



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2020 60 stp

Fakultet for Miljøvitenskap og Naturforvaltning

**Vandringsdynamikk og overlevelse hos ungfisk av sjøørret
(*Salmo trutta*) i seks sidebekker til Verdalselva**

Metapopulation dynamics and survival of sea trout (*Salmo
trutta*) juveniles reciding in six tributaries to river
Verdalselva

Sivert Dahlen Lund

Naturforvaltning

MASTEROPPGAVE I NATURFORVALTNING

Vandringsdynamikk og overlevelse hos ungfisk av sjørret (*Salmo trutta*) i seks sidebekker til Verdalselva.

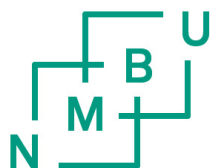
Metapopulation dynamics and survival of sea trout (*Salmo trutta*) juveniles reciding in six tributaries to river Verdalselva.

Av Sivert Dahlen Lund



Foto: Sivert Dahlen Lund

Norges miljø- og biovitenskapelige universitet.
Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning.
Universitetstunet 3, 1430 Ås.
2020.



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Forord

Denne masteroppgaven skrives som en avsluttende del av et toårig masterløp ved Norges Miljø- og Biovitenskapelige Universitet (NMBU), fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning i Ås. Oppgaven er en del av forskningsprosjektet «Ny giv for sjøørreten i Verdalsvassdraget». Flere prosjekter er utført i sidebekker til Verdalselva av studenter ved NMBU (Esdar, 2019; Hol et al., 2019; Mürer, 2019; Nese, 2019; Richenberg, 2019; Vårhus, 2016). I sum har disse studiene bidratt til å sette fokus på bevaring og utvikling av sjøørretbestanden i Verdalsvassdraget og arbeidet har skapt et lokalt engasjement for sjøørreten i vassdraget.

Prosjektet er finansiert av Fylkesmannen i Trøndelag, Miljødirektoratet, NMBU, og Statens Vegvesen.

Det har vært mange personer involvert for at denne prosessen har vært mulig å gjennomføre. Først og fremst vil jeg uttrykke stor takknemmelighet til hovedveileder Thrond Oddvar Haugen for all hjelp under masteroppgaven. Jeg vil også rette en takk til biveileder Stian Stensland for organisering av feltarbeid og for å være pådriver for prosjektet og for sjøørreten i Verdal.

I tillegg vil jeg også takke til Ragnar Joakim Nese, Hanne Marie Richenberg, Vilde Mürer, Martin Eldøy, Emilie Pedersen og Thea Høgh Risvik for uvurderlig hjelp under feltarbeidet. Og ikke minst til grunneierne som har tatt oss godt imot og latt oss gjennomføre undersøkelser i bekkene. Til slutt vil jeg takke Svein Johan Hermann for muligheten til å oppbevare feltutstyr.

Ås, juni 2020

Sivert Dahlen Lund

Innhold

1. Innledning	1
2. Studieart: Ørret	4
3. Metapopulasjon teori	6
4. Verdalsvassdraget og sjøørretbestanden	7
5. Materiale og metoder.....	11
5.1 Studiebekkeene.....	11
5.2 Valg av el-fiskestasjoner.....	11
5.3 Elektrisk fiske	13
5.3.1 Tetthetsfiske	14
5.4 PIT-telemetry.....	14
5.4.1 Stasjonære -og bærbar PIT-antenne	15
5.4.2 Håndtering og PIT-merking av fisk	16
5.5 Data analyser	17
5.5.1. Merking-gjenfangstanalyser (CMR).....	17
6. Resultater.....	20
6.1 Lengdefordeling.....	20
6.2 Tetthetsestimater.....	21
6.3 Merking-gjenfangstanalyser (CAS-modeller)	23
6.3.1 Gjenfangstssannsynlighet (p).....	25
6.3.2 Overlevelsessansynelighet (S)	26
6.3.3 Utvandringssannsynlighet (psi)	27
6.4 Storskala vandring	29
7. Diskusjon.....	31
7.1 Tetthetsavhengighet for overlevelse og spredning?	32
7.2 Bevis for source-sink-system?.....	34
7.3 Evaluering av metodikk.....	36

8. Konklusjoner og anbefalinger	38
8.1 Konsekvenser for forvaltning	38
8.2 Videre anbefalinger	38
Litteraturliste/referanser	40
Vedlegg	46
Vedlegg 1: Beskrivelse av sidebekker	46
Vedlegg 2: Grunndata for beregning av fisketetthet	59
Vedlegg 3: Tekst-fil til analyser i MARK	60

Sammendrag

Hos mange dyre- og fiskearter beveger individer seg mellom ulike habitater. Spredning av individer mellom naturtyper og geografisk atskilte leveområder kan ha stor betydning for populasjonsdynamikk og populasjonsstruktur, og er viktig informasjon når forvaltningsplaner utarbeides. Ved utveksling av individer ved migrasjon mellom delbestander brukes begrepet metapopulasjon som sumbegrep for delpopulasjonene. Utveksling av individer mellom lokale delpopulasjoner kan ha stor innflytelse på metapopulasjonens eksistens. Ved spredning av individer fra tett befolkede områder (source habitater) kan ledig produksjonspotensial i leveområder hos andre delbestander utnyttes og små bestander (sink habitater) i en uheldig situasjon kan reddes fra lokal utryddelse. Drivere bak spredning av individer påvirkes av interaksjoner mellom tetthetsavhengige og tetthetsuavhengige faktorer.

Her bruker jeg merke-gjenfangst data over en 20 måneders lang periode for å undersøke tetthetsavhengig vandring og overlevelse hos ungfisk av sjøørret (*Salmo trutta*) i seks sidebekker som har utløp i Verdalselva for å undersøke om det finnes bevis for source-sink dynamikk mellom bekkene i vassdraget. Bekkene ble inndelt i source og sink-habitater basert på tidligere tetthetsundersøkelser hos ungfisk hos ørret.

Ved elektrisk fiske ble 1328 ungfisk (alder >0+, lengde 60-194 mm) av ørret fanget og PIT-merket ved seks anledninger (mai, august og oktober 2018 og 2019). For gjenfangst av merkede individer ble det i utløpet av hver av de seks bekkene montert PIT-antennor for deteksjon av forbivandrende fisk og bærbar antenne ble brukt ved fire anledninger (januar 2019 og 2020, juli og oktober 2020) hvor hele bekkeløp ble scannet.

Det ble funnet negativ korrelasjon mellom sannsynligheten for å overleve og fisketetthet i både source og sink-bekkene. For en fisketetthet på 0,3 ind/m² ble månedlig overlevelse estimert til 0,78 for sink-bekkene og 0,83 for source-bekkene. Sannsynligheten for utvandring økte med økende fisketetthet for fisk i source-bekkene og sank med økende tetthet for fisk i sink-bekkene. Av alle PIT-merkede individer ble 4 % (51 individer) registrert som vandret fra en bekk til en annen. Av 30 mulige kombinasjoner med vandring fra en studiebekk til en annen i studieområdet ble det registrert 17 kombinasjoner (57 %) med vandringer hvor minst ett individ hadde besøkt to bekker. Lengste registrerte oppstrøms vandring var 3,8 km og lengste registrerte nedstrøms med en distanse på 5,2 km fra utløp av en bekk til innløp til en annen. Det ble funnet signifikant avvik fra en tilfeldig forflytning mellom source-bekkene og

sink-bekkene ($X\text{-squared} = 4.4168$, $df = 1$, $p\text{-value} = 0.03559$) hvorav 35 fisk innvandret til source-bekker og 16 fisk innvandret til sink-bekker.

Dataene viste tydelig at tetthetsavhengighet er en viktig faktor for overlevelse i både source- og sink-kategoriserte bekker. Som forventet var utvandringssannsynligheten tetthetsavhengig i source-bekker, mens vandring viste ingen tegn til tetthetsavhengighet i sink-bekker. Det ble vist betydelig vandring mellom bekker, men funnene var ikke som forventet når det gjaldt teorien om overskudds-vandring fra habitater med god kvalitet (source) til habitater med lavere kvalitet (sink). I alt har denne studien fremskaffet data som støtter at Verdalsvassdraget har subpopulasjoner av ørret hvor bekker faller inn under source- og sink-kategorier i en metapopulasjons-struktur. For å få bedre oversikt over metapopulasjonsprosesser hos sjøørretbestander trengs det undersøkelser som fokuserer på tetthetsuavhengige variabler som vannføring og temperatur i kombinasjon med data for vandringmønster i framtiden.

Abstract

In many animal and fish species, individuals move between different habitats. Distribution of individuals between habitat types and geographically distinct habitats can be of great importance for population dynamics and population structure, and is important information when drawing management plans. Concerning distribution of individuals by migration between sub-populations, metapopulation is a commonly used term for the total of the sub-populations. Migration of individuals between local subpopulations may significantly influence the existence of the metapopulation. By dispersal individuals from densely populated areas (source habitats), free production potential in the habitats of other sub-populations can be exploited and small populations (sink habitats) in a unfortunate situation can be saved from local extinction. Drivers behind dispersal of individuals are influenced by interactions between density-dependent and density-independent factors.

Here, I use mark-recapture data during a period of 20 months to examine density-dependent migration and survival of juvenile sea trout (*Salmo trutta*) in six tributaries which drains to Verdalselva river and to investigate if there exists source-sink dynamics between the streams in the watercourse. The tributaries were divided into source and sink habitats based on previous density studies in juveniles trout.

By electric fishing, 1328 juveniles (age > 0+, length 60-194 mm) of trout were caught and PIT-marked on six occasions (May, August and October 2018 and 2019). For detecting recaptures of marked individuals, PIT-antennas were placed at the outlet of each of the six streams, and portable antenna were used on four occasions (January 2019 and 2020, July and October 2020) where the entire tributaries was scanned.

Negative correlation was found between probability of survival and fish density in both source and sink-tributaries. Having a fish density of 0.3 ind / m², monthly survival was estimated at 0.78 for the sink streams and 0.83 for the source streams. The likelihood of emigration increased with increasing fish density for fish in the source streams and decreased with increasing density for fish in the sink-streams. Of all PIT-marked individuals, 4% (51 individuals) were recorded as migrating from one stream to another. Of 30 possible combinations of migration from one study stream to another in the study area, 17 combinations (57%) were recorded where at least one individual had visited two streams. The longest recorded upstream migration was 3.8 km and the longest recorded downstream was 5.2 km from the outlet of one stream to the inlet of another. Significant deviations were found from a random transfer between source streams and sink streams (X-squared = 4.4168, df = 1, p-value = 0.03559) of which 35 fish migrated to source-streams and 16 fish migrated to sink-streams.

The data clearly showed that density dependence is an important factor for survival in both source and sink-categorized streams. As expected, the likelihood of emigration was density-dependent in source-streams, whereas emigration showed no evidence of density dependence in sink-streams. Considerable migration between streams was shown, but the findings were not as expected concerning the theory of surplus migration from good-quality habitats (source) to lower-quality habitats (sink). In total, this study has provided data to support the hypothesis that Verdalselva watercourse has subpopulations of trout where streams fall into source and sink categories in a metapopulation structure. In order to get a better view of metapopulation processes in sea trout populations, studies are needed that focus on density-independent variables such as waterflow and water temperature in combination with migration data in the future.

1. Innledning

Vår planet lider i dag av et omfattende tap av biologisk mangfold som skjer i et tempo høyere enn noen gang registrert (Ceballos et al., 2015; IPBES, 2019). Fragmentering av landskap, ødeleggelse og forringing av habitat er hovedfaktorene for disse tapene (IPBES, 2019; Pimm & Raven, 2000). Vann og vassdrag er sårbare for menneskelige påvirkninger og er utsatt for omfattende forringelse av vannkvalitet og reduksjon i biologisk mangfold på global basis (Dudgeon et al., 2006; Wilson, 1989). Ferskvann er en nøkkelressurs for menneskers liv og virksomhet og bebyggelse etableres ofte nær ferskvannskildene. Derfor påvirkes store deler av ferskvannsressursene lokalt og globalt.

Ødeleggelsen av en bekk kan virke ubetydelig, men den samlede miljøforringelsen av flere bekker i et system kan være omfattende. For sjøørret, som det rettes fokus på i denne studien, utgjør bekker og småvassdrag viktige gyte- og oppveksthabitat (Crisp, 1993a; Jonsson & Jonsson, 2011). Ifølge Vitenskapelig råd for lakseforvaltning (Anon, 2019) er sjøørretbestandene betydelig redusert i mange områder i Norge som følge av inngrep i vassdragene som forringelse av vannkvalitet, habitatforringelse, fragmentering av leveområdene og hydrologiske endringer (m.a. vannkraftutbygging). En vesentlig grunn til denne utviklingen er over store områder også dødelighet i fiskens sjølevende fase som følge av lakselus (Anon, 2019). Ved siden av tiltak for å redusere lakseluspåvirkningen er det viktig å rette søkelys på forvaltningen av bekkene for at bestandene av sjøørret kan gjenoppbygges. For eksempel er overgjødsling, erosjon, vandringsbarrierer og forurensning alle faktorer som kan føre til forringelse av bekk habitat (Bergan, 2013).

Trondheimsfjorden er sjøområdet utenfor Verdalselva der jeg har gjennomført feltundersøkelser. I denne fjorden er den totale bestanden av sjøørret sannsynligvis lavere enn den noen gang har vært (Bergan, 2013). Elvefiske etter sjøørret har vært stengt i alle elver som munner ut i Trondheimsfjorden siden 2009 og det er ikke tillatt å fiske sjøørret i fjorden i mars og april måned. Årsakene til reduksjonen kan trolig tilskrives årsaker både i sjø- og i ferskvannsfasen. Det er gitt betydelig oppmerksomhet til økte mengder lakselus (*Lepeopteirus salmonis*) fra oppdrettsanlegg (Anon, 2019; Shephard et al., 2016; Thorstad et al., 2015). Fra bestandsovervåking foreligger det mye kunnskap om utviklingen i sjøørretbestander (Anon, 2019), men mindre oppmerksomhet er gitt til betydningen av faktorer i ferskvannsfasen. Noen nylige feltstudier i to elver med utløp i Trondheimsfjorden har kvantifisert habitatforringelsens betydning. I Verdalselva viste en undersøkelse at hele 80 % av den

opprinnelige sjøørretproduksjon hadde gått tapt som følge av menneskeskapt vandringsbarrierer og habitatforringelse (Hol et al., 2019). I Gaula konkluderte Bergan and Solem (2018) med et direkte arealtap av anadrom strekning på 69 %, som gjennom reduserte oppgangsforhold, vann- og habitatkvalitet økte til et samlet tap på 90 % for 24 sjøørretførende bekker.

Disse studiene har bidratt til å sette søkelys på bevaring av sjøørretbestandene i Trondheimsfjorden og oppveksthabitatene deres. Dette har blant annet ført til dugnadsbaserte tiltak i flere av de viktigste gyte- og oppvekstbekkene i Verdalsvassdraget, hovedsakelig i form av utbedring av kuverter som har vært barrierer for fiskevandring. Effekten av tiltakene kan ha en produksjonsøkende effekt på bestandene innenfor bekkene, men økt ungfisitetthet kan også medføre økt emigrasjon fra enkelte bekker, da enten til andre bekker eller til hovedelva. Tiltak i en bekk kan i så måte påvirke bestander i nærliggende bekker. Ørretunger er territorielle (Bohlin et al., 2002; Jonsson & Jonsson, 2011) der de største individene okkuperer de meste egnede habitatene, med foretrekkende forings- og skjulplasser. Individene som ikke er konkurransedyktige blir presset ut og må søke etter ledige habitater (Heggenes et al., 1999; Jonsson & Jonsson, 2011) og som nødvendigvis ikke er av like god kvalitet. Kanskje finner individene passende habitater i tilstøtende sidebekker, men dette er en teori som enda er lite utforsket.

Ved utveksling av individer ved migrasjon mellom mulige delbestander brukes begrepet metapopulasjon som sumbegrep for delpopulasjonene (Hanski et al., 2004). Permanente bevegelser mellom lokale delpopulasjoner kan ha stor innflytelse på metapopulasjonens eksistens (Milner-Gulland EJ et al., 2011). Spredning av individer fra overbefolkede habitater kan redde små bestander fra lokal utryddelse (Bell & Gonzalez, 2011). Source- sink dynamikk defineres som dynamikken mellom habitater med god kvalitet (source) hvor det produseres et overskudd av individer som vandrer til habitater med lavere kvalitet (sink), men med færre individer (Hanski, 1999). Drivere bak spredning av laksefisk kan påvirkes av abiotiske faktorer slik som vanntemperatur, vannføring og fysisk utforming av det tilgjengelige habitatet (Heggenes et al., 1999; Peterson et al., 2014), men også biotiske faktorer som tetthetsavhengig konkurranse (Einum et al., 2006; Hesthagen, 1988; Nordwall et al., 2001).

Kunnskapen om forekomst og betydningen av interaksjon via migrasjon og genflyt mellom potensielle underbestander i nærliggende bekker er begrenset i sjøørretsystemer. I forvaltningen av sjøørretbestandene vil kunnskap om slike koblede populasjonsdynamiske prosesser være av stor verdi og ha avgjørende betydning for hvordan vi forvalter både

vassdrag og sjøørret. I forgrenede elvesystem slik som i Verdalsvassdraget vil eventuelle habitatødeleggelse i bekker med høy produksjon av ørretunger ikke bare påvirke den lokale populasjonen av fisk, men også hele metapopulasjonens produksjon.

Denne oppgaven er den andre i rekken av studier som undersøker metapopulasjonsprosesser og source- sink dynamikk i bekker i Verdalsvassdraget (tema nærmere beskrevet i kap 3). Et prosjekt med utgangspunkt i PIT-telemetry og bruk av fangst- gjenfangst analyser ble startet i 2018 (Nese, 2019). Denne studien med innsamling av felldata i 2019 og 2020 er en fortsettelse av arbeid utført på felldata innsamlet i 2018 og 2019 (Nese, 2019). Gjennom min masteroppgave ønsker jeg å belyse følgende spørsmål og hypoteser:

- ❖ S1: Finnes det bevis for tetthetsavhengige faktorer som styrer overlevelse og vandring mellom source og sink bekkene?
 - H1.1: Source bekkene gir bevis for tetthetsavhengig overlevelse og vandring.
 - H1.2: Sink bekkene indikerer tetthetsuavhengig overlevelse og vandring.

- ❖ S2: Finnes det bevis for source-sink dynamikk mellom bekkene i Verdalsvassdraget?
 - H2.1: Ungfisk av ørret vandrer fra bekker med høye tettheter og god kvalitet på habitat.
 - H2.2: Ungfisk av ørret vandrer til bekker med lave tettheter og potensielt dårligere kvalitet på habitat for tidligere livsstadium.

2. Studieart: Ørret

Den undersøkte arten i denne studien er ørret (*Salmo trutta*) som tilhører familien laksefisker (*Salmonidae*) (Crisp, 1993a). Arten har naturlig utbredelse i Europa, vest-Asia og nordlige deler av Afrika, men finnes i dag over store deler av verden som resultat av utsetninger (Klemetsen et al., 2003). Arten kan forekomme som delvis sjø-vandrende (anadrom) der individer har tilgang til marint miljø og kalles sjøørret, men kan også forekomme som stasjonær ørret i ferskvann (del Villar-Guerra et al., 2014; Klemetsen et al., 2003). Det er adaptive responser for å maksimere fitness som avgjør om individer blir stasjonær eller sjø-vandrende (Cucherousset et al., 2005).

Yngel av sjøørret vokser opp i ferskvann, vanligvis i rennende vann hvor den her tilbringer mellom ett og syv år (Jonsson & Jonsson, 2011) før den gjennomgår fysiologiske- og morfologiske endringer og migrerer ut i saltvann på næringsøk for vekst og kjønnsmodning (Jonsson & Jonsson, 2011). Voksen sjøørret blir kjønnsmoden etter ett til flere år i marint miljø (Jonsson & L'Abée-Lund, 1993), kan gyte opptil flere ganger i løpet av livet (iteropar) (Jonsson & Jonsson, 2009), og kommer vanligvis tilbake til oppvekstbekken for å gyte, men kan også bruke andre vassdrag i løpet av livssyklusen (Banks, 1969; Cren, 1985). Ørreten er en kompleks art og kan ha stor variasjon i livshistoriestrategi mellom ulike bestander (Klemetsen et al., 2003). Enkelte individer kan leve mesteparten av sitt voksne liv i saltvann, med korte opphold i ferskvann på gytevandring. Andre individer kan foreta sporadiske fødevandringer mellom ferskvann og saltvann, mens andre igjen lever hele sitt liv i ferskvann (Borgstrøm & Heggenes, 1988; Jonsson & Gravem, 1985). Sjøørret er kjent for å bruke mindre bekkesystemer for gyting og oppvekst, men kan også bruke større elver (Crisp, 1993a; Jonsson & Jonsson, 2011).

I månedene oktober til desember er det gytetid for sjøørreten i nordiske vassdrag og den vandrer opp i ferskvannssystemer og finner en egnet plass for å gyte (Armstrong et al., 2003; Crisp, 1993a). Her søker fisken etter grus med gjennomsnittstørrelse ca. 10 % av kroppslengden (Kondolf & Wolman, 1993), og rennende vann med gode oksygenforhold som er viktige faktorer for eggens overlevelse (Armstrong et al., 2003; O'Connor & Andrew, 1998). Hver hunnfisk legger i gjennomsnitt 1600-1800 egg/pr kilo fiskevekt fordelt over 1-1,5 gyterop (Armstrong et al., 2003). Over vinteren utvikler eggene seg til plommeseekkyngel og som vanligvis stiger opp av grusen i månedsskiftet mai/juni. Den første måneden av livet

lever yngelen av den tilhørende plommesekken før den begynner å innta føde i form av drivende evertebrater (Jonsson & Jonsson, 2011).

