

FØREORD

Rådgivende Biologer as har samanstilt data om tettleik av ungfish i 14 vassdrag på Vestlandet og arbeidet er finansiert av NVE gjennom FoU-programmet: "Vassdragsmiljø 1997 – 2000".

Det blir årleg gjennomført ungfishundersøkingar i mange vassdrag der det går anadrom fisk. Undersøkingane omfattar direkte overvaking, men oftare er målsettinga å undersøke om ungfishbestandane er påverka av ekstraordinære faktorar som forsuring, utslepp av forureinande stoff, vassdragsregulering eller andre inngrep. Eit grunnleggjande spørsmål ved denne typen undersøkingar er om tettleik og vekst av ungfishen er normal eller avvik frå det ein skal forvente som normalt under dei naturgjevne tilhøva. Med unntak av elvar der det føreligg tidsseriar, har ein i dag lite informasjon om korleis fisketettleiken varierer frå år til år innan og mellom elvar.

Målsettinga med denne samanstillinga var å finne fram til uttrykk som koplar tettleik og vekst med dei grunnleggjande fysiske faktorane vassføring og temperatur og også om, og i kva grad, desse faktorane påverkar konkurrancesituasjonen mellom laks og aure.

Rådgivende Biologer as. takkar NVE for oppdraget.

INNHOLD

FØREORD	2
INNHOLD.....	2
SAMANDRAG	3
INNLEIING.....	5
METODAR	5
MATERIALE	7
RESULTAT.....	10
Variasjon i vassføring og temperatur.....	10
Tettleik, biomasse og storleik av ungfish i høve til vassføring og temperatur.....	11
Tettleik av presmolt i høve til vassføring og temperatur	12
Endring i presmolt-tettleik som effekt av endringar i vassføring innan vassdrag.....	14
Andel presmolt laks i høve til vassføring og temperatur	15
Vekst av årsyngel i høve til vårtemperatur.....	15
DISKUSJON	17
Tettleik av presmolt.....	17
Konkurranse mellom laks og aure	18
Lengde på 0+ predikerer smoltalder	19
Avsluttande kommentarar.....	21
LITTERATUR	22

SAMANDRAG

Sægrov, H., S. Kålås & K. Urdal 1998. Tettleik av presmolt laks og aure i Vestlandselvar i høve til vassføring og temperatur. Rådgivende Biologer as. Rapport nr. 350, 23 sider.

Gjennomsnittleg tettleik av presmolt laks og aure er samanhald med gjennomsnittleg vassføring og temperatur i perioden mai, juni og juli i 14 vassdrag på Vestlandet i perioden 1991 til 1997. Elvane dekkjer i vestlandsk målestokk eit breitt spekter av vassføringar med årleg gjennomsnitt frå 1,7 til 76 m³/sekund og med ei breidde i temperaturvariasjon som dekkjer dei fleste norske vassdrag. Materialet er innsamla ved standard el. fiske under låg vassføring om hausten og ved låg temperatur (< 7°C). Termen presmolt blir her brukt om fisk som om hausten har ein alder og ei lengd som tilseier at dei vil gå ut som smolt neste vår. Alle 1+ som er større enn 10 cm, 2+ større enn 11 cm og 3+ og eldre større enn 12 cm om hausten blir her rekna som presmolt.

Det totale fiskematerialet er på 15.968 ungfish, fordelt på 8990 lakseungar og 6978 aureungar. Samla er det fiska på 251 stasjonspunkt (å 100 m²) og i gjennomsnitt på 6 stasjonar per elv kvart år. I 13 av elvane er det samla inn materiale to eller fleire år. Antal elvar som er med i dei ulike analysene varierer, fordi det ikkje er komplette sett med temperatur- og vassføringsdata i alle elvane alle åra.

Total tettleik av fiskeungar var ikkje signifikant korrelert til vårvassføring eller vårtemperatur, eller til ein kombinasjon av desse faktorane. I perioden mai-juli varierte gjennomsnittleg vassføring frå 0,9 til 195 m³/s mellom dei 14 elvane og gjennomsnittstemperaturen varierte mellom 5,4 og 14,9 °C. Total tettleik varierte mellom elvar frå 29,7 til 127,0 per 100 m² (gjennomsnittleg 66,4 per 100 m²). Gjennomsnittsvekta på fiskeungane varierte mellom elvar frå 2,8 til 17,2 gram, total gjennomsnittsvekt var 8,1 gram. Total fiskebiomasse varierte mellom elvane frå 248 til 2034 gram per 100 m², gjennomsnittleg 619 gram. Både gjennomsnittsvekt og fiskebiomasse avtok med aukande vassføring.

Total tettleik av presmolt (laks + aure) avtok med aukande vårvassføring (lineær regresjon: tettleik mot ln vassføring, r² = 0,776, p<0,001). Det blir konkludert at samanhangen uttrykkjer at arealet med gunstig habitat avtek med aukande vassføring. Samla tettleik av presmolt laks og aure varierte mellom elvar frå 6,6 til 32,2 per 100 m², gjennomsnittet var 14,9 per 100 m². Her er resultata frå Loneelva halde utanom på grunn av langt høgare tettleik enn i dei andre elvane (56,3 presmolt per 100 m²).

Tettleiken av presmolt laks auka med aukande vårtemperatur, medan tettleiken av presmolt aure avtok. I fire av elvane var gjennomsnittleg andel presmolt laks høgare enn 79 %, men varierte totalt frå 0 % til 89 %. Høg andel presmolt laks vart registrert både i dei minste og største elvane og variasjonen mellom år var her låg. Det var ingen samanheng mellom andel laks og vårvassføring, men for seks av elvane var ein låg andel korrelert til låg junitemperatur. Resultata blir tolka dit at laks er ein overlegen konkurrent til aure, sjølv ved låg vassføring, men blir utkonkurrert av aure ved låge vårtemperaturar og ved dårleg vasskvalitet. Dette er mest sannsynleg eit resultat av fysiologiske avgrensingar for laks og ikkje eit resultat av direkte konkurranse.

Elvane som er med i undersøkinga utgjer to hovudkategoriar; vårvarme elvar med låg vårvassføring og vårkalte elvar med høg vårvassføring. Det er berre få vassdrag på Vestlandet som ikkje kjem inn under ein av desse kategoriene. Sidan vårtemperatur og vårvassføring samvarierer i stor grad, er det statistisk vanskeleg å skilje effektane av desse faktorane på tettleiken av presmolt. Våren 1996 var det litt lågare temperatur og klart lågare vassføring i elvane på Vestlandet samanlikna med i 1995. Sjølv om temperaturen var lågare i 1996 var det ein klar auke (gjennomsnittleg 58 %) i total tettleik av presmolt i 1996 i 7 middels og større vassdrag. Det blir difor konkludert med at det var reduksjonen i vassføring

som førte til auken i tettleik av presmolt, og at temperaturen generelt har lite å seie for total tettleik av presmolt. Temperaturen kan vere avgjerande for tettleik av presmolt laks i vassdrag som er svært kalde om våren. I dei minste vassdraga var det ein reduksjon i tettleik av presmolt frå 1995 til 1996. Det er anteke at i desse små vassdraga er vassføringa optimal eit normalår, medan ein reduksjon i vassføring medfører habitatkompresjon og ein reduksjon i oppvekstarealet.

Gjennomsnittslengda av 0+ laks var nær korrelert til gjennomsnittstemperaturen i juni-juli (lineær regresjon, $r^2 = 0.91$, $p<0.001$), for 0+ aure med gjennomsnittstemperaturen i mai-juli (lineær regresjon, $r^2 = 0.77$, $p<0.001$). Tilveksten det første leveåret gav også ein god prediksjon på estimert gjennomsnittleg smoltalder både for laks (lineær regresjon, $r^2 = 0.80$, $p=0.001$) og aure ($r^2 = 0.71$, $p<0.001$).

Konklusjon

Den komparative analysen av presmolt-tettleik i 14 vassdrag på Vestlandet gav følgjande resultat, under føresetnad av at antal gytefisk ikkje er avgrensande for rekrutteringa av 0+ :

- total tettleik av presmolt avtek med aukande vårvassføring (mai-juli)
- total tettleik av presmolt er ikkje korrelert til vårtemperatur
- presmolt laks utgjer normalt over 70 % av total presmolt-tettleik i vassdrag med vassføring over 1m³/s. Ved lågare andel laks er elvane kalde og/eller sure.
- laks er konkurransesterk i høve til aure ved gjennomsnittlege vårvassføringar over 1m³/s
- tilveksten det første leveåret er godt korrelert til vårtemperatur
- lengde på 0+ laks og aure gjev ein god prediksjon på gjennomsnittleg smoltalder

Praktisk bruk av resultata

Dersom ein kjenner vårvassføring og vårtemperaturen i ei elv der laks og/eller aure er dei dominante fiskeartane, kan ein på bakgrunn av dei framlagde resultata predikere gjennomsnittleg tettleik av presmolt og fiskebiomasse, og fordeling av presmolt laks og aure. Dersom ein om hausten gjennomfører el. fiske ved låg vassføring og finn at verdiane for total tettleik er lågare enn forventa, indikerer dette fåtalige gytebestandar av både laks og aure. Dersom den totale tettleiken er som forventa, men tettleiken av aure er lågare enn basisparametrane tilseier, bør ein undersøke nærmare om gytebestanden av aure var fåtalig dei føregåande åra. Dersom den totale tettleiken er som forventa, men tettleiken av laks er lågare enn det vårtemperaturen tilseier, bør ein undersøke fleire mogelege årsaker. Gytebestanden av laks kan ha vore fåtalig, og/eller vasskvaliteten har vore for dårlig for laks, men toleleg for aure.

Denne undersøkinga omfattar nokre av dei våkalde vassdraga i Sogn der rekruttreinga av laks kan vere marginal. Berre små reduksjonar i temperatur i slutten av juni - tidleg juli kan gje redusert årsklassestyrke. Dersom gytebestanden av laks er fåtalig i ei våkald elv, er det større risiko for rekrutteringssvikt enn når gytebestanden er talrik og gyttinga strekkjer seg kontinuerleg over ein lengre periode. I vårvarme elvar vil rekruteringa i større grad vere direkte relatert til antal gytelaks. Temperaturskilnader mellom elvar kan dermed gjøre at "stock-recruitment" kurvene varierer mellom bestandar. Rekruteringa av aure er ikkje direkte påverka av temperatur, men indirekte ved svak rekruttering av laks og redusert konkurrans frå laks i dei kaldaste elvane.

