiskeart, og finnes langs hele kysten og i de aller fleste vann og vassdrag i landet. Norges høyestliggende ørret blir utsatt i Juvvatnet som ligger på 1836 moh ved Galdhøpiggen. Uansett er det sannsynligvis få av disse høyfjellsvannene over 1000 moh som har naturlig reproduksjon.

I vassdrag med tilknytning til sjøen forekommer ørretpopulasjonen sannsynligvis i to ulike deler, en stasjonær del og en migrerende del (anadrom) (Jonsson & Jonsson, 1993). Den anadrome delen bruker i likhet med laksen ferskvann som oppvekstområder, før den smoltifiseres og vandrer til sjøen på næringsvandring. Sjøørreten bruker i motsetning til laksen som vandrer til havet de kystnære områdene til næringsvandring. Sjøørreten foretar næringsvandring til sjøen for å optimalisere vekst og reproduktiv suksess (Jonsson & Jonsson, 2011). Sjøørretens oppholdstid i sjøen før den oppnår kjønnsmodning varierer fra ett år til over tre år, og henger sammen med breddegrad (L'Abée-Lund et al., 1989). Basert på studien til L'Abée-Lund et al. (1989) vil man forvente at sjøørret fra Verdal som ligger på 63.8 ° i gjennomsnitt vil trenge ca. 2,4 år i sjøen for å bli kjønnsmoden.

Smoltifisering er en av de viktigste flaskehalsene i sjøørretens liv. De er da veldig sårbare og utsatt for predasjon, nye parasitter og sykdom (Lyse et al., 1998). I ferskvann har kroppen til ørreten sterkere ionestyrke enn vannet. I saltvann endrer dette forholdet seg. Ørreten må altså endre ionereguleringen for å kunne overleve i saltvann. Dette skjer gjennom smoltifisering.

Smoltifisering er en prosess der morfologien og fysiologien til laksefisk endrer seg før sjømigrasjon. Denne prosessen skjer oftest om våren. Smolten blir sølvfarget og ligner sild før den vander til sjøen. Den får en tynnere mer strømlinjeformet kropp med spissere snute, som kan være en tilpasning til en mer migrerende livsstil (Youngson & Webb, 1992). I smoltifiseringsprosessen skjer endringer i celler i gjellene og innvollene som inneholder spesialiserte protein med Na^+/K^+ -ATPase som skiller ut overskudssalt (Karnaky Jr, 1986; Pelis & McCormick, 2001).

Parren må overkomme en minimumsstørrelse for å smoltifisere. Dette er noe som kan variere stort mellom populasjoner. I Sør-Norge kan ørret for eksempel smoltifiseres som ett år og 67mm, mens lengre nord kan de smoltifiseres nærmere 5 år og 200mm (Jonsson et al., 2001). L'Abée-Lund et al. (1989) fant at smoltalder var negativt korrelert med temperatur. Smoltalder og smoltstørrelse øker også med breddegrader (Jonsson & L'Abée-Lund, 1993). Gjennomsnittlig smoltifiseringsalder på over 3 år forventes, da Verdal ligger på 63,8 °. Klimaendringer kan ha påvirket gjennomsnittlig smoltifiseringsalder siden Jonsson og L'Abée-Lund (1993).

Lystilgang og temperatur er også viktige faktorer som påvirker smoltifisering (Duston & Saunders, 1990; Folmar & Dickhoff, 1980). Daglengden ser ut til å kontrollere begynnelsen på smoltifiseringen, mens temperaturen ser ut til å kontrollere smoltifiseringsraten (Hoar, 1988). For å smoltifiseres trenger fisken ett visst antall døgngrader. For eksempel oppdrettslaks hadde maks Na^+/K^+ -ATP-ase aktivitet som indikerer smoltifisering sent i april ved 12 °C og i slutten av mai ved 8,9 °C (Handeland et al., 2004).

Sjøørreten gyter i rennende vann, typisk i bekker og i små elver med synkende temperaturer om høsten (Crisp, 1993). Hannene får en imponerende brun gytedrakt med røde flekker og krok i underkjeven. Hunnene forblir mer sølvfargede, men mørkere enn i sjøen. Ørreten blir mer robust, med at de får tykkere skinn som nærmest fungerer som en rustning. Dette gjelder spesielt hos hannfisken. Gattfinnen blir også større og hannfisken blir mer høyrygget. Slike sekundære gytekarakteristikker som ikke har direkte innvirkning på reproduksjonen antas å være en del av den seksuelle seleksjonen (Darwin, 1888) Hos hunnene er det intraseksuell konkurranse mellom hunner for de beste gyteplassene. Hos hannene er det intraseksuell konkurranse om tilgangen til hunnene (Fleming et al., 1996). Det er også interseksuell konkurranse, da hunnene foretrekker dominante store hanner med sterke farger og stor gattfinne (Labonne et al., 2009). Noen hanner ligner parr i utseende og størrelse. Disse blir kalt snikere. De gjemmer seg til hunnen skal gyte, og kommer frem for å befrukte i det hun slipper eggene. Både hannene og hunnene gyter gjerne flere ganger med forskjellige partnere samme

sesong. Dominante hanner av laks kan for eksempel befrukte egg fra 100 forskjellige hunner i samme gytesesong (Fleming et al., 1996). Hunnene lager gjerne en samling med en til 20 gytegroper avhengig av størrelsen på hunnfisken, der større hunner gjerne lager flere gytegroper (Jonsson & Fleming, 1993).

Tiden fra gyting til klekking er temperaturavhengig, og minker med økende temperatur (Ojanguren & Brana, 2003). Overlevelsen til eggene var høyest fra 8 °C til 10 °C. Tilstrekkelig oksygentilgang, pH og vanndybde er også viktig for klekkesuksessen. Ørret gyter i grus der den foretrukende grusstørrelsen har en diameter på ca. 10 % av kroppslengden (Kondolf & Wolman, 1993). Blir andelen fine partikler som sand, silt og leire for stor, minker overlevelsen av egg og fiskelarver i grusen, da de kveles. Malcolm et al. (2003) fant at siltandel over 0,5 % minket overlevelsen med 5 %. Leire lager også en tynn film rundt egget som reduserer oksygentilgangen (Julien & Bergeron, 2006).

Klekkingen skjer vinterstid og yngelen forblir typisk i grusen til sent på våren. En til to måneder etter yngelen kommer opp av grusen blir det intens intraspesifikk konkurranse. Yngelen er territoriell og aggressiv, så det blir kamp om de beste plassene. Yngelen som taper konkurransen har høy dødelighet og blir typisk drevet nedstrøms (Elliott, 1989). Dette er ofte den største flaskehalsen når det kommer til overlevelse hos ørret.

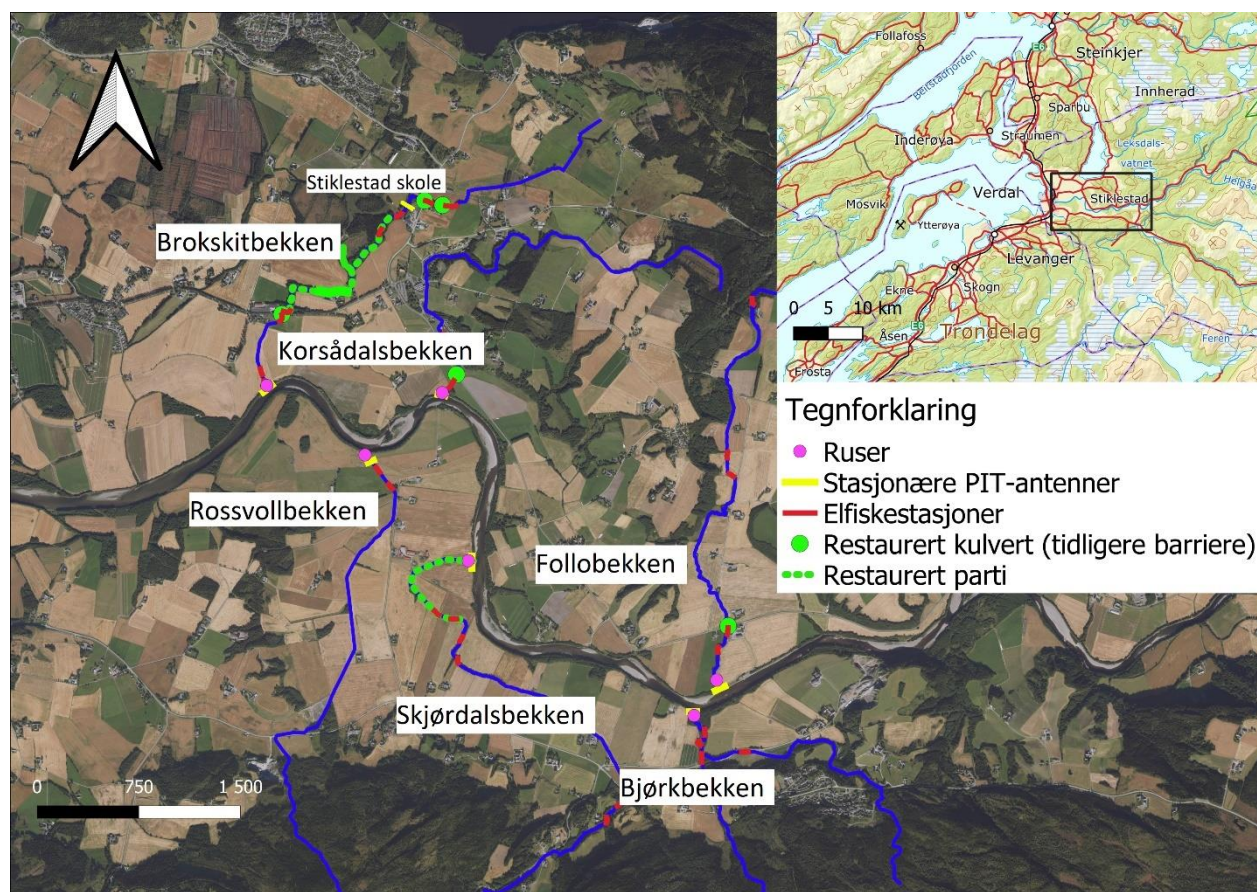
2.2 Bakgrunn for prosjektet

NMBU har siden 2015 vært involvert i prosjektet «Ny giv for sjøørreten i Verdalselvvassdraget». Det har tidligere blitt skrevet flere masteroppgaver som har tatt for seg forskjellige aspekter i vassdraget. Denne masteroppgaven bygger i hovedsak videre på masteroppgavene Nese (2019), Lund (2020) og Ustvett (2021) sine oppgaver. Disse oppgavene har studert ung ørrets vandringsdynamikk i vassdraget ved hjelp av PIT-telemetri. Dette betyr at det fra 2018 til 2022 er merket 3521 ungfisk i systemet (**Tabell 2**). Man antar derfor at de første ørretene som ble merket begynner å komme tilbake som gytefisk. I denne oppgaven skal derfor gytefiskens vandringsdynamikk i et metapopulasjonssystem studeres ved hjelp av PIT-telemetri og merke-gjenfangstdata.

2.3 Studieområdet

Verdalselvvassdraget ligger i Verdalen kommune i Trøndelag fylke. Hovedelven starter fra Veresvatnet og heter der Helgåa. Helgåa møter etter hvert elva Inna, og danner til sammen Verdalselva. Elva renner så videre nedover Verdalen og ut i Trondheimsfjorden. Studieområdet

består av seks sidebekker til Verdalselva. Disse bekkene er Brokskitbekken, Korsådalsbekken og Follobekken på nordsiden av elven og Rossvollbekken, Skjördalsbekken og Bjørkbekken på sørsiden av elven (**Figur 2**). Disse utgjør et lite utvalg av over 30 bekker med anadrom ørret. Studiebekkene har hovedsakelig ørret men enkelte bekker kan og ha innslag av laks, tre-pigget stingsild (*Gasterosteus aculeatus*), ørekyt (*Phoxinus phoxinus*), skrubbe (*Platichthys flesus*) og ål (*Anguilla anguilla*) (Berger & Bremset, 2011). Det ble også fanget pukkellaks (*Oncorhynchus gorboscha*) i elva i 2019 og 2021 (Statistisk sentralbyrå, 2022). Enkelte bekker som for eksempel Hyllbekken har også tidvis stort innslag av laks.



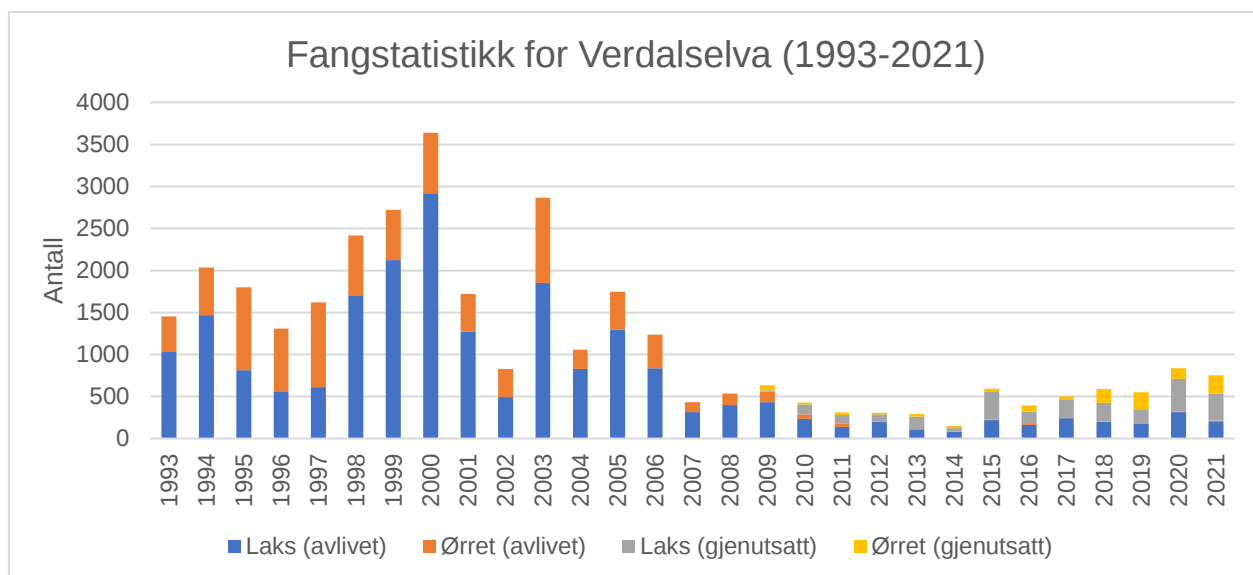
Figur 2: Studieområdet. Brokskitbekkens utløp er nærmest utløpet til Verdalselva (7,6km) og Follobekken er lengst unna (12,9km) i elvelengde. Det er altså 5,3km mellom ytterpunktene av studieområdet (Kartverket, ortofoto i WGS 84).

Verdalselva er en laks- og sjøørretelv. Den har et nedbørsfelt på 1454 km² (Rosvold, 2021). Anadrom strekning gikk historisk opp til Granfossen i Helgåa. I 1990 ble det opprettet laksetrapp her, noe som har økt den lakseførende strekningen fra 32 km til 53 km der den nye naturlige vandringsbarrieren blir Kløftafossen i Helgåa. Sammen med sideelva Inna som har lakseførende strekning på omtrent to km, Skjækerelva med omtrent 500 meter og Juldøla med 2,5 km får

vassdraget en 58 km lang lakseførende strekning tilgjengelig for laks og sjøørret (Berger & Bremset, 2011).

Trondheimsfjorden fikk status som nasjonal laksefjord i 2003 og Verdalselva ble nasjonal lakseelv i 2007 (St.prp.nr.32, (2006-2007)). Verdalselva ble nasjonal lakseelv på bakgrunn at den enkelte år har store mengder storlaks, samtidig som laksetrappen i Granfossen har gitt elven ett stort produksjonspotensial av laks og sjøørret. Elva er også lite utbygd når det kommer til vasskraft (NVE, 2023).

Fangstdataene fra Verdalselva viser at laks er den dominerende arten (Statistisk sentralbyrå, 2022). Fangstene av både laks og ørret har gått drastisk ned sammenlignet med fangstene fra 1993 til tidlig 2000-tallet (**Figur2**). I 1994 ble det for eksempel fanget 565 ørreter med snittvekt på 1,19 kg og 1470 laks med gjennomsnittsvikt på 2,85 kg. Til sammenligning ble det i 2021 fanget 233 ørreter med snittvekt på 1,47 kg og 518 laks med gjennomsnittsvikt på 4,58 kg. Gitt at sjøørretbekkene har blitt neglisjert lenge før 1993, er nok nedgangen enda mer drastisk enn det **Figur 2** viser. Fra 2009 har gjenutsetting av ørret blitt den nye standarden som en konsekvens av nedgangen i ørret og laksebestanden i Verdalselva. Uansett må disse fangsttallene sees i lys av endrede fiskeregler og fangstbegrensninger i elven. Ørreten ble for eksempel fredet i 2009. Fiskesesongen er nå fra 1. juni til 31 august opp til Granfossen, og hunnlaksen er fredet fra 15. juli. Det har også blitt sesongkvote på tre laks, der bare to laks kan være større enn 65 cm. Strengere fiskeregler har sannsynligvis påvirket fangstinnsatsen og fangststatistikken i Verdalselva. Nedgangen i fangststatistikken ser derfor sannsynligvis mer dramatisk ut enn den egentlig er. Spesielt ørreten er sannsynligvis underrapportert de første årene etter fredning. Rapporteringen har sannsynligvis blitt noe bedre de siste årene (Stensland et al., 2021).



Figur 3: Fangstatistikken for Verdalselva viser oversikt over antall Laks og Ørret avlivet og gjenutsatt fra 1993-2021 (Statistisk sentralbyrå, 2022).

2.4 Studiebekkene og studiedesign

De seks studiebekkene er de samme bekkene som ble studert i masteroppgavene til Nese (2019), Lund (2020), Ustvett (2021), Njaa (2022) og Berntsen (2022). Bekkene ble i 2018 delt inn i tre sourcebekker og tre sinkbekker av Nese et al. (2019), der sinkbekkene ble liggende nedstrøms sourcebekkene. Skjördalsbekken, Bjørkbekken og Follobekken ble i 2018 kategorisert som sourcebekker, følgelig ble Rossvollbekken, Brokskitbekken og Korsådalsbekken kategorisert som sinkbekker. Inndelingen av source og sinkbekkene ble basert på estimer av ungfisktetthet funnet i (Vårhus, 2016) og (Hol, 2018) sine avhandlinger. Tettheter under 26,27 individer/100 m² ble satt til sinkbekker og tettheter over 75,5 individer/100 m² ble satt til sourcebekker.

Det er avsatt områder til elfiske i de forskjellige studiebekkene (elfiskestasjon) (Lund, 2020; Nese et al., 2019; Ustvett et al., 2021) (**Vedlegg 1**). De nyeste elfiskestasjonene ble etablert i 2020 (Ustvett et al., 2021). Disse områdene vil bli omtalt som stasjoner fremover. Hver stasjon er ca. 100 m² med egnet ørrethabitat. Stasjonene er målt opp med GPS, der trær med teip markerer start og slutt på stasjonen, samtidig som GPS-koordinater også markerer start og slutt. Sistnevnte er nyttig siden flom forandrer landskapet slik at teipen som markerer start og slutt kan forsvinne. Originalt var planen at det skulle være fire elfiskestasjoner i hver bekk. Siden bekkene har forskjellig utforming med forskjellig kvalitet, ble antallet stasjoner varierende fra bekk til bekk. Senere har det også blitt gjort restaureringstiltak i flere av bekkene. Dette har ført til at man har

etablert flere elfiskestasjoner, slik at man skulle kunne følge effekten av restaureringen (**Vedlegg 1**). Brokskitbekken har følgelig åtte stasjoner og er den bekken med flest stasjoner. Stasjonene er lagt parvis i bekken, der stasjon 1 er nærmest utløpet av bekken. Det er minst 30 meter i luftlinje mellom stasjonene innen par og minst 100 meter i luftlinje mellom stasjonsparene. Tetthetsfiske blir utført i de forskjellige stasjonene hver høst, slik at man kan følge utviklingen i bekkene.

Studiebekkene har forskjellig utforming, der noen bekker renner i dype ravinedaler, andre steder renner bekkene grunnere. De er også forskjellige når det kommer til kantvegetasjon, fremkommelighet, substrat, og størrelse (**Tabell 1**). Det forekommer også store variasjoner innenfor samme bekken. Kantvegetasjonen består av alt fra jordekanter og plen til frodig kantskog med et rikt biologisk mangfold. Kantskogen i de forskjellige bekkene består hovedsakelig av diverse løvtrær som hegg, selje, osp, gråor og ripsbusker, men det fins barskog i enkelte partier. I **Tabell 1** har jeg forsøkt å vurdere gyteområder, fremkommelighet, kantvegetasjon, samt gitt en oversikt over nyere endringer i anadrom strekning og konnektivitet. Uansett trengs her en helhetlig kartlegging av mesohabitat i merkebekkene (**FigurX**).

Tabell 1: Liten oversikt over bekkene. Rekkefølgen i tabellen er basert på avstand til Verdalsøra der Brokskitbekken er nærmest og Follobekken er lengst unna av studiebekkene. De anadrome strekningene er hentet fra Hol (2018). Anadrom strekning før restaurering er lest av ved hjelp av appen «Norgeskart friluftsliv».

Bekk	Tilgang til gode gyte-områder	Fremkommelighet for gytefisk	Kantvegetasjon	Anadrom strekning 2020
Brokskitbekken	God. Variert substrat nedenfor stasjon 7, med lite finpartikler. Over stasjon 7 er det mye humus og finsubstrat.	Lett	Mange fine kantområder, selv om kantskogen bare er i etableringsfasen i de nyrestaurerte partiene.	Restaurert fra 1215 meter til < 2320 meter i 2020
Rossvollbekken	Dårlig Finpartikler og blåleire preger substratet i denne bekken	Lett	Noe smal kantskog nederst i bekken ved stasjon 1 og 2. ellers er det jordekanter med spredte trær.	2350 meter
Korsådalsbekken	God Variert steinsubstrat, med finpartikler i roligere partier.	Lett	Mye fin kantskog nedenfor Vukuvegen. Ovenfor Vukuvegen er kantvegetasjonen preget av jordekanter og hagekanter med	Restaurering 2017 forbedret konnektiviteten i bekken. 750 meter

			spredte trær. De helt øverste delene av anadrom strekning har også noe kantskog.	
Skjördalsbekken	God Variert steinsubstrat og noe sand preger bekken.	Middels. Helt i starten av bekken er det ett fall under en bro. Strekningen blir også brattere mot slutten av anadrom strekning.	De nederste partiene mangler kantskog. Stasjon 3 og 4 har fin og frodig kantskog, som blir smalere mot Jamtlandsvegen. Over Jamtlandsvegen ved stasjon 5 og 6 er det bra med kantskog.	3870 m
Bjørkbekken	God Variert og mye grovt gytesubstrat.	Lett	Frodig fin kantskog i områdene sør for Jamtlandsvegen. Sidebekken «Sundbybekken» har noe kantskog i de nederste delene, før jordekanter preger kantene av bekken.	1850 m
Follobekken	Middels Mye silt og leire, men også noen spredte steinete områder. De øverste partiene er preget av blåleire.	Krevende. Kulverten ved Vukuvegen er stri med ett høyt fall. Dette er ett vandringshinder som blir vurdert som krevende, selv for gytefisken	Varierer mellom jordekanter med spredte trær og smal kantskog. De helt øverste partiene ligger i skogsområder.	Ca. 500m til 2780 i 2013. Restaurering forbedret 2017 og forverret høsten 2019.

2.5 Material og metode i felt

2.5.1 PIT-telemetry

For å kunne følge ørretens bruk av bekkene ble de merket med PIT-merker (Passive Integrated Transponder) av typen half duplex (**Figur 4**). Et PIT-merke er en mikrochip innkapslet i biologisk kompatibelt glass (Gibbons & Andrews, 2004). Merket er passivt til det blir aktivert av et elektrisk felt fra en antenne eller en skanner, der en unik PIT-ID blir registrert. Siden merkene er passive, vil de være fungerende gjennom hele ørretens liv så lenge merkene er intakte. Bruk av PIT-telemetry passer derfor bra for å studere livshistorien og bevegelsesmønster til ørret.



***Figur 4:** PIT-merke (Passive Integrated Transponder) av type half duplex på 23 mm ved siden av en svart pen.*

PIT-antennar

For å kunne studere ørretens bruk av merkebekkene ble det montert stasjonære PIT-antennar i utløpet av bekkene. Disse registrerer radiosignalet som sendes ut av PIT-merkene som er operert inn i fisken når disse er innenfor antennens rekkevidde. Det ble i tillegg montert en dobbel antenne ved Stiklestad skole høsten 2022. Den doble antennen gjør at man kan få retningsbestemt passerende merket ørret. Antennene består av flere komponenter (**Figur 5**): «Reader-boksen» (ORSR Long Range HDX PIT Tag Reader) som leser av PIT-ID, tid og koordinat. Signalene går gjennom en tunerboks som stiller inn riktig radiofrekvens (134.2 kHz) til antennen. Selve antennen er en 2,5 mm kobbertråd som er lagt i en dobbel eller trippel løkke. Denne løkken er formet som en slags oval sirkel eller et rektangel på tvers av bekken og lager et

elektromagnetisk felt som både aktiverer merket og fanger opp radiosignalet som sendes ut av det aktiverte PIT-merket (**Figur 6**). Trådene ble halvveis gravd ned og dekket med steiner, slik at de skulle være best mulig rustet til å tåle flom. Dette var imidlertid ikke mulig i Rossvollbekken, der det nesten ikke fantes stein.

Et 85 watts solcellepanel fra Sunenergy koblet opp mot ett 12 volts litiumsbatteri via en laderegulator ble benyttet som strømkilde (**Figur 5**). «Readerbokser», tunere, batterier og annet teknisk utstyr ble plassert i vanntette bokser slik at det skulle tåle vær og vind (**Figur 5**). Det ble også sammen med solcellepanel plassert så høyt at de skulle kunne overleve en skikkelig flom. Ved Stiklestad skole var den retningsbestemte antennen koblet til ett strømuttak på skolen (**Figur 6**). Antenne var påskrudd så lenge de fikk nok strøm.

PIT-antennene var aktive:

- Brokskitbekkens utløp: 21.09.2022 – 02.11.2022. Antennen har også fungert i små perioder etter dette, men etter 02.11.2022 var solinnstrålingen ikke god nok til å lade opp tilstrekkelig alle dager.
- Brokskitbekkens retningsbestemte antenne, ved Stiklestad skole: 21.09.2022 – 01.11.2022.
- Korsådalsbekken: 27.09.2022 – 21.11.2022
- Follobekken: 26.09.2022 – 10.12.2022.
- Rossvollbekken: 22.09.2022 – 10.12.2022
- Skjærdalsbekken: 27.09.2022 – 23.11.2022. Antennen har også fungert i små perioder etter dette, men etter 23.11.2022 var solinnstrålingen ikke god nok til å lade opp tilstrekkelig alle dager.
- Bjørkbekken: 22.09.2022 – 23.11.2022



Figur 5: Oppsett av solcellepanel med batteri, «readerboks» og «tunerboks» fra venstre til høyre. «Tunerboksen» er satt på stauren til høyre for solcellepanelet.



Figur 6: Retningsbestemt antenne fra Stiklestad skole. Her ser man den kobbertråden langs med bekkebunn som danner ett elektrisk felt der PIT-merkene blir aktiverte.

PIT-merking av ungfisk

Fra 2018 til 2021 ble laksefisk med gaffellengde over 60 mm merket. I 2022 ble laksefisk med gaffellengde over 65 mm merket grunnet nye rutiner hos mattilsynet. Merkingen ble gjort med tillatelse fra Mattilsynet (FOTSid: 15487). Fangstene har hovedsakelig bestått av ørret, men en liten andel laks blir også merket. Det er PIT-merker i tre forskjellige størrelser som har blitt brukt basert på fiskens gaffellengde.

2018-2021:

- GL: 60 mm – 80 mm ble merket med 12,0 mm x 2,12 mm, vekt: 0,1 g.
- GL: 80 mm- 120 mm ble merket med 14.0 mm x 3 mm, vekt: 0,25 g.
- GL > 120 mm ble merket med 23 mm x 3,65 mm, vekt: 0,6 g.

2022:

- GL: 65 mm – 85 mm ble merket med 12,0 mm x 2,12 mm, vekt: 0,1 g.
- GL: 85 mm- 125 mm ble merket med 14.0 mm x 3 mm, vekt: 0,25 g.
- GL > 125 mm ble merket med 23 mm x 3,65 mm, vekt: 0,6 g.

Fra 2018 til 2022 ble det merket 3521 ungfisk i systemet (**Tabell 2**). Dette inkluderer all fisk merket fra elfisket, samt juvenile ungfisk som ikke var blanke merket i forbindelse med rusefangst av gytefisk i 2022.

Tabell 2: Antall merket ungfisk fra 2018-2022.

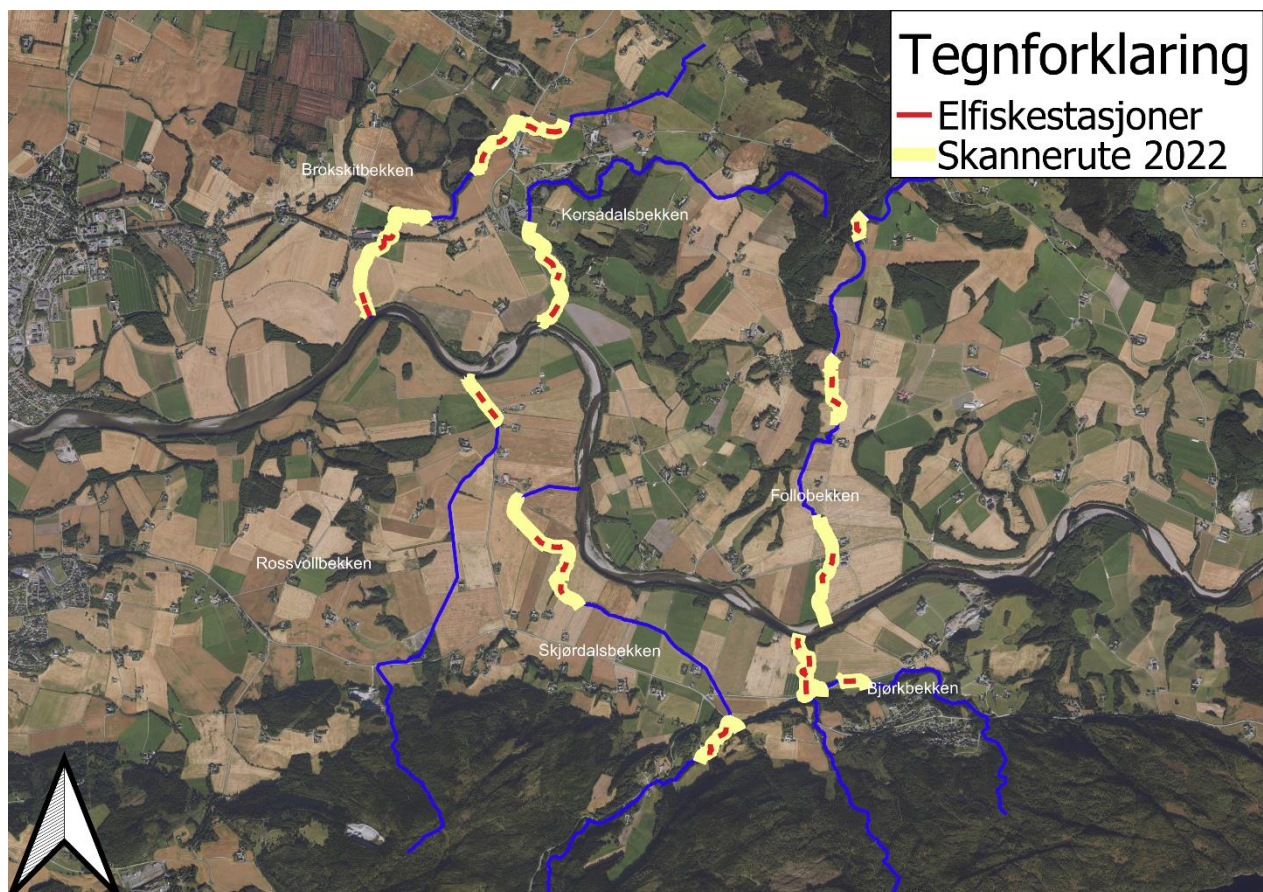
År	Antall
2018	563
2019	734
2020	796
2021	590
2022	838
Sum	3521

Bærbar PIT-antenne

I tillegg til de stasjonære antennene ble bekkene skannet med en bærbar PIT-antenne fra 11.12.2022 - 12.12.2022. Antennen som ble benyttet var fra Oregon RFID. Settet består an en antenne som ble holdt mot bekken. Antennen er koblet mot en Reader-boks (ORSR Long

Range HDX PIT Tag Reader) som leser av PIT-merkene på samme måte som de stasjonære PIT-antennene. Sammen med ett batteri ble dette båret i en ryggsekk.

Som hovedregel ble alle stasjoner med en 100 meter utvidelse av skanningen oppstrøms og nedstrøms skannet. Flere av bekkene ble også skannet lengre, som for eksempel Korsådalsbekken der hele den anadrome delen av bekken ble skannet (**Figur 7**). Den bærbare antennen vil kunne fange opp utgytte PIT-merker, stasjonære fisker og annen overvintrende fisk som ikke har passert den stasjonære PIT-antennen. Den vil også følgelig samle data fra løse PIT-merker.



Figur 7: Kart over områder skannet med bærbar antenne (Kartverket, ortofoto i WGS 84).