Som yngel og ungfisk er ørret territoriell. Det vil si at det er konkurranse mellom individene om føde og skjulplasser (Bohlin et al., 2002; Titus, 1990). Høye tettheter kan forårsake inter- og intrakohort konkurranse (Kaspersson et al., 2012; Nordwall et al., 2001), men også interspesifikk konkurranse hvor det spesielt kan forekomme nisjeoverlapp med laks (*Salmo salar*) (Heggenes et al., 1999). Størrelse på territorier kan variere mellom vassdrag og årstid. I et alminnelig produktivt vassdrag kan tetthetene om våren kan være på 2-10 individer pr kvadratmeter, mens om høsten bare halvparten av dette eller mindre, i takt med økt fiskevekst og deretter behov for større territorier (Crisp, 1993a). Ulike fiskestørrelser foretrekker ulikt substrat, hvor årsyngel (0+) foretrekker grunne områder med finkornet substrat, mens >0+ foretrekker grovere substrat og dypere kulper (Armstrong et al., 2003; Heggenes et al., 1999).

I det første leveåret reguleres populasjonens tetthet i stor grad av tetthetsavhengighet (Elliott, 1987; Elliott et al., 1997). I perioden umiddelbart etter at yngelen klekker og stiger opp av grusen i store tall kan dødeligheten være opp mot 90 prosent (Jonsson & Jonsson, 2011). Dette omtales som den kritiske perioden (Elliott, 1989a; Jonsson & Jonsson, 2011). Når tetthetene av ørret etter hvert stabiliserer seg rundt bæreevnen er det indikasjoner på at tetthetsuavhengige faktorer er det som i størst grad råder over overlevelse og endringer i populasjonens tetthet (Elliott, 1987). Studier har indikert at perioder med ekstrem tørke kan fungere som flaskehals for ørret, da det tilgjengelige habitatet blir redusert og sjansen for interaksjoner mellom individer blir større (Elliott et al., 1997; Jonsson & Jonsson, 2011; Vøllestad & Olsen, 2008). En studie fra 30 franske bekker (Cattaneo et al., 2002) indikerer at ekstreme flommer kan ha påfallende påvirkning på populasjonens dynamikk, spesielt er årsyngel utsatt under den kritiske perioden, mest sannsynlig ved at de blir skylt ut av systemet.

3. Metapopulasjon teori

I økologien beskrives den tradisjonelle tilnærmingen til en populasjon som de individene av én og samme art som deler det samme økosystem og lever innenfor et område. Tradisjonelle modeller for populasjonsdynamikk baserer seg på interaksjoner mellom individer i demografisk lukkede bestander (May, 1976). Det ga oppgav til begrepet metapopulasjon som første gang ble lansert av den amerikanske biologen Richard Levins i 1970. Levins beskrev uttrykket som en populasjon bestående av flere subpopulasjoner tilknyttet hverandre gjennom immigrasjon og emigrasjon (Hanski, 1999). Landskapsstruktur med oppdelt og stykkevis habitat kan bli sett på som metapopulasjons struktur og øker i takt med fragmenteringen av habitatet (Hanski et al., 2004).

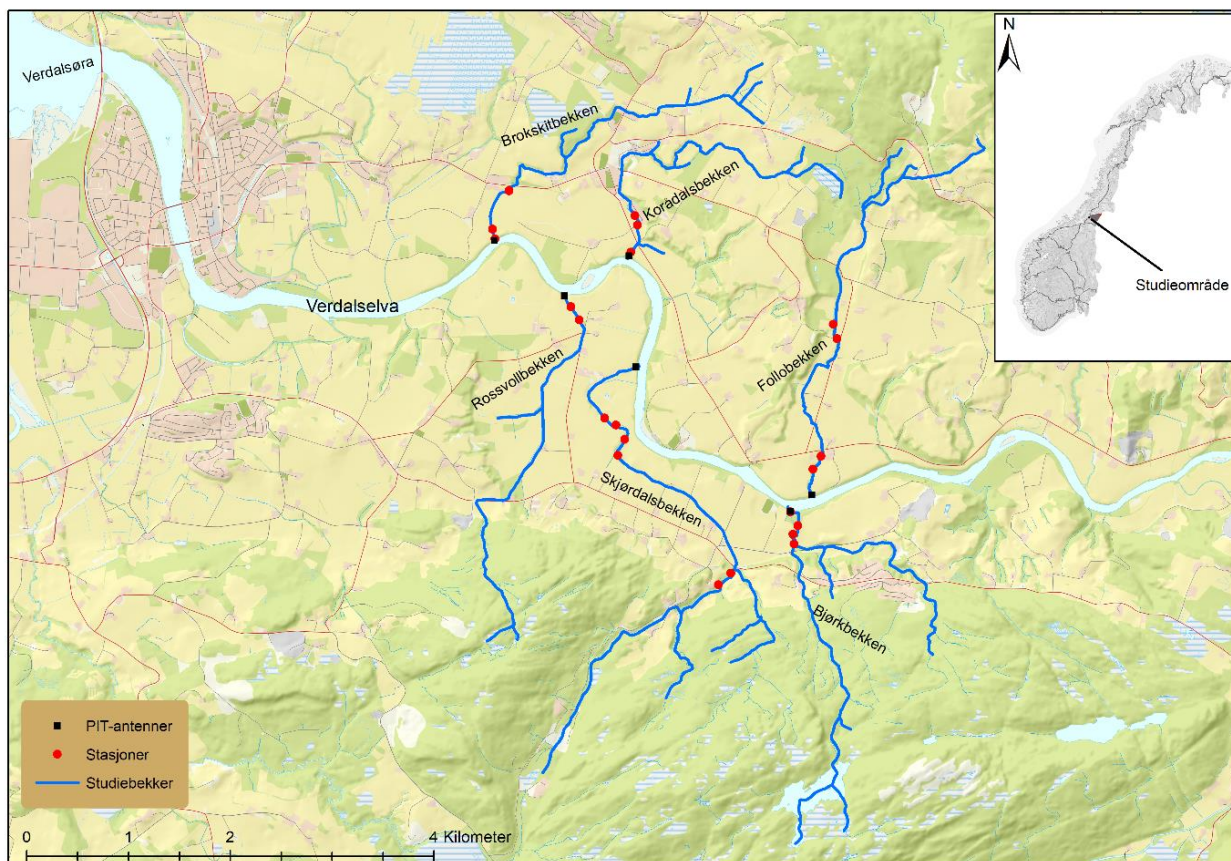
En metapopulasjon situasjon kan tenkes å finnes i et forgrenet elvesystem slik som Verdalsvassdraget, hvor de ulike bekkene har subpopulasjoner av ørret. Siden det ikke finnes noen absolutte barrierer mellom bekkene, kan fisk vandre fritt mellom bekkene og gener utveksles mellom de ulike subpopulasjonene. Det er vist at det forekommer genetiske forskjeller mellom anadrom ørret fanget i ulike bekker innenfor samme vassdrag (Knutsen et al., 2001). I bekker hvor ørret har rekolonisert etter utryddelse, er genmaterialet en blanding av gener fra individer fra andre områder (Knutsen et al., 2001). I et metapopulasjonsperspektiv vil en slik adferd kunne medføre en fordeling av individer til alle habitatene for å utnytte den lokale bæreevnen.

En rekke studier har tydelig vist at habitattype og habitatkvalitet kan spille en dominerende rolle i å strukturere sjøørretbestander (Armstrong et al., 2003; Heggenes et al., 1999). Habitatfaktorer som dybde, vannføring, substratstruktur, dødt trevirke og fysisk kompleksitet påvirker tettheter og vekst hos ungfisk av ørret (Armstrong et al., 2003; Heggenes et al., 1999) og kan skape potensial for source-sink dynamikk. Teorien om source-sink dynamikk oppstod fra observasjonen at ikke alle habitat er av samme kvalitet (Crowder et al., 2000). Hanski et al. (2004) definerer source-sink dynamikk til å være basert på forskjellen mellom immigrasjon og emigrasjon mellom habitatene og hvor source-habitat defineres som områder hvor fødselsratene er større enn dødsratene og utvandingsgraden er større enn innvandringsratene. Sink-habitat er da habitater der fødselsratene er mindre enn dødsratene og utvandringen er mindre enn innvandringen. Slik vil source-habitater med god kvalitet produsere et overskudd av individer som vandrer til sink-habitater med lavere kvalitet.

Ulike tettheter av ungfisk av sjørret i subpopulasjoner kan reflektere source-sink dynamikk. Tettheter kan regulere bestanden, spesielt i tidlige stadier av livet (Jonsson & Jonsson, 2011). I så måte kan konkurranse om ressursene være en utløser for vandring, om kostnaden med å vandre er mindre enn å være stasjonær (Bohlin et al., 2001; Olsson & Greenberg, 2004). Slik adferd kan fordele fisk mellom ulike bekker slik at tetthetene når bæreevnen i habitater med ulik kvalitet. Tetthetsuavhengige faktorer påvirket av årstidsvariasjon og hydrologiske prosesser, slik som tørke, flommer, høye vanntemperaturer og is kan trolig også utløse vandring (Heggenes et al., 1999). Foreløpig er metapopulasjons-strukturer lite studert (Hanski et al., 2004) og det finnes lite kunnskap om source-sink dynamikk og hvordan menneskelig fragmentering av habitatene påvirker slik dynamikk i sjørretbestander.

4. Verdalsvassdraget og sjørretbestanden

Verdalsvassdraget (**Figur 1**) ligger i Verdal kommune, i Trøndelag fylke og har et totalt nedbørsfelt på ca. 1468 km² (Berger, H.M. et al., 2007). Vassdraget har sitt utspring fra skog- og fjellområdene ved svenskegrensen og renner mot vest med utløp i Trondheimsfjorden ved Verdalsøra. Hovedelva kalles Helgåa de første 44,5 km før samløp med Inna i Vuku. Herifra renner Verdalselva de siste 20 km ned til utløpet i sjøen. I øvre deler av vassdraget renner sideelvene Juldøla fra sør og Skjækerelva fra nordøst inn i Helgåa. Se **Tabell 1** for ytterligere informasjon om vassdraget.



Figur 1. Oversiktskart over nedre deler av Verdalselva hvor de seks bekkene der merkning-gjenfangst undersøkelsene er gjennomført.

Tabell 1. Sentrale data for Verdalselva og sidebekkene som er med i denne studien (Berger, H.M. et al., 2007; Lakseregistret.no, 2019; NVE, 2002).

Elv/ vassdrag	Vassdragsnr	Nedbørfelt	Anadrom strekning	Marin grense	Areal inkludert tørrfall (anadrom strekning)	Midlere vannføring
		Km ²	km	Moh.	m ²	M ³ /s
Verdalselva	127.Z	1468	84	185	33777180	52,43
Brokskitbekken	127-67-3666	2,75	1,2	-	-	-
Korsådalsbekken	127-67-3660	2,81	0,7	-	-	-
Follobekken	127-67-3636	6,38	2,8	-	-	-
Bjørkbekken	127-67-3643	5,29	1,8	-	-	-
Skjørdalsbekken	127-67-3644	7,38	3,9	-	-	-
Rossvollbekken	127-67-3662	5,23	2,3	-	-	-

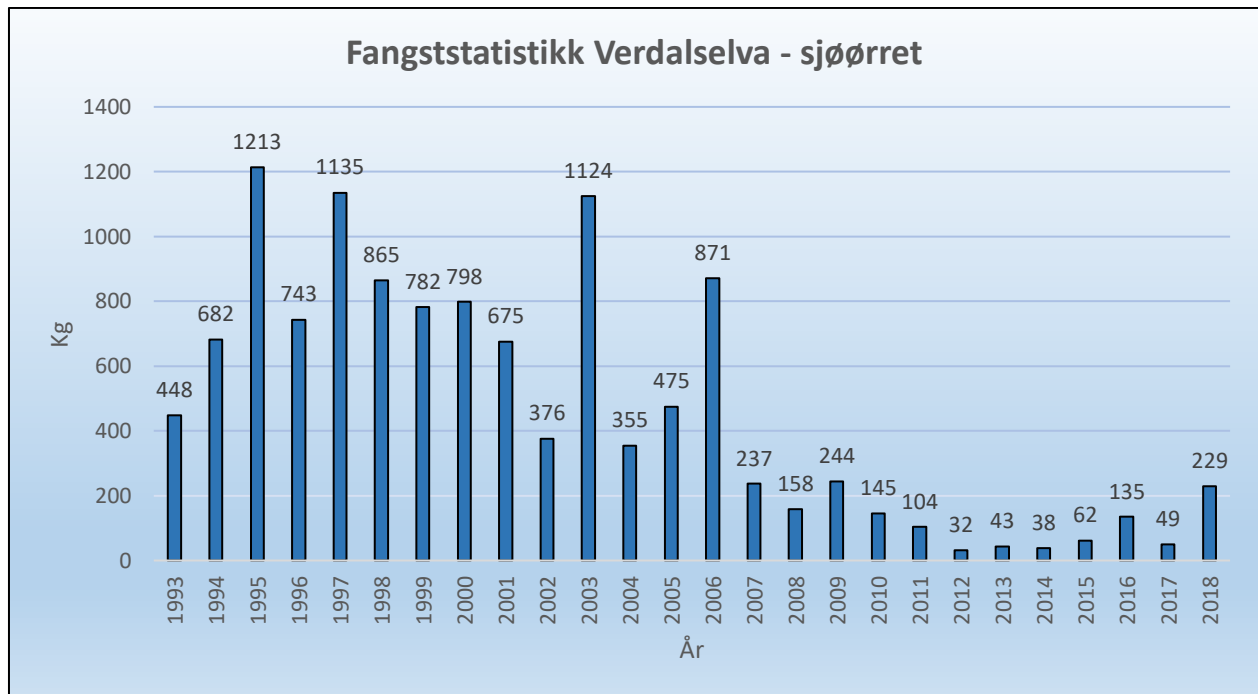
Den anadrome strekningen av hovedelva har en total lengde på om lag 53 km opp til Kløftåsfossen. Opprinnelig var anadrom strekning opp til Granfossen. Her ble det i 1990 bygget en fisketrapp som forlenget anadrom strekning med 19 km. Sideelva Juldøla er lakseførende i 2,5 km opp til Storfossen. Skjækerelva er lakseførende 350 meter opp til Skjækerfossen og Inna er lakseførende om lag 2 km opp til Dillfossen (Berger, H.M. et al., 2007). I tillegg drenerer 30 bekker ut i hovedelva nedstrøms Granfossen og som er tilgjengelige oppvekst- og gyteområder for laks og sjøørret (Hol, 2018).

Verdalsvassdraget er ett av totalt 52 vassdrag i Norge som har fått status som nasjonalt laksevassdrag (Miljødirektoratet, 2019) innenfor ordningen om nasjonale laksevassdrag og nasjonale laksefjorder (Anon, 2006). Dette innebærer at vassdraget er gitt status som et spesielt viktig laksevassdrag i nasjonal sammenheng og er omfattet av beskyttelsesregimet mot skadelige inngrep og aktiviteter som for eksempel fiskeoppdrett, vannkraftutbygging, industri- og landbruksforurensing og inngrep i nærliggende fjordområdene (St.prp. nr. 32, 2006-2007). Verdalsvassdraget er ikke regulert for vannkraftformål med unntak av et lite kraftverk i Volengbekken ved Ulvilla (Berger, H. M. et al., 2007), som har liten betydning for vannføringen i vassdraget.

I øvre deler av vassdraget er landskapet åpent og har viddepreg, før det drenerer gjennom v-formede daler i øvre deler av Helgåa. Her finnes fosser og stryk med sterile dalsider som gir landskapselementer med stor verdi (NVE, 2009). Hoveddelen av Verdalsvassdraget ligger under den marine grensen (185 moh) (Berger & Bremset, 2011) og drenerer gjennom et svært jordbrukspåvirket landskap

I Miljødirektoratets kategorisystem er sjøørretbestanden i Verdalsvassdraget kategorisert som redusert (Lakseregistret.no, 2019), uten at årsak til dette er anført. Bestandstilstanden for laks er kategorisert som svært dårlig. Som årsak til denne tilstanden er lakselus anført til å ha en moderat effekt og arealinngrep og overbeskatning til å ha en liten effekt. Sportsfiske er tilgjengelig ved kjøp av fiskekort organisert av grunneierne i vassdraget. Laksefangstene er større enn fangstene av sjøørret.

Fangstene av sjøørret i sportsfisket i hovedelva har variert mellom 32 kg (2012) og 1213 kg (1995) i perioden 1993 til 2018 (**Figur 2**). Fangstene i perioden viser en markert nedgang, men med store variasjoner mellom år. Fangstene av sjøørret består i all hovedsak av fisk fra 1-3 kg.



Figur 2. Fangststatistikk for sjøørret i Verdalsvassdraget i perioden 1993 – 2018 (SSB, 2019). Siden 2009 har sjøørreten vært fredet i vassdraget og ved fangst av arten under laksefiske har fang og slipp vært påbudt.

I den anadrome delen av vassdraget dominerer laks fiskesamfunnet. I tillegg finnes ørret, trepigget stingsild (*Gastersoteus aculeatus*), skrubbe (*Platichthys flesus*) og ål (*Anguilla anguilla*) i nedre deler av vassdraget. Ovenfor lakseførende strekning finnes naturlige bestander av stasjonær ørret, røye (*Salvelinus alpinus*) og lake (*Lota lota*) (Berger, H. M. et al., 2007). I 2004 ble det påvist kanadisk bekkerøye (*Salvelinus fontinalis*) i Garptjønna i Verdalsvassdraget (Berger, H. M. et al., 2007). Ørekyte (*Phoxinus phoxinus*), som også er en introdusert art til vassdraget har blitt påvist ved flere anledninger under elfiske (Berger, H. M. et al., 2007; Berger & Bremset, 2011). Ørekyta stammer trolig fra utsetninger i Innvassdraget (Berger, H. M. et al., 2007).

5. Materiale og metoder

5.1 Studiebekkenene

Et utvalg av seks bekker innenfor en rekkevidde på 5,4 km med utspring i Verdalselva ble valgt ut i likhet med Nese (2019). Det vil si tre på nordsiden av elva og tre på sørsiden. Ørret i alle studiebekkenene har muligheter for å vandre ut i hovedelven, samt mellom bekkene.

Samtlige bekker er lokalisert under marin grense og renner gjennom et sterkt påvirket kulturlandskap med marine avsetninger. Bekkene ble delt inn i source- og sink grupperinger av Nese (2019). Den samme inndelingen av bekker videreføres i denne studien. Inndelingen av source- og sink populasjoner er basert på estimer av tettheter av ungfisk ved tidligere studier (Hol, 2018; Vårhus, 2016). Tre av bekkene ble gruppert i source-kategorien basert på høye tettheter av ungfisk ($>75,5$ ind/100m²), mens de tre øvrige bekkene ble kategorisert som sink basert på lave tettheter ($<26,27$ ind/100m²) (Se vedlegg for tettheter fra 2015 og 2017).

Følgende bekker inngår i studiet som source- og sinkbekker:

Source bekker: Follobekken, Bjørkbekken og Skjørdalsbekken

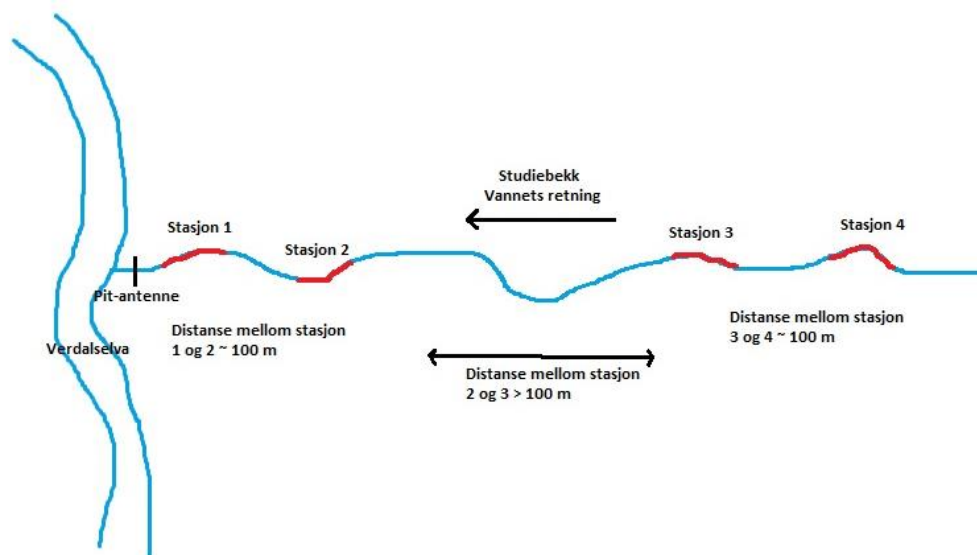
Sink bekker: Broskitbekken, Korsådalsbekken og Rossvollbekken

5.2 Valg av el-fiskestasjoner

Plassering av elfiskestasjonene var de samme som ved studier i 2015 (Vårhus, 2016), 2017 (Hol, 2018) og 2018 (Nese, 2019; Richenberg, 2019) (se **Tabell 2** for oversikt). Målet var å ha fire stasjoner innad i hver bekk, men på grunn av stor forskjell i lengde på bekkene ble det anlagt seks stasjoner i Skjørdalsbekken, tre i Korsådalsbekken, tre i Broskitbekken og to i Rossvollbekken. Stasjonene ble anlagt parvis hvor avstanden dem imellom var ca. 100 meter. Stasjon 1 og 2 ble anlagt nært bekkens utspring i hovedelva, mens stasjon 3 og 4 ble anlagt i øvre deler av anadrom streking mer enn 100 meter fra stasjon 2. Stasjonene ble anlagt slik for å undersøke småskala vandring mellom parvise stasjoner og storskala vandring innenfor i bekken. PIT-antennen ble plassert i munningen for å undersøke inn- og utvandring i bekken (se **Figur 3** for illustrasjon av studiesystem).

Tabell 2. Geografisk beliggenhet av el-fiskestasjoner i de seks sidebekkene angitt med koordinater oppgitt i UTM32.