INNLEIING

Det blir årleg gjennomført ungfishundersøkingar i mange vassdrag der det går anadrom fisk. Undersøkingane omfattar direkte overvaking, men oftere er målsettinga å undersøke om ungfishbestandane er påverka av ekstraordinære faktorar som forsuring, utslepp av forureinande stoff, vassdragsregulering eller andre inngrep. Undersøkingane blir normalt gjennomført etter standardisert metode der eit avgrensa areal blir overfiska med elektrisk fiskeapparat. Eit grunnleggjande spørsmål ved denne typen undersøkingar er om tettleik og vekst av ungfishen er normal under dei naturgevne tilhøva.

Med unntak av elvar der det føreligg tidsseriar, har ein per i dag lite informasjon om korleis fisketettleiken normalt varierer frå år til år innan elvar og mellom elvar i høve til naturgevne tilhøve, t.d. i høve til vassføring, temperatur og artsfordeling (regionalt kan dette vere laks og aure). Kva for fysiske faktorar er det som avgjer fisketettleiken? Studiar har vist at spesielt eldre lakseungar brukar meir straumsterke parti enn auren, men også at artane i stor grad brukar dei same habitata. Det er vidare vist at arealet med gunstig habitat aukar når vassføringa stig frå svært låg til middels. Når vassføringa aukar frå middels til høg, avtek arealet med gunstig habitat. Heggenes (1995) konkluderer med at vasshastigheita åleine eller i kombinasjon med botnsubstrat er avgjeraende for laksungane sitt val av habitat. Ut frå dette burde ein forvente at tettleiken av ungfish i elvar først og fremst er bestemt av vassføringa. Fisken sitt vekstmønster er temperaturavhengig, men også sesongprega. Ved same temperatur veks fisken raskare tidleg på sommaren enn i august og seinare på hausten (Jensen 1996).

For å undersøke høvet mellom ungfishettleik og vassføring har vi samanstilt resultat frå ungfishundersøkingar i 14 elvar i Hordaland og Sogn og Fjordane i perioden 1991 til 1997. Målsettinga med ei slik komparativ analyse er å finne eit enkelt uttrykk og ein enkel metode for å anslå normal tettleik av ungfish i ulike elvetypar på Vestlandet. Sidan laks og aure er dei vanlegaste fiskeartane i desse vassdraga og dei konkurrerer om plass og mat, har vi samanlikna totalbestanden av ungfish i antal og biomasse, og analysert desse variablane i høve til vårvassføring og vårtemperatur.

METODAR

I dei fleste av dei 14 elvane er det gjennomført undersøkingar to eller fleire år og i alle elvane er laks og/eller aure dei dominerande fiskeartane. Når temperaturen kjem under 8°C om hausten endrar ungfishen aktivitetsmønsteret og går over frå å vere dagaktiv til å bli nattaktiv, og er passiv på dagtid (Heggenes 1995). Elektrofisket er gjennomført om hausten ved temperaturar lågare enn 7°C, dvs. i ein periode når fisken er passiv på dagtid og sannsynlegvis ikkje flyttar seg like raskt som ved høgare temperatur. Vi har gjennomført elektrofisket ved låg vassføring i alle elvane alle år etter standardisert metode (Bohlin m.fl. 1989). Låg vassføring vil seie ca 10-20 % av gjennomsnittleg årleg vassføring i dei middels og større vassdraga, men opp mot 30% i dei minste. Ved desse vassføringane er vassdekt areal minst 80% i høve til det arealet elva dekkjer ved gjennomsnittleg vassføring. Både fangst av ungfish og tettleiksestimat er avhengig av vassføring og usikkerheita aukar med aukande vassføring, ikkje berre i antal, men også storleksfordeling. Dersom ein har langtids-seriar frå ei elv kan ein korrigere fangstane for variasjon i vassføring (Forseth m. fl. 1996). Sidan dette ikkje er oppnåeleg i dei fleste samanhengar har vi valt låg vassføring som standard.

Det er størst skilnad mellom elvar i vassføringsmønster og temperatur om våren og tidleg på sommaren. Dei små elvane blir tidleg oppvarma og snøsmeltinga er gjerne over i april-mai, etter den tid er vassføringa relativt låg og temperaturen relativt høg. Middels til større elvar er prega av smeltevatn frå

høgtliggende felt som medfører låg temperatur og høg vassføring til langt ut i juli. Frå august er det normalt nær optimal veksttemperatur i alle vassdrag, og vassføringa er lågare enn tidlegare på sommaren. Med utgangspunkt i at vassføring og temperatur er flaskehalsar tidleg på sommaren, reknar vi at denne perioden utgjer den viktigaste skilnaden mellom elvar for produksjon av ungfisk. Vassføringa i denne perioden er uttrykt som gjennomsnittet i mai, juni og juli.

For å vurdere skilnader i smoltproduksjon mellom elvar, må ein ha tal på kor mange smolt som blir produsert per areal. Vi reknar at tettleiken av presmolt om hausten er eit uttrykk for smoltutgangen neste vår. Termen «presmolt» er her brukt om fisk som om hausten er over ei viss lengd. Smoltalder er avhengig av veksthastigkeit både for aure (L'Abée-Lund m.fl. 1989) og laks (Metcalfe og Thorpe 1990). Den yngste smolten er normalt minst (Økland m.fl. 1993).

Fangbarheita av fiskeungar aukar med fiskelengd og endrar seg med temperatur. I Øyreselva i Hardanger er det gjennomført merke-gjenfangst studiar kombinert med standard el. fiske. Desse studiane viste at fangbarheita auka med fiskelengd både for laks og aure, men fangbarheita var lågare for laks enn for aure i august-september. Årsyngel av aure var meir fangbar ved høg temperatur i august-september enn ved låg temperatur i februar-mars. For eittåringar og eldre fisk var det liten skilnad i fangbarheita ved høg og låg temperatur. For laks var det svært låg fangbarheit på laks i august-september (0,1-0,3) for fisk i lengdeintervallet 7-15 cm, men for laks er det ikkje oppgjeve fangbarheit i vintersituasjonen (Borgstrøm og Skåla 1993). For årsyngel er alle estimat usikre (Jensen 1996a).

Elektrofiske stasjonane vart lagt på område med substrat som varierte frå småstein til blokker, og vassdjupet varierte normalt mellom 0 og 70 cm, unntakvis djupare. Både substrat, vassdjup og vashastigkeit låg innan det habitatspekteret som laks- og aureungar normalt føretrekkjer (Heggenes 1995). Område med fint substrat (mudder, sand og grus) vart ikkje overfiska fordi større fisk normalt ikkje brukar, og dessutan lett blir skremde bort frå slike område. Val av stasjonar med tilnærma optimale habitat tilseier at vi overestimerer tettleik for heile elva, men sidan denne samanlikninga er mellom elvar er problemet mindre relevant. I den aktuelle fiskeperioden med låg vassføring er habitatfordelinga mykje den same for alle elvane, skilnaden i habitatfordeling oppstår ved høg vassføring i dei store elvane.

Eit relevant spørsmål er om vi ved våre undersøkingar har funne det reelle høvet mellom presmolt laks og aure. Totalt sett er det berre små areal som er undersøkte i kvar elv, og det kan diskuterast om vi har fiska på ein slik måte at dei habitata som er føretrekte av fisk av denne storleik er likt representert for laks og aure. På grunn av låg vassføring har vi valt stasjonar slik at vi kunne fiske ut til dei djupaste og striaste delane av elva på kvar stasjon, i små elvar har vi fiska over heile elvebreidda. Dette skulle tilseie at vi i store elvar underestimerer andelen laks, medan vi i dei små elvane har sikrare estimat for artsfordelinga. Vi fann dominans av laks både i små og store elvar, og dette tilseier at denne feilkjelda gjev lite utslag, noko følgjande eksempel også illustrerer. I Aurlandselva vart det el.fiska på 6 stasjonar hausten 1997 ved ei vassføring på $3\text{ m}^3/\text{s}$, og andelen presmolt laks var 18,4 % (n presmolt = 88). I slutten av april 1998 fiska vi over store område i elva for å fange smolt til merking. Då vart heile elvebreidda og alle typar habitat overfiska, og vassføringa var den same som ved undersøkingane føregåande haust. I april var andelen laksesmolt 17,2 % (tot. n= 418), altså svært likt andelen om hausten. Tilsvarande undersøkingar vart gjort i Vassbygdelva, men der ved vassføring på ca $1\text{ m}^3/\text{s}$. Hausten 1997 var andelen laks 11,0 % (tot. n= 175) og om våren 1998 var andelen 10,6 % (tot. n= 414), altså svært nær andelen om hausten. Denne testen tilseier at vi får gode estimat på fordeling av presmolt laks og aure ved den aktuelle metoden.

MATERIALE

Alle fiskedata er basert på fiskeundersøkingar gjort i regi av Universitetet i Bergen og Rådgivende Biologer as. i perioden 1991-97. Det totale fiskematerialet er på 15.968 ungfisk, fordelt på 8.990 lakseungar og 6978 aureungar. Samla er det fiska på 251 stasjonspunkt, og i gjennomsnitt på 6 stasjonar per elv kvart år. Fire av dei 14 elvane er regulerte og i ei elv er det berre aure (**tabell 1**).

Vassførings- og temperaturdata er i hovudsak innhenta frå Hydrologisk avdeling, NVE. Temperaturdata for Flåmselva -96 og Haugsdalselva -97 er frå eigne målingar. Vassføringa i Granvinselva, Haugsdalselva, Loneelva og Lona er simulert ved hjelp av avrenningsutrekningar som er utarbeidd av NVE. Vasstemperatur i Vosso i -91, -92 og -96 er estimert ved å nytta temperaturdata frå Stryneelva og korrigere med ein faktor som uttrykkjer skilnadene mellom desse elvane (for åra 1993-1995 finst det temperaturdata frå begge elvane). Tilsvarande er vasstemperaturen i Oselva i 1997 estimert ved å nytte temperaturdata frå Etneelva.