2.5.2 Fangst og håndtering av gytefisk

Gytefisken ble fanget ved bruk av ruser. Rusene som ble brukt var ombygde gjedderuser (https://laxen.com/product.html/gaddyssja-75-meter?category_id=162). De ble plasserte i første kulp fra utløpet som var dyp nok til at ørreten kunne svømme inn ved lav vannstand (**Figur 8**). Dette resulterte i at rusene havnet oppstrøms antenna i alle bekkene med unntak av

Rossvollbekken. Det ble plassert ledegarn på hver sin side av rusa, slik at ørreten ikke skulle kunne svømme forbi. Ledegarna hadde lodd, men ble veid ned med ekstra stein, slik at ørret ikke skulle svømme under. Ruse og ledegarn ble festet i 12 mm armeringsjern som ble banket dypt ned i bekkébunn. Hele anordningen ble så strammet til, slik at de fortsatt skulle fiske dersom ledegarn og ruse ble tett av løv. I noen av bekkene ble det også murt opp noe stein fremfor rusa for å fange løv, noe som fungerte ok ved lav vannstand. I Korsådalsbekken var det tilfeldigvis en diger kvistvase over rusa som fungerte som en løvfanger. Det ble også satt minkfelle ved rusa i Follobekken, Bjørkbekken og Skjördalsbekken, da minken drepte fisk i rusene (**Figur 9**). Minkfellene som ble brukt var en type conibear-felle som ble agnet med makrell i tomat eller død fisk. Det ble fanget fem hunner og tre hanner i bekkene i løpet av gytetiden. Rusene ble tømt daglig, og ørreten ble satt i keep-net i en rolig kulp til neste dag dersom det ikke ble tid til å håndtere all fisken. Noe fisk ble også fanget ved hjelp av håv.

- Rusene var aktive: 23.09.2022 til 28.09.2022 og 01.09.2022 til 13.10.2022. Nedetiden mellom 28.09 og 01.09 skyltes veldig liten oppgang. Rusene fanget én juvenil ørret 28.09.2022 og hadde ingen fangster 02.09.2022. Pausen gav også ørretene god mulighet til utvandring på lav vannstand uten at de skulle bli hindret av rusene.



Figur 8: Ruseoppsett i Bjørkbekken.



Figur 9: Minkfeller ble satt opp i sourcebekkene. Minken på bildet drepte to hunnfisk i Korsådalsbekken.

Håndtering av gytefisk

Passe mengder med fisk avhengig av størrelse ble tatt ut av rusene og satt i murerstamper fylt med vann. «Passe» mengde fisk kunne for eksempel være sju små ørreter eller tre store ørreter. Det ble ordnet klar tre sementkar, der ett kar var til umerket fisk, ett annet til bedøvelse og et tredje til oppvåkning (**Figur 10**). Vannet ble byttet jevnlig for å sikre ferskt oksygenrikt vann. Etter fisken våknet fra bedøvelse ble de satt i keep-nett eller i en rolig kulp oppstrøms fella til de var klare for å svømme videre. Ruser, håver, keep-nett og veienett var i knuteløst materiale for at håndtering av fisken skulle bli mer skånsom. Det var også avgjørende at man hadde våte, rene hender, slik at slimlaget på fisken ikke ble skadet. Uansett ble det umulig å gjøre ting mer renslig enn vannkvaliteten tillot i de forskjellige bekkene. Våte tisselaken ble også benyttet på overflater der fisken skulle ligge, for å beskytte den fra landlige elementer.

Først ble ørreten skannet for PIT-merker med en håndholdt PIT-skanner av typen Oregon Rfid Datatracer FDX/HDX (**Figur 11**). Dette var for å ha kontroll over gjenfangster og fisker som ble fanget i ruse flere ganger. Ørreten ble bedøvet med bruk av benzokain. Det ble brukt ca. 4 ml benzokain / 10 L vann, litt avhengig av hvordan vannforholda og temperaturen påvirket løseligheten. For å forsikre at fisken var skikkelig bedøvet ble fiskens spinalrefleks sjekket. Dette ble gjort ved å klemme forsiktig på fiskens halerot/sporden.



Figur 10: Venstre kar er oppvåkingskar og høyre kar er til bedøvelse.



Figur 11: Håndholdt PIT-skanner.

2.5.3 Fiskeprøver

Lengde og vekt

Fisken ble veid og målt til gaffellengde. Et nylon handlenett viste seg å være mest praktisk for å veie fisken (**Figur 13**). Til de aller største fiskene ble veienett fra Rapalla, beregnet for laks, brukt.



Figur 103: Handlenett viste seg å være godt egnet til å veie fisk.

Skjellprøver

Skjellprøver ble tatt av hver ørret ved att ca. fem skjell mellom ryggfinne og gattfinne over sidelinjen ble nappet ut med en spiss pinsett (**Figur 14**). Skjellprøvene ble oppbevart og tørket i pappkonvolutter med ID.



***Figur 14:** Skjellene ble nappet ut ved hjelp av en skarp pinsett (foto: Sander Frantzen.*

Rognprøver og gytestadium

Rognprøver ble samlet ved at gyteklar hunnørret ble strøket. Eggene ble oppbevart fryst i lynlåsposer med ID. Gytestadiet av voksen fisk ble også notert etter skala fra 1-7 (Kesteven, 1960). Hunnfisk som slapp eggene lett, ble satt til gytestadie 6 (**Figur 15**). Dersom de ikke slapp rognen, men var tykke av rogn ble de satt til gytestadie 5. Utgytt hunnfisk ble satt til gytestadie 7 (**Figur 15**). Hannfisk der melken rant ble satt til gytestadie 6 (**Figur 16**). Ørret som ikke var kjønnsmoden ble ikke kjønnsbestemt.



Figur 15: Gyteklar ørret fra Korsådsbekken i gytestadie 6 i det øverste bildet. Under er en utgytt ørret fra Follobekken i gytestadie 7.



Figur 16: Flott gyteklar hannørret fra Follobekken.

Ultralyd

Som en pilottest for mulige framtidige målinger som ikke krever inngripende behandling eller avliving av fisk, ble det foretatt ultralydskanning av sju hunnfisker i gytestadium 6 og tre hunnfisker i gytestadium 5. For hunnene i stadium 6 ble det også tatt ut prøver av egg slik at eggstørrelsesmålingene fra ultralyd kunne korreleres med faktiske målinger av eggstørrelsen.

Andre prøver som ikke brukes i denne avhandlingen

En liten finnebit som var litt over to mm² ble tatt til genprøve, slik at man har prøvene til eventuelle senere studier, dersom dette skulle bli aktuelt. Bilder fra hver fisk ble også tatt, noe som også kan brukes til ulike sammenligninger.

2.5.4 PIT-merking

Ørreten ble PIT-merket ved at et lite snitt ble skåret i buken slik at merket kunne skyves inn i bukchulen. Snittet ble lagd litt på siden av bukens midtlinje, slik at merket ikke skulle gnage på såret (**Figur 17**). Det var også viktig å ikke skade muskelen tilhørende brystfinnen. Til gytefisk fanget i ruse ble kun PIT-merker av størrelsen 23 mm x 3,65 mm og vekt: 0,6 g brukt (**Figur 1**). PIT-merkene ble desinfiserte ved bruk av klorhexidin. Fiskene ble registrert med en PIT skanner av typen Oregon Rfid Datatracer (**Figur 11**). Merkingen ble gjort med tillatelse fra Mattilsynet (FOTSid: 15487).



Figur 17: PIT-merket på vei inn i en gyteklar hannørret fra Skjördalsbekken (Foto: Sander Franzen).

2.5.5 Måling av vanntemperatur og vannstand

Vanntemperatur og vannstand ble målt ved hjelp av HOB0 U20L-vannlogger, som registrerte dette i trykk og temperatur i 120 minutters intervaller. Det ble satt en slik vannlogger ved hver PIT-antenne. De ble forankret med strips i armeringsjern som ble banket ned i bunnen. Grunnet ising var kun vannloggeren fra Broskitbekken mulig å hente inn i desember.

2.6 Metode labb

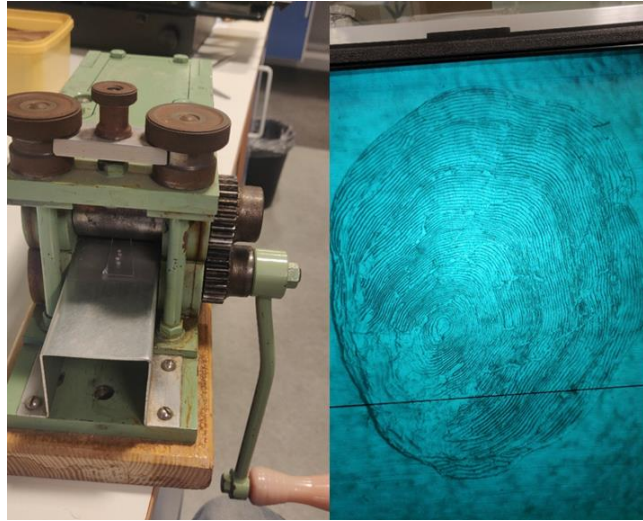
2.6.1 Skjellprøver

Skjellene ble sorterte på en mikrofilmavleser for å få ett detaljert forstørret bilde av skjellene (**Figur 18**). Her ble også erstatningsskjellene sorterte ut. Det ble så tatt avtrykk av skjellene, ved at skjellene ble lagt på en avtrykksplate med konturene ned mot platen. De ble så rullet igjennom en valse (**Figur 18**). Dette ble gjort for å få mer detaljerte skjellavtrykk. Avtrykkene ble tatt bilde av i mikrofilmavleseren ved hjelp av mobiltelefon.

Av skjellene ble antall vintersoner registrert for å finne alder på fisken. Vekstomslag ble også notert, og tolket som smoltifisering. Dersom skjellet var et erstatningsskjell som ble dannet tidlig i fiskens liv ble en plausibel vintersone markert, som følger trendene til majoriteten av skjellene. Dette ble gjort, da disse skjellene fortsatt vil gi gode data på lengde ved smoltifisering og første års sjøvekst. Fiskens aldersspesifikke lengde (L_v) ble tilbakeberegnet ved hjelp av metoden til Dahl (1910):

$$L_v = \frac{L_{tot} \times S_v}{S_{tot}}$$

der L_{tot} = Fiskelengde ved fangst; S_v = skjellradius ved alder v og S_{tot} = total skjellradius.



Figur 18: Fiskeskjell på avtrykksplate blir rullet igjennom en valse. Dette gir fine avtrykk. Skjellet til høyre er fra en stor hannørret fra Skjördalsbekken på 610mm. Denne ørreten er seks vintre gammel og ble smoltifisert etter tredje vinter. Den var ca. 160mm da den vandret ut i sjøen.

2.6.2

Tørrvekt rogn

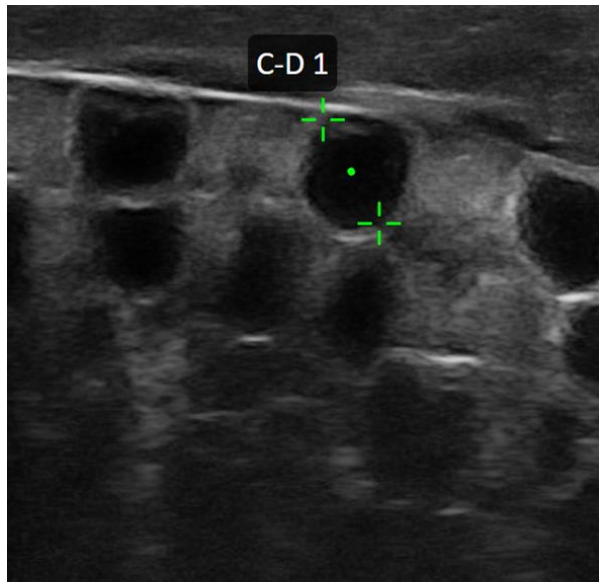
Tørrvekt av rogn ble målt for å kunne si noe om hvor mye energi som ble investert i hvert enkelt rognkorn (Einum & Fleming, 1999). Rognkornene ble fryst i lynlåsposer til de skulle tørkes. De ble tint opp før rognkornene ble adskilte i skåler med aluminiumsfolie, der den blanke siden av aluminiumsfolien pekte opp for å unngå att rognkornene satte seg fast (**Figur 19**). Det ble laget en skål per fisk. Rognkornene ble tørket i seks døgn på 60 °C (Berg & Bremset, 1998). Det ble i tillegg valgt ut ett korn som ble brukt til testveiing. Dette kornet ble veid tredje, fjerde og sjette dagen for å se om vekten endret seg. Kornet hadde identisk vekt alle gangene. Vekten som ble benyttet var en digital vekt med 4 desimaler (Sartorius ED224S Extend Analitical Balance). Kornene ble plukket opp med en liten spatelskje og lagt på veieskålen som alt var tarert (**Figur 19**). Vekten ble tarert mellom hvert rognkorn, slik at hvert enkelt korn ble veid individuelt. Det ble veid ca. ti rognkorn fra hver fisk, men det var også noen fisker som var i gytestadium 5-6, der det ikke ble fullt så mange korn.



Figur 19: Rognkornene ble tørket og veid.

2.6.3 Ultralydbasert eggstørrelse

Ved å måle eggdiameter fra ultralydbildene kunne jeg undersøke forholdet mellom diameter og tørrvekt fra fisk i gytestadium 6. Det ble fra disse forholdene forsøkt å framskaffe estimater på tørrvekt fra hunnrørret i gytestadie 5 (**Tabell 3**). Dette ble gjort fordi de eneste hunnfiskene fra Rossvollbekken og Brokskitbekken var i gytestadie 5. Det ble tatt mellom fire og ti diameteravlesninger av hver fisk. Bare de mest tydelige rognkornene i ultralydbildene ble målt ved hjelp av ultralydprogrammet Clarius (<https://clarius.com/>, (**Figur 20**)). Modellen som ble brukt var log tørrvekt ~ log diameter. Det var nesten statistisk signifikant sammenheng mellom eggdiameter og tørrvekt (1-veis Anova: $F_{1/5}=5,39$; $p=0,068$).



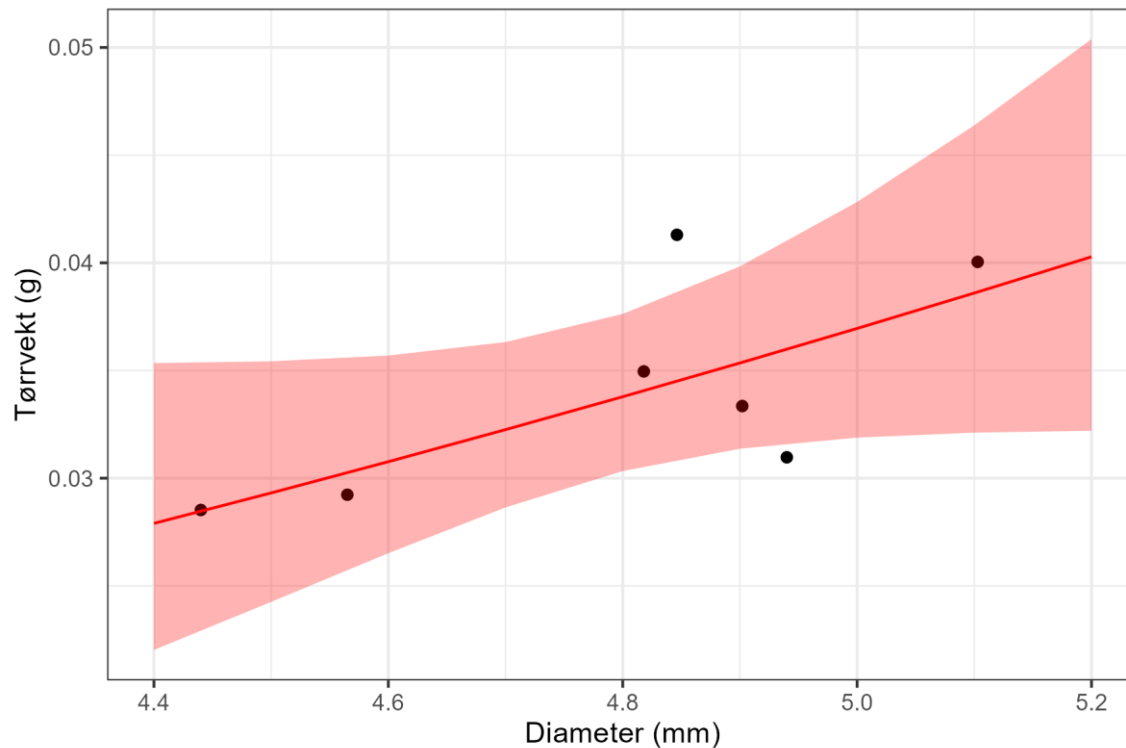
Figur 20: Eggenes diameter ble målt ved hjelp av ultralydprogrammet Clarius (<https://clarius.com/>).

Tabell 3: Oversikt over eggenes gjennomsnittlige diameter, gjennomsnitt tørrvekt, samt estimat av tørrvekter per. fisk.

Bekk	Gytestadiet	Gjennomsnitt diameter (mm)	Gjennomsnitt tørrvekt (g)	Tørrvekt estimat (g)
Brokskitbekken	5	5,065		0,038
Rossvollbekken	5	4,561		0,030
Follobekken	5	4,914		0,036
Follobekken	6	4,846	0,041	
Korsådalsbekken	6	4,940	0,031	
Korsådalsbekken	6	4,818	0,035	
Korsådalsbekken	6	4,902	0,033	
Korsådalsbekken	6	4,565	0,029	
Korsådalsbekken	6	4,440	0,029	
Korsådalsbekken	6	5,103	0,040	

Tabell 4: Parameterestimer. Estimaten er på ln-skala. Modellen ser på hvordan eggdiameter kan forklare tørrvekt. **Estimatet** er den beregnede verdien av gjennomsnittsverdiene som brukes til å beregne den statistiske signifikansen av faktorene som analyseres. **Intercept** med y-aksen. **SE** (Standard Error) er standardfeilen som viser det gjennomsnittlige avviket fra den estimerte «linjen» for de ulike bekkene.

Term	Estimat	SE	T-verdi	p
(Intercept)	-6,8	1,49	-4,601	0,006
log(Diameter)	2,2	0,95	2,321	0,068



Figur 21: Prediksjonsplott for tørrvekt i forhold til diameter. Denne sammenhengen ble brukt for å estimere tørrvekt fra diameter bestemt via ultralyd.

2.7 Kvantitative analyser

Data og databehandling

Data i denne oppgaven kan deles inn i tre hovedgrupper: miljødata, merke-gjenfangst data og biometriske fiskedata. Excel ble brukt til å oppbevare og sortere data, slik at de var klare til å behandles av det statistiske analyseprogrammet R versjon 4.2.1 ved hjelp av R-studio 353 (R Core Team, 2013).

Miljødata

Miljødata brukt i denne oppgaven består av dybde og vanntemperatur som ble brukt for å dokumentere hva som styrte oppgangen. Temperaturen fra HOBO U20L-vannloggere, ble oppgitt i °C. Vannsøyletrykket ble målt i kPa (kilopascal). For å regne kPa fra vannloggeren om til dybde i meter måtte man først justere verdiene for det atmosfæriske trykket på gitt dato. Den nærmeste stasjonen som målte atmosfæretrykket, var værstasjonen Søndre Egge i Steinkjer (32V 619784E 7101710). Likevel ble kPa-verdiene oppgitt for 2022, da sedimentene ga urealistisk vannstand. Konverteringsformelen jeg brukte var (se f eks <https://www.unitconverters.net/pressure-converter.html>):

$$\text{Dybde (m)} = (\text{trykk sonde} - \text{atmosfærisk trykk}) \times 0.101972$$

2.7.1 Kategorisering av data

For å kunne adressere problemstillinger knyttet til bekkebruk, oppholdstid på bekk mm var det behov for å kategorisere de merkede fiskene. Her kommer en seksjon med kategorisering av data med tanke på hvilke ørreter som blir tolket som gytefisk (**Tabell 5**), samt en kategorisering av hendelsesforløp for ulike ID-er etter merking (**Tabell 5**). For ørret der utvandring ikke ble registrert, ble disse kategorisert nøyere (**Tabell 6**).

Hjemvandring og streifing (merke-gjenfangstdata)

En kategorisering av fisk merket som ungfisk som sannsynligvis var returnerende gytefisk høsten 2022 måtte til for å kunne vurdere grad av hjemvandring og streifing. Returnerende individer som ble merket i 2018, 2019 og 2020 (merket > 100 mm) (**Tabell 5**). Fiskene måtte være observert i perioden 01.09.2022-12.12.2022. Fra 2022 ble gjenfangster fanget opp via stasjonære PIT-antenner, bærbare PIT-antenne eller fysisk i ruse.

Tabell 5: Antall merket fisk som ble kategorisert som gytefisk, dersom de ble fanget opp på PIT-antennesystemer høsten 2022.

Bekk	2018		2019		2020	Total
	<100 mm	>100 mm	<100 mm	>100 mm	>100 mm	
Brokskitbekken	23	12	32	4	49	120
Korsådalbekken	53	18	101	18	29	219
Rossvollbekken	21	7	6	4	5	34
Bjørkbekken	94	24	109	90	66	386
Follobekken	97	30	150	26	44	347
Skjördalsbekken	155	29	123	71	91	469
Total		563		734	284	1581

Mellom-bekkevandring etter merking (i gyteperioden)

Flere gytefisker merket i gyteperioden 2022 besøkte andre bekker under samme gyteperiode. Fisk som besøkte mer enn to bekker i gyteperioden fikk to ulike streifekombinasjoner, der den ble streifer fra merkebekk. En fisk som ble merket i Korsådalbekken, som også har besøkt Follobekken og Bjørkbekken blir slik sett streifer fra Korsådalbekken til Follobekken og Korsådalbekken til Bjørkbekken. De individuelle vandringsrutene ble altså ikke behandlet.

Oppholdstid i bekk

For å kunne beregne oppholdstiden i bekk ble kun ørret med oppholdstid lengre enn 24 timer brukt. Flere ørreter forflyttet seg mye opp og ned av bekkene. Dette førte til at individuelle tolkninger måtte gjøres av hver ørret for å se hvor lang oppholdstid den hadde i bekken. Det var bare lang sammenhengende periode i bekken (>24 timer) som ble brukt til å beregne tiden i bekken. Vandring opp og ned av bekken ble retningsbestemt for å kunne vurdere tid på bekken. Dette ble gjort ved hjelp av vurderinger om ørreten ble merket ovenfor eller nedenfor antennen. Ørretene ble også delt opp i ulike kategorier basert på adferden etter merking (**Tabell 6**). Disse dataene vil kunne si om hvilken grad ørreten overvintret i bekkene, eller om hunnfisk gyter ut merkene.

Tabell 6: Ørret som vandret opp ble forsøkt kategorisert avhengig av adferd i bekkene etter merking.

Kategori	Forklaring
Exit-fisk	Ørret som vandret ut kort tid etter den gikk opp i bekken (under 24 timer).
Lang oppholdstid i bekk	Dette er en fisk som har oppholdt seg i bekken over 24 timer.
Mangler utvandring (mobil antenne)	Dette er merker som ble registrert under skanningen med den bærbare antennen i desember.
Mangler utvandring (ikke fanget opp med mobil antenne)	Dette er fisker der det ikke er utvandring fra den mobile antennen.
Død	Fisk som er verifisert død.

Mangel på utvandringsdata

Det var også interessant å kategorisere ørret som manglet utvandringsdata, da dette kan si noe om hvor stor andel av ørretene som gytt ut merkene, overvintret eller døde. Ørret som manglet utvandringsdata fra antennene, ble satt i seks ulike kategorier (**Tabell 7**). Flere av disse ørretene ble plukket opp av den bærbare antennen i desember, og ble senere kartfestet i Qgis.

Tabell 7: Fisk som mangler utvandringsdata og data fra bærbar antenne ble satt i ulike kategorier.

Kategori	Forklaring
Utgitt merke	Alle merker fra hunnfisk.
Under 350	Hanner under 350 mm.
Over 350 mm	Hanner større enn 350 mm.
Ukjent kjønn	Fisk merket som ungfisk, som ikke er fanget i ruse. Her er ikke kjønnkjent.
Før antenne	Fisk som mangler utvandringsdata, der antenna kom opp etter fisken ble merket.
Død	Fisk som er verifisert død.

2.7.2 Fiskedata

Fiskedata bestod av individdata fra rusefangstene, der lengdedata, skjelldata og rogn data var de viktigste. Lengde ble brukt fremfor vekt, da vekten på gytefisk vil variere langt mer enn lengde som et størrelsesmål gjennom at gytestadium og grad av utgytthet ville påvirket vekten, men ikke lengden.

2.7.3 Forberedelse av analyser

Microsoft Excel ble brukt for sortering og behandling av rådata. Enkle oversiktsfigurer fra data ble også laget i Excel ved hjelp av Pivoit tabell og Pivoit diagram.

2.8 Statistiske analyser

Statistikkprogrammet R ble benyttet for de statistiske analysene (R Core Team, 2013).

Responsvariablene jeg ønsket å finne forklaring i variasjon for var, tørrvekten til egg, lengde, alder, smoltifiseringsalder, førsteårsvekst, første års sjøvekst, oppvandring og oppholdstid.

Disse ble satt opp mot forklaringsvariablene kjønn, bekk og lengde. Noen av forklaringsvariablene som for eksempel førsteårsvekst ble også brukt som forklaringsvariabel.

AIC (Akaike Information Criterion, (Akaike, 1974) ble brukt for å velge ut forskjellige kandidatmodeller, der en responsvariabel knyttes mot én eller flere forklaringsvariabler som kombineres i ulike modellstrukturer. AIC kvantifiserer hvordan de ulike kandidatmodellene balanserer modellkompleksitet (dvs antall parametere som estimeres) med uforklart variasjon (devians), der den utvalgte modellen har lavest AIC-verdi. For generering av modellseleksjonstabeller basert på AIC-verdiene ble R-biblioteket AICcmodavg brukt (Mazerolle 2023). Videre ble det kjørt ANOVA (variensanalyse) av kandidatmodellene med mest støtte i dataene for å teste om effektene som inngikk i de utvalgte modellene var statistisk signifikante ($\alpha=0,05$). I utvalgte modeller med signifikante kategoriske forklaringsvariabler (f eks bekkeffekt) ble Tukey post-hoc analyse kjørt for å finne ut hvilke parvise gruppesammenligninger som var signifikant forskjellige fra hverandre. For eksempel kan ANOVA indikere at det er signifikant forskjell mellom bekk. Post Hoc analysen vil dermed kunne vise hvilke bekkepar som gir den signifikante forskjellen. For å frembringe post-Hoc analysen ble R-biblioteket emmeans brukt (Lenth R (2023)). Biblioteket ggplot 2 i R-studio brukt for å fremskaffe prediksjonsplott, samt oversiktsplott over data (H. Wickham, 2016).

Ved analysering av aldersklasser ble det utført en ordinallogistisk regresjon. Ordinallogistisk regresjon er når en ordinal responsvariabel blir tilpasset én eller flere responsvariabler (Hosmer Jr. & Lemeshow, 1989). Her ble totalalder brukt som ordinal variabel i stedet for en kontinuerlig variabel.

For å analysere hvilke drivere som påvirket oppvandringssannsynlighet til bekkene ble det brukt generaliserte lineære modeller med Poisson-fordeling og log-link (McCullagh & Nelder, 1989). Her ble antall oppvandrende individer per bekk per dag brukt som responsvariabel og et sett av kombinasjoner av vannivå, vanntemperatur, kjønn og bekk som kandidatmodeller.

3 Resultater

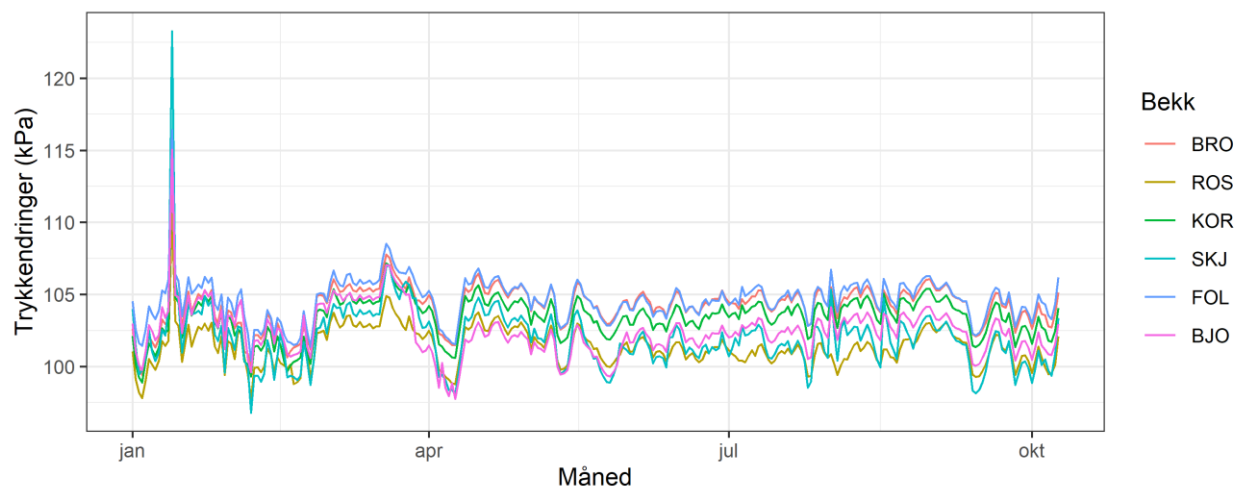
3.1 Miljødata og deteksjoner

3.1.1 Vannsøyletrykk

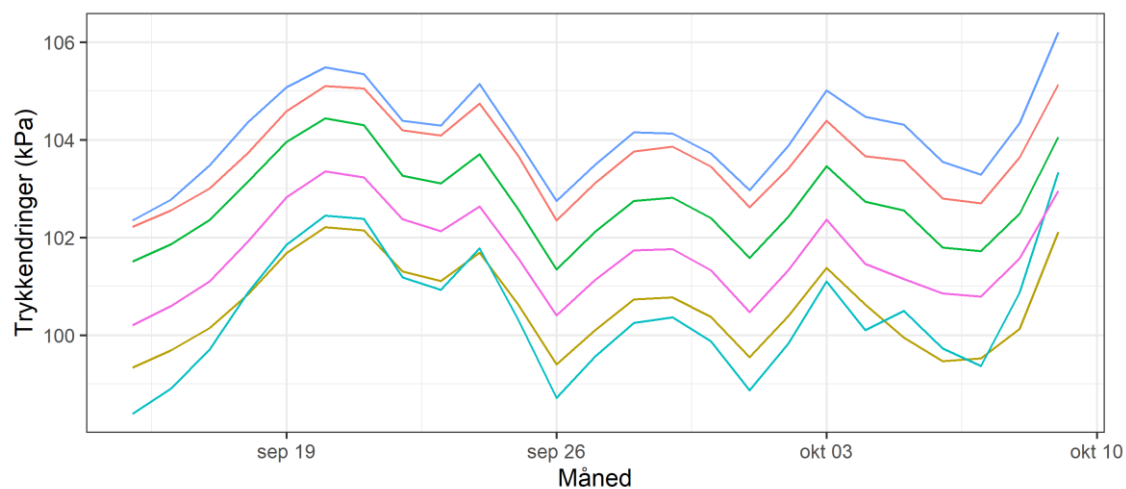
Vannstand fulgte i stor grad samme svingninger mellom bekkene (**Figur 22 og 23**).

Brokskitbekken var den eneste bekken som hadde fullstendige data fra gyteperioden. Den ble derfor brukt som referanse til resten av bekkene i analysene. Trykksonden fra Skjærdalsbekken var feilkalibrert. Den ble derfor redusert med 20 kPa for å gi et mer realistisk estimat.

Hovedbudskapet fra disse resultatene er uansett at bekkene i stor grad er synkrone når det kommer til endringer i vanntrykk i 2022 (**Figur 22**). Dette gjelder også for gyteperioden (**Figur 23**).



Figur 22: kPa målt fra januar til 9. oktober 2022.

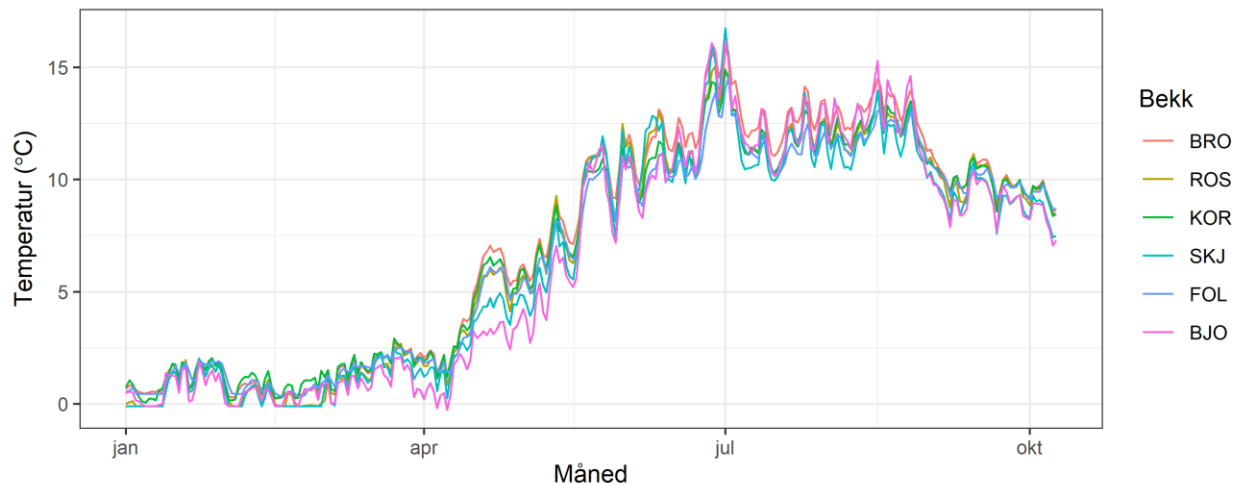


Figur 23: kPa målt for første del av gyteperioden 2022.