Bekk	Stasjon	Start		Slutt		Avstand til munning
		x	y	x	y	
Bjørkbekken	1	628257	7073655	628264	7073604	40 m
	2	628339	7073526	628344	7073483	220 m
	3	628301	7073437	628305	7073409	350 m
	4	628320	7073345	628329	7073282	480 m
Broskitbekken	1	625113	7076052	625091	7076098	40 m
	2	625079	7076146	625063	7076187	150 m
	3	625206	7076536	625228	7076588	560 m
Follobekken	1	628436	7074095	628443	7074130	250 m
	2	628502	7074227	628512	7074275	400 m
	3	628551	7075393	628517	7075412	1980 m
	4	628501	7075530	628504	7075570	2110 m
Rossvollbekken	1	625916	7075459	625945	7075422	162 m
	2	626012	7075337	626027	7075298	295 m
Skjørdalsbekken	1	626351	7074402	626376	7074370	846 m
	2	626468	7074343	626510	7074340	968 m
	3	626565	7074209	626532	7074176	1190 m
	4	626514	7074048	626522	7074015	1390 m
	5	627727	7073000	627697	7072955	3160 m
	6	627617	7072875	627611	7072836	3345 m
Korsådalsbekken	1	626455	7076048	626489	7076098	65 m
	2	626492	7076319	626504	7076333	390 m
	3	626460	7076407	626416	7076448	500 m



Figur 3. Illustrasjon av studiesystem med parvise stasjoner. Plassering av PIT-antenne angitt som svart strek i munning av bekken.

5.3 Elektrisk fiske

Det ble foretatt elektrisk fiske for merking og gjenfangst av fisk ved tre anledninger i 2019; i mai, august og i november. Elektrisk fiske ble gjennomført etter standardisert metode beskrevet av Bohlin et al. (1989).

Det ble brukt to typer elektrisk fiskeapparat under feltarbeidet, det vil si type TERIK FA-4 og GeOmega FA-4 35-70 Hz, pulsed-DC. Begge er apparat fra Terik Technology. Innstillinger på det til enhver tid anvendte apparat ble satt til fiskestørrelse liten, altså lav spenning og høy frekvens. Strømspenning under bruk av apparat TERIK FA-4 ble satt til auto, mens ved bruk av GeOmega ble strømspenning regulert manuelt slik at det ble oppnådd et strømfelt på ca. 1,0 A. Det ble brukt sirkulær el-fiskehåv type liten og anodering type liten. El-fisket ble utført av et lag på minimum to personer. Merke-gjenfangstrunde i mai ble utført av to lag for opplæring og effektivisering av feltarbeid. Under alt annet feltarbeid var undertegnede alltid primærfisker (bærer av apparat) ved alle omganger på hver stasjon. Elfiskeerfaringen til primærfisker kan anses som vesentlig da elfiske var en sentral metodisk del av primærfisker sin bacheloroppgave (Dahlen Lund, 2018). Assistent fungerte som bøttebærer og ekstra håvmann under det elektriske fiske.

5.3.1 Tetthetsfiske

I august 2019 ble det foretatt elektrisk fiske for tetthetsestimering av ørret etter standardisert metode (Bohlin et al., 1989; Forseth & Forsgren, 2008). Alle stasjonene ble overfisket tre ganger, med unntak av Rossvollbekken stasjon 1 og 2 og Follobekken stasjon 4 hvor det ble fanget svært lite fisk i første fiskerunde under gode elfiskeforhold. Mellom hver fiskeomgang var det et opphold på 30 minutter. Elektrisk fiske ble gjennomført under gode elfiskeforhold ved alle stasjoner (oppholdsvær, vindstille, liten vannføring og god sikt). Mellom hver omgang ble antall og lengde av hver fisk målt. All fisk ble målt i full lengde (TL) fra snute til halefinne når fisken lå naturlig utstrakt. Fisken ble holdt i bøtter med friskt vann helt til tredje fiskerunde var ferdigfisket, før de igjen ble sluppet tilbake i bekken.

Fiskematerialet er delt inn i 0+ og 1+ basert på vurderinger fra lengdefordelingene i hver bekk. Typisk ble yngel <7 cm satt til å være 0+, men dette varierte noe fra bekk til bekk. Fisk estimert til å være eldre enn >1+ ble utelukket fra datamaterialet da det utgjorde en svært liten andel. Resultatene fra elfiske er estimert etter Zippins utfiskingsmetode (Zippin, 1958) der fisketettheten og fangbarheten beregnes ut fra reduksjon i antall fisk fanget i hver fiskeomgang. Presisjon på bestandsestimater avhenger i stor grad av bestandsstørrelse og fangbarhet (Forseth & Forsgren, 2008). Om antallet fisk fanget i andre eller tredje fiskeomgang overstiger antallet fisk fanget i omgangen før, vil Zippins metode gi usikre tall (konfidensintervallet er større enn tetthetsestimater). For Follobekken stasjon 1 og Skjørdalsbekken stasjon 1 ble antall 1+ fanget i fiskeomgang en og fiskeomgang tre omrokkert ved under estimering. Dette ble gjort å gjøre det mulig for modellen og utregne et tetthetsestimater.

5.4 PIT-telemetry

«PIT» står for Passive integrated transponder. Et PIT-merke er en elektronisk microchip som er innkapslet i biokompatibelt glass og varierer i størrelser vanligvis mellom 12 og 23 millimeter (Gibbons & Andrews, 2004). Hvert merke er kodet med et unikt identifikasjonsnummer som kan leses av ved bruk av en detektor/antenne. Detektoren danner et elektromagnetisk felt som aktiverer PIT-merket og sender tallkoden tilbake (Gibbons & Andrews, 2004). Signalet som sendes mellom detektor og PIT-merke penetrerer is, steiner, treverk og vann, og kan ha en rekkevidde opptil 90 cm (23 mm PIT-merke) (Linnansaari et al., 2007).

PIT-telemetri har utviklet seg til å bli en svært vanlig metode for overvåking i økologiske studier siden introduksjon på 1980-tallet, spesielt i undersøkelser i vann (Gibbons & Andrews, 2004; Linnansaari et al., 2007). Ombredane et al. (1998) fant at metoden var en pålitelig teknikk for å analysere vandring og populasjonsdynamikk hos ørret.

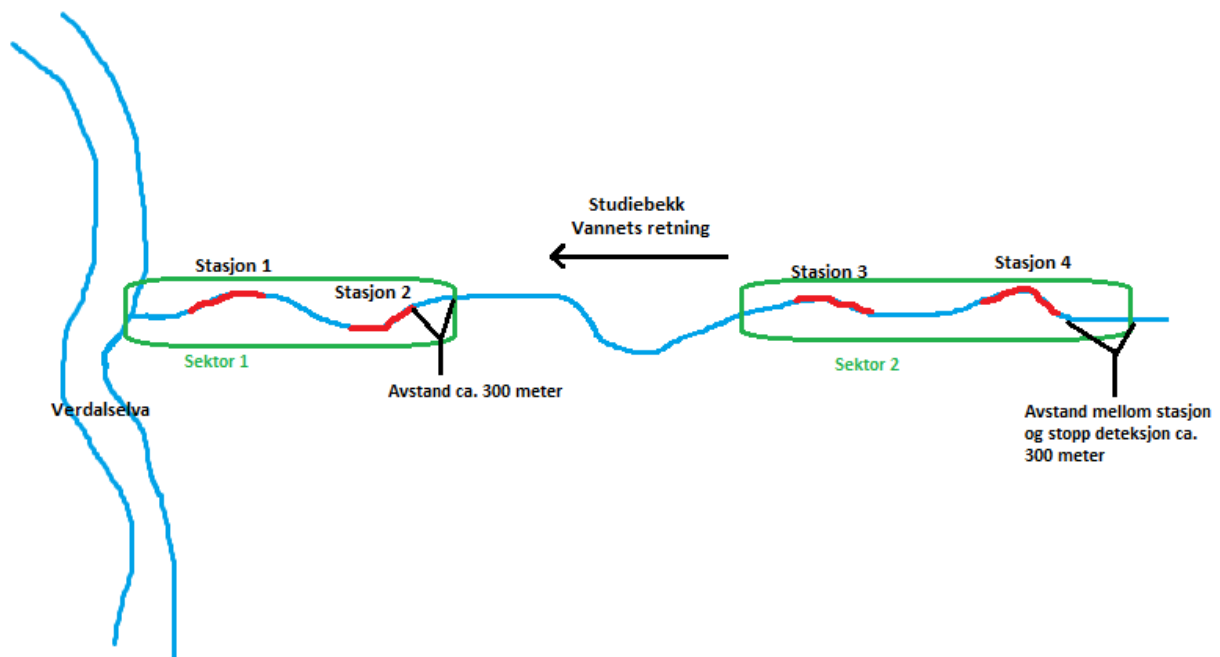
5.4.1 Stasjonære -og bærbar PIT-antenne

I denne studien ble det brukt PIT-utstyr fra Oregon RFID (<https://www.oregonrfid.com/>). PIT-antennene av type LF HDX RFID Multi-antenna reader, ISO 11784 i to av bekkene (Follobekken og Brokskitbekken), samt antenner av type ORSR LF HDX RFID long range single antenna PIT tag reader, IOS 11784 i de øvrige bekkene (Bjørkbekken, Skjørdalsbekken, Rossvollbekken og Korsådalsbekken). Antennene ble plassert rett oppstrøms munningen i hver bekk hvor antennekabel ble montert i en horisontal sløyfe på tvers av bekkbredden, og sikret med steiner og treverk. Antennekabelen var en 2,5 mm² kobberkabel (høytalerkabel) som ble montert i dobbelsløyfe og lengden på sløyfen varierte fra 8-12 m mellom bekkene. Antenneboksen ble drevet av et 12 volt bilbatteri (AGM 120 Ah) som begge ble lagt i en vanntett plastkasse i trygg avstand fra bekkeløp i tilfelle flom. Antennenes tuner-boks (ATC Auto Tuner, Oregon RFID) ble hengt opp i et tre like ved plastkasse, beskyttet av plast mot regnvær og fukt. For oppladning av 12 volts batteri ble det koblet opp et solcellepanel ved hver antenne, som ble satt på et solrikt sted maksimalt 20 meter fra plastbeholderen (solcellepanel 85Watt, Sunenergy).

For å kartlegge bevegelse mellom stasjoner innen bekk (samt registrere gjenganger i stasjonene) ble det også brukt en bærbar antenne av type Oregon RFID portable backpack reader (ORSR LF HDX RFID long range single antenna PIT tag reader, IOS 11784 + Mobile Reader Kit). Denne ble brukt ved tre feltperioder, det vil si i august og oktober 2019, samt i januar 2020. I tillegg gjennomførte Nese (Nese, 2019) en feltrunde med bærbar antenne januar 2019.

Søk etter PIT-merket fisk med bærbar antenne ble startet i hovedelva ved bekkens utløp i hovedelva, for så å bevege seg oppstrøms bekken. Total bekkbredde, inkludert tørrfall ble scannet med bærbar antenne inntil stopp for anadrom strekning eller til ca. 300 – 400 meter oppstrøms øverste elfiskestasjon. Dette med unntak for Skjørdalsbekken og Follobekken. Grunnet stor avstand mellom øverste og nest øverste stasjonspar ble kun områder mellom 300

m oppstrøms nest øverste stasjonspar og 300 m nedstrøms øverste stasjonspar ikke scannet i disse bekkene. Se **Figur 4** for illustrasjon.



Figur 4. Illustrasjon for bruk av bærbar antenne i Skjørdalsbekken og Follobekken.

Vandring mellom bekker ble detektert ved fangst under elfiske, ved bruk av bærbar antenne og med stasjonære antenner. Lokasjon for merking og gjenfangst fant i mange tilfeller sted et godt stykke oppstrøms bekkeutløp. Presentasjon av vandringsdistanser (kap. 6.4) viser derfor et minimumsbilde av vandringsdistanser da det kun er tatt høyde for forflytning fra en bekk til en annen.

5.4.2 Håndtering og PIT-merking av fisk

All fisk som ble fanget ved elektrisk fiske ble scannet for deteksjon av PIT-merkede individer ved bruk av en detektor type Regon RFID. Gjenfangster og fisk <60 mm gaffellengde (FL) ble ikke merket, men kun målt ved lengde. Umerket fisk >60 mm (FL) fikk implantert et PIT-merke i bukhalen.

Fisk i merkbar størrelse ble bedøvet i en bønne med en blanding av Benzokain og vann (3 ml/10L). Bedøvet fisk fikk så et 2-3 mm langt snitt i buken ved spissen av høyre brystfinne, litt ved siden av midtlinja under buken, ved bruk av skalpell. PIT-merket ble først dyppet i to

forskjellige beholdere, en med sprit og en med sårdesinfeksjons-midlet klorheksidin for å unngå infeksjon ved inngrepet. PIT-merket ble deretter skjøvet inn i bukhulen på fisken. Merket fisk ble lagt tilbake i bøtte med friskt vann for oppvåkning, for så å slippes tilbake i bekken. Fisk med FL >60 og <120 mm fikk implantert et 12 mm half duplex PIT merke (12,0 mm x 2,12 mm HDX ISO 11784/11785, read-only, air weight 0,1 g), mens fisk FL >120 mm ble merket med 23 mm PIT-merke (23,0 mm x 3,65 mm HDX ISO 11784/11785, read only, air weight 0,6 g).

Både laks og ørret ble PIT-merket under feltarbeidet, men svært lite av fangstmaterialet bestod av laks, og vil derfor bli utelukket i denne studien. Merketillatelse var på forhånd innvilget fra Mattilsynet (FOTS id 15487).

5.5 Data analyser

Valg av modell ble basert på Akaike's informasjonskriterier (AIC) (Akaike, 1974), hvor modellen som forklarer mesteparten av variasjon med færrest parameter har det beste utfallet. Alle datasett ble bearbeidet i Excel før de ble importert til statistiske programvarer i R Studio og MARK. Deler av datasettet ble bearbeidet i ArcMap før videre bearbeiding i Excel.

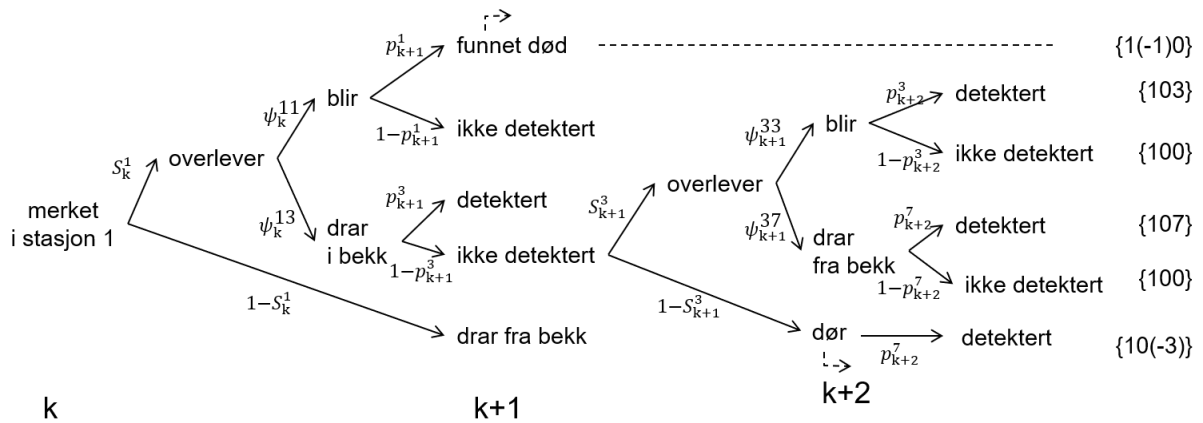
5.5.1. Merking-gjenfangstanalyser (CMR)

Fangst-merking-gjenfangstdataene ble analysert i programvare MARK versjon 9.0 (White & Burnham, 1999). Dataene besto av ti fangs-gjenfangstomganger ($k_{max} = 10$, der k =gjenfangsomgang). Disse ble definert av de ordinære gjenfangsrundene ved elfiske og bærbar antenne, samt at perioder imellom disse rundene ble definert som gjenfangsrunder for de stasjonære PIT-antennene. Disse dataene ble diskretisert til fiksert midt-dato (se Haugen et al. (2007) for tilsvarende tilnærming). De ti gjenfangstrundene utgjorde følgende datoer: 02.06.2018, 28.08.2018, 04.11.2018, 25.01.2019, 30.06.2019, 02.08.2019, 03.09.2019, 02.10.2019, 03.11.2019, 10.01.2020. Hvis en fisk ble gjenfanget i annen lokalitet ved to eller flere anledninger i samme runde, ble den flyttet over til neste runde for å få med at den hadde lagt ut på vandring. Da fokus for oppgaven først og fremst var innrettet mot forflytninger/migrasjon og overlevelse ble en såkalt multistate-tilnærming valgt der parametriseringen fulgte en Conditional Arnason-Schwarz-modellstruktur (CAS) (Arnason, 1972; Arnason, 1973; Schwarz et al., 1993). Denne modelltilnærmingen estimerer tre parametertyper: sannsynlighet for gjenfangst/deteksjon (p), overlevelse (S) og vandring

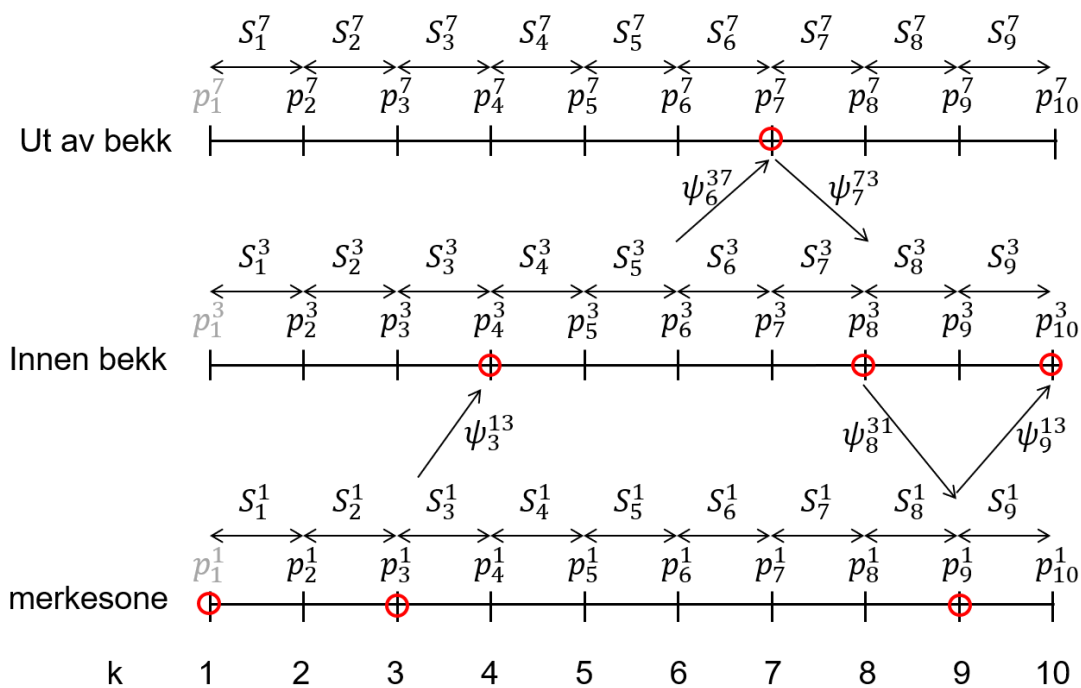
mellom stasjoner (ψ). Jeg skilte mellom tre tilstander (states) der to utgjorde ulike vandringstyper, innen bekk og ut av bekk, og en siste tilstand som tilsvarte at fisken ble igjen i samme stasjon i bekken fra en runde til den neste (**Figur 5**). Disse tre tilstandene ble gitt kodene 1 for «blir igjen», 3 for «vandrer mellom stasjoner innen bekk» og 7 «vandret ut av bekk». Det ble satt sammen individuelle deteksjonshistorier bestående av en tallrekke med ti tall (ett tall for hver runde) der "0" ble lagt inn dersom individet ikke ble detektert i den aktuelle runden. For eksempel vil en deteksjonshistorie som "0010337000" betyr at individet ble merket i runde 3 og gjenfanget på annen stasjon innen samme bekk som den ble merket i runde 5 og 6 og til slutt observert utvandrende fra bekken i runde 7. Selv om "0" i runde 4 indikerer manglende deteksjon bekreftes senere at individet fortsatt er i live, men 0ene etter runde 7 kan bety at fisken enten er død eller ikke tilgjengelig for deteksjon etter utvandring. I Figur 6 er det vist parametriseringen av en annen deteksjonshistorie (**Figur 6**). I tillegg til informasjon om hvert enkelt individs deteksjonshistorie ble det lagt til info om bekketilørighet ved merking (som dummy-variabel) og individkovariatet lengde ved merking. All denne informasjonen ble lagt inn i ei text-fil som ble importert til programmet MARK (se Vedlegg 3).

De ulike parameterne (p , S og ψ) ble estimert i MARK ved hjelp av maximum-loglikelihood-metoden. Alle parameterne kan i utgangspunktet modelleres som tids- og gruppeavhengige (f.eks. bekk eller source-sink) samt funksjon av omgangsspesifikke kovariater (f.eks. vannføring eller temperatur) eller individkovariater (f.eks. størrelse). Grunnet mangelfull tilgang på omgangsspesifikke kovariater ble ikke dette utført i denne oppgaven, men individstørrelse ble tilpasset der dette var av interesse (se hypoteser).

En rekke kandidatmodeller for vandring og overlevelse ble tilpasset og gjenstand for modellseleksjon basert på AICc (Anderson, 2008; Lebreton et al., 1992).



Figur 5. Skjebnediagram med tilhørende deteksjonshistorier for en tre-rundesekvens av CAS-data. De respektive CAS-parameterne er angitt ved hver prosess (piler). Minustegn i deteksjonshistoriene betyr at disse høyresensoreres (det vil si data brukes fram til og med dette tidspunktet og ekskluderes etter).