I dei tilfelle der vi har gjort opp materialet og aldersbestemt fisken vert presmolt rekna som:

- 1+ som er 10 cm og større
- 2+ som er 11 cm og større
- 3+ og eldre som er 12 cm og større

All laks er inkludert, medan aure over 16 cm er rekna som stasjonær og er ikkje inkludert.

I materialet som er innsamla i 1996 og 1997 er all fisk aldersbestemt. For materialet frå tidlegare år har vi brukt lengdefordelinga for desse til å estimere presmoltgrenser dersom det er aldersbestemt fisk andre år i same elva. Dette er gjort for Etneelva (-91/-95), Oselva (-91/-93/-94/-95), Haugsdalselva (-95), Flåm (-93/-94), og Lona (-95). I Granvin selva er det ikkje aldersbestemt materiale, men her vert all fisk over 10 cm rekna som presmolt. Aldersanalysene av fisk frå Etneelva, Oselva og Lona viste at all fisk > 10 cm var presmolt og Granvin selva har om lag same temperatur som desse.

TABELL 1. Gjennomsnittleg vassføring (m^3/s) og temperatur ($^{\circ}C$) i mai-juli og antal elektrofiskestasjonar i 14 vassdrag på Vestlandet. Vassføringa i Granvinselva, Loneelva, Haugsdalselva, Haugsdalselva og Lona er utrekna på grunnlag av nedbørfelt og NVE sitt avrenningskart. Vassføringa i Haugsdalselva og Lona i 1996 er utrekna på grunnlag av vassføringsendringane i Oselva frå 1995 til 1996. Data om laks (L) og aure (A) er oppgjevne som gjennomsnittleg fangst i antal, biomasse og antal presmolt per stasjon ($\text{á } 100 m^2$). Gjennomsnittleg smoltalder er utrekna med utgangspunkt i alder og lengdegrenser. 0+ lengde refererer til lengde om hausten ved avslutta vekstsesong.

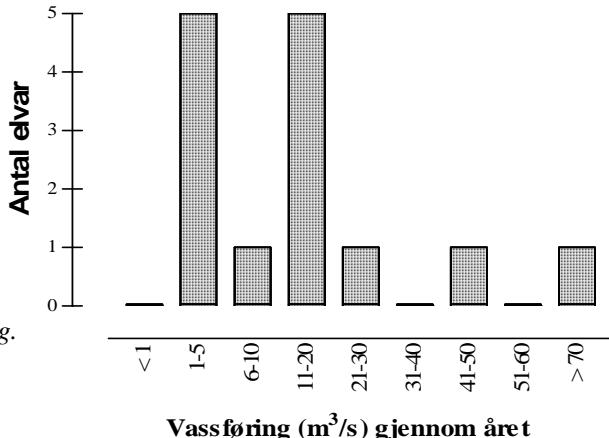
Elv	År	Vassf.	Temp.	Ant. st.	Antal fanga			Biomasse, gram			Antal presmolt			Smoltalder		Lengd, 0+		
					L	A	Tot.	L	A	Tot.	L	A	Tot.	L	A	L	A	
Etneelva	1991	13,4	11,4	5	16,0	4,4	20,4	130	31	161	4,8	0,8	5,6			55	64	
	1995	23,6	10,4	3	34,3	12,0	46,3	323	81	404	13,7	3,0	16,7					
	1997	15,3	11,9	9	19,3	2,9	22,2	146	34	179	10,3	2,5	12,8	2,5	2,1	57	67	
Granvinselva	1991	4,3		5	72,2	23,2	95,4	498	191	689	16,6	4,2	20,8					
	1993	4,3		4	45,3	19,5	64,8	373	119	492	15,0	4,3	19,3					
Oselva	1991	3,3	13,9	6	41,7	14,8	56,5	492	138	631	22,5	3,5	26,0			65	66	
	1993	2,3	14,9	6	37,8	16,0	53,8	425	156	581	16,8	4,3	21,1			70	69	
	1994	4,7	12,1	6	25,5	18,5	44,0	338	136	473	15,8	3,5	19,3			61	67	
	1995	4,5	13,7	6	31,2	14,6	45,8	352	213	565	12,3	4,8	17,1					
	1996	3,0	12,2	6	34,2	12,8	47,0	231	98	329	11,3	3,0	14,3	2,1	2,1	60	66	
	1997	1,6	15,4	6	39,8	28,7	68,5	294	184	478	12,8	4,5	17,3	2,2	2,1	56	56	
Vosso	1991	100,3	8,4	6	68,0	10,8	78,8	209	53	262	4,6	1,3	5,9					
	1992	195,2	8,6	14	93,9	13,9	107,8	283	37	321	6,0	0,8	6,8			43		
	1993	184,5	8,0	12	71,1	11,3	82,3	194	35	229	3,8	0,5	4,3			44		
	1996	72,2	7,8	8	42,9	7,9	50,8	257	33	289	8,3	0,5	8,8	3,1	2,6	52	59	
	1997	164,5		9	42,7	9,4	52,1	235	27	262	6,9	0,4	7,3	2,7	2,0	53	55	
Haugsdalselva	1995	4,5		5	0	46,0	46,0	0	355	355	0	8,2	8,2	-	-	-	51	
	1996	3,0		5	0	35,4	35,4	0	293	293	0	7,2	7,2	-	3,1	-	53	
	1997	4,5	11,1	6	0	30,5	30,5	0	183	183	0	5,5	5,5	-	3,0	-	64	
Loneelva	1991	2,4		4	107,5	32,8	140,3	1100	933	2034	42,7	13,6	56,3					
Flåmselva	1993	41,0		9	24,3	23,4	47,8	167	160	327	5,7	3,8	9,5			35	43	
	1994	44,2		9	26,4	23,9	50,3	174	174	348	3,6	5,4	9,0			36		
	1996	30,4	7,8	5	19,4	48,2	67,6	95	451	546	2,0	9,4	11,4	3,8	3,7	44	51	
Gaula	1995	87,5	9,5	8	21,0	49,4	70,4	149	324	473	4,6	8,3	12,9	2,9	2,2	51	55	
	1996	45,5	9,5	7	91,4	27,1	118,6	454	225	679	16,1	6,9	23,0	2,4	2,2	54	59	
Nausta	1995	36,8		10	16,2	17,2	33,4	149	257	406	5,8	7,2	13,0	2,9	2,4	51	59	
	1996	16,0		10	34,1	21,0	55,1	238	259	497	9,6	9,2	18,8	2,5	2,3	55	62	
Eidselva	1995	43,3	8,4	8	28,3	7,8	36,0	131	58	189	2,8	1,3	4,1	3,5	2,2	47	58	
	1996	21,4	7,1	5	47,8	19,0	66,8	212	141	353	6,4	5,0	11,4	3,2	2,1	47	62	
Oldenelva	1995	26,5		4	45,8	65,8	111,5	215	233	448	3,3	4,8	8,1	3,2	2,7	49	50	
	1996	18,9		4	73,5	69,0	142,5	379	514	893	6,5	13,8	20,3	3,3	2,5	49	58	
Aurlandselva	1995	34,4	5,8	6	12,3	46,7	59,0	161	302	463	4,5	5,7	10,2	5,0	3,8	42	44	
	1996	32,6	5,4	6	6,3	59,3	65,7	76	425	501	2,0	10,8	12,8	5,1	3,2	47	51	
	1997	37,1	6,1	6	10,7	51,5	62,2	86	422	508	2,7	12,0	14,7	4,0	3,1	45	50	
Vassbygdelva	1995			3	1,0	67,7	68,7	21	571	592	1,0	13,3	14,3	4,3	3,5	-	54	
	1996			7,5	6	6,7	50,7	57,3	124	661	785	3,8	14,8	18,6	5,1	3,5	-	57
	1997			7,4	6	3,5	53,7	57,2	59	924	983	3,2	26,0	29,2	3,2	2,9	-	61
Lona	1995	0,9		4	3,3	88,0	91,3	35	1154	1188	2,0	29,8	31,8			49	57	
	1996	0,6		4	9,3	87,0	96,3	47	932	979	1,5	31,0	32,5	2,7	2,5	44	51	

FIGUR 1. Lokalisering av dei 14 vassdraga i Sogn og Fjordane og Hordaland.

RESULTAT

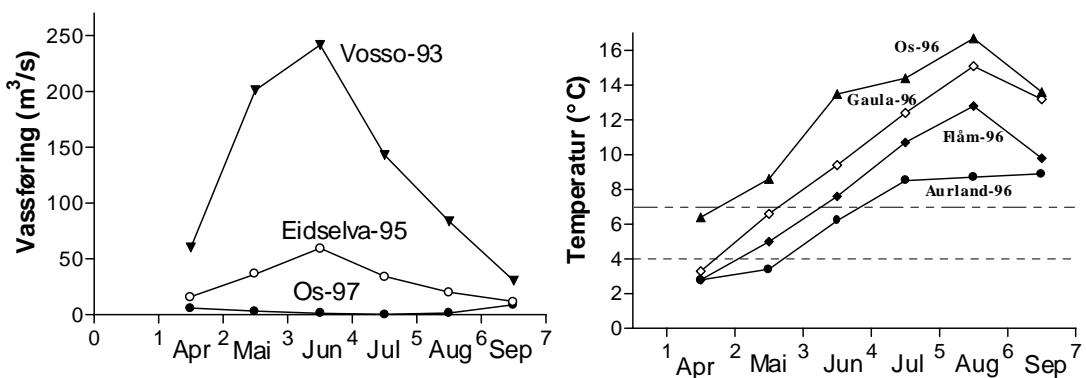
Variasjon i vassføring og temperatur

Gjennomsnittleg vassføring gjennom året varierte fra $1,7 \text{ m}^3/\text{s}$ i Lona i Sogn og Fjordane til $76\text{m}^3/\text{s}$ i Vosso i Hordaland (**figur 2**).



FIGUR 2. Fordeling av dei 14 elvane som er med i undersøkinga i høve til vassføring.