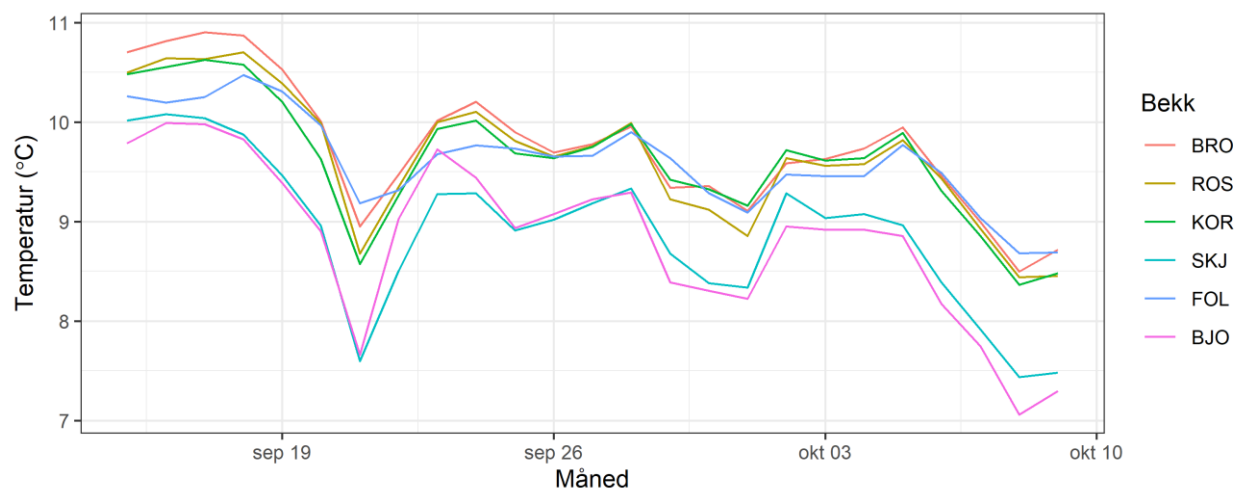
3.1.2 Vanntemperatur

Vanntemperatursvingninger i 2022 var i høy grad synkrone, men de var i mindre grad synkrone på våren (**Figur 24**). Legg merke til hvordan Bjørkbekken hadde lavere temperatur enn resten av bekkene fra april til midten av juni for 2022 og 2021 (**Figur 24**) og (**Vedlegg 7**).

Temperatursvingningene var i høy grad synkrone for gyteperioden 15. september til 09. oktober 2022 (**Figur 25**).



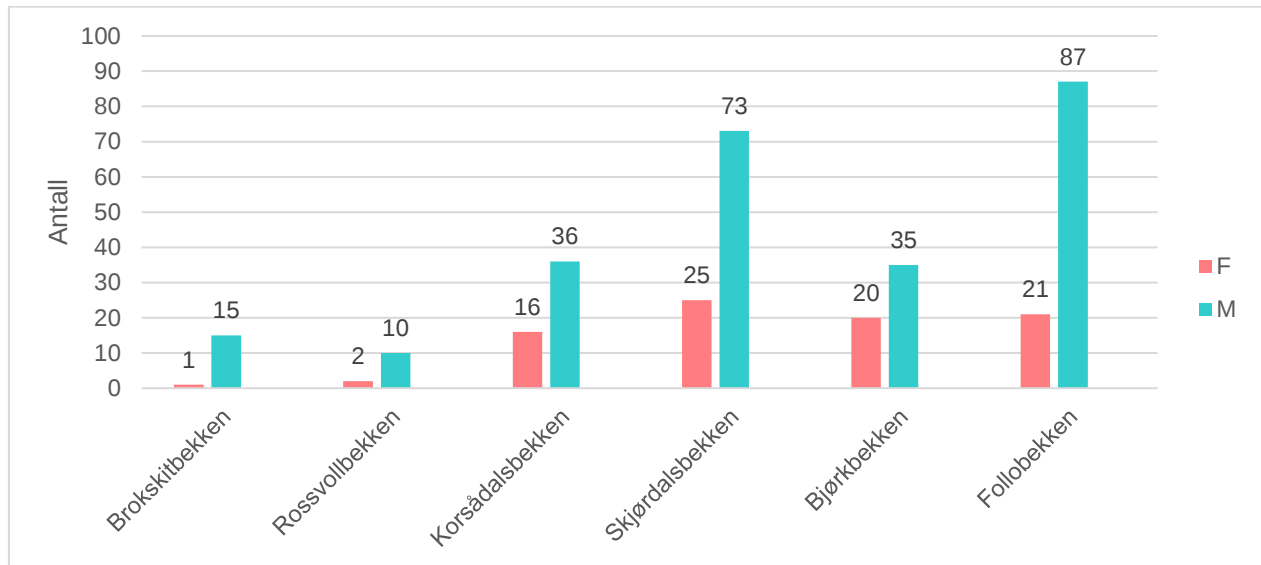
Figur 2411: Temperatursvingninger i vanntemperaturen i merkebekkene fra januar 2022- 9. oktober 2022.



Figur 25: Temperatursvingninger i vanntemperatur i merkebekkene fra 15.09.2022 til 09.10.2022.

3.2 Fangstoversikt

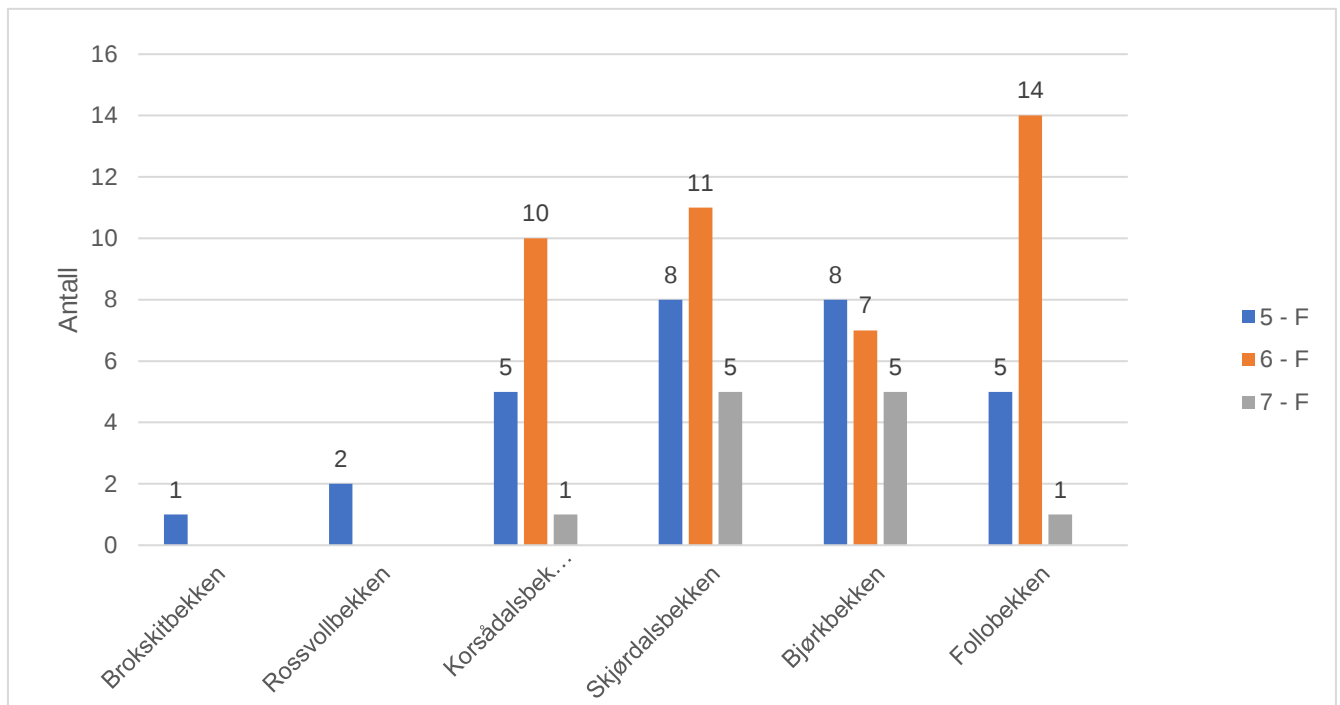
Det ble fanget 379 ørreter hvorav 372 ørreter ble merket. 341 av ørretene var kjønnsmoden gytefisk, 24 var gjeldfisk og 14 var juvenile fisker som enda ikke hadde vandret til sjøen. Fangstene hadde en klar overvekt av hannørret der 256 var hannørret og 85 var hunnørret (**Figur 26**). I Bjørkbekken ble den største andelen hunnørret fanget med 36 %. I Follobekken ble den laveste andelen hunnørret fanget med 19 %. I bekkene ble det i gjennomsnitt fanget 25 % hunnørret.



Figur 26: Søylediagram som viser fangstoversikt av ørret fanget i ruse i seks sidebekker til Verdalselva under gytesesongen 2022 fordelt på hunn (F) og hann (M).

Gytestadium

Det ble fanget 29 hunner i gytestadium 5, 42 hunner i gytestadium 6 og 12 hunner i gytestadium 7 (**Figur 27**). Hunnene var nesten rennende i gytestadium 5, rennende i gytestadium 6 og nesten utgytte i gytestadium 7.

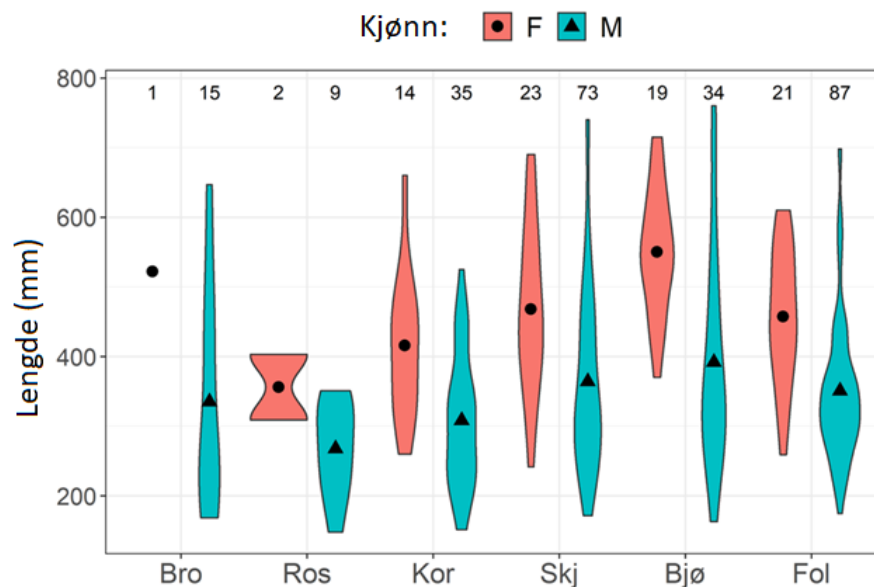


Figur 27: Søylediagram som viser fangstoversikt av hunnfisken som ble fanget i ruse under gytesesongen 2022 fordelt på gytestadium 5, 6 og 7. Hunnene er nesten rennende i gytestadium 5, rennende i gytestadium 6 og utgytte i gytestadium 7.

3.3 Lengdefordeling

Hunnørreten varierte fra 228 mm til 715 mm og hannørreten varierte fra 140 mm til 760 mm (**Figur 28**). Hunnørreten var jevnt over større enn hannørreten, men de aller største individene var ofte hanner. De aller minste individene var også hanner, såkalte snikere.

Kandidatmodellen som modellerte individstørrelse hos gytefiskene som fikk mest støtte var en additiv modell mellom kjønn og lengde (**Vedlegg 2.1**). Modellen oppnådde 98 % støtte i dataene ($AICcWt = 0,98$). Kandidatmodellen forklarte 22,7 % av variasjonen i lengde ($R^2 = 0,227$). Fra fangstene ble det funnet at estimatet til hannerens gjennomsnittslengde var signifikant kortere enn estimatet av gjennomsnittslengden til hunnene ($p < 0,001$) (**Tabell 9**). Hannerne var i gjennomsnitt 116,5 mm kortere enn hunnfiskene (**Tabell 8**). Det var også signifikant forskjell mellom bekkene ($p < 0,001$) (**Tabell 9**). Estimatet av gjennomsnittslengden fra Bjørkbecken var signifikant lengre enn gjennomsnittslengden fra resten av bekkene (**Vedlegg 2.2**). Det ble også funnet at gytefisken i Skjördalsbekken hadde signifikant lengre gjennomsnittslengde enn de fra Korsådsbekken og Rossvollbekken (**Vedlegg 2.2**).



Figur 28: Fiolinplott som viser lengdefordelingen i bekkene. Rødt er hunn (F) og turkis er hann (M). Jo breier fioliner jo mer data bak. Punktene i fiolinene utgjør gjennomsnitt.

Tabell 8: Parameterestimer for modellen med mest støtte for forklaring av variasjonen i oppvandring. Estimater er estimert effekt av den gitte faktoren. Interceptet øverst er skjæringspunktet. SE (Standard Error) er standardfeilen, altså gjennomsnittlig variasjonen fra estimatet.

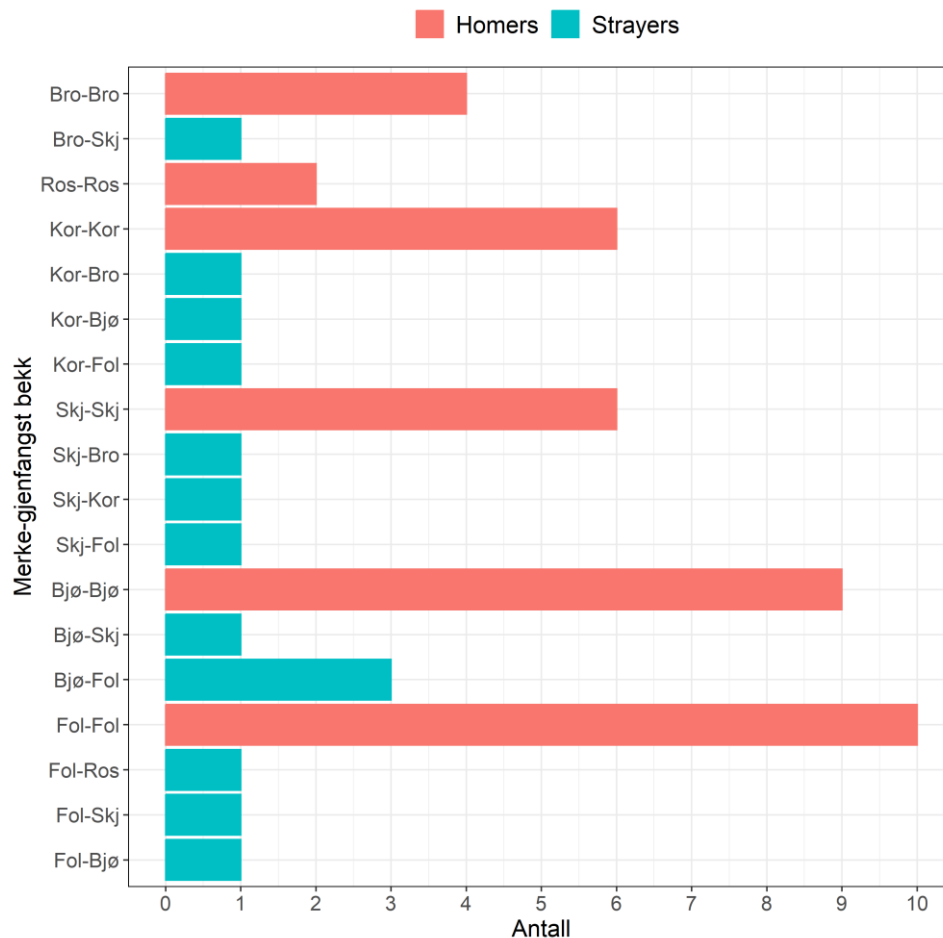
Term	Estimat	SE
(Intercept[Hunn,Bjørkbekken])	521,50	18,46
Kjønn[Hann]	-116,53	15,11
Broskitbekken	-55,10	30,69
Follobekken	-58,88	19,27
Korsådsbekken	-108,19	22,49
Rossvollbekken	-148,51	34,73
Skjærdalsbekken	-41,69	19,43

Tabell 9: Test-statistikk: p indikerer sannsynligheten for at det ikke er noen effekt.

Effekt	Df	SS	MSS	F-verdi	p
Kjønn	1	952435	952435	66,319	<0,001
Bekk	5	484507	96901	6,747	<0,001
Residuals	362	5198856	14361		

3.4 Hjemvandring og streifing

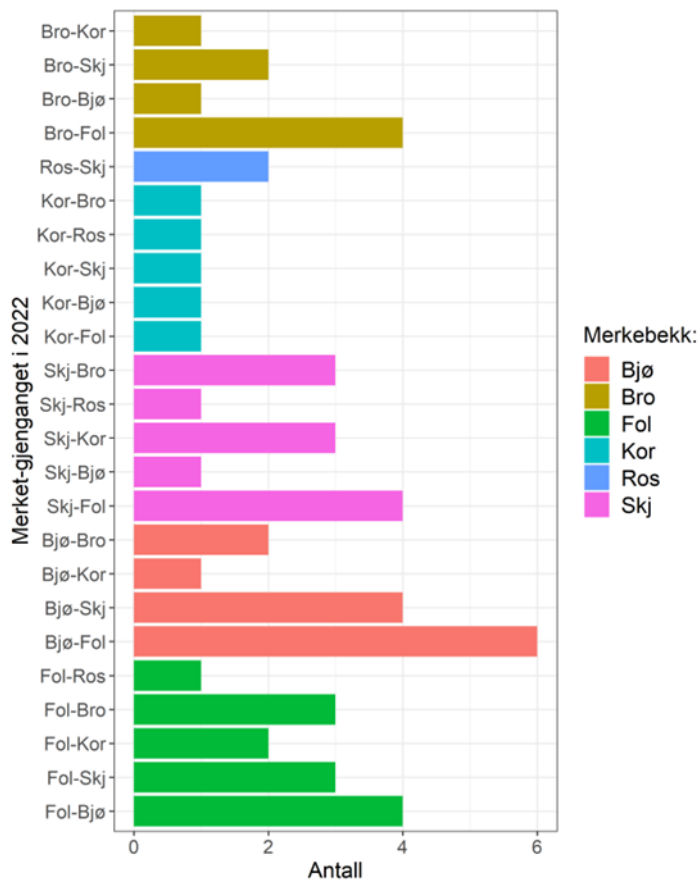
Gjenfangster av fisk merket fra 2018- 2020 viser at de fleste fiskene returnerte til samme bekk (hjemvandring) (**Figur 29**). Dette gjaldt 24 av 37 ørreter. Flere ørreter ble også observert i andre bekker enn bekken de ble merket i som ungfisk. I alt ti ørreter var rene feilvandrer og besøkte bare annen bekk enn oppvekstbekken (feilvandring) og tre besøkte annen bekk i tillegg til oppvekstbekken. Dersom man kategoriserte alle fisker som i gyteperioden besøkte en annen bekk enn bekken den ble merket i som ungfisk som streifere ble altså 13 av 37 altså 35 % av ørreten streifere.



Figur 29: Søylediagram av ulike gytevandringsskombinasjoner i forhold til hvor de ble merket som ungfisk. Søylen i rødt viser tilfellene ørretene returnerer til samme bekk (homers = hjemvandrer) og turkis i de tilfellene de besøker andre bekker (strayers=streifere). Her er det viktig å huske på at samme fisken gjerne besøker flere bekker n=37.

Streifere merket i gyteperioden

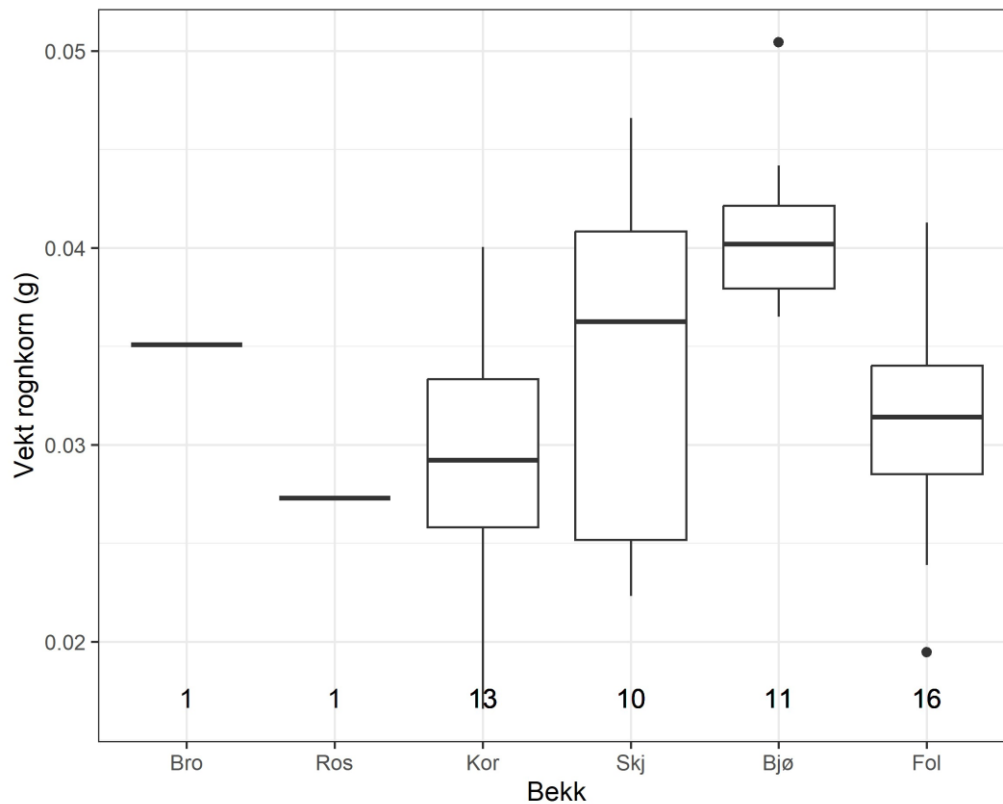
I alt 46 av 338, altså 14 %, av gytefiskene som ble merket i gyteperioden besøkte én eller flere bekker etter de ble merket (**Figur 30**). For eksempel streifet en liten hann på 195 mm Korsådalbekken-Brokskitbekken-Skjørdalsbekken-Rossvollbekken. Det ble bare funnet en liten hunn (260 mm) som streifet fra Follobekken til Skjørdalsbekken. Antallet streifere som ble funnet i gyteperioden var minst 59 dersom man ser **Figur 29** og **Figur 30** samlet. Om man legger sammen streiferne i **Figur 29** og **Figur 30** får man at 59 av 375 streifet. Minst av 15,7% av ørret som ble fanget var altså streifere.



Figur 3012: Søylediagram av antall streifende gytefisk fra seks sidebekker til Verdalselva i 2022 (n=46). Søylenes angir antall individer som vandrer opp i andre bekker enn merkebekken (egne fargekoder og oppgitt som første bekk i merket-gjengangst-parene på y-aksen).

3.5 Tørrvekt rogn

De gjennomsnittlige tørrvektene på rognkornene varierte fra 0,017 gram til 0,050 gram (**Figur 31**). Fisk fra Bjørkbekken hadde høyest gjennomsnittlig tørrvekt og Korsåalsbekken hadde lavest gjennomsnittlig tørrvekt dersom man ser bort fra størrelse på fisken og det ene individet som ble fanget i Rossvollbekken.



Figur 3113: Boxplott over tørrvekter (g) mellom de ulike merkebekkene. Tallene under boxplott er utvalget «n». Boksene fanger opp 50 % av observasjonene og de vertikale linjene representerer 10 % og 90 % persentilene. Den tykke horisontale linja inne i boksene er medianen.

Den utvalgte kandidatmodellen som modellerte effekter på tørrvekter hadde additive effekter av lengde og bekk som påvirket estimatet av den gjennomsnittlige tørrvekten på rogn (**Vedlegg 3.1**). Tørrvekten på rognkornene økte med fiskelengden ($p < 0,001$) og det var forskjell mellom bekkene ($p = 0,008$). Denne modellen oppnådde 90 % av støtten i dataene sammenlignet med de andre kandidatmodellene (AICcWt = 0,9). Kandidatmodellen kunne forklare 81 % av variasjonen ($R^2 = 0,81$). Det var mellom Bjørkbekken og Follobekken at det ble funnet signifikant effekt der eggene fra Bjørkbekken i gjennomsnitt var 0,005g tyngre enn fra Follobekken (Tukey post hoc test: $p_{\text{adj}} = 0,004$ (**Vedlegg 3.2**)) (**Tabell 10**). Enkeltindivider fra Brokskitbekken og Rossvollbekken ble også tatt ut av analysene sammen med tørrvektene fra den lengste ørreten.

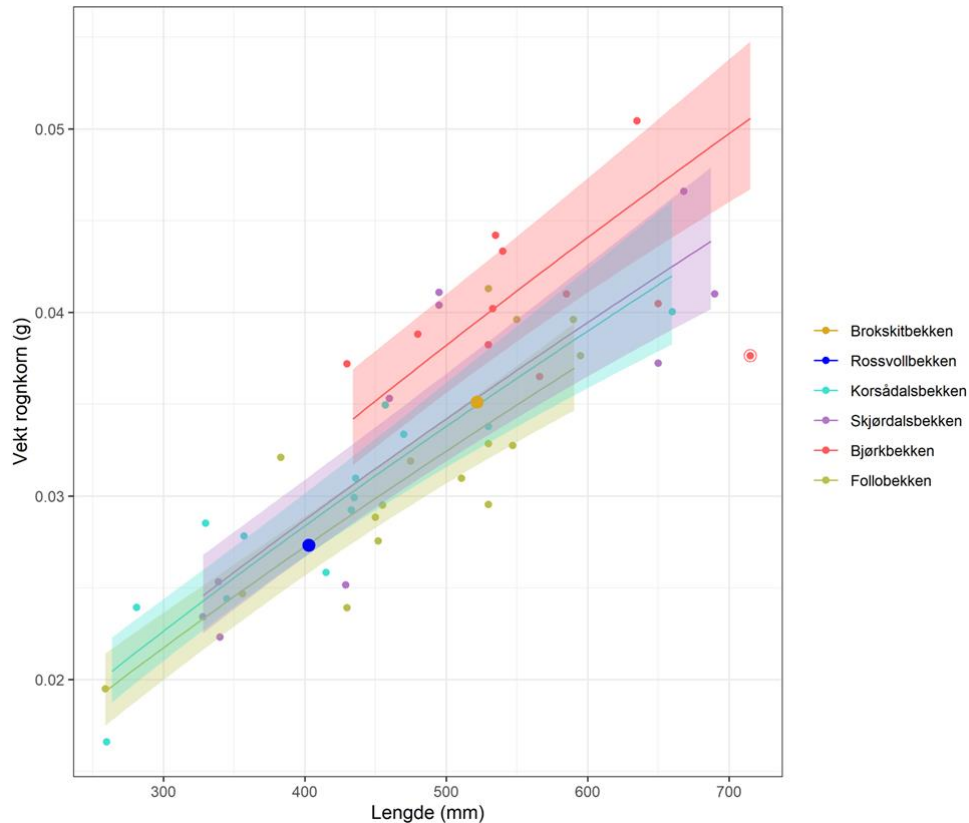
Tabell 10: Parameterestimer for valgt modell. Estimaterne er på ln-skala. Dette er en additiv modell som inkluderer fiskelengde og bekk. **Estimatet** er den beregnede verdien av gjennomsnittsverdiene som brukes til å beregne den statistiske signifikansen av faktorene som analyseres. **Intercept** er skjæringspunktet Bjørkbekken har med Y-aksen. Estimaterne som oppgis under denne viser hvor mye over eller under skjæringspunktet til Bjørkbekken bekkene ligger. **SE** (Standard Error) er standardfeilen som viser det gjennomsnittlige avviket fra den estimerte «linjen» for de ulike bekkene.

Term	Estimat	SE
(Intercept)	-8,139	0,45
log(Lengd.mm.)	0,784	0,07
Follobekken	-0,164	0,05
Korsåalsbekken	-0,123	0,05
Skjærdalsbekken	-0,111	0,05

Tabell 41: Test-statistikk: p indikerer sannsynligheten for at det ikke er noen effekt.

Effekt	DF	Sum Sq	Mean Sq	F verdi	p
log(Lengde)	1	2,064	2,064	174,698	<0,001
Bekk	3	0,156	0,052	4,412	0,008
Residuals	44	0,520	0,012		

Den utvalgte modellens estimater av lengde-justerte tørrvekter fra Bjørkbekken var signifikant tyngre enn tørrvektene på egg fra Follobekken (**Figur 32**). Ellers kan det også se ut som Bjørkbekken skilter seg litt fra Korsådalsbekken og Skjördalsbekken, men dette var ikke signifikant. Tørrvekts-estimatene fra ultralyden på den ene ørreten fra Brokskitbekken og den ene ørreten fra Rossvollbekken så ikke ut til å skille seg ut fra resten av verdiene.



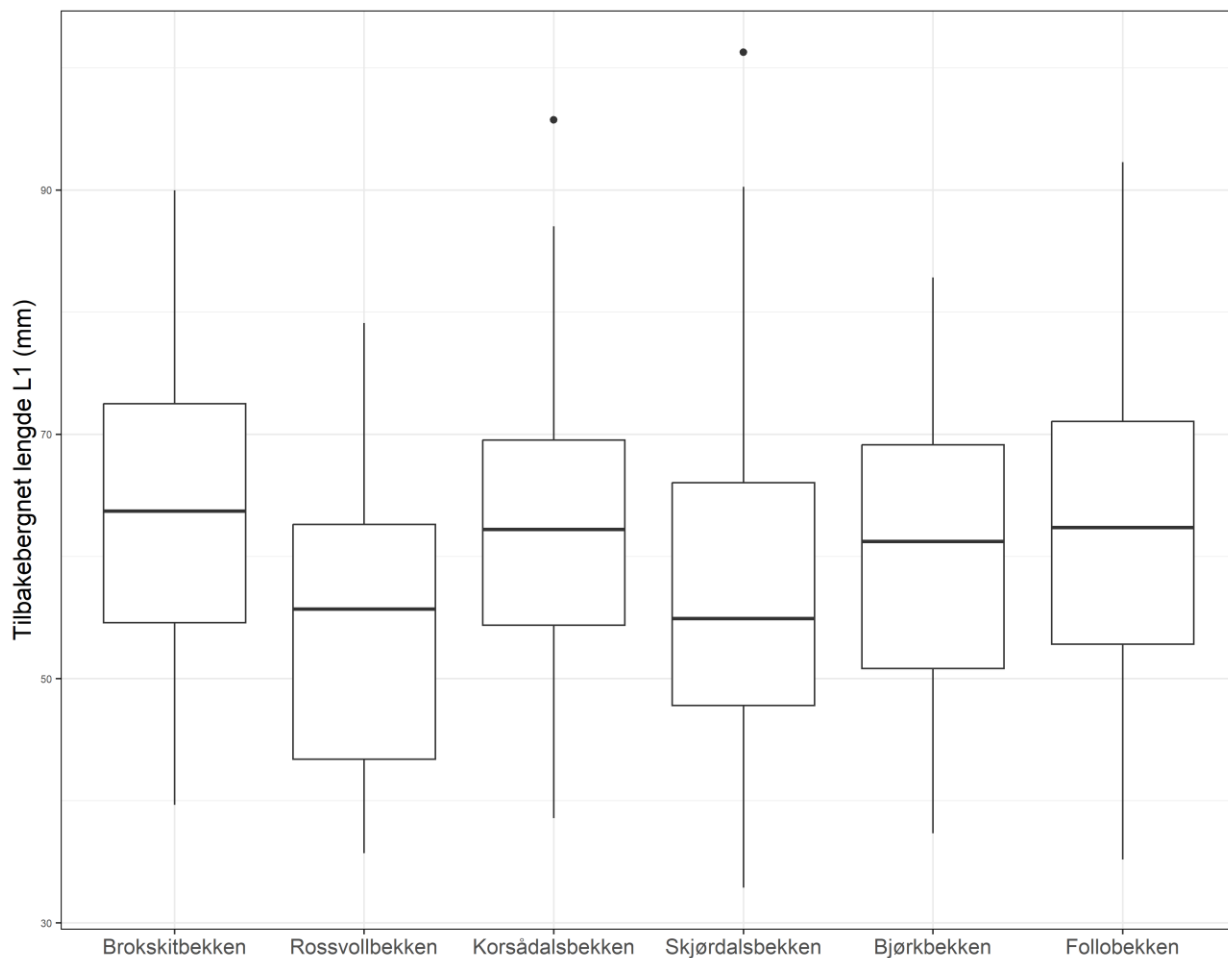
Figur 32: Prediksjonsplott for valgte modell for forklaring av variasjon i tørrvekt. De ulike linjene viser prediksjoner for hver bekk (ulike farger) der skraveringene rundt linjene viser 95% konfidensintervall. Hvert punkt representerer gjennomsnitt av målte verdier av tørrvekt fra forskjellige individer. De fleste målingene er gjennomsnittlig tørrvekt av > ti egg der dette var mulig. Ellers ble tre tørrvektsestimater lagd ved hjelp av ultralyd (**kapittel 2.6.3**). To av disse er de eneste rogndataene fra Brokskitbekken og Rossvollbekken som er utvidete punkter i plottet. Disse to estimatene ble tatt ut av analysen. Den aller største fisken det ble tatt rogn av ble også tatt ut av analysene siden det skilte seg ut (se punkt med ring). Dette er noe som kan være en effekt av aldring eller at mange egg var punktert.

3.6 Aldersdata

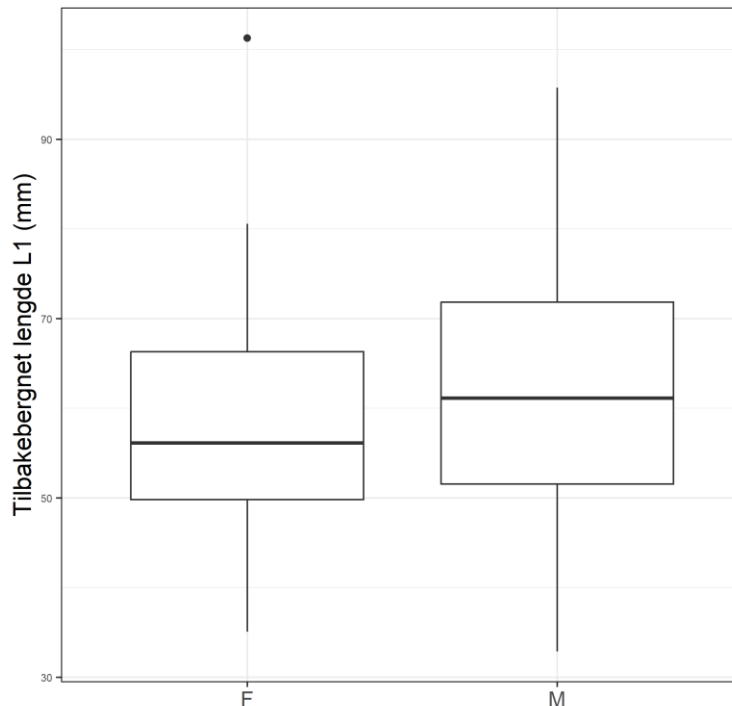
Det ble aldersbestemt til sammen 76 hunnørret og 224 hannørret.