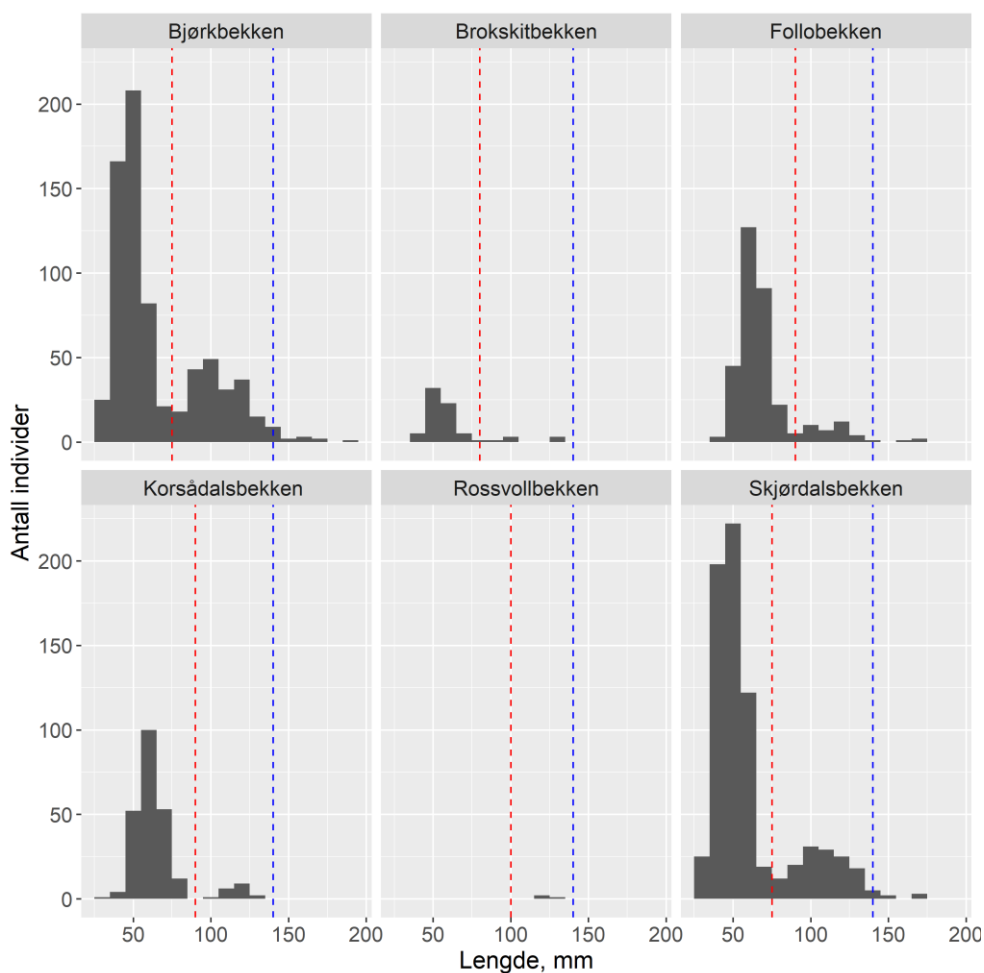
Deteksjonshistorie: 1013007313

Figur 6. Parametriseringsfigur for et eksempel av deteksjonshistorie (oppgitt nederst i figuren) under parameteriseringen brukt i de seks studiebekkene til Verdalselva i 2018-2020. Røde ringe angir gjengfangst/deteksjon. De aktuelle parameterestimatene for forflytning (ψ) er oppgitt kun for eksempelets forløp for å forenkle framstillingen.

6. Resultater

6.1 Lengdefordeling

Under elfiske i august 2019 ble det totalt fanget 2243 ungfisk av ørret. Lengdefordelingene (**Figur 7**) viser tre årsklasser av ørret (0+, 1+, 2+), altså fisk som har hatt én til tre vekstsesonger. Det holdes for mulig at aldersgruppe 2+ også kan omfatte eldre individer enn 2+. Grense for lengdefordeling mellom 0+ og >0+ ble satt til 7 cm (Bjørkbecken, Skjørdalsbekken og Brokskitbekken) og 9 cm (Korsådalsbekken, Follobekken) total lengde (TL). Årsklassegrense mellom 1+ og >1+ ble satt til 14 cm i alle bekkene.

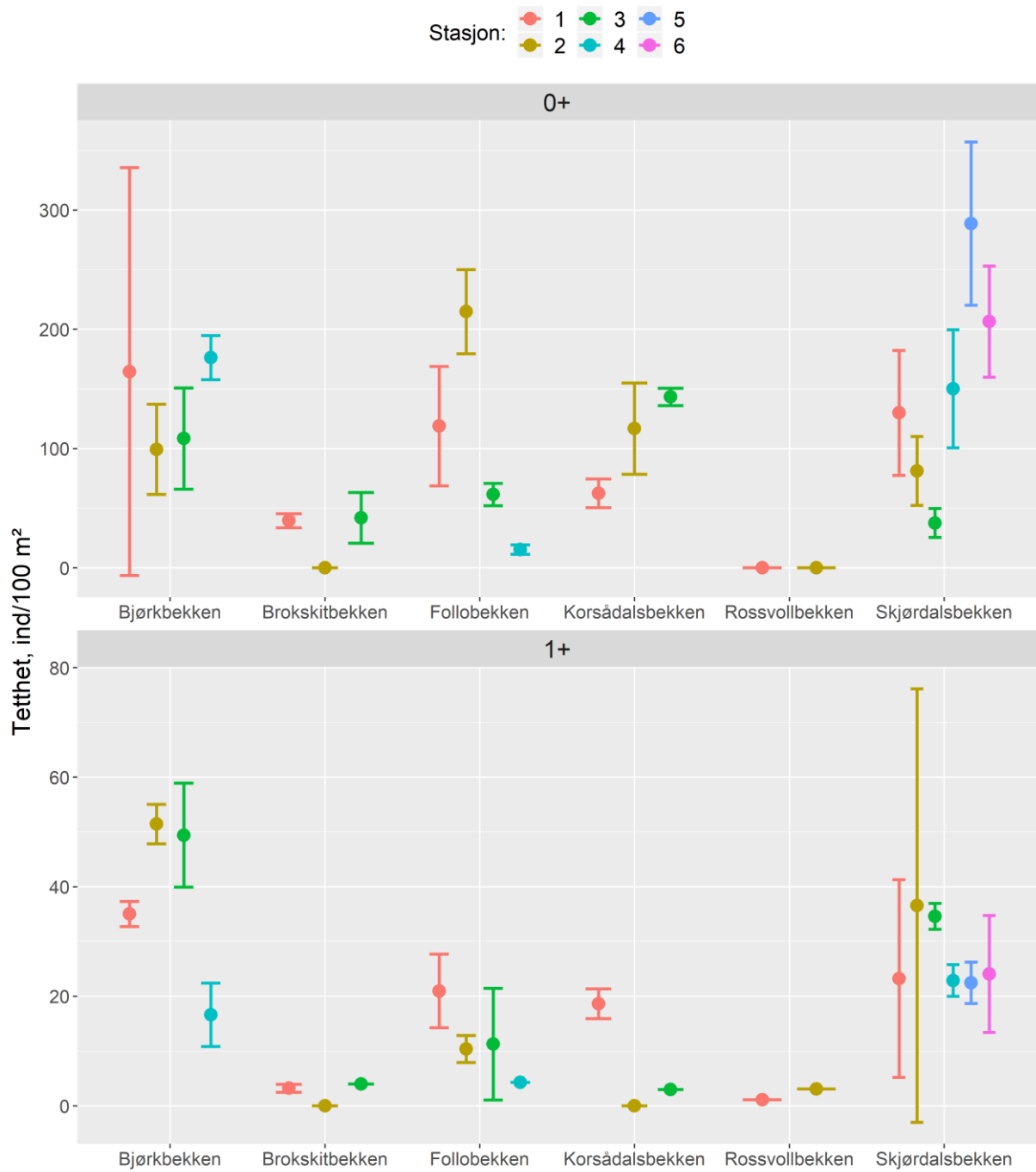


Figur 7. Lengdefordelingsfrekvens for ørret i studiebekkene i august 2019. Rød strek angir grense mellom 0+ og 1+, mens blå strek angir grense mellom 1+ og >1+.

6.2 Tetthetsestimater

Det ble funnet 0+ av ørret på alle stasjoner med unntak av Brokskitbekken stasjon 2 og Rosvollbekken stasjon 1 og 2 (**Figur 8**). Skjørdalsbekken hadde jevnt over de høyeste tetthetene av årsyngel ørret, hvor stasjon 5 hadde den høyeste tettheten av alle stasjoner med 288 ind/100m². Bjørkbekken og Follobekken fulgte deretter med de nest høyeste tetthetene av årsyngel med tettheter rundt 200 ind/100m², men med stor variasjon mellom stasjonene. Korsådalsbekken hadde tettheter mellom 50 og 150 ind/100m², mens Brokskitbekken og Rossvollbekken hadde de laveste tetthetene av årsyngel.

Det ble funnet ettåringer (1+) på alle stasjoner, men unntak av Brokskitbekken stasjon 2 og Korsådalsbekken stasjon 2. Bjørkbekken hadde de høyeste tetthetene av ettåringer (1+) med tettheter varierende mellom 16 og 51 ind/100m². Skjørdalsbekken hadde tettheter mellom 22 og 36 ind/100m². Follobekken hadde tettheter varierende mellom 10 og 20 ind/100m², mens Korsådalsbekken, Brokskitbekken og Rossvollbekken hadde de laveste tetthetene av ettåringer med tettheter under 20 ind/100m².



Figur 8. Tetthet (antall fisk pr 100 m²) hos yngel (0+) og ettåringer (1+) av ørret på hver elfiskestasjon i studiebekkene i august 2019. Vertikal linje angir 95 % konfidensintervall. Merk ulike verdier på y-akse for 0+ og 1+.

6.3 Merking-gjenfangstanalyser (CAS-modeller)

Det ble totalt fanget 2658 ungfisk ved elfiske, fordelt på to arter; 2647 ørret og 11 laks og av disse ble 795 PIT-merket. I 2018 fanget Nese (2019) 1685 ungfisk av ørret og 13 ungfisk av laks i det samme studieområdet og av disse ble 582 PIT-merket. Totalt er det blitt fanget 4356 ungfisk av laks og ørret over to år i dette prosjektet, og av disse har 1328 ungfisk blitt PIT-merket (alder >0+, lengde 60-194 mm). Dette utgjør datamaterialet for CAS-analysene.

De ti mest støttede CAS-modellene er vist i **Tabell 3**. Den mest støttede CAS-modellen (**Tabell 4**) antyder at overlevelse responderer forskjellig til tetthet av ungfisk mellom source og sink-bekker og at gjenfangstsannsynlighet er spesifikk for hver bekk. Modellen antyder at vandring er lengsespesifikk og at den er forskjellig mellom source og sink-bekker. Modellen estimerte 21 av 21 parametere (to av parametere var fiksert) og hadde en AIC weight på 0,323 som var 3,02 Delta AICc lavere enn nest mest støttede modellen.

Tabell 3. Liste over de ti mest støttede CAS-modellene. *S* = overlevelse, *SS* = SourceSink, *density* = tetthet av ørret, *p* = gjenfangstsannsynlighet, *psi* = vandringssannsynlighet, *L* = lengde av ørret.

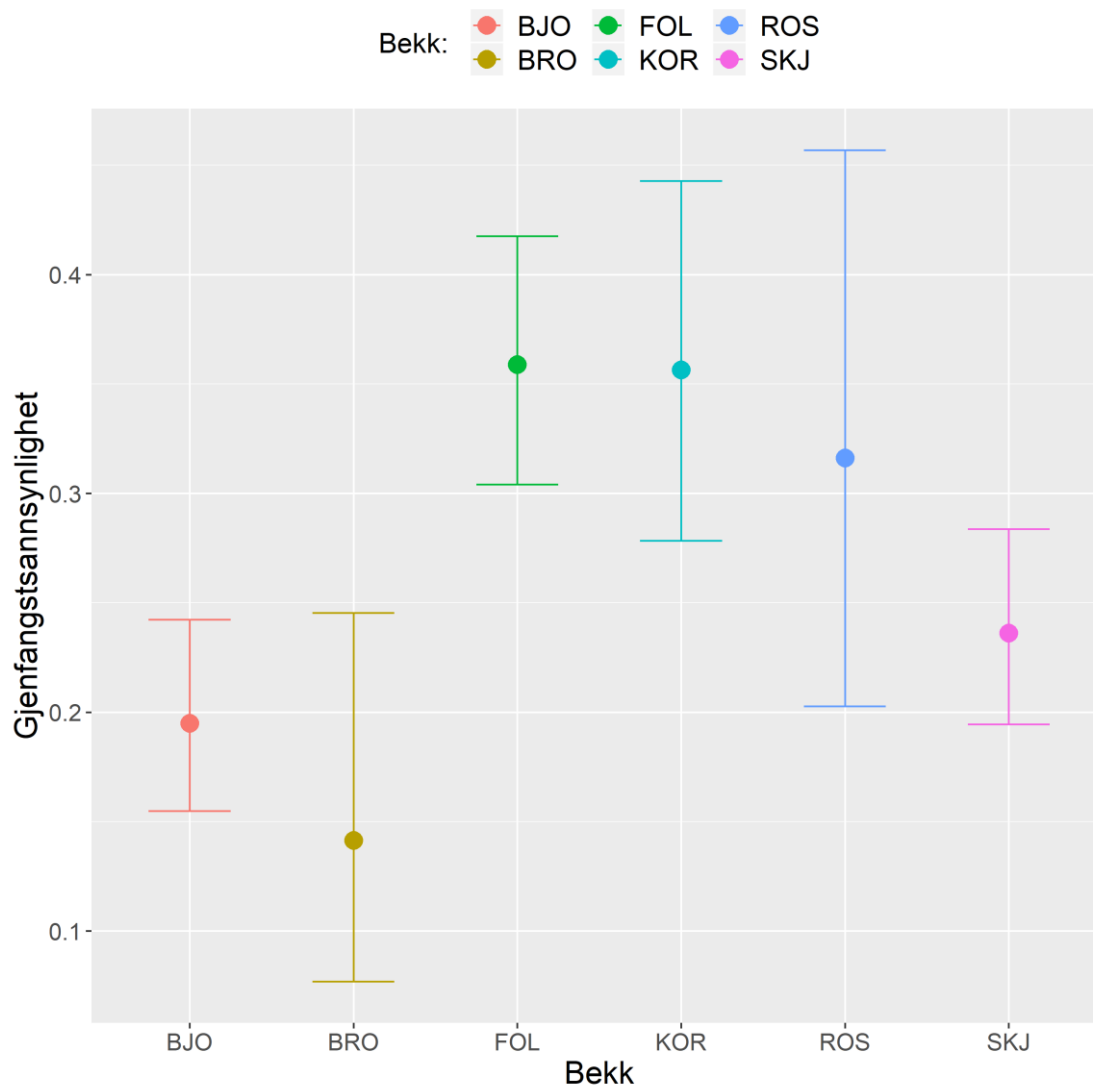
Model	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Model Likelihood	Num. Par	Deviance
{S(resSD(SS*density),LD(SS))p(bekk,LD(.))psi(1-7,3-7(SS*density+L)1-3(SS)7-1(fixed))}	4698,0245	0	0,32311	1	21	4655,4953
{S(resSD(SS*density),LD(SS))p(bekk,LD(.))psi(1-7,3-7(SS*density*L)1-3(SS)7-1(fixed))}	4701,0472	3,0227	0,19377	0,5997	23	4654,4673
{S(resSD(SS*density),LD(SS))p(bekk,LD(.))psi(1-7,3-7(SS*density)1-3(SS)7-1(fixed))}	4701,2831	3,2586	0,17221	0,533	21	4658,8023
{S(resSD(SS*density+L),LD(SS))p(bekk,LD(.))psi(1-7,3-7(SS*density+L)1-3(SS)7-1(fixed))}	4701,3029	3,2784	0,17051	0,5277	23	4654,723
{S(resSD(SS*density*L),LD(SS))p(bekk,LD(.))psi(1-7,3-7(SS*density+L)1-3(SS)7-1(fixed))}	4701,3009	3,2764	0,06279	0,1943	23	4654,6679
{S(resSD(SS*density),LD(SS))p(bekk,LD(.))psi(1-7,3-7(SS*L)1-3(SS)7-1(fixed))}	4702,1503	4,1258	0,04106	0,1271	20	4661,6695
{S(resSD(SS*density*L),LD(SS))p(bekk,LD(.))psi(1-7,3-7(SS*density*L)1-3(SS)7-1(fixed))}	4702,3829	4,3584	0,03655	0,1131	24	4653,6944
{S(res(bekk),SD(bekk),LD(bekk))p(bekk,LD(.))psi(trans(.))7-1(fixed)}	4732,047	34,0225	0	0	30	4670,9762
{S(res(bekk),SD(bekk),LD(bekk))p(bekk,LD(.))psi(trans(.))}	4734,1191	36,0946	0	0	31	4670,9762
{S(res(bekk),SD(bekk),LD(bekk))p(bekk,LD(.))psi(1-7(SS)3-7(SS)trans(.))}	4734,6781	36,6536	0	0	33	4667,384

Tabell 4. Parameterestimer for den utvalgte CAS-modellen. *S* = overlevelse, *p* = gjenfangstsannsynlighet, *psi* = vandringssannsynlighet, *Res* = gjenfanget i samme stasjon som sist detektert, *Intra* = vandret mellom stasjon i samme bekk, = *Emmigranter* = vandret ut av bekk, *1* = gjenfanget i samme stasjon som sist detektert, *3* = vandrer mellom stasjon i samme bekk, *7* = vandret ut av bekk. Parameter gruppe *Emmigranter* (*p*) ble fixed for å late som at jeg har 100 % kontroll på langtvandring. *7-1* = sannsynlighet for tilbakevandring (*psi*), ble fixed fordi jeg ikke har rettningsbestemt antenne. All fisk detektert på stasjonær antenne ble modellert som *Emmigranter*.

Type	Gruppe	SourceSink/Bekk	Parameter	Est	SE	LCL	UCL	
S	Res,Intra	Source	intercept	2.06	0.13	1.80	2.32	
S	Res,Intra	Sink	intercept	-0.03	0.20	-0.42	0.36	
S	Res,Intra	Source	slope(tetthet)	-1.40	0.47	-2.31	-0.48	
S	Res,Intra	Sink	slope(tetthet)	-1.06	0.68	-2.39	0.26	
S	Emmigranter	Source	intercept	-0.02	0.71	-1.40	1.37	
S	Emmigranter	Sink	intercept	-0.75	0.42	-1.58	0.07	
p	Res,Intra	BRO	intercept	-1.80	0.35	-2.48	-1.12	
p	Res,Intra	KOR	intercept	-0.59	0.18	-0.95	-0.23	
p	Res,Intra	FOL	intercept	-0.58	0.13	-0.83	-0.33	
p	Res,Intra	ROS	intercept	-0.77	0.31	-1.37	-0.17	
p	Res,Intra	SKJ	intercept	-1.17	0.13	-1.42	-0.93	
p	Res,Intra	BJO	intercept	-1.42	0.14	-1.70	-1.14	
p	Emmigranter	Source&Sink	intercept	0.00	0.00	0.00	0.00	fixed
psi	1-3	Source	intercept	-0.57	0.20	-0.97	-0.18	
psi	1-3	Sink	intercept	-0.80	0.12	-1.04	-0.55	
psi	1-7,3-7	Source	intercept	-3.33	0.23	-3.79	-2.88	
psi	1-7,3-7	Sink	intercept	0.43	0.41	-0.36	1.23	
psi	1-7,3-7	Source	slope(tetthet)	1.05	0.51	0.04	2.05	
psi	1-7,3-7	Sink	slope(tetthet)	-3.45	1.78	-6.94	0.03	
psi	1-7,3-7	Source&Sink	slope(lengde)	0.18	0.10	-0.01	0.37	
psi	3-1	Source&Sink	intercept	-1.17	0.27	-1.70	-0.63	
psi	7-1	Source&Sink	intercept	0.00	0.00	0.00	0.00	fixed
psi	7-3	Source&Sink	intercept	0.42	0.68	-0.91	1.76	

6.3.1 Gjenfangstssannsynlighet (p)

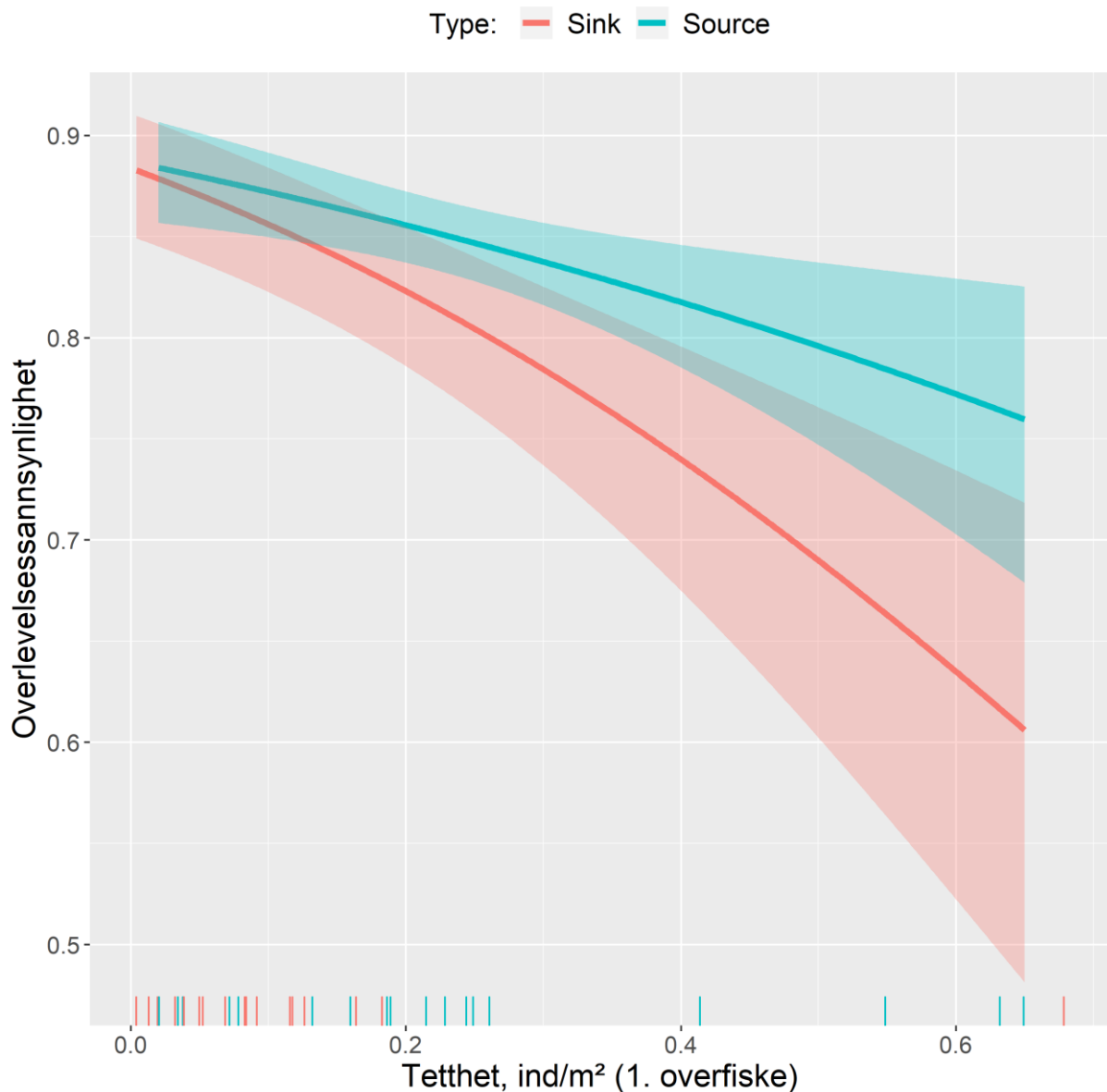
Gjenfangstssannsynligheten i den mest støttede CAS-modellen er vist i **Figur 9** og viser sannsynligheten for gjenfangst for PIT- merket ørret i hver bekk. Prediksjonen viser at merket ørret i Follobekken og Korsådalsbekken hadde den høyeste sannsynligheten for å bli gjenfanget (ca. 0,35) og at Broskitbekken hadde lavest sannsynlighet for gjenfangst (ca. 0,15).



Figur 9. Predikert plot med 95 % konfidensintervall av gjenfangstssannsynlighet for hver bekk basert på den mest støttede CAS-modellen i **Tabell 4**.

6.3.2 Overlevelsessansynlighet (S)

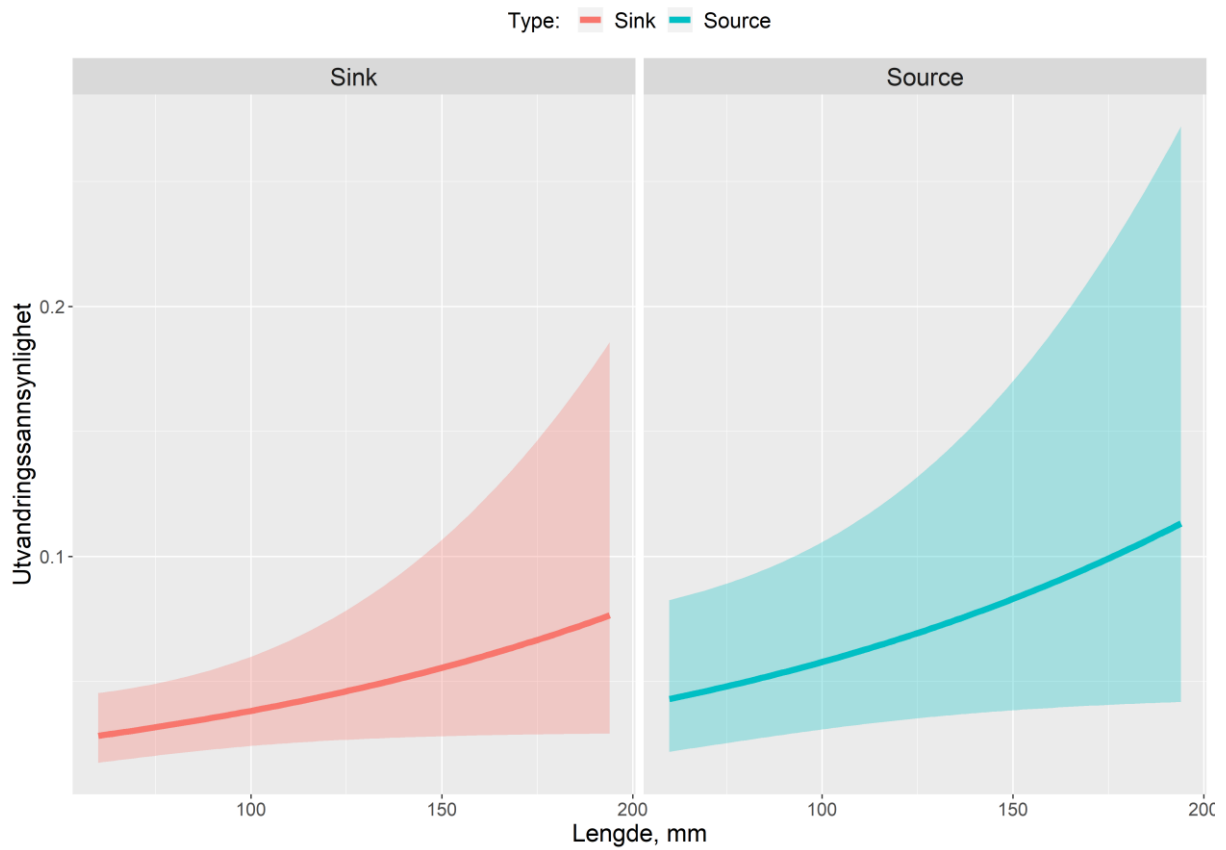
Den utvalgte CAS-modellen estimerte at hos både source og sink-bekkene var sannsynligheten for å overleve negativt korrelert med fisketetthet (**Figur 10**). For en gitt fisketetthet ble overlevelsen estimert til høyere hos fiskene i source-bekkene enn i sink-bekkene (f.eks. for tetthet på 0,3 ind/m² ble overlevelse estimert til 0,78 og 0,83 hos hhv sink og source).



Figur 10. Predikert månedlig overlevelsessansynlighet som funksjon av ungfisketetthet (antall ind/m² i første fiskeomgang) og om fiskene kommer fra source eller sink-bekker. Prediksjonene er estimert fra den mest støttede CAS-modellen presentert i **Tabell 4** Semitransparante bånd utgjør 95 % konfidensintervall. Vertikale streker på innsiden av x-aksen angir tettheter ved hver fiskeomgang.

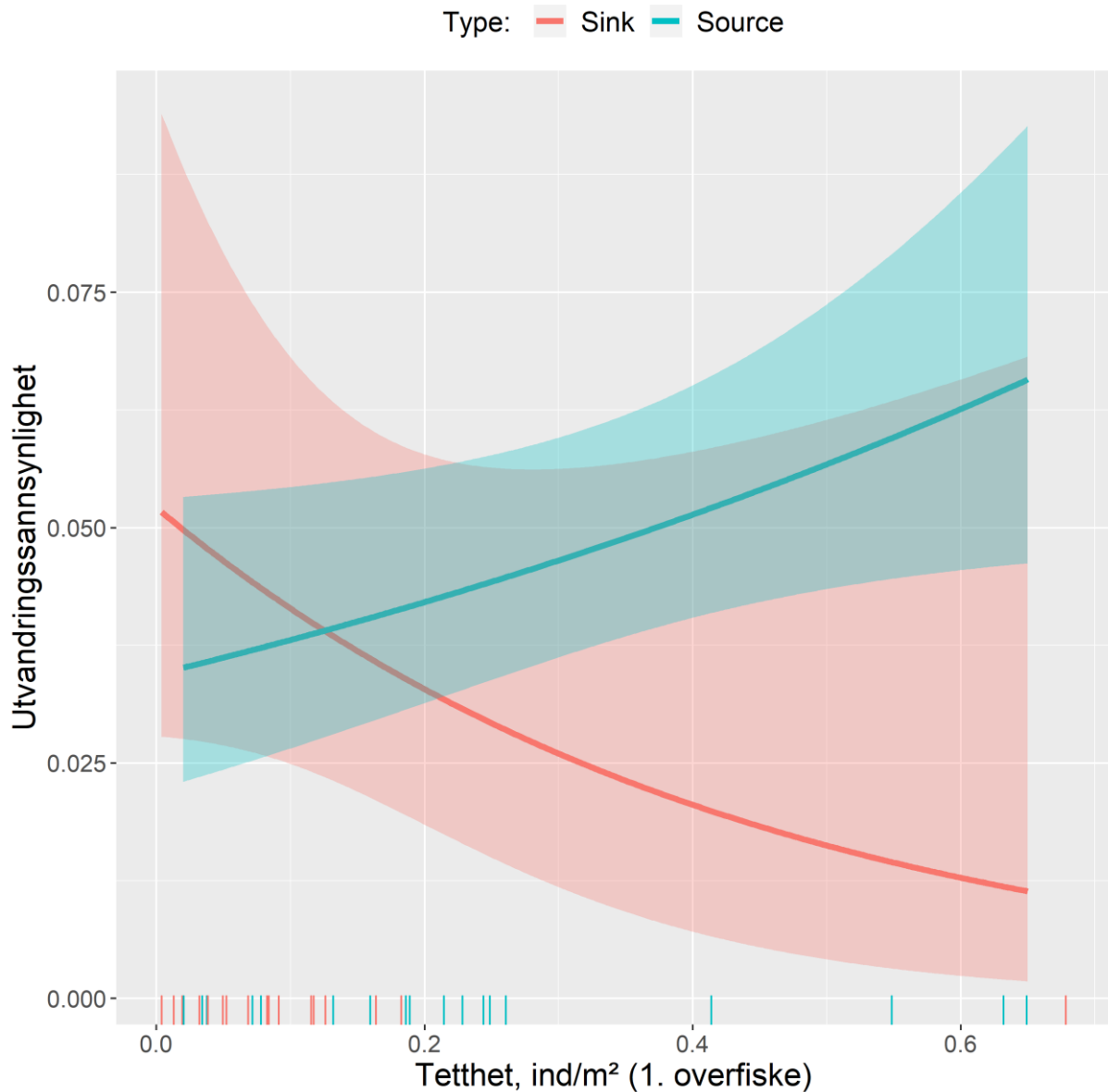
6.3.3 Utvandringssannsynlighet (psi)

Sannsynlighet for utvandring ble estimert til å være positivt korrelert med fiskens lengde for både source og sink-bekkene (**Figur 11**), med månedlige verdier på under 0,1 for de aller fleste lengdene. Merket fisk fra source-bekkene ble estimert til å ha en høyere utvandringssannsynlighet (div høyere intercept-verdi) for en gitt lengde enn de fra sink-bekkene.



Figur 11. Predikert månedlig utvandringssannsynlighet med 95 % konfidens intervall i source og sink-bekkene som funksjon av fiskens lengde (mm). Grafen er basert på gjennomsnittlig tetthet av individer i source og sink-bekkene. Estimatenes stammer fra en setting med gjennomsnittlige fisketettheter i de to source-sink-gruppene.

For bekkene som ble kategorisert som source estimerte den utvalgte CAS-modellen at sannsynlighet for utvandring økte med økende fisketetthet og sank med økende tetthet for fisk fra sink-bekkene (**Figur 12**).



Figur 12. Predikert månedlig utvandringssannsynlighet som funksjon av ungfisktetthet (antall ind/m² i første fiskeomgang) og source-sink-tilhørighet. Estimaterne er generert fra den utvalgte CAS-modellen (**Tabell 4**) og er basert på gjennomsnittslengden (86 mm) for individer i source og sink-bekkene. Vertikale streker på innsiden av x-aksen viser tettheter ved hver fiskeomgang. Semitransparante bånd viser 95 % konfidensintervall.

6.4 Storskala vandring

I alt ble 51 av 1328 merkede individer av ungfisk av ørret registrert å ha vandret mellom bekker (**Tabell 5**). I absolutte tall var både ut- og innvandringen høyest for fisken i source-bekkene. Andelen registrert utvandret var likevel høyest i sink-bekkene Rossvollbekken og Brokskitbekken. Netto ut-innvandring viste at Rossvollbekken hadde størst økning (10,26 %), mens Bjørkbekken hadde størst nedgang (-2,83 %). Se **Tabell 6** for vandring mellom ulike bekker.

Tabell 5. Oversikt over innvandring og utvandring i hver bekk gitt i antall individer. Grønt er markert for source-bekkene og rød for sink-bekkene.

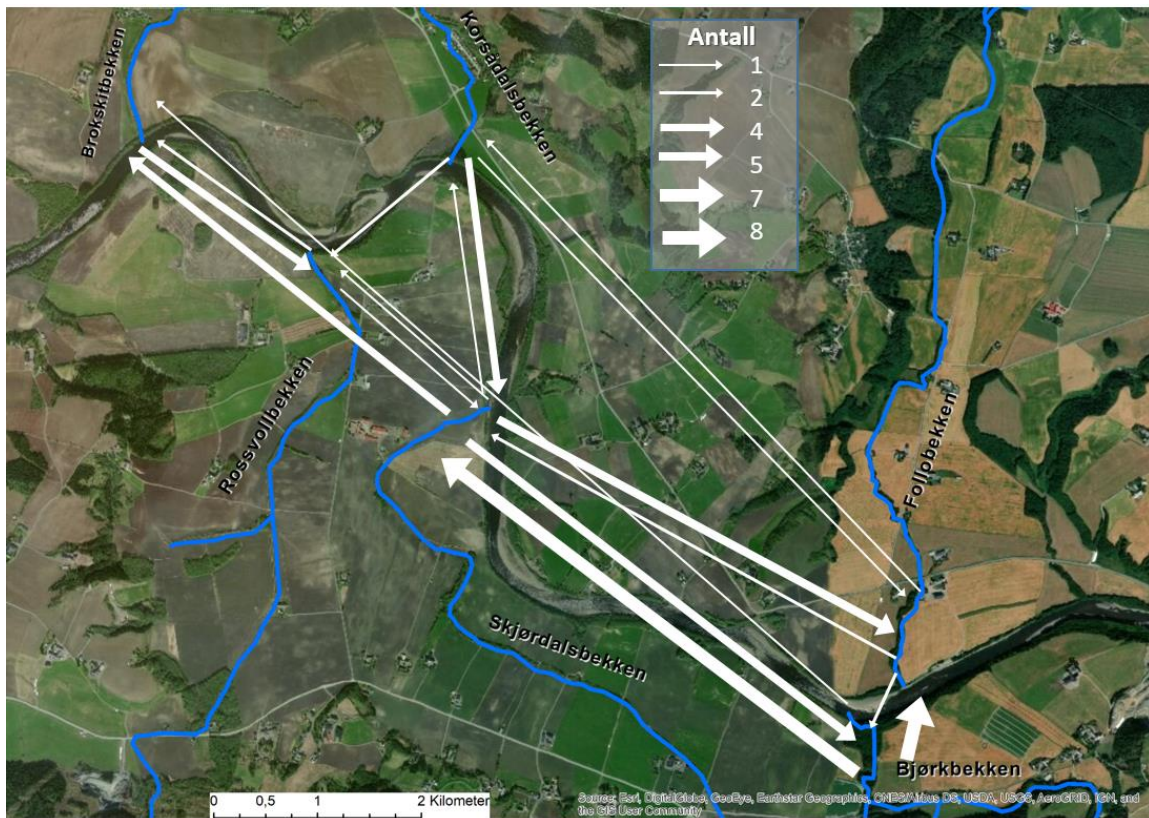
Bekk	Antall merket	Antall registrert utvandret til andre bekker	Andel registrert utvandret til andre bekker (%)	Antall registrert innvandret fra andre bekker	Netto ut-innvandring mellom bekker (%)
Bjørkbekken	318	16	5,03	7	-2,83
Skjørdalsbekken	394	16	4,06	14	-0,51
Follobekken	314	5	1,59	14	2,87
Korsådalsbekken	192	7	3,65	2	-2,60
Rossvollbekken	39	3	7,69	7	10,26
Brokskitbekken	71	4	6,63	7	4,23
Alle bekkene	1328	51	3,84	51	0

Tabell 6. Oversikt over vandring av antall individer mellom bekker i studieområdet. Grønt er markert for source-bekker og rød for sink-bekkene.

Utvandring fra	Innvandring til	Antall individer
Bjørkbekken	Follobekken	8
Bjørkbekken	Skjørdalsbekken	7
Bjørkbekken	Brokskitbekken	1
Follobekken	Bjørkbekken	2
Follobekken	Skjørdalsbekken	2
Follobekken	Korsådalsbekken	1
Skjørdalsbekken	Bjørkbekken	5
Skjørdalsbekken	Follobekken	5
Skjørdalsbekken	Brokskitbekken	4
Skjørdalsbekken	Korsådalsbekken	1

Skjørdalsbekken	Rossvollbekken	1
Korsådalsbekken	Skjørdalsbekken	4
Korsådalsbekken	Rossvollbekken	2
Korsådalsbekken	Follobekken	1
Rossvollbekken	Brokskitbekken	2
Rossvollbekken	Skjørdalsbekken	1
Brokskitbekken	Rossvollbekken	4

Av 30 mulige kombinasjoner med vandring fra en studiebekk til en annen i studiesystemet ble det registrert 17 kombinasjoner (57 %) med vandringer hvor minst ett individ hadde besøkt to bekker. Av de 51 registrerte individene, vandret 28 av disse oppstrøms Verdalselva og inn i ny bekk og 23 nedstrøms. I alt hadde 31 av de registrerte individene krysset Verdalselva for å komme opp i ny bekk og 20 individer hadde gått opp i ny bekk på samme side av hovedelva som bekken den hadde vandret ut av. Den lengste registrerte vandringen oppstrøms hovedelva var et individ som emigrerte fra Korsådalsbekken og inn i Follobekken, som var en vandring på 3,8 km fra utløp til innløp. Lengste registrerte nedstrøms vandring var et individ som vandret fra Bjørkbekken til Brokskitbekken med en distanse på 5,2 km (**Figur 13**).



Figur 13. Oversiktskart over studieområdet med vandring av antall individer mellom studiebekkene.

Det ble gjennomført en χ^2 test for å teste den forventede fordelingen av ut- og innvandring av individer mellom source- og sinkbakkene. Testen viste signifikant avvik fra en tilfeldig forflytning mellom de to bekkegruppene ($X\text{-squared} = 4.4168$, $df = 1$, $p\text{-value} = 0.03559$) og at det ble observert flere individer enn forventet som vandret fra source til source og færre observasjoner enn forventet fra source til sink. Fra sink bekkene ble det observert færre enn forventet som vandret til source og flere enn forventet til sink (**Tabell 7**).

Tabell 7. Krysstabell for ut- og innvandring mellom source- og sinkbakkene med forventede (ut fra tilfeldig forflytning) og observerte antall fisk.

		Innvandring (antall individer)		
		Source	Sink	
Utvandring (antall individer)	Source	Forventet	25,4	11,6
		Observert	29	8
	Sink	Forventet	9,6	4,4
		Observert	6	8

7. Diskusjon

Denne studien har framskaffet data som i all hovedsak støtter at Verdalsvassdraget har subpopulasjoner av ørret hvor bekker faller inn under source og sink-kategorier i en metapopulasjons struktur. Det ble funnet høyere tettheter i source-bekkene enn sink-bekkene, og sannsynligheten for utvandring øker med fiskens lengde. Høy ungfisktetthet er en viktig årsak til utvandring fra source-bekkene, i motsetning til i sink-bekkene hvor sannsynligheten for utvandring minket ved økende tettheter. Overlevelse synes å være knyttet til tetthet både i source og sink, men mest for fisken i sink-bekkene. Det er vist betydelig vandring mellom bekker, men ikke som støttet teorien om overskudds vandring fra habitater med god kvalitet (source) til habitater med lavere kvalitet (sink).

7.1 Tetthetsavhengighet for overlevelse og spredning?

Det predikerte månedlige overlevelsesestimater var negativt korrelert med tetthet i både de source og sink-grupperte bekkene (**Figur 10**). Disse resultatene indikerer at overlevelsen er tetthetsavhengig for begge subpopulasjonskategoriseringene. Tetthetsavhengig overlevelse er allment anerkjent som reguleringsmekanisme i ørretbestander (Cattaneo et al., 2002; Crisp, 1993b; Elliott, 1989b; Nordwall et al., 2001; Vøllestad & Olsen, 2008). Som forventet var overlevelsen tetthetsavhengig i source-bekker. Her var også estimatene av ungfisktetthet generelt høyere enn i sink-bekker. Mer overaskende var funnet av høyere tetthetsavhengighet knyttet til overlevelse i sink enn i source. Dette kan skyldes at tetthetsavhengige effekter blir forsterket i lavproduktive systemer (Lobón-Cervía, 2006) og reflekterer dermed antagelsen av at habitatene i de sink-grupperte bekkene er av lavere kvalitet enn i source. Overlevelsesestimaterne i både source og sink kan imidlertid være for lave fordi fisk som vandrer ut av bekken og ikke gjenfanges igjen i andre blir modellert som døde (se kap. 7.4).

Tetthetsuavhengige faktorer som tørke, flom, vanntemperatur og vannstand er også vist å regulere ørretbestander, og studier har indikert at tetthetsuavhengige faktorer kan overstyre tetthetsavhengighet når de miljømessige forholdene er tøffe. Elliott et al. (1997) analyserte ungfisktettheter av ørret i en periode over 30 år og fant en tydelig sammenheng mellom reduserte tettheter av 0+ og 1+ i år med ekstrem tørke. Dette i likhet med funnene til Vøllestad and Olsen (2008) som undersøkte tettheter i en periode over åtte år. Cattaneo et al. (2002) gjorde en undersøkelse i 30 franske bekker og fant en gjennomgående effekt av at høy vannstand i perioden like etter egg-klekking reduserte tetthetene av 0+, trolig som følge av at yngel ble skylt ut av systemet. I første runde av dette prosjektet i Verdalsvassdraget konkluderte Nese (2019) med at kraftig tørke og høye temperaturer sommeren 2018 trolig hadde ført til at tetthetsavhengige faktorer ble overstyrt av tetthetsuavhengige faktorer. Det ble dessverre ikke gjennomført målinger av abiotiske faktorer ved denne studien. Dette er noe som bør undersøkes i videre studier ved at det etableres loggsystemer for både vannføring og temperatur.

Det ble vist at sannsynligheten økte for at fisken forlater bekken ved økt fiskelengde (**Figur 11**). En respons av økt mobilitet med alder og/eller lengde vil redusere potensialet for romlig tetthetsavhengighet (Kvingedal & Einum, 2010). Kvingedal and Einum (2010) undersøkte romlig tetthetsavhengighet hos ungfisk av ørret og fant et mønster i at tetthet og spredning er i samsvar med at eldre ungfisk fordeler seg først og fremst i henhold til tilgjengelige

skjulplasser. I de source-grupperte bekkene var sannsynligheten for utvandring i funksjon av fiskens lengde større enn i sink. Dette har trolig sammenheng med at det ikke er tilstrekkelig tilgjengelige leveområder og fordi fisken ikke har annet valg enn å migrere (høy tetthet i source-bekken presser fisk ut og som må søke dårligere alternativer). Å legge ut på vandring er energetisk kostbart og øker risikoen for predasjon siden fisk må bevege seg gjennom ukjente områder (Pépin et al., 2015). Vandring til nytt leveområde er derfor trolig et resultat av konkurranse om leveområde (territorium) og næringstilgang som følge av høye tettheter i source-bekkene. Er det ressurser nok i sink-bekkene (jfr. leveområde og næring) i forhold til fisketetthet kan fisk også der overleve selv om utgangspunktet er dårligere (jfr. dårligere habitatkvalitet). Et annet alternativ kan være å finne opphold i hovedelven, men her er trolig predasjonsrisikoen høyere enn i sidebekkene. Sannsynligheten for utvandring i funksjon av fiskelengde er trolig mer underestimert enn hva resultatene viser. Dette fordi det er sannsynlig at ikke alle utvandrete individer er blitt detektert. Estimatet har også et stort konfidensintervall som gjør modellen usikker.

Som forventet var utvandringssannsynligheten tetthetsavhengig i source-bekkene (**Figur 12**). Dette reflekterer antagelsen om at stor konkurranse om tilgjengelige ressurser kan være en trigger for vandring, da fisken søker habitater med mindre konkurranse. Resultatene fra denne studien korresponderer med funn i tidligere studier som omhandler tetthet som årsak til spredning. Hesthagen (1988) undersøkte spredning av ørret og fant betydelig høyere bevegelsesgrad hos ørret som okkuperte de delene av bekken med høye fisketettheter enn ørret fra seksjoner med lavere tettheter. Einum et al. (2006) manipulerte tettheten av ungfisk hos atlantisk laks i naturen. Det ble funnet tetthetsavhengig dødelighet hos yngel (dvs. yngel ved begynnelsen av eksogen fôring) og svake effekter på spredning. I motsetning til dette var spredning av eldre ungfisk (dvs. parr 2-3 måneder etter begynnelsen av fôring) sterkt tetthetsavhengig, det vil si at flere individer emigrerte fra utslippssteder med høy tetthet og uten effekt av tetthet på dødelighet. Nordwall et al. (2001) testet effektene av tetthetsavhengig konkurranse hos ungfisk hos ørret i en eksperimentell studie og fant betydelig innvandring av >2+ der tettheten tidligere hadde blitt redusert. Kennedy and Strange (1986) hadde lignende observasjoner i sin studie, hvor ungfisk av ørret immigrerte til områder hvor tetthetene hadde blitt redusert. Disse individene viste kraftig forbedret vekstrate sammenlignet med kontrollområdet, noe som indikerer lav intraspesifikk konkurranse i førstnevnte område.

For de sink-grupperte bekkene ble det ikke funnet tetthetsavhengig utvandring. Likevel ble det funnet høyere sannsynlighet for utvandring i sink enn i source når tetthetene var lave.

Dette kan indikere at de dårligste habitatene i de sink-grupperte bekkene har habitater av lavere kvalitet enn de mest ugunstige habitatene i source. Med andre ord, når habitatet først er av svært dårlig kvalitet øker sjansen for utvandring. Med økende tettheter i sink-bekken synker utvandringssannsynligheten. Dette kan indikere at når habitatene først er av passende kvalitet i sink-bekken og konkurransen er lav, øker sjansen for å bli værende. Estimaten har dog et stort konfidensintervall som gjør modellen usikker. Det kan også være tilfelle at den høyeste sink-tettheten (første fiskeomgang) (funnet i Korsådalsbekken st. 3) påvirker analysen uforholdsmessig mye, da en god andel av sinkdataene i analysen består av fisk fra denne omgangen og spriket til nest høyeste sink-tetthet er betydelig (0,18 – 0,65 ind/m²).

7.2 Bevis for source-sink-system?

Den tetthetsbaserte inndelingen av bekker i source og sink-kategorier fra Nese (2019) korresponderer godt med tetthetene som ble funnet i denne studie (**Figur 8**). Estimerte tettheter av årsklassene 0+ og 1+ viser begge generelt høyere tettheter i de source-grupperte bekkene enn i sink-bekken. For stasjon 3 og 4 i source-bekken; Follobekken, ble de estimerte tetthetene lavere enn forventningen, men dette antas å skyldes en problematisk kulvert under fylkesveg 757 (Vukuvegen) som trolig er et selektivt hinder for vandring av anadrom fisk. I motsetning til tidligere undersøkelser (se vedlegg 1) hvor det er funnet relativt lave tettheter i Korsådalsbekken (<40 ind/100m²), ble det funnet overaskende høye tettheter i denne studien. Dette visualiserer at tettheter av ungfisk av ørret kan ha store variasjoner mellom år, som blant annet beskrevet av Crisp (1993b) som gjennomførte ungfiskundersøkelser i fem bekker i en periode over 30 år og fant store årlige variasjoner i tetthet (estimerte august-tettheter av parr varierte fra 0,015 – 0,919 ind/m²). Bekkene er kategorisert som source og sink basert på tetthetsestimater over en kort periode og det kan derfor holdes for mulig at kategoriseringen er feil. Svingninger i tettheter er en iboende vanskelighet ved indentifisering av source-sink habitater. Denne dynamikken er kompleks (Runge et al., 2006) og kan sannsynligvis medføre vesentlig mellomårlige variasjoner i vandringshyppighet mellom bekkene i source-sink systemer.

Av alle PIT-merkede individer ble ca. 4 % av disse registrert til å ha vandret ut av merkebekken og opp i en annen bekk. I lys av at de registrerte individene kun er et minimumstall av hva som faktisk har vandret mellom bekker, må dette betraktes som verdier av betydelig grad. Både gjenfangster ved elektrisk fiske og ved bruk av bærbar antenne gir

kun et øyeblikksbilde av hvilke individer som oppholder seg i hver bekk. Samtidig var de stasjonære antennene dessverre ute av drift store deler av feltsesongen.

Andelen individer registrert utvandret til andre bekker var høyest i sink-bekkene; Rossvollbekken og Brokskitbekken med henholdsvis 7,7 og 6,6 prosent. Dette kan som nevnt tidligere (kap. 7.1) indikere at kvaliteten på habitatene i disse bekkene er av en slik forfatning at det er lønnsomt å søke etter nye habitater med bedre kvalitet. Samtidig var netto ut-innvandring mellom bekker også høyest i de samme bekkene (10,6 og 4,3 %) noe som kan indikere at individer på leting etter nye habitater foretrekker lav konkurranse fremfor habitatpreferanser. Den tredje av de sink-grupperte bekkene, Korsådalsbekken, var netto ut-innvandring mellom bekker negativ noe som strider mot forventningen av at Korsådalsbekken er en «mottaksbekk» (sink). Dette reflekterer igjen diskusjonen ovenfor og visualiserer vanskeligheten ved å identifisere source-sink habitater.

Av de source grupperte bekkene peker Bjørkbekken og Skjørdalsbekken seg ut som habitater som i størst grad tilfredsstiller teorien som overskuddsbekker (source). Dette er bekker med høye tettheter av ungfisk og hvor konkurransen mellom individene om ressursene er stor. Her var sannsynligheten for utvandring tetthetsavhengig og sett i forhold til de øvrige bekkene i studien var andelen utvandret til andre bekker betydelig (**Tabell 5**). Bekkene hadde også en negativ netto ut-innvandring som er en forutsetning for source habitater i en metapopulasjonsstruktur (Hanski et al., 2004). Den tredje av de source-kategoriserte bekkene, Follobekken, hadde tettheter tilsvarende Bjørk- og Skjørdalsbekken. Likevel ble det funnet betydelig færre individer utvandret fra Follobekken til andre bekker, enn de øvrige source-bekkene. Follobekken mottok også flere individer enn hva den distribuerte til andre bekker. Dette kan indikere at den intraspesifikke konkurransen i Follobekken er lav på tross av tettheter over 200 ind pr 100 m² (stasjon 2) og at de forskjellige habitatene som kreves for å fullføre ungfiskstadiet befinner seg i bekken.

Det ble vist i χ^2 testen at forflytningen av individer var signifikant avvikende fra en tilfeldig forflytning mellom source-bekkene og sink-bekkene. Dette kan indikere at individer beveger seg som et svar på endret ressurskrav og kvalitet (Aparicio et al., 2018). Bevegelsesomfanget avhenger av avstanden til et passende habitat (Fausch et al., 2002) og med lengre bevegelsesavstander antagelig forekommende når passende naturtyper er vidt fordelt (Wiens, 2001). Avstanden mellom de ulike source-bekkene, samt avstanden mellom de ulike sink-bekkene er betydelig kortere enn distansen mellom source-bekkene og sink-bekkene (**Figur 13**). Dette kan indikere at avstand mellom habitatene er en viktig faktor for

vandringsdestinasjon og kan være en forklaring på hvorfor det ikke ble funnet støtte i hypotesen om en konsentrert vandring fra source-habitater til sink-habitater. Dette er noe som bør undersøkes nærmere i fremtidige undersøkelser. Det ble likevel vist at enkeltindivider vandret opptil 3,8 km oppstrøms hovedelva og 5,2 km nedstrøms. Til sammenligning med andre studier som undersøker vandring hos ungfisk av ørret (Aparicio et al., 2018; Knouft & Spotila, 2002) er det funnet begrensede bevegelser på ikke mer enn noen hundre meter for ørretbestander i små bekker. Det finnes svært lite kunnskap om bevegelser hos ungfisk av ørret i forgrenede elvesystemer.

7.3 Evaluering av metodikk

Standardisert el-fiskemetodikk beskrevet av Bohlin et al. (1989), er en sentral metode for å kunne samle inn data om fiskebestander i rennende vann til ulike formål. Metoden forutsetter blant annet lik fangbarhet av individer mellom alle omganger. Fangbarheten avhenger blant annet sterkt av faktorer som vannføring, temperatur og ledningsevne (Forseth & Forsgren, 2008). Under tetthetsfiske ved tre fiskeomganger i august/september var vannføringsforholdene stabile og det var lite værmessig variasjon. På en annen side var situasjonen mer utfordrende under feltarbeidet i mai og oktober/november hvor nedbør førte til høyere vannføring og turbid vann i enkelte bekker hvor elvebunnen i stor grad besto av silt og leire. Dette har nok hatt negativ påvirkning på fangbarheten og gjenfangstsansynligheten.

Terrenget for de ulike bekkeløpene gjorde feltarbeidet krevende. Store deler av de undersøkte bekkene meandrerer i et V-formet ravinelandskap hvor sidene består av silt og leire. Dette fører til en hyppig utglidning av trær fra bekkbreddene. Under feltarbeid ga dette begrensning av sikt og fremkommelighet, noe som medførte vanskeligheter med å gjennomføre elektrisk fiske på en effektiv måte. Lav gjenfangstsansynlighet under elfiske kan mest sannsynlig knyttes til forhold som gjorde det vanskelig å få øye på og fange fisk.

På samme måte som ved elektrisk fiske gjorde falltrær og utforming av bekkeløp feltarbeidet med bærbar antenne utfordrende. Hele bekkbredden og tørrfallsområder (for søk etter eventuelt døde fisker) ble etter beste evne scannet, men enkelte plasser med dype kulper og rotvelt var det ikke mulig å komme til. Dette er områder som anses som gode habitat for ungfisk (Armstrong et al., 2003; Heggenes et al., 1999) og man kan regne med at gjenfangstsansynligheten ble påvirket av dette. Bærbar antenne ble i all hovedsak brukt ved lave vannføringer, da det viste seg svært utfordrende å føre søkestang på en effektiv måte

under høye vannføringer. Integrert GPS i den bærbare antennen fungerte dårlig i de dypeste V-dalene og mistet regelmessig signalet til satellittene. Dette var et kjent problem fra tidligere bruk og det ble derfor brukt en håndholdt GPS som sørget for å sikre lokasjon sammenlignet med tiden av deteksjon. Totalt sett fungere bruken av bærbar antenne godt og sørget for størsteparten av gjenfangstene i analysene.

Deteksjon av vandring ut av bekkene avhenger av at individet enten ble registrert av den stasjonære antennen i munningen av hver bekk eller at den ble gjenfanget i en annen bekk enn der den ble merket. Dessverre viste de stasjonære antennene seg å være et system som ikke fungerte tilfredsstillende. Det var særlig problemer med at batteriene som driver antennene ikke ble tilstrekkelig oppladet av solcellepanelene som var koblet til. I store deler av datainnsamlingsperioden var de derfor ikke operative (en gjennomgang av to av antennene viste at de hadde mellom 40 og 50 % nedetid). I denne studien har derfor fangst-gjenfangst analysene høyst trolig overestimert dødeligheten ved at fisk som vandrer ut av bekken og som ikke blir detektert igjen blir analysert som døde selv om de kan være i live i et annet habitat. For stasjonære individer som holder seg i bekken hvor de ble merket, er dødeligheten trolig underestimert, da døde individer kan bli detektert ved bruk av bærbar antenne eller ved at de drifter forbi som døde og blir detektert på den stasjonære antennen. I hvilken grad underestimeringen og overestimering av dødelighet påvirker estimatet er ukjent, men det er grunn til å tro at dødeligheten kan være betydelig overestimert i denne studien. Den månedlige utvandringssannsynligheten etter passerte 15 cm (årsklasse 2+) er stor og alle som vandrer ut av systemet blir anset som død i analysene.

Under feltarbeidet ble det observert spor av mink (*Neovison vison*) og oter (*Lutra lutra*) i flere av bekkene, samt observasjoner av bitemerker på ungfisk av ørret. Deteksjoner av det samme PIT-merket (implantert i en 8,1 cm lang ørret) vekslende mellom antennene i Skjørdalsbekken og Bjørkbekken åtte ganger på samme dag viser at en aktiv predator mest trolig har spist dette individet. Under tidligere feltarbeid i Korsådalsbekken gjennomført av Nese (2019) ble det også funnet PIT-merker på land i sammenheng med fiskeblod (pers. medd. Ragnar Nese). Det er kjent at mink og oter kan være en predator på anadrom fisk og at predasjon av mink og oter kan være en viktig årsak til dødeligheten av laksefisk i små bekker (Heggenes & Borgstrøm, 1988; Jacobsen, 2005). Det kan ikke utelukkes at mink og oter har konsumert merkede individer og beveget seg mellom bekker og blitt detektert på de stasjonære antennene. Dette kan være en feilkilde i resultatene.

8. Konklusjoner og anbefalinger

Resultatene støtter hypotesen om at både tetthetsavhengig vandring og tetthetsavhengig overlevelse eksisterer i de source kategoriserte bekkene. I sink bekkene viste også overlevelsen å være tetthetsavhengig, mens sannsynlighet for vandring viste ingen tegn til tetthetsavhengighet.

Studien indikerer eksistens av source-sink dynamikk i Verdalsvassdraget. En betydelig andel av de merkede fiskene vandret fra en bekk til en annen. Det ble likevel ikke funnet støtte i at individer konsekvent vandret fra source-habitater med god kvalitet til sink-habitater med lavere kvalitet.

8.1 Konsekvenser for forvaltning

Generelt sett gir denne studien resultater som viser at det i Verdalsvassdraget er et system av sidevassdrag hvor migrasjon mellom de ulike bekkene sannsynligvis er en viktig funksjon for å opprettholde en bærekraftig sjøørretstamme i vassdraget. Studien har vist at ungfisk av ørret i betydelig grad bruker to eller flere bekker som oppveksthabitat, noe som forsterker betydningen av frie vandringsveier for å optimalisere tilgjengeligheten til egnede oppvekstområder. Dette bør implementeres i enhver forvaltningssammenheng av vann og vassdrag for å nå målene i vannforskriften satt av EUs vanndirektiv. Studien reflekterer samtidig viktigheten av variasjon i habitattyper for å dekke ressurskravet for ulike deler av livsstadiet til ungfisk. Dette understreker viktigheten av å opprettholde og restaurere disse naturtypene.

8.2 Videre anbefalinger

Denne studien gir et bidrag til økt forståelse av metapopulasjonsprosesser, herunder source-sink dynamikk hos sjøørret. Prosjektet anbefales videreført med følgende anbefalinger:

- ❖ Stasjonære PIT-antennene må fungere kontinuerlig. Dette er viktig for å detektere vandringsmønstre, gjenfangstsannsynlighet og for å separere overlevelse fra vandring.
- ❖ Det anbefales å utvikle de stasjonære antennene til retningsbestemte antenner. Dette vil medføre en bedre kontroll over hvor individene befinner seg, og vil i stor grad eliminere «ukjent dødelighet».
- ❖ Tetthetsuavhengige faktorer kan ha vesentlig innvirkning på vandringsdynamikk i sjøørretens leveområder. Å ha kontroll på faktorer som vannføring og temperatur vil gi

en bredere forståelse av prosessene i systemet. Det anbefales derfor at det innhentes og analyseres data fra vannførings- og temperaturmålere.

- ❖ Studien viste stor forskjell i gjenfangstsannsynlighet som er en metodisk svakhet. Det må derfor sørges for at elektrisk fiske kun gjennomføres under perioder ved lav vannføring og god sikt. Lav vannføring gjelder også ved bruk av bærbar antenne. Enkelte bekker tåler regnskyll bedre enn andre. God planlegging av feltarbeid er viktig for å prioritere hvilke bekker som fiskes til enhver tid.
- ❖ Ved bruk av bærbar antenne bør det sørges for at deteksjoner på områder der en kan anse fisken som død (merke ligger på tørrfall eller elvebunn med silt hvor man ikke kan se tegn til fisk), bør disse registreres som død i analysene.

Litteraturliste/referanser

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19 (6): 716-723.
- Anderson, D. R. (2008). *Model-based inference in the life sciences: a primer on evidence*. New York: Springer Verlag.
- Anon. (2006). *Om vern av villaksen og ferdigstilling av nasjonale laksevassdrag og laksefjorder, St.prp. nr. 32 (2006-2007)*. Miljøverndepartementet.
- Anon. (2019). *Klassifisering av tilstanden til 430 norske sjøørretbestander*. Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 7.
- Aparicio, E., Rocaspana, R., de Sostoa, A., Palau-Ibars, A. & Alcaraz, C. (2018). Movements and dispersal of brown trout (*Salmo trutta Linnaeus*, 1758) in Mediterranean streams: influence of habitat and biotic factors. *PeerJ*, 6: e5730.
- Armstrong, J. D., Kemp, P. S., Kennedy, G. J. A., Ladle, M. & Milner, N. J. (2003). Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research*, 62 (2): 143-170.
- Arnason, A. N. (1972). Parameter estimates from mark-recapture experiments on two populations subjected to migration and death. *Researches on Population Ecology*, 13: 97-113.
- Arnason, A. N. (1973). The estimation of population size, migration rates and survival in a stratified population. *Researches on Population Ecology*, 15: 1-8.
- Banks, J. W. (1969). A Review of the Literature on the Upstream Migration of Adult Salmonids. *Journal of Fish Biology*, 1 (2): 85-136.
- Bell, G. & Gonzalez, A. (2011). Adaptation and Evolutionary Rescue in Metapopulations Experiencing Environmental Deterioration. *Science*, 332 (6035): 1327-1330.
- Bergan, M. A. (2013). Sjøørret i Trondheimsfjorden; en utdøende ressurs. Hva betyr bekker for sjøørreten? *Vann*, 48 (2): 175-190.
- Bergan, M. A. & Solem, Ø. (2018). Problemkartlegging, ungfiskovervåking og anslag på tapt areal og redusert produksjonsnivå i små sidevassdrag til Gaula. *NINA Rapport 1497*: 92.
- Berger, H. M., Bergan, M. A., Berggård, O. K. & Lehn, L. O. (2007). Yngel av ungfisk av laks og ørret i Verdalselva, Nord-Trøndelag 2007. *Berger feltBIO Rapport nr. 4*
- Berger, H. M., Lehn, L. O., Bergan, M. A., Skjøstad, M. B. & Julien, K. (2007). Bonitering og egnethet for fiske i Verdalselva i Nord-Trøndelag 2006. *Berger feltBIO Rapport Nr. 8 - 2007*: 52 + CD (med vedlaggskart).
- Berger, H. M. & Bremset, G. (2011). Status for laksebestanden i Verdalselva. Vurderinger av produksjonspotensial basert på ungfiskundersøkelser og bonitering. *NINA Rapport 684*: 32.
- Bohlin, T., Hamrin, S., Heggberget, T. G., Rasmussen, G. & Saltveit, S. J. (1989). Electrofishing — Theory and practice with special emphasis on salmonids. *Hydrobiologia*, 173 (1): 9-43.
- Bohlin, T., Pettersson, J. & Degerman, E. (2001). Population Density of Migratory and Resident Brown Trout (*Salmo trutta*) in Relation to Altitude: Evidence for a Migration Cost. *Journal of Animal Ecology*, 70 (1): 112-121.

- Bohlin, T., Pettersson, J. C. E. & Johnsson, J. I. (2002). Is selection for territorial aggression in brown trout density-dependent? *Journal of Fish Biology*, 60 (5): 1335-1337.
- Borgstrøm, R. & Heggenes, J. (1988). Smoltification of sea trout (*Salmo trutta*) at short length as an adaptation to extremely low summer stream flow. *Polskie Archwum Hydrobiologii*, 35: 375-384.
- Cattaneo, F., Lamouroux, N., Breil, P. & Capra, H. (2002). The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59 (1): 12-22.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M. & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1 (5): e1400253.
- Cren, E. D. L. (1985). *The biology of the sea trout. Summary of a symposium held at Plas Menai 24-26 October 1984*: Atlantic Salmon Trust.
- Crisp, D. T. (1993a). The environmental requirements of salmon and trout in fresh water. *Freshwater forum*, 3(3) (3): 176-202.
- Crisp, D. T. (1993b). Population Densities of Juvenile Trout (*Salmo trutta*) in Five Upland Streams and Their Effects Upon Growth, Survival and Dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 30 (4): 759-771.
- Crowder, L. B., Lyman, S. J., Figueira, W. F. & Priddy, J. (2000). Source-sink population dynamics and the problem of siting marine reserves. *Bulletin of Marine Science*, 66 (3): 799-820.
- Cucherousset, J., Ombredane, D., Charles, K., Marchand, F. & Baglinière, J.-L. (2005). A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62 (7): 1600-1610.
- Dahlen Lund, S. (2018). *Ungfiskundersøkelser av laks, Salmo salar og ørret, Salmo trutta i Levangerelva 2017 relatert til drift av Hansfossen kraftverk*. Nord Universitet: Nord Universitet.
- del Villar-Guerra, D., Aarestrup, K., Skov, C. & Koed, A. (2014). Marine migrations in anadromous brown trout (*Salmo trutta*). Fjord residency as a possible alternative in the continuum of migration to the open sea. *Ecology of Freshwater Fish*, 23 (4): 594-603.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M. L. J., et al. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81 (2): 163-182.
- Einum, S., Sundt-Hansen, L. & H. Nislow, K. (2006). The partitioning of density-dependent dispersal, growth and survival throughout ontogeny in a highly fecund organism. *Oikos*, 113 (3): 489-496.
- Elliott, J. M. (1987). Population Regulation in Contrasting Populations of Trout *Salmo trutta* in Two Lake District Streams. *Journal of Animal Ecology*, 56 (1): 83-98.
- Elliott, J. M. (1989a). The critical-period concept for juvenile survival and its relevance for population regulation in young sea trout, *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology*, 35 (sA): 91-98.
- Elliott, J. M. (1989b). Mechanisms Responsible for Population Regulation in Young Migratory Trout, *Salmo trutta*. I. The Critical Time for Survival. *Journal of Animal Ecology*, 58 (3): 987-1001.

- Elliott, J. M., Hurley, M. A. & Elliott, J. A. (1997). Variable Effects of Droughts on the Density of a Sea-Trout *Salmo trutta* Population Over 30 Years. *Journal of Applied Ecology*, 34 (5): 1229-1238.
- 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: Norwegian University of Life Sciences.
- Fausch, K. D., Torgersen, C. E., Baxter, C. V. & Li, H. W. (2002). Landscapes to Riverscapes: Bridging the Gap between Research and Conservation of Stream Fishes: A Continuous View of the River is Needed to Understand How Processes Interacting among Scales Set the Context for Stream Fishes and Their Habitat. *BioScience*, 52 (6): 483-498.
- Forseth, T. & Forsgren, E. (2008). *El-fiskemetodikk - Gamle problemer og nye utfordringer* NINA Rapport 488.
- Gibbons, W. J. & Andrews, K. M. (2004). PIT Tagging: Simple Technology at Its Best. *BioScience*, 54 (5): 447-454.
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation Ecology*: Oxford University Press.
- Hanski, I. A., Gaggiotti, O. E. & Gaggiotti, O. F. (2004). *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*: Academic Press.
- Haugen, T. O., Winfield, I. J., Vøllestad, L. A., Fletcher, J. M., James, J. B. & Stenseth, N. C. (2007). Density dependence and density independence in the demography and dispersal of pike over four decades. *Ecological Monographs*, 77 (4): 483–502.
- Haukeland, J.-H., Andreassen, S. A. & Rikstad, A. (1986). Fisk og forurensing i sidebekker til Verdalselva. *Fylkesmannen i Nord-Trøndelag. Rapport nr 2*
- Heggenes, J. & Borgstrøm, R. (1988). Effect of mink, *Mustela vison* Schreber, predation on cohorts of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *S. trutta* L., in three small streams. *Journal of Fish Biology*, 33 (6): 885-894.
- Heggenes, J., Baglinière, J. L. & Cunjak, R. A. (1999). Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 8 (1): 1-21.
- Hesthagen, T. (1988). Movements of brown trout, *Salmo trutta*, and juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, in a coastal stream in northern Norway. *Journal of Fish Biology*, 32 (5): 639-653.
- Hol, E. (2018). *Lost habitat and reduced production of the sea run Brown Trout in Verdalselva watershed -A registration of available habitats and classification of tributaries ecological status*. : Norwegian University of Life Sciences.
- Hol, E., Stensland, S., Haugen, T. O. & A., B. M. (2019). Metode for beregning av tapt ungfiskproduksjon og økologisk tilstandsklassifisering av sjøørretbekker i henhold til vannforskriften VANN 03.
- IPBES. (2019). Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, H. T. Ngo (editors). *IPBES secretariat, Bonn, Germany*.: 49.
- Jacobsen, L. (2005). Otter (*Lutra lutra*) predation on stocked brown trout (*Salmo trutta*) in two Danish lowland rivers. *Ecology of Freshwater Fish*, 14 (1): 59-68.
- Jonsson, B. & Gravem, F. R. (1985). Use of space and food by resident and migrant brown trout, *Salmo trutta*. *Environmental Biology of Fishes*, 14 (4): 281-293.

- 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. (2009). Migratory timing, marine survival and growth of anadromous brown trout *Salmo trutta* in the River Imsa, Norway. *Journal of fish biology*, 74: 621-38.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2011). Habitats as Template for Life Histories. In *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout: Habitat as a template for life histories*, pp. 1-21. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Kaspersson, R., Höjesjö, J. & Bohlin, T. (2012). Habitat exclusion and reduced growth: a field experiment on the effects of inter-cohort competition in young-of-the-year brown trout. *Oecologia*, 169 (3): 733-742.
- Kennedy, G. J. A. & Strange, C. D. (1986). The effects of intra- and inter-specific competition on the survival and growth of stocked juvenile Atlantic salmon, *Salmo solar L.*, and resident trout, *Salmo trutta L.*, in an upland stream. *Journal of Fish Biology*, 28 (4): 479-489.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F. & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar L.*, brown trout *Salmo trutta L.* and Arctic charr *Salvelinus alpinus (L.)*: a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*, 12 (1): 1-59.
- Knouft, J. H. & Spotila, J. R. (2002). Assessment of movements of resident stream brown trout, *Salmo trutta L.*, among contiguous sections of stream. *Ecology of Freshwater Fish*, 11 (2): 85-92.
- Knutsen, H., Knutsen, J. A. & Jorde, P. E. (2001). Genetic evidence for mixed origin of recolonized sea trout populations. *Heredity*, 87 (2): 207-214.
- Kondolf, G. M. & Wolman, M. G. (1993). The sizes of salmonid spawning gravels. *Water Resources Research*, 29 (7): 2275-2285.
- Kristiansen, S. A. & Rikstad, A. (2007). Sjøaurebekker i Verdalsvassdraget Rapport fra undersøkelser av fisk og forurensning i 2005/2006. *Steinkjer: Fylkesmannen i Nord-Trøndelag, Miljøvern avdelingen*. .
- Kvingedal, E. & Einum, S. (2010). Intracohort and intercohort spatial density dependence in juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68 (1): 115-121.
- Lakseregistret.no. (2019). *Verdalsvassdraget*. Available at: <http://lakseregister.fylkesmannen.no/lakseregister/public/visElv.aspx?vassdrag=Verdalsvassdraget&id=127.Z> (accessed: 25.11.2019).
- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J. & Anderson, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals - a unified approach with case-studies. *Ecological Monographs*, 62 (1): 67-118.
- Linnansaari, T., Roussel, J.-M., Cunjak, R. A. & Halleraker, J. H. (2007). *Efficacy and accuracy of portable PIT-antennae when locating fish in ice-covered streams*, Dordrecht: Springer Netherlands.
- Lobón-Cerviá, J. (2006). Density-dependent growth in stream-living Brown Trout *Salmo trutta L.* *Functional Ecology*, 21: 117-124.
- Lyngstad, K. R. (1992). *Ungfiskregistrering i sidebekker til Verdalsvassdraget*. In *Verdalsvassdraget*, F. (ed.).

- May, R. M., ed. (1976). *Theoretical ecology*.
- Miljødirektoratet. (2019). *Nasjonale laksevassdrag og laksefjorder* Available at: <https://miljostatus.miljodirektoratet.no/tema/ferskvann/laks/nasjonale-laksevassdrag-og-laksefjorder/> (accessed: 24.11.2019).
- Milner-Gulland EJ, Fryxell JM & ARE, S. (2011). *Animal migration*: Oxford, UK: Oxford University.
- Mürer, V. (2019). *Forvaltningsansvar for bevaring og restaurering av kantvegetasjon langs vassdrag : med fokus på sjørretbekker i Verdal kommune*: Norwegian University of Life Science.
- Nese, R. J. (2019). *Growth, survival and migration of juvenile brown trout (Salmo trutta) in six tributaries to river Verdalselva: connectivity and source sink dynamics*. Master: Norwegian University of Life Sciences.
- Nordwall, F., Näslund, I. & Degerman, E. (2001). Intercohort competition effects on survival, movement, and growth of brown trout (*Salmo trutta*) in Swedish streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58 (11): 2298-2308.
- NVE. (2002). *127/2 VERDALSVASSDRAGET (Vassdragsnr. 127.Z)*. Available at: <http://webfileservice.nve.no/API/PublishedFiles/Download/201600028/1750155> (accessed: 18.11.2019).
- NVE. (2009). *217/1 Verdalsvassdraget* Available at: <https://www.nve.no/vann-vassdrag-og-miljo/verneplan-for-vassdrag/nord-trondelag/127-1-verdalsvassdraget/> (accessed: 06.12.2019).
- O'Connor, W. C. K. & Andrew, T. E. (1998). The effects of siltation on Atlantic salmon, *Salmo salar L.*, embryos in the River Bush. *Fisheries Management and Ecology*, 5 (5): 393-401.
- Olsson, I. C. & Greenberg, L. A. (2004). Partial migration in a landlocked brown trout population. *Journal of Fish Biology*, 65 (1): 106-121.
- Ombredane, D., Baglinière, J. L. & Marchand, F. (1998). *The effects of Passive Integrated Transponder tags on survival and growth of juvenile brown trout (Salmo trutta L.) and their use for studying movement in a small river*, Dordrecht: Springer Netherlands.
- Pépino, M., Rodríguez, M. A. & Magnan, P. (2015). Shifts in movement behavior of spawning fish under risk of predation by land-based consumers. *Behavioral Ecology*, 26 (4): 996-1004.
- Peterson, D. A., Hilborn, R. & Hauser, L. (2014). Local adaptation limits lifetime reproductive success of dispersers in a wild salmon metapopulation. *Nature Communications*, 5 (1): 3696.
- Pimm, S. L. & Raven, P. (2000). Extinction by numbers. *Nature*, 403 (6772): 843-845.
- Richenberg, H. M. (2019). *Evaluering av fysiske tiltak og miljøeffekter på yngeltetthet hos sjørret (Salmo trutta) i Verdalsvassdragets sidebekker*: Norwegian University of Life Sciences.
- Runge, J. P., Runge, M. C. & J. D., N. (2006). The Role of Local Populations within a Landscape Context: Defining and Classifying Sources and Sinks. *The American Naturalist*, 167 (6): 925-938.
- Schwarz, C. J., Schweigert, J. F. & Arnason, A. N. (1993). Estimating Migration Rates Using Tag-Recovery Data. *Biometrics*, 49 (1): 177-193.
- Shephard, S., MacIntyre, C. & Gargan, P. (2016). Aquaculture and environmental drivers of salmon lice infestation and body condition in sea trout. *Aquaculture Environment Interactions*, 8: 597-610.

- SSB. (2019). *Elvefiske etter laks, sjøaure og sjørøye - Verdalsvassdraget* Available at: <https://www.ssb.no/statbank/table/08991/> (accessed: 06.12.2019).
- Thorstad, E. B., Todd, C. D., Uglem, I., Bjørn, P. A., Gargan, P. G., Vollset, K. W., Halttunen, E., Kålås, S., Berg, M. & Finstad, B. (2015). Effects of salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* on wild sea trout *Salmo trutta* a literature review. *Aquaculture Environment Interactions*, 7 (2): 91-113.
- Titus, R. G. (1990). Territorial behavior and its role in population regulation of young brown trout (*Salmo trutta*): new perspectives. *Annales Zoologici Fennici*, 27 (2): 119-130.
- Vøllestad, L. A. & Olsen, E. M. (2008). Non-additive effects of density-dependent and density-independent factors on brown trout vital rates. *Oikos*, 117 (11): 1752-1760.
- Vårhus, L. M. (2016). *Restoration Success in Tributaries of Verdalselva and Classification of Ecological Status Using Benthic Invertebrates as Quality Element and Expected Density Values of Salmonid Juveniles*: Norwegian University of Life Sciences.
- White, G. C. & Burnham, K. P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46: 120-139.
- Wiens, J. A. (2001). The landscape context of dispersal. *Dispersal*.
- Wilson, E. O. (1989). Threats to Biodiversity. *Scientific American*, 261(3): 108-117.
- Zippin, C. (1958). The Removal Method of Population Estimation. *The Journal of Wildlife Management*, 22 (1): 82-90.

Vedlegg

Vedlegg 1: Beskrivelse av sidebekker

Tettheter av anadrom fisk i sidebekker til Verdalselva har blitt undersøkt ved en rekke anledninger tilbake til 1984. Undersøkelsene indikerer at bekkene har svært varierende tettheter mellom år, men det må tas i betraktning at det er brukt ulike metoder (**Tabell 8**).

Tabell 8.

¹1984-85: Haukeland et al. (1986), tetthet pr 100 m² av >0+ (0+ ikke inkludert), fisket 3 ganger og brukte Zippins metode.

²1992: Lyngstad (1992), tetthet pr 100 m² av >0+ (0+ ikke inkludert), fisket 3 ganger og brukte Zippins metode.

³2005-06: Kristiansen and Rikstad (2007), tetthet pr 100 m², fisket kun en gang.

⁴2015: Vårhus (2016), tetthet pr 100 m², fisket 3 ganger og brukte Zippins metode.

⁵2017: Hol (2018), tetthet pr 100 m², fisket 3 ganger og brukte Zippins metode.

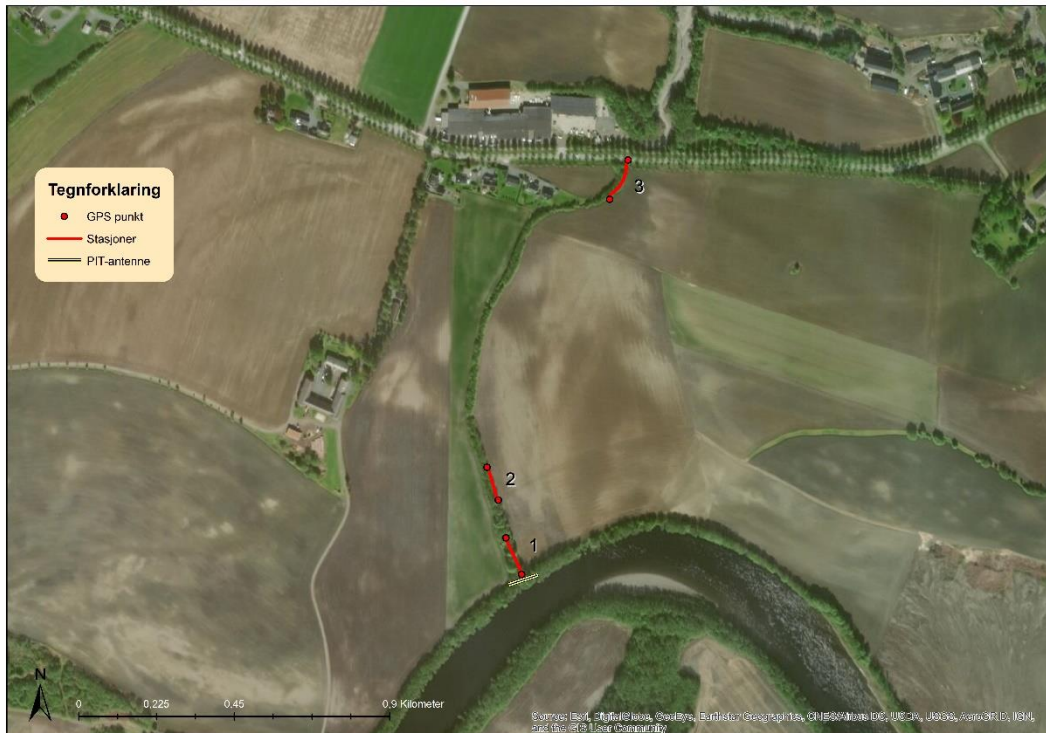
⁶2018: Nese (2019), tetthet pr 100 m², fisket 3 ganger og brukte Zippins metode.

⁷2019: Denne studie, samlet tetthet av 0+ og >0+ ørret pr 100 m², fisket 3 ganger og brukte Zippins metode.

År/ bekk	1984 ¹	1985 ¹	1992 ²	2005 ³	2006 ³	2015 ⁴	2017 ⁵	2018 ⁶	2019 ⁷
Broskitbekken	-	0	144	36	-	18,5	-	6,5	32,49
Korsådalsbekken	-	19,3	40,4	10	-	-	26,27	33,9	155,86
Follobekken	-	0	55,3	6	35	75,5	-	126,3	112,02
Bjørkbekken	23,9	15,3	-	20	-	86,5	-	77,8	169,4
Skjørdalsbekken	33,4	8	79,7	22	-	-	244,99	79,9	171,89
Rossvollbekken	-	0	1,3	-	0	-	14,37	13,3	2,04

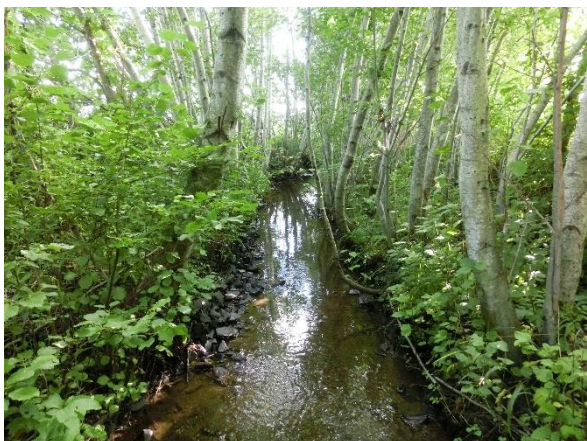
Broskitbekken

Broskitbekken er klassifisert som sink-bekk og har tre stasjoner for elfiske (**Figur 14**).



Figur 14. Nedre deler av Broskitbekken hvor de tre stasjonene er lokalisert.

Broskitbekken er lokalisert på nordsiden av Verdalselva og har en anadrom strekning på 1215 meter hvor det er vandringsstopp for anadrom fisk som følge av en 180 meter lang kulvert (Hol, 2018). Det arbeides i disse dager med å fjerne kulverten og å lage et nytt bekkeløp slik at opprinnelige tilgjengelige arealer for anadrom fisk blir gjenåpnet. Forventet ferdigstilling av prosjektet er våren 2020. Den undersøkte strekingen av Broskitbekken er preget av kanalisering og mye finsubstans som er lite egnet for både gyte- og oppvekstområder (**Figur 15**) og som gjenspeiles i det lave tetthetsestimater på 32,5 ind/100m². Vårhus (2016) klassifiserte både økologisk status og ASPT-indeks (Average Score Per Taxa) til svært dårlig tilstand i 2015. Se **Tabell 9** for fiskedata fra Broskitbekken 2019.



Figur 15. Stasjon 3 i Broskitbekken. Foto: Sivert Dahlen Lund.

Tabell 9. Fisk fanget, PIT-merket og gjenfangster i Broskitbekken.

Runde	Dato	Stasjon	Fisk fanget	Fisk PIT-merket	Fisk gjenfanget
1	28.05.2019	1	1	1	0
1	28.05.2019	2	0	0	0
1	28.05.2019	3	0	0	0
2	31.07.2019	Alle			5
3	26.08.2019	1	38	8	0
3	26.08.2019	2	0	0	0
3	26.08.2019	3	35	6	0
4	30.09.2019	Alle			5
5	03.11.2019	1	7	7	0
5	03.11.2019	2	2	2	0
5	03.11.2019	3	15	12	0
6	10.01.2020	Alle			0
		PIT-antenne			26
Sum			98	36	36

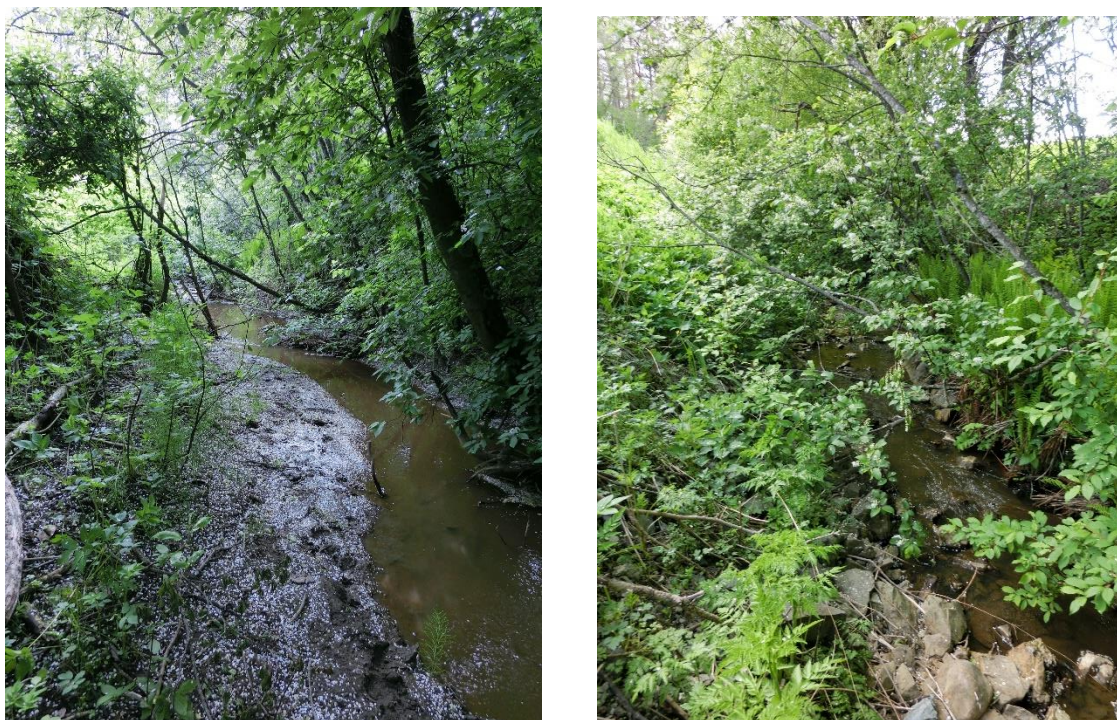
Korsådalsbekken

Korsådalsbekken er klassifisert som sink-bekk og har tre stasjoner for elfiske (**Figur 16**).



Figur 16. Nedre deler av Korsådalsbekken hvor de tre stasjonene er lokalisert. Foto: Sivert Dahlen Lund.

Korsådalsbekken ligger på nordsiden av Verdalelva og har en anadrom strekning på 750 meter hvor vandringen for anadrom fisk ender i et rør ved Stiklestad kulturhus (Richenberg, 2019). Bekken renner gjennom jordbrukslandskap og bebygd område og store deler av bekken bærer derfor preg av kanalisering. Det finnes likevel områder som er velegnet for gyting og oppvekstområder med dypere kulper og død ved (**Figur 17**). Hol (2018) klassifiserte økologisk status og ASPT-indeks som dårlig i 2017. Tidligere undersøkelser har indikert lave tettheter av fisk i Korsådalsbekken, men i herværende studie ble det estimert betydelig høyere tettheter enn tidligere med 156 ind/100m². Se **Tabell 10** for fiskedata fra Korsådalsbekken 2019.



Figur 17. Stasjon 1 i Korsådalsbekken. Her finnes gode oppvekstområder for ungfisk. Foto: Sivert Dahlen Lund.

Tabell 10. Fisk fanget, PIT-merket og gjenfangster i Korsådalsbekken.

Runde	Dato	Stasjon	Fisk fanget	Fisk PIT-merket	Fisk gjenfanget
1	28.05.2019	1	6	3	3
1	28.05.2019	2	3	3	0
1	28.05.2019	3	3	2	1
2	31.07.2019	Alle			16
3	22.08.2019	1	69	28	2
3	22.08.2019	2	33	10	0
3	22.08.2019	3	138	36	0
4	30.09.2019	Alle			36
5	01.11.2019	1	20	18	2
5	01.11.2019	2	9	8	1
5	01.11.2019	3	13	11	2
6	09.01.2020	Alle			14
		PIT-antenne			6
Sum			294	119	83

Rossvollbekken

Rossvollbekken er klassifisert som sink-bekk og har to stasjoner for elfiske (**Figur 18**).



Figur 18. Nedre deler av Rossvollbekken hvor de to stasjonene er lokalisert.

Rossvollbekken ligger på sørsiden av Verdalelva og har en anadrom strekning på 2350 meter (Hol, 2018). Bekken renner gjennom jordbrukslandskap, men med god kantvegetasjon og noe meandrering. På den undersøkte strekningen finnes det noe gytesubstrat, men det er leir og silt som dominerer. I bekken er det mye død ved og en del kulper som kan fungere som gode oppvekstområder for ungfisk (**Figur 19**). Hol (2018) klassifiserte den økologiske statusen til svært dårlig og ASPT-indeks til dårlig i 2017. Tidligere undersøkelser har indikert svært lave tettheter av anadrom fisk, noe som også stemte godt overens med hva som ble estimert i herværende studie med 2 ind/100m². Se **Tabell 11** for fiskedata fra Rossvollbekken.



Figur 19. Stasjon 1 (venstre) og stasjon 2 (høyre) i Rossvollbekken. Foto: Sivert Dahlen Lund.

Tabell 11. Fisk fanget, PIT-merket og gjenfangster i Rossvollbekken.

Runde	Dato	Stasjon	Fisk fanget	Fisk PIT-merket	Fisk gjenfanget
1	28.05.2019	1	2	2	0
1	28.05.2019	2	0	0	0
2	01.08.2019	Alle			3
3	23.08.2019	1	1	1	0
3	23.08.2019	2	2	2	0
4	02.10.2019	Alle			8
5	29.10.2019	Alle			2
6	03.11.2019	1	0	0	0
6	03.11.2019	2	5	5	0
7	09.01.2020	Alle			13
		PIT-antenne			0
Sum			10	10	26

Follobekken

Follobekken er klassifisert som source-bekk og har fire stasjoner for elfiske (**Figur 20**).



Figur 20. Nedre del av Follobekken hvor de fire elfisketasjonene er lokalisert.

Bekken ligger på nordsiden av Verdalselva og har en anadrom strekning på 2780 meter (Hol, 2018). Store deler av bekken renner gjennom jordbrukslandskap, men med gode kantsoner hvor bekken får meandrere fritt. På strekning fra fylkesvegen og til utløpet til Verdalselva er substratet dominert av leire og silt, men her finnes dype kulper og død ved som lager gode skjulplasser for ungfisk (**Figur 21**). På strekningen ovenfor fylkesvegen finnes gode gyteområder, samt egnede habitater for oppvekstområder. Kulvert under fylkesveg er fornyet og senest utbedret i 2017 (Richenberg, 2019), men fortsatt antas det at tersklene nedenfor kulverten er til hinder for vandring, spesielt under lav vannføring. Vårhus (2016) klassifiserte både økologisk tilstand og ASPT-indeks som moderat i 2015. Elfiskedata fra Nese (2019), samt herværende studie indikerer en økning i tettheter av anadrom ungfisk i Follobekken sammenlignet med tidligere studier. Se **Tabell 12** for fiskedata fra Follobekken.



Figur 21. Stasjon 3 (bilde til venstre) og kulvert (bilde til høyre) under fylkesveg i Follobekken. Foto: Sivert Dahlen Lund.

Tabell 12. Fisk fanget, PIT-merket og gjenfangster i Follobekken.

Runde	Dato	Stasjon	Fisk fanget	Fisk PIT-merket	Fisk gjenfanget
1	28.05.2019	1	2	2	0
1	28.05.2019	2	11	10	1
1	28.05.2019	3	4	4	0
1	28.05.2019	4	9	7	2
2	31.07.2019	Alle			16
3	21.08.2019	1	103	20	0
3	21.08.2019	2	171	46	0
3	21.08.2019	3	44	18	1
3	21.08.2019	4	13	7	0
4	30.09.2019	Alle			45
5	02.11.2019	1	31	22	4
5	02.11.2019	2	25	21	2
5	03.11.2019	3	12	11	1
5	03.11.2019	4	15	12	3
6	09.01.2020	Alle			60
		PIT-antenne			32
Sum			440	180	167

økologisk status og ASPT-indeks til god i 2016. De høyeste ungfisk-tetthetene av samtlige undersøkte bekker i herværende studie ble funnet i Skjørdalsbekken med en gjennomsnittlig tetthet på 171 ind/100m². Se **Tabell 13** for fiskedata fra Skjørdalsbekken.



Figur 24. Nedre (venstre bilde) og øvre (høyre bilde) deler av Skjørdalsbekken, og der henholdsvis stasjon 1 og 5 er lokalisert. Foto: Sivert Dahlen Lund.

Tabell 13. Fisk fanget, PIT-merket og gjenfangster Skjørdalsbekken.

Runde	Dato	Stasjon	Fisk fanget	Fisk PIT-merket	Fisk gjenfanget
1	28.05.2019	1	0	0	0
1	28.05.2019	2	2	2	0
1	28.05.2019	3	1	1	0
1	28.05.2019	4	6	5	1
1	28.05.2019	5	1	1	0
1	28.05.2019	6	2	2	0
2	01.08.2019	Alle			16
3	20.08.2019	1	97	8	0
3	20.08.2019	2	74	17	0
3	23.08.2019	3	99	42	0
3	23.08.2019	4	140	19	2
3	27.08.2019	5	194	14	0
3	27.08.2019	6	143	15	2
4	02.10.2019	Alle			31
5	02.11.2019	1	31	14	1
5	02.11.2019	2	31	12	1
5	02.11.2019	3	57	37	1
5	02.11.2019	4	14	13	1
5	02.11.2019	5	0	0	0
5	01.11.2019	6	1	1	0
6	10.01.2020	Alle			54
		PIT-antenne			24
Sum			893	203	134

Bjørkbekken

Bjørkbekken er klassifisert som source-bekk og har fire stasjoner for elfiske (**Figur 25**).



Figur 25. Bjørkbekken med lokasjon av de fire stasjonene.

Bekken er lokalisert på sørsiden av Verdalelva og har en anadrom strekning på 1850 meter i samløp med Sundbybekken (Hol, 2018) og ender i et naturlig hinder ca. 100 meter ovenfor stasjon 4 (Richenberg, 2019). Bekken renner gjennom jordbrukslandskap, men med brede kantsoner hvor bekken får meandrere fritt og har dannet en ravinedal. Store deler av bekken har godt habitat for både oppvekstområder og gyteområder for anadrom fisk med stor morfologisk variasjon med kulper, stryk, død ved og fint og grovt substrat (**Figur 26**). Under elfiske ble det funnet høye tettheter av flere årsklasser. Gjennomsnittlig fisketetthet var 169 ind/100m² under elfiske i september. Se **Tabell 14** for fiskedata i Bjørkbekken.



Figur 26. Bilder fra stasjon 2 (venstre bilde) og stasjon 3 (høyre bilde) i Bjørkbekken. Foto: Sivert Dahlen Lund.

Tabell 14. Fisk fanget, PIT-merket og gjenfangster i Bjørkbekken.

Runde	Dato	Stasjon	Fisk fanget	Fisk PIT-merket	Fisk gjenfanget
1	29.05.2019	1	2	2	0
1	29.05.2019	2	9	9	0
1	29.05.2019	3	4	4	0
1	28.05.2019	4	4	4	0
2	01.08.2019	Alle			7
3	22.08.2019	1	133	30	1
3	24.08.2019	2	204	61	3
3	24.08.2019	3	142	32	1
3	24.08.2019	4	233	24	0
4	30.09.2019	Alle			39
5	02.11.2019	1	7	4	3
5	01.11.2019	2	18	15	3
5	01.11.2019	3	13	12	1
5	01.11.2019	4	2	1	1
6	10.01.2020	Alle			21
		PIT-antenne			51
Sum			771	198	131

Vedlegg 2: Grunndata for beregning av fisketetthet

Tabell 15. Grunnlagsdata for beregning av fisketetthet. Data er oppgitt for hver elfiskestasjon i de seks ulike undersøkte bekkene i 2019. For utregning av estimerte verdier er Zippins modell (Zippin, 1958) lagt til grunn. $c1$, $c2$, $c3$ er antall fisk fanget 1., 2. og 3. fiskeomgang. Est catchability (p) = estimert fangbarhet, $SE(p)$ = standardfeil for estimert fangbarhet, $\#fish/sqm$ = antall fisk pr. m^2 , $fish/100m^2$ = estimert antall fisk/100 m^2 , se = standardfeil til estimert antall fisk pr m^2 . # DIV/O! angir utilsikkelige data for estimering (for få fiskeomganger eller fler fisk i 2. eller 3. fiskeomgang enn i 1. omgang).

Species	Age	Bekk	Station	Length	Width	c1	c2	c3	SE(y)	Est catchability (p)	SE(p)	#fish/sqm	SE(#fish/sqm)	fish/100m2	se	Antall omg
Trout	0+	Bjørkbecken	1	53,5	2,36	35	30	24	110,1298322	0,170113002	0,108675119	1,645233764	0,872246414	164,5233764	87,22464136	3 ganger
Trout	0+	Bjørkbecken	2	61	2,78	49	39	23	32,69334398	0,301516598	0,083815606	0,992921604	0,192790093	99,29216044	19,2790093	3 ganger
Trout	0+	Bjørkbecken	3	49,1	2,46	43	25	21	26,09003535	0,315885057	0,092019928	1,083867483	0,216002147	108,3867483	21,60021472	3 ganger
Trout	0+	Bjørkbecken	4	63	2,24	111	77	25	13,27414068	0,476406342	0,0485641	1,762323609	0,094062788	176,2323609	9,406278829	3 ganger
Trout	0+	Brokskitbekken	1	58	1,65	23	7	5	2,857789636	0,578549448	0,103696556	0,395319141	0,029861961	39,53191412	2,986196066	3 ganger
Trout	0+	Brokskitbekken	2	47,1	1,42	0	0	0	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	3 ganger
Trout	0+	Brokskitbekken	3	50	2	16	8	7	10,85076996	0,362395841	0,147375554	0,418472736	0,1085077	41,84727355	10,85076996	3 ganger
Trout	0+	Follobekken	1	47,6	2,19	42	19	22	26,61146367	0,309003345	0,096071619	1,188255461	0,25280531	118,8255461	25,2805309	3 ganger
Trout	0+	Follobekken	2	50	1,84	86	42	31	16,55256625	0,419636025	0,060558849	2,148187628	0,179919198	214,8187628	17,99191983	3 ganger
Trout	0+	Follobekken	3	37,8	1,78	23	11	4	3,222328348	0,565741454	0,101425994	0,615146203	0,04789145	61,51462032	4,789145038	3 ganger
Trout	0+	Follobekken	4	43	1,63	8	2		1,405456738	0,75	0,0390625	0,152185286	0,020052172	15,2185286	2,005217203	2 ganger
Trout	0+	Korsådsbekken	1	65	1,47	30	14	8	5,842919413	0,494812411	0,095866511	0,624770037	0,061150386	62,47700365	6,115038632	3 ganger
Trout	0+	Korsådsbekken	2	20	1,72	15	15	3	6,712727982	0,437312899	0,129927097	1,16725623	0,195137441	116,725623	19,51374413	3 ganger
Trout	0+	Korsådsbekken	3	82	1,22	96	26	15	3,706422197	0,645969781	0,047173109	1,433040865	0,037049402	143,3040865	3,704940221	3 ganger
Trout	0+	Skjurdalsbekken	1	41	2	34	25	15	21,92231492	0,326371844	0,099657413	1,299736769	0,267345304	129,9736769	26,73453039	3 ganger
Trout	0+	Skjurdalsbekken	2	40	2,1	26	16	10	12,35053932	0,380590348	0,111254607	0,812023192	0,14703023	81,2023192	14,703023	3 ganger
Trout	0+	Skjurdalsbekken	3	60	2,44	23	13	8	9,004784124	0,414598768	0,11586483	0,375971544	0,061508088	37,59715441	6,150808828	3 ganger
Trout	0+	Skjurdalsbekken	4	50	2,2	51	41	22	27,75990395	0,323782198	0,080542056	1,50026829	0,252362763	150,026829	25,23627632	3 ganger
Trout	0+	Skjurdalsbekken	5	50	1,7	81	62	33	29,65783977	0,343658631	0,063284903	2,886808337	0,348915762	288,6808337	34,8915762	3 ganger
Trout	0+	Skjurdalsbekken	6	57	1,4	65	35	26	18,97135652	0,382491891	0,071302421	2,065241222	0,237736297	206,5241222	23,77362973	3 ganger
Trout	0+	Rossvollbekken	1	52	1,74	0	0		#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	0	#DIV/O!	0	#DIV/O!	2 ganger
Trout	0+	Rossvollbekken	2	32,7	2	0	0		#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	0	#DIV/O!	0	#DIV/O!	2 ganger
Trout	1+	Bjørkbecken	1	53,5	2,36	29	13	1	1,482885637	0,697034341	0,077135041	0,350308703	0,011744699	35,03087028	1,174469853	3 ganger
Trout	1+	Bjørkbecken	2	61	2,78	54	23	6	3,097696903	0,634808395	0,061716103	0,514502719	0,018266876	51,45027191	1,826687642	3 ganger
Trout	1+	Bjørkbecken	3	49,1	2,46	30	14	8	5,842919413	0,494812411	0,095866511	0,494235896	0,048374144	49,42358965	4,837414446	3 ganger
Trout	1+	Bjørkbecken	4	63	2,24	11	6	3	4,161390148	0,472797749	0,159255319	0,166055806	0,029488309	16,6055806	2,948830887	3 ganger
Trout	1+	Brokskitbekken	1	58	1,65	2	1	0	0,357940577	0,710102051	0,285136917	0,032130773	0,003740236	3,21307728	0,374023591	3 ganger
Trout	1+	Brokskitbekken	2	47,1	1,42	0	0	0	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	3 ganger
Trout	1+	Brokskitbekken	3	50	2	2	0	2	#DIV/O!	0	#DIV/O!	0,04	#DIV/O!	4	#DIV/O!	3 ganger
Trout	1+	Follobekken	1	47,6	2,19	12	3	4	3,574424881	0,492896074	0,159011484	0,20959697	0,034289023	20,95969704	3,428902269	3 ganger
Trout	1+	Follobekken	2	50	1,84	5	4	0	1,155589168	0,615009506	0,193408577	0,103746088	0,012560752	10,37460875	1,256075183	3 ganger
Trout	1+	Follobekken	3	37,8	1,78	4	0	2	3,500987617	0,406929669	0,316845393	0,112679402	0,052032989	11,2679402	5,203298878	3 ganger
Trout	1+	Follobekken	4	43	1,63	3	0	0	0	0	1	0	0,042802112	0	4,280211157	0 2 ganger
Trout	1+	Korsådsbekken	1	65	1,47	12	3	2	1,327444646	0,643380043	0,134484346	0,18636997	0,01389267	18,63699704	1,389267028	3 ganger
Trout	1+	Korsådsbekken	2	20	1,72	0	0	0	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	#DIV/O!	3 ganger
Trout	1+	Korsådsbekken	3	82	1,22	3	0	0	0	1	#DIV/O!	0,029988005	0	2,99880048	0 3 ganger	
Trout	1+	Skjurdalsbekken	1	41	2	8	2	4	7,553833827	0,357518891	0,220619776	0,232352723	0,092119925	23,23527234	9,211992472	3 ganger
Trout	1+	Skjurdalsbekken	2	40	2,1	9	5	5	16,9554529	0,274715579	0,209050697	0,365723972	0,20185063	36,57239723	20,18506297	3 ganger
Trout	1+	Skjurdalsbekken	3	60	2,44	36	8	5	1,759345214	0,681364342	0,074294731	0,345889197	0,012017385	34,58891969	1,201738534	3 ganger
Trout	1+	Skjurdalsbekken	4	50	2,2	16	6	2	1,620390193	0,639149601	0,113967844	0,228939074	0,01473082	22,89390739	1,473081994	3 ganger
Trout	1+	Skjurdalsbekken	5	50	1,7	13	2	3	1,634249875	0,615009506	0,136760516	0,224579766	0,019226469	22,45797659	1,922646911	3 ganger
Trout	1+	Skjurdalsbekken	6	57	1,4	9	4	3	4,346683675	0,448511548	0,183882245	0,240908738	0,05446972	24,09087383	5,446972024	3 ganger
Trout	1+	Rossvollbekken	1	52	1,74	1	0	0	0	1	0	0,011052166	0	1,105216622	0 2 ganger	
Trout	1+	Rossvollbekken	2	32,7	2	2	0	0	0	1	0	0,03058104	0	3,058103976	0 2 ganger	

Vedlegg 3: Tekst-fil til analyser i MARK

Figur 27. Første side av input-fil til analyser i MARK beskrevet i kap. 5.5.1.

```
*CASver - Notisblokk
Fil Rediger Format Vis Hjelp
/*CAS verdal 2018-2019 brown trout. 10 occasions sep by 2.9, 2.3, 2.7, 5.2, 1.1, 1.1, 1.0, 1.1, 2.3 months. 3 states: 1=resident, 3=within-stream mig,
| 7= emigrated stream. 6 streams: BRO,KOR,FOL,ROS,SKJ,BJO. Body length covariate*/

/*169981944*/      0000001000      0 0 0 0 1 0      126 ;
/*170032023*/      1000000000      0 0 0 0 0 1      110 ;
/*170032216*/      0000001700      0 0 0 0 1 0      124 ;
/*170032369*/      0000001000      0 0 0 0 1 0      125 ;
/*170032379*/      0000001000      0 0 0 0 1 0      132 ;
/*170032401*/      1000000000      0 0 1 0 0 0      123 ;
/*170036104*/      1103030100      0 0 0 0 1 0      113 ;
/*361684002*/      1000000000      0 0 0 0 0 1      104 ;
/*361684020*/      0000001100      0 0 0 0 1 0      135 ;
/*361684039*/      0000001101      0 0 0 0 1 0      125 ;
/*361684159*/      0000001100      0 0 0 0 1 0      155 ;
/*361684162*/      1100000000      0 0 0 0 1 0      125 ;
/*361684172*/      0100000000      0 0 0 0 0 1      162 ;
/*361684180*/      1000000000      1 0 0 0 0 0      132 ;
/*361684187*/      0000001300      0 0 0 0 1 0      129 ;
/*361684191*/      0100000000      0 0 0 0 0 1      127 ;
/*361684211*/      0000001000      0 0 0 0 1 0      133 ;
/*361684222*/      0000001000      0 0 0 0 1 0      124 ;
/*361684243*/      0000001310      0 0 0 0 1 0      122 ;
/*361684250*/      0000001100      0 0 0 0 1 0      127 ;
/*361684790*/      0000001300      0 0 0 0 1 0      131 ;
/*361684792*/      0000001000      0 0 0 0 1 0      121 ;
/*361684834*/      0100000000      0 0 0 0 0 1      124 ;
/*361684861*/      0000001000      0 0 0 0 1 0      137 ;
/*361685231*/      1000000000      0 0 0 0 0 1      113 ;
/*126053542300*/  1000000000      0 0 0 0 1 0      60 ;
/*126053542301*/  1000000000      0 0 0 0 1 0      85 ;
/*126053542302*/  1000000000      0 0 0 0 1 0      73 ;
/*126053542303*/  1000000000      0 0 0 0 1 0      90 ;
/*126053542304*/  1000000000      0 0 0 0 1 0      72 ;
/*126053542305*/  1101010000      0 0 0 0 1 0      62 ;
/*126053542306*/  1110000000      0 0 0 0 1 0      70 ;
/*126053542307*/  1007000000      0 0 0 0 1 0      72 ;
/*126053542308*/  1000000000      0 0 0 0 1 0      66 ;
```



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

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway