

**Økt vekst og overlevelse hos ensomrig laks (*Salmo salar* L.)
og ørret (*Salmo trutta* L.) som følge av eliminering
av eldre årsklasser**

– en analyse av biotiske og abiotiske faktorer før og
etter rotenonbehandling av Lærdalselva

Thesis Candidatus scientiarum
Aleksander L. Andersen
Zoologisk institutt
Universitetet i Bergen
April 2002



Forord

Denne oppgaven er utført ved Zoologisk institutt, Universitetet i Bergen. Bjørn Barlaup har vært faglig veileder, mens Gunnar G. Raddum har vært biveileder. Oppgaven er gitt etter en ide fra Bjørn, og jeg vil først og fremst takke ham for utmerket veiledning gjennom hovedfagsstudiet.

I forbindelse med feltarbeidet har Torkjell Grimelid vært til stor hjelp med sin lokalkunnskap, og kunnskap ellers om fiskebestanden i Lærdalselva. Fiskeforvalter Eyvin Sølsnes ved Miljøvernavdelingen, Fylkesmannen i Sogn og Fjordane, får takk for delfinansiering av oppgaven samt godt samarbeid under feltinnsamlingen. Gunnar, Bjørn og Svenna ved LFI-Bergen skal ha takk for lån av utstyr og bil under feltinnsamlingene, samt muligheten for å spe på studentøkonomien med lønnet feltarbeid.

De tyngre delene av de statistiske analysene ville vært vanskelig gjennomførbart uten Erik Giljes hjelp. Takk!

Gaute Bø Grønstøl skal ha honnør for å komme med konstruktive innspill på statistikken. Frode Fossøy takkes for hjelp med layout, lån av PC og gjennomlesing. Jon Gladsø takkes for hjelp med lokalitetsbeskrivelse og innspill på bunndyr. Frode Falkenberg takkes for hjelp med lokalitetskartet. Svein Jakob Saltveit ved LFI-Oslo får takk for lokalitetsbeskrivelse. NVE og Østfold energi takkes for å ha stilt temperatur og vannføringsdata tilgjengelig for bruk i denne oppgaven.

Videre takkes Stian, Tom, Vegard og Helge for konstruktive innspill og korrekturlesning.

Til sist, men ikke minst, skal min mor ha takk for god støtte gjennom 27 år!

Bergen 03.04.2002

Aleksander L. Andersen

Sammendrag

Denne oppgaven er basert på studier av ungfiskbestander av laks (*Salmo salar* L.) og ørret (*Salmo trutta* L.) før og etter rotenonbehandlingen av Lærdalselva i 1997. Rotenonbehandlingen medførte at samtlige ungfisk på den anadrome delen av elva ble utryddet. Deler av den voksne gytefiskbestanden ble samtidig oppbevart i merder i sjøen under behandlingen, og deretter sluppet fri slik at de vandret opp i elva og gyttte samme høst. Avkommet etter denne gytefisken, dvs. 1998-årsklassen, klekket året etter rotenonbehandlingen og kunne derfor vokse opp i et miljø uten tilstedeværelsen av de 2-3 eldre kohortene (årsklassene) som normalt er tilstede. Denne uvanlige situasjonen danner grunnlaget for oppgaven som fokuserer på den innflytelse eldre kohorter har på vekst og overlevelse hos de ensomrige kohorter. For å studere dette har det vært nødvendig å undersøke hvordan biotiske og abiotiske forhold påvirker vekst og overlevelse hos ensomrig laks og ørret før og etter rotenonbehandlingen. Oppgaven er basert på en rekke statistiske analyser av materiale innsamlet med elektrofiske av ulike institusjoner i 12 feltsesonger over en periode på 20 år (1980-1999).

Første del av oppgaven søker å identifisere de viktigste biotiske og abiotiske forhold som påvirker vekst og overlevelse til ensomrig laks og ørret før rotenonbehandlingen. Enkle regresjonsanalyser ble brukt for å analysere samvariasjon mellom fisketetthet, vekst og de abiotiske faktorene temperatur og vannføring. Temperatur var den faktoren som best forklarte vekst av samtlige faktorer. Åtte ulike temperaturparametere ble undersøkt i forhold til veksten til ensomrig laks og ørret, hvorav middeltemperaturen i mai-juli ga best utslag. Denne temperaturparameteren forklarte opptil hhv. 82% og 68% av den observerte mellomårsvariasjonen i vekst for ensomrig laks og ørret. Regresjonsanalysene viste at vannføring ga gjennomgående svake sammenhenger med andre variabler. Det ble generelt funnet liten samvariasjon mellom tettheter og andre faktorer. Feilkilder ved estimeringen av tettheter har sannsynligvis maskert eventuelle effekter av de undersøkte faktorene på tetthet.

I andre del av oppgaven ble det fokusert på om fraværet av eldre fisk etter rotenonbehandlingen i 1997 påvirket vekst og overlevelse for ensomrig laks og ørret. Dette

ble gjort ved å sammenligne data fra 1998 og 1999, med perioden før behandlingen i 1991-1994.

Den statistiske metoden analyse av covarians (ANCOVA) ble brukt for å teste hvilke faktorer som påvirket veksten i årene før og etter rotenonbehandlingen. Resultatene viste at veksten for ensomrig laks og ørret etter rotenonbehandlingen, dvs. i 1998, var signifikant større enn alle andre undersøkte år når det ble korrigert for temperatur. I normalsituasjonen før rotenonbehandlingen, med tre til fire eldre kohorter til stede, viser resultatene at disse eldre kohortene har en sterkt negativ innflytelse på veksten til den ensomrige fisken. Årsaken til dette er trolig biologiske interaksjoner mellom årsklassene der de eldre kohortene representerer et predasjons- og/eller konkurransetrykk som begrenser veksten til de ensomrige fiskene. For den ensomrige fisken fører trolig fraværet av eldre kohorter til en bedre utnyttelse av habitatet, større habitatbredde, et bedre næringstilbud og påfølgende høyere matinntak. Disse årsakssammenhengene er tidligere beskrevet i litteraturen fra både eksperimentelle studier og feltstudier. Det foreliggende studiet er imidlertid det første storskala feltforsøket som viser slike sammenhenger hvor det samtidig er statistisk kontrollert for andre biotiske og abiotiske faktorer. Resultatene viser viktigheten av å ta hensyn til mellomårsvariasjonen i temperatur siden temperaturen i vekstsesongen normalt vil være helt avgjørende for veksten i et gitt år. Det ble påvist at effekten av rotenonbehandlingen på vekst, dvs. eliminering av eldre kohorter, var større en temperatureffekten. Når det korrigeres for temperatureffekten tilsier resultatene en behandlingseffekt som gir en økt gjennomsnittlig vekst på ca 5 mm for både ensomrig laks og ørret. Dette illustrerer styrken av de biologiske interaksjonene mellom kohortene.

Året etter rotenonbehandlingen var tettheten av ensomrig laks om lag fire ganger høyere (117,2 pr. 100m²) enn den høyeste registrerte tettheten før behandlingen. Tilsvarende var tetthetene av ensomrig ørret (104,5 pr. 100m²) i 1998 den nest høyeste verdien registrert i undersøkelsesperioden. Disse relativt høye tettheter av ensomrig laks og ørret ble funnet til tross for at rotenonbehandlingen tok livet av om lag 350 laks >35cm og 5300 ørret >35cm, noe som trolig førte til en betydelig reduksjon av gytefiskbestandene. Til tross for dette tilsier de registrerte tetthetene av ungfisk før og etter rotenonbehandlingen av Lærdalselva at gytefiskbestandene i 1997 var stor nok til å realisere produksjonspotensialet for ensomrig laks og ørret i 1998. Fraværet av predasjon og konkurranse fra eldre kohorter i 1998 har

trolig bidratt til dette resultatet. En slik årsakssammenheng underbygges av resultatene som viser klare negative effektene på veksten til ensomrig fisk ved tilstedeværelse av eldre kohorter.

Tidligere undersøkelser har vist at laksen i Lærdalselva normalt vil ha en gjennomsnittlig smoltalder som varierer fra 3,1-3,9 år, mens smoltalderen for sjøretten har vært bestemt til 3,3 år. Den gode veksten for 1998-årsklassene gir klare indikasjoner på en redusert smoltalder for både laks og ørret fra denne årsklassen. Sammen med de relativt høye tetthetene av 1998-årsklassen tyder resultatene på at smoltproduksjonen fra denne årsklassen ikke ble redusert sammenliknet med smoltproduksjonen fra en normal årsklasse før rotenonbehandlingen.

I et forvaltningsmessig perspektiv har denne oppgaven påvist flere relevante forhold i forbindelse med rotenonbehandling av anadrome vassdrag. For det første tilsier resultatene at gytebestandene av laks og ørret etter rotenonbehandlingen var stor nok til å realisere produksjonspotensialet for Lærdalselva. Resultatene viser også at veksten for de ensomrige fisken i 1998 var spesielt god og at tetthetene var relativt høye. Fravær av predasjons- og/eller konkurransetrykk fra eldre årsklasser var trolig en viktig forutsetting for dette resultatet. Den gode veksten medførte høyst sannsynlig en reduksjon i smoltalderen for 1998-årsklassen, og smoltproduksjonen fra denne årsklassen var trolig ikke lavere enn produksjonen fra en normal årsklasse før behandlingen. Den totale smoltproduksjonen vil imidlertid være klart redusert som følge av rotenonbehandlingen siden behandlingen drepte de tre til fire årsklassene av ungfisk som sto på elva i 1997. Med tanke på reetablering av ungfiskbestandene viser resultatene at den første årsklassen etter en rotenonbehandling vil få spesielt gunstige vekst- og overlevelsesbetingelser. Dette skyldes trolig fravær av eldre fisk. Disse biologisk betingede forhold vil sannsynligvis føre til en raskere gjenoppbygging av fiskebestandene enn det som kunne forventes uten denne kunnskapen om de biologiske forholdene.

Innholdsfortegnelse

FORORD	3
SAMMENDRAG	5
INNHOLDSFORTEGNELSE	7
1 INNLEDNING	11
1.1 VIKTIGE FAKTORER SOM PÅVIRKER VEKST OG OVERLEVELSE HOS LAKS OG ØRRETPARR	11
1.2 LÆRDALSELVA OG ROTENONBEHANDLINGEN	15
1.3 MÅLSETTING OG HYPOTESER	16
2 MATERIALE OG METODE	18
2.1 LOKALITETSBSKRIVELSE	18
2.1.1 Områdebeskrivelse	18
2.1.2 Stasjonsbeskrivelse	19
2.1.3 Temperatur	22
2.1.4 Vannføring	23
2.2 DATAINNSAMLING	24
2.3 ROTENONBEHANDLINGEN	25
2.4 BEREGNINGER OG STATISTISK BEHANDLING	27
2.4.1 Definisjoner og parametere	27
2.4.2 Statistiske analyser	31
2.4.3 Metodeprøver	33
2.4.4 Statistiske metoder	36
3 RESULTAT	37
3.1 NORMALSITUASJONEN FØR ROTENONBEHANDLINGEN - SAMVARIASJON MELLOM VEKST, FISKETETTHET, TEMPERATUR OG VANNFØRING	37
3.1.1 Datasett fra 1980-tallet	37
3.1.2 Datasett fra 1990-tallet	40
3.1.3 Datasett fra 1980-tallet og 1990-tallet samlet	43
3.2 ROTENONBEHANDLING - ENDRINGER I FISKESAMFUNNET	45
3.2.1 Endringer i vekst	45
3.2.2 Vekstanalyser vha. ANCOVA	51
3.2.3 Tetthetsutvikling og smoltifisering	53
4 DISKUSJON	56
4.1 BEGRENSNINGER VED DE VALGTE METODENE	56
4.1.1 Målinger av temperatur og vannføring	56
4.1.2 Innsamling og analyse av fiskematerialet	57
4.1.3 Statistiske analyser	61
4.2 FORHOLD SOM PÅVIRKER TETTHET OG VEKST I UNGFISKBESTANDEN FØR ROTENONBEHANDLINGEN	63
4.2.1 Samvariasjon mellom biotiske og abiotiske faktorer	63
4.2.2 Forskjeller mellom resultater fra 1980-tallet og 1990-tallet	65
4.3 ROTENONBEHANDLING - ENDRINGER I FISKESAMFUNNET	66
4.3.1 Endringer i vekst	66
4.3.2 Vekst hos ensomrig fisk i forhold til tilstedeværelsen av eldre årsklasser	67
4.3.3 Tetthetsutvikling og smoltifisering	73
4.4 KONKLUSJONER	77
5 REFERANSER	81

1 Innledning

Denne oppgaven er basert på studier av ungfiskbestander av laks (*Salmo salar* L.) og ørret (*Salmo trutta* L.) før og etter rotenonbehandlingen av Lærdalselva i 1997. Rotenonbehandlingen medførte at samtlige tilstedeværende ungfisk på den anadrome delen av elva ble utryddet. Deler av den voksne bestanden ble oppbevart i merder i sjøen under behandlingen og deretter sluppet fri slik at de vandret opp i elva og gyttet samme høst. Avkommet etter denne gytefisken, dvs. 1998-årsklassen, klekket året etter rotenonbehandlingen og kunne derfor vokse opp i et miljø uten tilstedeværelsen av eldre kohorter. Denne uvanlige situasjonen danner grunnlaget for oppgaven som fokuserer på hvordan biotiske og abiotiske forhold påvirker vekst og overlevelse hos ensomrig laks og ørret. Forholdet mellom vekst og temperatur, og den innflytelse eldre kohorter har på de ensomrige kohorter gjennom økt konkurranse og økt risiko for predasjon, er tillagt størst vekt.

1.1 Viktige faktorer som påvirker vekst og overlevelse hos laks og ørretparr

Habitatpreferanser

Habitatvalg hos laks og ørretparr i rennende vann blir påvirket av ulike fysiske variabler, særlig vanddyb, vannhastighet, substrat og skjul (Gibson 1988, Heggenes 1989, Heggenes *et al.* 1999). Den viktigste habitatvariabelen for ørret er vanddyb, og det er god sammenheng mellom fiskens størrelse og vanddypet den oppholder seg på. Ørret mindre enn 7 cm er vanligst i grunne områder med vanddyb på opptil 20-30 cm (Heggenes *et al.* 1999) med moderat vannhastighet. I større elver finnes de langs elvebredden og bakevjer uten større fisk (Kennedy & Strange 1982). Ørretparr regnes som mer sky enn lakseparr (Bremset & Heggenes 2001), og tilgang til skjul i form av vegetasjon, elvekant, steiner eller turbulent vannoverflate er viktige faktorer for deres habitatvalg (Fausch & White 1981, Borgstrøm *et al.* 1995). Lakseparr finnes oftest på dyp over 20 cm, og lenger fra elvebredden enn ørretparr. De minste individene står nærmest elvebredden, men de kan bruke dypere områder i fravær av konkurranse fra ørret eller større lakseparr (Kennedy & Strange 1986). Lakseparr

foretrekker mer raskflytende elveområder (Elson 1967, Rimmer & Paim 1983, Symmons *et al.* 1978), turbulent vannoverflate (Heggenes 1991, Heggenes & Saltveit 1990), og gjerne med steiner eller andre objekter som kan gi skjul (Heggenes & Traaen 1988, Pickering *et al.* 1987).

Temperatur

De viktigste faktorene som har betydning for fiskens tilvekst er vanntemperatur, næringsinntak og fiskens størrelse (Brett *et al.* 1969, Bohlin 1995). Temperatur er kanskje den viktigste abiotiske faktoren som påvirker energibudsjettet og biologisk suksess hos eksotherme dyr (Wotton 1990). Når temperaturen øker vil teleost fisk øke matinntaket, vekst og veksteffektivitet til et maksimum etterfulgt av en avtagning (Brett 1964, Elliott 1975a-b). Sammenhengen mellom temperatur og vekst for laksefisk er grundig dokumentert i en rekke studier av ørret (*Salmo trutta*) (Elliott 1975a-b, L'Abée-Lund *et al.* 1989, Jensen 1990, Jensen *et al.* 2000) og laks (*Salmo salar*) (Jensen & Johnsen 1986, Forseth *et al.* 2001). Variasjoner i livshistoriekarakterer mellom arter og innen arter henger vanligvis sammen med miljøgradienter som bl.a. temperatur (L'Abée-Lund *et al.* 1989). Populasjoner kan likevel ha lokale tilpasninger til sitt miljø, og få en vekst som er bedre enn hva det observerte temperaturregimet normalt skulle tilsi (Jensen *et al.* 2000).

Elliott fant at optimal veksttemperatur for lakseparr av en engelsk stamme var 15,9°C og 18-19°C for lakseparr av vestnorsk stamme (Elliott & Hurley 1997, 2001). Andre har bestemt den optimale temperaturen for vekst hos lakseparr til 16-19°C (Signevich 1967, Wankowski & Thorpe 1979, Dwyer & Piper 1987). Lakseparr har en nedre grense for netto vekst ved 6-7,4°C (Jensen & Johnsen 1986, Jensen *et al.* 1989, Elliott & Hurley 1997), mens andre har konkludert med at den vinterinaktive perioden inntreffer ved temperaturer under 9°C (Gibson 1978, Rimmer & Paim 1983). Øvre grense for netto vekst hos lakseparr er 22,5°C (Elliott & Hurley 1997).

Elliott & Hurley (2001) fant at ørret hadde maksimal vektøkning ved 13,1°C. Ved undersøkelse av vekstforhold i 34 norske ørret vassdrag ble optimal veksttemperatur bestemt til 15°C (L'Abée-Lund *et al.* 1989). Vekstforsøk på brunørret av Lærdalstammen viste at maksimal vekst og næringsinntak ble oppnådd ved ca. 16°C (Forseth & Jonsson 1994). Øvre

og nedre grense for netto vekst hos ørret er henholdsvis 3,6 og 19,5°C (Elliott & Hurley 1995, 2001).

Vannføring

Vannføringsregimet er en viktig faktor for fiskens overlevelse. I nordlige elver kommer vinternedbøren i form av snø, og elvene får en periode med høy vannføring og flom under snøsmeltingen i mai/juni. I den samme perioden går laks og ørret gjennom plommesekkstadiet og emigrasjon fra gytegrøpa som ender med det første eksogene næringsopptaket. Høy vannføring under plommesekkkyngel stadiet syntes å være kritisk for overlevelse av laks, mens de viktigste faktorene for overlevelse hos ørreten er høy temperatur og lav vannføring under plommesekkstadiet (Jensen & Johnsen 1999). Vekst hos lakseparr avtok i år med stor vårflom, mens dette ikke ble observert for ørreparr. Noe av grunnen til den reduserte veksten hos laks kan være utvasking eller dødelighet hos evertebratene fisken spiser (Jensen & Johnsen 1999).

Konkurrans

Konkurrans spesielt om mat og plass er en viktig faktor for populasjonsreguleringen. Konkurrans om ressurser er enten direkte (interferens) eller indirekte (eksplorativ) (Wotton 1990). Ved direkte konkurrans møtes individene fysisk. Under en slik interaksjon trenger ikke den aktuelle ressursen å opptre i absolutt underskudd, men konkurrentens atferd skaper et relativt underskudd. Indirekte konkurrans innebærer ofte at de konkurrerende individene ikke møtes, men at ressurser brukt av det ene individ ikke er tilgjengelig for det andre.

Parr av laks og ørret er økologisk svært like (Gibson 1988), og kan sameksistere i samme miljø med stor grad av romlig nisjeoverlapp (Heggenes & Saltveit 1990). Dominans og sosial status er faktorer av stor betydning for vekst og overlevelse hos juvenile laksefisk. Dominans hos ørreparr styres av tidligere oppholdssted og individets størrelse (Jenkins 1969). Generelt dominerer de større fiskene over de mindre (Jenkins 1969, Bohlin 1977), og residente individer har et konkurransefortrinn ovenfor introduserte individer (Bohlin 1977). Dominans kan også være et resultat av høy aggressivitet (Huntingford *et al.* 1989). Ved lave tettheter er den mest vanlige sosiale organiseringsformen territorialitet (Elliott 1990, Titus & Mosegaard 1991, Grant & Kramer 1990). Ved høye tettheter kan unge laksefisk danne dominansstyrte hierarkier eller stimer (Elliott 1990, Bremset & Berg 1997). Dominante

individer tar vanligvis de posisjoner som gir høyest potensielt energiutbytte, mens de subdominante individene holder de suksessivt mindre profitable posisjonene (Fausch 1984).

Ørretparr regnes som konkurransesterke i møter med laksunger med samme eller litt større kroppsmasse (Kennedy & Strange 1986). Denne konkurransefordelen kan skyldes høyere aggressivitet hos ørret, fordi aggressive og derfor dominante individer til en viss grad kan monopolisere de mest profitable posisjonene (Bremset & Heggenes 2001). Laks har et konkurransefortrinn på lokaliteter med hurtig vannhastighet. Dette skyldes sannsynligvis at laks er morfologisk og adferdsmessig bedre tilpasset sterk strøm sammenlignet med ørret (Kennedy & Strange 1982).

Intraspesifikk konkurranse foregår på to ulike nivåer, både innenfor og mellom kohorter (Bohlin 1977). Aggressiv adferd er mest vanlig mellom individer på samme størrelse, noe som indikerer at intrakohort konkurransen er sterkere enn interkohort konkurranse. Individer av samme størrelse og alder konkurrerer om fundamentale ressurser som mat og territorier. Territorielle laksefisk trenger også større romlig plass etter hvert som de vokser, slik at noen individer blir utkonkurrert fra deres territorier og forsvinner fra området (Elliott 1990, Gibson & Stansbury 1993). Ulike kohorter viser ofte romlig segregering, og dette er utvilsomt en viktig mekanisme som begrenser direkte konkurranse om ressurser.

Predasjon og predasjonsrisiko

Habitat seleksjon hos fisk blir påvirket av to hovedfaktorer: næringstilgang (Werner & Hall 1977, Werner *et al.* 1983b, Holbrook & Scmitt 1988) og predasjonsrisiko (Fraser & Cerri 1982, He & Kitchell 1990). Risikoen for predasjon kan senke verdien på et ellers akseptabelt habitat for et byttedyr, noe som er vist for bl.a. insekter (Sih 1982), pattedyr (Lima *et al.* 1985) og fisk (Carri *et al.* 1983, Werner *et al.* 1983a, Holbrook & Scmitt 1988, L'Abée-Lund *et al.* 1993). Blant fisk vil ofte unge og små individer okkupere lavrisiko habitater i forhold til eldre og større individer av samme art (McIvor & Odum 1988, Jonsson 1989, Ehlinger 1990, Sandlung *et al.* 1992). Det enkelte individ blir generelt mindre utsatt for predasjon med økt størrelse (Dill 1983). Det er velkjent at predasjonsrisiko kan influere på følgende tre faktorer for næringsopptak hos dyr: hvor de søker næring (Sih 1982, Cerri & Fraser 1983, Edwards 1983, Werner *et al.* 1983a), hvor mye tid som benyttes til

næringsopptak (Bernard 1980, Metcalfe 1984), og hva slags strategi for næringsopptak som velges (Milinski & Heller 1978, Dill 1983, Lima *et al.* 1985).

Ørret er en av hovedpredatorene for laksefisk (Borgstrøm *et al.* 1995), og dens tendens til å bli fiskespisende øker med størrelsen (German & Nielsen 1982). Større fisk er mest utsatt for predasjon fra vadende fugl på grunt vann, mens mindre fisk er mest utsatt for å bli tatt av svømmende predatorer på dypere vann (Schlosser 1988).

1.2 Lærdalselva og rotenonbehandlingen

Lærdalselva ligger i Lærdal kommune i Sogn og Fjordane. Elva har ett nedslagsfelt på 1184 km² og ble regulert i 1974 ved oppførelsen av Borgund vannkraftverk. Den naturlige anadrome strekning er 24,7 km, men oppføring av fire fisketrapper har utvidet den anadrome strekningen til totalt 41 km. Lærdalselva har en storvokst stamme av laks og sjørret, og er en typisk høyfjellspåvirket og kald vestlandselv, med temperaturer som sjeldent kommer over 15°C i sommermånedene. Veksten hos parren må karakteriseres som forholdsvis sen, da middel smoltalder for begge arter er på mellom tre og fire år. Tetthetene av laks utmerker seg ved å være høye i forhold til andre vassdrag det er naturlig å sammenligne med (Saltveit 1986). Den årlige innrapporterte gjennomsnittsfangsten for 1993-1996 var 746 laks med middelvekt 5,4 kilo, og 847 sjørreter med middelvekt 1,7 kg (Sættem 1995).

I forbindelse med ungfiskundersøkelser i Lærdalselva høsten 1996 ble det for første gang påvist *Gyrodactylus salaris* (Malmberg 1957) på lakseparr. *G. salaris* er en haptormark som livnærer seg av huden på lakseparr. Det sammen med sekundære infeksjoner av bakterier og sopp kan gi livstruende skader på lakseparren. *G. salaris* får en eksplosjonsartet populasjonsøkning i norske bestander av laks, og dødeligheten hos lakseparren blir svært høy (Johnsen 1978). Når *G. salaris* har etablert seg i et vassdrag er behandling med stoffet rotenon den eneste etablerte metoden for å utrydde parasitten. Rotenon er svært giftig for fisk og en del insekter, men kun moderat giftig for fugl og pattedyr (Fukami *et al.* 1969).

For å utrydde parasitten ble den anadrome delen av Lærdalselva rotenonbehandlet i april og august 1997. Behandlingen i april hadde som formål å begrense utvandring av infisert smolt

som kunne spre parasitten til andre vassdrag i Sognefjorden. Behandlingen i august var mer omfattende og hadde som mål å fjerne all fisk på anadrom strekning av vassdraget for en periode, og på den måte utrydde parasitten i vassdraget. Før behandlingen i august ble laks og sjøørret fanget i elvas munningsområde, og oppbevart i merder i sjøen inntil rotenonbehandlingen var gjennomført. Gytedefisken ble deretter sluppet ut av merdene i munningsområdet ca. 14 dager etter rotenonbehandlingen, og fisken vandret opp i elva og gyttte samme høst (Økland & Thorstad 1998). Årsklassene av laks og ørret som klekket påfølgende vår møtte da et miljø uten tilstedeværelse av eldre årsklasser.

1.3 Målsetting og hypoteser

Fiskebestandene i Lærdalselva har vært fulgt av biologer i ulike perioder siden 1967. Det finnes lengdemålinger og tetthetsmålinger av ungfiskbestandene fra en rekke år på 1980 og 1990-tallet. Temperatur og vannføringsdata er innsamlet av NVE og regulanten Østfold energi i alle aktuelle perioder. Disse feltdata gir mulighet for å undersøke faktorer som vekst og overlevelse før rotenonbehandlingen i 1997 med data innhentet etter behandlingen i 1998 og 1999. En rotenonbehandling som fjerner all fisk på anadrom strekning kan sees på som et storskala biomanipulasjonsforsøk og gir unike muligheter for å studere reetableringsprosesser, og forholdet mellom ensomrige og eldre fisk i et naturlig fiskesamfunn. Vekstanalyser på anadrom laksefisk i fravær av alle eldre årsklasser i naturlige elver er tidligere svært lite undersøkt.

Formålet med oppgaven er å belyse vekst og overlevelse hos ensomrig laks og ørret i forhold til biotiske og abiotiske faktorer. Spesiell oppmerksomhet er viet forholdet mellom vekst og temperatur, og den innflytelse eldre kohorter har på de ensomrige kohorter gjennom konkurranse, predasjon eller risikoen for predasjon. Oppgaven er basert på statistisk analyse av ungfisk materiale innsamlet med elektrofiske av ulike institusjoner over en periode på 20 år (1980-1999). Med utgangspunkt i de faktorer som fra litteraturen er kjent for å innvirke på vekst og overlevelse hos ensomrig laks og ørret, ble følgende nullhypoteser undersøkt:

H₀₁ : Vekst eller overlevelse hos ensomrig laks eller ørret har ingen sammenheng med elvetemperatur eller vannføring.

H₀₂ : Vekst eller overlevelse hos ensomrig laks eller ørret har ingen sammenheng med fisketetthet av ulike kohorter.

H₀₃ : Vekst eller overlevelse hos ensomrig laks eller ørret ble ikke påvirket av fraværet av eldre fisk som følge av rotenonbehandlingen i 1997.

Oppgaven er todelt. Første del søker å identifisere de viktigste biotiske og abiotiske forholdene som påvirker vekst og overlevelse til ensomrig laks og ørret i en normalsituasjon uten rotenonbehandling. I andre del undersøkes det om fraværet av eldre fisk etter rotenonbehandlingen i 1997 påvirker vekst eller overlevelse hos ensomrig laks og ørret. Denne påvirkning sees i forhold til abiotiske faktorer.