3.6.1 Vekst første år

Det ble ikke funnet signifikant forskjell mellom bekkene når det kom til førsteårsvekst (1-veis Anova: $F(5/339)=2,019$; $p=0,075$) (**Figur 33**). Det var altså bare en tendens til bekkeeffekter på førsteårsvekst (figur X). Det ble også testet for kjønnseffekter sammen med bekkeeffekter for vekst første året (1-veis Anova: $F(1/306)=2,807$; $p=0,095$). Tendensen var altså at hannørret hadde litt bedre vekst enn hunnørret første året (**Figur 34**).



Figur 33: Boxplot som viser tilbakeberegnet lengde for første leveår mellom bekker. Boksene fanger opp 50 % av observasjonene og de vertikale linjene representerer 10 % og 90 % persentilene. Den tykke horisontale linja inne i boksene er medianen.

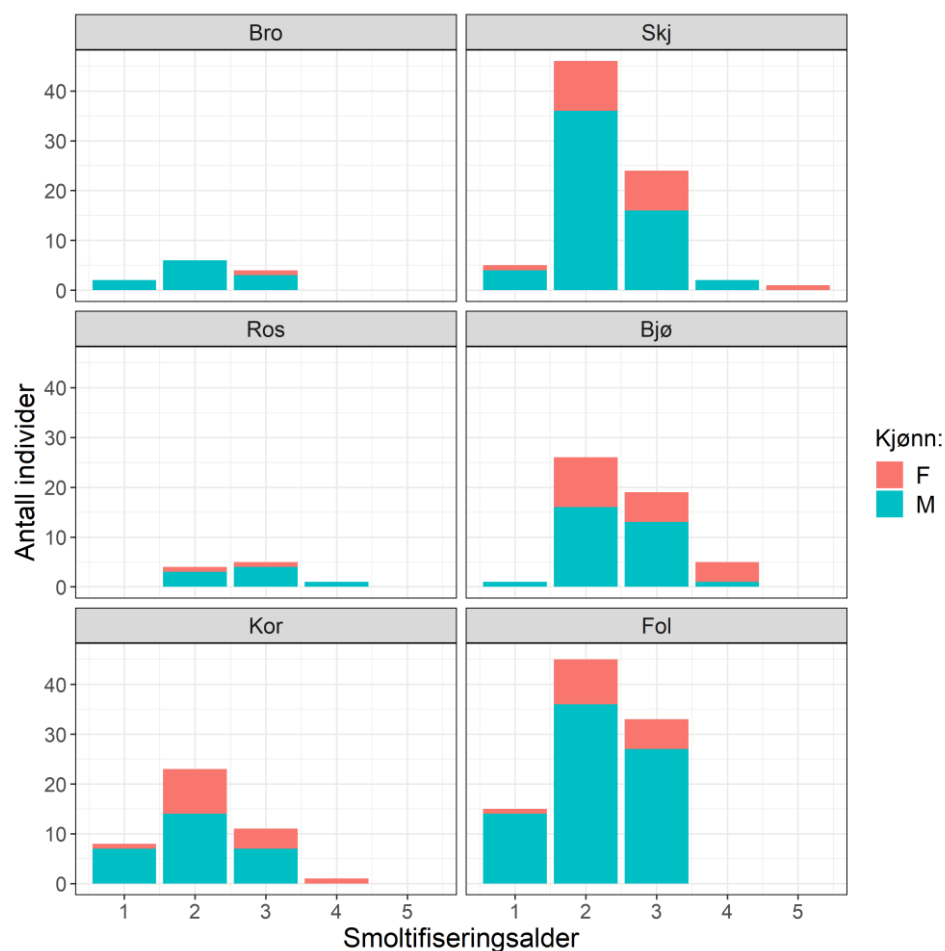


Figur 3414: Boxplot som viser lengde tilbakebergnnet lengde mellom kjønn. F=hunn og M=hann. Boksene fanger opp 50 % av observasjonene og de vertikale linjene representerer 10 % og 90 % persentilene. Den tykke horisontale linja inne i boksene er medianen.

3.6.2 Smoltifiseringsalder

Estimert smoltifiseringsalder fra skjell varierte fra 1 til 5 år (**Figur 35**). Gjennomsnittlig estimat av smoltifiseringsalder varierte fra 2,1 år i Korsådalbekken til 2,5 år i Bjørkbekken (**Tabell 12**). De fleste ørretene ble estimert til å ha smoltifisert etter andre vinter i samtlige av bekkene (**Figur 35**).

De to beste modellene hadde prediktorene: Førsteårsvekst, bekk og kjønn og det var en differanse på 0,05 mellom AICc verdiene på de to modellene på topp (**Vedlegg 4.1**). Den enkleste modellen hadde kun additive effekter av de tre prediktorene og ble derfor valgt. Denne modellen fikk 28 % støtte i dataene (AICcWt=0,28). I valgt modell ble gjennomsnittlige smoltifiseringsalderen signifikant påvirket av alle disse variablene (**Tabell 13**). Modellen kunne forklare 10,5 % av variasjonen ($R^2=0,105$). Høyere førsteårsvekst ble estimert til å gi tidligere smoltifisering ($p<0,001$) og hannørreten ble i gjennomsnitt smoltifisert 0,2 år tidligere en hunnørreten ($p=0,018$). Post-Hoc tabellen viste at bekkeeffekten gjaldt mellom Bjørkbekken og Korsådalbekken (Tukey post hoc test: $p_{\text{adj}}=0,0422$, (**Vedlegg 4.2**)), der fisken i Korsådalbekken ble estimert til å i gjennomsnitt smoltifisere 0,4 år tidligere enn i Bjørkbekken (**Tabell 12**).



Figur 35: Søylediagram av estimert smoltifiseringsalder fordelt på de forskjellige bekkene. F=hunn og M=hann. Sinkbekkene er her lokalisert på venstre side og sourcebekkene på høyre side.

Tabell 12: Parameterestimer for valgt modell for responsvariabelen smoltifiseringsalder (**Vedlegg 4.1**). Dette er en additiv modell som inkluderer kjønn og bekk. **Estimatet** er den beregnede verdien av gjennomsnittsverdiene som brukes til å beregne den statistiske signifikansen av faktorene som analyseres. **Intercept** er skjæringspunktet Bjørkbekken har med y-aksen. Estimaten som oppgis under denne viser hvor mye over eller under skjæringspunktet til Bjørkbekken bekkene ligger. **SE**(Standard Error) er standardfeilen som viser det gjennomsnittlige avviket fra den estimerte «linjen» for de ulike bekkene.

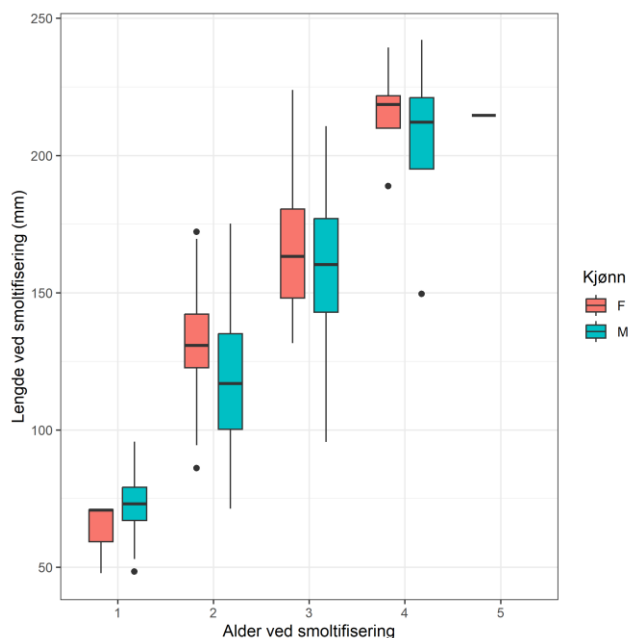
Term	Estimat	SE
(Intercept[Hunn,Bjørkbekken])	3,287	0,214
Førsteårsvekst	-0,010	0,003
Kjønn[hann]	-0,198	0,095
Broskitbekken	-0,312	0,222
Follobekken	-0,297	0,121
Korsådsbekken	-0,411	0,142
Rossvollbekken	0,100	0,239
Skjørdalsbekken	-0,227	0,125

Tabell 13: Test-statistikk: *p* indikerer sannsynligheten for at det ikke er noen effekt.

Effekt	DF	SS	MSS	F-verdi	p
Førsteårsvekst	1	7,046	7,046	15,018	<0,001
Kjønn	1	2,657	2,657	5,664	0,018
Bekk	5	5,637	1,127	2,403	0,037
Residuals	279	130,890	0,469		

3.6.4 Smoltifiseringslengde ved forskjellig smoltifiseringsalder

Ørret som smoltifiserte ved høyere alder var i gjennomsnitt større enn de som smoltifiserte ved lavere alder (**Figur 36**). Estimert lengde ved smoltifisering ble vurdert fra ca. 50 mm til ca. 250 mm ved smoltifiseringsalder fra en til fem år.



Figur 3615: Boxplot av smoltifiseringslengde fordelt på smoltifiseringsalder. F= hunn og M=hann. Boksene fanger opp 50 % av observasjonene og de vertikale linjene representerer 10 % og 90 % persentilene. Den tykke horisontale linja inne i boksene er medianen.

3.6.5 Tilvekst første år i sjøen

Blant kandidatmodellene forklarte en interaksjon mellom kjønn og smoltifiseringslengde tilveksten i sjøen best. Denne ble derfor valgt, da den fikk 73 % støtte i dataene (AICcWt = 0,73, (**Vedlegg 5**)). Gjennomsnittlig tilvekst første år i sjøen ble estimert til ca. 85 mm ved smoltlengde 50 mm hos hunn- og hannørret. De skilte seg altså ikke fra hverandre ved de minste smoltifiseringsstørrelsene. Hos hunnene økte sjøveksten i større grad med smoltifiseringslengden enn hos hannene (**Figur 37**). Hannørret ble estimert til å ha en tilvekst på

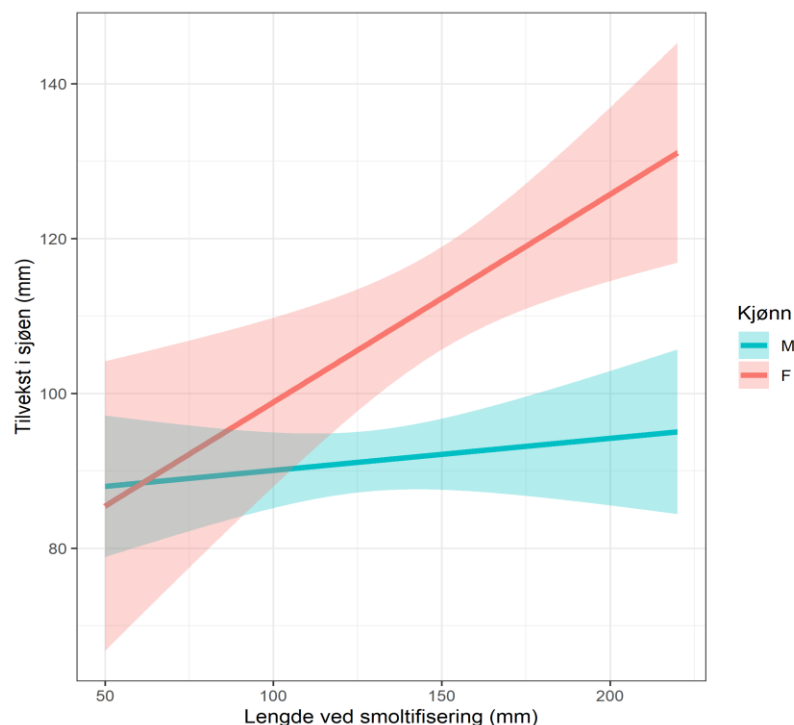
ca. 95 mm ved smoltifiseringslengde 230 mm, og hunnørret ble estimert til å ha en tilvekst på ca.130 mm ved 230 mm hos hunn. Valgt modell kunne forklare 11.7 % av variasjonen ($R^2 = 0.117$).

Tabell 54: Parameterestimer for førsteårsvekst i sjøen. Dette er en interaksjonsmodell der interaksjonen mellom smoltifiseringsalder (antall vintre før smoltifisering) blir forklart av førsteårsvekst, kjønn og bekk. **Estimatet** er den beregnede verdien av gjennomsnittsverdiene som brukes til å beregne den statistiske signifikansen av faktorene som analyseres. **Intercept** er skjæringspunktet hunnørret har med Y-aksen. Estimaten som oppgis under denne viser hvor mye over eller under skjæringspunktet til hunnene. **SE** (Standard Error) er standardfeilen som viser det gjennomsnittlige avviket fra den estimerte «linjen» for de ulike bekkene.

Term	Estimat	SE
(Intercept)	72,032	13,849
Kjønn [Hann]	13,900	15,619
Smoltifiseringslengde	0,268	0,090
Kjønn [Hann]: Smoltifiseringslengde	-0,227	0,105

Tabell 15: Test statistikk

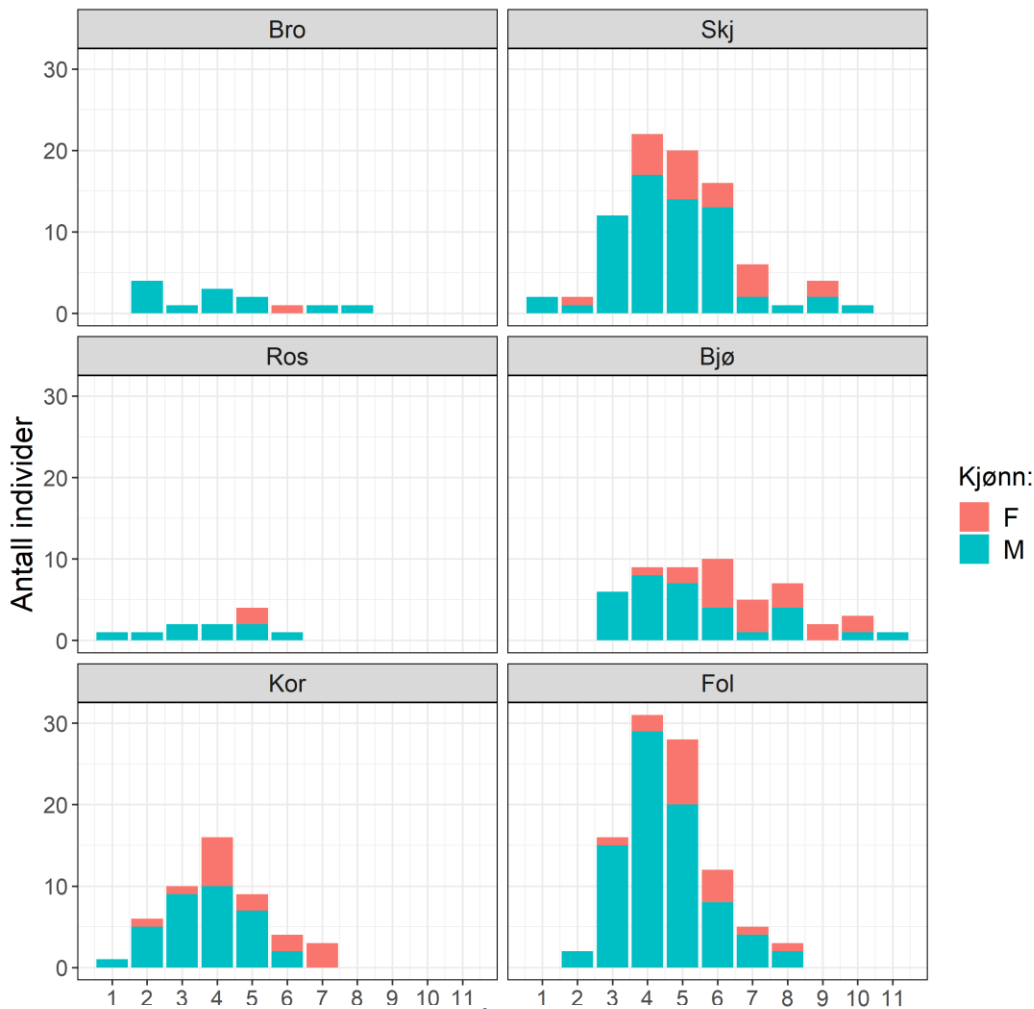
Effekt	Df	SS	MS	F-verdi	p
Kjønn	1	23734	23733,9	28,006	<0,001
Smoltifiseringslengder	1	4060	4060,0	4,791	0,029
Kjønn* Smoltifiseringslengde	1	3934	3933,6	4,642	0,032
Residuals	283	239827	847,4		



Figur 37: Prediksjonsplott for valgte modell for forklaring av variasjon i første års sjøvekst. De ulike linjene viser prediksjoner for hvert kjønn der rødt er hunnørret (F) og turkis er hannørret (M). Skraveringene rundt linjene viser 95% konfidensintervall.

3.6.6 Totalalder

Aldersdataene gjenspeilet lengdedataene (**Figur 28**), der hannørreten hadde de yngste og de eldste individene, selv om hunnørreten i gjennomsnitt hadde eldre individer. Hannørreten varierte fra ett til elleve år, og hunnørret varierte fra to til to år (**Figur 38**). Den beste kandidatmodellen var det den additive modellen der kjønn og bekk forklarte aldersestimatet på ørreten best (**Vedlegg 6**). Kandidatmodellen fikk her 96 % støtte i dataene ($AICcWt=0,96$). Hunnørret ble i gjennomsnitt estimert til å være signifikant eldre enn hannørreten ($p<0,001$) og det var effekt av bekk (TYPE TEST, $p<0,001$). (**Tabell 17**). Hunnørret var i gjennomsnitt 1,35 år eldre enn hannørreten (**Tabell 16**). Ørret fra Bjørkbekken ble estimert til å i gjennomsnitt være 1,9 år eldre enn gjennomsnittsestimatet fra Korsådsbekken, som var den største kontrasten. Kji-kvadrat testen viser at kjønn og bekk er de viktigste faktorene som påvirker aldersestimatet (**Tabell 17**).



Figur 3816: Alderssammansetning fordelt på de forskjellige bekkene. F=hunn og M=hann. Sinkbekkene er her lokalisert på venstre side og sourcebekkene på høyre side.

Tabell 66: Parameterestimer for valgt modell. Dette er en additiv modell der total alder (antall vintre) blir forklart av kjønn og bekk. **Estimatet** er den beregnede verdien av gjennomsnittsverdiene som brukes til å beregne den statistiske signifikansen av faktorene som analyseres. **Intercept** er gjennomsnittsalderen til Bjørkbekken. Estimaten som oppgis under denne viser hvor mye over eller under gjennomsnittsverdien til Bjørkbekken bekkene ligger. **SE**(Standard Error) er standardfeilen som viser det gjennomsnittlige avviket fra den estimerte «linjen» for de ulike bekkene.

Term	Estimat	SE	t-verdi
Brokskitbekken	-1,651	0,620	-2,665
Follobekken	-1,026	0,317	-3,237
Korsåalsbekken	-1,913	0,373	-5,129
Rossvollbekken	-1,788	0,607	-2,944
Skjærdalsbekken	-0,807	0,325	-2,481
Kjønn [hann]	-1,345	0,245	-5,482

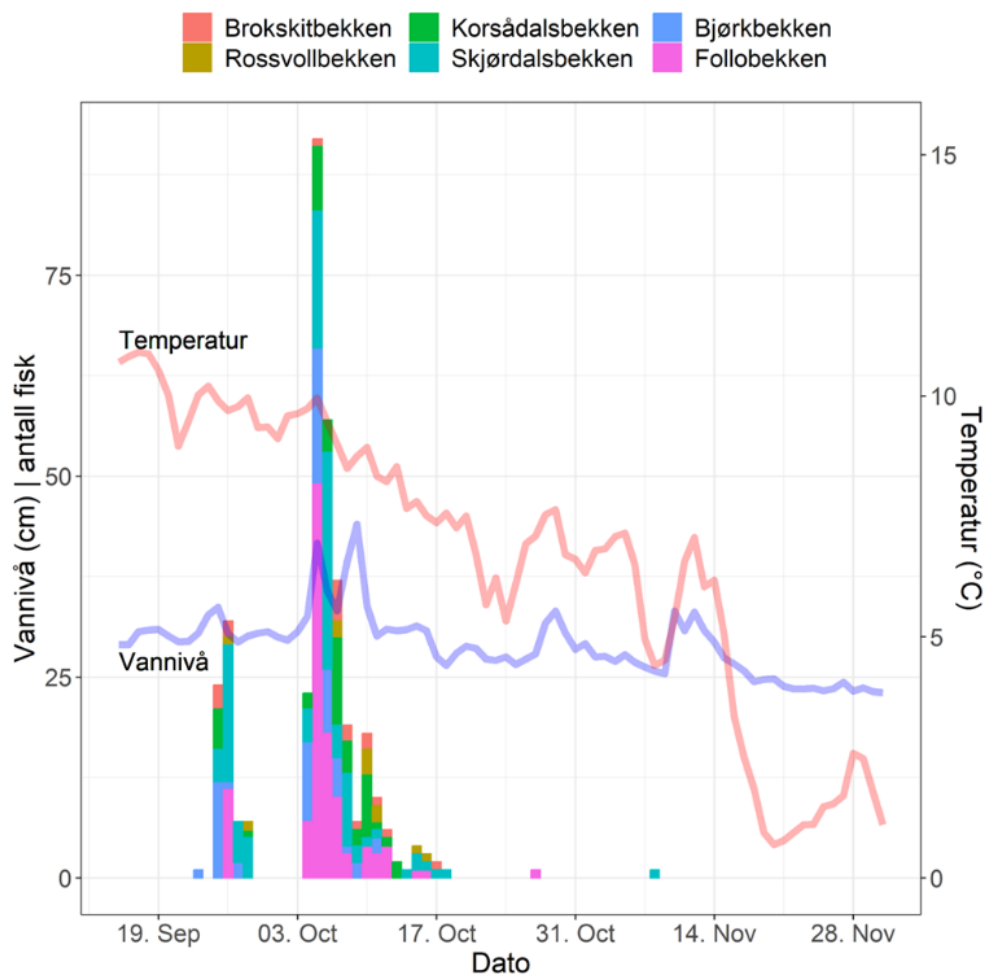
Tabell 17: Kji-kvadrat test for valgte modell. P-verdien gir sannsynligheten for at det ikke er effekt. En lav p-verdi viser at det er stor sannsynlighet for at det er en effekt.

Effekt	Chi sq.	DF	p
Bekk	31,363	5	<0,001
Kjønn	30,948	1	<0,001

Oppvandring og oppholdstid

3.7.3 Oppvandringssannsynlighet

Den største oppvandringen 2022 var natt til 4. oktober (**figur 39**). Spesielt endringer i vannivået så ut til å påvirke oppvandringen. Kandidatmodellene som fikk mest støtte var modellen med interaksjon mellom bekk, temperatur og vannivå og en additiv kjønnseffekt som fikk mest støtte i dataene (**Vedlegg 8**). Modellen fikk 98 % av støtten i dataene sammenlignet med de andre kandidatmodellene ($AICcWt=0,98$). Det var tydelig at vannivået og temperaturøkning påvirket oppgangen i forskjellig grad mellom bekker (**Figur 40**). Oppvandringssannsynligheten økte mer i Bjørkbekken og Follobekken enn i Skjördalsbekken og Korsådalsbekken.



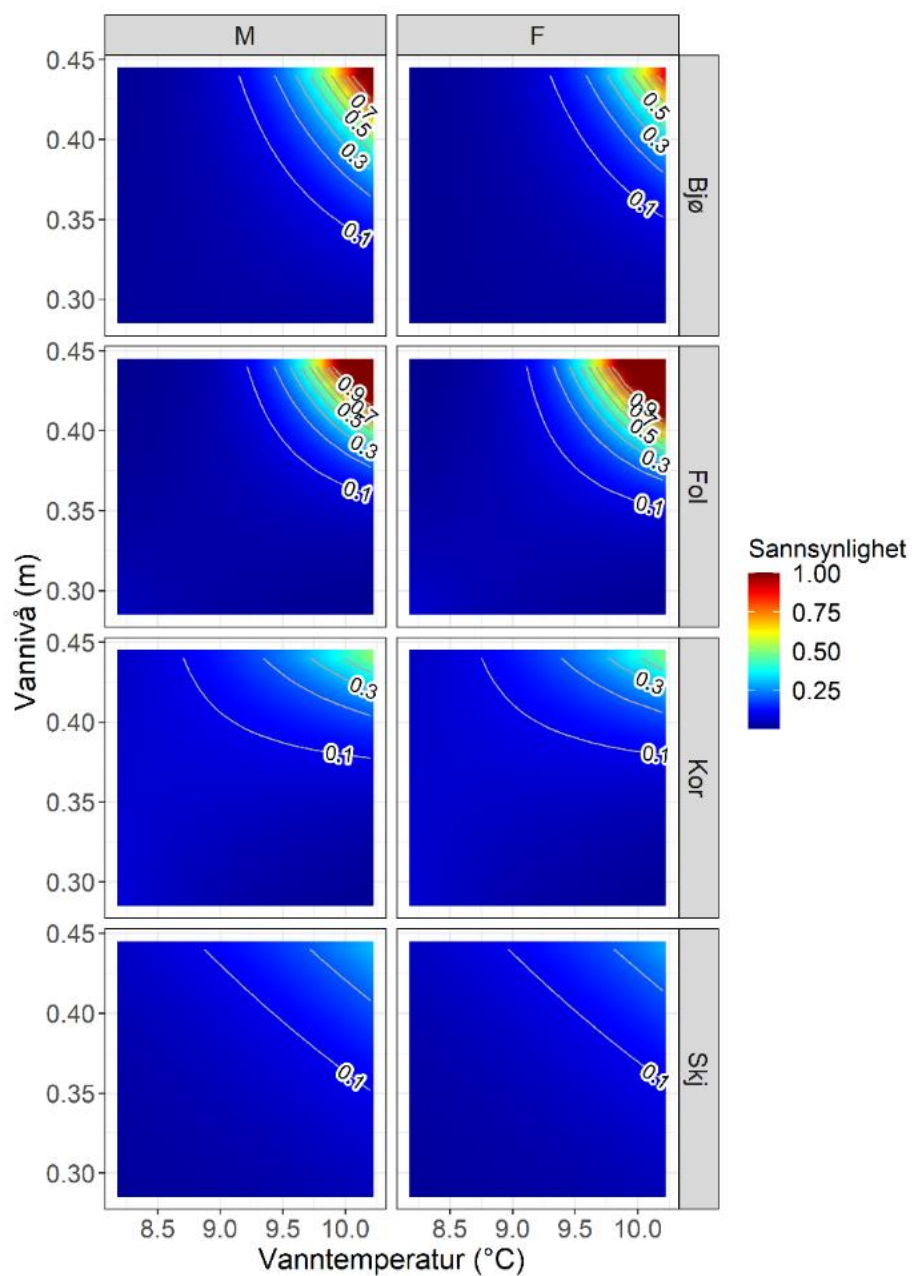
Figur 39: Søylediagram som viser antall fisk som vandret opp i bekkene de forskjellige dagene. Den blå linjen viser vannivået i cm på den samme skalaen som antallet fisk fanget på venstre y-akse. Den røde linjen viser temperatur på høyre y-akse.

Tabell 78: Parameterestimater (log skala) for modellen med mest støtte for forklaring av variasjonen i oppvandring. Estimater er estimert effekt av den gitte faktoren. Interceptet øverst er skjæringspunktet, og er her satt som hanner i Korsådalbekken. SE (Standard Error) er standardfeilen, altså den gjennomsnittlig variasjonen fra estimatet

Term	Estimat	SE
Intercept	42,401	15,353
Temperatur	-5,005	1,662
Vannivå	-115,160	42,643
BekkSkjördalsbekken	-47,251	20,887
BekkBjørkbekken	-12,538	26,059
BekkFollobekken	39,724	21,257
KjønnHunn	-1,030	0,139
Temperatur*vannivå	13,838	4,602
Temperatur*BekkSkjördalsbekken	5,228	2,234
Temperatur*BekkBjørkbekken	1,382	2,741
Temperatur*BekkFollobekken	-4,253	2,262
Vannivå*BekkSkjördalsbekken	113,595	57,425
Vannivå*BekkBjørkbekken	-0,346	72,477
Vannivå*BekkFollobekken	-134,500	60,233
Temperatur*Vannivå*BekkSkjördalsbekken	-12,477	6,140
Temperatur*Vannivå*BekkBjørkbekken	-0,100	7,601
Temperatur*Vannivå*BekkFollobekken	14,534	6,369

Tabell 89: Test-statistikk: p indikerer sannsynligheten for at det ikke er noen effekt.

Effekt	DF	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	p
Temperatur	1	28,656	158	758,93	<0,001
Vannivå	1	166,548	157	592,38	<0,001
Bekk	3	24,736	154	567,64	<0,001
Kjønn	1	62,145	153	505,50	<0,001
Temperatur*Vannivå	1	47,955	152	457,54	<0,001
Temperatur*Bekk	3	15,234	149	442,31	0,002
Vannivå*Bekk	3	9,797	146	432,51	0,020
Temperatur*Vannivå*Bekk	3	22,093	143	410,42	<0,001

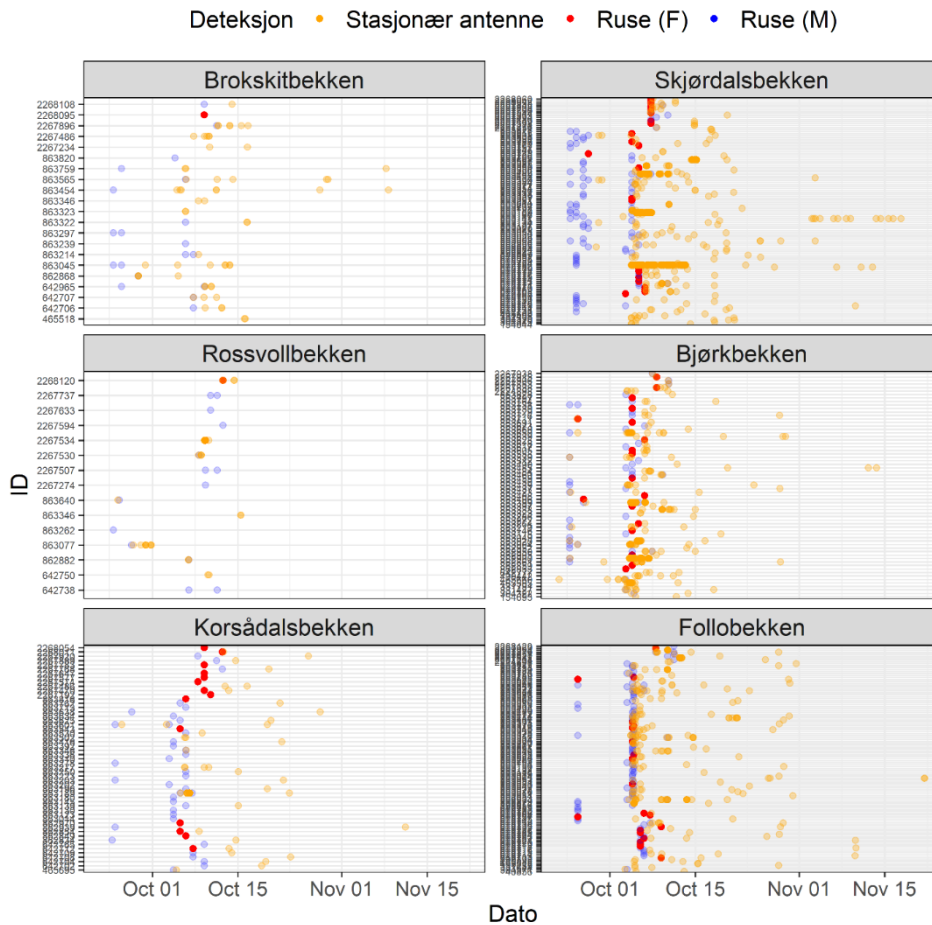


Figur 4017: Predikert sannsynligheten for oppvandring i bekkene økte med økning i vannivå og temperatur. Blå farge indikerer lav sannsynlighet og rød farge indikerer stor sannsynlighet. Prediksjonene er generert fra den utvalgte modellen i Tabell 13.

3.7.4 Oppholdstid

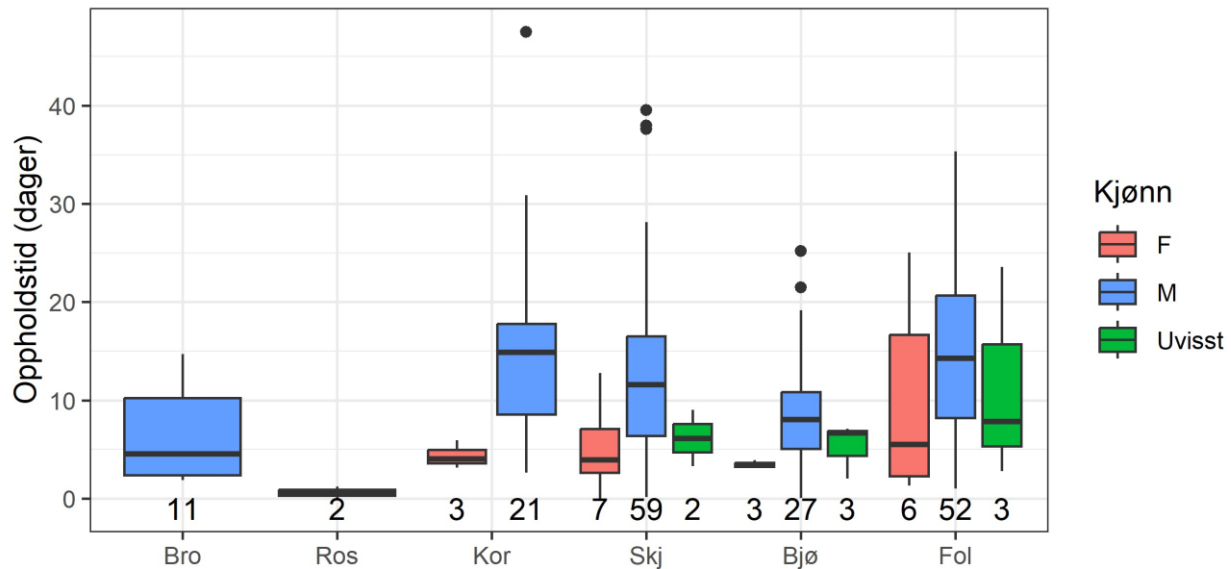
ID-deteksjoner

Det var stor aktivitet på de stasjonære antennene fra begynnelsen av oktober til starten av november (**Figur 41**). Det er verdt å nevne at ingen ørreter over 250 mm ble registrert på den retningsbestemte antenna ved Stiklestad skole (**Figur 2**).