I denne undersøkinga har vi lagt hovudvekta på vassføring og temperatur i perioden mai-juli, og den store skilnaden mellom elvane i denne perioden er illustrert i **figur 3**. Vosso er den elva som har høgast vassføring, medan Oselva illustrerer ei av elvane med lågast og Eidselva ei av dei med middels vassføring i mai-juli. For å illustrere variasjonen i temperatur har vi inkludert Aurlandselva, som den kaldaste, men som er sterkt regulert, og nabaelva i Flåm er difor også teken med. Gaula i Sunnfjord er ei middels varm elv og Oselva ved Bergen er den varmaste elva av dei med kontinuerleg temperaturmåling.

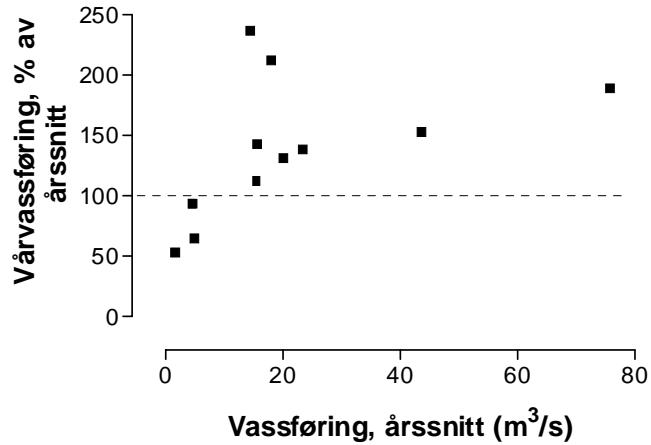


FIGUR 3. Gjennomsnittleg månadsvassføring (venstre) og temperatur (høgre) i månadene april til september i elvar som representerer høvesvis minimum, maksimum og middels verdiar av dei elvane som er med i denne undersøkinga. Dei stipla linjene representerer nedre veksttemperatur for høvesvis laks (7°C) og aure (4°C) (Jensen 1996). Aurlandselva er sterkt regulert.

I dei store vassdraga med høgliggende nedbørfelt startar snøsmeltinga i mai og gjev høg vassføring til langt ut i juli. Vassføringa avtek igjen i august og september. I perioden med mykje smeltevatn held temperaturen seg låg lenge utover våren, og kjem i dei kaldaste vassdraga ikkje over nedre veksttemperatur for laks før i slutten av juni. I dei fleste vassdraga kjem temperaturen allereie i april

eller tidleg i mai over 4°C. I dei mindre kystvassdraga er det meste av snøsmeltinga over allereie i april, og vassføringa er normalt låg frå mai og fram til september, med unntak av i regnversperiodar som kan førekome relativt ofte på Vestlandet om sommaren. I desse vassdraga følgjer elvetemperaturen stort sett temperaturen i lufta.

FIGUR 4. Gjennomsnittleg vassføring i mai-juli uttrykt som prosent av årleg gjennomsnittsvassføring i vassdrag på Vestlandet.

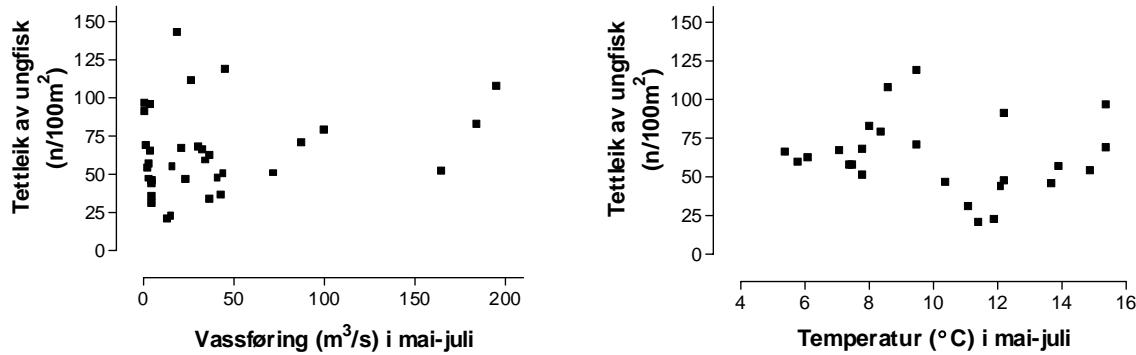


Fordelinga av vassføringa gjennom året er ulik i ulike typar vassdrag. I dei minste vassdraga er vassføringa om våren lågare enn gjennomsnittet for året, medan vassføringa er størst om våren i middels og store vassdrag på grunn av snøsmelting. Flåmselva og Aurlandselva utmerker seg med svært høg vassføring om våren. I dette området kjem mykje av årsnedbøren som snø som smeltar i mai - juli (**figur 4**).

Med omsyn til temperaturvariasjon representerer dei undersøkte vassdraga mesteparten av det temperaturspekter ein finn i norske vassdrag, medan vassføringa ikkje kjem opp mot dei største vassdraga i landet. Vasskvaliteten kan vere dårlig i tre av vassdraga (Haugsdal, Lona og kanskje Gaula), med periodevis låg pH og mykje labil aluminium. Det er svært sannsynleg at dårlig vasskvalitet er årsaka til at det ikkje er laks i Haugdalselva.

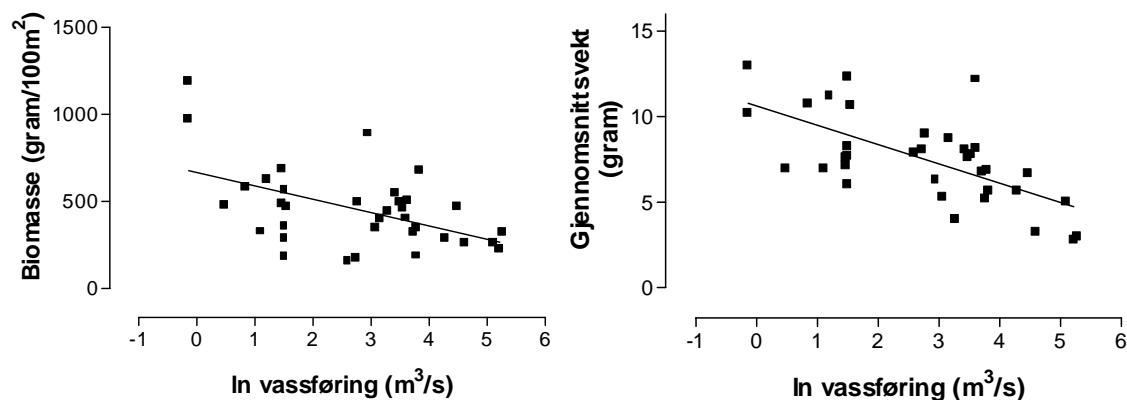
Tettleik, biomasse og storleik av ungfisk i høve til vassføring og temperatur

Total tettleik av fiskeungar (laks + aure) varierte mellom elvar frå 20,4 til 142,5 per 100 m² (gjennomsnittleg 62 per 100 m²), men var ikkje signifikant korrelert til vårvassføring eller vårtemperatur, eller til ein kombinasjon av desse faktorane (**figur 5**).



FIGUR 5. Årleg gjennomsnittleg tettleik av ungfisk (laks + aure) per 100 m² i elvar på Vestlandet i høve til vårvassføring (venstre) og vårtemperatur (høgre). Temperaturmessig varer våren til langt ut i juli i dei kaldaste vassdraga medan det er sommar i slutten av mai i dei varmaste.

Total fiskebiomasse varierte mellom elvar fra 248 til 1083 gram per 100 m², gjennomsnittleg 467 gram. Fiskebiomassen avtok med aukande vårvassføring (lineær regresjon, gjennomsnittleg biomasse mot vassføring: $y = 667.7 - 76.6 \ln x$, $r^2=0.255$, $p=0.002$) (figur 6).



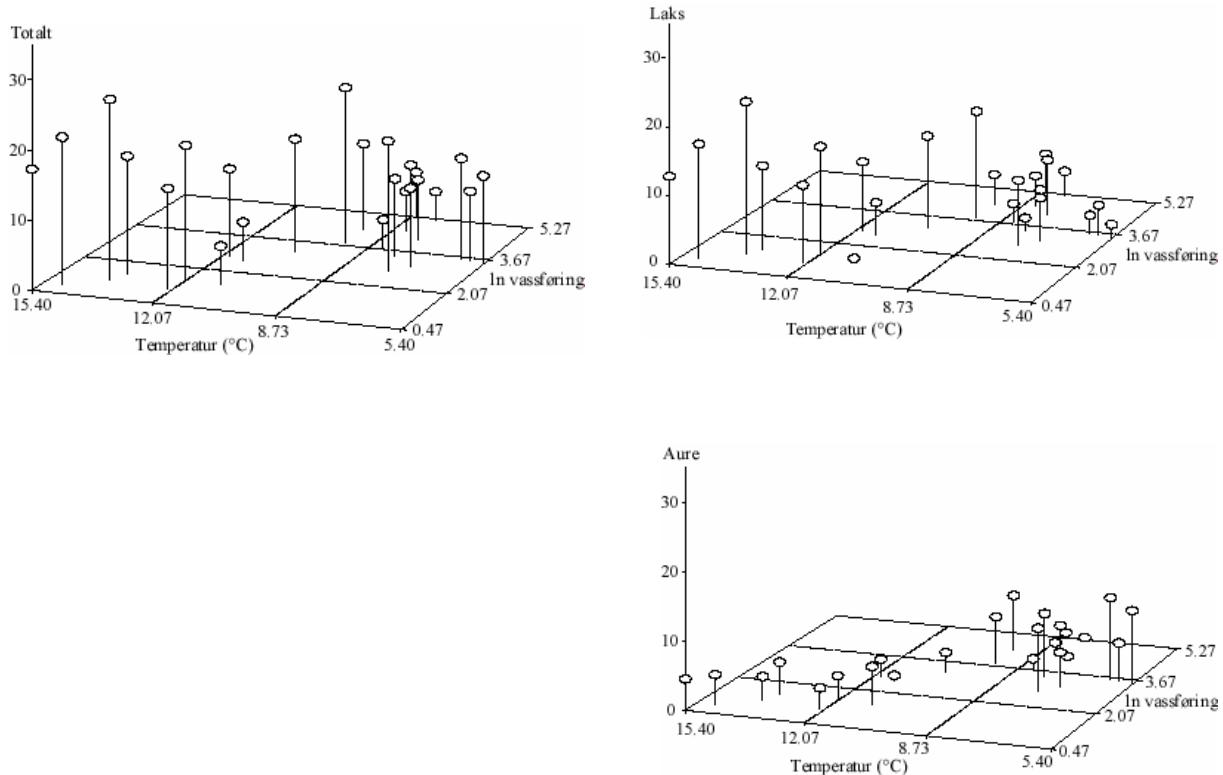
FIGUR 6. Gjennomsnittleg biomasse per 100m² av ungfisk (laks+aure) (venstre) og gjennomsnittsvekt (høgre) i høve til gjennomsnittleg vårvassføring i mai-juli i elvar på Vestlandet. Dei fleste av elvane er representert med 2 eller fleire årssett med data.

Gjennomsnittsvekta på fiskeungane varierte mellom elvar fra 2,8 til 13,0 gram, total gjennomsnittsvekt var 8,0 gram for alle elvane samla. Fiskeungane var størst i dei minste vassdraga og vekta avtok med aukande vårvassføring (lineær regresjon, gjennomsnittsvekt mot vårvassføring: $y = 10.62 - 1.13 \ln x$, $r^2=0.433$, $p<0.001$) (figur 6).

Tettleik av presmolt i høve til vassføring og temperatur

I dei undersøkte elvane er det ein svært nær samanheng mellom vårtemperatur og vårvassføring. Dei små vassdraga er varme om våren og dei middels og større vassdraga er vårkalte. Denne fordelinga er typisk for Vestlandsvassdrag, og det er totalt sett berre eit fåtal vassdrag som fell utanom desse hovudkategoriane. Denne fordelinga gjer også at det er vanskeleg statistisk å skilje effektane av temperatur og vassføring på tettleik av presmolt.

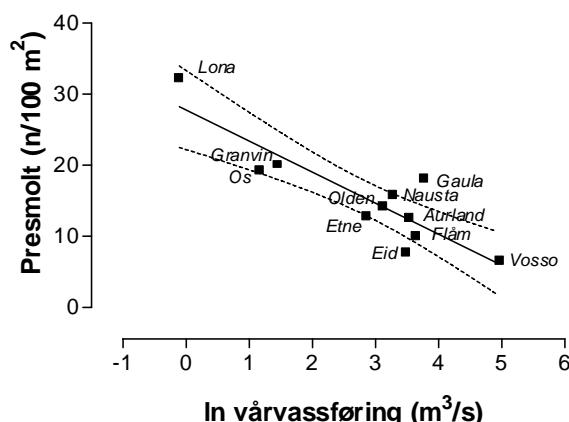
Total tettleik av presmolt var ikkje korrelert til temperatur i den grad temperaturen kan skiljast frå vassføring (figur 7). Tettleiken av presmolt laks auka med aukande sommartemperatur, medan tettleik av presmolt aure avtok om lag tilsvarande med aukande temperatur. Høg tettleik av presmolt aure i kalde elvar og låg tettleik i varme elvar kan ikkje vere ein temperatureffekt, men må skuldast at auren blir utkonkurrert av laksen ved høge temperaturar, medan laksen er konkurransesvak ved låge temperaturar. Det siste er truleg ikkje eit resultat av direkte konkurranse, men heller at laksen har fisiologiske avgrensingar ved låge temperaturar. Det er sannsynleg at rekrutteringa av laks i svært vårkalte vassdrag blir avgjort i den første fasen (2-3 veker) etter at yngelen kjem opp av grusen. Dersom yngelen overlever denne fasen vil overlevinga seinare sannsynlegvis ikkje vere avgrensa av temperaturen.



FIGUR 7. Gjennomsnittleg fangst (antal) av presmolt laks, aure og totalt per 100 m^2 plotta mot gjennomsnittleg vårt temperatur og den naturlege logaritmen til vårvassføring (gjennomsnittet for mai, juni og juli). Kvart punkt representerer eit år, og fleire elvar er representert med fleire års data.

Konkurranseutfallet mellom artane i dei kalde vassdraga kan dermed bli avgjort av fysiologisk betinga overleving i ein svært kort periode etter at laksungane kjem opp av grusen. Det er også grunnlag i datasetta til å konkludere at laksen er ein overlegen konkurrent i høve til aure ved direkte konkurranse. Sidan berre svært små skilnader i temperatur innan eit snevert intervall kan gje store utslag på overlevinga til laks, er det også sannsynleg at rekrutteringa i desse vassdraga kan variere ein del mellom år.

Dersom ein reknar at temperaturen ikkje er avgjerande for total tettleik av presmolt, kan ein evaluere samanhanga mellom tettleik av presmolt mot vårvassføring. Den totale tettleiken av presmolt (laks + aure) avtok signifikant i høve til ln transformert vårvassføring (lineær regresjon, $y = 27.77 - 4.37 \ln x$, $r^2=0.776$, $p<0.001$, $n=11$). Samla tettleik av presmolt laks og aure varierte mellom elvar frå 6,6 til 32,2 per 100 m^2 , totalt gjennomsnitt for alle elvane var 14,9 per 100 m^2 (figur 8).

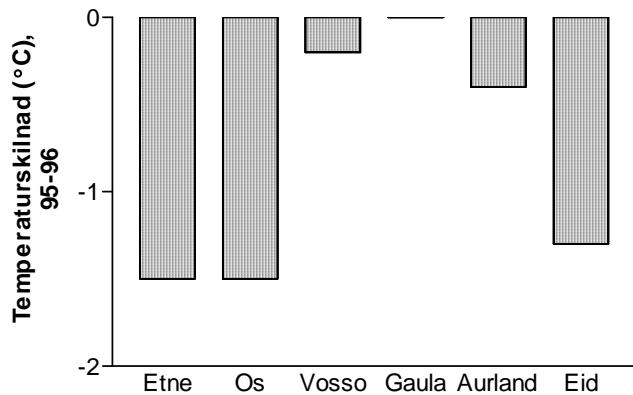


FIGUR 8. Gjennomsnittleg tettleik av presmolt (laks + aure) (antal per 100 m^2) i høve til vårvassføring i vassdrag på Vestlandet. Kvart punkt representerer snittet av 2 eller fleire års datasett. Stipla linjer representerer 95% konfidensintervall.

Endring i presmolt-tettleik som effekt av endringar i vassføring innan vassdrag

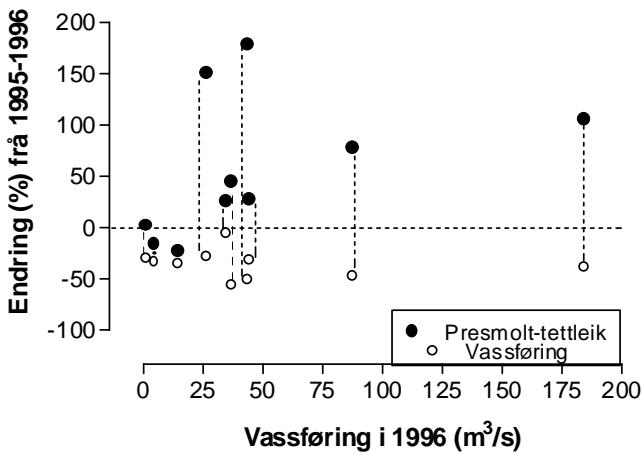
Vi reknar at vassføring, temperatur og vasskvalitet om våren er dei viktigaste faktorane som påverkar tettleiken av presmolt. Vasstemperatur er nær korrelert til vassføring og for å sannsynleggjere effekten av vassføring på tettleik av presmolt har vi sett på mellomårsvariasjon innan elvar der vi kan kontrollere eller eliminere temperatureffekten.

Det er data på temperatur, vassføring og fisk frå 6 vassdrag både i 1995 og 1996 (i Vosso frå 1993 og 1996). Gjennomsnittstemperaturen i mai-juli var gjennomgående lågare i 1996 enn i 1995. I tre av elvane var gjennomsnittstemperaturen frå 0,0 til 0,4 grader lågare i 1996 enn i 1995, medan temperaturen var frå 1,3 – 1,5 grader lågare i dei tre andre (**figur 9**).



FIGUR 9. Skilnad i gjennomsnittstemperatur (°C) frå 1995 til 1996 i seks elvar på Vestlandet (i Vosso frå 1993 til 1996).

I 1996 var vassføringa i ti elvar gjennomsnittleg 33 % lågare enn i 1995, medan presmolt-tettleiken auka med 57 % i gjennomsnitt. I dei tre minste elvane med vassføring under 15 m³/s var tettleiken av presmolt lågare i 1996 enn i 1995 (**figur 10**). I dei elvane der vassføringa i 1996 var høgare enn 25 m³/s var det ein tydeleg auke i tettleiken av presmolt. Auken var svært stor i Oldenelva og Eidselva i Nordfjord, der laks auka med om lag 100% og auren med nær 200%.

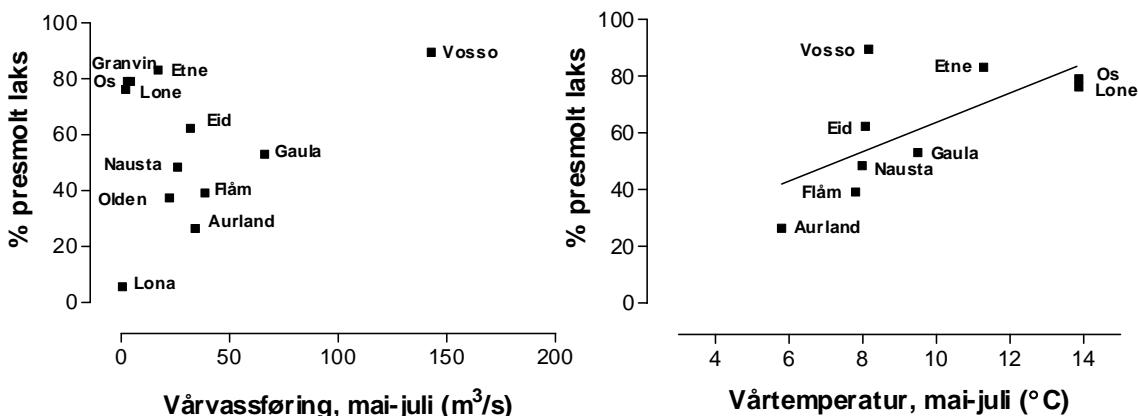


FIGUR 10. Endring (%) i presmolt-tettleik og vassføring frå 1995 til 1996 i høve til gjennomsnittleg vassføring i perioden mai-juli i 1996.

Dersom ein held Olden og Eidselva utanfor, var det ein klar prosentvis auke i presmolt-tettleik med aukande storleik på elvane uttrykt som gjennomsnittleg vassføring i perioden mai-juli i 1996 (lineær regresjon, $r^2 = 0.820$, $p=0.002$, $n=8$). Responsen i presmolt-tettleik på redusert vassføring var negativ i dei minste vassdraga, men positiv i dei middels og større vassdraga. Vi konkluderer at vassføringa er avgjerande for total tettleik av presmolt, medan temperaturen har liten effekt.

Andel presmolt laks i høve til vassføring og temperatur

Andelen premolt laks var over 79 % i dei minste og største elvane, og dette indikerer at laks er ein sterk konkurrent til aure ved dei vassføringane som er inkludert i denne undersøkinga. Unntaket er Lona (vassføring 0,9 m³/s), der den låge andelen laks kan skuldast dårleg vasskvalitet på 1980-talet, men ein kan ikkje utelate at auren er konkurransesterk i svært små elvar og bekker (**figur 11**). Aure er ein sterk konkurrent til laks når vårtemperaturen er svært låg og det var ein signifikant auke i andel presmolt laks i høve til vårtemperatur (lineær regresjon, $r^2 = 0.458$, $p=0.048$, $n=9$). I elvane med høg andel presmolt laks (>75 %) var andelen laks svært stabil der vi har 3 eller fleire år med data. I Oselva var variasjonskoeffisienten 6,1 % ($n=6$), i Vosso 6,8 % ($n=5$) og i Etne 2,7 % ($n=3$).



FIGUR 11. Gjennomsnittleg andel presmolt laks (%) av totalt antal presmolt i høve til gjennomsnittleg vårvassføring (venstre) og vårtemperatur (høgre) i elvar på Vestlandet. Kvart punkt representerer gjennomsnittet for to eller fleire år med unntak av Loneelva (eitt år).

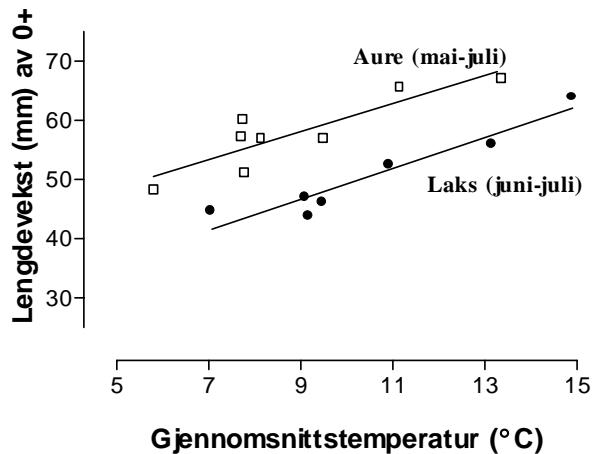
Andelen presmolt laks var låg i elvar med gjennomsnittleg vårtemperatur under ca 8 °C, og høg i elvane med høgare temperatur. Unntaket er Gaula der temperaturen skulle tilseie høgare andel laks. Her var andelen 36% i 1995 og 70% i 1996, altså stor skilnad mellom år. Dette kan skuldast at vasskvaliteten har betra seg i elva. Også i Flåmselva og Aurlandselva var det relativt stor variasjon i andel laks over tre år, med variasjonskoeffisientar på 44,1 % og 49,2 %, men i desse elvane er det mest sannsynleg ein temperatureffekt. I Nausta, Eidselva og Oldenelva var det liten skilnad i andel presmolt laks mellom år (**tabell 1**). For desse elvane har vi berre to år med data og varisjonskoeffisienten kan difor ikkje reknast ut.

Vekst av årsyngel i høve til vårtemperatur

Veksten den første sommaren er temperaturavhengig, både for laks og aure (Saltveit 1995, Jensen 1996b). Differansen mellom optimal veksttemperatur for fisken og aktuell temperatur i elva er størst tidleg på sommaren, og i denne perioden er det også størst skilnad i temperatur mellom elvar. Aureungane kjem opp av grusen i slutten av april eller tidleg i mai i mange elvar, medan laksungane kjem opp av grusen først i juni og i nokre elvar tidleg i juli (Jensen m.fl. 1991). Vi har difor samanhalden lengda til 0+ aure med gjennomsnittstemperaturen i mai-juli for aure og for 0+ laks med temperaturen i juni-juli.

Veksten i mai-juli er avhengig av temperaturen i heile perioden, slik at lengda i høve til julitemperatur også er avhengig av temperaturen dei føregående månadene. Bruken av gjennomsnittstemperatur gjev ei relativt grov tilnærming til samanhanga mellom vekst og vårtemperatur, men kan ha praktisk nytte.

FIGUR 12. Gjennomsnittslengde ved avslutta vekstssesong for 0+ laks i høve til gjennomsnittstemperatur i juni-juli og 0+ aure i høve til gjennomsnittstemperatur i mai-juli. Gjennomsnittsverdiane for kvar elv for alle år det finst datasett (fisk og temperatur).

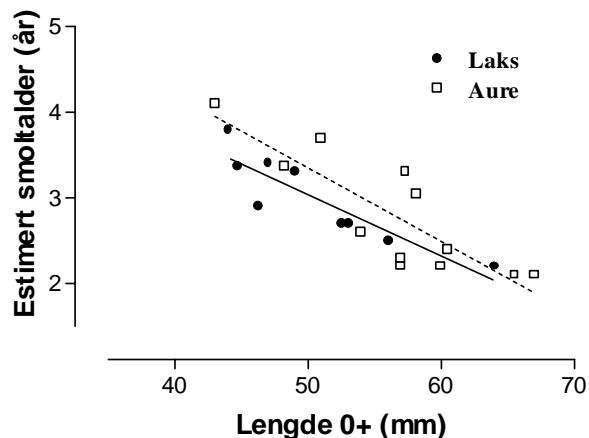


Lengdeveksten til årsyngel av laks var sterkt korrelert til gjennomsnittstemperaturen i juni-juli (lineær regresjon, $y=2.60x+23.26$, $r^2=0.912$, $p<0.001$, $n=7$). For aure var samanhanga ikkje så eintydig kopla til gjennomsnittstemperaturen i mai-juli (lineær regresjon, $y=2.37x+36.81$, $r^2=0.772$, $p<0.005$, $n=8$), men det er likevel ein god samanhang (**figur 12**). Temperaturtilhøva i månadene mai-juli predikerer dermed relativt nøyaktig veksten til årsyngelen.

Det er ingen skilnad i hellingsvinkelen på linjene som uttrykkjer høvet mellom lengd og temperatur for laks og aure. Dette illustrerer at laks- og aureungane veks like raskt ved same temperatur. Skilnaden i lengd etter første vekstssesongen skuldast den ekstra veksten aureungane får i mai-juni då lakseungane enno held seg nede i grusen.

Lengda til 0+ er godt korrelert til temperatur og uttrykkjer dermed skilnaden i temperaturtilhøve mellom elvane, innan elvar varierer temperaturen relativt lite mellom år. Med dette utgangspunktet har vi analysert samanhanga mellom 0+ lengde og estimert smoltalder.

FIGUR 13. Estimert smoltalder som funksjon av lengda på 0+ etter avslutta vekstssesong for laks (heiltrekt linje) og aure (stipla linje).



Lengda på 0+ laks var ein god prediktor for den smoltalderen som er estimert ut frå alder- og lengdegrenser. For laks var samanhangen ved lineær regresjon uttrykt ved: $y = 6.662 - 0.072x$, $r^2=0.804$, $p=0.001$, $n=9$ og for aure: $y = 7.641 - 0.086x$, $r^2=0.711$, $p<0.001$, $n=12$. Regresjonslinjene for dei to artane ligg nær kvarandre og har om lag same helling, men med ein svak tendens til konvergens i dei varme elvane der fisken veks raskt (**figur 13**).

Resultatet er ikkje overraskande. Veksten det første året er temperaturavhengig, og veksten dei etterfølgjande åra avspeglar også temperaturtilhøva i vassdraget. Sidan lengda på 0+ er målt på andre årsklassar enn presmolten, uttrykkjer samanhengen at det er liten skilnad i vårtemperatur mellom år innan vassdrag.

DISKUSJON

Tettleik av presmolt

Datasetta på tettleik av ungfisk som er med i denne samanstillinga er innsamla om hausten ved låg vassføring og kan difor samanliknast. Total tettleik av presmolt (laks + aure) avtok signifikant med aukande vårvassføring. Per areal er dermed smoltproduksjonen høgare i små vassdrag enn i store, vassrike vassdrag.

Elvane som er med i undersøkinga skil seg i to hovudkategoriar. Den eine kategorien er vårvarme elvar med gjennomsnittleg temperatur frå 10 til 15 °C i mai-juli og låg vårvassføring (1 - 10 m³/s). Den andre kategorien er våkalde elvar med gjennomsnittleg temperatur frå 5 til 10 °C i mai-juli og høg vårvassføring (15 - 200 m³/s). Det er berre få vassdrag på Vestlandet som ikkje kjem inn under ein av desse hovudkategoriane. Sidan vårtemperatur og vårvassføring samvarierer i stor grad, er det statistisk vanskeleg å skilje effektane av desse faktorane på tettleiken av presmolt. Våren 1996 var det litt lågare temperatur og klart lågare vassføring i elvane på Vestlandet samanlikna med i 1995. Sjølv om temperaturen var lågare i 1996, var det ein klar auke (gjennomsnittleg 58 %) i total tettleik av presmolt i 1996 samanlikna med året før. Det blir difor konkludert med at det var reduksjonen i vassføring som førte til auken i tettleik av presmolt. Temperaturen synest generelt å ha lite å seie for total tettleik av presmolt, men kan vere avgjerande for tettleik av laks i våkalde vassdrag. I dei minste vassdraga var det ein reduksjon i tettleik av presmolt frå 1995 til 1996. Det er anteke at i desse små vassdraga er vassføringa optimal eit normalår, medan ein reduksjon i vassføring medfører habitatkompresjon og ein reduksjon i oppvekstarealet.

Det var dominans av presmolt laks både i små og store elvar, men mest presmolt aure i dei våkalde elvane. Resultata blir tolka dit at laksen er ein overlegen konkurrent til aure, sjølv ved låg vassføring, men blir utkonkurrert av aure ved låge vårtemperaturar. Det siste er mest sannsynleg eit resultat av fysiologiske avgrensingar for laks (Jensen 1996) og ikkje eit resultat av direkte konkurranse.

Høg tettleik av presmolt i vårvarme, små elvar og lågare tettleik i dei store elvane er i samsvar med resultat frå undersøkingar i andre norske vassdrag. Kvassheimsåna på Jæren har ei årleg gjennomsnittleg vassføring på 1 m³/s, og der vart det målt ein gjennomsnittleg tettleik på 51 stk. 1+ laks og 2,8 stk. 1+ aure per 100 m², totalt 53,8, i perioden 1979 til 1983 (Bergheim og Hesthagen 1990). Smoltalderen er om lag to år for begge artane, og desse tala kan dermed samanliknast med presmolt tettleik. Verdiane i Kvassheimsåna låg på nivå med Loneelva i Hordaland i 1991 (middelvassføring 2,4 m³/s) der det vart målt ein total presmolt-tettleik på 56 per 100 m² i 1991. Frå Imsa på Jæren vandra det

ut gjennomsnittleg ca 15 laksesmolt per 100 m² over ein 20 års periode. Denne elva blir tidleg varm om våren og har ei gjennomsnittleg vassføring gjennom året på 5,1 m³/s (Hansen m.fl. 1996). Smoltproduksjonen i Imsa ligg på nivå med registrert tettleik av presmolt laks i Oselva. Begge elvane er vårvarme, har om lag same vassføring og det er lite aure i høve til laks (**tabell 1**).

I den vassrike Orkla i Sør-Trøndelag vart gjennomsnittleg tettleik av laksesmolt, basert på merkegjenfangst, estimert til mellom 4 og 8 per 100 m² i perioden 1984 til 1995, og også i denne elva er det lite aure (Hvidsten og Johnsen 1996). Produksjonen av smolt i Orkla ligg på nivå med presmolt-tettleik i Vosso og Gaula, som er dei mest vassrike og største elvane som er med i denne undersøkinga. Våre tal for presmolt-tettleik og dei refererte tala for smoltproduksjon ligg i det intervallet som er rapportert frå britiske og canadiske elvar der laksefisk er dominerande fiskeartar (Gibson 1993, Lacroix & Korman 1996).

Laks- og aureungars bruk av elvehabitata gjennom året i høve til substratttype, vassdjup og vasshastigkeit er grundig studert (oppsummert av Heggenes 1995). Eit gjennomgåande resultat frå desse studiane er at arealet med gunstig habitat avtek når vassføringa aukar over ei viss grense. Den viktigaste faktoren som gjer høge vassføringar ugunstige er den høge vasshastigheita (Heggenes og Dokk 1995). Habitatbruken i høve til vasshastigkeit følgjer ei optimalitetskurve, men kurva varierer med fiskelengd, fiskeart og temperatur. Modellar basert på undersøkingar i Suldalslågen viste at arealet med gunstig habitat var tilnærma konstant i intervallet 12 (minstevassføring) til 30 m³/sekund. Vidare auke i vassføringa opp til 120 m³/sekund førte ikkje til vesentleg reduksjon i arealet med gunstig habitat, men høgare vassføringar enn dette førte til eintydig därlegare habitattilhøve om sommaren. Modellsimuleringar viste at kombinasjonen låg temperatur (<8 °C) og høg vassføring var spesielt uheldig, og i denne elva er det låge temperaturar i den viktigaste vekstperioden (mai-juli) (Heggenes og Dokk 1995). Andre elvar vil ha andre terskelverdiar for kva som er gunstig eller ugunstig vassføring, men det generelle mønsteret er at det er stort areal med gunstig habitat ved låge vassføringar.

I fleire av elvane som er med i denne undersøkinga er vassføringa tidleg på sommaren ofte langt over 30 m³/s og samtidig er temperaturen relativt låg. I fire av dei 14 elvane var gjennomsnittleg temperatur under 8 °C i juni, og i Vosso låg gjennomsnittleg vassføring i mai-juli mellom 72 og 195 m³/s i åra 1991 - 1997. I desse elvane er normalt 80-90 % av elvesenga vassdekt når vassføringa ligg på 5-10 % av gjennomsnittleg sommarvassføring. Når vassføringa stig utover dette, og heile elvearealet blir vassdekt, kan ein rekne at nytt vassdekt areal med gunstig vasshastigkeit aukar mindre enn auken i areal med ugunstig habitat, altså ein netto reduksjon i arealet med gunstig habitat. Ut frå dette skal ein forvente ein lågare produksjon av fisk (smolt) per areal i store, vassrike elvar enn i mindre elvar med låg sommarvassføring. Den største skilnaden mellom små og store vassdrag i førekomst av gunstig habitat er i perioden mai-juli. I denne perioden er det stor skilnad mellom vassdraga i vassføring og temperatur, seinare på året er skilnaden langt mindre. I høve til total tettleik av fisk er det meir vatn i dei store vassdraga om vinteren enn i dei små. Minstevassføring kan dermed ikkje forklare skilnaden i tettleik mellom elvar og er difor ikkje vurdert i denne samanheng .

Konkurranse mellom laks og aure

Andelen presmolt laks var høgare enn 79 % i fire elvar og varierte her lite mellom år. I seks andre elvar med middels vassføring, men med låg junitemperatur, låg andelen laks i intervallet 25-60 %. I dei resterande fire elvane låg andelen laks mellom 0 og 50 %, og desse elvane er vårvarme og med varierande vassføring frå låg til middels (0,9 – 88 m³/s). Temperaturen tilseier at andelen laks burde vere høgare i desse elvane, og forklaringa på den låge andelen laks er sannsynlegvis periodevis eller tidlegare därleg vasskvalitet. Eit fellestrekks for elvane med låg andel presmolt laks er at andelen laks

kan variere mykje mellom år. Temperaturområdet som er marginalt for laks er snevert, og berre små skilnader mellom år kan gje store utslag, som i Aurlandselva (Sægrov m.fl. 1998). I desse vassdraga er det sannsynleg at det er temperaturen for yngel i den første fasen etter at han kjem opp av grusen som er avgjerande. Tilsvarande kan berre små endringar i pH og konsentrasjon av labil aluminium i visse intervall gje store utslag på overlevinga til laks. Når vi registrerer tettleiken av presmolt, har den levd i to til fire år, og kan ha blitt utsett for fleire episodar med dårlig vasskvalitet.

Den generelle dominansen av presmolt laks var eit uventa resultat. Det er vanleg å rekne at auren er konkurransemessig overlegen i høve til laks under låge vasshastigheiter der oppvekstvilkåra er optimale for begge artane, og at laksen blir pressa ut i meir straumrike habitat der den på grunn av spesifikke morfologiske trekk som større brystfinnar, har eit fortrinn i høve til auren (Heggenes 1995). Aurens konkurransesfortrinn i høve til laks er baserte på åtferdsstudiar og habitatfordeling. Dei kan difor ikkje direkte samanliknast med våre resultat på bestandsnivå. Presmolt-tettleik uttrykkjer resultatet av alle interaksjonar og konkurransesituasjonar frå yngel til fisken har nådd smoltstorleik. I denne perioden, som strekkjer seg over fleire år, kan det totale konkurransebiletet vere annleis enn det som blir observert i gjevne situasjonar. I periodar med svært høg vasshastigheit er det vanskeleg å skaffe sikre data om ungfishens habitatfordeling ved observasjon eller andre aktuelle metodar, og ein kan ikkje utelate at det er nettopp i slike situasjonar at konkurransen er sterkest, både mellom og innan artane. Dersom dette er tilfelle, er det ingen reell diskrepans mellom konklusjonane basert på skilnader i åtferd og våre resultat på bestandsnivå. Den klare dominansen av laks uavhengig av vassføring og det at tettleiken av presmolt er avhengig av vårvassføring, kan skuldast sterk inter- og intraspesifikk konkurranse når vassføringa er på sitt høgaste om våren. Dette inneber likevel at det konkurransesfortrinnet laksungane har under desse tilhøva ikkje blir kompenserte for av aureungane i periodar med låg vassføring.

Ein av konklusjonane som blir trekte frå analysene er at når ein eliminerer dei vassdraga der det er lite laks på grunn av låg temperatur, skal ein forvente at premolt laks utgjer over 70% av total presmolt-tettleik i alle vassdrag som har ei vassføring innan det spekteret som er representert. I Lona var andelen laks berre 6 og 5% i 1995 og 1996, og med utgangspunkt i temperatur burde ein forvente dominans av laks i denne elva. I Lona har vasskvaliteten vore dårligare på 1980-talet enn no, og laksestammen var sannsynlegvis utdøydd. Det kan no vere for lite gytelaks til å sikre full rekruttering sjølv om vasskvaliteten er god nok. Feilvandrande villaks og rømd oppdrettslaks har ikkje tilstrekkeleg suksess til å kolonisere elva. Ei alternativ forklaring er at auren er utkonkurrerer laksen på grunn av låg vassføring i denne elva, som har lågast vassføring av dei vi har undersøkt.

I Gaula var andelen presmolt laks 36% i 1995 og 70% i 1996 og gjennomsnittleg smoltalder vart redusert frå 2,9 til 2,4 år. Endringa i tettleik og smoltalder tilseier at overlevinga på eittårig laks var uvanleg høg våren 1996 samanlikna med våren 1995. Den årsklassen som var 0+ i 1995 hadde svært høg overleving. Dette kan skuldast at vassføringa var lågare, men også at vasskvaliteten vart betre i 1996. For aure var det ein svak reduksjon i tettleik, men inga endring i smoltalder.

Lengde på 0+ predikerer smoltalder

Veksten til 0+ laks og aure var nær korrelert til temperaturen i juni-juli og mai-juli, høvesvis, og dette har fleire årsaker. Utviklingsstaða på egg er temperaturavhengig og gyttetidspunktet hos laks er vist å samvariere med temperatur-regimet (Heggberget 1988). Det er sannsynleggjort at gyttetidspunktet er ei tilpassing til det lokale temperaturregimet som sikrar at laksungane har ein leveleg temperatur ($>8^{\circ}\text{C}$) når dei kjem opp av grusen (Jensen m.fl. 1991). Laksungane kjem difor opp av grusen seinare i dei vårvakalde enn i dei vårvarme elvane, og får ein kortare vekstssesong det første året. I dei kaldaste elvane

er tidspunktet for første fødeopptak seint i juni eller tidleg i juli (Jensen m.fl. 1991). Dette gjev seg klart uttrykk i mindre lengde på 0+ etter den første vekstsesongen i dei kalde elvane.

Gjennomsnittslengda av 0+ laks kan brukast som eit uttrykk for veksttilhøva for laksungane i vassdraget. Yngelen treng temperaturar over 8°C for å ta til seg føde og overleve den første perioden etter at han kjem opp av grusen, medan nedre veksttemperatur for eldre lakseungar er rekna til ca 7°C (Jensen m.fl. 1991, Jensen 1996b). Når temperaturen først kjem opp i 7 °C går det normalt mindre enn 10 dagar før han kjem opp i 8 °C. Det er dermed liten skilnad i lengda på vekstsesongen for yngel og eldre lakseungar. Dette er også tilfelle for aure, men ved lågare temperatur (>4 °C). Aureungane kjem opp av grusen i april-mai i dei fleste elvar (Jensen m.fl. 1991, eigne observasjonar).

Lengda på 0+ uttrykkjer dei generelle vekstvilkåra i vassdraget og er ein god prediktor for gjennomsnittleg smoltalder. Smoltalderen er påverka av vekstvilkåra alle åra laksungane oppheld seg i elva før dei går ut som smolt. Den gode prediksjonen ($r^2 > 0,7$) av gjennomsnittleg smoltalder med utgangspunkt i 0+ lengde kan forklarast med at temperaturtilhøva varierer lite mellom år innan vassdrag, i alle høve dei åra det tek for ein laks å bli smolt. Dersom vårtemperaturen er uvanleg høg eit år vil yngelen starte fødeopptaket tidlegare og årsungane blir større enn vanleg. Eldre lakseungar vil også få ein lenger vekstsesong og vekse meir enn normalt. Dermed vil ein høgare andel av laksungane vekse seg opp i smoltstorlek, og gjennomsnittleg smoltalder blir redusert neste år slik 0+-lengda predikerer. I eit uvanleg kaldt år vil 0+ lengda bli mindre og ein lågare andel av kvar årsklasse veks seg opp i smoltstorlek og gjennomsnittleg smoltalder vil auke for neste smoltårgang.

Smoltalder for laks og aure er grovt sett avhengig av veksthastigkeit. Ein smoltårgang består normalt av fleire årsklassar der variasjonen i lengde er mindre enn det variasjonen i alder tilseier. Årsaka til dette er at dei som veks raskast går ut som smolt ved lågast alder og er små, medan dei som veks seinast går ut ved høgast alder, men dei er også størst (L'Abée-Lund m.fl. 1989, Økland m.fl. 1993). Utvandrande laksesmolt kan variere i lengde frå 8 til 19 cm, auresmolten varierer endå meir, men innan vassdrag er variasjonen langt mindre enn dette. Smolten er minst i varme sørnorske elvar og størst i kalde elvar i Nord-Noreg. På Vestlandet er gjennomsnittleg smoltlengd i mange elvar 12-14 cm og vanleg gjennomsnittleg smoltalder er 2,5 til 3,5 år, men kan vere høgare (L'Abée-Lund m.fl. 1989, Økland m.fl. 1993, Jensen 1996a).

Avsluttande kommentarar

Resultata indikerer at lakseungar er konkurransemessig overlegne i høve til aure. I dei vassdraga der det var høgast tettleik av presmolt aure kan dominansen av aure forklarast med fleire årsaker:

- Vårtemperaturen er så låg og marginal at lakseyngelen dei fleste år ikkje overlever den første perioden etter at han kjem opp av grusen, som i Aurland (Jensen m.fl. 1991, Sægrov m.fl. 1998).
- Vasskvaliteten er så dårleg (låg pH og mykje labil aluminium) at berre auren overlever, eller at laksen berre greier seg i deler av vassdraget. Sjølv om vasskvaliteten er blitt betre og på eit nivå som tilseier at laksen bør greie seg, er det for få gytelaks til å byggje opp ein ny stamme. Feilvandrande villaks og rømd oppdrettsslaks kan potensielt kolonisere slike vassdrag, men vantande tilpassing til lokale temperaturtilhøve og andre faktorar kan gjere at koloniseringa er mislukka.
- Fåtalig gytebestand av laks kan gje auren eit konkurransemessig fortrinn.

Den gode samanhangen mellom 0+-lengde og vårtemperatur og i neste omgang mellom 0+-lengd og gjennomsnittleg smoltalder indikerer at veksten til ungfish i elvar i svært stor grad blir bestemt av vasstemperatur. Dette inneber også at faktorar som konkurranse og næringstilgang har lite å seie for

veksthastigkeit. Desse faktorane kan påverke variasjonen i vekst innan årsklassar av arten. Innan ein årsklasse vil dei dominante individua som også tek dei største sjansane i høve til predatorar vekse raskast. Desse individua utset seg for større farar, men gevinsten er auka vekst. Dette kan vere ulikt mellom laksestammar. Det er til dømes vist at årsungar som var avkom etter oppdrettslaks tok større sjansar og vaks betre enn avkom etter stadeigen villaks, både i eksperimentkar og i elva (Einum og Fleming 1997).

LITTERATUR

- Bergheim, A. & T. Hesthagen 1990. Production of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., within different sections of a small enriched Norwegian river. *Journal of Fish Biology* 36: 545-562.
- Bohlin, T., S. Hamrin, T.G. Heggberget, G. Rasmussen & S.J. Saltveit 1989. Electrofishing-Theory and practice with special emphasis on salmonids. *Hydrobiologia* 173, 9-43.
- Borgstrøm, R. & Ø. Skaala 1993. Size-dependent catchability of brown trout and Atlantic salmon parr by electrofishing in a low conductivity stream. *Nordic Journal of Freshwater Research* 68: 14-21.
- Einum, S. & I. A. Fleming. 1997. Genetic divergence and interactions in the wild among native, farmed and hybrid Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 50: 634-651.
- Forseth, T., T.F. Næsje, A.J. Jensen, L. Saksgård & N.A. Hvidsten 1996. Ny forbitappingsventil i Alta kraftverk: betydning for laksebestanden. - NINA Oppdragsmelding 392: 1-26.
- Gibson, R.J. 1993. The Atlantic salmon in fresh water: spawning, rearing and production. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3: 39-73
- Hansen, L.P., B. Jonsson & N. Jonsson 1996. Overvåking av laks fra Imsa og Drammenselva. - NINA Oppdragsmelding 401: 1-28.
- Heggberget, T.G. 1988. Timing of spawning in Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 845-849.
- Heggenes, J. 1995. Habitatvalg og vandringer hos ørret og laks i rennende vann, s 17-28 I: Borgstrøm, R., B. Jonsson & J.H. L'Abée-Lund 1995 (red.). *Ferskvannsfisk. Økologi, kultivering og utnytting*. Norges Forskningsråd, 268 s.
- Heggenes, J. & J.G. Dokk 1995. Habitatvalg til laks- og ørretunger i Suldalslågen. Modellerte konsekvenser av ulike vannføringer. Lakseforsterkningsprosjektet i Suldalslågen. Rapport nr. 9, 55 sider.
- Hvidsten, N.A. & B.O. Johnsen 1996. 4 Orkla, side 20-24 i A. J. Jensen (red.) Overvåking av anadrome laksefisk i utvalgte referansevassdrag. Årsrapport 1995. - NINA Oppdragsmelding 422: 1-51.
- Jensen, A.J., red. 1996a. Overvåking av anadrome laksefisk i utvalgte referansevassdrag. Årsrapport 1995. NINA Oppdragsmelding 422: 1-51.
- Jensen, A.J. 1996b. Temperaturavhengig vekst hos ungfisk av laks og ørret. s 35 - 45 I: Erlandsen, A.H. (red.). *Fiskekonferansen 1996*, ENFO, publikasjon nr. 128.
- Jensen, A.J., B.O. Johnsen & T.G. Heggberget 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: 379-385.

L'Abée-Lund, J.H., B. Jonsson, A.J. Jensen, L.M. Sættem, T.G. Heggberget, B.O. Johnsen & T.F. Næsje 1989. Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout (*Salmo trutta*). *Journal of Animal Ecology* 58: 525-542.

Lacroix, G. L. & J. Korman 1996. Timing of episodic acidification in Atlantic salmon rivers influences evaluation of mitigative measures and recovery forecasts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 589-599.

Metcalfe, N.B. & J.E. Thorpe 1990. Determinants of geographical variation in the age of seaward-migration salmon, *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* 59: 135-145.

Saltveit, S.J. 1995. Overvåkning av ungfiskbestanden i Suldalslågen. Tetthet og vekst hos laks-og ørretunger. Lakseforsterkingsprosjektet i Suldalslågen (LFS). Rapport nr. 16: 1-33.

Sægrov, H., B.A. Hellen, G.H. Johnsen & S. Kålås 1998. Fiskeundersøkingar i Aurland i 1997. Rådgivende Biologer as. Rapport nr. 339, 31 sider.

Økland, F., B. Jonsson, A.J. Jensen & L.P. Hansen 1993. Is there a threshold size regulating seaward migration of brown trout and Atlantic salmon? *Journal of Fish Biology* 42: 541-550.