2 Materiale og metode

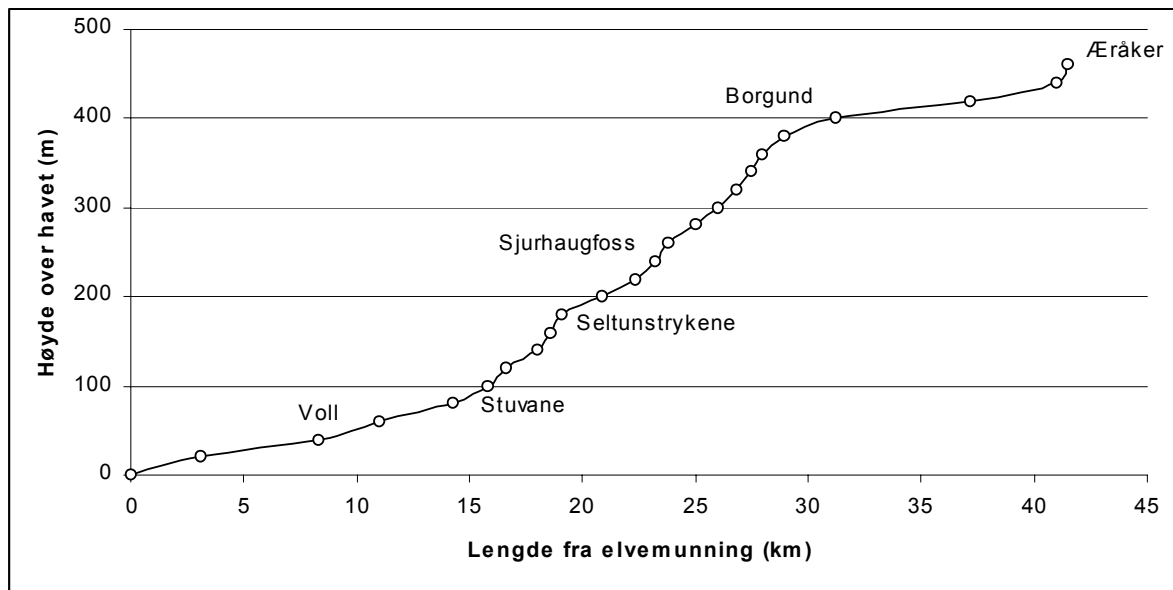
2.1 Lokalitetsbeskrivelse

2.1.1 Områdebeskrivelse

Lærdalselva ligger i Lærdal kommune i Sogn og Fjordane fylke. Elva er omlag 44 km fra utløpet i Sognefjorden ved Lærdalsøyri og opp til samløpet mellom Mørkedøla og Smeddøla ved Æråker. Nedslagsfeltet er på 1184 km², hvorav ca. 1000 km² ligger over 900 m.o.h.

Lærdalsføret er preget av bratte, høye dalsider. I brede partier er dalbunnen fylt med elvesletter, stedvis med høye terrasser langs dalsidene. Disse er avsatt under ulike havnivåer etter siste istid. Marin grense i området er ca. 125 m.o.h. (Blikra & Aa 1996). De brede partiene av dalføret preges i stor grad av jordbruksaktivitet. Lærdal har et tørt klima med lite nedbør, der årsnedbøren ligger på 400-500mm (Blikra & Aa 1996). Selv om det er lave nedbørsverdier for dalføret, er gjennomsnittet for hele Lærdalsvassdraget langt høyere. Det er tre ganger mer nedbør på fjellet enn i lavlandet, derfor kan elvene være store selv om det er lite nedbør i dalføret, særlig i forbindelse med snøsmeltingen på våren (Blikra & Aa 1996). Lærdalselva er relativt bratt på de øverste tre kilometerne med flere stryk og fosser (figur 2.1). Mellom Hegg og Borgund har elva et flatere parti med store og mer stillestående partier som Borgundfjorden. Fra Borgund til Nivla består elva av kraftige strykpartier, og bunnssubstratet er hovedsakelig store steiner og blokker. Innimellom finnes det korte flatere partier der elva er mer stilleflytende og substratet er finere. På de siste 15 km har elva en flat profil med korte strykpartier (Saltveit 1986).

Laks og ørret er de dominerende fiskeartene i vassdraget. Både anadrom og resident ørret finnes i vassdraget. Videre finnes ørekyte (*Phoxinus phoxinus*) (Saltveit & Sættem 1991), ål (*Anguilla anguilla*), skrubbe (*Platichthys flesus*) og trepigget stingsild (*Gasterosteus aculeatus*) i mindre mengder (Saltveit 1986).



Figur 2.1 Lengdeprofil over Lærdalselva beregnet ut fra kartserie M 711. Avstanden mellom punktene representerer en høydeforskjell på 20 meter.

Lærdalselva er naturlig lakseførende opp til Sjurhaugfoss som ligger 24,7 km fra fjorden. Bygging av fisketrappene i forbindelse med regulering gjør at laks og ørret kan vandre til Hegg, 41 km fra fjorden (Saltveit 1986). Da lite gytefisk har passert trappene er laks og noe ørret satt ut på områdene ovenfor Sjurhaugfoss (klekkeriansvarlig Torkjell Grimelid pers. medd.). Da *Gyrodactylus salaris* ble påvist i Lærdalselva i 1996 ble fisketrappene stengt og er siden ikke gjenåpnet (fiskeforvalter Eyvin Sølsnes pers. medd.).

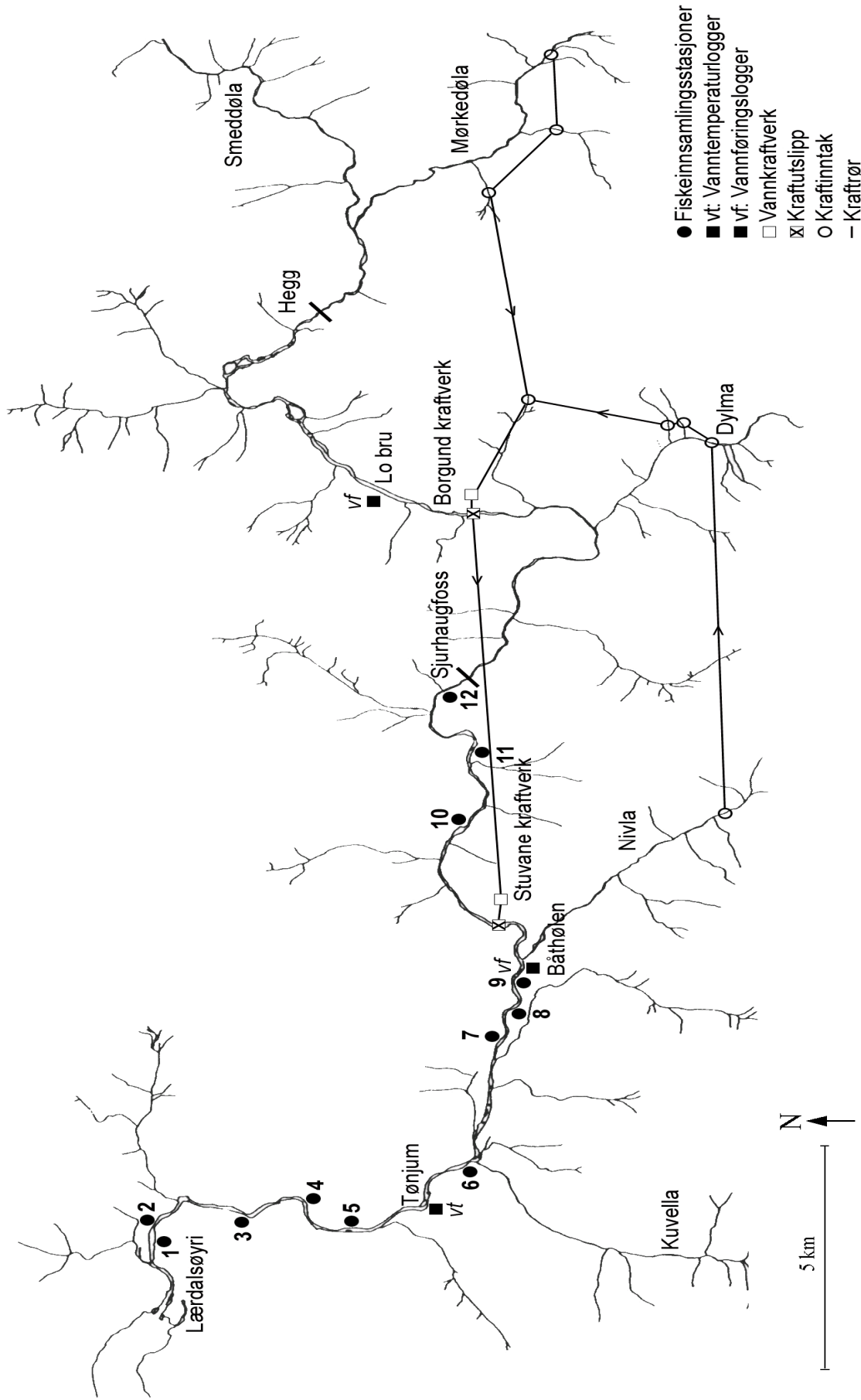
2.1.2 Stasjonsbeskrivelse

Stasjonsnettet i Lærdalselva ble etablert av LFI-Oslo i forbindelse med konsekvensutredningen av vannkraftreguleringen i elva (Saltveit 1986), og er inntegnet på lokalitetskartet i figur 2.2. De 12 stasjonene (tabell 2.1) ble valgt ut med det siktemål at elvas hovedtyper av miljø skulle være representert. Hovedvekten ble likevel lagt på habitater der tettheten av laksunger forventes å være størst, etter prinsippet om stratifisert innsamling (Saltveit 1986). Stratifisert innsamling bygger på at elektrisk fiske ikke gir fangbarhet lik 100%. Elfiske har derfor en generell tendens til å underestimere populasjonsstørrelsen (Junge & Libosvasky 1965). Ved å velge substrattypene der tettheten av fisk forventes å være høyere enn middelet for det totale undersøkelsesområdet, blir de kvantitative beregningene mer

korrekte. De 12 stasjonene som ble brukt på 1980-tallet er også brukt i alle senere undersøkelser. Klekkeriansvarlig Torkjell Grimelid anga eksakt plassering av stasjonsnettet.

Tabell 2.1 Stasjonsbeskrivelse for stasjonsnettet i Lærdalselva. Stasjonene er beskrevet slik Lærdalselva fremsto under feltinnsamlingene i oktober 1999.

Stasjonsnummer	Stedsnavn	Substrat	Habitat	Vegetasjon/begroing
1	Øye	Knyttneve til kålhode stor stein på grus	Grusrygg ut mot hovedstrømmen. Middels til rolig strøm	Lite
2	-	Knyttneve stor stein på grus	Rolig strøm, m. enkelte hurtigrennende partier	Mose og alger dekket bunnen
3	Rock	Knyttneve til kålhode stor stein på grus	Utløp av en terskelhøl. Rolig til middels sterk strøm	Spredt begroing av mose og alger
4	-	Knyttneve til blokk stor stein på grus	Sterk strøm m. enkelte roligere partier.	90% mosedekket
5	-	Grus og knyttneve stor stein	Middels sterk strøm	Lite
6	-	Grus m. innslag større stein	Randsonen av en dyp kulp. Rolig strøm	Grunne områder dekket av vannplanter
7	-	Kålhode til blokkstore stein	Rolig strøm	Sporadisk mosedekke
8	-	Knyttneve til kålhode stor stein m. noe blokk på grov grus	Middels til sterk strøm	Sporadisk mosedekke
9	Rikheim	Blokk m. noe knyttneve til kålhode stor stein på grus	Utløpet av en kulp. Rolig strøm i kulpen, sterk over brekket	Flekkvis forekomst av mose og vannplanter
10	Bjørkum	Stor stein på grov grus	Brekk ut av stor kulp. Rolig strøm i kulpen, sterk nedenfor brekket	Lite
11	-	Knyttneve til kålhode stor stein på grus i øvre deler, grus i nedre del	Stryk. Sterk strøm i øvre del, middels lenger ned	Ingen
12	Sokna	Sand m. innslag av stor stein øverst, knyttneve til kålhode stor stein på brekket.	Utløpet av en kulp. Rolig strøm i kulpen, sterk over brekket	Sporadisk mosedekke

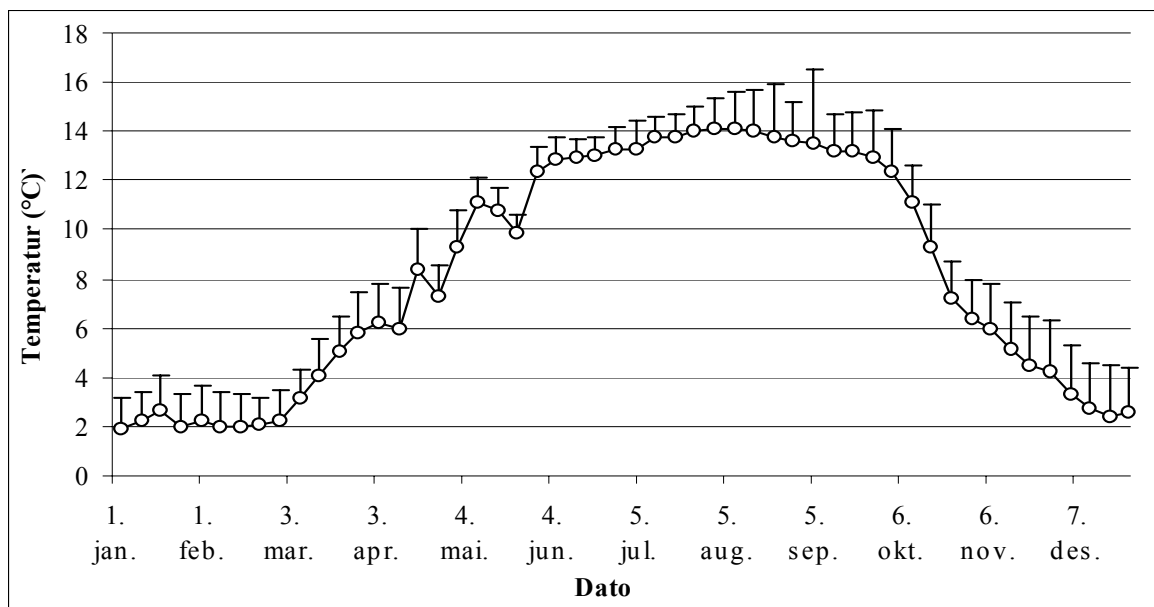


Figur 2.2 Innsamlingsstasjoner for fisk, temperaturlogger, vannføringsloggere, anadrome grenser og vannkraftanleggene i Lærdalselva. Grunnlagskartet er hentet fra Gladso (2000).

2.1.3 Temperatur

Temperaturdata ble innsamlet av NVE med ulike innsamlingsmetoder, på deres stasjon 73.41 Tønjum (figur 2.2). I perioden 1980-1985 ble det foretatt målinger for hånd kl. 12.00 hver dag. Etter denne perioden er det brukt automatiske dataloggere. Målingene fra 1986 og 1991 er gjennomført seks ganger hvert døgn, periodene 1992-1994 fire ganger hvert døgn og 1998-1999 hadde innsamling åtte ganger pr. døgn. Over tid har antall målinger pr. døgn økt og innsamlingsmetoden har blitt automatisert, noe som fører til høyere oppløsning og bedre presisjon på dataene.

Lærdalselva er en typisk kald vestlandselv da den hovedsakelig drenerer høyfjellsområder. Temperaturene varierer mye fra år til år, spesielt om sommeren. Vanntemperaturen er lavest i perioden november til mars. Fra april stiger den gradvis, men synker noe igjen i forbindelse med smeltevannet under vårfloppen. De høyeste temperaturene forekommer i juli, august og september, men er sjeldent over 15°C (figur 2.3).

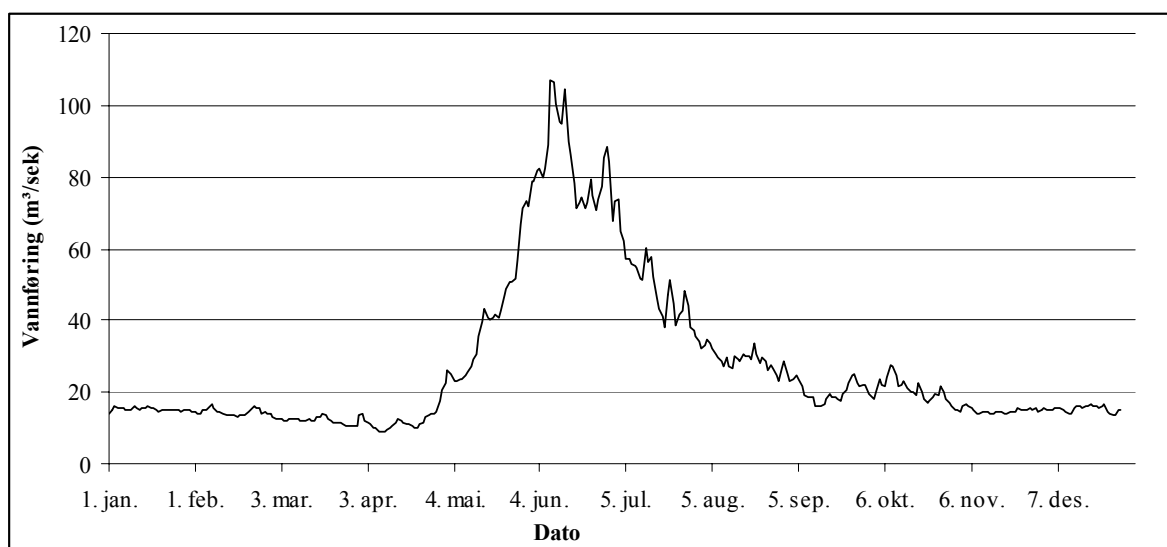


Figur 2.3 Temperaturutvikling gjennom året ved Tønjum temperaturmålestasjon. Hvert punkt representerer middelveien med standard avvik for hvert ukemiddel for årene 1980, 1982-1986, 1991-1994, 1998 og 1998.

2.1.4 Vannføring

Lærdalselva ble regulert i 1974 ved byggingen av Borgund kraftverk. Verket har vanninntak fra Mørkedøla og flere mindre sidevassdrag på fjellet sør og øst i nedslagsfeltet. Frem til 1988 var kraftutløpet i og rett nedenfor Sjurhaugfoss. Dette medførte at restfeltet ovenfor Borgund kraftverk fikk mindre vannføring, mens vannføringen nedenfor ble jevnere på årsbasis (Saltveit 1986). Stuvane kraftverk ble igangsatt i 1988, og mottar vann fra Borgund kraftverk. Stuvane er i hovedsak et vinterkraftverk. Det er definert minstevannføring i elva mellom Borgund og Stuvane kraftverk, og når vannføringen er lav går vannet fra Borgund ut ved Sjurhaugfoss (Østfold energi v/ Gunnar Henriksen *pers. medd.*). NVE og regulanten Østfold energi har flere vannføringsmålere i vassdraget der data brukt i denne oppgaven er hentet fra. Lo bru (NVE stasjon 73.1) målte vannføringen på restfeltet nedstrøms Borgund kraftverk, Båthølen (NVE stasjon 73.2) målte vannføringen etter utløpet på Stuvane kraftverk og vannføringsmålerene til Østfold Energi målte vannføringen i kraftutløpene.

Middelvannføringen på årsbasis er ca. 36 m³/s (Anon. 1989). Generelt er vannføringen lav om vinteren, <20 m³/s, da nedbør akkumulerer i nedslagsfeltet som snø og is. Vårflommen begynner i forbindelse med snøsmeltning i mai og akkumulerer i juni da vannføringen kommer opp i ca. 110 m³/s. I juli reduseres vannføringen og i august er den som regel <30 m³/s (figur 2.4). Store flommer kan forekomme på høsten hvis kraftmagasinene er fulle og det kommer mye nedbør.



Figur 2.4 Vannføringsutviklingen gjennom året ved Båthølen vannføringsmåler. Kurven representerer middelverdien for hver dato i perioden 1988-1998.

2.2 Datainnsamling

Datagrunnlaget for denne oppgaven er ungfisk materiale som ble samlet inn i forbindelse med ulike fiskebiologiske undersøkelser i Lærdalselva i perioden 1980-1999. I forbindelse med konsekvensutredningen av vannkraftutbyggingen i Lærdalselva samlet LFI-Oslo inn fisk om høsten i 1980 og 1982-1986 fra 12 stasjoner (Saltveit 1986). Fiskeforvalteren hos Fylkesmannen i Sogn og Fjordane samlet inn fisk i oktober måned i årene 1991-1994 og 1998 fra stasjon nr. 1, 3, 6, 8, 10 og 12. Disse 6 stasjonene blir regnet som et representativt utvalg fra de 12 opprinnelige stasjonene. Det ble også innsamlet fisk i 1996. I deler av vassdraget var intensiteten av *G. salaris* høy dette året (Johnsen & Jensen 1997), og dette materiale er derfor utelatt fra denne oppgaven. Som en del av foreliggende oppgave ble det i 1999 innsamlet materiale i mai, juli og september fra de samme seks stasjoner som tidligere på 1990-tallet. I oktober samme år ble det i samarbeid med fiskeforvalteren også samlet inn materiale fra de samme 12 stasjonene nedenfor Sjurhaugfoss som på 1980-tallet, (tabell 2.2).

Tabell 2.2 Fiskebiologiske data innsamlet i Lærdalselva i perioden 1980-1999. Temperaturen er gitt som middelerdien av alle temperaturene målt under avfiskingen av stasjonene i de enkelte innsamlingsperiodene. Om temperatur ikke er målt under avfiskningen er temperaturen på Tønjum kl. 13.00 samme dag oppgitt. Vannføring er gitt som middelerdien av vannføringen ved Båthølen kl. 12.00 de aktuelle datoer. Datagrunnlaget er innsamlet i 1980 og 1982-1986 av LFI-Oslo, 1991-1994 og 1998 av fiskeforvalteren i Sogn og Fjordane og 1999 i forbindelse med foreliggende oppgave med unntak av oktober 1999 som var et samarbeid med fiskeforvalteren. m = data ikke tilgjengelig, * = temperaturen fra data logger.

År	Dato	Antall	Temperatur	Vannføring	Antall	Antall	Avfisket
		stasjoner	°C	m ³ /s	Laks	Ørret	
1980	Sept	11	m	m	755	792	938
1980	Okt	13	m	m	1076	577	1031
1982	Okt	13	m	m	1765	472	1082
1983	Okt	13	m	m	928	558	983
1984	Aug	13	m	m	1388	507	976
1985	Sept	13	m	m	917	730	995
1986	Okt	13	m	m	500	407	1095
1991	14.-18.Okt	6	4,9*	17,0	398	786	600
1992	15.-16.Okt	6	3,9	23,4	290	558	558
1993	5.-6.Okt	6	5,6*	9,9	271	522	539
1994	19.-20.Okt	6	2,2	21,1	559	311	556
1998	19.-20.Okt	5	3,2	14,1	178	293	500
1999	19.-20.Mai	6	6,9	33,7	30	81	>600
1999	20.-21.Juli	6	11,4	51,3	136	140	>600
1999	1.-2.Sept.	6	11,3	26,2	285	273	>600
1999	11.-12.Okt	12	6,2	21,6	703	900	1150

Fiskematerialet ble innsamlet med elektrofiske, heretter kalt elfiske. De kvantitative undersøkelsene ble utført på høsten, da målet var å undersøke endringer i tetthet og tilvekst i løpet av sommersesongen. De kvantitative undersøkelser foregikk ved at lokaliteten ble avfisket med elektrisk fiskeapparat i tre påfølgende omganger (Bohlin 1989). Fangstene i hver omgang ble artsbestemmt og målt til nærmeste mm. Hver stasjon ble avfisket fra strandkanten og så langt ut i strømmen det var effektivt og sikkerhetsmessig forsvarlig å fiske, vanligvis 2-5 meter ut i strømmen og ned til ca. en meters dyp. De avfiskede områder var ca. 100 m² på hver stasjon.

Elfiske har siden 1950-tallet blitt en anerkjent og vanlig metode for fangst av fisk i rennende vann (Bohlin 1989). Elfiske apparatene brukt under felt innsamlinger i Lærdalselva leverer kondensatorpulser med spenning ca. 1600 V og frekvens 80 Hz.

I 1999 ble det innsamlet materiale i fire ulike perioder spredd over vekstsesongen. I mai, juli, og september ble det samlet inn minimum 15 individer i hver av de fire gruppene laks/ørret og ensomrige/eldre, fra seks stasjoner. Der det ikke var mulig å fange nok fisk på stasjonen ble områder umiddelbart nedenfor og ovenfor stasjonen avfisket, til det ønskede antall fisk var fanget. Disse kvalitative innsamlingene ble gjennomført for å følge fiskens vekstutviklingen gjennom vekstsesongen. På 1980-tallet ble så godt som all fisk satt tilbake i elva etter målingene, med unntak av noen individer som ikke fenotypisk kunne bli bestemt til ensomrige eller eldre. I årene 1991-1994 ble all fisk gjenutsatt etter opptelling. I 1999 ble all fisk med unntak av de fanget i juli avlivet og lagt på 96 % etanol, og tatt med til laboratorium for nærmere undersøkelser.

2.3 Rotenonbehandlingen

Lærdalselva ble rotenonbehandlet første gang 9. april 1997 for å redusere smittefaren som følge av utvandrende laksesmolt og utgytt laks infisert med *G. salaris* den kommende våren og sommer (Gladsø 2000). Det ble ikke vurdert som realistisk å utrydde parasitten ved en enkel rotenonbehandling om våren, og bare strekningen av hovedelva fra Svartegjelfossen og sideelva Nivla der det var registrert høye intensiteter av parasitten på laksungene, ble behandlet. Vannføringen var ca. 3 m³/s ved øverste utslippspunkt og ca. 20 m³/s ved nederste

utslippspunkt (Gladsø 2000). Doseringen ble utført på fem steder i hovedelva, og hver av stedene ble behandlet med konsentrasjonen 1 ppm i en time og 0,5 ppm i to timer. Hovedbehandlingen ble utført 5.-7. august. Første dag ble rotenon utdosert fra Hegg. Behandlingen varte i fire og en halv time, og vannføringen dagen før var 16,6 m³/s (Gladsø 2000). Andre dagen ble hoveddoseringen flyttet til Lo bru ved Borgund. Behandlingen varte i fem timer og vannføringen var 20 m³/s. Siste dag ble utdoseringen flyttet til Sælthun bru, hvor behandlingen varte i seks timer. Vannføringen var her 22-23 m³/s. For å kompensere for sterk fortykning, ble det ved begynnelsen av hver dag utdosert rotenon med noe forhøyet konsentrasjon, 1 ppm i en halv til en time. Etter dette ble rotenonet dosert ut i en konsentrasjon på 0,5 ppm. "Påfriskningsstasjoner" ble satt opp for å kompensere for den fortykningen som skjer i høler, bakevjer og lignende. Parallelt med at rotenonskyen beveget seg nedover hovedelva, ble alle bekker, bakevjer, dammer, flomløp o.l. langs elva behandlet. Denne behandlingen ble utført av manngardslag, som benyttet hagekanner og ryggspøyter (Gladsø 2000). Rotenonbehandlingen av Lærdalsvassdraget ble utført med produktet PK rotenon. Produktet består av 2,8 % rotenon og er tilsatt en synergist for å øke effekten (Statens forurensningstilsyn 1997).

I forbindelse med overvåking av Lærdalselva og innsamling av materiale til denne oppgave i oktober 1999, ble det innsamlet laks til parasittundersøkelser i regi av Veterinærinstituttet. I dette materialet ble det påvist *G. salaris*, med de høyeste intensitetene på de midtre stasjoner. Dette funnet tyder på at rotenonbehandlingen ikke var vellykket dvs. at ikke all fisk på behandlet strekning ble avlivet, og parasitten overlevde behandlingen. Hvis noen laks overlevde rotenonbehandlingen var dette sannsynligvis svært få individer, slik at ungfiskbestanden i 1998 funksjonelt sett besto av en årsklasse. Rutinemessig overvåking ble utført i 1998 uten at parasitten ble påvist. Parasittutbredelsen i 1998 regnes derfor som lav, og lav eller fraværende på materiale fra dette år som inngår i denne oppgave. Påslag av *G. salaris* er en faktor som gjør beregninger og analyser på laks fra 1999 mer usikre. Materiale fra dette året er bl.a. av denne grunn utelatt fra ANCOVA (avsnitt 3.2.2).

2.4 Beregninger og statistisk behandling

2.4.1 Definisjoner og parametere

Parr

For laksefisk er parr definert som livsstadiet som strekker seg fra plommesekken er fullstendig absorbert og inntil smoltifisering for anadrome individer (Allan & Ritter 1977).

Datsett fra ulike perioder

I oppgaven var det behov for å dele datasettene opp i perioder som hører naturlig sammen. 1980-tallet defineres som årene 1980 og 1982-1986, altså alle innsamlingsår på 1980-tallet før driftsstart på Stuvane kraftverk. 1990-tallet defineres som perioden 1991-1994, altså alle perioder på 1990-tallet før rotenonbehandlingen, men etter driftsstart på Stuvane kraftverk. Materiale fra årene 1998 og 1999 er henholdsvis ett og to år etter rotenonbehandlingen og er derfor behandlet separat.

Lengdefrekvens analyse

Årsklasse sammensetningen på hver stasjon ble bestemt vha. lengdefrekvens analyse (Ricker 1971). Rogn til laks og ørreter klekker alltid om våren, noe som medfører at lengdefordelingen hos eldre aldersgrupper skiller seg fra ensomrige om høsten. Lengdefrekvensanalysene ble utarbeidet ved at lengdene til ensomrig laks eller ørret ble plottet mot frekvensen til lengdegrupper som hver hadde intervall 5 mm. Frekvensene ble fremstilt i et histogram. Ut fra frekvensdistribusjonen i histogrammet ble det satt ett skille mellom aldersgruppene i lengdegruppen med færrest individer. I analyser må datamaterialet fra 1998 metodisk behandles på samme måte som materialet fra de andre årene. Det var derfor nødvendig å sette et skille mellom fisk i ulike størrelsesgrupper, også i 1998 materialet. Dette ble gjort ved å fjerne de største positive ekstremverdiene i datasettene dette året. I avsnitt 3.2 ble datasettene fra 1998 korrigert på denne måten.

Temperatur

Det ble valgt ut 8 temperatur parametere for å avdekke forholdet mellom elvetemperatur og vekst hos ensomrig laks og ørret. Temperaturdata fra alle datoer i de enkelte periodene inngikk i beregningene.

Følgende temperaturparametere ble definert:

Summen av temperaturene hver dag i perioden april-oktober der temperaturen var lik eller oversteg et gitt nivå gir parameterene varmesum $\geq 4^{\circ}\text{C}$ og $\geq 7^{\circ}\text{C}$.

Summen av dagene i april-oktober der temperaturen var lik eller oversteg et nivå gir parameterene dagsum $\geq 4^{\circ}\text{C}$ og $\geq 7^{\circ}\text{C}$.

Middeltemperaturen i perioder, middeltemperaturen i mai-juni, juni-juli, mai-juli og mai-august ble valgt ut som parametere. Periodene strekker seg fra den første til den siste dato i periodene.

Antall temperaturmålinger pr. døgn varierte mellom årene. Dette fører til at temperaturen gjennom døgnet blir overestimert ved kun å måle en gang midt på dagen. Det ble derfor beregnet en ligning for å tilpasse parameterene middeltemperaturen i perioder til det faktum at temperaturen varierer gjennom døgnet. Ligningen ble utarbeidet ved at døgnmiddeltemperaturen først ble beregnet ved at alle målingene gjennom døgnet inngikk i utregningen. Døgnmiddeltemperaturen ble så plottet mot temperaturmålingene kl. 12.00 den enkelte dato, og en lineær trendlinje basert på minste kvadraters metode ble beregnet. Linjens ligning ble så brukt til å tilpasse de datasett som kun har en måling pr. døgn med de som hadde flere. Dette ga et nytt datasett for periodene med en måling pr. døgn. Periodene med ett datasett pr. døgn ble da direkte sammenlignbare med de som er beregnet fra datasett med flere målinger pr. døgn.

Vannføring

Vannkraftreguleringen i Lærdalselva ble endret i 1988, og derfor ble vannføringsdata fra 1980-tallet og 1990-tallet behandlet separat.

For 1980-tallet ble vannføringen beregnet ved å slå sammen data fra vannføringsmålestasjonen Lo bru med vannføringen i Borgund kraftverk. Lo bru ligger ovenfor Borgund kraftverk i restfeltet. Driftsvannføringen i Borgund kraftverk summert med overvann var lik vannføringen i kraftutløpet til kraftverket. Vannføringsregimet på 1980-

tallet ble beregnet ved å summere vannføring ved Lo bru og driftsvannføring i Borgund kraftverk og overvann i Borgund kraftverk.

For 1990-tallet ble vannføringen beregnet på følgende måte: Båthølen vannføringsmåler målte totalvannføringen etter utløpet fra Stuvane kraftstasjon, som ble satt i drift i 1988. Lo bru målte det samme restfeltet som på 1980-tallet. Driftsvannføringen i Stuvane kraftverk var lik vannføringen i kraftutløpet ved kraftverket. For stasjon 1-9 er vannføring beregnet til å være den samme som på Båthølen målestasjon. For stasjon nr. 10-12 er vannføringen beregnet ved å summere vannføring ved Lo bru, driftsvannføringen i Borgund kraftverk og overvann i Borgund, også trekke fra driftsvannføring i Stuvane kraftverk.

Middelverdien av vannføringen om våren, definert til perioden mai-juli, ble brukt som mål på vannføringsregimet det aktuelle året. Perioden strekker seg fra den første til den siste dato i perioden. For de ulike perioder og lokaliteter i elva ble beregningene over lagt til grunn for å beregne middelvannføringen om våren.

Tetthet

Tettheten av fisk og fangbarhetsestimater ble beregnet etter formler for elfiske med tre etterfølgende uttak av fisk, det såkalte Zippinestimater (Junge & Libosvarsky 1965, Bohlin *et al.* 1989).

$$n = \frac{6x^2 - 3xy - y^2 + y\sqrt{y^2 + 6xy - 3x^2}}{18(x - y)}, \quad p = \frac{3x - y - \sqrt{y^2 + 6xy - 3x^2}}{2x}$$

Hvor n er estimert populasjon og p er fangbarhetsestimater. $x = 2$ (resultat 1.omgang) + (resultat 2.omgang) og y er summen av fisk fanget i alle tre omganger.

Ved beregninger som inkluderer flere grupper og/eller perioder ble fangstene innen hver av de tre fiskeomgangene summert før Zippinestimater ble beregnet. I de tilfellene hvor fangbarheten var lav ble tetthetsestimater regnet ut ved å summere fangstene i de tre omgangene og dividere på overfisket areal.

Smolt

Smoltalder ble basert på fiskens lengde og alder. Termen presmolt ble brukt om anadrom laksefisk over en viss lengde på høsten. På høsten ble presmolt av laks og ørret definert som følgende: ensomrige som er mellom 10,0-10,9 cm, tosomrige som er mellom 11,0-11,9 cm og tresomrige som er 12,0 cm eller større (Sægrov *et al.* 1998). Ørret over 16 cm regnes som stasjonær. Laks i Lærdalselva smoltifiserer ved en middelalder på 3,1-3,9 år (Brooks *et al.* 1989), mens sjøørreten har en middelalder på 3,3 år ved smoltifisering (L'Abée-Lund *et al.* 1989).

Som følge av rotenonbehandlingen var all fisk i 1998 ensomrige, og i 1999 var eventuelle presmolt tosomrige. Presmoltstørrelsen i 1991-1994 ble satt til 12 cm, og for 1998-1999 ble det satt et konservativt anslag for presmoltstørrelse på 11 cm. Data fra alle undersøkte stasjoner i periodene inngikk i beregningene. Ved beregning av smoltproduksjon ble tetthetsestimater tatt i bruk og problemstillingene rundt usikre tetthetsestimater gjør beregningene tilsvarende usikre.

Korreksjon for effekten av temperatur

For statistisk å kontrollere for effekten av temperatur på veksten ble det utviklet en modell for forholdet mellom temperatur og vekst. Følgende modell ble utviklet for lengden l (cm) til ensomrige i september/oktober i forhold til middeltemperaturen i mai til juli T (°C):

$$l = aT + b$$

Modellen ga forventet lengde på ensomrige ut fra en gitt temperatur i vekstssesongen. Dataene modellen bygger på inkluderer ikke 1998 fordi det antas at vekten dette året ble påvirket av rotenonrelaterte faktorer. Ved å finne differansen mellom observert lengde og forventet lengde fås lengden korrigert for påvirkning av temperatur. Denne differansen kalles av pedagogiske grunner for residualer, selv om summen av residualene ikke er null. Dette skyldes at data fra 1998 ikke ble inkludert da modellen ble laget.

2.4.2 Statistiske analyser

Deskriptive vekstanalyser

Veksten på 1980-tallet i forhold til 1990-tallet ble testet ved å kjøre en toveis uparet t-test eller Welch tilnærmet t-test mellom middellengden for ensomrig laks og ørret hver for seg fra hele elva i de to periodene.

Lengdeutviklingen på ulike elvestrekninger for ensomrig laks og ørret ble utarbeidet ved å kjøre enkle regresjonsanalyser på lengde mot stasjonsnummer for stasjon 1, 3, 6 og 9 for 1990-tallet. Datagrunnlaget var middelveiden av fiskelengden på den enkelte stasjon for hvert år.

Veksten innad på stasjonene på 1990-tallet ble testet ved at lengdemålene fra den enkelte stasjon og periode ble testet mot veksten på samme stasjon i andre perioder. Det ble testet for vekstforskjeller mellom periodene 1991-1994, 1998 og 1999 ved hjelp av enveis-ANOVA etterfulgt av Tukey-Kramer test.

Regresjonsanalyser

Periodene som ble undersøkt var 1980-tallet (årene 1980 og 1982-1986) og 1990-tallet (1991-1994), både hver for seg og samlet. Vekst og overlevelsesfaktorer ble undersøkt ved hjelp av enkle regresjonsanalyser av biotiske og abiotiske faktorer. Lengdedata er de observerte middellengdene i periodene. Tetthetsdata er beregnede tettheter for hele elva på høsten det enkelte år i perioden. Temperatur og vannføringsdata er hentet fra de respektive målestasjonene.

De biotiske parameterene for laks og ørret som ble undersøkt var lengde på ensomrige, tetthet av ensomrige, tetthet av tosomrige og eldre, tetthet av ensomrige / tosomrige og eldre. For laks summert med ørret er tetthet av ensomrige, tetthet av tosomrige og eldre, tetthet ensomrige / tosomrige og eldre brukt.

De undersøkte temperatur parameterene var: middeltemperaturen i mai-juni, juni-juli, mai-juli og mai-august. Videre ble varmesum $\geq 4^{\circ}\text{C}$ og $\geq 7^{\circ}\text{C}$ og dagsum $\geq 4^{\circ}\text{C}$ og $\geq 7^{\circ}\text{C}$ brukt. For

vannføring er middelvannføring i mai-juli brukt. De enkelte biotiske parameterene er undersøkt mot hverandre og mot de abiotiske parameterene. Alle regresjonspaar er beregnet for både 1980-tallet og 1990-tallet hver for seg, og samlet for begge perioder. For den samlede perioden er hele settet kjørt både med og uten stasjon 10 og 12 på 1990-tallet, da disse to stasjonene ligger ovenfor kraftutløpet på Stuvane.

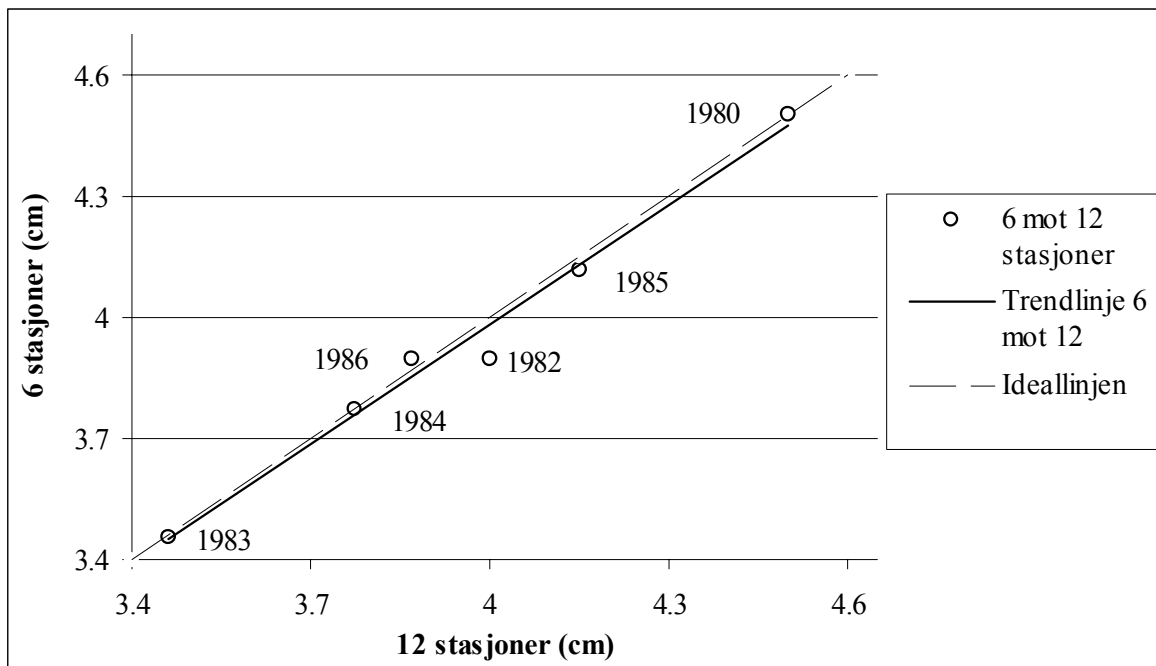
Vekstanalyser vha. ANCOVA og Tukey tester

ANCOVA (Analyse av covarians) ble brukt for å teste hvilke faktorer som påvirket veksten på 1990-tallet. År var tilfeldig faktor mens stasjon var covariat. Fiskens vekst avtar lineært oppover elva (figur 3.3) antakeligvis som følge av avtagende temperatur. I denne analysen ble effekten av mellomårsvariasjon i vekst vurdert, og det ble kontrollert for at fisken har ulik vekst på forskjellige stasjoner. Veksten til laksefisk påvirkes av temperaturen i vekstsessongen (Brett *et al.* 1969, Elliott 1975a-b, Jensen & Johnsen 1986, L'Abée-Lund *et al.* 1989, Jensen 1990, Jensen *et al.* 2000). Temperatur kunne imidlertid ikke inkluderes i analysen fordi den har samme nivåinndeling som år. Ved å kjøre ANCOVA med residual som avhengig variabel ble veksten korrigert for temperatur undersøkt. For kontroll av analysene på residualer ble det også kjørt ANCOVA med lengder som avhengig variabel i et tilsvarende oppsett. Det ble deretter kjørt Tukey-test for å finne signifikante forskjeller i vekst mellom år. Resultatet av å korrigere for temperatur kan observeres som forskjell i resultater mellom analyser på lengder og residualer. Året 1999 ble ikke tatt med i modellene da dette året anses som et mellom år som ikke kan defineres som verken kontrollgruppe eller behandlingsgruppe. For laksens del er påvisningen av *G. salaris* i deler av materialet dette året en ytterligere usikkerhetsfaktor.

2.4.3 Metodeprøver

Data fra ulikt antall stasjoner

Om utregningen av middellengde baseres på data fra 6 eller 12 lokaliteter i samme innsamlingsperiode gir liten endring for presisjonen i beregningene (figur 2.5). Beregninger fra ulike år kan derfor sammenlignes selv om antall lokaliteter er forskjellig.

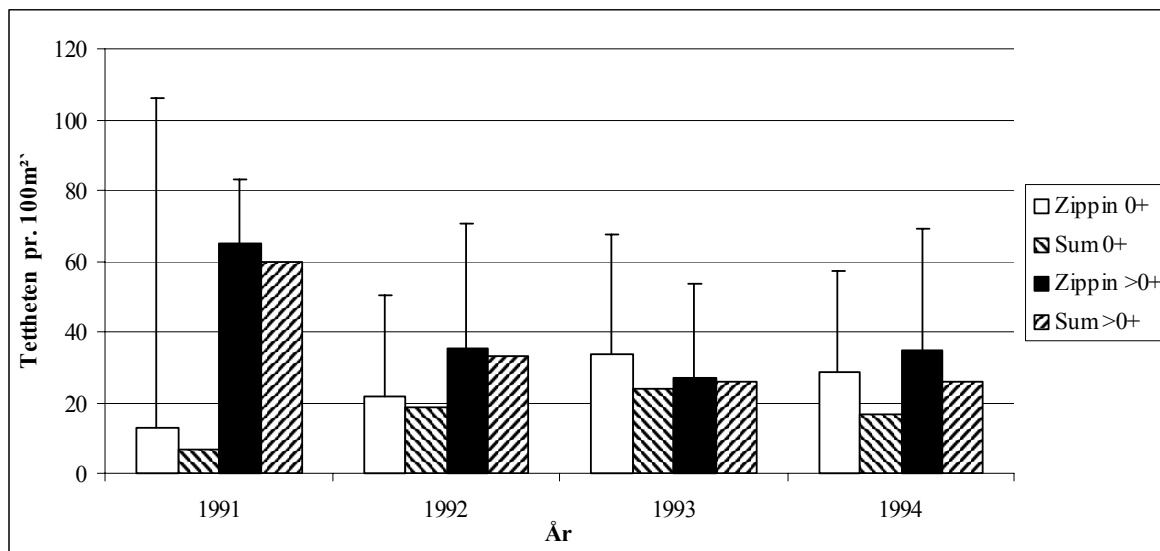


Figur 2.5 Beregnet middellengde for ensomrig laks på 1980-tallet ved å bruke data fra 6 vs. 12 stasjoner i beregningen. De to datasettene representerer de samme år. De 6 stasjonene er stasjonsnummerene 1, 3, 6, 9, 10 og 12. De 12 stasjonene er stasjonsnummerene 1-12. Trendlinje 6 mot 12 er datasettets tilhørende regresjonslinje, hvor hvert punkt representerer ett år. Det er videre plottet en ideallinje som er den trendlinje datasettet ville fått hvis det ikke var forskjell i verdiene mellom settene. Lineær regresjon, 6 mot 12 stasjoner, $y = 0,98x + 0,05$, $r^2=0,98$, $P = 0,001$, $n=6$.

Tettheter

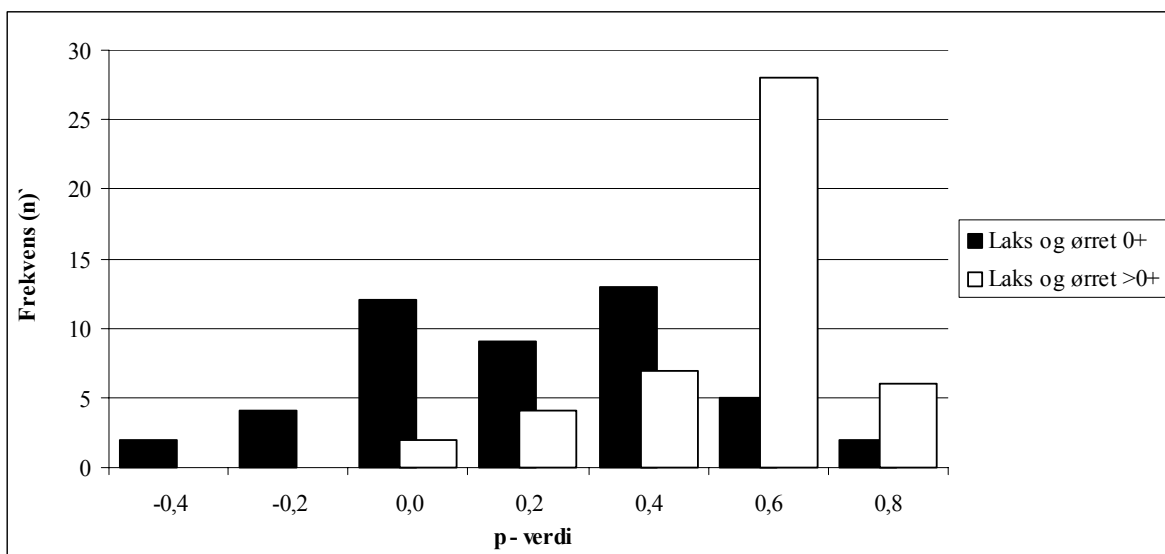
Tetthetene kan beregnes med Zippinestimatet for tre gangers overfiskning eller ved å summere fangstene i de tre omgangene, og dividere på overfisket areal.

Figur 2.6 viser at tetthetsestimatene ikke blir vesentlig forskjellige om man beregner med Zippinestimatet i forhold til summering der beregningen omhandler et stort datasett. Som forventet blir Zippinestimatet noe høyere enn de summerte, da disse er minimumsestimater. Testen viser at Zippinestimatet på data fra hele elva kan brukes, selv om de store konfidensintervallene viser at estimatene er usikre.



Figur 2.6 Beregnede tettheter ved bruk av Zippinestimatet og å summere fangstene og dividere på areal. Estimatenes er beregnet ved å bruke data fra alle undersøkte stasjoner. Zippinestimatet er beregnet ved å summere fangstene i hver gruppe og fiskeomgang før estimatet er beregnet. Konfidensintervallet er 95%.

Fangbarheten på det materiale som ble innsamlet i Lærdalselva er som figur 2.7 viser forholdsvis lav, spesielt for de ensomriges del. I 85% av de kvantitative fangstene på ensomrige ligger fangbarheten (p-verdien) på under 0,5. En fangbarhet på mindre enn 0,5 gir et usikkert tetthetsestimert og konklusjonen blir at den lave fangbarheten på den ensomrige fisken gir tetthetsestimert som er beheftet med betydelig usikkerhet. For de kvantitative fangstene av fisk i aldersgruppen tosomrige og eldre har 28% av fangstene en fangbarhet på under 0,5. Den høye andelen fangster med fangbarhet over 0,5 gjør at tetthetsestimertene for tosomrige og eldre er langt bedre enn for ensomrige fisk.



Figur 2.7 Frekvensdistribusjonen til fangbarhetsestimert p for laks og ørret fra de to aldersgruppene ensomrige og tosomrige og eldre innsamlet i perioden 1991-1994 i Lærdalselva. P er beregnet med Zippinestimert med data fra den enkelte stasjon det enkelte år.

2.4.4 Statistiske metoder

Statistisk behandling ble utført ved hjelp av statistikkfunksjonene i SAS versjon 8, KyPlot versjon 2.0 og Excel 2000. Ved alle analyser ble det brukt signifikansnivå på $p \leq 0,05$.

Enkel regresjonsanalyse (Zar 1996, s. 318-326) ble brukt for å identifisere sammenhenger mellom biotiske og abiotiske faktorer i elva før rotenonbehandlingen. Denne funksjonen beregner enkel regresjonsanalyse for X Y datasett basert på minste kvadraters metode.

Toveis uparet t-test (Zar 1996, s. 94-100) ble brukt for å analysere forskjeller i vekst mellom 1980-tallet og 1990-tallet og for å teste forskjell i vekst mellom stasjonene. Dette er en test som undersøker om middelverdiene i gruppene kommer fra samme populasjon. Testen brukes på parameteriske normalfordelte data i to grupper. Testen forutsetter homogenitet i varians. Uten homogenitet i varians ble **Welch tilnærmet t-test** utført i stede (Zar 1996, s. 129-130).

Enveis ANOVA (Zar 1996, s. 180-190) ble brukt for å teste om det var forskjeller i vekst mellom ulike år. Dette er en variansanalysetest for parameteriske normalfordelte data i tre grupper eller mer.

ANCOVA (Zar 1996, s. 274-275) ble brukt for å teste hvilke faktorer som påvirket veksten på 1990-tallet. Testen kombinerer en regresjonsanalyse med ANOVA, og gir muligheten til å kontrollere for at fisken har ulik vekst på forskjellige stasjoner.

Tukey (Zar 1996, s. 215-217) ble brukt i de tilfeller der det ble påvist signifikante forskjeller mellom gruppene vha. ANOVA eller ANCOVA. Tukey testen er en post hoc test som viser mellom hvilke grupper det er signifikante forskjeller.

3 Resultat

3.1 Normalsituasjonen før rotenonbehandlingen - samvariasjon mellom vekst, fisketetthet, temperatur og vannføring

Enkle regresjonsanalyser ble brukt for å analysere samvariasjon mellom fisketetthet, vekst og de abiotiske faktorene temperatur og vannføring. Samvariasjon ble undersøkt ved å analysere data innsamlet på 1980 og 1990-tallet hver for seg og samlet. Datasettet fra 1980-tallet var større enn 1990-tallet, og anses derfor som det som med størst sikkerhet beskriver sammenhenger mellom variabler i normalsituasjonen før rotenonbehandling. Først ble alle de ulike parameterene undersøkt på datasettet fra 1980-tallet og de viktigste sammenhenger ble identifisert. De faktorene som viste størst forklaringsgrad på datasettet fra 1980-tallet ble så undersøkt på datasettet innsamlet på 1990-tallet.

3.1.1 Datasett fra 1980-tallet

Det ble totalt beregnet 109 regresjonsanalyser på data fra 1980-tallet. Data fra denne perioden ga gjennomgående de beste resultatene da antall år og stasjoner undersøkt var høyest. Denne perioden ble derfor valgt for å påvise de viktigste faktorene som influerer på ungfiskenes vekst og overlevelse i Lærdalselva.

Tabell 3.1 Samvariasjon mellom biotiske og fysiske faktorer i Lærdalselva på 1980-tallet. Forklart varians (r^2) ble beregnet med enkle regresjonsanalyser, alle analysene har $n = 6$.

		Middeltemperatur (°C)				Varmesum >eller lik		Dagsum >eller lik		Vannfør. m ² /sek
		mai-juni	mai-juli	juni-juli	mai-aug	4°C	7°C	4°C	7°C	mai-juli
Laks	Lengde 0+	0.18	0.82	0.68	0.47	0.58	0.88	0.09	0.66	0.44
	Tetthet 0+	0.23	0.00	0.02	0.03	0.16	0.09	0.31	0.38	0.22
	Tetthet >0+	0.10	0.03	0.00	0.02	0.24	0.14	0.49	0.20	0.00
	Tetthet 0+/eldre	0.22	0.00	0.03	0.09	0.27	0.13	0.50	0.46	0.00
Ørret	Lengde 0+	0.37	0.65	0.60	0.36	0.60	0.60	0.00	0.31	0.44
	Tetthet 0+	0.26	0.09	0.11	0.09	0.38	0.13	0.38	0.09	0.25
	Tetthet >0+	0.05	0.17	0.26	0.21	0.35	0.46	0.11	0.54	0.22
	Tetthet 0+/eldre	0.29	0.06	0.09	0.09	0.27	0.07	0.33	0.04	0.22
Laks og ørret	Tetthet 0+	0.51	0.06	0.12	0.11	0.01	0.00	0.00	0.09	0.26
	Tetthet >0+	0.02	0.01	0.00	0.15	0.00	0.01	0.15	0.00	0.00
	Total tetthet	0.42	0.01	0.08	0.16	0.11	0.07	0.24	0.36	0.08

Tabell 3.2 Samvariasjon mellom biotiske faktorer i Lærdalselva på 1980-tallet. Forklart varians (r^2) ble beregnet med enkle regresjonsanalyser, alle analysene har $n = 6$. Helt eller delvis like datasett er angitt med m.

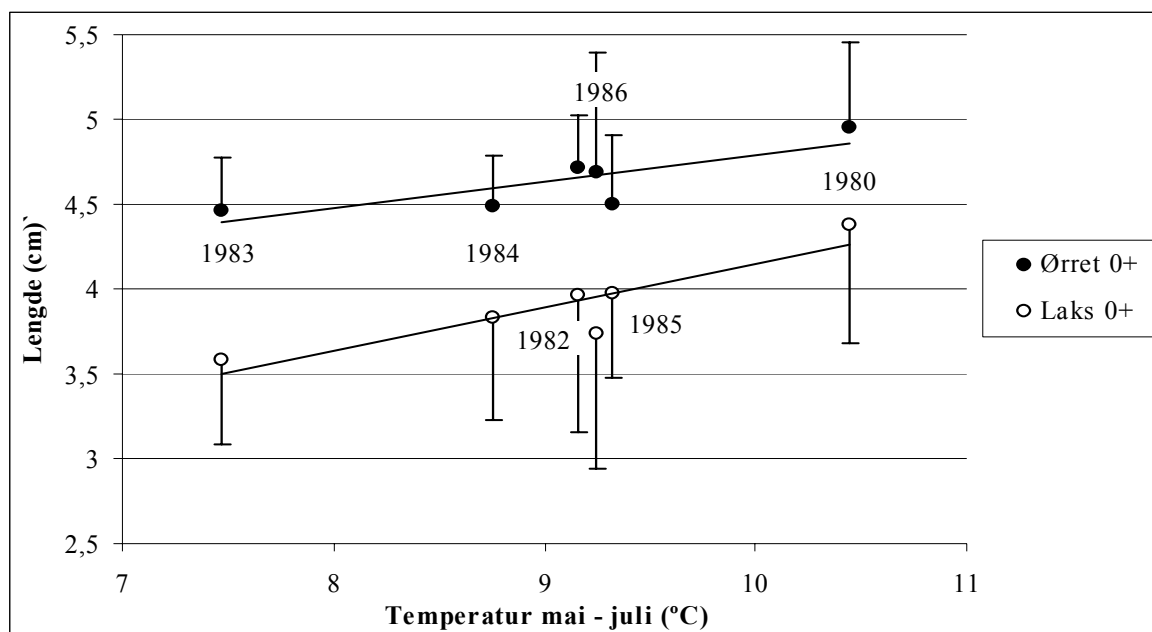
		Laks				Ørret		Laks og ørret
		Lengde 0+	Tetthet 0+	Tetthet >0+	Tetthet 0+/eldre	Lengde 0+	Tetthet >0+	Tetthet >0+
Laks	Lengde 0+	m	0.02	0.04	0.03	0.61	0.27	0.06
	Tetthet 0+	0.02	m	0.45	m	0.06	0.18	0.43
Ørret	Lengde 0+	0.61	0.06	0.04	0.00	m	0.42	0.06
	Tetthet 0+	0.00	0.01	0.10	0.05	0.22	0.46	0.13
	Tetthet >0+	0.27	0.18	0.00	0.49	0.42	m	m
	Tetthet 0+/eldre	0.00	0.00	0.03	0.01	0.16	m	m
Laks og ørret	Tetthet 0+	0.00	m	0.11	m	0.25	0.01	0.09
	Tetthet >0+	0.06	0.43	m	m	0.06	m	m
	Tetthet 0+/eldre	0.03	m	m	m	0.02	m	m

Tetthet som forklaringsvariabel

Tetthetsparameterene ga gjennomgående svake sammenhenger med vekst ($r^2=0,00-0,30$). Lengden til ensomrig ørret mot tettheten til eldre ørret ga en middels god sammenheng ($r^2=0,42$) (tabell 3.2). Det var flere middels sterke sammenhenger mellom tettheter og temperatur (opptil $r^2=0,54$). Temperaturparameterene dagsum og varmesum ga de høyeste forklarte varians verdiene. Hovedinntrykket var liten sammenheng mellom tettheter og temperatur da de fleste r^2 -verdiene var lave ($r^2=0,00-0,30$) (tabell 3.1). Da tetthetsparameterene ble analysert mot hverandre ga dette noen middels sterke sammenhenger ($r^2=0,43-0,49$). Hovedinntrykket var imidlertid liten sammenheng ($r^2=0,00-0,20$) (tabell 3.2).

Temperatur som forklaringsvariabel for vekst

Temperatur var den faktoren som forklarte vekst best av samtlige faktorer. De fleste av beregningene ga middels til sterke sammenhenger ($r^2=0,40-0,88$). Den temperaturparameteren som samlet forklarte vekst best for ensomrig laks og ørret var middeltemperaturen i mai-juli ($r^2=0,82$ og $0,65$) (tabell 3.1).



Figur 3.1 Middellengde med 95% konfidensintervall for ensomrig laks og ørret i Lærdalselva mot middeltemperaturen i perioden 1980-1986. Temperaturene er middeltemperaturen hvert år i perioden fra 1980 og 1982-1986 ved Tønjum. Punktene er middellengdene for alle undersøkte stasjoner det respektive år. Linjene er de tilhørende trendlinjene. Lineær regresjon for laks ga $Y=0,26x+1,72$, $r^2=0,82$, $p = 0,01$, $n=6$, og for ørret $y=0,16x+3,30$, $r^2=0,65$, $p = 0,05$, $n=6$.

Vannføring som forklaringsvariabel

Vannføring ga gjennomgående svake sammenhenger med tetthet ($r^2=0,00-0,25$). Vannføring mot lengden til ensomrig laks og ørret ga middels god sammenheng ($r^2=0,44$) (tabell 3.1).

Vekst som forklaringsvariabel

Vekst hos ensomrig laks mot ensomrig ørret ga middels god sammenheng ($r^2=0,61$) (tabell 3.2).

Konklusjon

Regresjonsanalysene viste at temperatur var den faktoren som best forklarte den observerte veksten. Ulike mål for middeltemperaturen forklarte sammenhengene mellom temperatur og vekst best, og middeltemperaturen i mai-juli ga den beste sammenheng med vekst både for laks og ørret. Middeltemperaturen i mai-juli ble derfor valgt som temperaturparameter for analyser i perioden før og etter rotenonbehandlingen på 1990-tallet. Tetthet hadde en viss sammenheng med vekst og temperatur, og ble derfor også undersøkt.

3.1.2 Datasett fra 1990-tallet

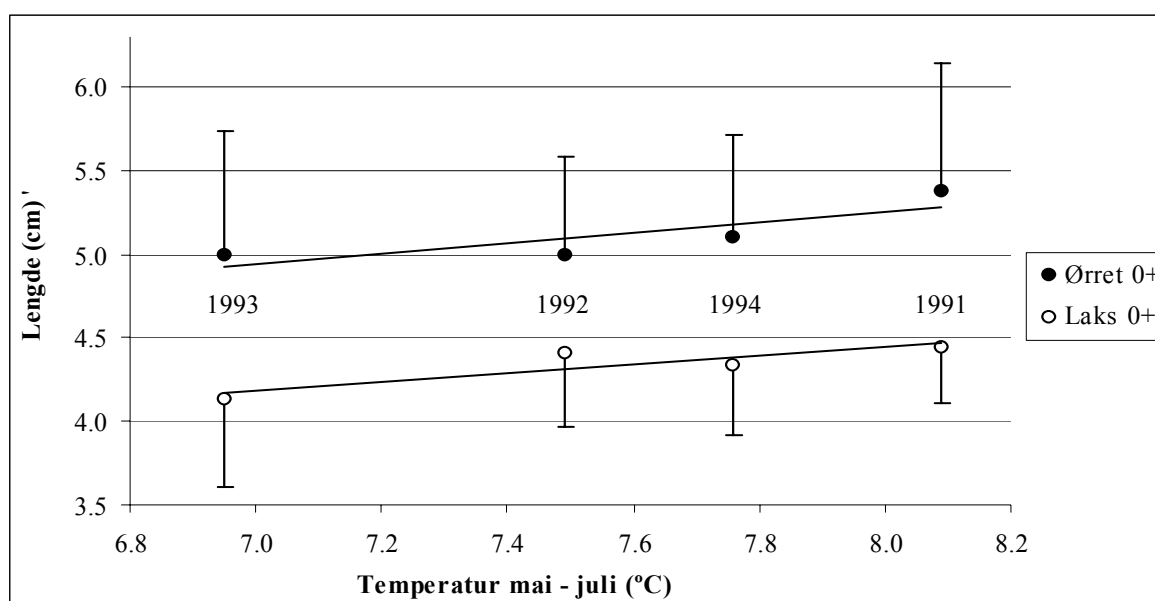
De faktorene og parameterene som viste seg viktigst på 1980-tallet ble vurdert i senere perioder, det vil si temperatur, vekst og tetthet. Det ble totalt beregnet 127 regresjonsanalyser på dataene fra 1990-tallet. Da Stuvane kraftverk ble bygget i 1988 med utløp ovenfor stasjon 9 kunne temperaturmålinger fra Tønjum kun brukes på lokaliteter nedenfor stasjon nummer 10. Grunnlagsdata ble derfor beregnet fra materiale innsamlet på stasjonene 1, 3, 6 og 9.

Tabell 3.3 Samvariasjon mellom faktorer som påvirker vekst og overlevelse for laks og ørret i Lærdalselva i perioden 1991-1994. Forklart varians (r^2) ble beregnet med enkle regresjonsanalyser, alle analysene hadde $n = 4$. Like datasett er angitt med m.

		Middel- temperatur (°C) mai-juli	Laks Lengde 0+	Ørret Lengde 0+
Laks	Lengde 0+	0.77	m	0.33
	Tetthet 0+	0.76	0.56	0.92
	Tetthet >0+	0.90	0.48	0.84
	Tetthet 0+/eldre	0.01	0.11	0.37
Ørret	Lengde 0+	0.68	0.33	m
	Tetthet 0+	0.04	0.41	0.22
	Tetthet >0+	0.07	0.02	0.54
	Tetthet 0+/eldre	0.08	0.44	0.03
Laks og ørret	Tetthet 0+	0.01	0.29	0.01
	Tetthet >0+	0.42	0.07	0.86
Total tetthet		0.08	0.47	0.02

Temperatur som forklaringsvariabel for vekst og tetthet

Samvariasjonen mellom temperatur og vekst var middels til sterk for ensomrig laks og ørret ($r^2=0,77$ og $r^2=0,68$). Temperatur mot tetthet ga svært forskjellige resultater, fra svake til sterke sammenhenger ($r^2=0,01-0,90$). Tettheten av tosomrig og eldre laks hadde sterk sammenheng med temperatur ($r^2=0,90$) (tabell 3.3).



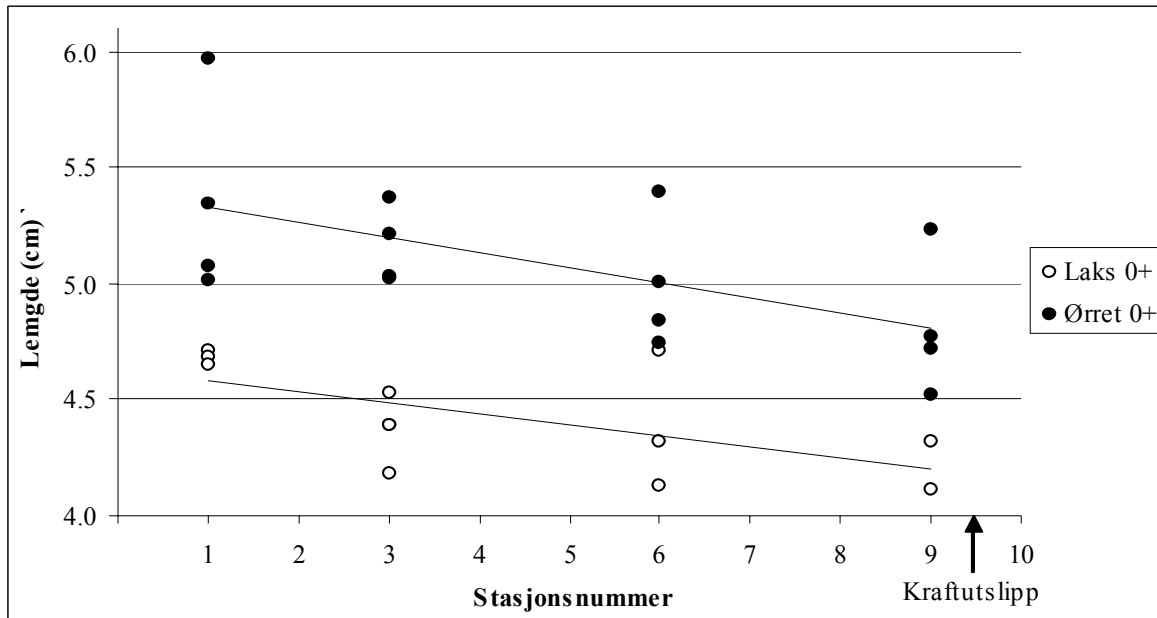
Figur 3.2 Middellengde med standard avvik hos ensomrig laks og ørret i Lærdalselva mot middeltemperaturen i 1991-1994. Temperaturene er middeltemperaturen ved Tønjum fra mai-juli. Linjene er hvert datasett sin tilhørende trendlinjene. Lineær regresjon for laks ga $y=0,25x+2,42$, $r^2=0,77$, $p>0,05$, $n=4$, og for ørret $y=0,31x+2,76$, $r^2=0,68$, $p>0,05$, $n=4$.

Tetthet som forklaringsvariabel for vekst

Vekst mot tetthet ga svært forskjellige resultater, fra svake til sterke sammenhenger ($r^2=0,01-0,92$). Spesielt veksten til ensomrig ørret, men også ensomrig laks hadde sterke sammenhenger med tettheten av ensomrig laks ($r^2=0,92$ og $r^2=0,76$). Videre hadde veksten til ensomrig ørret sterk sammenheng med tettheten av eldre laks ($r^2=0,84$). Veksten til ensomrig laks mot ørret viste derimot svak sammenheng ($r^2=0,33$) (tabell 3.3).

Lengdeutvikling på ulike elvestrekninger

Veksten var signifikant avtagende oppover i elva for ensomrig både laks og ørret (figur 3.3). Dette resultatet skyldes sannsynligvis at temperaturen var avtagende oppover i elva.



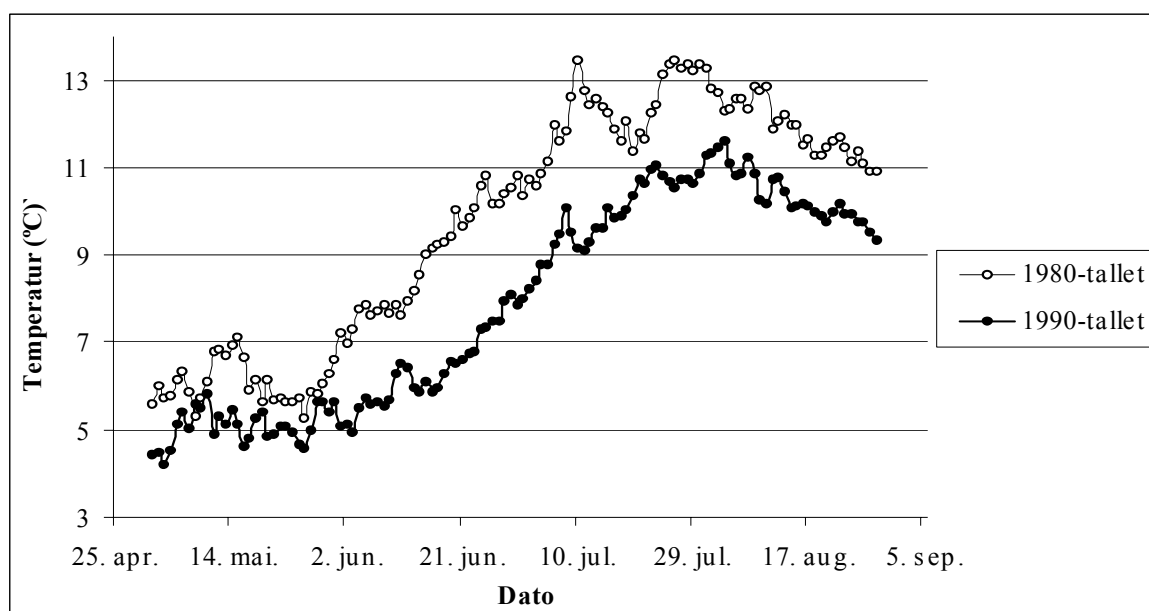
Figur 3.3 Middellengden til ensomrig laks og ørret nedstrøms kraftutløpet på Stuvane. Hvert punkt er basert på middellengden på den enkelte stasjon om høsten i perioden 1991-1994. Linjene er hvert datasett sin tilhørende trendlinje. Stasjon nr. 1 ligger nærmest sjøen. Lineær regresjon for laks ga $y = -0,055x + 4,63$, $r^2 = 0,58$, $p = 0,01$, $n = 11$, og for ørret $y = -0,065x + 5,39$, $r^2 = 0,34$, $p = 0,05$, $n = 16$.

3.1.3 Datasett fra 1980-tallet og 1990-tallet samlet

Det ble totalt beregnet 224 regresjonsanalyser på det samlede datasettet. Sammenhengen mellom variablene i datasettene ble gjennomgående dårligere ved å slå sammen periodene, enn ved å behandle de separat på tross av at populasjonen (n) ble høy. Disse resultatene blir derfor ikke presentert.

Temperatur på 1980-tallet og 1990-tallet

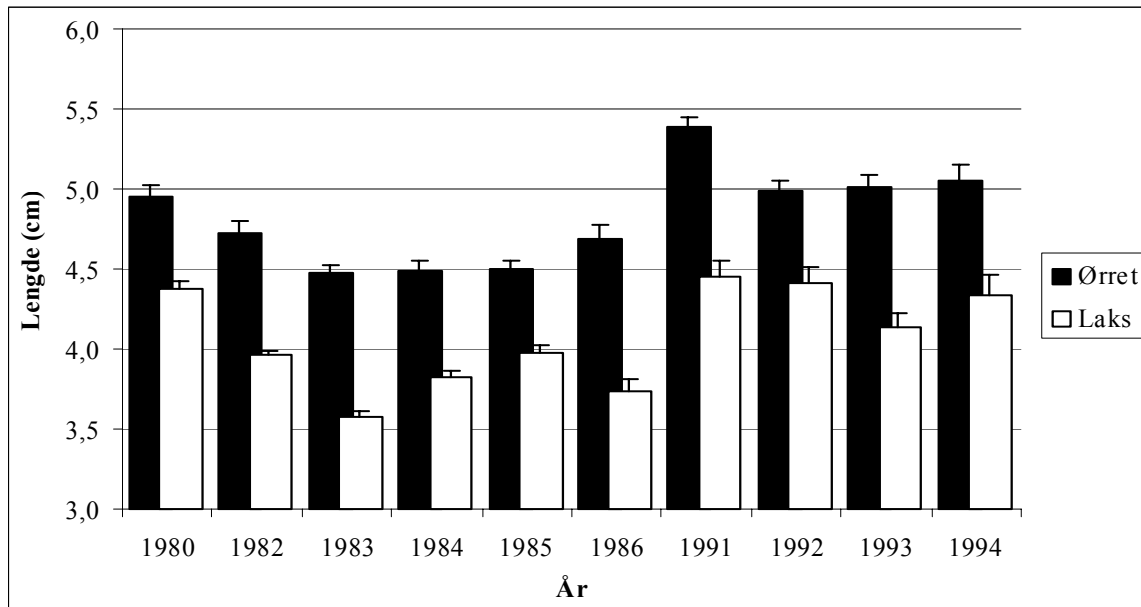
Sommertemperaturene ved Tønjum var høyere på 1980-tallet enn 1990-tallet. Middelttemperaturen i mai-juli på 1980-tallet var 8,9 °C (SE = 0,40) og 7,6°C (SE = 0,24) på 1990-tallet (figur 3.4).



Figur 3.4 Temperaturutviklingen på Tønjum fra mai til august. For 1980-tallet er målinger basert på data fra 1980, 1982-1986. For 1990-tallet er målingene basert på data fra 1991-1994 og 1998. Hvert punkt representerer middeltemperaturen klokken 12.00 den enkelte dag i perioden.

Lengdevekst på 1980- og 1990-tallet

Veksten på ensomrig laks var signifikant høyere på 1990-tallet enn på 1980-tallet (toveis Welch tilnærmet t-test, middellengde for hele elva, $p = 0,05$). Et tilsvarende resultat ble funnet for ensomrig ørret (toveis t-test, middellengde for hele elva, $p = 0,01$) (figur 3.5).



Figur 3.5 Middellengde med 95% konfidensintervall for ensomrig laks og ørret i Lærdalselva. Lengdene er basert på middelveien av ensomrig laks og ørret innsamlet på alle undersøkte stasjoner hvert år.

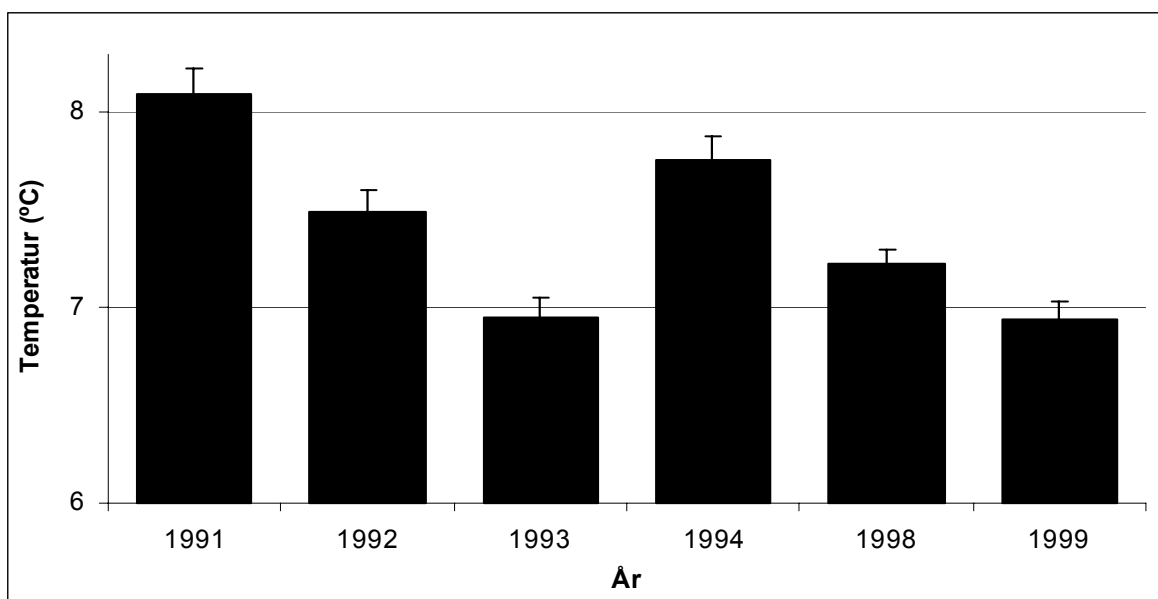
3.2 Rotenonbehandling - endringer i fiskesamfunnet

Denne delen av oppgaven omhandler endringer i fiskesamfunnet etter rotenonbehandlingen. Dette ble gjort ved å sammenligne data innsamlet etter behandlingen i 1997, dvs. data fra 1998 og 1999, med perioden før behandlingen i 1991-1994. Det ble fokusert spesielt på temperatur, og om fraværet av eldre fisk etter behandlingen påvirket veksten til den ensomrig fisken.

3.2.1 Endringer i vekst

Temperatur i ulike perioder

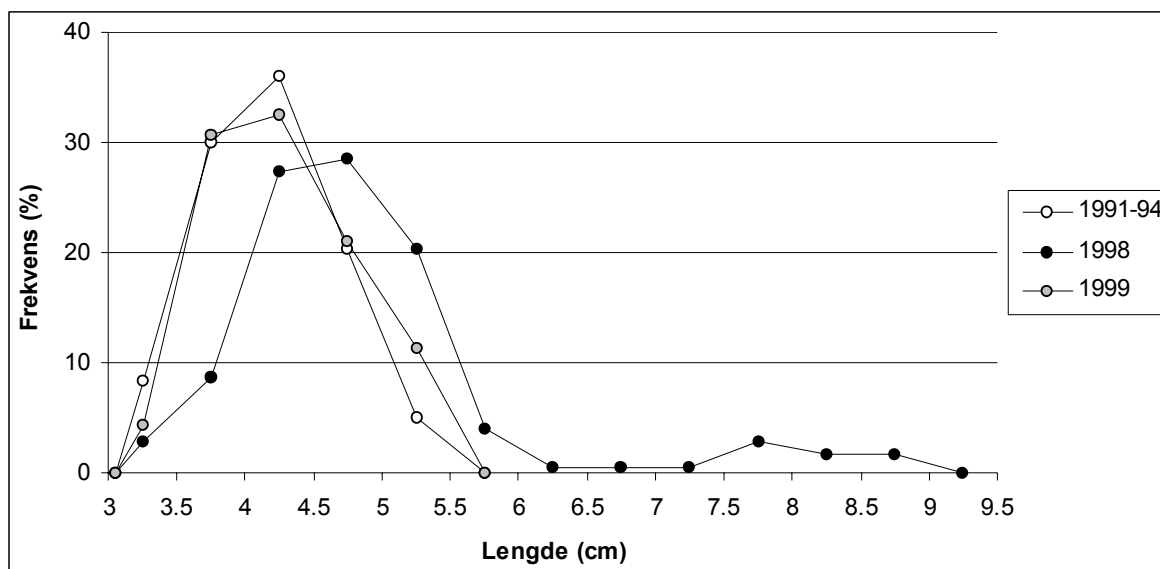
Temperaturen i 1998 var den tredje kaldeste, og temperaturen i 1999 den kaldeste sammen med 1993 av de undersøkte år (figur 3.6).



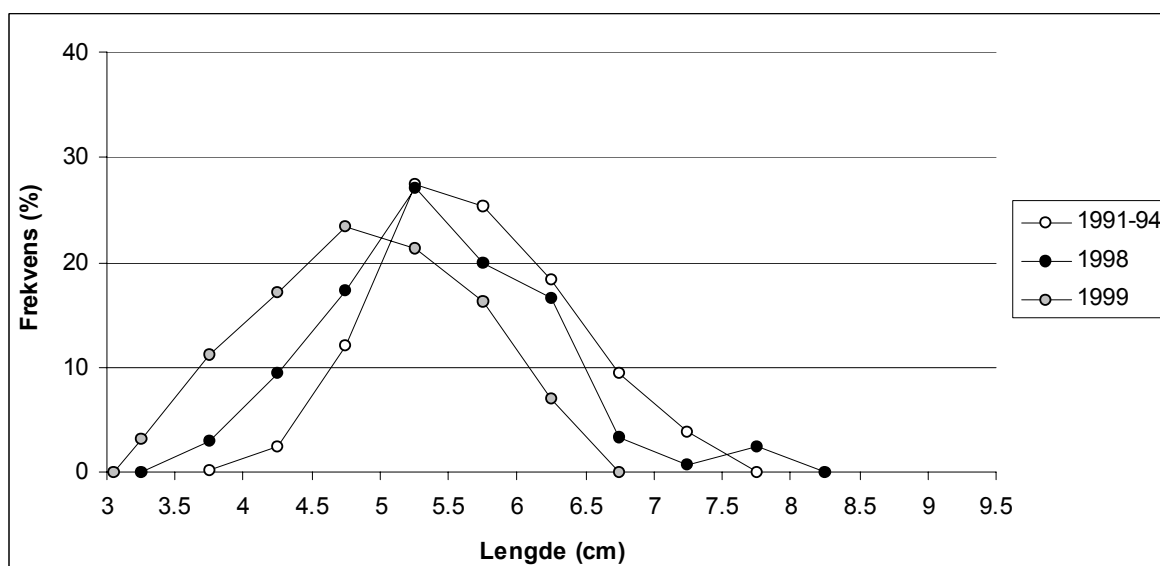
Figur 3.6 Middeltemperatur i mai-juli målt ved Tønjum med standard feil for 1991-1994, 1998 og 1999. Hver søyle representerer middelverdien for alle temperaturmålinger gjennom døgnet den enkelte uke i perioden.

Lengdefordeling i ulike perioder

Lengdefordelingen for ensomrig laks og ørret i 1998 viste en markert "hale" av store individer (figur 3.7 og figur 3.8). I analyser må alle datagruppene metodisk behandles på lik måte. Det ble derfor nødvendig å sette et skille mellom fisk i ulike størrelsesgrupper også i 1998 materialet. For laks ble skillet satt på <6,4 cm og for ørret <7,3 cm.



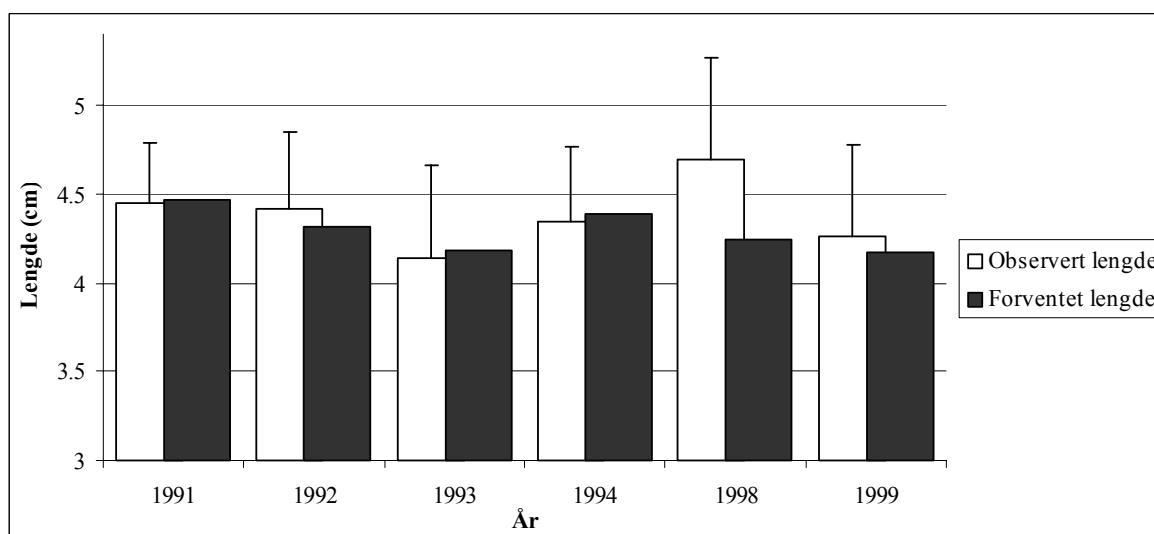
Figur 3.7 Lengdefordeling hos ensomrig laks i Lærdalselva for periodene 1991-1994, 1998 og 1999. Punktene representerer lengdegruppen som prosentvis andel av total materiale i gruppen.



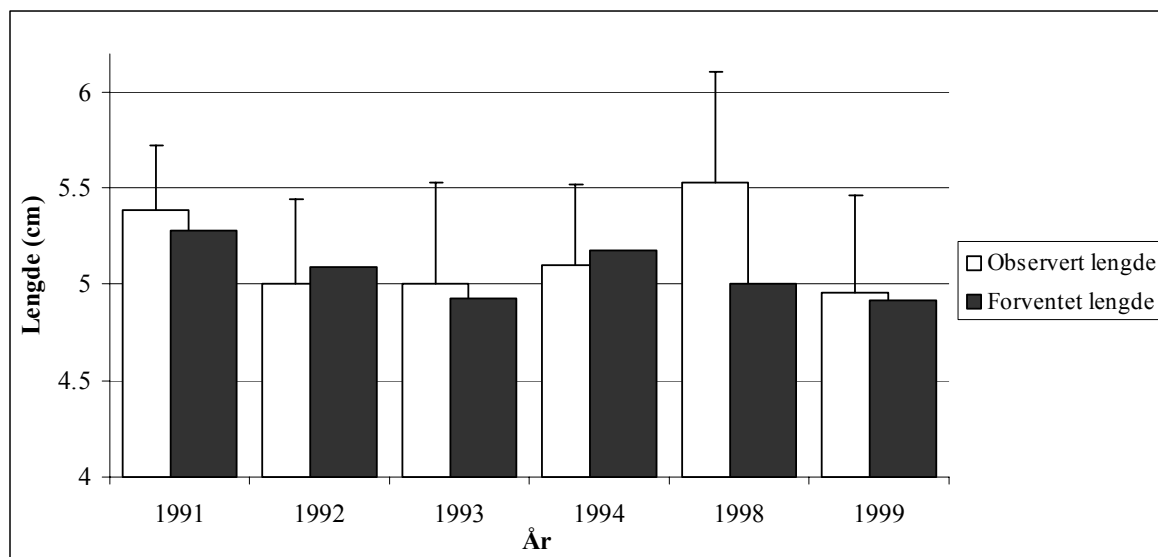
Figur 3.8 Lengdefordeling hos ensomrig ørret i Lærdalselva for periodene 1991-1994, 1998 og 1999. Punktene representerer lengdegruppen som prosentvis andel av total materiale i gruppen.

Observert og forventet lengde i ulike perioder

Middeltemperaturen i perioden mai-juli i 1991-1994 var gjennomgående høyere enn temperaturene i mai-juli i 1998 og 1999 (figur 3.6). Lengden til både ensomrig laks og ørret i 1998 viste den beste veksten av de undersøkte periodene (figur 3.9 og figur 3.10). For laks 4,7 cm i 1998 mot 4,4 cm i hver av årene 1991 og 1992, som var årene med best vekst i perioden 1991-1994. Ørret hadde en lengde på 5,5 cm i 1998 mot 5,4 cm i 1991, som var beste vekst år i perioden 1991-1994. Det var derfor liten sammenheng mellom vekst og temperatur i de to årene etter rotenonbehandlingen, mens denne sammenhengen er veletablert for begge arter i perioden 1991-1994 (avsnitt 3.1.2). De forventede lengdene uttrykker forventet vekst i forhold til temperaturen det enkelte år (avsnitt 2.4.1). De observerte lengdene for både laks og ørret i 1998 var vesentlig høyere enn de forventede lengdene. Dette viser at den høye veksten til den ensomrige fisken i 1998 ikke kan forklares med spesielt gunstige temperaturforhold dette året. Merk at de observerte middellengdene i 1998 av metodiske grunner ble beregnet uten de største ensomrige individene (figur 3.7 og figur 3.8).



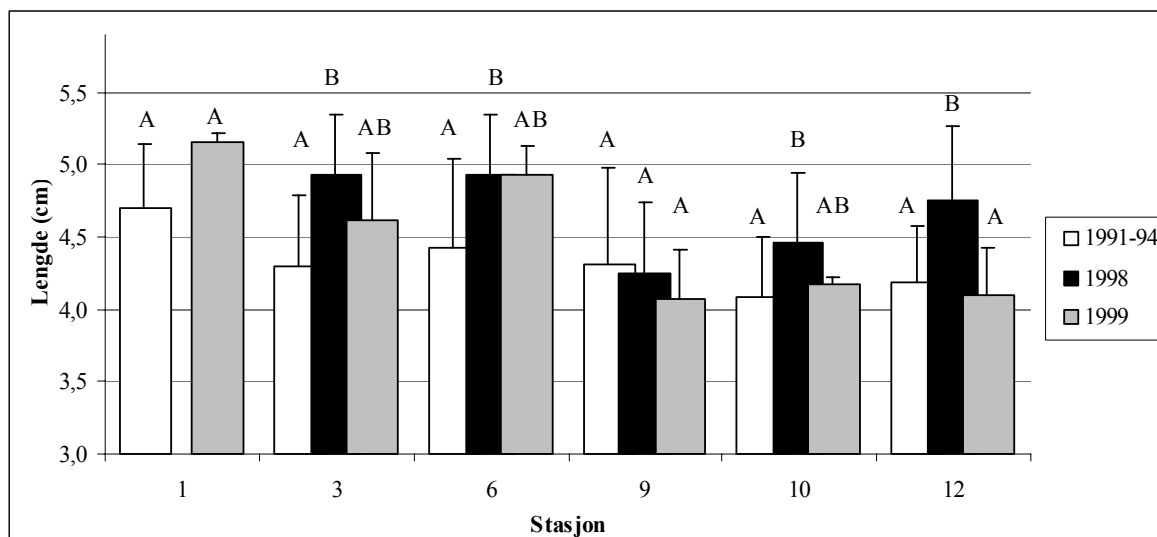
Figur 3.9 Observert og forventet middellengde for ensomrig laks i Lærdalselva. Søylene representerer den observerte middellengden og forventet middellengde ut fra temperaturen det enkelte år med standard avvik for all ensomrig laks, med unntak av de over 6,3 cm i 1998.



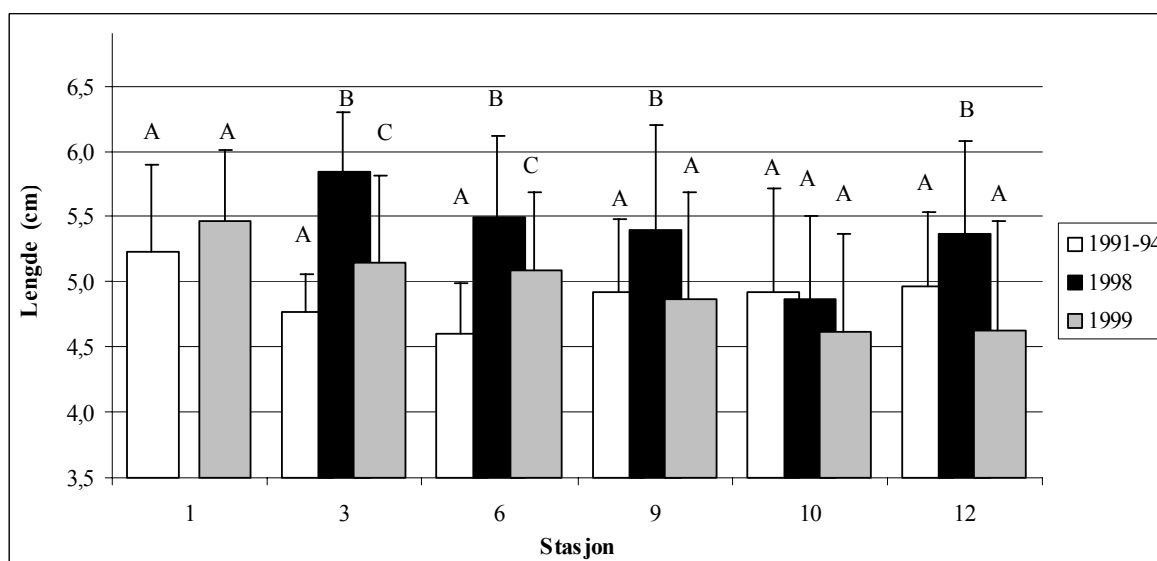
Figur 3.10 Observert og forventet middellengde for ensomrig ørret i Lærdalselva. Søylene representerer den observerte middellengden og forventet middellengde ut fra temperaturen det enkelte år med standard avvik for all ensomrig ørret, med unntak av de over 7,3 cm i 1998.

Lengdeutvikling på stasjonene

Vekstanalysene for begge artene innad på stasjonene viste at 8 av 10 av analysene mellom vekst i 1991-1994 mot 1998 ga signifikant høyere vekst i 1998. Mellom periodene 1998 og 1999 viste 5 av 10 analyser signifikant høyere vekst i 1998, 2 av 12 analyser viste signifikant høyere vekst i 1999 sammenlignet med 1991-1994 (figur 3.11 og figur 3.12).



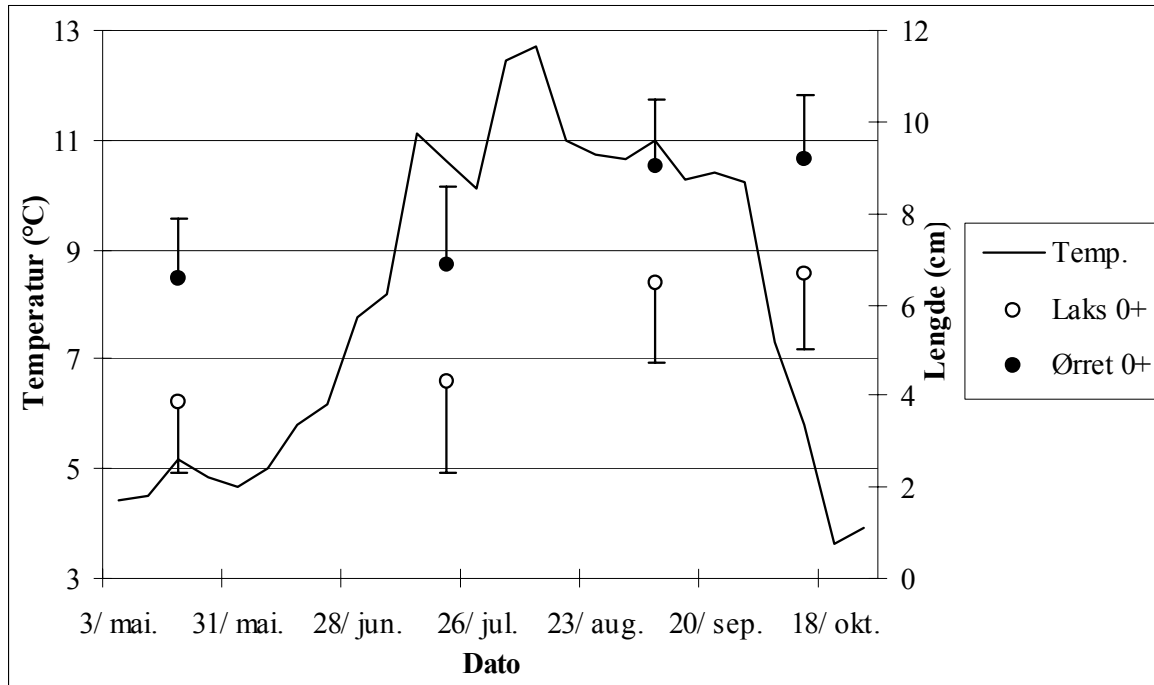
Figur 3.11 Middellengden med standard avvik for ensomrig laks på den enkelte stasjon i periodene 1991-1994, 1998 og 1999. Søylene representerer middellengden av all ensomrig laks, med unntak av de over 6,3 cm i 1998, innsamlet på hver stasjon. ANOVA med år som tilfeldig faktor etterfulgt av Tukey-test, eller toveis uparet t-test er brukt for å undersøke om det er signifikante forskjeller i vekst innad på den enkelte stasjon. Søylar med ulik bokstav innad på den enkelte stasjon er signifikant forskjellige med $p = 0,05$. I 1998 ble det ikke innsamlet fisk på stasjon nr. 1.



Figur 3.12 Middellengden med standard avvik for ensomrig ørret på den enkelte stasjon i perioden 1991-1994, 1998 og 1999. Søylene representerer middellengden av all ensomrig laks, med unntak av de over 7,3 cm i 1998, innsamlet på hver stasjon. En-veis ANOVA med år som tilfeldig faktor etterfulgt av Tukey-test, eller toveis uparet t-test er brukt for å undersøke om det er signifikante forskjeller i vekst innad på den enkelte stasjon. Søylar med ulik bokstav innad på den enkelte stasjon er signifikant forskjellige med $p = 0,05$. I 1998 ble det ikke innsamlet fisk på stasjon nr. 1.

Vekst gjennom sesongen 1999

Lengdeutviklingen gjennom sesongen 1999 viste at veksten er best fra medio juli og ut august. Dette var også perioden med høyest temperatur (figur 3.13).



Figur 3.13 Middellengden med standard avvik for ettårige laks og ørret, og temperaturutviklingen i Lærdalselva sommersesongen 1999. Punktene representerer middellengden for laks og ørret for hele elva på hver innsamlingsdato. Linjen representerer utviklingen i ukemiddeltemperaturen på Tønjum gjennom sesongen.

3.2.2 Vekstanalyser vha. ANCOVA

ANCOVA ble brukt for teste hvilke faktorer som påvirket veksten på 1990-tallet. Det ble testet for effekten av år, og korrigert for effekten av stasjon og temperatur.

Laks

I begge ANCOVA oppsettene hadde år og stasjon signifikant effekt (tabell 3.4). Total variasjon var lik i de to oppsettene, mens kvadratsummen til år økte når det ble korrigert for temperatur. I Tukey-test på lengde var 1998 kun signifikant forskjellig fra 1993, og i tillegg var 1993 signifikant forskjellig fra 1992 og 1994. For residualer var 1998 signifikant forskjellig fra alle andre undersøkte år. Det ble ikke funnet andre signifikante forskjeller.

Tabell 3.4 Vekst hos ensomrig laks i Lærdalselva for perioden 1991-1994 og 1998 med og uten korreksjon for temperatur. ANCOVA på lengder og residualer med år som tilfeldig faktor og stasjon som covariat. For 1998 ble datapunktene over 6,3 cm utelatt (figur 3.7). N=299 i begge oppsett, fg= frihetsgrader, KS= kvadrat sum, MK= middel kvadrat, p= signifikansnivå.

	Lengde					Residualer				
	fg	KS	MK	F	p	fg	KS	MK	F	p
Total variasjon	298	108.2	-	-	-	298	108.07	-	-	-
År	4	14.08	3.52	12.08	<0,0001	4	16.28	4.07	13.96	<0,0001
Stasjon	1	13.22	13.22	45.36	<0,0001	1	13.18	13.18	45.25	<0,0001
Uforklart feil	293	85.37	0.29	-	-	293	85.38	0.29	-	-

Tabell 3.5 Tukey-test på ensomrig laks i Lærdalselva for perioden 1991-1994 og 1998 på lengder og residualer. Signifikansnivå: * = p = 0,05.

År	Lengde					Residualer				
	1991	1992	1993	1994	1998	1991	1992	1993	1994	1998
1991	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*
1992	-	-	*	-	-	-	-	-	-	*
1993	-	*	-	*	*	-	-	-	-	*
1994	-	-	*	-	-	-	-	-	-	*
1998	-	-	*	-	-	*	*	*	*	-

Ørret

I begge ANCOVA oppsettene hadde år og stasjon signifikant effekt (tabell 3.6). Kvadratsummene til både total variasjon og år var lik i de to oppsettene. I Tukey-test på lengde var 1998 og 1991 innbyrdes like, men signifikant forskjellig fra alle andre undersøkte år. På residualer var 1998 og 1994 signifikant forskjellig fra alle andre undersøkte år.

Tabell 3.6 Vekst hos ensomrig ørret i Lærdalselva for perioden 1991-1994 og 1998 med og uten korreksjon for temperatur. ANCOVA på lengder og residualer med år som tilfeldig faktor og stasjon som covariat. For 1998 ble datapunktene over 7,3 cm utelatt (figur 3.8). N=1173 i begge oppsett, fg= frihetsgrader, KS= kvadrat sum, MK= middel kvadrat, p = signifikansnivå.

	Lengde					Residualer				
	fg	KS	MK	F	p	fg	KS	MK	F	p
Total variasjon	1172	531.55	-	-	-	1172	532.95	-	-	-
År	4	62.49	15.62	39.31	<0,0001	4	63.08	15.77	39.68	<0,0001
Stasjon	1	19.77	19.77	49.74	<0,0001	1	19.77	19.77	49.74	<0,0001
Uforklart feil	1167	463.77	0.4	-	-	1167	463.77	0.4	-	-

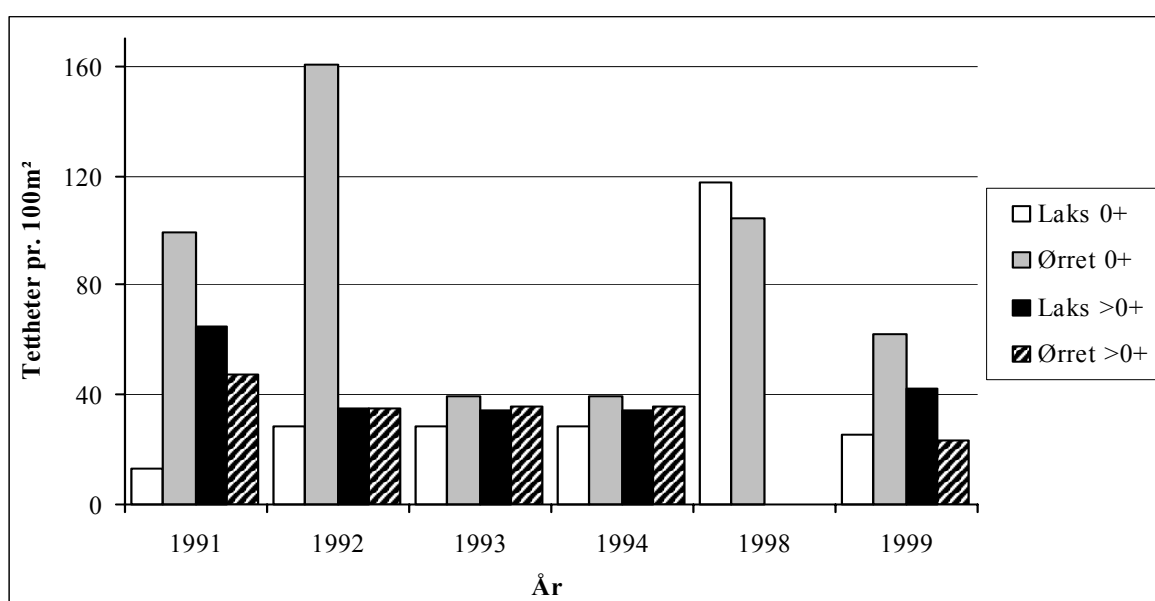
Tabell 3.7 Tukey-test på ensomrig ørret i Lærdalselva for perioden 1991-1994 og 1998 på lengder og residualer. Signifikansnivå: * = $p = 0,05$.

År	Lengde					Residualer				
	1991	1992	1993	1994	1998	1991	1992	1993	1994	1998
1991	-	*	*	*	-	-	-	-	*	*
1992	*	-	-	-	*	-	-	-	*	*
1993	*	-	-	-	*	-	-	-	*	*
1994	*	-	-	-	*	*	*	*	-	*
1998	-	*	*	*	-	*	*	*	*	-

3.2.3 Tetthetsutvikling og smoltifisering

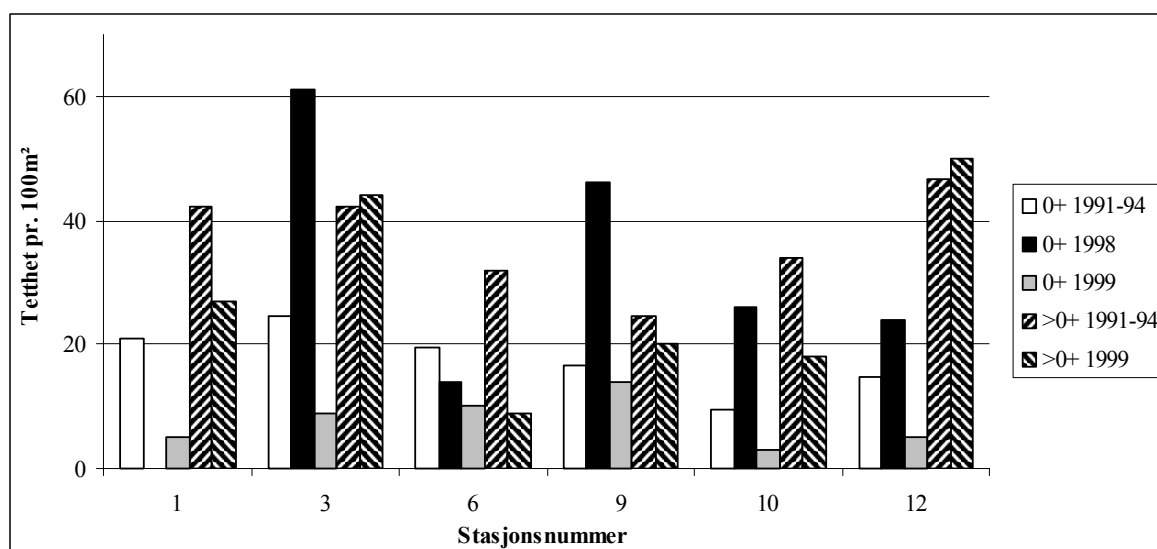
Tetthetsutvikling over år

Tetthetene av ensomrig laks og ørret i 1998 var generelt høye sammenlignet med de andre årene. Laks hadde den høyeste og ørret den nest høyeste registrerte tettheten. Ensomrig laks i 1998 hadde en tetthet som var mer enn 400 % større enn året med nest størst tetthet. Tettheten av tosomrig og eldre laks i 1999 skilte seg ikke ut fra de andre periodene, mens tosomrig og eldre ørret dette året hadde den laveste tettheten (figur 3.14).

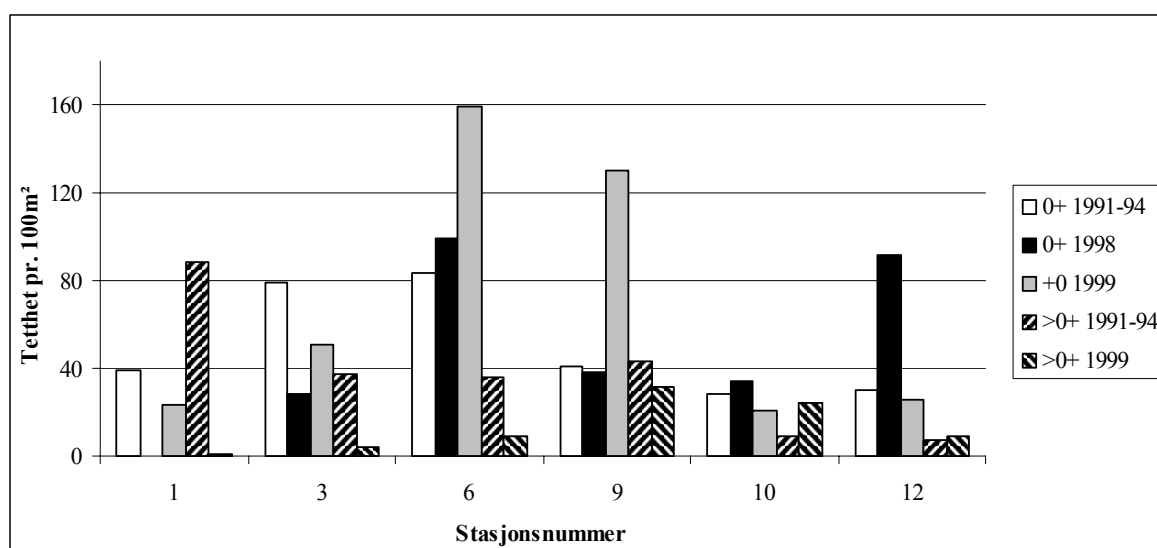


Figur 3.14 Tettheten til laks og ørretpar i Lærdalselva i 1991-1994, 1998 og 1999. Søylenes representerer tettheten til laks og ørret i de to aldersgruppene ensomrig og tosomrig og eldre for hvert år. Tetthetene er beregnet med Zippinestimatet. Elva ble rotenonbehandlet i 1997.

Tetthetsutvikling pr. stasjon



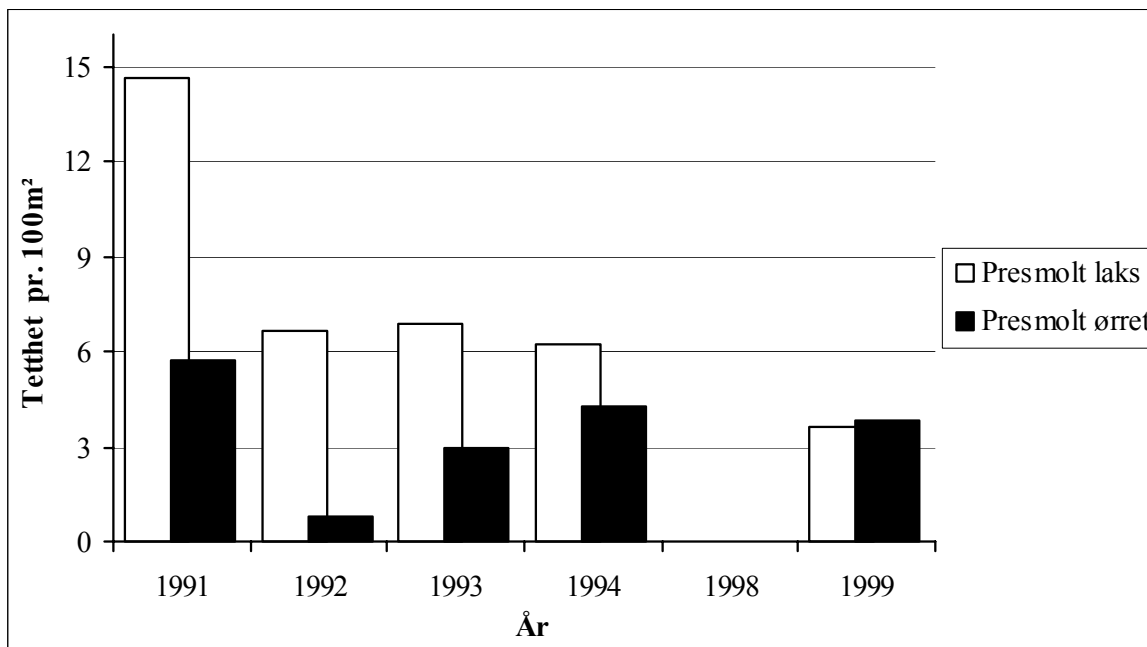
Figur 3.15 Tettheter av ensomrig laks på de enkelte stasjoner i Lærdalselva i periodene 1991-1994, 1998 og 1999. Søylene representerer tettheten til laks i de to aldersgruppene ensomrig og tosomrig og eldre for hver stasjon i den enkelte periode. Tetthetene er estimert ved å summere fangstene i de tre omgangene og dividere på arealet. I 1998 ble det ikke innsamlet fisk på stasjon nr. 1.



Figur 3.16 Tettheter av ensomrig ørret på de enkelte stasjoner i Lærdalselva i periodene 1991-1994, 1998 og 1999. Søylene representerer tettheten til ørret i de to aldersgruppene ensomrig og tosomrig og eldre for hver stasjon i den enkelte periode. Tetthetene er estimert ved å summere fangstene i de tre omgangene og dividere på arealet. I 1998 ble det ikke innsamlet fisk på stasjon nr. 1.

Smolt

Av de estimerte presmoltene basert på lengde i 1999 var alle tosomrige (figur 3.17). Estimatenne dette året bør sees i lys av den unge alderen på fisken.



Figur 3.17 Estimert tetthet av presmolt pr. 100m² i Lærdalselva for hvert av årene 1991-1994, 1998 og 1999. Tetthetene av tosomrig og eldre for alle stasjoner multiplisert med prosentandel presmolt for respektive laks og ørret ga estimert produksjonen av smolt pr. 100m² for elva det enkelte år. Tetthetsdata ble beregnet med Zippinestimatet og datane er fra stasjon 1, 3, 6, 9, 10 og 12 det enkelte år. Presmolt laks og ørret ble definert etter alder og lengde på høsten: 3 åringer eller eldre på = 12 cm (1991-1994), 2-åringer eller eldre på = 11 cm (1999) og 1-åringer eller eldre på = 10 cm (1998). Ørret over 16 cm ble definert som stasjonær.

4 Diskusjon

4.1 Begrensninger ved de valgte metodene

4.1.1 Målinger av temperatur og vannføring

Temperatur

De temperaturdata som inngår i denne oppgaven er innsamlet av NVE på deres stasjon på Tønjum. Innsamlingsmetodene har i løpet av perioden 1980-1999 gradvis utviklet seg fra manuelle målinger en gang pr. dag til automatiske målinger åtte ganger om dagen. Stasjonen vil i normaldrift gi nøyaktige målinger (NVE v/ Sverre Krog *pers. medd.*), men ved å endre innsamlingsmetodene er det muligheter for at det oppstår systematiske feil. Tønjum er beliggende på nedre halvdel av den anadrome strekningen mellom stasjon fem og seks. Siden vanntemperaturen på sommeren vanligvis øker nedover i vassdraget vil termometermåleren på Tønjum generelt underestimere temperaturen på strekningen nedstrøms for stasjonen, og overestimere den på strekningen overfor. Det ideelle ville vært å ha langtids termometermålinger fra alle stasjonene. Eksisterende målinger med Tønjum som eneste målested for temperatur på anadrom strekning begrenser derfor oppløsningen på datasettene hvor temperatur inngår.

Vannføring

Vannføringsdata er hentet fra tre ulike målepunkter, og her oppstår samme problemet som for termometermålingene, da vannføringen ikke er jevn for hele strekningen. Lærdalselva har flere små sideelver som renner inn i hovedelva på den anadrome strekningen. En av sideelvene, Kuvella, har samløp med Lærdalselva ovenfor stasjon seks, mens vannføringsmåleren ved Båthølen ligger ovenfor stasjon ni. Måleren vil derfor underestimere vannføringen noe på strekningen nedstrøms, spesielt etter samløp med Kuvella. Samtlige av sideelvene må imidlertid karakteriseres som små elver. Kuvellas nedslagsfelt utgjør mindre enn 10% av det totale nedslagsfeltet. Sideelvene øst for Kuvella inngår i vannkraftreguleringen, og har sterkt redusert vannføring. Vannføringsdataene i denne oppgaven brukes primært for å få et inntrykk av vannføringsregimet gjennom året, og spesielt tidsrom og størrelse på vårflommen. Vannføringsdata anses for å være relativt lite påvirket av sideelvene og derfor å ha god oppløsning i forhold til målsetningen i oppgaven.

Effektene av Stuvane vannkraftverk på temperatur og vannføring

Oppføringen av Stuvane vannkraftverk i 1988 førte til at det kom et nytt kraftutløp på den anadrome delen av elva. Drift og kjøring av Stuvane kraftverk er betinget av god vannføring i restfeltet mellom Borgund kraftverk og Stuvane, og behovet for elektrisk kraft. Da etterspørselen etter strøm er størst på vinteren, er det hovedsakelig i denne perioden kraftverket er i drift. På vinteren vil elvetemperaturen nedenfor kraftutløpet derfor ligge over normalen, siden kraftverksvannet delvis blir bunttappet fra magasiner. Ved drift av kraftverket om sommeren vil området nedenfor kraftutløpet på Stuvane derimot bli tilført kaldt vann fra fjellet. I sommerhalvåret er det spesielt under vårfloppen Stuvane kraftverk kan være i drift, og da er temperaturforskjellen mellom kraftvannet og elvevannet relativt stor (Grimelid *pers. medd.*). På grunn av det høytliggende nedbørsfeltet er elvetemperaturen generelt lav i Lærdalselva, og ytterligere nedgang i middeltemperaturen på den anadrome strekningen er påvist etter oppførelsen av Borgund kraftverk. Imidlertid er det ikke påvist forskjeller i vekst eller smoltalder etter oppførelsen av Borgund kraftverk (Brooks *et al.* 1989). Unntaket er at Saltveit (1986) rapporterte at veksten til ensomrig laks var lav i området rett nedenfor kraftutløpet på Borgund.

4.1.2 Innsamling og analyse av fiskematerialet

Fiskematerialet

Denne oppgaven bygger på materiale innsamlet av ulike personer og institusjoner i ulike perioder innenfor tidsrommet 1980-1999. Stasjonsnettets materialet er innsamlet på (avsnitt 2.1.2) ble opprettet i 1980, og noen lokaliteter har over tid endret seg blant annet ved at det er bygget terskler i kultiveringsøyemed. Endrer fiskens habitat seg vil dette også endre fiskenes preferanse for lokaliteten. Dette er en feilkilde som kan oppstå i langtidsserier av datainnsamlinger da en elv er et dynamisk system i konstant endring. Innsamlingene på 1980-tallet ble gjennomført enten i august, september eller oktober måned. Denne tidsforskyvningen kan gi systematiske feil i beregningen av middellengdene, da de skal representere sluttveksten det enkelte år. Vekstsesongen kan ikke forventes å være avsluttet allerede i august eller september da flere av innsamlingene ble foretatt på 1980-tallet. På 1990-tallet ble alle innsamlingene gjennomført mellom 5. og 20. oktober slik at det kan antas at materialet representerer lengden ved endt vekstsesong for det enkelte år.

Elfiske er en effektiv metode for fangst av laks og ørret på grunt vann (Bohlin 1984). Problemer knyttet til metoden ligger i fangbarheten av fisken. Denne kan være forskjellig fra art til art, og er avhengig av fiskens størrelse (Bohlin *et al.* 1989), men påvirkes også av fysiske forhold som vannets ledningsevne og temperatur (Bohlin *et al.* 1989, Borgstrøm & Skaala 1993). Ensomrig fisk er den størrelsesgruppen som lettest blir feilestimert både fordi de er minst og derfor vanskeligst å observere visuelt, og fordi de blir minst påvirket av det elektriske strømfeltet. De ensomriges størrelse fører også til at de lett kan bli liggende skjult i substratet uten å bli observert av fiskeren. Ved høye fisketettheter, slik som i Lærdalselva (*pers. obs.*, Saltveit 1986), vil fiskeren først prøve å fange de visuelt mest dominerende individene, dvs. de største, hvis flere fisker beveger seg mot anoden samtidig. Tetthetsestimater for de ensomrige kan likevel bli gode hvis fiskeren er innforstått med de faktorer som kan føre til underestimering. I analysene ble fiskene delt inn i aldersgruppene ensomrige eller tosomrige og eldre, og dette fører til at tetthetsestimatene blir bedre (Bohlin 1984).

Lengdefrekvensanalyse

Lengdefrekvensanalyse (Ricker 1971) ble brukt for å skille gruppen ensomrige fra gruppen tosomrige og eldre fisk. Metoden er avhengig av at det er en klar størrelsesforskjell mellom gruppene. Skillet mellom de to aldersgruppene settes i lengdefrekvensgruppen med færrest individer mellom aldersgruppene. Dette er en tilnærmet metode da det vanligvis er noe lengdeoverlapp mellom aldersgruppene på høsten. Det var lite lengdeoverlapp mellom de to gruppene i materialet brukt i denne oppgaven, og feilbestemmelse av alder anses derfor som en ubetydelig feilkilde.

Utsatt fisk vil være et usikkerhetsmoment. I Lærdalselva er det hvert år blitt satt ut start /sommerforet laks, og enkelte år også ørret i undersøkelsesperioden (Grimelid *pers. medd.*). I Lærdalselva går settefisken i klekkeriet på grunnvann som på vinteren har høyere temperatur enn elvevannet. Dette fører til tidlig klekking og lang vekstsesong. Fisken blir foret frem til utsetting som foregår etter vårflommen, vanligvis i juli. Settefisken er på utsettelsestidspunktet flere centimeter lengre enn naturlig reprodusert fisk av samme årsklasse. I juli 1999 var middellengden på utsatt laks 5,8 cm, mens yngelen av villaksen da nettopp var kommet opp av grusen. Settefisken ble satt ut utenfor de stasjonene

fiskematerialet ble innsamlet på, og i perioden før rotenonbehandling ble den vesentlig satt ut på strekningen ovenfor Sjurhaugfoss (Grimelid *pers. medd.*). Fisken som ble satt ut ovenfor Sjurhaugfoss spredde seg kun i liten grad nedover vassdraget (Johnsen & Jensen 1997). Både lakseparr og ørretparr er som regel sterkt territorielle (Elliott 1990, Titus & Mosegaard 1991, Gibson & Stansbury 1993), og fisk satt ut utenfor stasjonsnettets influer derfor trolig lite på fiskene fanget på stasjonene. Eventuelt innslag av settefisk satt ut samme år ble klassifisert som større enn ensomrige p.g.a. lengdefrekvensanalyse. Materialet ble da direkte sammenlignbart med materialet innsamlet på 1980-tallet, da det ble klassifisert på samme måte (Saltveit 1986, Johnsen & Jensen 1997). Lengdefrekvensanalyse ble brukt på materialet fra alle perioder, slik at eventuelle unøyaktigheter i metoden blir gjenspeilet i alle perioder. Datamaterialet fra 1998 måtte av metodiske grunner behandles på lik måte som materialet fra andre år, og dette ble gjort ved å fjerne de største positive ekstremverdiene i datasettene dette året (figur 3.7 og figur 3.8). Resultatet ble at de beregnede middellengdene til ensomrige fisk i 1998 er noe kortere enn de reelle verdiene. Dette vil av samme grunn også gjelde middellengdene for de andre årsklassene i analysene.

Metoder for å beregne tetthet av fisk

Estimater av fisketetthet er beregnet ved bruk av det såkalte Zippinestimatet (Junge & Libosvasky 1965, Bohlin *et al.* 1989), eller ved å summere fangstene i de tre omgangene og dividere på overfisket areal. Zippinestimatet er sensitivt for dårlig fangbarhet, som kan føre til store feilestimeringer (Bohlin *et al.* 1989). Alle kvantitative undersøkelser av ungfiskbestandene i Lærdalselva er gjennomført med tre etterfølgende overfiskninger av hver stasjon. Det blir anbefalt å øke antall overfiskninger når fangbarheten (p) er mindre enn 0,5, og en p -verdi på 0,5 eller større regnes som god (Bohlin *et al.* 1989). Når fangbarheten er dårligere enn 0,5 vil ofte de reelle tetthetene bli overestimert. Figur 2.6 og figur 2.7 viser at p -verdiene fra tetthetsberegningene til ensomrig fisk, fra både enkle stasjoner og samlet fra samtlige stasjoner er gjennomgående lave. Dette bidrar til å øke feilkildene og dermed reduseres mulighetene for å avdekke tetthetsavhengige faktorer ved hjelp av statistiske analyser.

Når det er ønskelig å produsere et tetthetsestimert for en større enhet enn enkle stasjoner, som f.eks. for tettheten av ensomrig laks for alle undersøkte stasjoner ett år, kan dette gjøres på flere måter. I denne oppgaven er dette Zippinestimatet produsert ved å slå sammen

fangstene i den enkelte av de tre fiskeomgangene, og så beregne et nytt felles estimat for alle stasjonene, en såkalt tetthet 1 (Bohlin *et al.* 1989). En annen metode er å ta middelveidien av de stasjonsestimaterne det er ønskelig å få et felles estimat for, en såkalt tetthet 2 (Bohlin *et al.* 1989). Argumentet for å bruke den førstnevnte metoden er at estimatet da blir direkte beregnet fra rådata, mens den sistnevnte metoden gir behandling av behandlede data. En tredje metode er å summere fangstene i de tre omgang og dividere på arealet uten å bruke Zippinestimatet.

De tetthetsdata som inngår i denne oppgaven har som nevnt gjennomgående lave fangbarhetsestimater. Ved å løse opp data til stasjoner blir fangbarhetsestimaterne generelt dårlige, og mange har p-verdier lavere en 0,1, noe som gjør dem svært usikre. På stasjonsdata ble derfor den summerende metode brukt. De estimater som omfatter alle stasjoner i elva har et høyt antall observasjoner i de ulike fangstomgangene, og fangbarhetsestimaterne blir fra middels til gode. Disse estimatene ble derfor beregnet ved bruk av Zippinestimatet.

Temperatur og vannføring i forhold til fiskevekst

Det ble valgt ut 8 parametere for å avdekke et eventuelt forhold mellom elvetemperatur og vekst hos ensomrig laks og ørret. Temperaturparameterene kan deles inn i følgende tre kategorier: middeltemperaturer i perioder, summen av temperaturer eller summen av dager i vekstsesongen.

Ved å gå ut fra middeltemperaturer får man et mål på temperaturforholdene i perioder man antar er viktige vekstperioder, og mellomårsvariasjonen blir kvantifisert i °C. Tanken bak å bruke middeltemperaturene er at temperaturforholdene på våren er spesielt kritisk for overlevelse og vekst hos både egg og yngel. Tidlig på sommeren er det som regel størst forskjell mellom optimal veksttemperatur og observert temperatur. Vårtemperaturen er derfor en god parameter for å finne viktige temperaturforskjeller mellom årene. Gytetidspunkt og rognutvikling gjør at ørreten kommer opp av grusen i slutten av april eller tidlig i mai i mange elver, mens laksen kommer opp av grusen først i juni og i noen elver tidlig i juli (Jensen *et al.* 1990).

Veksten til juvenile laksefisk påvirkes av temperatur. Juvenil laks har netto positiv vekst ved temperaturer over ca. 7°C (Jensen & Johnsen 1986, Jensen *et al.* 1989, Elliott & Hurley 1997), mens ørret har netto positiv vekst ved temperaturer over ca. 4°C (Elliott & Hurley 1995, 2001). Parameterene som er brukt i denne oppgaven er tidligere beskrevet i litteraturen som: varmesum $\geq 4^\circ\text{C}$ (Allan 1940, 1941) og $\geq 7^\circ\text{C}$ (Elliott 1975a-b), dagsum $\geq 4^\circ\text{C}$ og $\geq 7^\circ\text{C}$ (Symons 1979, Jensen & Johnsen 1986). Lund (1997) brukte middeltemperaturen i mai-august i sitt arbeide i Litledalselva, mens Sægrov *et al.* (1998) definerte middeltemperaturen i mai-juni, juni-juli og mai-juli til å være spesielt viktige perioder. Når varmesum eller dagsum blir brukt defineres vekstsesongen i forhold til en nedre temperaturrense, dagsum tar kun hensyn til antall dager, mens varmesum også kvantifiserer temperaturen innad i vekstsesongen. Lærdalselva er en kald elv også i sommerhalvåret, og temperaturen kan i perioder ligge under nedre temperaturrenser for netto vekst hos både laks og ørret. Mellomårsvariasjonen i bl.a. snøforholdene på fjellet og klimatiske forhold gjør at tidsintervallet med netto vekst varierer fra år til år. Middeltemperaturen i mai – juli ga trolig den beste samvariasjonen med andre variabler fordi den best dekker kritiske perioder tidlig i vekstsesongen.

Det årlige vannføringsregimet kan være avgjørende for overlevelse i ungfiskbestandene, spesielt i ekstreme situasjoner som flom og tørke (Elliott & Hurley 1997). Klekking, plommesekkstadiet og første næringsopptak hos laks og ørret foregår ofte i den samme perioden som vårflommen pågår. Høy vannføring under perioden med emigrasjonen opp av grusen fra gytegrøpa og de første ukene etter kan gi lavere vekst og høyere dødelighet hos lakseyngel (Jensen & Johnsen 1999). Middelværdien av vannføringen om våren anses derfor som det mest hensiktsmessige målet for å bestemme om mellomårsvariasjon i vannføring påvirker vekst eller overlevelse hos parren. Perioden mai-juli dekker den perioden av året vårflommen pågår i Lærdalselva (figur 2.4).

4.1.3 Statistiske analyser

ANCOVA

ANCOVA er en parameterisk test og krever derfor at data er normalfordelte og at gruppene har homogen varians. Ved hjelp av normalplott ble det vurdert at gruppene ikke avvok fra

normalfordeling. For laks var det noe forskjell i varians, mens for ørret var det ikke store avvik (figur 3.9 og figur 3.10). Fordi enveis-ANOVA er relativt robust mot heterogenitet i varians (Zar 1996) vil ANCOVA også tåle den observerte forskjellen i varians mellom gruppene.

Regresjonsanalyser

Enkle regresjonsanalyser ble brukt for å identifisere samvariasjon mellom ulike biotiske og abiotiske parametere i elva før rotenonbehandlingen. Totalt 450 enkle analyser ble utført i denne sammenhengen. Det store antallet tester og den lave populasjonen i hver test ga stor sannsynlighet for både type 1 og type 2 feil (Zar 1996). P-verdiene kunne derfor ikke vurderes. Hadde p-verdiene blitt brukt ville et signifikansnivå på 0,05 ført til statistiske tilfeldige signifikante utslag i 1 av 20, tester altså type 1 feil. Metoden med bruk av enkle regresjonsanalyser kan likevel være god for å få en oversikt over mulige sammenhenger i et stort datasett der r^2 er den sentrale verdien.

Hvert datapunkt i regresjonsanalysene ble basert på middelveier eller estimater for hele elva (alle stasjoner) og hele år. Dette førte til at analysene på datasettet fra 1990-tallet fikk en populasjon på fire, mens 1980-tallet fikk en populasjon på seks. Disse lave antallene ga testene relativt lav styrke. Lav populasjon ga stor sannsynlighet for type 2 feil, altså at reelle signifikante sammenhenger ikke ble påvist i testene. Det har ikke vært mulig å bruke en finere oppløsning i analysenes grunnlagsdata, hovedsakelig fordi det er avhengighet mellom dataene innsamlet på forskjellige stasjoner samme år. Det er f.eks. avhengighet mellom veksten til fisk på forskjellige steder i elva innenfor samme år, da temperaturregimet dette år gjør seg gjeldende i hele elva. Dette førte til at verken rådata eller stasjonsdata kunne brukes i mellomårsanalyser. Hver middelveier og estimat er imidlertid beregnet fra et materiale bestående av flere hundre fisk.

Regresjonsanalyser er sensitive for spredningen i dataene. Ligger datapunktene tett gir analysen liten sammenheng mellom variablene, dvs. en såkalt gulv-tak effekt (Bernard 1993). Dette kan skyldes liten variasjon i datagrunnlaget, og nødvendigvis ikke fraværet av et lineært forhold mellom variablene. Multippel regresjonsanalyse er metoden som vanligvis brukes for å undersøke sammenhengen mellom flere enn tre variabler som har et lineært

forhold. Metoden kunne ikke brukes da den krever en høyere populasjon enn de foreliggende datasettene fra Lærdalselva.

4.2 Forhold som påvirker tetthet og vekst i ungfiskbestanden før rotenonbehandlingen

Normalsituasjonen er definert som tilstanden i Lærdalselva der minst fire årsklasser av ungfisk er tilstede, dvs. alle undersøkte perioder før rotenonbehandlingene i 1997. I normalsituasjonen kan variasjon i en rekke biotiske og abiotiske forhold medføre mellomårsvariasjon i vekst og overlevelse.

4.2.1 Samvariasjon mellom biotiske og abiotiske faktorer

Tetthet og vekst som gjensidige forklaringsvariabler

Tetthetsparameterene ga gjennomgående svake sammenhenger med vekst på datasettet fra 1980-tallet (tabell 3.2). På datasettet fra 1990-tallet ble resultatene svært forskjellige der tre av regresjonene for ørret fikk en forklart varians på $r^2 > 0,70$ (tabell 3.3). Elliott (1994) fant i sin gjennomgang av sitt eget og andres arbeider fra langtidsserier fra naturlige vannløp, at veksten til ørret i hovedsak er tetthetsuavhengig. Tetthetsavhengig vekst kan derimot observeres i tanker og små dammer med høy fisketetthet, og i naturlige vannløp i år med svært lav fisketetthet. Resultatene fra Lærdalselva viste gjennomgående liten effekt av tetthet på fiskens vekst. Problemene med fangbarheten og muligheten for statistisk tilfeldige utslag (avsnitt 4.1.2) gjør at det ikke kan legges mye vekt på de få gode sammenhengene som ble funnet. Tetthetene i Lærdalselva er normalt sett høye (Saltveit 1986), slik at det kan antas at det er vanskelig å påvise en tetthetsavhengig vekst i normalsituasjonen før rotenonbehandlingen, slik som i andre undersøkte vannløp med normale eller høye tettheter. Sammenhengen mellom vekst og tetthet av ulike kohorter diskuteres videre i avsnitt 4.3.3.

Forholdet mellom veksten til ensomrig laks og ensomrig ørret ga middels god sammenheng ($r^2=0,61$) på datasettet fra 1980-tallet (tabell 3.2), og en svak sammenheng ($r^2=0,33$) på datasettet fra 1990-tallet (tabell 3.3). Disse resultatene viser positiv samvariasjon i vekst

mellom de to artene og det skyldes trolig at veksten til begge arter responderer på de samme miljøvariablene.

For ensomrig laks og ørret var veksten signifikant avtagende oppover i elva (figur 3.3). Forholdet mellom vekst og temperatur i Lærdalselva er veldokumentert (figur 3.1, figur 3.3 og avnitt 3.2.2) slik at det er grunn til å tro at temperaturen er økende nedover i elva. Store deler av Lærdalselvas nedslagsfelt ligger på høyfjellet der temperaturene som oftest er lavere enn på den anadrome elvestrekningen som ligger opp til ca. 250 m.o.h. (figur 2.1). Stasjonsnettet i Lærdalselva strekker seg over ca. 24 km (figur 2.2), og det er naturlig at elvetemperaturen øker nedover den anadrome strekningen. Det kan imidlertid ikke utelukkes at også andre faktorer som påvirker fiskeveksten varierer systematisk på den anadrome strekningen.

Temperatur og vannføring som forklaringsvariabler

Temperatur var den faktoren som forklarte vekst best av samtlige faktorer ($r^2=0,40-0,88$) på datasettet fra 1980-tallet (tabell 3.1). Den beste parameteren for å forklare veksten til laks og ørret var middeltemperaturen i mai-juli ($r^2=0,82$ og $r^2=0,65$) på datasett fra 1980-tallet. Denne parameteren ga god sammenheng ($r^2=0,77$ og $r^2=0,69$) også på datasett fra 1990-tallet (tabell 3.3). Sammenhengen mellom temperatur og vekst for laksefisk er også tidligere grundig dokumentert i en rekke studier av både ørret (Elliott 1975a-b, L'Abée-Lund *et al.* 1989, Jensen 1990, Jensen *et al.* 2000) og laks (Jensen & Johnsen 1986, Forseth *et al.* 2001). Den temperaturavhengige veksten til ensomrig laks og ørret i Lærdalselva samsvarer derfor med hva en har funnet i en rekke andre undersøkte vassdrag. Middeltemperaturen i mai-juli dekker som før nevnt en spesielt kritiske perioden for vekst og overlevelse for egg og yngel i Lærdalselva. Den gode samvariasjonen skyldes trolig dette forholdet.

Resultatene viser flere middels sterke sammenhenger mellom temperatur og tetthet (opptil $r^2=0,54$), mens hovedinntrykket var liten sammenheng da de fleste r^2 verdiene var lave ($r^2=0,00-0,30$) på datasettet fra 1980-tallet (tabell 3.1). Sammenhengene mellom tetthet og temperatur ga svært forskjellige resultater ($r^2=0,01-0,90$) på datasettet fra 1990-tallet (tabell 3.3). Elliott (1994) fant i sin gjennomgang av sitt eget og andres arbeider fra langtidsserier fra naturlige vannløp at temperatur ikke har noen stor effekt for overlevelsen til ørret. Både ørret og laks har nedre temperaturgrense for å gjennomføre et vellykket første matinntak, for

laks er denne på ca. 8°C (Refstie 1979, Jensen *et al.* 1991). Problemene med fangbarheten og muligheten for statistisk tilfeldige utslag (avsnitt 4.1.2) gjør at det ikke kan legges mye vekt på de få gode sammenhengene som ble funnet.

Vannføring ga gjennomgående svake sammenhenger med tetthet ($r^2=0,00-0,25$) på datasettet fra 1980-tallet (tabell 3.1). Vannføring mot lengden til ensomrig laks og ørret ga middels god sammenheng ($r^2=0,44$). Jensen & Johnsen (1999) fant at overlevelsen til både laks og ørret ble lavere i år med høy vannføring under plommesekkstadiet. De beregnet de ensomriges tetthet ved å tilbakekalkulere eldre kohorters tetthet, og løste på den måten problemene med lav fangbarhet for ensomrig fisk. De tetthetsdata som foreligger for ensomrig fisk fra Lærdalselva er som tidligere nevnt ofte usikre, og det blir derfor generelt vanskelig å finne sammenhenger der tetthetsdata inngår. Jensen & Johnsen fant at veksten til laks, men ikke ørret, var lavere i år med høy vårflom.

4.2.2 Forskjeller mellom resultater fra 1980-tallet og 1990-tallet

Veksten hos ensomrig laks og ørret var signifikant høyere på 1990-tallet sammenlignet med 1980-tallet (figur 3.5). Dette er et overraskende resultat sett i lys av at middeltemperaturen er generelt lavere på 1990-tallet enn på 1980-tallet. To av de seks innsamlingene på 1980-tallet ble utført i henholdsvis august og september måned, mens alle innsamlingene fra 1990-tallet er fra oktober. Dette kan forklare noe av den lavere veksten på 1980-tallet da sluttveksten trolig ikke ble nådd ved innsamlingstidspunktet i denne perioden. Mellom de to periodene ble Stuvane kraftverk satt i drift, med kraftutløp oppstrøms stasjon ni. Stuvane kraftverk slipper ut kraftvann som generelt er kaldere enn elvevannet på sommeren, og varmere på vinteren. Temperaturen i områdene nedstrøms kraftutløpet varierte derfor mer gjennom året på 1990-tallet, og temperaturmålingene fra Tønjum ble derfor mindre representative særlig for elvestrekningene rett nedstrøms kraftutslippet. Andre forklaringer som kan ha bidratt til resultatet er systematiske feil på temperaturmåleren i en av periodene. Det kan heller ikke utelukkes at resultatet skyldes en ukjent faktor, muligens i forbindelse med endringer i reguleringen, som ikke er undersøkt i denne oppgave.

4.3 Rotenonbehandling - endringer i fiskesamfunnet

4.3.1 Endringer i vekst

En sammenstilling av veksten for perioden 1991-1994, 1998 og 1999 viser klart at begge arter hadde den beste veksten i 1998 (figur 3.9 og figur 3.10). Middellengdene på ensomrige laks i 1998 var 4,7 cm mens den var 4,4 cm i hver av årene 1991 og 1992 som var årene med best vekst i perioden 1991-1994. Ørret hadde en middellengde på 5,5 cm i 1998 mot 5,4 cm i 1991, som var året med beste vekst i perioden 1991-1994. For å finne årsakene til denne positive vekstresponsen ble den faktoren som viste størst forklaringsgrad for vekst, dvs. temperatur, nærmere undersøkt. Samtidig som 1998 årsklassene viste best vekst var dette året det tredje kaldeste i perioden (figur 3.6). Dette bekreftes ved at forholdet mellom de forventede lengdene, basert på temperatur, og de observerte lengdene for begge arter i 1998 viste at veksten ikke kan forklares med temperatur alene. Det tilsvarende forholdet i 1999 viste at veksten til laks ikke kunne forklares med temperatur, mens veksten til ørret kunne forklares med temperatur.

Vekstanalyser vha. ANCOVA

Resultatene ved å statistisk korrigere for temperatur kan observeres som forskjell i resultat mellom analysene på henholdsvis lengder og residualer for hver art (tabell 3.4 og tabell 3.6). Forklaringsgraden (kvadratsummen) til år økte da det ble kontrollert for temperatur hos laks. Det innebærer at den totale mellomårsvariasjonen var størst for residualer som avhengig variabel. Denne effekten var ikke observerbar for ørret. I Tukey-testene for laks og ørret ble 1998 signifikant forskjellig fra alle andre år når det ble korrigert for temperatur (tabell 3.5 og tabell 3.7). Effekten av temperatur i vekstsesongen kan oppsummeres med at forskjellene mellom 1998 og de andre årene økte da det statistisk ble korrigert for temperatur (tabell 3.5 og tabell 3.7). Temperatur forklarte en stor del av variasjonen i lengde, og da det ble kjørt analyser på residualer sto kun variasjon i data som ikke kunne forklares ved hjelp av temperatur igjen. Forventet lengde er som tidligere nevnt den forventede lengde ut fra temperatur. For alle år var det små avvik fra forventet lengde, med unntak av 1998 som hadde store positive avvik. Effekten av rotenonbehandlingen ble derfor synliggjort uavhengig av temperatur. Modellen for forventet lengde ble basert på data fra 1991-1994, og det forklarer grunnen til at residualene er mindre for disse årene.

Et mål for den maksimale mellomårsvariasjonen i middellengdene for de ensomrige i den undersøkte perioden er differansen mellom største og minste verdi. Dette kalles variasjonsbredde. Variasjonsbredden for middellengdene i perioden 1991-1994 er ca 0,3 cm for laks og ca. 0,4 cm for ørret. Gjennomsnittlig avvik fra forventet lengde i 1998 er ca 0,5 cm for begge arter. Dette er ett estimat på effekten av rotenonbehandlingen. Dette estimatet kan imidlertid være påvirket av faktorer som ikke er undersøkt i ANCOVA, men ikke faktoren temperatur. Ut fra residualene for 1991-1994 har andre faktorer enn de undersøkte liten effekt. Det kan derfor konkluderes med at effekten av rotenonbehandling på vekst er større enn den effekten temperatur har.

I denne oppgaven har kun data fra en behandling i en elv vært tilgjengelig. Dette gjør at hypotesene i denne oppgaven kun har vært testet en gang under de forutsetningene som har vært lagt til grunn. For videre å teste om de resultatene som er oppnådd i denne oppgave er observasjoner av allmenngyldige sammenhenger i ungfisk samfunnet, må hypotesene testes videre i senere undersøkelser. Den positive vekstresponsen i 1998 er imidlertid så kraftig at det trolig vil være vanskelig å finne andre sannsynlige forklaringer som ikke inkluderer faktoren behandling.

4.3.2 Vekst hos ensomrig fisk i forhold til tilstedeværelsen av eldre årsklasser

Rotenonbehandlingen kan sees på som et storskala biomanipuleringseksperiment hvor en har muligheten for å undersøke hvordan eldre kohorter av laks og ørret påvirker veksten hos ensomrige fisk. Dette forsøket er unikt ut fra tre forhold. For det første er forsøkslokaliteten et stort naturlig vassdrag, for det andre fjernet rotenonbehandlingen alle tilstedeværende fisk Videre ga kontinuerlige målinger av temperatur og vannføring muligheter for statistisk korrigerende for disse faktorene.

Resultater fra et utvalg undersøkelser på vekst- og tetthetsrespons hos ensomrige kohorter av laks og ørret, relatert til lave tettheter av eldre kohorter, er satt opp i tabell 4.1. Blant de 14 undersøkelsene i tabell 4.1, viste 12 at yngre årsklasser av laks eller ørret vokste bedre som en følge av lave tettheter av eldre kohorter. Ingen andre enn det foreliggende studiet

kvantifiserer effekten av temperatur i forhold til effekten av tilstedeværelsen av eldre kohorter. Ved å utelate kontroll for abiotiske faktorer som temperatur, kan en eventuelt økt vekstrespons bli maskert av andre faktorer som påvirker veksten. Det kan heller ikke utelukkes at eventuelle positive funn kan skyldes tilfeldig samvariasjon med andre viktige faktorer som kan påvirke veksten til ensomrig fisk. Av undersøkelsene i tabell 4.1 er Lund (1997) den klareste analogen til den foreliggende oppgaven. Lund undersøkte ørretbestanden i Vulluelva i forbindelse med rotenonbehandling, og fant at året etter behandlingen hadde de ensomrige en ekstraordinær høy vekst og tetthet. Sommertemperaturen dette året var lavere enn året før og etter. Behandlingseffekten ble imidlertid ikke kvantifisert i forhold til temperatureffekten.

Resultatene fra foreliggende og andre studier (tabell 4.1) står i kontrast til Elliott (1994) som konkluderte generelt med at veksten til ørret ikke er tetthetsavhengig, mens veksten til individuelle fisk kan være påvirket av populasjonstettheten. Videre fant han at heller ikke tettheten av eldre kohorter har en signifikant effekt på de ensomriges tetthet. De fleste undersøkelser av fiskesamfunn foregår på lokaliteter med flere kohorter tilstede. Problemet kan være at det er en for liten variasjon i forklaringsparameterene til å påvise effekt. Muligheten for en såkalt gulv-tak effekt (Bernard 1993) er stor når disse undersøkelsene typisk foregår på populasjoner der tettheten av eldre kohorter er normalt høy, og påvirkningen fra disse kohortene er konstant stor. I slike undersøkelser har sammenhengen mellom vekst og tetthet fremstilt grafisk et stigningstall nær null (Jenkins *et al.* 1999). Undersøkelser i små system som i Black Brows Beck (Elliott 1994) kan man anta er mer sensitive for miljøendringer enn et større vassdrag. Misforholdet mellom undersøkelsene kan trolig forklares av gulv-tak effekten. Resultatene fra foreliggende oppgave viser at det kun er mindre forskjeller mellom forventede lengder og observerte lengder for de ensomrige fiskene av begge arter i 1999. Dette styrker resultatene fra 1998 ytterligere da det kan antas at veksten til de ensomrige er på vei tilbake til normaltilstanden slik den ble observert før rotenonbehandlingen.

Tabell 4.1 Rapporterte endringer i vekst og overlevelse hos yngre kohorter av laks eller ørret som følge av perioder med lav tetthet av eldre kohorter. I Lund (1997) er den ensomrige tettheten beregnet som et veid snitt av stasjon 1, 3 og 4 i 1989 i forhold til 1988. For Johnsen *et al.* (1989) er vekst og tetthet beregnet for tosomrige to år etter behandling i forhold til de påfølgende fire år. I Egglisshaw & Shackley (1980) er vekst og tetthet beregnet som et veid snitt av seksjon 3, 4 og 5 for 1971 i forhold til 1972 og 1973. For Kennedy & Strange (1986) ble tetthetene beregnet som et veid snitt av kontroll og eksperiment gruppene i 1981. Andersen (2002) er foreliggende oppgave der data er hentet fra Tukey-test på residualer (avsnitt 3.2.2) og veid snitt av tetthetene i 1991-94 og 1999 mot 1998 for alle stasjoner. 0+ = ensomrige, 1+ = tosomrige, >0+ = tosomrige og eldre.

Art	Tetthet av eldre kohorter i forhold til normalen og årsak	Vekstrespons hos yngre kohorter i forhold til normalen	Tetthetsrespons hos yngre kohorter i forhold til normalen	Kontroll for temperatur	Referanse
Laks	0%: Rotenon-behandling	1+: Ingen økt vekst to år etter behandling	1+: 1,8 x større tetthet	Nei	Johnsen <i>et al.</i> 1989
Laks	0%: Rotenon-behandling	0+: Signifikant større vekst året etter behandling (ca. 5mm)	0+: 4,7 x større tetthet	Ja	Andersen 2002.
Laks i tilnærmet allopatri	0%: Rotenon-behandling	0+: Signifikant større vekst for behandlet gruppe	0+: 2,3 x større tetthet for behandlet gruppe	Nei	Kennedy & Strange 1986
Laks, resident ørret tilstede	0% laks: Kolonisering vha. rogn og settefisk	0+ laks: 1,1g bedre vekst	0+: Ingen økt tetthet	Nei	Egglisshaw & Shackley 1980
Laks, resident ørret tilstede	0% laks: Årsklasse variasjon grunnet settefisk	Ikke oppgitt	0+ laks: Eldre fisk kan ha minsket overlevelsen	Delvis	Egglisshaw & Shackley 1985
Laks, resident ørret tilstede	0% laks: Kolonisering vha. rognplanting. "Stream 1"	0+ laks: Signifikant større vekst året etter første planting	0+ laks: Overlevelsen falt med 45% mellom 1. og 2. planting	Nei	Kennedy & Strange 1980
Laks, resident ørret tilstede	0% laks: Kolonisering vha. rognplanting. "Stream 2"	0+ laks: Ingen signifikant forskjellig vekst året etter 1. planting	0+ laks: Overlevelsen falt med 50% mellom 1. og 2. planting	Nei	Kennedy & Strange 1980
Laks, resident ørret tilstede	Naturlig årsklasse-variasjon	Ikke oppgitt	Signifikant invers sammenheng mellom 0+ overlevelse og 1+ tetthet	Nei	Buck & Hay 1984
Ørret	0%: Rotenon-behandling	1+: 1,3 cm bedre vekst to år etter behandling	1+: 27 x større tetthet	Nei	Johnsen <i>et al.</i> 1989
Ørret	0%: Rotenon-behandling	0+: Signifikant større vekst året etter behandling (5-20mm)	0+: 6 x større tetthet	Delvis	Lund 1997
Ørret	0%: Rotenon-behandling	0+: Signifikant større vekst året etter behandling (ca. 5mm)	0+: 1,3 x større tetthet	Ja	Andersen 2002
Ørret	Manipulerte tettheter	0+: Lende og kroppsmasse er negativt relatert til ørret tetthet	Ikke oppgitt	Nei	Jenkins <i>et al.</i> 1999
Ørret	Naturlig årsklasse-variasjon	0+: Kroppsmasse er negativt relatert til 0+ og >0+ tetthet	0+: Tetthet er inverst relatert til 0+ og >0+ tetthet	Nei	Nordwall <i>et al.</i> 2001
Ørret	Naturlig årsklasse-variasjon	0+: Ingen tetthets avhengig vekst	0+: Tetthet av >0+ har ingen signifikant effekt	Delvis	Elliott 1994

Den vekstøkningen som kan observeres i populasjonen kan forklares med endringer i fiskenes energibudsjett. Energi tilgjengelig for vekst bestemmes av energiinntaket og energikostnadene (Wotton 1990). Energifkostnadene (metabolisme og energi tapt gjennom avføring og ekskresjon) ved en gitt temperatur kan antas å være forholdsvis konstante med unntak av direkte fysiologiske kostnader forbundet med varierende matinntak. Det daglige matinntaket til laksefisk påvirkes av fiskens størrelse, vanntemperatur og tilgangen til mat (Elliott 1994). Den økte veksten til de ensomrige kohortene i 1998 skyldes derfor høyst sannsynlig større matinntak. Et viktig spørsmål er om dette kan skyldes et generelt større mattilbud. Gladsø (2000) undersøkte reetableringen av bunndyrfaunaen i Lærdalselva etter rotenonbehandlingen. Han konkluderte med at artssammensetningen i 1998 var den samme som før rotenonbehandlingen, og at behandlingen hadde en midlertidig og begrenset skadevirkning for de undersøkte bunndyrgruppene. Det er derfor lite sannsynlig at det økte matinntaket skyldes en større mengde bunndyr i Lærdalselva etter rotenonbehandlingen. Videre er det velkjent at fisk som predator generelt har liten innflytelse på evertebrat populasjonene i rennende vann (Wooster & Sih 1995, Arnekleiv & Raddum 2001). Følgelig kan det antas at driften av næringsdyr og det totale tilbudet av mat ikke endret seg som følge av endringene i fiskesamfunnet. Det økte matinntaket må derfor forklares med at de ensomriges mattilbud har økt, uten at dette skyldes en samlet større mengde mat i elva. Dette kan i utgangspunkte synes som et paradoks.

Fraværet av eldre kohorter er den mest sannsynlig forklaring på dette paradokset. De eldre kohortene vil normalt utgjøre et predasjonstrykk overfor de ensomrige fiskene. Det er velkjent at predasjonsrisiko generelt kan influere på følgende tre av faktorene for næringsopptak hos dyr: hvor de søker næring (Sih 1982, Cerri & Fraser 1983, Edwards 1983, Werner *et al.* 1983a), hvor mye tid som benyttes til næringsopptak (Bernard 1980, Metcalfe 1984), og hva slags strategi for næringsopptak som velges (McIvor & Odum 1978, Dill 1983, Lima *et al.* 1985).

Laks i stadiet rundt første matinntak viser sterk begrensning i aktivitetsnivå og utpreget skjulatferd når de eksponeres for en predator ørret (Brännäs 1995). Uten en predator tilstede kunne ca. halvparten av alle laksungene i eksperimentkanalen observeres, mens da en predator var tilstede var dette tallet nede i ca. 5% av totalpopulasjonen. Denne unvikelsesadferden har høyst sannsynlig en negativ effekt på matinntaket. Lignende

antipredatoradferd kan observeres også for eldre lakseparr. Lakseparr som blir eksponert for en potensiell predator har følgelig mindre tendens til å angripe passerende næringsemner, venter i større grad med å angripe inntil næringsemnet har minimums avstand og venter lenger før den beveger seg mot dette næringsemnet (Metcalf *et al.* 1986). Metcalf *et al.* (1986) fant at næringsinntaket de første 20 minuttene etter eksponeringen for den potensielle predatoren gikk ned med 66% i forhold til perioden før. Lakseparr bruker mer tid til antipredator forsvar og mindre tid til næringssøk, og skifter derfor til å søke etter næringsemner som krever mindre visuell oppmerksomhet (Milinski & Heller 1978). De kan også begrense raten av næringsøk ved økt predasjonsrisiko (Lendrem 1984), noe som resulterer i en markert nedgang i raten av matinntak. Risikoen for å bli predert er størrelsesavhengig, og risikoen minsker generelt med økende størrelse (Forseth *et al.* 1994) da fiskepredatorer er gapsbegrenset.

Konkurransen spesielt om mat og plass er en viktig faktor i populasjonsreguleringen. Inter- og intraspesifikke forskjeller i morfologiske tilpasninger og selektiv segregering mellom arter og kohorter kan være viktige for å begrense konkurranse. Videre er dominans og sosial status av stor betydning for juvenile laksefisk sin vekst og overlevelse. Dominans hos ørretparr styres av tidligere oppholdssted, og individets størrelse (Jenkins 1969). Generelt dominerer de større fiskene over de mindre (Jenkins 1969, Bohlin 1977, Gibson & Stansbury 1993), og residente individer har et konkurransefortrinn overfor introduserte (Bohlin 1977). Ørret regnes som mer aggressiv og konkurransesterk enn laks (Kennedy & Strange 1986, Gibson & Stansbury 1993), mens laks har et konkurransefortrinn ved å være morfologisk og adferdsmessig bedre tilpasset sterk strøm i forhold til ørret (Kennedy & Strange 1982). Aggressive og derfor dominante individer kan til en viss grad monopolisere de mest profitable ernærings posisjonene (Bremset & Berg 1999). Aggressiv adferd er mest vanlig mellom individer av samme størrelse, noe som kan indikere at intrakohort konkurransen er sterkere enn interkohort konkurransen. Dette kan i tilfelle begrense en positiv effekt av fraværet av de eldre kohortene. Territorielle laksefisk trenger også større romlig plass etter hvert som de vokser (Elliott 1990, Gibson & Stansbury 1993), slik at noen individer blir utkonkurrert fra territoriene sine og forsvinner fra området.

I tillegg til interspesifikk habitatsegregering hos laks og ørret, viser ofte de ulike kohortene romlig segregering. Flere studier viser at ensomrig laks og ørret finnes nærmere elvebredden

enn eldre kohorter (Egglshaw & Shackley 1985, Gibson & Stansbury 1993, Bremset & Berg 1999). På dypere vann møter små fisk større konkurranse og økt predasjonsrisiko fra større fisk (Gibson & Stansbury 1993). Kroppstørrelse og dominans henger nøye sammen hos juvenile laksefisk, og subdominante individer blir ofte ekskludert fra gode næringsposisjoner av høyere rangerte individ (Fausch 1984) og må nøye seg med mindre gode posisjoner i forhold til næringstilgang og predasjonsrisiko (Hughes 1998). Den størrelsesavhengige habitatbruken hos juvenile laks og ørret er derfor en konsekvens av predasjonsrisiko, næringstilgang og sosiale interaksjoner (Hughes 1998, Bremset & Berg 1999). Det synes derfor klart at eldre kohorter har en klar negativ innflytelse på ensomrige fisk sin vekst og overlevelse.

Habitatbruken hos ensomrig laks og ørret påvirkes av fysiologiske begrensninger ved fiskenes størrelse. Ensomrig laks og ørret har en størrelse som tilsier at de er dårligere tilpasset hurtig rennende vann enn større fisk. Laksefisk svelger maten hel slik at potensiell mat har en størrelse som ikke penetrerer gjellegitteret, og opp til de største enhetene fisken kan gape over. Gapsbegrensningen fører til at små laks og ørret ikke kan spise like store insekter som større fisk. De ensomrige kohorter kan derfor ikke utnytte alle de habitater og næringsemner eldre kohorter kan ta i bruk.

Samlet viser disse studiene at fraværet av de eldre kohorter i 1998 er en sannsynlig forklaring på den høye veksten til de ensomrige fiskene dette året, gjennom den konkurranse og predasjonsrisiko de representerer. Fraværet av denne sterkt negative faktoren førte trolig til en større habitatbredde hos de ensomrige i 1998. Det konkluderes med at den høyere veksten trolig skyldes et høyere matinntak gjennom et økt næringstilbudet pga. en bedre utnyttelse av habitatet. Tidsbudsjettet til de ensomrige ble trolig også mer profitabelt da de kunne bruke mindre ressurser på antipredator forsvar, og mer på næringsøk. En større habitat bredde gir også tilgang til flere territorier, noe som styrker indikasjonene på høy tetthet av ensomrige fisk i 1998 (figur 3.14).

Veksten til laks og ørret fra 1998 kohortene ble fulgt gjennom sin andre vekstsesong i 1999 (figur 3.13). Den største økningen i lengde var i perioden fra midten av juli og ut august. Den samme perioden har også den høyeste temperaturen. Fra begynnelsen av september til midten av oktober avtok veksten sterkt, på tross av at temperaturen var relativt høy i første halvdel

av perioden. Det er påvist i tidligere arbeider at laks kan avslutte sin vekst tidlig på høsten fordi det under naturlige forhold kan være mer effektivt å være inaktiv (Gibson 1978, Rimmer & Paim 1983), bl.a. fordi mange bunndyrarter har små individer p.g.a. generasjonsskifte på ettersommeren/høsten (Angermeier 1982, Gabler 1994). Veksten til de ensomrige fiskene i 1999 er noe høyere, men ikke vesentlig forskjellig, fra de forventede lengdene ut fra temperaturen dette året (figur 3.9 og figur 3.10). De ensomrige fiskenes vekst dette året skiller seg derfor ikke i særlig grad fra veksten observert før rotenonbehandlingen, og indikerer at den i stor grad styres av de samme faktorene som før rotenonbehandlingene.

4.3.3 Tetthetsutvikling og smoltifisering

Tetthetsutvikling

Tettheten av ensomrig laks i 1998 var over fire ganger høyere enn tettheten i året med nest størst tetthet (figur 3.14). Resultatene gir derfor en klar indikasjon på en positiv tetthetsrespons for ensomrig laks året etter rotenonbehandlingen. Tilsvarende resultat var ikke like tydelig for ensomrig ørret hvor den registrerte tettheten året etter rotenonbehandlingen var den nest høyeste av de undersøkte årene.

Det ble derimot ikke registrert en tilsvarende høy tetthet av 1998 årsklassen som tosomrige (figur 3.14). Det er imidlertid viktig å være klar over at tettheten av gruppen tosomrige og eldre kun besto av en årsklasse i 1999 mot normalt minst tre i de tidligere årene (Saltveit 1986). Det ble også registrert ettårsmolt av begge arter våren 1999, noe som har senket tettheten av de tosomrige kohortene dette året. Da opplysninger om tettheten til enkelt kohorter eldre enn ensomrige ikke er tilgjengelige for andre perioder enn 1998 er det ikke mulig å sammenligne dem. Samlet tyder imidlertid resultatene på at tetthetene til ensomrige både laks og ørret var relativt høye i 1998.

Resultater fra et utvalg undersøkelser av vekst- og tetthetsrespons hos ensomrige kohorter av laks og ørret relatert til lave tettheter av eldre kohorter er satt opp i tabell 4.1. Blant disse 14 undersøkelsene ble det funnet 11 eksempler på at yngre årsklasser av laks eller ørret fikk en positiv tetthetsrespons ved lave tettheter av eldre kohorter. Elliott (1994) fant at

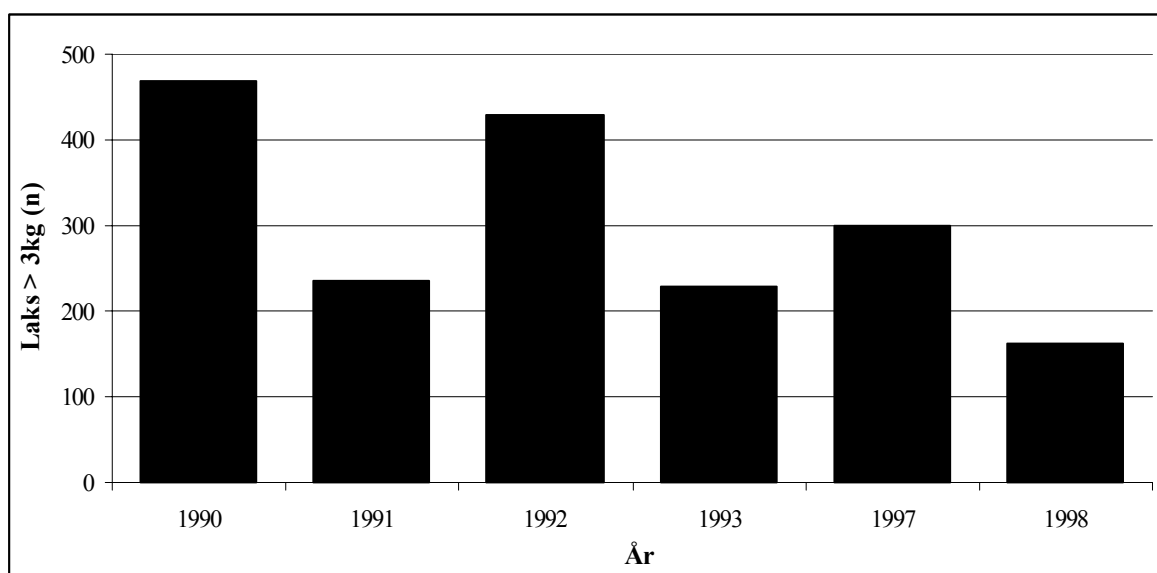
endringer i populasjonstetthet hos ørret i stor grad kan forklares med tetthetsavhengige faktorer i gode habitater med høy tetthet, og tetthetsuavhengige faktorer i dårlige habitater med lav fisketetthet. I de ørretpopulasjoner som reguleres av tetthetsavhengige faktorer er det den kritiske perioden rundt første matinntak som regulerer kohortens tetthet gjennom tetthetsavhengig overlevelse. Det enkelte individs størrelse og territorielle posisjon er de viktigste faktorene for å forklare den tetthetsavhengige overlevelsen i denne kritiske perioden. Crisp (1993) undersøkte ørretpopulasjonene i fem britiske elver over ca. 20 år. Han fant en signifikant positivt sammenheng mellom tettheten til ensomrige fisk i august og middeltapsraten (dødelighet og emigrasjon) opp til aldersklassene to til fireåringer. Tilsvarende fant Rasmussen (1986) at dødeligheten til to og tresomrige ørret i en dansk elv var svært avhengig av disse populasjonenes tettheter i deres første leve år. Disse to arbeidene viser tetthetsavhengig dødelighet (eller tap) etter den kritiske perioden rundt første matinntak. Jonsson *et al.* (1998) fant at 73 % av tapsraten i tettheten til laks i Imsa kunne forklares med variasjon i egg tettheten. Det er i tidligere arbeider funnet at større ungfisk har bedre overlevelse enn mindre ungfisk (Hurst & Conover 1998, Schultz *et al.* 1998, Einum & Fleming 2000), noe som indikerer bedre overlevelse etter rotenonbehandlingen enn før.

Den relativt høye tettheten av ensomrig fisk i 1998 kan trolig delvis forklares med at det bare var en årsklasse til stede dette året, og derfor ingen problemer med ulik fangbarhet for ulike kohorter (Bohlin *et al.* 1989). Situasjonen i Lærdalselva i 1998 kommer i kategori med Elliotts habitater med lave tettheter der overlevelsen ikke er tetthetsavhengig og den kritiske perioden forløper uten massiv dødelighet i kohorten. Igjen er det fraværet av eldre kohorter som bidrar til å forklare den relativt høye tettheten av ensomrig fisk på høsten i 1998.

Effekter av rotenonbehandlingen på gytefiskbestanden

Variasjonen i estimert gytebestand av mellomlaks og storlaks fra Lærdalselva på 1990-tallet er vist i figur 4.1 (Sættem 1995 og Grimelid *pers. medd.*). Tallene er minimumsmål da tallene er basert på observasjoner ved dykking og fra land. Under rotenonbehandlingene i 1997 ble det utilsiktet drept mye voksen fisk som skulle gyte kommende høst (Grimelid *pers. medd.*), og gytefiskbestanden i 1997 ble derfor kraftig redusert. Under rotenonbehandlingen i april ble det innsamlet ca. 160 døde laks >35 cm og rundt 3500 døde ørret >35 cm. Etter den påfølgende behandlingen i august var disse tallene ca. 190 døde laks >35 cm og ca. 1800 døde ørret >35 cm (VESO v/ Vidar Moen *pers. medd.*). Etter rotenonbehandlingen i august

ble det sluppet ut 385 gytelaks og 520 sjøørret. Det ble observert godt med gytefisk ovenfor Voll bru på uoffisielle gytefisktellinger i 1997 (Grimelid *pers. medd.*). Til tross for dette må en forvente at gytefiskbestandene var betydelig redusert i 1997 i forhold til de normale gytebestandene i Lærdalselva. Dette gjelder spesielt gytebestanden av sjøørret siden det totalt ble avlivet ca 5300 fisk som følge av rotenonbehandlingene.



Figur 4.1 Observert laks > 3 kg i Lærdalselva om høsten på 1990-tallet. Hver søyle representerer laks > 3 kg observerte under gytefisktellinger på høsten det enkelte år, med unntak av 1997 da søylen representerer 300 gytelaks satt ut i elva etter rotenonbehandlingene i august. Tert og ørret ble ikke telt. Datagrunnlaget er hentet fra Sættem 1995 og Grimelid *pers. medd.*

Et viktig spørsmål er hvordan reduksjonen av gytebestandene påvirket rekrutteringen påfølgende år. Som nevnt ble det funnet relativt høye tettheter av ensomrig laks og ørret i 1998. Dette gir en klar indikasjon på at størrelsen på gytebestandene i 1997 ikke var begrensende for rekrutteringen. Flere forhold kan ha medvirket til dette. I en rekke arbeider som omhandler laks er det vist at forholdet mellom egg tetthet og etterfølgende produksjon av ungfisk har et asymptotisk forhold (Buck & Hay 1984, Chadwick 1985, Chaput *et al.* 1998, Jonsson *et al.* 1998). Ved svært lave tettheter av gytefisk vil en da kunne finne et positivt forhold mellom størrelsen på gytebestanden og etterfølgende rekruttering. Ved høyere tettheter av gytefisk er bæreevnen med tanke på ungfiskproduksjon oppnådd og økt gytebestand vil ikke lenger gi økt rekruttering. De registrerte tetthetene av ungfisk før og etter rotenonbehandlingene av Lærdalselva tyder på at gytebestanden av laks i 1997 var stor

nok til å realisere produksjonspotensialet for ensomrig laks i 1998. Tilsvarende synes også å gjelde for gytebestanden av ørret, men her er tallene noe mer usikre.

Smoltproduksjonen etter rotenonbehandlingen

Under innsamling av materiale i mai 1999 ble det funnet to ørreter og tre laks som ble fenotypisk bestemt til smolt. De var alle over 10 cm, og ble aldersbestemt til ettårssmolt. Det ble satt ut sommerfødte laks i elva i 1998 og laksesmolten kan stamme fra denne utsettingen, men det ble ikke satt ut ørret i 1998 slik at denne fisken er naturlig produsert i elva. Det ble videre fanget om lag 50 tert og observert 25 tert i Lærdalselva sesongen 2000 (Grimelid *pers. medd.*), og dette er trolig laks som stammer fra 1998 årsklassen som gikk ut som smolt i 1999. Samlet gir dette klare indikasjoner på at det gikk ut en god del ettårig smolt i 1999.

Det ble registrert en relativt høy andel presmolt ørret høsten 1999, ved at andelen dette året var den nest høyeste av de undersøkte år (figur 3.17). Dette skyldes trolig at veksten til dette års tosomrige, som er første årsklassen etter rotenonbehandlingen, var usedvanlig høy. Tilsvarende har en stor del av de tosomrige laksene lengder som ligger rett under definisjonslengden for presmolt (11 cm) høsten 1999. At ørret oppnår en bedre vekst enn laksen skyldes trolig at laksen har en kortere vekstsesong enn ørreten. Smoltalder er avhengig av veksthastighet både for ørret (L'Abée-Lund *et al.* 1989) og laks (Metcalf *et al.* 1989), og den yngste molten er normalt sett minst (Økland *et al.* 1993). Lakseparr kan vise kompensere vekst og overlevelse når de årsklassene som vanligvis utgjør hoveddelen av smoltifiseringen har lav tetthet. Buck & Hay (1984) fant at lakseparr i en skotsk elv smoltifiserte ved en middelalder ett år tidligere enn normalt og forklarte dette med lave tettheter av de eldre årsklasser dette året. Smoltproduksjonen ble relativt konstant mellom år gjennom endringer i alderssammensetningen hos molten.

Observasjonene av ettårssmolt våren 1999 og den gode lengdeveksten for tosomrig fisk i 1999 tyder på en redusert smoltalder for 1998 årsklassen. Basert på vekstmønsteret til denne årsklassen er det sannsynlig at den gjennomsnittlige smoltalderen for årsklassen er mellom to og tre år. Tidligere smoltalder gir lavere dødelighet i fiskens ferskvannsfase, da den eksponeres for dødlighetsfaktorer over en kortere periode i dette miljøet. Laks i Lærdalselva vil normalt ha en gjennomsnittlig smoltalder på over tre år. Det er tidligere beregnet en

smoltalder for laksen på 3,1-3,9 år (Brooks *et al.* 1989), og tilsvarende smoltalder for sjøørreten har vært bestemt til 3,3 år (L'Abée-Lund *et al.* 1989). Tetthetene av ensomrig både laks og ørret var relativt høye i 1998 (avsnitt 3.2.3), og når det også er sannsynlig at smoltalderen har sunket er det grunn til å tro at rotenonbehandlingen ikke reduserte smoltproduksjonen fra 1998-årsklassen sammenliknet med smoltproduksjonen fra en normal årsklasse i Lærdalselva. Den totale smoltproduksjonen vil imidlertid være klart redusert som følge av rotenonbehandlingen siden behandlingen drepte de fire årsklassene av ungfisk som sto på elva i 1997.

4.4 Konklusjoner

Test av hypoteser

To hypoteser ble satt opp for normalsituasjonen før rotenonbehandling, og en hypotese for situasjonen året etter rotenonbehandling (avsnitt 1.3). For normalsituasjonen før rotenonbehandling ble to hypoteser formulert og testet:

H₀₁ : Vekst eller overlevelse hos ensomrig laks eller ørret har ingen sammenheng med elvetemperatur eller vannføring.

Resultatene fra undersøkelsene viser at denne nullhypotese må forkastes siden det ble funnet en signifikant positiv samvariasjon mellom vekst og temperatur. Temperaturen viste seg å være en svært viktig faktor for ungfiskens vekst i Lærdalselva, temperaturen kunne forklare opptil hhv. 82% og 68% av den observerte mellomårsvariasjonen i vekst for ensomrig laks og ørret.

Tettheten av ensomrig fisk viste derimot lav samvariasjon med temperatur. Imidlertid vil usikkerhet i tetthetsestimatene kunne maskere en eventuell sammenheng. Det ble heller ikke funnet at variasjon i vannføringsregimet påvirket vekst eller overlevelse for den ensomrige fisken i noen vesentlig grad.

H₀₂ : Vekst eller overlevelse hos ensomrig laks eller ørret har ingen sammenheng med fisketetthet av ulike kohorter.

Denne nullhypotesen kan ikke forkastes siden vekst og fisketetthet for ensomrig fisk viste generelt lav samvariasjon med fisketetthet av andre kohorter. Usikkerhet i tetthetsestimaterne kan imidlertid ha bidratt til å maskere en eventuell sammenheng mellom disse variablene

For situasjonen etter rotenonbehandling ble følgende hypotese formulert og testet:

H₀₃ : Vekst eller overlevelse hos ensomrig laks eller ørret ble ikke påvirket av fraværet av eldre fisk som følge av rotenonbehandlingen i 1997.

Denne nullhypotese kan forkastes da veksten til ensomrig både laks og ørret var signifikant bedre i 1998 enn alle andre år da temperaturen ble korrigert for (se avsnitt 3.2.2). Fraværet av eldre årsklasser i 1998 er den mest sannsynlige årsaken til den positive vekstresponsen for ensomrig fisk som følge av rotenonbehandlingen. Tettheten av ensomrig laks og ørret var begge relativt høye i 1998, men det var ikke mulig å teste statistisk om disse tetthetene var forskjellige fra de andre undersøkte årene.

Samlet vurdering

En samlet vurdering av de resultater som er oppnådd i denne oppgaven viser at fraværet av eldre kohorter i 1998 medførte en signifikant positiv vekstrespons for den ensomrige fisken. I normalsituasjonen før rotenonbehandlingen, med tre til fire eldre kohorter til stede, viser resultatene at disse eldre kohortene har en sterkt negativ innflytelse på veksten til den ensomrige fisken. Årsaken til dette er trolig biologiske interaksjoner mellom årsklassene der de eldre kohortene representerer et predasjons- og/eller konkurranstrykk som hemmer veksten til de ensomrige fiskene. En slik årsakssammenheng er tidligere beskrevet i litteraturen fra både eksperimentelle studier og feltstudier, men det foreliggende studiet er det første storskala feltforsøket som viser slike sammenhenger hvor det samtidig er kontrollert for andre biotiske og abiotiske faktorer. I denne sammenheng viser resultatene helt klart viktigheten av å ta hensyn til mellomårsvariasjonen i temperatur. Normalt vil temperaturen i vekstsesongen være helt avgjørende for veksten i et gitt år. I Lærdalselva ble det således funnet at temperaturen kan forklare opptil hhv. 82% og 68% av den observerte mellomårsvariasjonen i veksten til ensomrig laks og ørret.

Resultatene viser at effekten av rotenonbehandlingen på vekst, dvs. eliminering av eldre kohorter, var større en temperatureffekten. Når det korrigeres for temperatureffekten tilsier resultatene en behandlingseffekt som gir en økt gjennomsnittlig vekst på ca 5 mm for både ensomrig laks og ørret. Dette illustrerer styrken av de biologiske interaksjonene mellom kohortene.

Året etter rotenonbehandlingen ble det funnet relativt høye tettheter av ensomrig laks og ørret sammenliknet med årene før behandlingen. Dette til tross for at rotenonbehandlingen tok livet av om lag 350 voksne laks og 5300 voksne ørret og dermed førte til en betydelig reduksjon av gytefiskbestandene. Til tross for dette tilsier de registrerte tetthetene av ungfisk før og etter rotenonbehandlingen av Lærdalselva at gytefiskbestandene i 1997 var stor nok til å realisere produksjonspotensialet for ensomrig laks og ørret i 1998. Fraværet av predasjon og konkurranse fra eldre kohorter i 1998 har trolig bidratt til dette resultatet. En slik årsakssammenheng underbygges av resultatene som viser klare negative effektene på veksten til ensomrig fisk ved tilstedeværelse av eldre kohorter.

Tidligere undersøkelser har vist at laksen i Lærdalselva normalt vil ha en gjennomsnittlig smoltalder som varierer fra 3,1-3,9 år, mens smoltalderen for sjøørreten har vært bestemt til 3,3 år. Den gode veksten for 1998-årsklassene gir klare indikasjoner på en redusert smoltalder for både laks og ørret fra denne årsklassen. Sammen med de relativt høye tetthetene av 1998-årsklassen tyder disse resultatene på at smoltproduksjonen fra denne årsklassen ikke ble redusert sammenliknet med smoltproduksjonen fra en normal årsklasse før rotenonbehandlingen.

I et forvaltningsmessig perspektiv har denne oppgaven påvist flere relevante forhold i forbindelse med rotenonbehandling av anadrome vassdrag. For det første tilsier resultatene at gytebestandene av laks og ørret etter rotenonbehandlingen var store nok til å realisere produksjonspotensialet for Lærdalselva. Resultatene viser også at veksten for den ensomrige fisken i 1998 var spesielt god og at tetthetene var relativt høye. Fravær av predasjons- og/eller konkurransetrykk fra eldre årsklasser var trolig en viktig forutsetning for dette resultatet. Den gode veksten medførte høyst sannsynlig en reduksjon i smoltalderen for 1998-årsklassen, og smoltproduksjonen fra denne årsklassen var trolig ikke lavere enn produksjonen fra en normal årsklasse før behandlingen. Den totale smoltproduksjonen ble

imidlertid klart redusert som følge av rotenonbehandlingen siden behandlingen drepte de tre til fire årsklassene av ungfisk som sto på elva i 1997. Med tanke på reetablering av ungfiskbestandene viser resultatene at den første årsklassen etter en rotenonbehandling vil få spesielt gunstige vekst- og overlevelsesbetingelser. Dette skyldes trolig fravær av eldre fisk. Disse biologisk betingede forhold vil sannsynligvis føre til en raskere gjenoppbygging av fiskebestandene enn det som kunne forventes uten denne kunnskapen om de biologiske forholdene.

5 Referanser

- Allan, I.R.H., Ritter, J.A. 1977. Salmonid terminology. *Conseil permanent international pour l'exploration de la mer* 37: 293-299.
- Allen, K.R. 1940. Studies of the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). I. Growth in the river Eden. *J Anim Ecol* 9: 1-23.
- Allen, K.R. 1941. Studies of the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). III. Growth in the Thurso river system, Caithness. *J Anim Ecol* 10: 273-295.
- Angermeier, P.L. 1982. Resource seasonally and fish diets in Illinois stream. *Env Biol Fish* 7 (3): 251-264.
- Anon. 1989. Fysiske tiltak for bedring av fiskeoppgangen i Lærdalselva. –Rapport fra arbeidsgruppe oppnevnt av Direktoratet for naturforvaltning, 69s.
- Arnekleiv, J.V., Raddum, G.G. 2001. Stocking Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and Brown trout (*Salmo trutta* L.) in rivers: Diet selectivity and the effect on the microinvertebrate community. *Nordic J Freshw Res* 75: 109-126.
- Bernard, C.J. 1980. Flock feeding and time budgets in the house sparrow (*Passer domesticus* L.). *Anim Behav* 28: 295-309.
- Bernard, C.J. 1993. Asking questions in biology. Wesley Longman, Essex. 157s.
- Blikra, L.H., Aa, A.R. 1996. Skredfarekartlegging i Lærdal i samband med den nye stamveien Oslo-Bergen. Norges geologiske undersøkelse. Rapport nr 55: 58s.
- Bohlin, T. 1977. Habitat selection and intercohort competition of juvenile sea-trout, *Salmo trutta*. *Oikos* 29: 112-117.
- Bohlin, T. 1984. Kvantitativt elfiske efter lax och öring-synspunkter och rekommendationer. –Informasjon från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm. Rapport 4: 33s.
- Bohlin, T., Hamrin, S., Heggeberget, T.G., Rasmussen, G., Saltveit, S.J. 1989. Electrofishing-Theory and practice with special emphasis on salmonids. *Hydrobiologia* 173: 9-43.

- Borgstrøm, R., Jonsson, B., L'Abée-Lund, J.H. 1995. Ferskvannsfisk. Norges forskningsråd. 268s.
- Borgstrøm, R., Skaala, Ø. 1993. Size-dependent catch ability of Brown trout and Atlantic salmon parr by electrofishing in low conductivity stream. *Nordic J Freshw Res* 68: 14-20.
- Brännäs, E. 1995. First access to territorial space and exposure to strong predation pressure: a conflict in early emerging Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry. *Evol Biol* 9: 411-420.
- Bremset, G., Berg O.K. 1997. Density, size-at-age and distribution of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in deep river pools. *Can J Fish Aquat Sci* 54: 2827-2836.
- Bremset, G., Berg O.K. 1999. Three-dimensional microhabitat use by young pool-dwelling Atlantic salmon and brown trout. *Anim Behav* 58: 1-13.
- Bremset, G., Heggenes, J. 2001 Competitive interactions in young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in lotic environments. *Nordic J Freshw Res* 75: 127-142.
- Brett, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J Fish Res Board Can* 21: 1183-1226.
- Brett, J.R., Shelburne, J.E., Shoop, C.T. 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. *J Fish Res Board Can* 26: 2363-2394.
- Brooks, R.J., Nielsen, P.S., Saltveit, S.J. 1989. Effect of stream regulation on population parameters of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the river Laerdalselva, Western Norway. *Regulated Rivers: research & management* 4 (4): 347-354.
- Buck, R.J., Hay, D.W. 1984. The relation between stock size and progeny of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a Scottish stream. *J Fish Biol* 23: 1-11.
- Cerri, R.D, Fraser, D.F. 1983. Predation and risk in foraging Minnows: balancing conflicting demands. *Am Nat* 121 (4): 552-561.

- Chadwick, E.M.P. 1985. The influence of spawning stock on production and yield of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Canadian rivers. *Aquaculture and Fisheries Management*, 1: 111-119.
- Chaput, G., Allard, J., Caron, F., Dempson, J.B., Mullins, C.C., O'Connell, M.F. 1989. River-specific target spawning requirements for Atlantic salmon (*Salmo salar*) based on a generalized smolt production model. *Can J Fish Aquat Sci*. 55: 246-261.
- Crisp, D.T. 1993. Population densities of young trout (*Salmo salar*) in five upland streams and their effects upon growth, survival and dispersal. *J Appl Ecol* 30: 759-771.
- Dill, L.M. 1983. Adaptive flexibility in the foraging behaviour of fishes. *Can J Fish Aquat Sci* 40: 398-408.
- Dwyer, W.P., Piper, R.G. 1987. Atlantic salmon growth efficiency as affected by temperature. *Prog Fish Cult* 49: 57-59.
- Edwards, J. 1983 Diet shifts in moose due to predator avoidance. *Oecologia* 60: 185-189.
- Egglishaw, H.J., Shackley P.E. 1980. Survival and growth of salmon, *Salmo salar* (L.), planted in a Scottish stream. *J Fish Biol* 16: 565-584.
- Egglishaw, H.J., Shackley P.E. 1985. Factors governing the production of juvenile Atlantic salmon in Scottish streams. *J Fish Biol* 27 (Suppl. A): 27-33.
- Ehlinger, T.J. 1990. Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in Bluegill: individual differences and trophic polymorphism. *Ecology* 71 (3): 886-896.
- Einum, S., Fleming, I.A. 2000. Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution* 54 (2): 628-639.
- Elliott, J.M. 1975. The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on reduced rations. *J Anim Ecol* 44 (3): 823-842.
- Elliott, J.M. 1975. The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on maximum rations. *J Anim Ecol* 44 (3): 805-821.
- Elliott, J.M. 1990. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. III. The role of territorial behaviour. *J Anim Ecol* 59: 803-818.
- Elliott, J.M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford University Press, Oxford. 286s.

- Elliott, J.M., Hurley, M.A. 1997. A functional model for maximum growth of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from two populations in northwest England. *Funct Ecol* 11 (5): 592-603.
- Elliott, J.M., Hurley, M.A. 2001. Modelling growth of brown trout, *Salmo trutta*, in terms of weight and energy units. *Freshwater Biol* 46: 679-692.
- Elliott, J.M., Hurley, M.A., Fryer, R.J. 1995. A new, improved growth model for brown trout, *Salmo trutta*. *Funct Ecol* 9: 290-298.
- Elson, P. 1967. Effects on wild young Salmon of spraying DDT over New Brunswick forest. *J Fish Res Board Can* 24: 732-767.
- Fausch, K.D. 1984. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. *Can J Zool* 62: 441-451.
- Fausch, K.D., White, R. 1981. Competition between Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and Brown trout (*Salmo trutta*) for positions in a Michigan stream. *Can J Fish Aquat Sci* 38: 1220-1227.
- Forseth, T., Hurley, M.A., Jensen, A.J., Elliott J.M. 2001. Functional models for growth and food consumption of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from a Norwegian river. *Freshwater Biol* 46: 173-186.
- Forseth, T., Jonsson, B. 1994. The growth and food ration of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*). *Funct Ecol* 8 (2): 171-177.
- Forseth, T., Ugedal, O., Jonsson, B. 1994. The energy budget, niche shift, reproduction and growth in a population of Arctic char, *Salvelinus alpinus*. *J Anim Ecol* 63: 116-126.
- Fraser, D.F., Cerri, R.D. 1982. Experimental evaluation of predator-prey relationships in a patchy environment: consequences for habitat use patterns in Minnows. *Ecology* 63 (2): 307-313.
- Fukami, J.I. Shisido, T., Fukunaga, K., Casida, J.E. 1969. Oxidative metabolism of rotenone in mammals, fish, and insects, and its relation to selective toxicity. *J Agric Food Chem* 17: 1217-1226.
- Gabler, H.M. 1994. Næringsinteraksjoner mellom laksunger (*Salmo salar*) og steinulke (*Cottus poecilopus*) i Reisaelva. Hovedfagsoppgave. Norges fiskerihøgskole. 67s.

- German, G.C., Nielsen, L.A. 1982. Piscivory by stocked trout (*Salmo trutta*) and its impact on the nongame fish community of Bottom Creek, Virginia. *Can J Fish Aquat Sci* 39: 862-869.
- Gibson, R.J. 1978. The behaviour of juvenile Atlantic salmon and brook trout with regard to temperature and water velocity. *Trans Am Fish Soc* 107: 703-712.
- Gibson, R.J. 1988. Mechanisms regulating species composition, population structure, and production of stream salmonids; a review. *Pol Arch Hydrobiol* 35: 469-495.
- Gibson, R.J., Stansbury, R.R. 1993. Relative habitat use, and inter specific and intra specific competition of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in some Newfoundland rivers. s. 53-69. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* no. 118.
- Gladsø, J.A. 2000. Effekter av rotenonbehandling på bunndyrfaunaen i Lærdalsvassdraget: En kvantitativ undersøkelse. Hovedfagsoppgave. Universitetet i Bergen. 73s.
- Grant, J.W., Kramer, D. 1990. Territory size as a predictor of the upper limit to population density of juvenile salmonids in streams. *Can J Fish Aquat Sci* 47: 1724-1737.
- He, X., Kitchell J.F. 1990. Direct and indirect effects of predation on a fish community: A whole-lake experiment. *Transactions of the American Fisheries Society* 119: 825-835.
- Heggenes, J. 1989. Physical habitat selection by brown trout (*Salmo salar*) in riverine systems. *Nordic J Freshw Res* 64: 74-90.
- Heggenes, J. 1991. Comparison of habitat availability and habitat use by an allopatric cohort of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* under conditions of low competition in a Norwegian stream. *Holarct Ecol* 14 (1): 51-62.
- Heggenes, J., Bagliniere, J.L., Cunjak, R.A. 1999 Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of freshwater fish* 8: 1-21.
- Heggenes, J., Saltveit S.J. 1990. Seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in a Norwegian river. *J Fish Biol* 36: 707-720.

- Heggenes, J., Traaen T. 1988. Daylight responses to overhead cover in stream channels for fry of four salmonid species. 1988. *Holarct Ecol* 11: 194-201.
- Holbrook, S.J., Scmitt, R.J. 1988. The combined effect of predation risk and food reward on patch selection. *Ecology* 69 (1): 125-134.
- Hughes, N.F. 1998. A model of habitat selection by drift feeding stream salmonids at different scales. *Ecology* 79: 281-294.
- Huntingford, F.A., Metcalfe, N.B., Thorpe, J.E., Graham, W.D., Adams, C.E. 1989. Social dominance and body size in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. *J Fish Biol* 36: 877-881.
- Hurst, T.P., Conover, D.O. 1998. Winter mortality of young-of-the-year Hudson River striped bass (*Morone saxatilis*): size dependent patterns and effects on recruitment. *Can J Fish Aquat Sci* 55: 1122-1130.
- Jenkins, T.M. 1969. Social structure, position choice and micro-distribution of two trout species (*Salmo trutta*) and (*Salmo gairdneri*) resident in a mountain streams. *Animal Behav Monogr* 2: 57-123.
- Jenkins, T.M. Diehl, S., Kratz, K.W., Cooper, S.D. 1999. Effects of population density on individual growth of brown trout in streams. *Ecology* 80 (3): 941-956.
- Jensen, A.J. 1990. Growth of young migratory brown trout *Salmo trutta* correlated with water temperature in Norwegian rivers. *J Anim Ecol* 59: 603-614.
- Jensen, A.J., Forseth, T., Johnsen, B.O. 2000. Latitudinal variation in growth of young brown trout *Salmo trutta*. *J Anim Ecol* 69: 1010-1020
- Jensen, A.J., Johnsen, B.O. 1986. Different adaptation strategies of Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations to extreme climates with special reference to some cold Norwegian rivers. *Can J Fish Aquat Sci* 43: 980-984.
- Jensen, A.J., Johnsen, B.O. 1999. The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Funct Ecol* 13: 778-785.

- Jensen, A.J., Johnsen, B.O., Heggeberget, T.G. 1991. Initial feeding time of Atlantic salmon *Salmo salar* alevins compared to river flow and water temperature in Norwegian streams. *Environmental biology of fishes* 30 (4): 379-386.
- Jensen, A.J., Johnsen, B.O., Saksgård, L. 1989. Temperature requirements in Atlantic salmon (*Salmo salar*), Brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from hatching to initial feeding compared with geographic distribution. *Can J Fish Aquat Sci* 46: 786-789.
- Johnsen, B.O. 1978. The effect of an attack by the parasite *Gyrodactylus salaris* on the population of salmon parr in the river Lakselva Misvaer in Northern Norway. *Astarte* 11 (1): 7-10.
- Johnsen, B.O., Jensen A.J. 1997. Tettet av lakseunger og forekomsten av *Gyrodactylus salaris* i Lærdalselva i 1996. NINA Oppdragsmelding 459: 1-17.
- Johnsen, B.O., Jensen, A.J., Sivertsen, B. 1989. Extermination of *Gyrodactylus salaris* – infected Atlantic salmon *Salmo salar* by rotenone treatment in river Vikja, Western Norway. *Fauna norv* 10: 39-43.
- Jonsson, B. 1989. Life history and habitat use of Norwegian brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwater Biol* 21: 71-86.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Hansen, L.P. 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *J Anim Ecol* 67: 751-762.
- Junge, C.O., Libosvasky, J. 1965. Effects of size selectivity on population estimates based on successive removals with electrical fishing gear. *Zool Listy* 14: 171-178.
- Kennedy, G.J.A., Strange, C.D. 1980. Population changes after two years of salmon (*Salmo salar* L.) stocking in upland trout (*Salmo trutta* L.) streams. *J Fish Biol* 17: 577-586.
- Kennedy, G.J.A., Strange, C.D. 1982. The distribution of salmonids in upland streams in relation to depth and gradient. *J Fish Biol* 20: 579-591.
- Kennedy, G.J.A., Strange, C.D. 1986. The effect of intra- and inter-specific competition on the distribution of stocked juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in relation to depth and gradient in upland trout, *Salmo trutta* L., stream. *J Fish Biol* 29: 199-214.

- L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B., Jensen, A.J., Sættem, L.M., Heggeberget, T.G., Johnsen, B.O., Næsje, T.F. 1989. Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. *J Anim Ecol* 58: 525-542.
- L'Abée-Lund, J.H., Langeland, A., Jonsson, B., Johnsen, B.O., Ugedal, O. 1993. Spatial segregation by age size in arctic char: A trade-off between feeding possibility and risk of predation. *J Anim Ecol* 62 (1): 160-168.
- Lendrem, D.W. 1984. Flocking, feeding and predation risk: Absolute and instantaneous feeding rates. *Anim Behav* 32: 298: 299.
- Lima, S.L., Valone, T.J., Caraco, T. 1985. Foraging-efficiency-predation-risk trade –off in grey squirrel. *Anim Behav* 33: 155-165.
- Lund, R.A. 1997. Reetablering av fiskebestanden i et sjøørretvassdrag etter rotenonbehandling. NINA fagrappport 026.
- McIvor, C.C., Odum, W.E. 1988. Food, predation risk, and microhabitat selection in a marsh fish assemblage. *Ecology* 69 (5): 1341-1351.
- Metcalfé, N.B. 1984. The effects of habitat on the vigilance of shorebirds: is visibility important? *Anim Behav* 32: 981-985.
- Metcalfé, N.B., Felicity, A., Huntingford, A., Thorpe, J.E. 1987. The influence of predation risk on the feeding motivation and foraging strategy of juvenile Atlantic salmon *Anim Behav* 35: 901-911.
- Metcalfé, N.B., Huningford, F.A., Graham, W.D., Thorpe, J.E. 1989. Early social status and development of life history strategies in Atlantic salmon. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 236 (1282): 7-19.
- Milinski, M., Heller R. 1978. Influence of a predator on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeates* L.). *Nature* 275: 642-644.
- Nordwall, F., Naslund, I. Degerman, E. 2001. Intercohort competition effects on survival, movement, and growth of brown trout (*Salmo trutta*) in Swedish streams. *Can J Fish Aqat Sci* 58 (11): 2298-2308.
- Økland, F., Jonsson, B., Jensen, A.J., Hansen, L.P. 1993. Is there a threshold size regulating seaward migration of Brown trout and Atlantic salmon? *J Fish Biol* 42: 541-550.

- Økland, F., Thorstad, E.B. 1998. Oppvandring, overlevelse og geografisk fordeling på gyteområder hos sjørret og laks fanget og oppbevart i sjøen før rotenonbehandling i Lærdalselva, 1997. NINA Oppdragsmelding 538: 12s.
- Pickering, A.D., Griffiths, R., Pottinger, T.G. 1987. A comparison of the effects of overhead cover on the growth, survival and haematology of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., Brown trout, *Salmo trutta* L., and Rainbow trout, *Salmo girdneri* Richardson. *Aquaculture* 66: 109-124.
- Rasmussen, G. 1986. The population dynamics of Brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to year-class size. *Pol Arch Hydrobiol* 33: 489-508.
- Refstie, T. 1979. Production of smolts and presmolts. *Aquaculture of Atlantic Salmon and Brown Trout*. Landbruksforlaget, Oslo. 96-111s.
- Ricker, W.E. 1971. Methods for assessment of fish production in fresh waters. Blackwells Scientific/ International Biological Programme, Oxford/London. 348s.
- Rimmer, D.M., Paim, U. 1983. Autumnal habitat shift of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a small river. *Can J Fish Aquat Sci* 40: 671-680.
- Sægvog, H., Kålås, S., Urdal, K. 1998. Tettleik av presmolt laks og aure i Vestlandselver i høve til vassføring og temperatur. Rådgivende biologer as. Rapport 350.
- Sættem, I.M. 1995. Gytebestander av laks og sjøaure. En sammenstilling av registreringer fra ti vassdrag i Sogn og Fjordane fra 1990-94. Utredning for DN nr. 7: 106s.
- Saltveit, S.J. 1986. Skjønn Borgund kraftverk. Del II. Lengdefordeling, vekst og tetthet hos laks og ørretunger i Lærdalselva, Sogn og Fjordane i perioden 1980 til 1986. Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske (LFI), Zoologisk museum, Universitetet i Oslo, Rapport: 90: 57s.
- Saltveit, S.J. 1990. Effects of decreased temperature on growth and smoltification of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and Brown trout (*Salmo trutta*) in a Norwegian regulated river. *Regulated Rivers: research & management* 5: 295-303.
- Saltveit, S.J., Sættem L.M. 1991. Ørekyt i Lærdalselva, Sogn og Fjordane: utbredelse og forslag til tiltak. Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske (LFI), Zoologisk museum, Universitetet i Oslo, Rapport: 126: 16s.

- Sandlung, O.T., Næsje, T.F., Jonsson, B. 1992. Ontogenetic change in habitat use by whitefish, *Coregonus lavaretus*. *Environmental biology of fishes* 33: 341-349.
- Schlosser, I.J. 1988. Predation risk and habitat selection by two size classes of a stream cyprinid: experimental test of a hypothesis. *Oikos* 52: 36-40.
- Schultz, E.T., Conover, D.O., Ehtisham. 1998. The dead of winter: size-dependent variation and genetic differences in seasonal mortality among Atlantic silverside (Atherinidae: *Menidia menidia*) from different latitudes. *Can J Fish Aquat Sci* 55: 1149-1157.
- Signevich, G.P. 1967. Nature of the relationship between increase in size of Baltic salmon fry and the water temperature. *J Fish Res Board Can Transl* 952. 14s.
- Sih, A. 1982. Foraging strategies and the avoidance of predation by an aquatic insect, *Notonecta Hoffmanni*. *Ecology* 63 (3): 786-796.
- Statens forureiningstilsyn. 1997. Rotenonbehandling av Lærdalselva – hausten 1997. Utsleppsløyve etter forureiningslova. 4s.
- Symons, P.E.K. 1979. Estimated escapement of Atlantic salmon (*Salmo salar*) for maximum smolt production in rivers of different productivity. *J Fish Res Board Can* 36: 132-140.
- Titus, R.G., Mosegaard, H. 1991. Selection for growth potential among migratory brown trout (*Salmo trutta*) fry competing for territories: evidence from otoliths. *Can J Fish Aquat Sci* 48: 19-27.
- Wankowski, J.W.J., Thorpe, J.E. 1979. Spatial distribution and feeding in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., juveniles. *J Fish Biol* 14: 239-247.
- Werner E.E., Hall, D.J. 1977. Competition and habitat shift in two sunfishes (Centrarchidae). *Ecology* 58 (4): 869-876.
- Werner, E.E., Gilliam, J.F., Hall, D.J., Mittelbach, G.G. 1983a. An experimental test of the effect of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64 (6): 1540-1548.
- Werner, E.E., Mittelbach, G.G., Hall, D.J. Gilliam, J.F. 1983b. Experimental tests of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability. *Ecology* 64 (6): 1525-1539.

- Wooster, D., Sih, A. 1995. A review of the drift and activity responses of stream prey to predator presence. *Oikos* 73: 3-8.
- Wotton, R.J. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman & Hall, London. 404s.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Upper Saddle River. 662s.