Figur 41: Oversikt over indviddeteksjoner av ørreter i seks sidebekker til Verdalselva i gytesesongen i 2022 der hvert individ har egen rad. Røde og blå prikker er hhv hunnfisk (F) og hannfisk (M) fanget i ruse. Orange prikker er passeringer på stasjonær antenne. Plottet er ment å gi en oversikt over aktiviteten til ørreten.

Oppholdstid i bekk ble funnet ved hjelp av fisk som var lengre enn 24 timer i bekken. Hannørret brukte opp til 50 dager i bekken og sannsynligvis lengre, grunnet manglende strøm til antennene (**Figur 42**). Hunnørret som beholdt PIT-merket brukte opp til 25 dager i bekk.



Figur 4218: Boxplott av sammenhengende oppholdstid i bekk for fisk som oppholdt seg sammenhengende mer enn 24 t på bekken. Sort strek viser medianen av antall dager på ørreten oppholdt seg i bekkene. Røde bokser er fra hunnfisk (F), blå bokser er fra hannfisk (M) og grønne bokser er fra fisker med uvisst kjønn. Boksene fanger opp 50 % av observasjonene og de vertikale linjene representerer 10 % og 90 % persentilene. Den tykke horisontale linja inne i boksene er medianen.

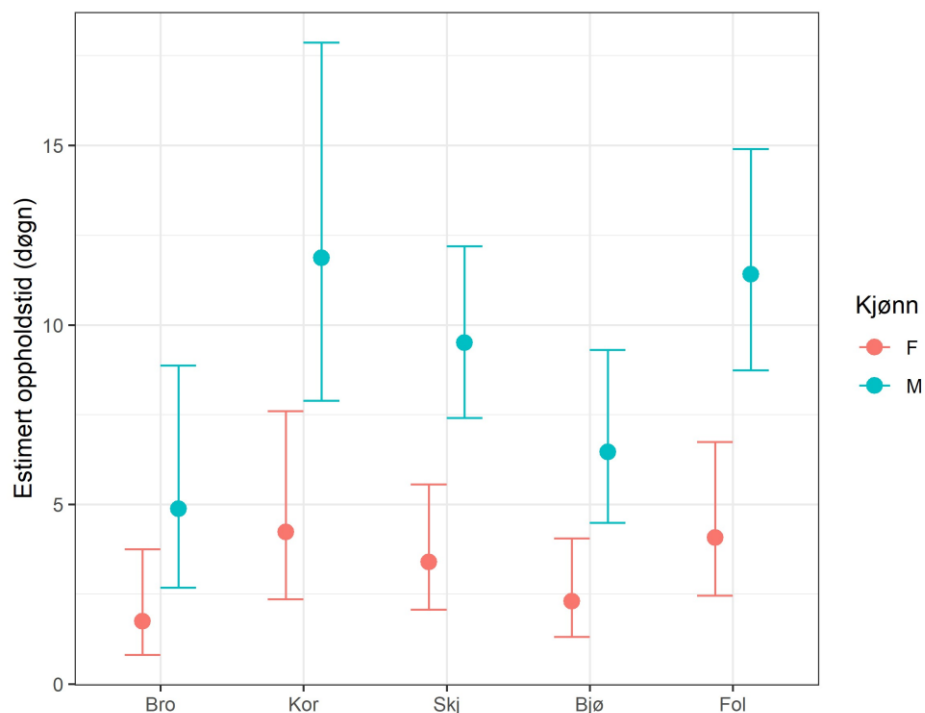
Kandidatmodellen som best forklarte forskjellen i variasjon hadde en additiv effekt av kjønn og bekk (**Vedlegg 9**). Denne modellen fikk 36 % støtte i dataene ($AICcWt=0,36$). Det er verdt å nevne at det bare var en differanse i $AICc$ verdi på 0,34 til nest beste modell som også hadde lengde som en variabel. Hannene oppholdt seg i gjennomsnitt en 2,8 ganger lengre periode i bekkene enn hunnene ($p<0,001$) (**Tabell 20**). Av bekkene var det Broskitbekken og Bjørkbekken som hadde kortest oppholdstid (**Figur 43**). Det var signifikant kjønnsforskjell i alle bekkene med unntak av Broskitbekken, der oppholdstid til hunnørret ikke ble registrert. Kandidatmodellen forklarte 13.3 % av variasjonen ($R^2= 0,133$).

Tabell 20: Parameterestimer for oppholdstid i bekkene under gyteperioden. Parameterestimer for valgt model-
estimatene er på ln-skala. Dette er en additiv modell som inkluderer kjønn og bekk. **Estimatet** er den beregnede
verdien av gjennomsnittsverdiene som brukes til å beregne den statistiske signifikansen av faktorene som analyseres.
Intercept er gjennomsnittlig oppholdstid i Broskitbekken. Estimaten som oppgis under denne viser hvor mye over
eller under gjennomsnittsverdien til Broskitbekken de ligger. **SE**(Standard Error) er standardfeilen som viser det
gjennomsnittlige avviket.

Term	Estimat	SE	F-verdi	p
(Intercept[Hunn,Broskitbekken])	0,556	0,391	1,42	0,160
Kjønn[Hann]	1,030	0,246	4,20	<0,001
Korsåalsbekken	0,888	0,369	2,41	0,017
Skjördalsbekken	0,666	0,330	2,02	0,045
Bjørkbekken	0,279	0,350	0,78	0,435
Follobekken	0,849	0,334	2,54	0,012

Tabell 21: p indikerer sannsynligheten for at det ikke er noen effekt.

Effekt	DF	SS	MSS	F-verdi	p
Kjønn	1	16,278	16,278	15,936	<0,001
Bekk	4	12,345	3,086	3,022	0,019
Residualer	182	185,903	1,021		

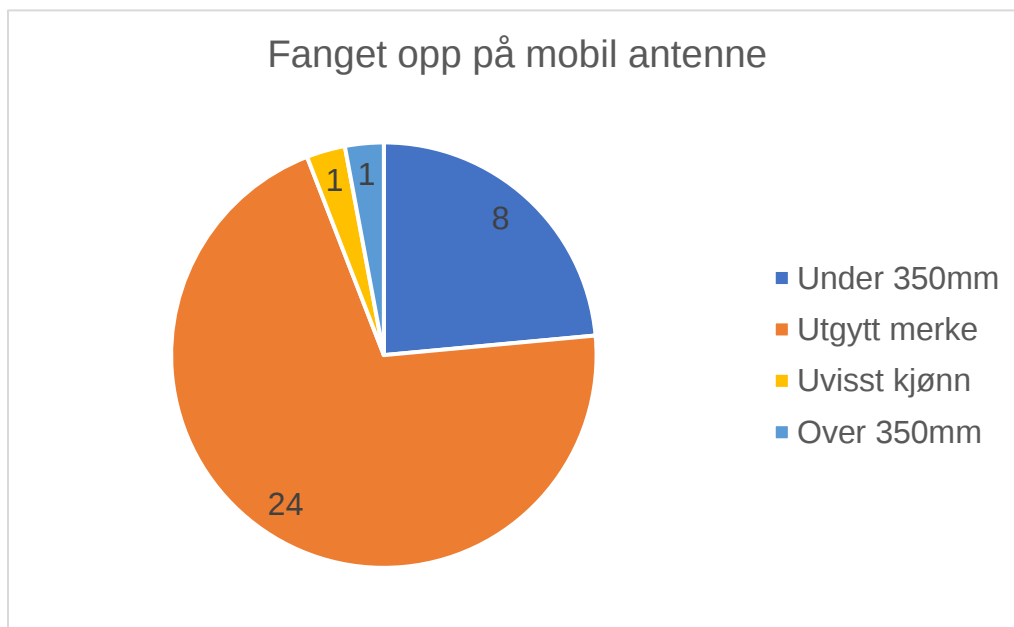


Figur 43: Prediksjonsplott av oppholdstiden gytefiskene hadde i bekk forklart av bekk og kjønn, der rødt er hunnørret (F) og turkis hannørret (M). Prikken i midten er gjennomsnittlig oppholdstid, og de vertikale strekene viser ett 95 % konfidensintervall. Estimaten er basert på modellen i Tabell 18.

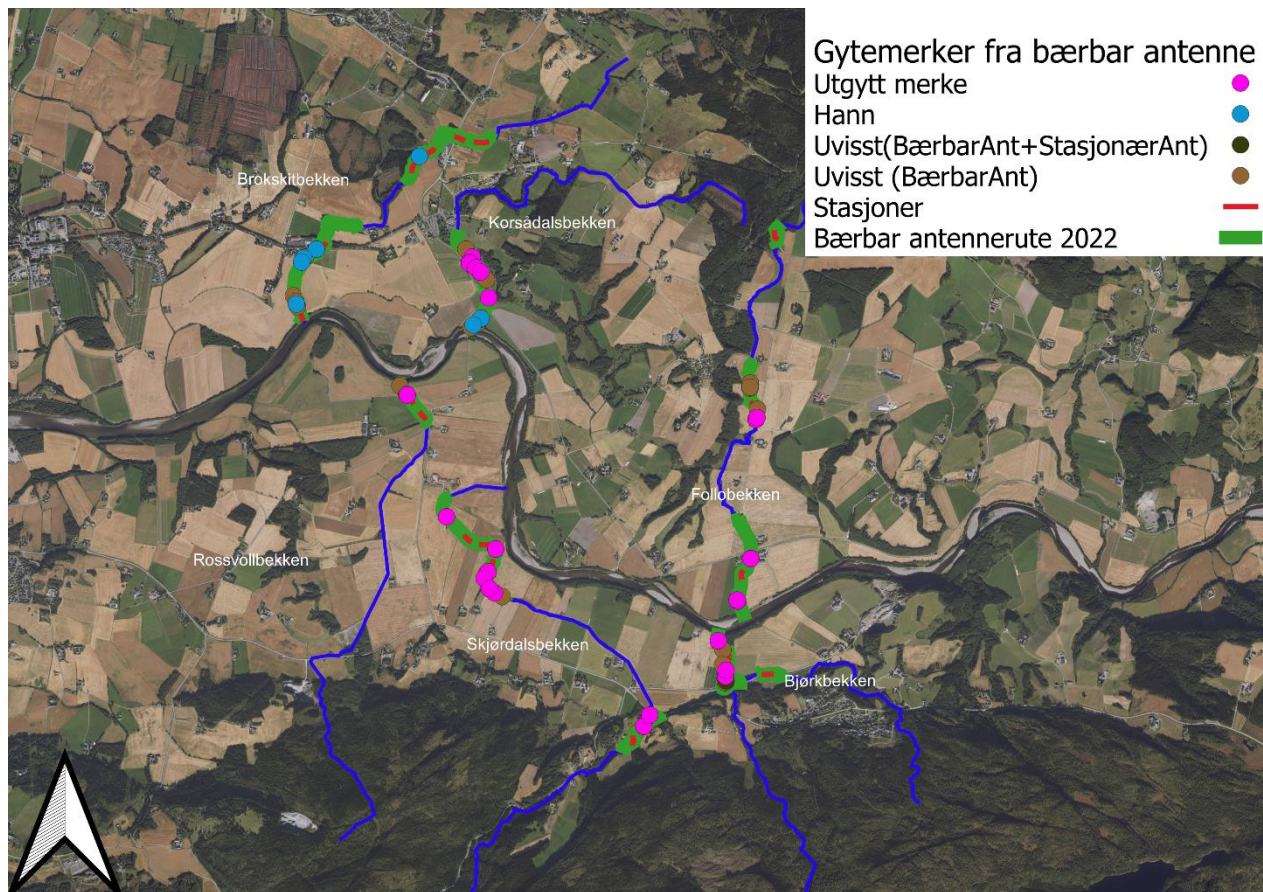
3.8 Utgytte PIT-merker

Det ble bare registrert 17 utvandrende hunnørret som ble merket i gytestadie 5 og 6 på de stasjonære PIT-antennene. Hele 52 PIT-merker som ble fanget opp på den bærbare antennen kan ha stammet fra gytefisk. I alt 33 av disse ble registrert ved hjelp av ruse eller stasjonær antenne (**Figur 44**). Av disse stammet 24 fra hunnfisk i gytestadie 5 eller 6. Totalt 8 av de 33 merkene stammet fra små hannfisker der den største var 239 mm, og ett merke stammet fra en stor hannfisk på 530 mm. Den siste deteksjonen stammet fra en ørret som ble merket som 1+ (116 mm) i 2018 i Bjørkbekken. Denne returnerte 05.10.2022, og ble ikke fanget i rusa. Kjønnnet på denne ørreten er derfor uvisst. De resterende 29 merkene ble bare funnet med bærbar antenne, og kan derfor stamme fra utgytte merker, snikerhanner eller døde ørreter.

Koordinatene for disse deteksjonene fra hunnfisk ga en oversikt over gyteplasser, da flere av disse merkene sannsynligvis er utgytte merker (**Figur 45**). Det er viktig å presisere at det bare var i Korsådalbekken hele anadrom strekning ble skannet. I Follobekken ble det funnet to utgytte merker ovenfor stri kulvert ved Vukuvegen og to utgytte merker nedenfor. De to merkene ovenfor kulvert stammet fra hunnfisk på 511 mm og 550 mm. De to merkene nedenfor stammet fra ørret på 356 mm og 383 mm.



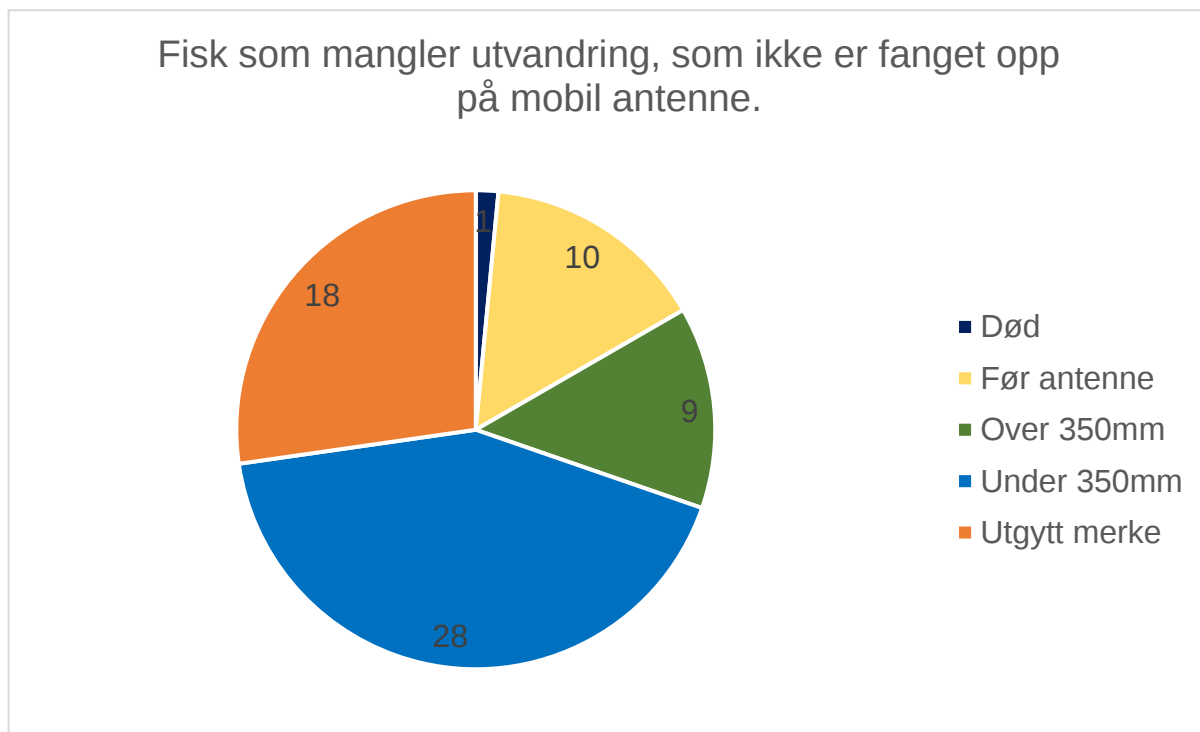
Figur 44: Sirkeldiagram som viser PIT-merker som stammer fra gytefisk. De blå feltene stammer fra hannfisk over eller under 350 mm.



Figur 1945: Kart over deteksjoner av PIT-merker tilhørende gytefisk gjort med bærbar antenne i de seks sidebekkene til Verdalselva desember 2022. Rosa, blå og svarte prikker stammer med stor sikkerhet fra gytefisk. Mange av de rosa merkene stammer sannsynligvis fra utgytte merker. I Follobekken overlapper de to nederste punktene. Det ene punktet her hørte til en stor hannørret på 530 mm (Kartverket, ortofoto i WGS 84).

Ørret som mangler utvandring

I alt 66 ørreter som manglet utvandring ble ikke registrert på den bærbare antennen (**Figur 46**). Av disse stammet 18 merker fra hunnfisk, 28 merker fra små hannfisk under 350 mm og 9 hannfisk over 350 mm. Noen ørreter kan også ha vandret ut før stasjonær antenne var operativ. En fisk ble også drept av mink.



Figur 46: Sirkeldiagram som viser ørret som manglet utvandring, som heller ikke ble plukket opp på den bærbare antennen.

3.9 Viktige observasjoner

Fiskedød i Broskitbekken og kloakklukt fra Rossvolbekken

23.09.2022 under oppsetting av ruse i Broskitbekken ble det observert døde fisker i Broskitbekken. 158 småfisk, hovedsakelig ørretparr, men også gjeldfisk og lakseparr ble funnet døde i den 350 meter nederste delen av bekken. Alt liv virket tilsynelatende til å være dødt like etter denne episoden. Det var også flere episoder der parfymert såpeskum som kom nedover bekken. I Rossvollbekken var det ved flere anledninger møkklukt fra vannet.

4 Diskusjon

4.1 Om fangsten

Fangsten av gytefisk ga stor overvekt av hannfisk. Det ble fanget 256 hannørreter og 85 hunnørreter. Bare 25 % av ørretene som ble fanget var hunnørret. Jonsson et al. (2001) fant ved å studere ørret fra 17 forskjellige vassdrag en andel hunnørret på 40 % etter stasjonær ørret var luket ut, noe det ikke ble gjort forsøk på i denne avhandlingen. Det ble som forventet fanget mest ørret i sourcebekkene, men også sinkbekken Korsådalsbekken fikk bra fangst.

Broskitbekken og Rossvollbekken skilte seg klart ut med at det ble veldig liten fangst sammenlignet med resten av bekkene. Dette skyldtes nok i stor grad at de er nettopp sinkbekker, men det kan også være andre forklaringer. Korsådalsbekken kan heller ikke kategoriseres som en ren sinkbekk, da den ofte har høyere tettheter enn grensen på 26 individer/100 m², som Nese et al. (2019) brukte for å kategorisere bekkene (**Kapittel V1**). Bjørkbekken hadde størst andel hunnørret med 36 % og Follobekken den laveste andelen hunnørret med 19 %. De store forskjellene i fangst kan ha forskjellige forklaringer. Fangbarheten til rusene kan selvsagt være en feilkilde, da rusene ble fulle og høy vannstand ga passeringsmuligheter. Dødelighet i sjøen virker som en sannsynlig forklaring på den store forskjellen i kjønns sammensetning. Høyere dødelighet hos hunnørret kan forklares av at de bruker andre områder i sjøen, oppholder seg lengre i sjøen før kjønnsmodning og at en større andel hunnørret smoltifiseres. Dette ble også støttet av første års sjøvekst (**Kapittel 4.3.2**) og størrelses og alders sammensetningen (**Kapittel 4.3.3**). Jonsson et al. (2001) fant ved å studere 17 forskjellige vassdrag i Norge at 3,7 % av hunnørreten var stasjonær og 49 % av hannørreten var stasjonær. Disse gytefiskfangstene skilte seg sannsynligvis fra gytefiskfangstene i denne studien, da de ble fanget i vassdragene ved hjelp av elfiske. De vil derfor mest sannsynlig ha fanget flere snikerhanner, som ofte er stasjonære i bekk eller elv. Studien skrev heller ikke hvordan de vurderte anadromi ut fra skjellene, noe som er en stor svakhet ved studien.

Hannørret som ikke vandrer til sjøen, unngår en stor flaskehals. Dersom den stasjonære delen av gytebestanden fanget under gyteperioden er stor vil det sannsynligvis være noe av grunnen til at de kan bli mer tallrike i gytefisksammensetningen. Grad av anadromi er noe som bør testes i senere studier ved hjelp av strontiumanalyser av skjell (Bagenal et al., 1973).

Under oppgangen ble det registrert forurensning i Broskitbekken og Rossvollbekken. I Broskitbekken resulterte dette i fiskedød 23.09.2022 samme dag som rusen ble oppsatt. Det skummet også tidvis parfymert skum nedover bekkene senere i gyteperioden. I Rossvollbekken luktet det møkk under den største oppgangen. I Broskitbekken ble det i tillegg observert fisk

som forsvant fra rusa natt til 04.10.2022, etter at ørret ble sett i rusa natten før. Dette er noe som kan skyldes mink eller oter. I Skjærdalsbekken ble det for eksempel observert halvspist ørret i rusa. Felles for Brokskitbekken og Rossvollbekken var at de hadde minst oppgang i perioden da resten av bekkene hadde høyest oppgang (**Figur 39**). Mye av grunnen til dette er sannsynligvis at de er sinkbekker, men forurensning kan også ha påvirket. Saunders og Sprague (1967) studerte hvordan forurensning fra kobber og sinkproduksjon påvirket gytevandringen til atlantisk laks i Canada. De oppholdt seg kortere i elven og dødeligheten økte. Det kan tenkes at forurensning kan forsinke gytingen eller føre til at gytefisk heller gyter andre steder, som i hovedelven eller andre sidebekker. Slik sett kan forurensning være en driver til å streife. Dårlig ruseoppsett, der fisken kunne unngått rusa kan også ha vært en mulighet. Uansett virket det som rusene fisket bra hele perioden, selv og mye fisk også passerte. Altså forurensning, mink, oter og ruseoppsett kan ha gjort fangstene av gytefisk fra Brokskitbekken og Rossvollbekken lave under fangstperioden, og spesielt under den største oppgangen.

4.2 Å streife eller å vende hjem?

Ved hjelp av PIT-merket ørret ble det påvist vandring mellom bekkene hos gytemodne individer. Spesielt hannfiskene var søkende og kunne finne på å besøke flere bekker i løpet av gyteperioden. 35 % av de returnerende ørretene streifet (**Figur 29**) og 13 % av fiskene merket i gyteperioden besøkte andre bekker (**Figur 30**). Bare tre av de returnerende ørretene som ble merket som ungfisk ble fanget i rusene. Det er med andre ord stor andel streifere blant de gytende ørretene fra Verdalsbekkene

I Mariager fjord i Danmark ble det observert at 37 % av de merkede returnerende ørretene streifet mellom fire elver som renner ut i fjorden (Källo et al., 2022). En stor forskjell mellom denne studien og studien fra Mariager fjord er at de fire bekkene i Mariager er adskilte av en fjord. Dette gjør det utfordrende for ørreten å besøke flere gytebekker. I denne studien kan ørreten enkelt flytte seg fra bekk til bekk, samt gyte i hovedelven. Dersom mange gyter i elven vil man kunne forvente en lavere andel gjenfangster, og dersom mange besøker flere bekker som de ikke gyter i vil andelen streifere bli overestimert. I hvert fall om gyting i annen bekk skal være ett kriterium for å bli kalt streifer.

Det er viktig å få frem feilkilder som kommer som følge av skanning med bærbar antenne. Denne vil fange opp merker fra døde fisker, noe som kan overestimere mengden hjemvandrere. Ungfisken kan også ha byttet bekk, slik at merkebekken ikke egentlig er samme bekk som den klekket, noe man har sett i tidligere studier fra området (Lund, 2020; Nese et al., 2019; Ustvett et al., 2021). Man vet da heller ikke om disse merkene kommer fra ungfisk som har byttet bekk

eller om de har kommet fra streifende gytefisk. Samtidig må det nevnes at det bare er studiebekkene som ble undersøkt for merket gytefisk. Andre bekker enn studiebekkene er sannsynligvis også en del av metapopulasjonen. Det er derfor vanskelig å vurdere om 35,1 % er en overestimering eller en underestimering av den streifende delen av bestanden. De 13,1 % av fiskene som ble merket og byttet bekk i gyteperioden er et underestimat av streiferne, da disse byttet bekk etter merking. Flere av disse har sannsynligvis besøkt andre bekker før de ble merket. De kan også ha besøkt bekker uten antennesystemer. Spesielt Stubbekken ligger midt i smørøyet, lokalisert mellom Korsådalbekken og Follobekken på nordsiden av Verdalselva. Bekken ligger like nedstrøms de tre sourcebekkene og nærmere sourcebekkene enn de tre sinkbekkene. I Hvilken grad dette er en sink- eller sourcebekk må eventuelt vurderes i senere studier, da det sommeren 2022 ble laget fisketrapp og kulvert med terskler, som åpnet til gode oppvekstområder som sannsynligvis er dårlige gyteområder grunnet finpartikler. Eklobekken ligger også sentralt til merkebekkene oppstrøms Follobekken på nordsiden av Verdalselva.

Av de 46 streifende ørretene med dokumentert kjønn ble det bare dokumentert én streifende hunn. Dette var en liten hunn på 260 mm merket i Follobekken. Denne fisken ble observert på den stasjonære antennen i Skjördalsbekken. Det virket altså tydelig at hannfisker merket i gyteperioden var mer søkende enn hunnfisken. Likevel dokumenterte dette at hunner tilhørende Verdalsbekkene også kan streife, og er slik sett sammen med streifende ungfisk sannsynligvis viktig for rekolonisering av bekker. Hannene er i stand til å gyte flere ganger på flere steder enn hunnene (Fleming et al., 1996). Samme dominante hann befrukter sannsynligvis en stor andel av hunnene (Serbezov et al., 2010). Hannene maksimerer derfor gytesuksess ved å befrukte så mange hunner som mulig. Å besøke flere bekker, kan derfor resultere i større gytesuksess. Hunnene konkurrerer om de beste gyteplassene (Fleming, 1996). De minst konkurransedyktige hunnene, som gjerne er de minste vil da kunne bli presset ut av gyteområdene. For hunnene kan det tenkes at dette er en mulig driver til streifing. En liten hunnfisk legger også mindre energi inn i hvert enkelt rognkorn enn en stor hunnfisk, noe som fører til at yngelen blir mindre (Ojanguren et al., 1996). Grunnen til dette er dårlig forstått og blir diskutert i (**Kapittel 4.3.1**). Mindre yngel blir også mindre konkurransedyktig i et system med stor intrakohortkonkurranse (Gregersen et al., 2006). Det kan derfor tenkes at lite konkurransedyktige hunner som gyter i sinkbekk kan få større gytesuksess enn dersom de hadde gytt i en sourcebekk. Denne studien dokumenterte bare en streifende hunnørret, og kan slik sett ikke gi noen støtte til hypoteser om streifende hunnørret.

Bekkene har forskjellig fremkommelighet. Bratte strekninger og strie kulverter er vandringshindre som ofte er utfordrende å forsere for ørreten. I Follobekken er det for eksempel en stri kulvert 500 meter opp i bekken der vannhastigheten har blitt målt til ca. 1,5 m/s. Kulverten som er drøyt åtte meter lang har også et høyt fall til kulpen under. Kulpen er til gjengjeld en dyp god satskulp (**Figur 47**). Blank et al. (2020) testet svømmehastigheten på regnbueørret (*Oncorhynchus mykiss*) og strupesnipeørret (*Oncorhynchus clarki lewisi*) fanget ved hjelp av elfiske i størrelse 15-30 cm i en 17 meter lang sjakt. De fant at ørretene kunne ha makshastigheter i korte perioder på henholdsvis 2.73 m/s og 3.55 m/s over et 0,6 meters segment. Gjennomsnittlig svømmehastighet igjennom sjakten var 0,84 m/s. Ørret i denne størrelsen ville derfor sannsynligvis hatt problemer med å forsere denne kulverten. Det kan tenkes at dette selekterer for større fisk, og at derfor bare store ørreter får gytt ovenfor kulverten. Ved skanning av Follobekken med bærbar antenne ble det funnet to utgytte PIT-merker nedenfor kulverten og to merker ovenfor kulverten (**Figur 45**). De to merkene nedenfor kulverten stammet fra hunnørret 356 mm og 383 mm, noe som var av de minste ørretene som ble merket i bekken (**Kapittel 3.1**). Den streifende hunnen på 260 mm ble også merket i Follobekken og forserte sannsynligvis heller ikke kulverten. Begge merkene oppstrøms kulverten stammet fra hunnørret over 500 mm. Dessverre ble kun deler av bekken skannet, noe som gjør at vi mest sannsynlig har gått glipp av flere utgytte merker. Man kan ved å skanne utgytte merker ovenfor kulverten si noe om størrelsessелеksjon tilknyttet kulverten. Dette er noe man kan studere videre ved å skanne hele bekken ovenfor kulvert for utgytte merker. Man kan også fange fisk ovenfor og nedenfor kulverten, for å dokumentere størrelsen på de som forserer kulverten.



Figur 47: Veileder Thrond Oddvar Haugen skanner etter merket gytefisk med bærbar antenne nedenfor stri kulvert under Vukuvegen. Dette er et hinder som kan selektere for stor fisk med høy svømmekapasitet.

Det kan tenkes at ørret som mislykkes med å forsere kulverten lettere streifer til andre bekker enn fisk som klarer å forsere kulverten, og at Follobekken slik sett burde bidra til mange streifende fisker. Uansett viser (**Figur 29 og 30**) at Follobekken i likhet med de andre bekkene bidrar med mange streifere. Follobekken skiller seg slik sett ikke ut.

4.3 Livshistorieforskjeller

Bekkene har forskjellig utforming og historie, men som man har sett på studie av ungfishen er det vandring mellom bekkene (Lund, 2020; Nese et al., 2019; Ustvett et al., 2021). Vandringer som ble dokumentert i denne studien bekrefter at bekkene er en del av en større metapopulasjon. Man skal derfor forvente flyt av gener mellom bekkene, som er noe som senere kan bli verifisert ved hjelp av DNA-analyser. Det ble funnet flere forskjeller i fangstene mellom bekkene. Av bekkene var det særlig Bjørkbekken som skilte seg ut fra resten. Den skilte seg særlig ut fra Korsådalbekken og Follobekken. Bjørkbekken er den minst menneskepåvirkede bekken når det kommer til anadrom strekning, med gode gyte og oppvekstområder i mesteparten av bekken (**Tabell 1**).

4.3.1 Eggvekt

Det ble i likhet med tidligere studier funnet at eggvekten økte med størrelsen på ørreten (Jonsson & Jonsson, 1999; Jørgensen, 2021). Grunnen til dette er dårlig forstått, men er noe man finner hos flere forskjellige fiskearter med forskjellig levevis. Man har for eksempel funnet den samme tendensen hos torsk (Vallin & Nissling, 2000) og gjedde (Murry et al., 2008). Congdon og Gibbons (1987) foreslo at dette kunne henge sammen med størrelsen på gattåpningen hos hunnfisken. Jonsson og Jonsson (1999) satte uansett dette i tvil, da det er funnet små ørreter som produserer større egg i forhold til kroppsstørrelsen enn større ørreter. Uansett har de her ikke målt hvordan rognstørrelse henger sammen med selve gattåpningen. Hypotesen til Congdon og Gibbons kan derfor ikke falsifiseres, men det virker tvilsomt at dette skal være den begrensende faktoren. Wootton (1990) foreslo at små hunnfisk måtte maksimere antallet egg for å kompensere for lavere fekunditet. Uansett virket dette ulogisk da det ikke virket til å være noen grunn til at større ørret skulle ofre fekunditet for eggstørrelse (Jonsson & Jonsson, 2011).

Den tredje forklaringen på eggstørrelsen kan ligge i oksygentilgangen i gytegrøpene. Større fisk graver som regel større og dypere gytegrøper, noe som kan påvirke oksygentilgangen i grupene. Det ble funnet at større egg overlever bedre ved lavere oksygenkonsentrasjoner (Einum et al., 2002). Oksygenforbruket økte relativt sakte med eggstørrelsen. Det ble også funnet at oksygenforbruket i grupene minket med eggstørrelsen. Dette kan også være en av forklaringene på at større hunnfisk kan ha flere egg i hver gytegrop enn mindre fisk (Hendry & Day, 2005). Større gytegrøper med flere egg vil også øke konkurransen mellom yngelen fra samme grop (Jonsson & Jonsson, 1999). Yngel med større plommesekk fra større egg vil derfor være mer fordelaktig for yngel fra større hunnfisker, og slik sett føre til netto større overlevelse enn dersom

eggene hadde vært små. Yngelen vil dermed få bedre mulighet til å spre seg utover, og kolonisere nye områder med mindre konkurranse innad i bekken, i hovedelven eller i andre bekker.

Einum og Fleming (2004) fant at variasjon i yngelstørrelse økte yngeloverlevelse, da de kunne okkupere forskjellige nisjer. Slik vil den ekstreme konkurransen etter klekking bli noe redusert. Det er altså heldig og har flere forskjellige størrelser av fisk for å maksimere overlevelsen av ørret. De fant også at større uforutsigbarhet ga større variasjon i eggstørrelse. Slike systemer kan slik gi flere nisjer. Dette kan også forklare at større ørret ofrer fekunditet for eggstørrelse, da de alt har okkupert nisjen for mindre egg tidligere i livet.

Det ble også funnet at Bjørkbekken hadde en 0,005 gram gjennomsnittlig forskjell på tørrvekt i forhold til Follobekken (**Figur 28**). Den største hunnfisken fra Bjørkbekken ble tatt ut av analysen, da dens relativt lave eggvekt ble vurdert til å kunne skyldes reproduktiv alderdom. Dette er godt dokumentert hos pattedyr, men lite studert når det kommer til fisk. Benoît et al. (2020) fant belegg for at sild kunne ha aldringseffekter som påvirket reproduksjonen. Det blir derfor vurdert at det sannsynligvis også kan påvirke andre arter som for eksempel ørret. De endret ikke den signifikante forskjellen, men gjorde den additive modellen til den beste modellen, istedenfor interaksjonsmodellen. Kandidatmodellen ble med andre ord lettere og fikk færre residualer.

Ørreten fanget i Bjørkbekken la altså gjennomsnittlig mer energi inn i hvert enkelt egg og ofret fekunditeten. Noe lignende ble funnet i Aursjøen, der det ble undersøkt om eggstørrelse var tetthetsavhengig (Gregersen et al., 2006). De fant at eggstørrelsen varierte innad i metapopulasjonen, der bekkene med høyest yngeltetthet hadde størst egg. Follobekken er mer leiret og har mer finpartikler enn Bjørkbekken. Gyte plassene er sannsynligvis mer spredt og antallet overlevende egg færre (**Tabell 1**), og det vil derfor være større ukoloniserte oppvekstområder yngelen kan spre seg til. Yngelkonkurranse virker derfor som en plausibel forklaring på de forskjellige gjennomsnittlige tørrvektsverdiene korrigert i forhold til lengde på ørretene fra Follobekken og Bjørkbekken. Siden variasjon i eggstørrelse er viktig for å maksimere yngeloverlevelsen ved å okkupere flere nisjer (Einum & Fleming, 2004), vil ideell eggstørrelsevariasjon sannsynligvis variere mellom bekkene avhengig av nisjene. Slik vil relativ forskjellig eggstørrelse kunne variere avhengig av bekkenes nisjeddifferensiering.

Follobekken er restaurert med en kulpetrapp opp til en stri kulvert med et høyt fall ned fra kulverten. Kulpetrappen ble etablert i 2013, forbedret i 2017 og forverret av flom i 2019. Liten

gytebestand kombinert med et selekterende vandringshinder i Follobekken (Vårhus, 2016), vil sannsynligvis ha gitt en liten gytebestand av ørret etter restaurering i 2013. Dette er faktorer man kan se på lengdefordelingen (**Figur 28**) og aldersfordelingen (**Figur 38**), der man ser at aldersklassen fra 2017 og 2018 er de vanligste. Spesielt toppen fra 2018 etter restaurering i 2017 skiller seg ut for hannfisk. Aldersfordelingen skiller seg i stor grad fra Skjördalsbekken og Bjørkbekken som har jevnere lengde- og aldersfordelinger. Gyteforholdene er også veldig forskjellige mellom Bjørkbekken og Follobekken. I Bjørkbekken består bunnen av mye gytegrus over hele bekken (**Tabell 1**). Follobekken er i større grad preget av leire og finpartikler. Større egg i Bjørkbekken vil gi ørreten bedre forutsetning til høyere konkurranse like etter klekking. Konkurransen mellom individene i Follobekken er sannsynligvis mindre like etter klekking, da det er store ukoloniserte områder utenfor gyteområdene de kan kolonisere. Flere små egg vil derfor maksimere antallet yngel som overlever.

Skjördalsbekken og Korsådalsbekken hadde mer gjennomsnittlige tørrvekter, og var ikke signifikant forskjellige fra noen av bekkene, selv om de så ut til å i større grad skille seg fra Bjørkbekken. Dersom det er tetthetsavhengige faktorer som i stor grad styrer forskjell i eggstørrelse mellom bekkene skulle man forvente at også Skjördalsbekken skulle skille seg ut fra Follobekken med tanke på gyteforhold. Fiskedød i Skjördalsbekken (Ree, 2020), er noe som kan ha påvirket konkurranseforholdet mellom de gjenlevende fiskene for enkelte årsklasser. Fra Brokskitbekken og Korsådalsbekken ble det bare noen unøyaktige tørrvektsestimater basert på diameterestimat estimert ved hjelp av ultralyd (**Figur 21**). Uansett er disse estimatene nyttige, da de hadde illustrert om estimatene skilte seg grovt fra resten, noe de ikke gjorde. Til tross for dette bør man forsøke å fremskaffe data fra disse bekkene i fremtiden, for å kunne si noe om relativ tørrvekt i disse bekkene. Fra slike sinkbekker forventes streifende hunner å være en stor del av gytebestanden. Slik sett bør det ikke forventes noen avvik fra sourcebekkene med tanke på eggstørrelse. Det ble uansett bare dokumentert en streifende hunn blant de merkede gytefiskene.

Forklaringen på forskjellig relativ eggstørrelse kan for eksempel ligge i epigenetikk, der forhold opplevd tidlig i livsfasen (tøff yngelkonkurranse) kan medføre en kompenserende respons senere i livet (relativt større rognkorn). En mulig hypotese kan derfor være at yngel som opplever høy konkurranse produserer egg som er relativt større som moden hunnfisk. Altså konkurranse kan føre til en fenotypisk respons på eggstørrelsen hos ørret. Stemmer en slik hypotese kan det tenkes at årsklasser som har opplevd lav konkurranse vil ha relativt lave tørrvekter. Forurensning er ett eksempel på faktorer som kan gi lav yngelkonkurranse for enkelte

årsklasser. Uansett fant Jonsson et al. (1996) en fenotypisk respons som viste at lav yngelvekst ga mindre egg som kjønnsmodne. Dersom forskjell i vekst her skyldes konkurranse, vil dette svekke den første hypotesen. Uansett er det flere abiotiske faktorer som for eksempel temperatur som kan påvirke vekst hos ørret. Hypotesen kan derfor ikke forkastes. En annen hypotese for en slik forskjell kan være at yngel fra hunnørret med relativt større egg har større sannsynlighet for å overleve. I og med at slike trekk kan være arvelige vil den overlevende parren også produsere relativt store egg som gytemoden. Smoker et al. (2000) fant for eksempel lav arvbarhet når det kom til arvbarhet av eggstørrelse hos pukkellaks.

Det kan også tenkes at antall gytegrøper per hunn vil påvirke eggstørrelse. Spesielt dersom det er oksygentilgangen som styrer eggstørrelsen. En hunnørret som har relativt høy fekunditet og små egg kan derfor med fordel lage flere små gytegrøper, dersom oksygentilgang og yngelkonkurranse like etter klekking er viktige faktorer. Er det lav gytefisktetthet i for eksempel en sinkbekk kan det tenkes at å gyte flere steder vil øke yngeloverlevelsen, da noen gytegrøper kan fungere bedre enn andre.

4.3.2 Førsteårsvekst, smoltifiseringsalder og første års sjøvekst

Det ble ikke funnet noen signifikant forskjell i førsteårsvekst mellom kjønn og bekk. Likevel var det en tendens til at hannene hadde bedre vekst etter første år. Det var også en tendens til at det var en bekkeeffekt, der Skjördalsbekken og Rossvollbekken skilte seg litt ut ved at fisk fra disse bekkene i gjennomsnitt hadde lavere førsteårsvekst.

Forskjellene i førsteårsveksten kan være en tilpasning for å kunne smoltifiseres tidligere. Dette kan forklare at hannene i gjennomsnitt gjennomgikk smoltifisering tidligere enn hunnene (**Figur 35 og Vedlegg 4**). Flere av vekstomslagene som ble tolket som smoltifisering trenger ikke nødvendigvis å skyldes smoltifisering. Det kan for eksempel skyldes endring av habitat, som utvandring fra bekk til hovedelven. I **Figur 48** ser man en liten hunn fra Korsådalsbekken som hadde vekstomslag etter andre år. Den hadde også nesten hvite egg, noe som ville vært utypisk for en liten sjørørret. En mulighet kan derfor være at den ikke har smoltifisert, og er en stasjonær ørret.



Figur 4820: 862970 fra Korsådalbekken var 260mm. Den hadde vekstomslag etter andre vinter, og ble gytemoden samme sesong. Den hadde nesten hvite egg med gjennomsnittlig tørrvekt på 0,0166g, noe som er de laveste gjennomsnittet som ble målt.

Tendensen til høyere førsteårsvekst og relativt lav smoltifiseringsalder hos hannfiskene kan tyde på at hannene investerer mer ressurser og tar høyere risiko for å smoltifiseres tidligere, og følgelig kunne bli kjønnsmodne tidligere. Det er en større risiko å smoltifisere tidlig og ved mindre størrelser, da saltvannstoleransen er dårligere (Johnsson & Clarke, 1988) og de er mer utsatt for predasjon (Lyse et al., 1998). Hunnene har derimot mer å tjene på å bli store, da de slik kan produsere flere og større rognkorn, som igjen sannsynligvis vil føre til flere og mer konkurransedyktige avkom og høyere reproduksjonssuksess hos hunnene.

Hunnenes vekstorienterte strategi ser man også igjen når det kommer til første års tilvekst i sjøen (**Figur 37**). Denne tilveksten økte i stor grad med økt smoltifiseringsstørrelse hos hunnene. Denne sammenhengen så man kun i en liten grad hos hannene. Det er verdt å nevne at det ikke ble sett noen signifikant forskjell i sjøvekst mellom kjønnene ved de aller minste smoltifiseringsstørrelsene, noe som kan forklares av at de minste smoltene har dårligst saltvannstoleranse (Johnsson & Clarke, 1988). Dette reduserte sannsynligvis migrasjonspotensialet til disse ved at de i større grad kan ha blitt begrenset til brakkvannsområder. Det ble heller ikke funnet noen forskjell i sjøvekst mellom bekkene, noe som indikerer at ørret bruker sjøen likt mellom bekkene. Forskjellen i sjøvekst mellom kjønnene kan tyde på at hunnørret og hannørret bruker områdene i sjøen forskjellig. Dette kan verifiseres ved hjelp av akustisk telemetri, som blir drevet i Verdalsøra for å kartlegge ørretens bruk av

deltaområdet (Davidsen et al., 2023). Hovedgrunnen til denne sammenhengen er sannsynligvis at hunnrøreten i gjennomsnitt oppsøker områder med større mattilgang (Jonsson, 1989).

Dersom dette også innebærer større risiko kan dette også være med å forklare overvekten av hannene i fangstene, samt forskjellen i gjennomsnittlig størrelse og alder mellom kjønnene. En annen mulig forklaring på denne sammenhengen kan være en forskjell i anadromi mellom kjønnene. Jonsson et al. (2001) studerte gytende ørret i 17 forskjellige vassdrag i Norge ved hjelp av elfiske, og kom frem til at i gjennomsnitt 3.7 % av hunnrøreten var stasjonær og 49 % av hannfisker var stasjonær. De har da sannsynligvis fanget flere snikerhanner, som ofte er stasjonære i elver og bekker, slik at de i mindre grad ville blitt fanget i rusene som ble brukt i denne studien. Sjøveksten er som regel bedre enn ferskvannsvæksten. Vekstomslag fra ferskvann vil derfor kunne forklare noe av den lavere sjøveksten hos hannfisker.

Smoltifiseringsalderen ble forklart av førsteårsvekst, kjønn og bekk. Førsteårsveksten påvirket sannsynligvis smoltifiseringsalderen til ørreten ved at de raskere nådde minimumsstørrelsen for smoltifisering (Nordgarden et al., 2007).

Ørret fanget i Bjørkbekken hadde signifikant høyere smoltifiseringsalder enn ørret fanget i Korsådalbekken med gjennomsnittlig smoltifiseringsalder på 2.5 år mot 2.1 år, noe som er tidligere enn det man skulle forvente i forhold til breddegrad. Siden Verdal ligger på 63.8 ° skulle man forvente en gjennomsnittlig smoltifiseringsalder på over tre år (Jonsson & L'Abée-Lund, 1993). Dette er noe som kan ha blitt påvirket av klimaendringer, da varmere klima vil føre til raskere vekst som igjen fører til tidligere smoltifisering (Jonsson & Jonsson, 2009). Follobekken skilte seg også ut fra Bjørkbekken, men ikke signifikant. I 2018 fant Nese at 0+ fra Korsådalbekken hadde større gjennomsnittslengde enn ørret fra source-bekkene (Nese et al., 2019). Follobekken hadde i gjennomsnitt større fisk enn resten av sourcebekkene i august. Lengdene så ut til å jevne seg ut til oktober. Dette er resultater som ikke ble gjenspeilet fra de tilbakeberegnete lengdene for førsteårsvekst. Uansett gjelder Nese sine resultater bare 2018-kohorten.

Tørkesommeren 2018 var uvanlig varm, og bekkene fikk lav vannføring. Richenberg (2019) argumenterte for at dette kunne ført til at >0+ vandret ut i elven. Grunnet lavere interkohortkonkurranse ble det argumentert for at 0+ 2018 var en sterk årsklasse. Andelen >0+minket lengre opp i bekken (Richenberg, 2019).

En høyere temperatur i kombinasjon med lavere konkurranse vil slik ha ført til bedre vekst (Bærum et al., 2013). Dette vil kunne bidratt til bedre vekst i 2018. Ørret fra bekkene med sterk

årsklasse fra 2018 vil slik sett kunne smoltifisert tidligere. Uansett er dette noe man da også burde sett på førsteårsveksten. Rasktvoksende parr smoltifiseres typisk ved en lavere alder og ved mindre størrelse (Ricker, 1938; Økland et al., 1993). Bekkeeffekten kan slik sett være ett resultat av forskjellig smoltifiseringsstørrelse, noe det ikke ble testet for.

Konkurranse er en annen faktor som kan påvirke vekst og slik sett også påvirke smoltifiseringsalder. I Bjørkbekken vil det være stor inter- og intrakohortkonkurranse noe som også ble diskutert under eggvektene i **kapittel 4.3.1**, der det ble diskutert at høy konkurranse kunne være en driver for høye tørrvekter av egg i Bjørkbekken. Den samme forklaringen vil også kunne være med å forklare senere smoltifiseringsalder, da høyere konkurranse vil føre til senere vekst (Bærum et al., 2013).

Smoltifisering og kjønnsmodning er til en viss grad konkurrerende prosesser, da kjønnsmodning sannsynligvis stopper muligheten for smoltifisering (Fängstam et al., 1993; Hansen et al., 1992). Vekstomslag til snikere og andre stasjonære fisker vil kunne påvirke den beregnede smoltifiseringsalderen. Det kunne derfor vært interessant å undersøke hvor stor andel av gytebestanden som er anadrom. Dette kan gjøres ved å se på strontiumnivået i skjell eller rognkorn (Bagenal et al., 1973).

Beliggenheten og vegetasjonen til bekkene påvirker lystilgangen, oppvarmingen og slik sett primærproduksjonen til bekkene. Brokkitbekken og Korsådalsbekken ligger mest vendt sør-vest og bør derfor bli mest oppvarmet av solen og bør ha mest primærproduksjon. Dette kan igjen gi bedre mattilgang som kan føre til bedre vekst hos ørret. Bjørkbekken ligger mest nord-øst og bør derfor bli minst oppvarmet av solen. Spesielt når solen ligger lavt vil dette kunne påvirke bekkene. Dette er også noe man ser igjen fra vanntemperaturene i bekkene fra 2021 og 2022 (**Figur 38 og Vedlegg 7**). Tidlig på våren fra slutten av april til midten av juni ser man at temperaturen i Bjørkbekken øker senest. Temperaturvariasjoner vil styre årlige variasjoner i smoltifiseringstidspunkt og lokale forskjeller i smoltifiseringstidspunkt. Det kan også påvirke vekstsesongen da veksten øker med økende temperatur til ca. 14 °C (Jonsson et al., 2001). Bjørkbekken får i tillegg mye vann fra Bjørkvannet. Isløsningen i Bjørkvannet vil da sannsynligvis også være viktig for temperaturøkning i bekken.

Ut ifra dette skulle man forvente lavere sjøvekst i Bjørkbekken, noe som det ikke ble funnet støtte for. En mulighet kan kanskje være at en lengre vekstsesong i sjøen hos de andre bekkene fører til raskere kjønnsmodning, slik at flere blir kjønnsmodne samme år som smoltifiseringen. Resursene trenger slik sett ikke nødvendigvis å bli brukt til vekst. Høyere sjøalder før

kjønnsmodning bør derfor heller forventes i Bjørkbekken. Ørret som ble kjønnsmodne samme år som smoltifisering ble ikke analysert i denne studien, men kunne belyst dette.

4.3.3 Størrelsesfordeling og aldersfordeling

Ørret som ble fanget i Bjørkbekken var jevnt over større og eldre enn i resten av bekkene (**Figur 24 og 35**). Den eldste hannfisk ble estimert til elleve år og de eldste hunnfiskene ble estimert til å være 10 år, som ikke er så langt fra det man skulle forvente ved 63.8 ° nord (Jonsson et al., 1991). Dette er estimerer som har store feilkilder, da fangbarheten til fisk av forskjellige størrelser og kjønn i bekkene kan ha vært forskjellig. Det er også uvisst i hvilken grad ørreten i vassdraget benytter hovedelven til gyting. Andelen lesbare skjell vil sannsynligvis bli dårligere ved eldre ørreter grunnet slitasje og erstatningsskjell. Gytesubstrat vil også kunne slite på skjellene, spesielt dersom substratet har stor andel skarpe steiner. Det er derfor sannsynligvis forskjell i lesbarhet mellom aldersklasser og bekker, noe det ikke ble testet for. Aldersdata for total alder må derfor sees sammen med lengdefordelingen (**Figur 24**), da lengde til en viss grad vil henge sammen med alder. Uansett er der sannsynligvis flere grunner til at det her er forskjeller.

Restaurering kan være en viktig grunn til denne skjevfordelingen, spesielt når det kommer til Korsådalsbekken og Follobekken. I Korsådalsbekken ble det lagt inn kulvert med terskler under Vukuvegen i 2017, noe som kan ha økt konnektiviteten og bedret tilgang til gode gyteområder på oversiden av Vukuvegen (**Figur 46**). Uansett er det her mangelfulle før-data. Likevel kan tiltak som kulvert med terskler kunne ha gitt en stor økning av sjøørretproduksjon siden 2017. Toppen av aldersfordelingen på fire år i Korsådalsbekken kan være en mulig positiv effekt av den nye kulverten (**Figur 35**). Disse var altså 0+ i 2018 etter restaurering. På lengdefordelingen ser man at fiolinplottene nærmest er formet som vinflasker, der det er få hanner lengre enn 350mm og få hunner lengre enn 500mm. Det kan altså tenkes at «flaskehalsene» på fiolinplottet stammer fra årsklassene før 2018.

Det samme kan være en plausibel forklaring når det kommer til Follobekken som ble restaurert i 2013, slik at anadrom strekning økte fra drøye 500 meter til 2850 meter (Hol, 2018).

Restaureringen ble forbedret i 2017 og forverret av flom i 2019. Det ble funnet flest hanner på fire år, og flest hunner på 5 år fra Follobekken (**Figur 35**). Fra fiolinplottene (**Figur 24**) ser man spesielt på hannfisk at plottet er bølgete, der de fleste hannene ligger under 350mm. Dette er sannsynligvis fiskene som var 0+ i 2018. Man ser ikke det samme på hunnene. Dersom man ser på hvordan modningen foregår i forhold til breddegrad vil man forvente at en sjøørret fra Verdalselva i snitt vil bli gytemoden etter ca. 2,4 år på sjøen da Verdalselva ligger på 63,8°

(L'Abée-Lund et al., 1989). Det må nevnes at dette er ett gammelt studie og at varmere klima vil kunne forventes å føre til tidligere modning. Det ble for eksempel funnet flere ørreter som hadde blitt kjønnsmodne samme år som de smoltifiserte (**Figur 50**). Ved å se på vekstomslag og tilbakeberegnete lengder ble det funnet at hannørret i Verdalselva i gjennomsnitt smoltifisertes tidligere enn hunnene. Hannene har også en tendens til å i gjennomsnitt bli gytemodne etter kortere tid på sjøen i forhold til hunnene (Downs et al., 1997). Dette vil si at førstegangsgyting for hunnfisk som 4 år vil kunne sies å være relativt tidlig og forklarer slik sett den sterke årsklassen av hanner fra 2018 etter restaurering i 2017. Det kan også forklare den skjeve kjønnsfordelingen av gytefisk i Follobekken fra 2018. Dette indikerer i så fall at det vil komme en sterk årsklasse med hunner fra 2018 som vil gyte høsten 2023.



Figur 4921: 863281 ble vurdert til å ha smoltifisert samme år som den ble kjønnsmoden. De røde rognkornene indikerer at den har spist mye krepsdyr, noe som er typisk sjørret på denne størrelsen. Denne ørreten ble fanget i Skjødalsbekken.

Fra 2013-2017 fungerte restaureringen litt halvveis. Fra elfisket i 2015 ble det ikke funnet >0+ i Follobekken (Vårhus, 2016). Noe som selvsagt kan ha flere forklaringer. Kulverten kan ha fungert i 2014 og ikke i 2013, noe som kan ha gjort gode gytehabitat utilgjengelige. Forurensing er en annen forklaring som kan forklare mangel på eldre ungfish. Uansett var fortsatt kulvert og fisketrapp vanskelig å forsere, noe som kan ha resultert i at kulverten kan ha selektert på størrelse, slik at mindre fisk ikke har fått gytt ovenfor kulverten (Vårhus, 2016). Yngeltettheten henger i liten grad sammen med tettheten på gytefisk, da yngelen fra en hunn kan bidra med yngel til store arealer (L'Abée-Lund & Hindar, 1990). Restaurering er ett tiltak som fører til en

ekstrem endring i gytefisktettheten i bekken, da bekkearealene gjerne mangedobles. Ozerov et al. (2015) fant ved hjelp av mikrosatellittanalyser at tettheten av gytefisk til en viss grad henger sammen med yngeltettheten. Det kan derfor tenkes at ekstremt lave gytefisktettheter vil kunne påvirke yngelproduksjonen til bekken drastisk. Dette kan ha vært tilfellet i Follobekken. De vanskelige forholdene ved kulverten kombinert med en liten gytebestand som følge av dårlige gyteforhold nedenfor kulverten må ha ført til få og kun store individer i stand til å forsere kulverten. Områdene over kulverten kan derfor ha vært tilgjengelig til en veldig liten del av gytebestanden. Yngelproduksjon ovenfor kulverten må derfor tidvis ha vært svært begrenset. Forbedringen av kulverten i 2017 vil ha forbedret gytefisktettheten for 2017 og 2018. Gytefisk som stammer fra 2018- og 2019 årgangen vil derfor sannsynligvis bli viktige for å opprettholde høy gytefisktetthet og yngeltetthet i Follobekken i fremtiden.

I Skjördalsbekken har det flere ganger blitt dokumentert fiskedød (Ree, 2020). Dette er noe som kan ha påvirket forskjellige årsklasser og dermed alders og størrelsesfordelingen på fisken i bekken. Dette kan være noe av grunnen til forskjellen i alder og størrelsesfordeling mellom Bjørkbekken og Skjördalsbekken.

Bjørkbekken hadde i gjennomsnitt den eldste smoltifiseringsalderen dersom man ser bort fra Rossvollbekken som har ett lite datagrunnlag (**Figur 31**). En følge av dette vil da nødvendigvis være at de også blir kjønnsmodne senere, og slik sett vil aldersfordelingen kunne forskyve seg. Senere temperaturøkning på våren i Bjørkbekken vil kunne føre til senere smoltifisering. Dette vil igjen føre til en kortere vekstsesong i sjøen første året sammenlignet med resten av bekkene. Selv om det ikke ble funnet noen bekkeeffekt når det kom til første års sjøvekst, kan det tenkes at ørreten heller benytter den lengre vekstperioden til kjønnsmodning (**Figur 31 og 34**).

4.4 Oppgangen og gytetid

Ørret gyter generelt med synkende temperatur mellom september og desember (Jonsson & Jonsson, 2011). I denne studien ble det funnet at vannstand og temperatur påvirket oppgangen. I merkebekkene 2022 ble den største oppgangen observert i starten av oktober. Analysene foreslo at det var en interaksjon mellom økning i vannstand og temperatur som sammen positivt påvirket igangsettingen av gyteoppgangen i bekkene, selv om styrken av denne effekten varierte. Fangbarhet i de forskjellige rusene er her en mulig feilkilde. I Skjördalsbekken ble det for eksempel rapportert at fiskene nærmest sto i kø bak rusa. Dersom det var forskjell på hvordan hanner og hunner vandret opp natt til 04.10.2022 kan dette også ha påvirket

kjønns sammensetningen i stor grad. Ett mulig scenario kan være at hannene fylte opp rusa før hunnfisken fikk mulighet til å gå i rusa. Hunnfisken kan derfor ha blitt tvunget til å passere rusa. Størrelsen på rusa kan slik sett ha vært en begrensende faktor på antallet fisk fanget og kjønns sammensetningen. I Follobekken var det for eksempel ikke like mange store individer som i Skjördalsbekken og Bjørkbekken. Rusa hadde følgelig plass til flere fisk. Uansett fulgte rusa i Korsådalsbekken noe av den samme tendensen som Skjördalsbekken. Denne rusa ble vurdert til å fungere godt gjennom hele fangstperioden grunnet kvistvasen over rusen som fungerte som en løvfanger. Det virker slik sett mest rimelig å sammenligne Follobekken, Bjørkbekken og Korsådalsbekken. Rossvollbekken og Broskitbekken ble tatt ut av analysen, da disse bekkene ikke fulgte de samme tendensene som resten av bekkene. Det ble vurdert at forurensning og predasjon i bekkene kan ha vært noe av grunnen til dette.

Korsådalsbekken er den korteste av studiebekkene. Den er også lett å vandre opp, der utløpsområdene til hovedelven nok er det største hinderet. Uansett virket ikke dette til å være noe problem for gytefisken. Follobekken ble vurdert til å ha den mest utfordrende vandringsruten da den hadde en stri kulvert ved Vukuvegen (**Figur 24 og Tabell 1**). Ørret fra Follobekken er derfor sannsynligvis mer avhengig av vannstanden for å komme seg opp til gyteområdene. Uansett virket det noe usannsynlig at fisken fra Follobekken skulle ha en sterkere tilpasning til å gå opp med vannstand og temperatur, da bekken ble restaurert relativt nylig. Det er selvsagt mulig at en slik tilpasning kan ha overlevd i perioden med kort anadrom strekning, eller at den utvikler seg i løpet av kort tid.

Hannene vandrer typisk til gyteplassene før hunnene (Fleming, 1996). Hunnene kan gyte i flere forskjellige groper som typisk er mellom 0.5 og 1 meter fra hverandre (Jonsson & Fleming, 1993). De gyter fra en til flere ganger i forskjellige groper. Uansett er det ikke utenkelig at det også her finnes forskjellige tilpasninger. Det er slik sett ikke utenkelig at samme hunnfisk kan gyte i flere forskjellige bekker eller med stor avstand i samme bekk, noe som kan påvirke oppholdstiden til hunnene. Det ble for eksempel dokumentert en hunnfisk som byttet bekk i denne studien. Under konkurransen om de gode gyteplassene (Fleming, 1996), kan det tenkes at flere hunner ikke er helt utgytt. Disse må da fullføre gytingen en annen plass, noe som vil si at det i noen tilfeller bør være stor avstand mellom gytegroper fra samme hunnfisk. DNA-analyser av egg fra gytegroper er et eksempel på noe som kan gi svar på dette.

I denne studien ble det funnet at hannørret i gjennomsnitt oppholdt seg 2.8 ganger lengre i bekken enn hunnørret (**Figur 43**). Hannene har typisk en lengre gyteperiode enn hunnene, der de gjerne befrukter eggene til flere hunnørreter (Klemetsen et al., 2003). Hanner av laks kan for

eksempel gyte over 100 ganger med forskjellig hunner i samme gyteperiode (Fleming, 1996). Serbezov et al. (2010) fant ved hjelp av DNA-analyser av ørret-ungel at 8.3 % av hannene var fedrene til 84.5% av yngelen i Bellbekken i Sørøst-Norge i 2002. Det virker derfor naturlig at de oppholder seg lengre i bekken og oppsøker flere gyteplasser i samme bekk eller i andre bekker. Dette skyldes sannsynligvis at hannørret har mulighet til å bedekke hunner gjennom hele gyteperioden, mens hunnene er ferdige når de er tomme for egg.

Det ble også funnet at ørret fra Bjørkbekken og Brokskitbekken hadde kortere gjennomsnittlig oppholdstid enn i resten av bekkene. I Brokskitbekken kan det tenkes at få hunner gjorde bekken lite attraktiv for hannørret. Det ble tross alt ikke fanget mer enn én hunnørret i denne bekken i slutten av fangstperioden. Forurensning kan være en av grunnene til at Brokskitbekken kan ha vært mindre attraktiv for gytefisk. I Bjørkbekken kan oppholdstiden ha flere forklaringer. Bekken hadde for eksempel de største hannene som ble fanget sammen med Skjördalsbekken (**Figur 28**). Bjørkbekken hadde også de største hunnene. Uansett ble det ikke funnen noen signifikant effekt av størrelse og oppholdstid i bekk. Med tanke på at hunnene foretrekker store dominante hanner (Labonne et al., 2009), vil dette kanskje kunne tenkes å forklare oppholdstiden. Tanken bak denne hypotesen er at hunnene venter lengre med å gyte dersom de ikke blir vartet opp av en tilfredsstillende hann. En god tilgang på store hanner vil slik kunne gi kortere oppholdstid i bekken under gyting. Det er heller ikke til å sette under en stol at ørret i Bjørkbekken ble stående for lenge i keep-nett under den største oppgangen. Det var også veldig store kraftfulle ørreter i rusa. Dette kan ha slitt ut fisken før de gytte, noe som kan ha påvirket oppholdstiden.

Ett usikkerhetsmoment av betydning for oppholdstiden i bekkene er muligheten for at fisken overvintrer i bekken. Flere av disse ble plukket opp av den bærbare antennen (**Figur 45**). Uansett var det sannsynligvis mange som ikke hadde blitt plukket opp dersom de overvintret i bekkene. Grunnen til dette kan ha noe med hvor i bekkene de i så fall overvintrer. Dersom de overvintrer i dype kulper, vil de fleste sannsynligvis være ute av rekkevidden til den mobile antennen. Flere kan også ha utvandret etter de stasjonære antennene gikk tom for strøm.

4.5 Utgytte PIT-merker

Det kan være flere grunner til at det ble detektert merker fra gytefisk med bærbar skanner. Flere av merkene kan selvsagt stamme fra fisk som av forskjellige grunner kan ha dødd. Uansett var det en stor overvekt av merker som stammet fra hunnfisk (**Figur 45**). Merkene skannet med den mobile antennen som stammet fra hannørret, stammet fra hannørret under 240 mm med ett unntak. Grunnet overvekten av merker som stammet fra hunnørret virket det sannsynlig at

hunnfisken har gytt ut merkene. Når det kom til hannfisken har spesielt små hanner under 350 mm mindre plassbehov enn større fisk. Slik kan flere av bekkene være godt egnet til overvintring. Det virker også rimelig å anta at de overvintrende fiskene gjerne velger å overvintre dypere steder, der de har bedre plass. Dette kan være noe av grunnen til at det er overvekt av hanner som ikke har fått registrert noen utvandring heller ikke ble registrert på den mobile antennen (**Figur 46**). Rekkevidden til denne er tross alt begrenset. Kartet over gytemerker fra den bærbare antennen (**Figur 45**) viser alle merkene som kan stamme fra gytefisk. De rosa feltene stammer sannsynligvis fra utgytte merker.

Disse merkene er sannsynligvis gravd ned i gytegroper. Dersom de av en eller annen grunn har blitt tatt av strømmen vil de ligge nedenfor gytegroperne. Disse merkene kan slik sett gi en ide om hvor viktige gyteområder for ørreten befinner seg. Dessverre ble bare Korsåalsbekken skannet hele veien. At PIT-merkene ble gytt ut i en så stor grad var noe uforventet. Uansett ble flere merker skannet og koordinatfestet. Slik ser man at restaureringen i Korsåalsbekken bedret tilgangen til populære gyteområder nedenfor boligfeltet. Faktisk ble ingen utgytte merker observert nedenfor kulverten. Det ble også skannet to utgytte merker ca. 1.5 km ovenfor kulverten under Vukuvegen. Det er altså tydelig at noen ørreter kommer seg forbi denne. Dessverre ble bare to relativt små strekninger over kulverten skannet. Her har vi nok gått glipp av flere merker.

Tettheten og fordelinga av gyteplassene kan si noe om interkohortkonkurransen. Få gyteplasser vil gi stor interkohortkonkurranse helt i starten, men de vil ha mange steder i bekken de kan kolonisere. Dersom gyteplassene er fordelt utover hele bekken bør interkohortkonkurransen være stor hele tiden, da det ikke er nye områder i bekken yngelen kan kolonisere. Disse vil da kanskje bli tvunget til å vandre ut i elven eller til andre bekker. Koordinat av gyteplasser kan slik sett være interessant for å kunne forklare noe av source-sink dynamikken til bekkene.

5 Konklusjon

5.1 Problemstilling 1. og 2.

Funnene i denne studien viser at en stor andel av gytefisken streifer. Å vurdere om 35 % streifing er et realistisk estimat er vanskelig, men man kan med stor sikkerhet si at andelen streifere i systemet er over 13 %. Av de streifende ørretene ble det dokumentert en streifende hunnørret og 45 streifende hannørreter. Hannørreten var altså mer søkende, og kunne besøke opp til flere bekker under gyteperioden. Den streifende hunnørreten viser at streifende hunnørret kan være viktig for rekolonisering av bekker, selv om bekken i verste fall skulle mangle en

gytebestand av ørret. De utgytte PIT-merkene fra Follobekken og Korsådalsbekken viser at gytefiskene i stor grad utnytter tilgjengeliggjorte gyteområder etter restaurering (**Figur 46**). I Brokskitbekken ble det ikke funnet noen slik sammenheng, da det bare ble merket en hunnfisk, der PIT-merket ikke ble funnet med bærbar antenne. Forurensning er en alvorlig feilkilde her som kan ha forstyrret oppgangen.

5.2 Problemstilling 3.

Det ble også funnet livshistorieforskjeller mellom gytefiskene fra de forskjellige bekkene, der særlig Bjørkbekken skilte seg ut. Eggvektene økte med fiskelengden, og ørret fra Bjørkbekken hadde i gjennomsnitt relativt tyngre egg enn resten av bekkene og hadde egg som i gjennomsnitt 0.005 gram tyngre i Bjørkbekken enn i Follobekken (**Figur 28**). Dette ble vurdert til å kunne være ett resultat av intraspesifikk konkurranse og kanskje særlig intrakohortkonkurranse. Bekkenes utforming vil også gi flere nisjer, noe som også kan påvirke hvilken eggvekter som favoriseres.

Det ble ikke funnet noen signifikante forskjeller når det kom til førsteårsvekst, selv om det var en liten trend til kjønnsforskjell, der hannene i gjennomsnitt vokste litt bedre første år.

Skjærdalsbekken og Rossvollbekken hadde litt dårligere førsteårsvekst. Kjønnsforskjellen kan være en tilpasning til tidligere kjønnsmodning hos hannene. Det ble funnet at smoltifiseringsalder korrelerte med førsteårsvekst, kjønn og bekk. Førsteårsveksten påvirket smoltifiseringsalderen ved at ørreten raskere når kritisk størrelse for smoltifisering.

Kjønnseffekten på 0.2 år kan forklares av at tidligere kjønnsmodning hos hannene er verdt risikoen ved å smoltifiseres tidligere. Bekkeeffekten er derimot vanskeligere å forklare når det kommer til smoltifiseringsalderen. Sterk 2018 klasse kombinert med forbedret konnektivitet kan ha økt veksthastigheten grunnet lavere konkurranse og høyere temperatur i 2018. Dette kan ha påvirket smoltifiseringsstørrelsen og følgelig smoltifiseringsalderen i Korsådalsbekken. Følgelig kan flere ørreter ha smoltifisert som 1+.

Gytefiskene fra Bjørkbekken var også lengre og eldre enn i resten av bekkene. Dette skyldes nok i stor grad restaurering i Follobekken og Korsådalsbekken. I Skjærdalsbekken kan forurensning ha gjort noen årsklasser svakere. Ørret fra Bjørkbekken var i gjennomsnitt 1,9 år eldre og 108 mm lengre enn ørret fra Korsådalsbekken, og var slik sett den største kontrasten om man ser bort fra Rossvollbekken som hadde veldig få gytefisk. Relativt høy smoltifiseringsalder kan også vært med på å påvirke totalalderen dersom sjøalder er uavhengig av smoltifiseringsalder.

Det var flere forskjeller når det kom til hunnørret og hannørret. Hunnene tendenserte til å ha dårligere førsteårsvekst. De smoltifisertes i gjennomsnitt 0.2 år eldre enn hannørreten. Hunnene hadde også bedre sjøvekst, eller høyere vekstrate i sjøen sammenlignet med hannene, og forskjellen økte ved større smoltifiseringsstørrelse. Det er verdt å nevne at det ikke var noen forskjell mellom kjønnene ved de minste størrelsene, noe som kan forklares av dårlig saltvannstoleranse grunnet størrelsen. De gytende hunnørretene var også i gjennomsnitt eldre og lengre enn hannene, noe som kan være en tilpasning til å kunne ha høyere fekunditet og større egg.

5.3 Problemstilling 4.

Igangsettingen av gyteoppgangen ble forklart av en interaksjon mellom økning i vannstand og temperatur. Disse påvirket positivt igangsettingen av gyteoppgangen i bekkene.

Korsådalbekken skilte seg fra Bjørkbekken og Follobekken. Spesielt mellom Follobekken og Korsådalbekken er fremkomligheten forskjellig. Det kan derfor hende at Ørret fra Follobekken er mer avhengig av oppvandring på rett vannstand. Her er selvfølgelig fangbarheten i rusene store feilkilder. Hannene oppholdt seg i gjennomsnitt 2,8 ganger lengre i bekkene enn hunnene, noe som mest sannsynlig kan forklares av hannenes potensiale til å gyte flere ganger gjennom hele gyteperioden.

5.4 Konsekvenser for forvaltningen

Gytefiskens bruk av sidebekkene til Verdalselva viser at konnektiviteten til vassdraget er viktig. Spesielt hannene bruker bekkene flittig under gyteperioden og besøker gjerne flere bekker. Man ser at gytefisken tar i bruk nye områder, noe som er grunnen til at man stort sett ser momentan effekt av å fjerne vandringshinder i bekker med gode gyteforhold. I bekker med vandringshinder som selekterer for visse størrelser vil sannsynligvis gytebestanden ovenfor vandringshinderet bli ekstremt lav. Uansett trengs få gytefisk for å holde en bekk med yngel (L'Abée-Lund & Hindar, 1990). Likevel kan dette sannsynligvis påvirke ungfisktetthetene de første årene etter restaureringen da endringen i gytefisktettheten etter restaurering kan være veldig stor.

Forurensning er sannsynligvis ett undervurdert problem, da man må være i bekken i kort tid etter forurensningen har funnet sted for at det skal være dokumenterbart. Under gyteperioden ble det dokumentert forurensning av Brokskitbekken og Rossvollbekken, som begge hadde lite gytefisk. Forurensningen kan ha gjort disse bekkene til mindre attraktive gytebekker, og slik sett hindret gytingen noe her. Forurensning vil også kunne påvirke ungfiskbestanden i sinkbekkene ved at de ikke vandrer opp, eller at de vandrer opp og dør som følge av forurensningen. I hovedelven

vil forurensningen bli tynnet ut, og sannsynlig vis ikke være dødelig avhengig av alvorlighetsgraden. I Broskitbekken var fisken død fra forurensningskilden helt ned til utløpet, og det ble ikke funnet liv i den 350 meter døde strekningen. Det kan derfor ikke utelukkes at dette kan ha drept flere laks og ørret i hovedelven, før forurensningen ble tilstrekkelig tynnet ut.

5.5 Videre anbefalinger til prosjektet og forbedring av metoden

- De stasjonære antennene er helt avgjørende for å få realistiske tall på ørretens bevegelser i metapopulasjonen. Mangel på nedvandrende ørret ga en mistanke om sen nedvandring og overvintring i bekkene. Å få de stasjonære antennene til å være operative så lenge som mulig bør derfor prioriteres. De bør i hvert fall være aktive fra før isløsningen til bekkene blir islagte igjen på vinteren. Denne tiden kan forlenges av batteribytte i det dagene blir kortere.
- En helhetlig mesohabitatanalyse av merkebekkene bør også vurderes, slik at man har noe håndfast å forholde seg til når det for eksempel kommer til gyteområder. Denne bør også inneholde en vurdering av oppvandringsmulighet for ungfisk til senere metapopulasjonsstudier av disse.
- Flere av gytefiskene hadde veldig lyse rognkorn eller vage vekstomslog, som kan bety at de var stasjonære. Det vil derfor være interessant å se på strontiumprøver av skjell og/eller rogn fra gytefisken for å få noen tall på hvor stor andel av gytefisken som er stasjonær. Dette kan ha vært en faktor som kan være med å forklare flere av resultatene fra denne studien.
- Stubbekken og Eklobekken er bekker som ligger nært merkebekkene. Disse bekkene bør skannes med mobil antenne med jevne mellomrom for å dokumentere merket ørrets bevegelser her. Midlertidige antenner bør også periodevis settes opp i utløpet til disse bekkene.
- Rusefangstene som ble utført har også stort forbedringspotensial, selv om de fisket bra. Rusene i sourcebekkene bør være større for å få plass til flere ørreter. Gytefisken er stor og kraftfull. Større ruser vil derfor gi fisken større plass og føre til større fiskevelferd. Det vil også gi større fangbarhet da rusene ikke like lett blir fulle. Det bør også vurderes om man skal sette to ruser i noen av bekkene for å øke fangstsannsynligheten til ørreten. Løvfanger med fiskepassasje bør lages av for eksempel hønsenetting på oversiden av rusene. Nok arbeidskraft under oppgangen må prioriteres og planlegges. Dette gjelder spesielt i det den store oppgangen skjer. Ideelt burde man prøve å få til to lag under den største oppgangen slik at man slipper at ørreten må vente i keep-nett. I Follobekken bør man vurdere å fangste på

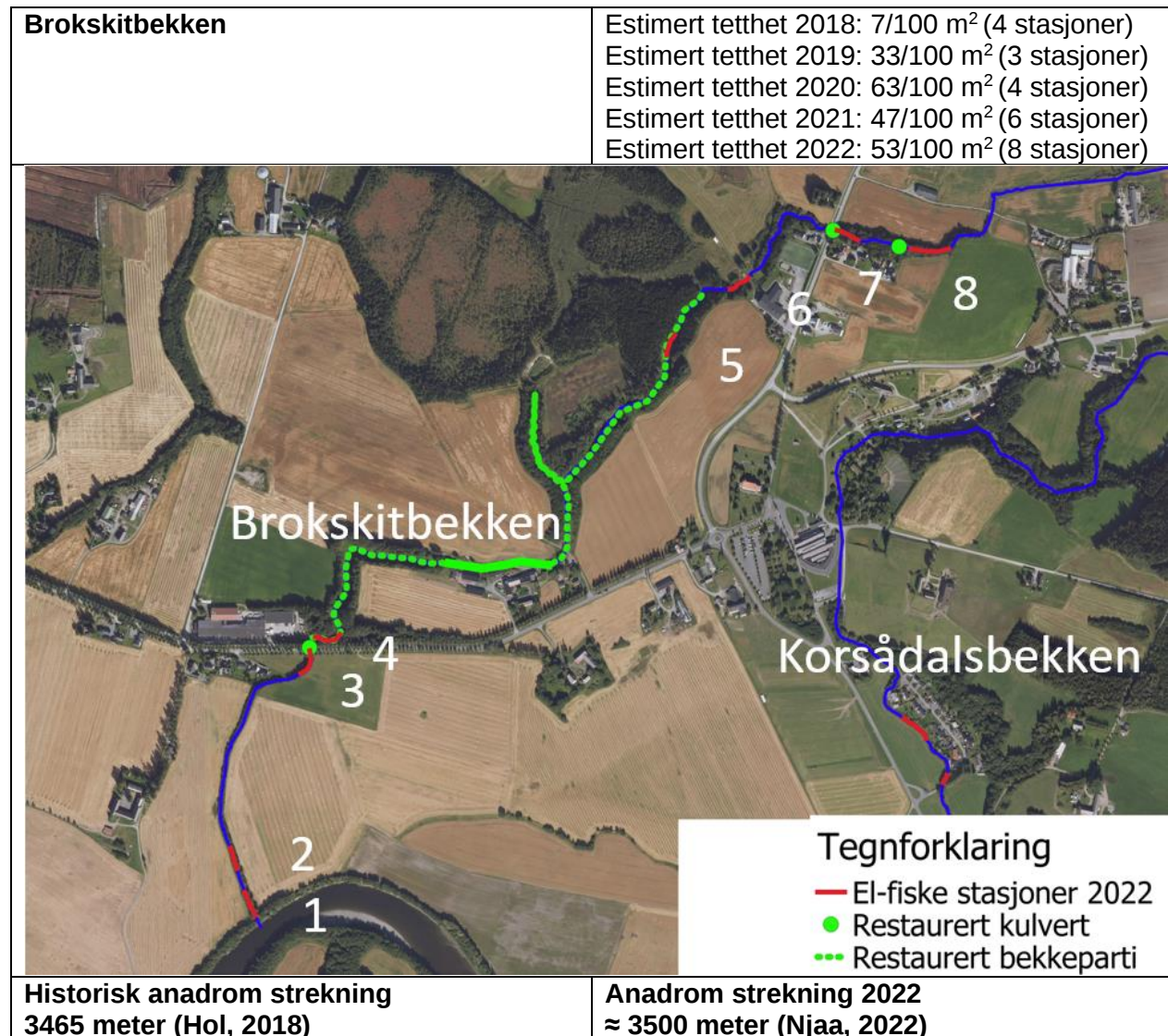
oversiden av kulverten, i stedet for i utløpet, slik at det ikke er fare for å ødelegge ørretens mulighet til å passere kulverten på rett vannstand. Bedøvelse og rusefangst vil utsette ørretens mulighet til å passere. Uansett viste utgytte PIT-merker at mye av ørreten tross behandlingen klarte å passere. Baksiden med merking på oversiden av kulverten er at man går glipp av ørret som gyter nedenfor, eller streifere som kanskje snur ved kulverten.

- Flere hunnrørreter gytte sannsynligvis ut PIT-merkene (**Figur 46**). De bør derfor også PIT-merkes med ett lite merke som ikke gytes ut. Størrelsesforskjellen til merkene gjør slik at merkene ikke overstyrer hverandre. Å merke hunnene med ett lite PIT-merke i ryggfileten bør gjøre slik at man kan fortsette å følge den dersom den gyter ut merket.
- Forurensning fra Rossvollbekken forsterker sannsynligvis sinkstatusen til denne bekken. En elfiskestasjon høyere opp i bekken vil sannsynligvis være mindre utsatt for forurensning, da fisk her ikke vil bli påvirket av forurensning nedstrøms. Like nedenfor Jamtlandsvegen er det for eksempel fin kantskog på vestsiden av bekken. Dette er ett lett tilgjengelig område med kort avstand fra bilveg som bør være godt egnet som en elfiskestasjon.
- Ett studie av pre-smolten bør også gjennomføres der pre-smolt kan bli merket og behandlet i det de vander ut av bekkene, lignende det som ble gjort av Källo et al. (2022). Dette kan bekrefte smoltifiseringsdata funnet i denne studien, samtidig som man kan få ett godt tall på sjøoverlevelsen til ørreten.
- Sidebekken til Skjördalsbekken, Skruddubekken bør elfiskes på oversiden av broen for å dokumentere anadrom strekning her dersom dette ikke er gjort. Det er fine habitater på oversiden av denne broen. Dersom gytefisken ikke kommer frem her, kan det å kunstig forlenge anadrom strekning med ca. 250 meter her være ett mulig fremtidig avbøtende tiltak. I hvilken grad det å endre ett slik økosystem fra sin naturlige tilstand bør prioriteres kan selvsagt diskuteres.
- PIT-telemetri i Trondheimsfjorden er også interessant, for å dokumentere hvordan fjorden blir brukt av sjørørreten i de ulike bekkene og mellom grupper (f eks kjønn) (Davidsen et al., 2023). Blir områdene utenfor fjorden brukt?

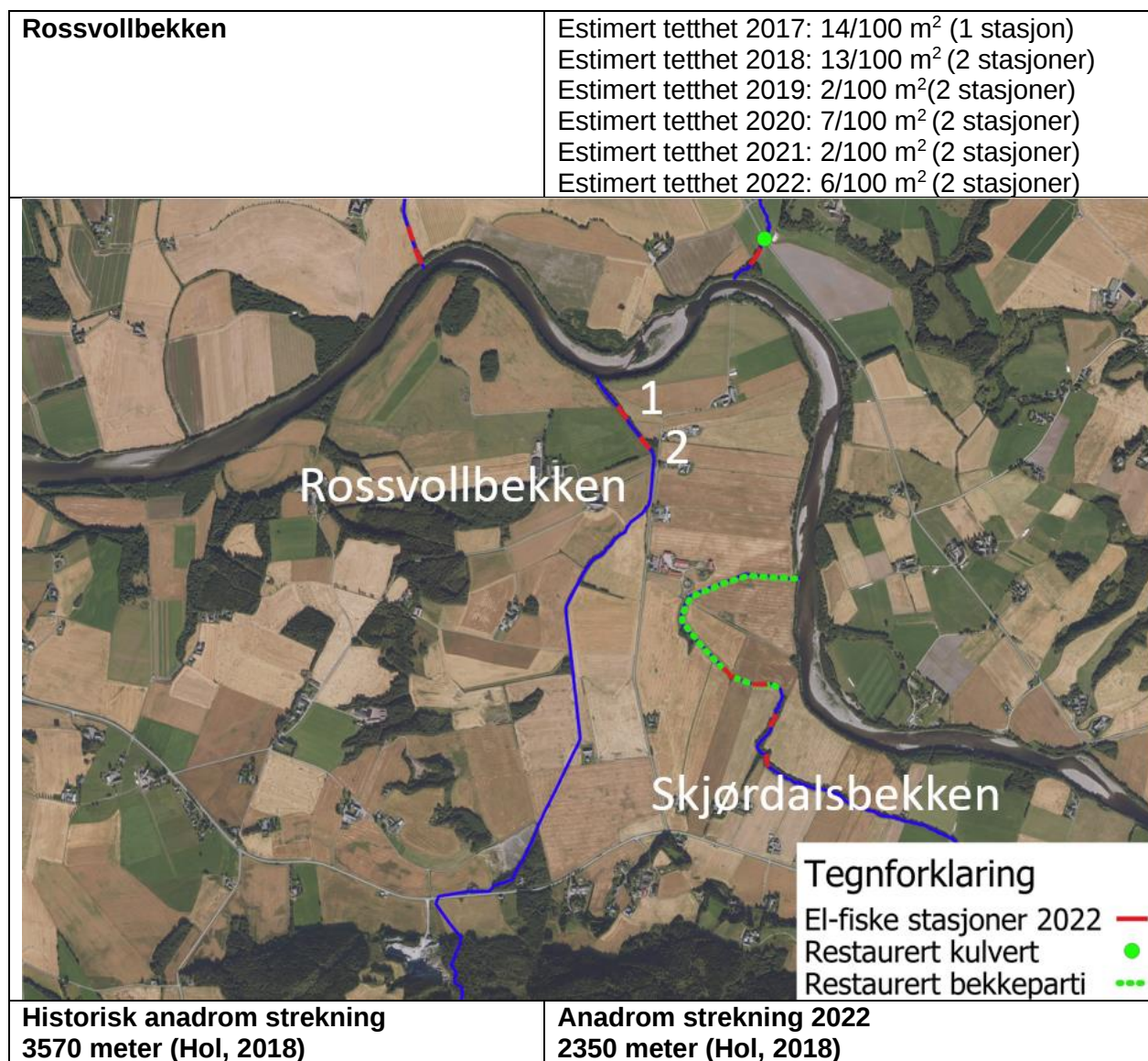
Vedlegg

V1 Bekkeoversikt

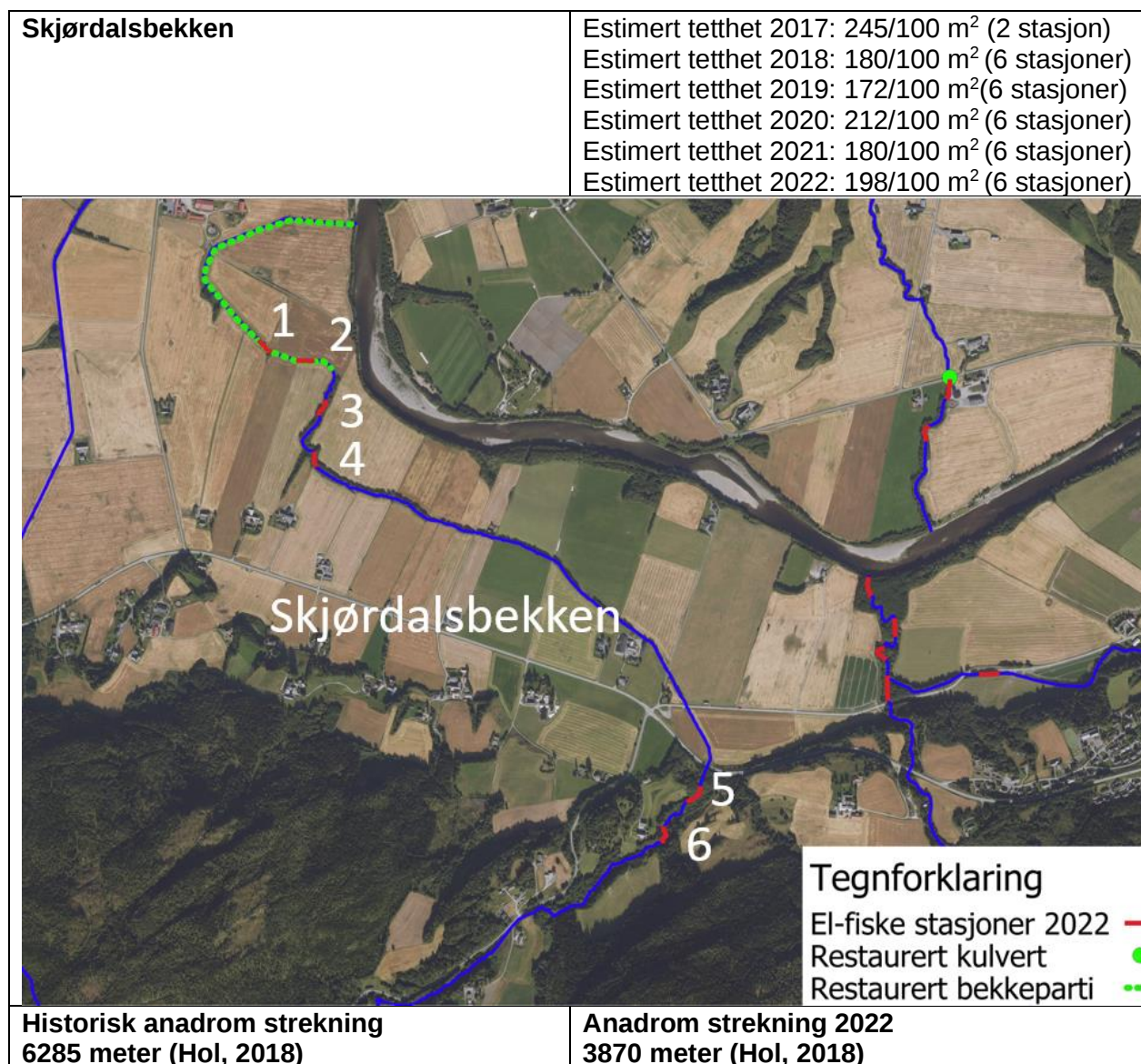
Bekkeoversikten er en oversikt over elfiskestasjoner, restaurering, ungfisktettheter mellom forskjellige år og historisk anadrom strekning mot nåværende anadrom strekning.

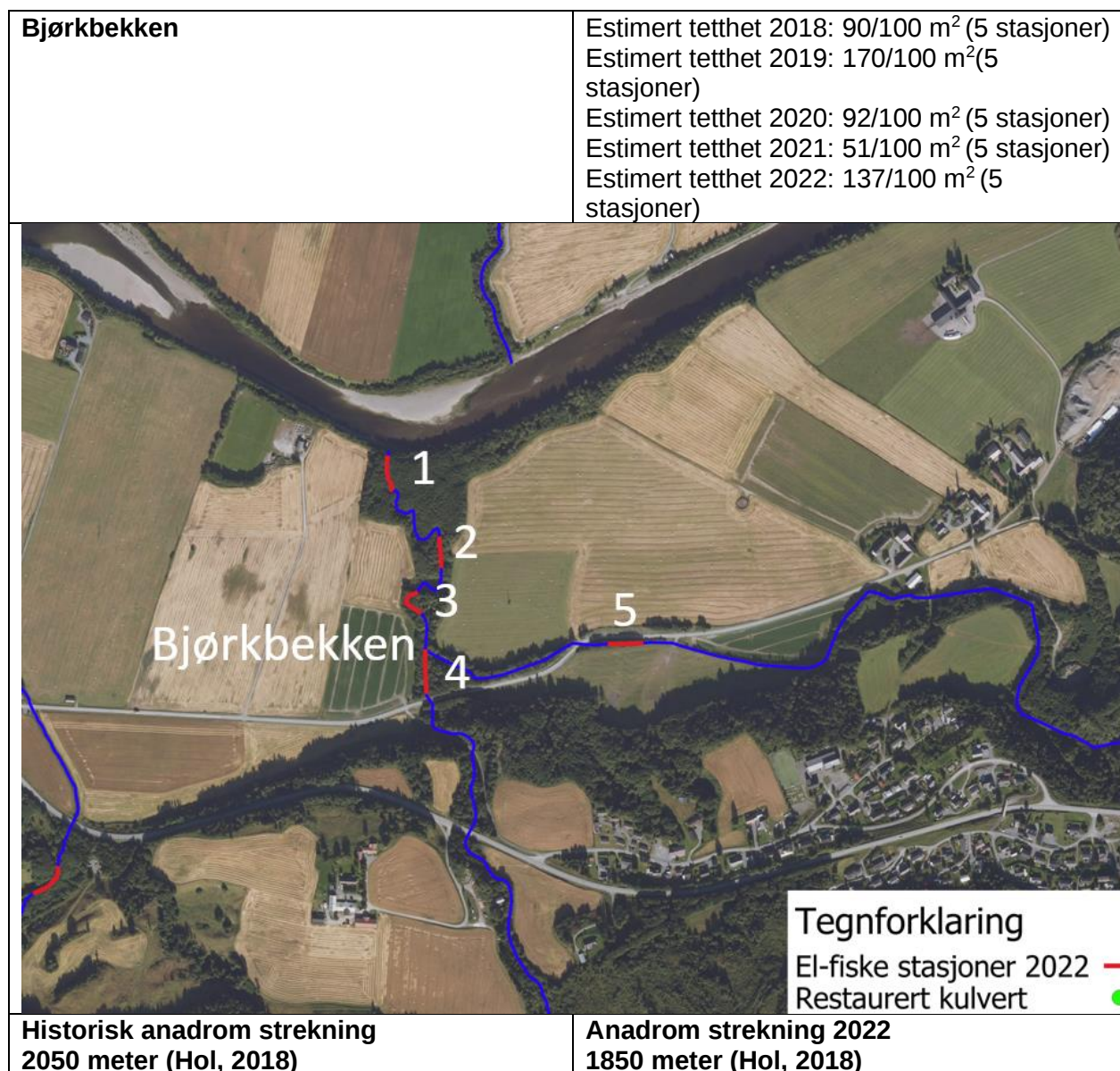


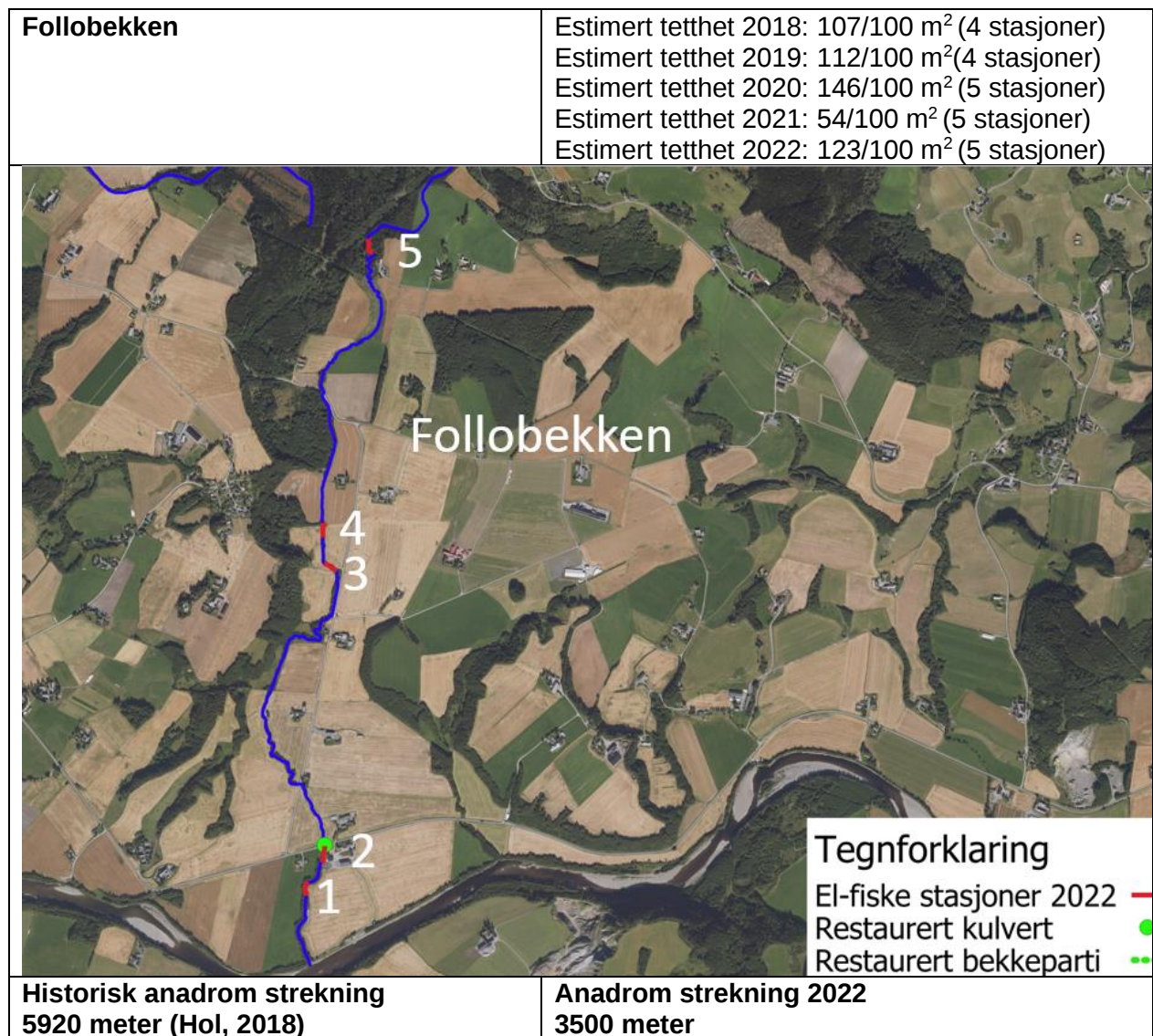
B



Korsådalsbekken	Estimert tetthet 2017: 26/100 m ² (2 stasjoner) Estimert tetthet 2018: 34/100 m ² (3 stasjoner) Estimert tetthet 2019: 113/100 m ² (3 stasjoner) Estimert tetthet 2020: 41/100 m ² (3 stasjoner) Estimert tetthet 2021: 35/100 m ² (3 stasjoner) Estimert tetthet 2022: 330/100 m ² (3 stasjoner) (overestimert)
 Korsådalsbekken Tegnforklaring — El-fiske stasjoner 2022 ● Restaurert kulvert	
Historisk anadrom strekning 4495 meter (Hol, 2018)	Anadrom strekning 2022 750 meter (Hol, 2018)







V2 Lengdefordeling

Vedlegg 2.1: AICc-tabell over modellene som ble utprøvd.

Modnames	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
Gender+Bekk	8	4588.69	0	0.98	0.98	-2286.14
Gender*Bekk	13	4596.87	8.18	0.02	1	-2284.92
Bekk	3	4611.24	22.55	0	1	-2302.58
Gender	7	4642.76	54.07	0	1	-2314.23

Vedlegg 2.2: Post-Hoc test.

contrast	estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Bjørkbekken - Brokskitbekken	55.1	30.7	362	1.795	0.4701
Bjørkbekken - Follobekken	58.88	19.3	362	3.055	0.0289
Bjørkbekken - Korsådalbekken	108.19	22.5	362	4.811	<.0001
Bjørkbekken - Rossvollbekken	148.51	34.7	362	4.277	0.0003
Bjørkbekken - Skjördalsbekken	41.69	19.4	362	2.146	0.2663
Brokskitbekken - Follobekken	3.78	28.6	362	0.132	1
Brokskitbekken - Korsådalbekken	53.09	31	362	1.71	0.526
Brokskitbekken - Rossvollbekken	93.42	40.5	362	2.305	0.1948
Brokskitbekken - Skjördalsbekken	-13.41	28.8	362	-0.466	0.9972
Follobekken - Korsådalbekken	49.31	19.9	362	2.478	0.1333
Follobekken - Rossvollbekken	89.63	32.9	362	2.721	0.0736
Follobekken - Skjördalsbekken	-17.19	16.2	362	-1.06	0.8968
Korsådalbekken - Rossvollbekken	40.33	35.1	362	1.15	0.8599
Korsådalbekken - Skjördalsbekken	-66.5	20.1	362	-3.314	0.0129
Rossvollbekken - Skjördalsbekken	-106.82	33.1	362	-3.228	0.017

V3 Tørrvekt rogn

Vedlegg 3.1: AICc-tabell for tørrvekt av rogn.

Uten Bro og Ros	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
log Tørrvekt~log Lengde+Bekk	6	-69.7	0	0.9	0.9	41.85
log Tørrvekt~log Lengde	3	-64.28	5.42	0.06	0.96	35.41
log Tørrvekt~log Lengde*Bekk	9	-63.26	6.43	0.04	1	42.94

Vedlegg 3.2: Post hoc uten Brokskitbekken og Rossvollbekken

group1	group2	df	stati~1	p	p.adj
Bjørkbekken	Follobekken	44	3.63	7.38E-04	0.004430
Bjørkbekken	Korsådalbek~	44	2.44	1.89E-02	0.113000
Bjørkbekken	Skjördalsbek~	44	2.24	3.05E-02	0.183000
Follobekken	Korsådalbek~	44	-0.971	3.37E-01	1.000000

Follobekken	Skjördalsbekk~	44	-1.2	2.36E-01	1.000000
Korsådsbekken	Skjördalsbekk~	44	-0.253	8.02E-01	1.000000

V4 Smoltifiseringsalder og vekstkurver

Vedlegg 4.1: AICc-tabell smoltifiseringsalder.

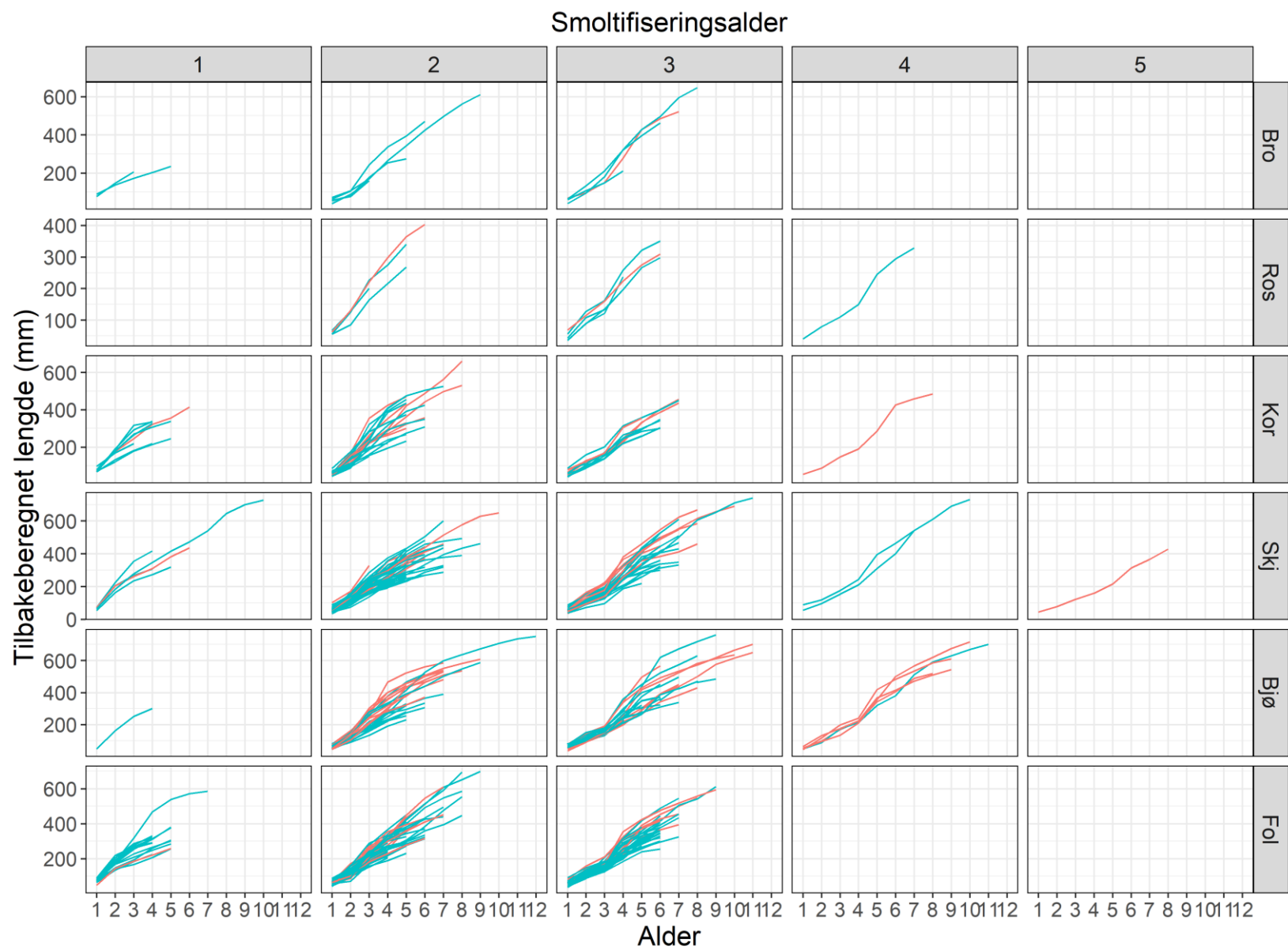
	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
Gender+Bekk*L1	14	607.74	0	0.29	0.29	-289.1
L1+Gender+Bekk	9	607.79	0.05	0.28	0.56	-294.57
L1+Gender	4	609.38	1.64	0.13	0.69	-300.62
Bekk+Gender*L1	10	609.93	2.19	0.1	0.78	-294.57
L1+Bekk	8	610.11	2.37	0.09	0.87	-296.8
Bekk*L1	13	611.1	3.35	0.05	0.93	-291.88
Gender*L1	5	611.45	3.71	0.04	0.97	-300.62
L1	3	612.86	5.12	0.02	0.99	-303.39

Vedlegg 4.2: Post-Hoc smoltifiseringsalder

contrast	estimate	SE	df	t.ratio	p.value
Bjørkbekken - Brokskitbekken	0.31217	0.226	280	1.384	0.7366
Bjørkbekken - Follobekken	0.30545	0.123	280	2.478	0.1341
Bjørkbekken - Korsådsbekken	0.4229	0.144	280	2.93	0.0422
Bjørkbekken - Rossvollbekken	-0.19465	0.242	280	-0.805	0.9664
Bjørkbekken - Skjördalsbekken	0.18484	0.126	280	1.465	0.6868
Brokskitbekken - Follobekken	-0.00672	0.214	280	-0.031	1
Brokskitbekken - Korsådsbekken	0.11073	0.229	280	0.484	0.9967
Brokskitbekken - Rossvollbekken	-0.50682	0.299	280	-1.698	0.5346
Brokskitbekken - Skjördalsbekken	-0.12733	0.217	280	-0.588	0.9918
Follobekken - Korsådsbekken	0.11745	0.13	280	0.906	0.9447
Follobekken - Rossvollbekken	-0.5001	0.232	280	-2.156	0.2618
Follobekken - Skjördalsbekken	-0.12061	0.107	280	-1.124	0.8711
Korsådsbekken - Rossvollbekken	-0.61755	0.245	280	-2.52	0.1218
Korsådsbekken - Skjördalsbekken	-0.23806	0.133	280	-1.795	0.4708
Rossvollbekken - Skjördalsbekken	0.37949	0.234	280	1.621	0.5853

Tilbakeberegnet vekst

Vekstkurvene illustrerer at ørreten får ett tydelig vekstomslag etter smoltifisering. Dette vises som en knekk på de tilbakeberegnete vekstkurvene (**Vedlegg 4.3**).



Vedlegg 4.3: Vekstkurver til hver enkelt individ fordelt på bekk og alder ved smoltifisering. Røde kurver er hunnfisk og blå kurver er hannfisk.

V5 Sjøvekst

Vedlegg 5: AICc-tabell første års sjøvekst

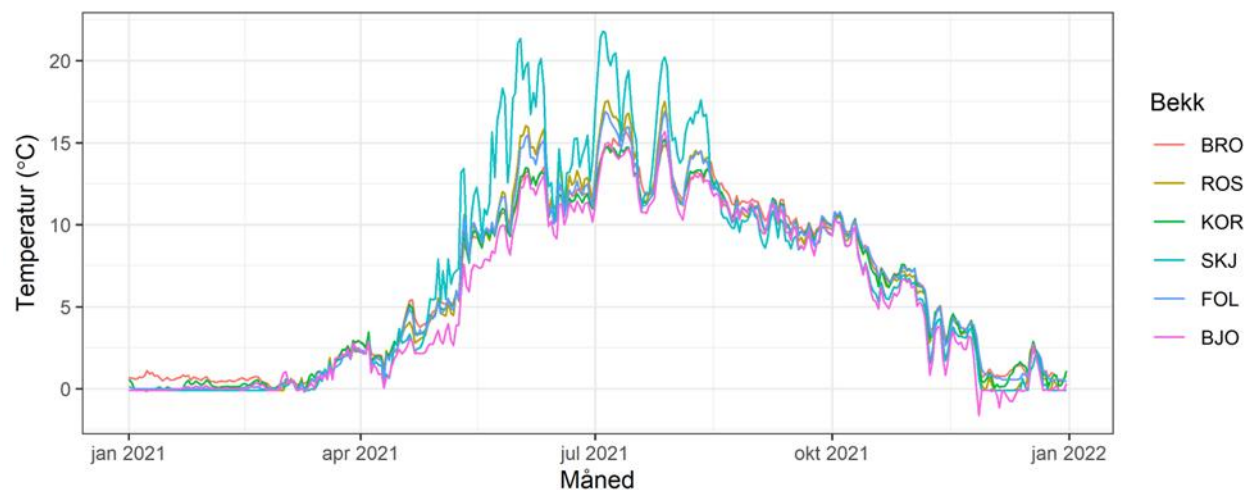
AICc	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
SV1~Gender*smoltLengde	5	2755.67	0	0.73	0.73	-1372.73
SV1~Gender+smoltLengde	4	2758.27	2.6	0.2	0.93	-1375.07
SV1~Gender	3	2760.96	5.28	0.05	0.98	-1377.44
SV1~Bekk+Gender*smoltLengde	10	2763.4	7.72	0.02	0.99	-1371.3

V6 Totalalder

Vedlegg 6: AICc tabell: Totalalder

	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
Alder~bekk+gender	16	1148.07	0	0.96	0.9600	-557.96
Alder~bekk*gender	21	1154.32	6.24	0.04	1.0000	-556.02
Alder~gender	11	1169.35	21.28	0.00E+00	1.0000	-573.64
Alder~bekk	15	1177	28.93	0.00E+00	1.0000	-573.43

V7 Temperatur 2021



Vedlegg 7: Vantemperatur 2021

V8 Oppvandring sannsynlighet

Vedlegg 8: AICc-tabell for oppvandring til bekkene.

	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
Antall~temp*vannstand*bekk+kjønn	17	626.53	0	0.98	0.98	-294.11
Antall~temp*vannstand*kjønn*bekk	32	634.45	7.92	0.02	1	-276.91
Antall~temp*vannstand*kjønn+bekk	11	637.96	11.43	0	1	-307.09
Antall~temp*vannstand+kjønn+bekk	8	652.3	25.77	0	1	-317.67

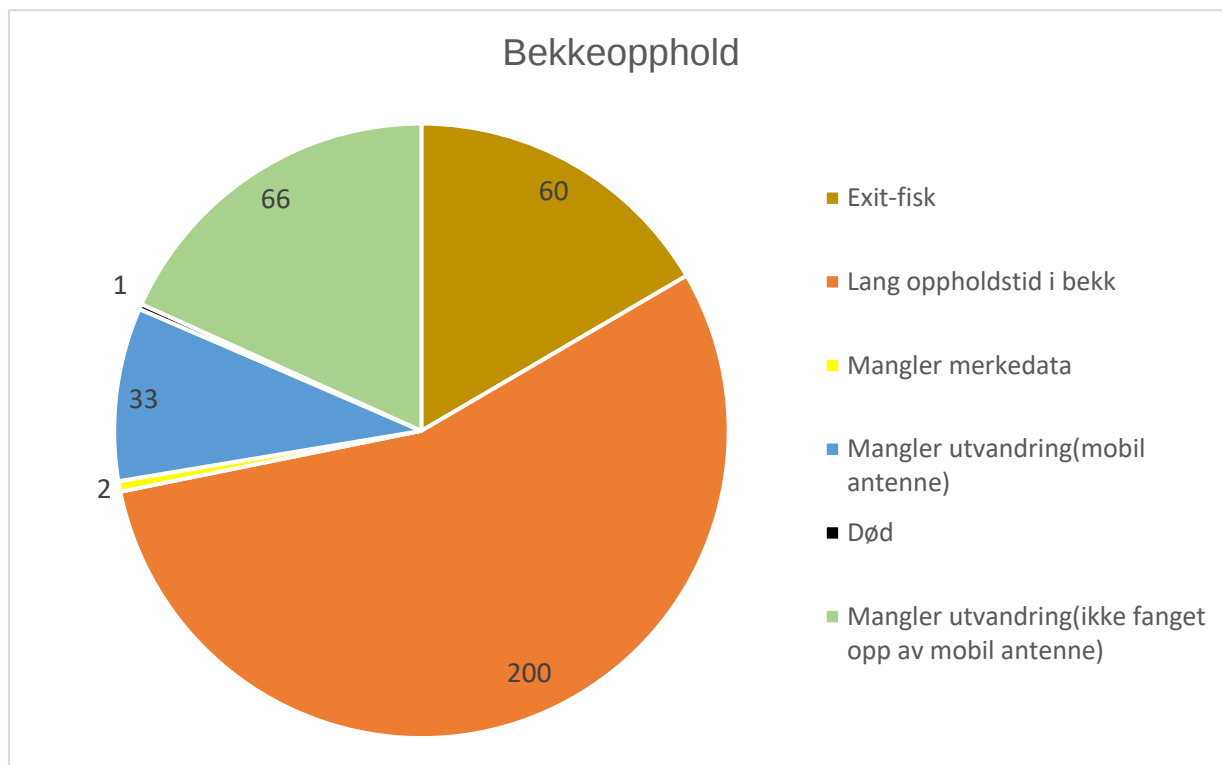
V9 Oppholdstid

Vedlegg 9: AICc-tabell for oppholdstid

	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
log(oppholdTid)~Gender+Bekk	7	546.03	0	0.36	0.36	-265.71
log(oppholdTid)~Gender+Bekk+FL_mm	8	546.37	0.34	0.31	0.67	-264.78
log(oppholdTid)~Gender*FL_mm+Bekk	9	547.59	1.56	0.17	0.83	-264.29
log(oppholdTid)~Gender	3	549.63	3.6	0.06	0.89	-271.75
log(oppholdTid)~Gender*Bekk	10	549.77	3.74	0.06	0.95	-264.26
log(oppholdTid)~Gender+Bekk*FL_mm	12	550.7	4.66	0.04	0.98	-262.46
log(oppholdTid)~Gender*FL_mm	5	552.29	6.26	0.02	1	-270.98
log(oppholdTid)~Gender*Bekk*FL_mm	19	560.6	14.57	0	1	-259.04

V10 Kategorisert adferd etter behandling

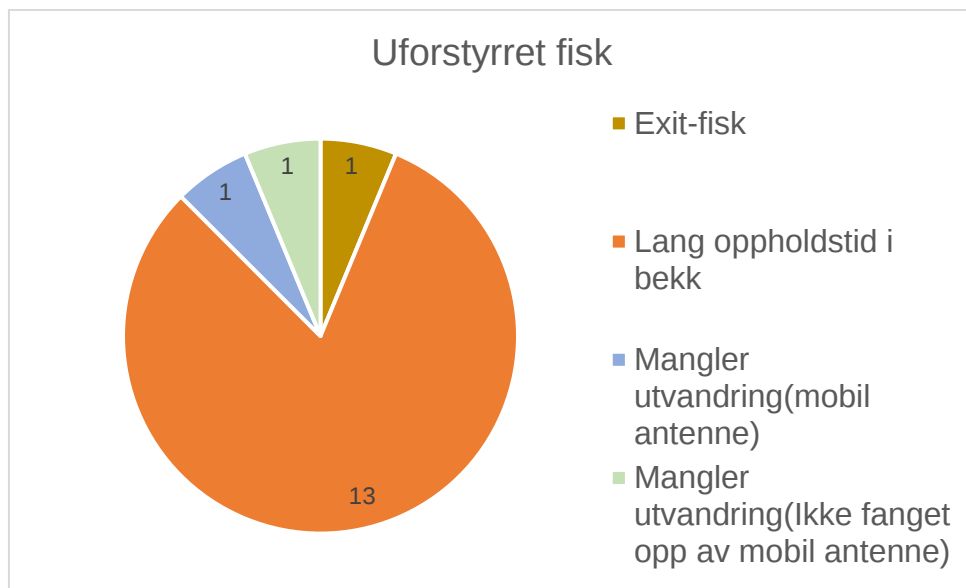
I alt 200 av de merkede ørretene oppholdt seg over 24 timer på bekken (**Vedlegg 10**). Ellers var det flere fisker som vandret ut i løpet av kort tid etter fangstene i ruse (exit fisker). Flere av disse var utgytte ørret. Flere fisker ble heller ikke detektert på vei ut av bekken. Ørret eller PIT-merket ligger da kanskje igjen i bekken. Det var derfor interessant å prøve å kategorisere adferden noe.



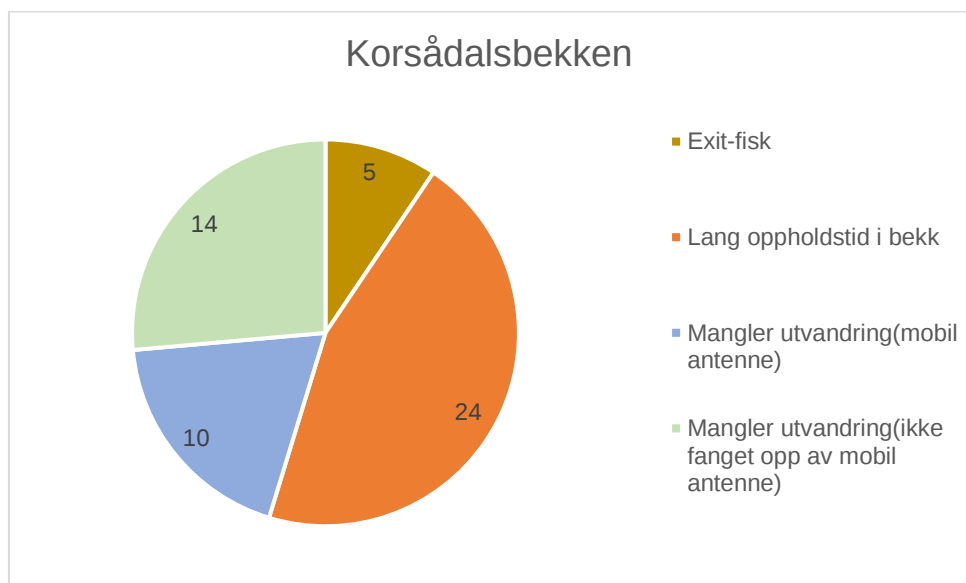
Vedlegg 10: Sirkeldiagram som viser kategorisert adferd etter merking.

V11 Lite forstyrret fisk

Fisk som gikk forbi rusene fikk ikke behandling. Samtidig ble oppsettet i Korsådalsbekken det beste oppsettet, der det aldri ble for mye fisk i rusen. Samtidig ble fisken heller ikke ventende i keep-nett. Etter antennen var oppsatt ble også fisken satt ut i en utrolig godt egnet kult. Dette oppsettet ansees derfor å ha vært mest skånsomt for fisken.



Vedlegg 11.1: Sirkeldiagram over fisk som ikke ble forstyrret.



Vedlegg 11.2: Sirkeldiagram fra det beste ruseoppsettet i Korsådalsbekken.

Referanser

- 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.
- Bagenal, T., Mackereth, F. & Heron, J. (1973). The distinction between brown trout and sea trout by the strontium content of their scales. *Journal of Fish Biology*, 5 (4): 555-557.
- Benoît, H. P., Benhalima, K. & McDermid, J. L. (2020). Histological evidence of reproductive senescence in atlantic herring (*Clupea harengus*). *Canadian Journal of Zoology*, 98 (1): 73-78.
- Berg, O. & Bremset, G. (1998). Seasonal changes in the body composition of young riverine Atlantic salmon and brown trout. *Journal of Fish Biology*, 52 (6): 1272-1288.
- Bergan, M. A. (2013). Sjørret i Trondheimsfjorden; en utdøende ressurs. Hva betyr bekker for sjørreten?. Vann
- Bergan, M. A. & Nøst, T. H. (2017). Tapt areal og produksjonsevne for sjørretbekker i Trondheim kommune. *NINA rapport*, 1354: 43.
- Berger, H. M. & Bremset, G. (2011). Status for laksebestanden i Verdalselva. Vurderinger av produksjonspotensial basert på ungfiskundersøkelser og bonitering. *NINA rapport*.
- Berntsen, E. B. (2022). *Effekten av restaureringstiltak og miljø på yngeltettheten av sjørret (Salmo trutta) i 15 sidebekker til Verdalselva*: Norwegian University of Life Sciences, Ås.
- Blank, M. D., Kappenman, K. M., Plymesser, K., Banner, K. & Cahoon, J. (2020). Swimming Performance of Rainbow Trout and Westslope Cutthroat Trout in an Open-Channel Flume. *Journal of Fish and Wildlife Management*, 11 (1): 217-225.
- Bohlin, T. (1977). Habitat selection and intercohort competition of juvenile sea-trout *Salmo trutta*. *Oikos*: 112-117.
- 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. *Freshwater biology*, 58 (7): 1329-1339.
- Congdon, J. D. & Gibbons, J. W. (1987). Morphological constraint on egg size: a challenge to optimal egg size theory? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 84 (12): 4145-4147.
- Crisp, D. T. (1993). The environmental requirements of salmon and trout in fresh water.
- Darwin, C. (1888). *The descent of man, and selection in relation to sex*, b. 1: Murray.
- Davidson, J. G., Sjørset, A. D., Rønning, L. & Eldøy, S. H. (2023). *Områdebruk til sjørret ved Ørin, Verdalselva – foreløpige resultater*. www.statsforvalteren.no: NTNU.
- Downs, C. C., White, R. G. & Shepard, B. B. (1997). Age at sexual maturity, sex ratio, fecundity, and longevity of isolated headwater populations of westslope cutthroat trout. *North American Journal of Fisheries Management*, 17 (1): 85-92.
- Duston, J. & Saunders, R. L. (1990). The entrainment role of photoperiod on hypoosmoregulatory and growth-related aspects of smolting in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Zoology*, 68 (4): 707-715.
- Economic, U. N. D. o. & Social Affairs, P. D. (2022). World Population Prospects 2022: Summary of Results. UN DESA/POP/2022/TR/NO. 3.
- Einum, S. & Fleming, I. A. (1999). Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266 (1433): 2095-2100.
- Einum, S., Hendry, A. P. & Fleming, I. A. (2002). Egg-size evolution in aquatic environments: does oxygen availability constrain size? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269 (1507): 2325-2330.

- Einum, S. & Fleming, I. A. (2004). Environmental unpredictability and offspring size: conservative versus diversified bet-hedging. *Evolutionary Ecology Research*, 6 (3): 443-455.
- Eldøy, S. H., Bordeleau, X., Lawrence, M., Thorstad, E. B., Finstad, A. G., Whoriskey, F. G., Crossin, G. T., Cooke, S. J., Aarestrup, K. & Rønning, L. (2021). The effects of nutritional state, sex and body size on the marine migration behaviour of sea trout. *Marine Ecology Progress Series*, 665: 185-200.
- Elliott, J. (1989). The critical-period concept for juvenile survival and its relevance for population regulation in young sea trout, *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology*, 35: 91-98.
- Elliott, J. M. (1994). *Quantitative ecology and the brown trout*: Oxford University Press.
- 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.
- Fiskeridirektoratet. (2023). *Akvakultur*.
- Fleming, I., Jonsson, B., Gross, M. & Lamberg, A. (1996). An experimental study of the reproductive behaviour and success of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Applied Ecology*: 893-905.
- Fleming, I. A. (1996). Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Reviews in fish biology and fisheries*, 6: 379-416.
- Folmar, L. C. & Dickhoff, W. W. (1980). The parr—Smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids: A review of selected literature. *Aquaculture*, 21 (1): 1-37.
- Forseth, T. & Fiske, P. (2022). Klassifisering av tilstanden til sjøørret i 1279 vassdrag. *NINA rapport*
- Fängstam, H., Berglund, I., Sjöberg, M. & Lundqvist, H. (1993). Effects of size and early sexual maturity on downstream migration during smolting in Baltic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Fish Biology*, 43 (4): 517-529.
- Gibbons, W. J. & Andrews, K. M. (2004). PIT tagging: simple technology at its best. *Bioscience*, 54 (5): 447-454.
- Gregersen, F., Haugen, T. & Larsen, Ø. (2006). Egg size differentiation among sympatric demes of brown trout: possible effects of density-dependent interactions among fry. *Ecology of Freshwater Fish*, 15 (3): 237-246.
- Handeland, S., Wilkinson, E., Sveinsbø, B., McCormick, S. & Stefansson, S. (2004). Temperature influence on the development and loss of seawater tolerance in two fast-growing strains of Atlantic salmon. *Aquaculture*, 233 (1-4): 513-529.
- Hansen, T., Stefansson, S. & Taranger, G. (1992). Growth and sexual maturation in Atlantic salmon, *Salmon, salar* L., reared in sea cages at two different light regimes. *Aquaculture Research*, 23 (3): 275-280.
- Hanski, I. & Gaggiotti, O. (2004). Metapopulation biology: past, present, and future. I: *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*, s. 3-22: Elsevier.
- Hendry, A. P. & Day, T. (2005). Population structure attributable to reproductive time: isolation by time and adaptation by time. *Molecular ecology*, 14 (4): 901-916.
- Hoar, W. (1988). 4 The physiology of smolting salmonids. I: b. 11 *Fish physiology*, s. 275-343: Elsevier.
- Hoberg, H. (2022). *Ecological condition, alpha diversity, abundance and functional groups in macroinvertebrate communities of 15 tributaries in the Verdal watershed*: Norwegian University of Life Sciences, Ås.
- Hol, E. (2018). *Tapt areal og redusert produksjonsevne i Verdalsvassdragets sjøørretbekker*: Norwegian University of Life Sciences, Ås.

- Hol, E., Stensland, S., Haugen, T. O. & Bergan, M. A. (2019). *Metode for beregning av tapt ungfiskproduksjon, og økologisk tilstandsklassifisering av sjøørretbekker i henhold til vannforskriften*: Vann.
- Hosmer Jr., D. W. & Lemeshow, S. (1989). *Applied Logistic Regression*. Amherst: John Wiley & Sons.
- Jonsson, J. & Clarke, W. (1988). Development of seawater adaptation in juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*) and domesticated rainbow trout (*Salmo gairdneri*)—effects of size, temperature and photoperiod. *Aquaculture*, 71 (3): 247-263.
- Jonsson, B. (1989). Life history and habitat use of Norwegian brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwater Biology*, 21 (1): 71-86.
- Jonsson, B., L'Abée-Lund, J. H., Heggberget, T. G., Jensen, A. J., Johnsen, B. O., Næsje, T. F. & Sættem, L. M. (1991). Longevity, body size, and growth in anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48 (10): 1838-1845.
- Jonsson, B. & Fleming, I. A. (1993). Enhancement of wild salmon populations. *Human impact on self-recruiting populations*: 209-238.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (1993). Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 3: 348-365.
- Jonsson, B. & L'Abée-Lund, J. (1993). Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. *Journal of Fish Biology*, 43: 1-16.
- 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*: 310-317.
- 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.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2011). *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout*. Fish & Fisheries Series. London
- New York: Springer Science+Buisness Media
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Fleming, I. (1996). Does early growth cause a phenotypically plastic response in egg production of Atlantic salmon? *Functional Ecology*: 89-96.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (1999). Trade-off between egg mass and egg number in brown trout. *Journal of Fish Biology*, 55 (4): 767-783.
- Julien, H. P. & Bergeron, N. (2006). Effect of fine sediment infiltration during the incubation period on Atlantic salmon (*Salmo salar*) embryo survival. *Hydrobiologia*, 563: 61-71.
- Jørgensen, M. N. (2021). *Hvordan påvirker vannkvaliteten i fire bekker livshistoriestrategien til ørreten (Salmo trutta) i Råsjøen?*: Norwegian university of life sciences, Ås.
- Karnaky Jr, K. J. (1986). Structure and function of the chloride cell of *Fundulus heteroclitus* and other teleosts. *American Zoologist*, 26 (1): 209-224.
- 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: 733-742.
- Kesteven, G. (1960). *Manual of field methods in fisheries biology*: Rome: FAO.
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J., Jonsson, B., Jonsson, N., O'connell, M. & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of freshwater fish*, 12 (1): 1-59.
- Kondolf, G. M. & Wolman, M. G. (1993). The sizes of salmonid spawning gravels. *Water Resources Research*, 29 (7): 2275-2285.
- Källo, K., Baktoft, H., Kristensen, M. L., Birnie-Gauvin, K. & Aarestrup, K. (2022). High prevalence of straying in a wild brown trout (*Salmo trutta*) population in a fjord system. *ICES Journal of Marine Science*, 79 (5): 1539-1547.

- L'Abée-Lund, J. H., Jonsson, B., Jensen, A. J., Sættlem, L. M., Heggberget, T. G., Johnsen, B. O. & Naesje, T. F. (1989). Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. *The Journal of animal ecology*, 525-542.
- L'Abée-Lund, J. & Hindar, K. (1990). Interpopulation variation in reproductive traits of anadromous female brown trout, *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology*, 37 (5): 755-763.
- Labonne, J., Augery, M., Parade, M., Brinkert, S., Prevost, E., Héland, M. & Beall, E. (2009). Female preference for male body size in brown trout, *Salmo trutta*: is big still fashionable? *Animal Behaviour*, 77 (1): 129-137.
- Lovdata. (2009). *Forskrift om rammer for vannforvaltningen*.
- 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., Stefansson, S. & Fernö, A. (1998). Behaviour and diet of sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Journal of Fish Biology*, 52 (5): 923-936.
- Malcolm, I. A., Youngson, A. F. & Soulsby, C. (2003). Survival of salmonid eggs in a degraded gravel-bed stream: effects of groundwater-surface water interactions. *River research and applications*, 19 (4): 303-316.
- McCullagh, P. & Nelder, J. (1989). Binary data. I: *Generalized linear models*, s. 98-148: Springer.
- Murry, B. A., Farrell, J. M., Schulz, K. L. & Teece, M. A. (2008). The effect of egg size and nutrient content on larval performance: implications to protracted spawning in northern pike (*Esox lucius* Linnaeus). *Hydrobiologia*, 601: 71-82.
- Mürer, V. (2019). *Forvaltningsansvar for bevaring og restaurering av kantvegetasjon langs vassdrag: med fokus på sjørretbekker i Verdal kommune*: Norwegian University of Life Sciences, Ås.
- Nese, R. J., Haugen, T. & Stensland, S. (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.
- Njaa, T. L. (2022). *Mesohabitat- og interkohorteffektar sine påverknadar på tettleik av sjøaure (Salmo trutta) i seks sidebekkar til Verdalselva*: Norwegian University of Life Sciences, Ås.
- Nordgarden, U., Björnsson, B. T. & Hansen, T. (2007). Developmental stage of Atlantic salmon parr regulates pituitary GH secretion and parr-smolt transformation. *Aquaculture*, 264 (1-4): 441-448.
- NVE. (2023). *Temakart*: temakart.nve.no.
- Ojanguren, A., Reyes-Gavilán, F. & Brana, F. (1996). Effects of egg size on offspring development and fitness in brown trout, *Salmo trutta* L. *Aquaculture*, 147 (1-2): 9-20.
- Ojanguren, A. & Brana, F. (2003). Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. *Journal of fish biology*, 62 (3): 580-590.
- Ozerov, M., Jürgenstein, T., Aykanat, T. & Vasemägi, A. (2015). Use of sibling relationship reconstruction to complement traditional monitoring in fisheries management and conservation of brown trout. *Conservation Biology*, 29 (4): 1164-1175.
- Pedersen, E. (2021). *Evaluering av fysiske miljøtiltak og miljøeffekter på yngeltetthet av sjørret (Salmo trutta) i 13 bekker i Verdal kommune*: Norwegian University of Life Sciences, Ås.
- Pelis, R. M. & McCormick, S. D. (2001). Effects of growth hormone and cortisol on Na⁺-K⁺-2Cl⁻ cotransporter localization and abundance in the gills of Atlantic salmon. *General and comparative endocrinology*, 124 (2): 134-143.
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132 (5): 652-661.
- R Core Team, R. (2013). *R: A language and environment for statistical computing*.

- Ree, T. O. (2020). Leter etter årsak til fiskedød i bekk. *Innherred*. Tilgjengelig fra: <https://www.innherred.no/nyheter/i/X6o5bW/leter-etter-arsak-til-fiskedod-i-bekk>.
- Richenberg, H. M. (2019). *Evaluering av fysiske tiltak og miljøeffekter på yngeltetthet hos sjøørret (Salmo trutta) i Verdalsvassdragets sidebekker*: Norwegian University of Life Sciences, Ås.
- Ricker, W. (1938). "Residual" and kokanee salmon in Cultus Lake. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 4 (3): 192-218.
- Rosvold, K. A. (2021). *Verdalselva*. snl.no: Store norske leksikon. Tilgjengelig fra: <https://snl.no/Verdalselva> (lest 14.12.2022).
- Sandlund, O. T., Bergan, M. A., Brabrand, Å., Diserud, O. H., Fjeldstad, H.-P., Gausen, D., Halleraker, J. H., Haugen, T., Hegge, O. & Helland, I. P. (2013). Vannforskriften og fisk-forslag til klassifiseringssystem. *Miljødir. rapport M22-2013*.
- Saunders, R. L. & Sprague, J. B. (1967). Effects of copper-zinc mining pollution on a spawning migration of Atlantic salmon. *Water Research*, 1 (6): 419-432.
- Serbezov, D., Bernatchez, L., Olsen, E. & VØLLESTAD, L. A. (2010). Mating patterns and determinants of individual reproductive success in brown trout (*Salmo trutta*) revealed by parentage analysis of an entire stream living population. *Mol. Ecol*, 19: 3193-3205.
- Smoker, W. W., Gharrett, A. J., Stekoll, M. S. & Taylor, S. G. (2000). Genetic Variation og Fecundity and Egg Size in Anadromous Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbucha*) Walbum. *Alaska Fishery Research Bulletin*, 7.
- Solem, Ø., Holthe, E., Bakkestuen, V., Bergan, M. A., Ulvan, E. M., Berg, M., Havn, T. B., Jensås, J. G., Krogdahl, R. & Lykkja, O. (2021). Tapt areal og redusert produksjonspotensial i sidevassdrag til Orkla. Sluttrapport for undersøkelser i perioden 2017-2019.
- St.prp.nr.32. ((2006-2007)). *Om vern av villaksen og ferdigstilling av nasjonale laksevassdrag og laksefjorder*. Oslo: Miljøverndepartementet.
- Statistisk sentralbyrå. (2022). 07670: Elvefiske. Fangst, etter elv/delvassdrag, fiskeslag og bruken av fangsten 1993 - 2021. Tilgjengelig fra: <https://www.nmbu.no/om/biblioteket/skrive/referansestiler/eksempler-nmbu-stil#statistikk> (lest 19.12.2022).
- Stensland, S., Dugstad, A. & Navrud, S. (2021). The Recreational value of Atlantic salmon angling under different fishing regulations. *Fisheries Management and Ecology*, 28 (4): 362-372.
- Thorstad, E. B., Todd, C. D., Uglem, I., Bjørn, P. A., Gargan, P. G., Vollset, K. W., Halttunen, E., Kålås, S., Berg, M. & Finstad, B. (2016). Marine life of the sea trout. *Marine Biology*, 163: 1-19.
- United Nations. (2022). World Population Prospects 2022: Summary of Results., United Nations Department of Economic and Social Affairs, Population Division (2022). World Population Prospects 2022: Summary of Results. UN DESA/POP/2022/TR/NO. 3.
- Ustveit, T. H., Haugen, T. O. & Stensland, S. (2021). *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: Norwegian University of Life Sciences, Ås.
- Vallin, L. & Nissling, A. (2000). Maternal effects on egg size and egg buoyancy of Baltic cod, *Gadus morhua*: implications for stock structure effects on recruitment. *Fisheries research*, 49 (1): 21-37.
- Vårhus, L. M. (2016). *Restaureringssuksess av sidebekker til Verdalselva, klassifisering av økologisk tilstand med bunndyr som kvalitetselement og forventningsverdier til ungfisktetthet av laksefisk*: Norwegian University of Life Sciences, Ås.

- Wootton, R. J. (1990). *Ecology of teleost fishes*, b. 1: Springer Science & Business Media.
- Youngson, A. F. & Webb, J. H. (1992). The relationship between stream or river discharge and thyroid hormone levels in wild adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Canadian Journal of Zoology*, 70 (1): 140-144.
- Økland, F., Jonsson, B., Jensen, A. & Hansen, L. (1993). Is there a threshold size regulating seaward migration of brown trout and Atlantic salmon? *Journal of Fish Biology*, 42 (4): 541-550.



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

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway