

NINA Norsk institutt for naturforskning

Ørretens vandring i vassdrag: betydningen av vannføring og temperatur

Bror Jonsson
Nina Jonsson

NINA•NIKUs publikasjoner

NINA•NIKU utgir følgende faste publikasjoner:

NINA Fagrapport

NIKU Fagrapport

Her publiseres resultater av NINA og NIKUs eget forskningsarbeid, problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, og litteraturstudier. Rapporter utgis også som et alternativ eller et supplement til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig.

Opplag: Normalt 300-500

NINA Oppdragsmelding

NIKU Oppdragsmelding

Det er det minimum av rapportering som NINA og NIKU gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. I tillegg til de emner som dekkes av fagrapportene, vil oppdragsmeldingene også omfatte befaringsrapporter, seminar- og konferanseforedrag, års-rapporter fra overvåkingsprogrammer, o.a.

Opplaget er begrenset. (Normalt 50-100)

NINA•NIKU Project Report

Serien presenterer resultater fra begge instituttene prosjekter når resultatene må gjøres tilgjengelig på engelsk. Serien omfatter original egenforskning, litteraturstudier, analyser av spesielle problemer eller tema, etc.

Opplaget varierer avhengig av behov og målgrupper

Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov bl.a. for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "allmennheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmennenes miljøvern-avdelinger, turist- og friluftlivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn ovennevnte publikasjoner.

Opplag: Varierer

Fakta-ark

Hensikten med disse er å gjøre de viktigste resultatene av NINA og NIKUs faglige virksomhet, og som er publisert andre steder, tilgjengelig for et større publikum (presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivåer, politikere og interesserte enkeltpersoner).

Opplag: 1200-1800

I tillegg publiserer NINA- og NIKU-ansatte sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Jonsson, B. & Jonsson, N. 2002. Ørretens vandring i vassdrag: betydningen av vannføring og temperatur. – NINA Oppdragsmelding 728: 1-19.

Trondheim, januar 2002

ISSN 0802-4103

ISBN 82-426-1288-9

Forvaltningsområde:

Artsforvaltning, Bærekraftig høsting, Fisk, Naturovervåking
Management of species, Sustainable harvest, Fish, Environmental monitoring

Rettighetshaver ©:

NINA•NIKU

Stiftelsen for naturforskning og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:

Erik Framstad

Design og layout:

Synnøve Vanvik

Sats: NINA•NIKU

Kopiering: Norservice

Opplag: 100

Kontaktadresse:

NINA•NIKU

Tungasletta 2

N-7485 Trondheim

Telefon: 23 35 50 00

Telefax: 23 35 51 01

Tilgjengelighet: Åpen

Prosjekt nr.: 15460 Overvåking av sjørørret

Ansvarlig signatur:

Oppdragsgiver:

Norges vassdrags- og energiverk

Referat

Jonsson, B. & Jonsson, N. 2002. Ørretens vandring i vassdrag: betydningen av vannføring og temperatur. - NINA Oppdragsmelding 728: 1-19.

Opp- og nedstømsvandring hos ørret *Salmo trutta* mellom Høgsfjorden og Imsa i Sandnes, Rogaland, ble daglig overvåket fra 1976 til 1999. En tredel av fisken vandret ut fra vassdraget om våren mellom februar og juni, og to tredeler om høsten mellom september og januar. Om våren syntes høy vanntemperatur å påvirke tidspunktet for utvandring. Stor sjøørret med lengde over 30 cm, vandret ut før og ved lavere vanntemperatur, enn mindre sjøørret. Vannføringen syntes ikke å påvirke utvandringen om våren. Om høsten, derimot, var vannføring positivt og vanntemperatur negativt korrelert med antall fisk som vandret ut fra vassdraget.

Ørreten vandret opp fra sjøen mellom april og desember, av disse kom mer enn 70 % mellom august og oktober. Oppvandringen økte både med synkende vanntemperatur og vannføring om høsten. Den observerte responsen på vannføringen hadde sammenheng med at vannføringen om høsten ofte er høy, mens de fleste av fiskene vandret opp på midlere vannføring ($7,5-10 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$) for årstiden.

I en elv som Imsa med lite vårflom og høy vannføring høst og vinter, er vanntemperaturen viktigst for når fisken skal vandre ut om våren, mens både vanntemperatur og vannføring påvirker tidspunktet for utvandring og oppvandring om høsten. Dette gjør vandringsmønsteret følsomt for naturlige klimavariasjoner så vel som endringer i vannføring og temperatur som skyldes menneskelig inngrep i vassdrag.

Emneord: Vannføring, Vanntemperatur, Vandringsstimulus, Sesongvandring, Sjøørret, Forvaltningsrelevans.

Bror Jonsson & Nina Jonsson, Norsk institutt for naturforskning, Dronningensgt 13, Postboks 736 Sentrum, N-0105 Oslo.

Abstract

Jonsson, B. & Jonsson, N. 2002. Migration of anadromous brown trout in rivers: the significance of water flow and temperature. - NINA Oppdragsmelding 728: 1-19.

Upstream and downstream migrating anadromous brown trout *Salmo trutta* were monitored daily in fish traps in the River Imsa in south-western Norway for 24 years, from 1976 to 1999. One third of the fish descended to sea during spring (February-June) and two thirds during autumn (September-January). In spring, high water temperature appeared to influence the downstream descent. Large brown trout (> 30 cm, chiefly two or more sea sojourns) descended earlier and appeared less dependent on high water temperature than smaller and younger fish. The spring water flow was generally low and of little importance for the descent. In autumn, the daily number of descending brown trout correlated positively with flow and negatively with water temperature. Brown trout ascended from the sea between April and December, but more than 70% ascended between August and October. The number of ascending trout increased significantly with both decreasing temperature and flow during the autumn. This response to flow appeared due to the fact that the autumn discharge is generally high and most fish ascended at an intermediate flow of $7.5-10 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$. In a river like the Imsa with low spring and high autumn flows, water temperature appears to be the main environmental factor influencing the timing and rate of spring descent, while both water temperature and flow seemed to influence the timing and rate of the autumn descent and ascent. These relationships make sea trout migrations susceptible to variation in climate and human impacts on the flow regime in rivers.

Keywords: Flow, Water temperature, Migratory stimulus, Seasonal migration, Sea trout, Management relevance.

Bror Jonsson & Nina Jonsson, Norwegian Institute for Nature Research, Dronningensgt 13, P.O. Box 736 Sentrum, N-0105 Oslo.

Forord

Materialet er innsamlet over en periode på nærmere 25 år, og innsamlingen har vært finansiert av Direktoratet for naturforvaltning (DN) og Norsk institutt for naturforskning (NINA). Data-analysen som denne rapporten bygger på, har vært finansiert av Norges vassdrags- og energiverks (NVE) FoU-program "Vassdragsmiljø".

Gjennomføringen av arbeidet skyldes stor innsats hos mange av NINAs, og tidligere DNS, ansatte. Vi vil primært trekke fram tidligere vitenskapelige leder ved Fiskeforskningen, Direktoratet for naturforvaltning Kjell W. Jensen, som forutseende startet sjørørret-overvåkingen i Imsa ved byggingen av fiskefellene i Imsa midt på 1970-tallet. Arbeidet har gjennom de etterfølgende 25 årene lojalt blitt fulgt opp av de ansatte ved NINAs Forskningsstasjon på Ims, først under ledelse av bestyrer Christofer Senstad, og siden 1983 under bestyrer Jon G. Backer, slik at fiskemerkingen og de daglige prøvene har blitt tatt. Merkedataene har blitt behandlet av NINAs merkesentral, i største delen av perioden drevet av avdelingsingeniør Berit Larsen. Vi er alle stor takk skyldig.

Oslo, januar 2002

Bror Jonsson
Nina Jonsson

Innhold

Referat	3
Abstract	3
Forord	4
1 Innledning	5
1.1 Ørret: en anadrom fiskeart.....	5
1.2 Miljøpåvirkning under vandring.....	5
1.3 Mål og problemstilling	6
2 Metoder	7
2.1 Imsa	7
2.2 Innsamling.....	8
2.3 Bearbeidelse	8
3 Resultater	9
3.1 Nedvandring.....	9
3.2 Oppvandring	12
4 Diskusjon.....	15
4.1 Nedvandring.....	15
4.2 Oppvandring	16
4.3 Forvaltningsrelevans.....	16
5 Konklusjon	17
6 Litteratur	17

1 Innledning

1.1 Ørret: en anadrom fiskeart

Ørret *Salmo trutta* er en anadrom fiskeart som vandrer mellom ferskvann og saltvann. Anadromi kommer fra ana- og dromos. I greske låneord betyr prefikset ana opp- eller mot-, mens suffikset dromos som betyr kurs, vandre eller løpe. Anadrome fisker brukes således som gruppebetegnelse på arter som vandrer mellom ferskvann og saltvann, og som vandrer opp i ferskvann for å gyte (McDowall 1988). Hos de fleste anadrome artene vokser avkommet (kalt parr) opp i ferskvann. Når de har nådd en viss størrelse, transformeres parren til smolt, preadaptert til liv i saltvann.

Anadrom ørret er utbredt i Vest-Europa fra 42 °N nordover langs Norskekysten til elvene som renner ut i Kvitsjøen og Cheshkayagulfen (Elliott 1994). Den er videre utbredt i Østersjøen, Nordsjøen og i Atlanterhavet fra rundt Island, De britiske øyene til Biscayabukta og Nord-Portugal. Den forekommer ikke i Middelhavet, men i Svartehavet og Kaspiahavet. Gjennom utsettinger er anadrom ørret også spredt til andre kontinenter, og den forekommer nå enkelte steder både i Amerika og Oseania.

Størrelsen ved første gangs utvandring til saltvann varierer fra 2 til 30 cm. Størrelsen øker mot nord, hvilket antakelig skyldes synkende vanntemperatur i sjøen (L'Abée-Lund et al. 1989, Jonsson, B. et al. 1991). Det er vanskeligere for små enn store individer å opprettholde ionebalansen ved lav temperatur i saltvann. Videre er fisken ved utvandring mindre i små bekker enn i store vassdrag (Jonsson et al. 2001), og den er også mindre i vassdrag som renner ut i brakkvann som Østersjøen (< 12 o/oo salt) enn i f.eks. det saltre Nordsjø-vannet (Landergren 2001). I Østersjøen kan ørret gyte og gi levedyktige avkom i brakkvann opptil 4 o/oo salt (Landergren 2001). Tilsvarende er ikke kjent fra Norskekysten.

Innen bestander er rasktvoksende smolt mindre ved utvandring enn mer seintvoksende ørretunger (Økland et al. 1993), hvilket viser at fiskens alder også spiller inn på størrelsen ved smoltifisering. Det meste av smolten i våre vassdrag er mellom 1 og 5 år. Smoltalderen er lavere i sørlige enn i nordlige elver, og innen bestander smoltifiserer rasktvoksende parr yngre enn mer seintvoksende unger (Jonsson & L'Abée-Lund 1993).

Smolten vandrer ut fra ferskvann til ernæringsområder og eventuelle overvintringsområder i sjøen (Northcote 1978). Ved tilbakevandringen til ferskvann søker de tilbake til det stedet der de selv ble født, for å gyte, eller de er på vei mot et trygt overvintringssted, slik som en innsjø eller en dyp kulp i elva. Så langt har man antatt at umoden sjørret trekker opp i ferskvann for å overvintré (Nordeng 1977, Jonsson 1985, 1989), men det er fullt mulig at en del også overvintré i sjøen. Dette er imidlertid så langt lite dokumentert i den vitenskapelige litteraturen.

Gjennom smoltifiseringen skjer en dyptgripende utseendemessig, fysiologisk og atferdsmessig forandring. Denne transformasjonen setter fisken i stand til å tåle overgangen fra fersk-

vann til saltvann. Fisken blir mer strømlinjeformet, tilpasset et liv på vandring. Utseendemessig blir de kamuflert i de frie vannmassene med sine blanke sider og hvite buk. Atferden endres også. Parren holder sin posisjon mot strømmen i elva, mens smolten aktivt søker vekk fra bunnen og vandrer med strømmen nedover til fjordområdene utenfor vassdraget. Ørretens utvandring er ikke en passiv vandring fordi fisken søker ut av bakevjer, og på stille partier vandrer den raskere enn strømmen. I sterk strøm, derimot, slipper den seg forsiktig nedover med halen først. På den måten forsøker den å unngå å skade seg under utvandringen.

I sjøen lever sjørretten nær overflata, og det meste av tida er de ikke langt fra land. Få ørret vandrer mer enn 10 mil fra hjemelva, og de fleste oppholder seg i fjorder og kystfarvann, men enkelte store individer kan trekke lengre til havs, og det er observert at enkelte individer kan vandre så langt som tvers over Nordsjøen fra Frankrike til Skandinavia og fra Oslofjorden til Finnmark (Anonym 1994). Sjørretten er således en fisk som hovedsakelig lever i kystvassdrag, fjorder og nære kystområder.

1.2 Miljøpåvirkning under vandring

Under vandring løper fisken en betydelig risiko for å bli tatt av en predator. Risikoen kan imidlertid bli redusert om fisken vandrer i flomperioder med mye grumsete vann slik at predatorenes sjanser til å oppdage migrantene minker (Hvidsten & Hansen 1988, Abrahams & Kattenfeld 1997, Gregory & Levings 1998). Det er således en utbredt oppfatning at fisk vil vandre opp og ned av elver under flom. Flom og sterk strøm vil, i tillegg til å skjule fisken, også kunne hjelpe de som vandrer medstrøms med å øke farten, redusere vandringskostnadene og forenkle orienteringen gjennom ellers stille partier i vassdraget (Jonsson 1991). Motsatt vil sterk strøm kunne begrense fiskens bevegelse mot strømmen under vandring oppover et vassdrag (Jensen & Aass 1995).

Fisker er vekselvarme, og vandringsaktiviteten påvirkes derfor av vanntemperaturen (Wootton 1998). Til et visst punkt øker deres mulighet for aktivitet med vanntemperaturen, men energiforbruket øker parallelt med temperaturen, hvilket fører til at f.eks. fisk som skal opp for å gyte, må tilpasse vandringstidspunktet i forhold til hvor varmt det er i vannet (Glebe & Leggett 1981a, b). Således kan både vannføring og -temperatur påvirke tidspunktet for når anadrome fisker vandrer mellom ferskvann og hav.

For å ankomme til et nytt habitat på et ernæringsmessig sett "riktig" tidspunkt, trenger fiskene tidsangivere som de kan stole på og synkronisere sin atferd i forhold til. I tempererte områder er den varierende daglengden gjennom året en slik tidsangiver som styrer fiskenes sesongmessige atferd (Muir et al 1994). Daglengden er imidlertid lik på samme dato hvert år. Fiskene trenger derfor ytterligere tidsangivere for bedre å kunne justere atferden etter eventuelle lokale, miljømessige svingninger. Vanntemperaturen påvirker alle kjemiske reaksjoner i fiskekroppen, såvel som atferden til eventuelle vekselvarme fiender og produksjonen av næringsdyr. Det er derfor rimelig å anta at vanntemperaturen og utviklingen i denne vil kunne påvirke tidspunktet for når fisk

vandrer (Whalen et al. 1999). Over tid er det derfor fordelaktig for fisken å utvikle mekanismer som i størst mulig grad sikrer at den ankommer det nye habitatet på for den, best mulige tidspunktet (Werner & Gilliam 1984).

På hvilken måte påvirker vannføring og -temperatur fiskevandringen? Hos laksen *Salmo salar* i Imsa på Sør-Vestlandet er det nær sammenheng mellom vanntemperaturen om våren og når smolten vandrer til havs (Jonsson & Ruud-Hansen 1985). I Orkla i Sør-Trøndelag, på den annen side, synes tidspunktet for når vårflommen kommer og ikke vanntemperaturen, å være viktigst for når smolten vandrer (Hvidsten et al. 1995). I det siste tilfellet er vårflommen forårsaket av snøsmelting, et årlig tilbakevendende fenomen, like regelmessig som økningen i vanntemperatur i mer sørlige elver der vårflommen ofte uteblir fordi det ikke er snøsmelting i nedslagsfeltet om våren. Siden utvandringen skjer ved svært forskjellig temperatur, men ved tidspunkter hvor vanntemperaturen i sjøen utenfor vassdragene er ca. 8 °C, er det mest nærliggende å tro at forskjellen skyldes ulik genetisk tilpasning mellom bestandene.

Tilsvarende har man sett at oppvandringen i vassdrag blir påvirket av miljøfaktorene. I Imsa, for eksempel, synes smålaksen å vandre opp kort tid etter at de ankommer til vassdraget, mens større laks venter på økende vannføring og flom før de vandrer opp (Jonsson et al. 1990). I Skottland har man funnet tilsvarende at laksen venter lenger før de vandrer opp i ferskvann hvis vannføringen i elva er lav enn middels stor (Smith et al. 1994). I Canada har man imidlertid påvist negativ sammenheng mellom vannføring og oppvandring, hvilket kan tyde på at for sterk strøm stopper laksen (Trepanier et al. 1996). Hos innlandsørret har man også dokumentert at vannføringen påvirker oppvandringen. Ved Hunderfossen i Gudbrandsdalslågen stopper oppvandringen når vannføringen synker til 20 m³s⁻¹ (Arnekleiv & Kraabøl 1996), hvilket viser at lite vann også kan være negativt for oppvandrende fisker. Hvordan situasjonen er for sjørretet vet man lite om.

Quinn & Adams (1996) rapporterte at datoen for når amerikansk maisild *Alosa sapidissima* vandret opp forbi en demning i Columbia-elven nå var 38 dager tidligere enn den var i 1938. Denne forskyvningen i vandringsstidspunktet skjedde samtidig med at vannføringen hadde sunket og gjennomsnittlig vanntemperatur var redusert med 1,8 °C, i løpet av de siste 45 årene. Sockeye-laks *Oncorhynchus nerka* kom også tilbake tidligere, men ikke så mye tidligere som maisild. Dette tyder på at det er forskjell mellom arter i deres svar på omgivelsesmessige påvirkninger. Dette er forskjeller som vi antar er utviklet blant annet gjennom naturlig seleksjon, og seleksjonen vil virke forskjellig utfra hver enkelt arts krav og tilpasninger.

Tilsvarende påvirkes oppvandringen hos nærstående ålearter *Anguilla* spp. av forskjellige miljøfaktorer. I Imsa styres oppvandringen hos ålefaringer i stor grad av vanntemperaturen (Vøllestad & Jonsson 1988). På New Zealand, på den annen side, stimuleres oppvandringen av økende vannføring (Jellyman & Ryan 1983). I USA, derimot, har man funnet at oppvandringen styres av en kombinasjon av økende elvetemperatur og minkende vannføring (Martin 1995). På denne måten svarer

ålefaringene forskjellig på omgivelsesvariablene. Vi vet ikke om disse forskjellene skyldes nedarvede forskjeller mellom artene, eller om variasjonen direkte henger sammen med variable responser til omgivelsesmessige påvirkninger på stedet, kalt fenotypisk plastisitet.

1.3 Mål og problemstilling

Vi ønsket å studere om, og eventuelt i hvilken grad, vannføring og -temperatur påvirker vandringen til sjørretet i elven Imsa i Sandnes, Rogaland. Med unntak av smoltutvandringen, er miljøfaktorenes påvirkning på opp- og nedvandringen hos sjørretet lite undersøkt. Det er derfor behov for mer kvantitativ kunnskap om disse forholdene. Vi har derfor analysert opp- og nedvandring hos sjørretet i Imsa i forhold til vanntemperatur og vannføring over en 24-årsperiode. Dette er det eneste norske vassdraget der det foreligger en slik lang dataserie over sjørretets vandring.

Vi hadde følgende arbeidshypoteser på bakgrunn av den litteraturen som foreligger om sjørretets livshistorie og miljøfaktorenes påvirkning på ut- og oppvandring hos laks:

- (1) Fra smoltstadiet lever sjørretet i ferskvann om vinteren og saltvann om sommeren.
- (2) Vanntemperaturen regulerer tidspunktet for når fisken forlater ferskvann om våren.
- (3) Vannføringen regulerer når fisken kommer tilbake til ferskvann for å gyte om høsten.

Undersøkelsen avdekket imidlertid at sjørretets vandringsmønster var mer komplisert enn det litteraturen gir inntrykk av.

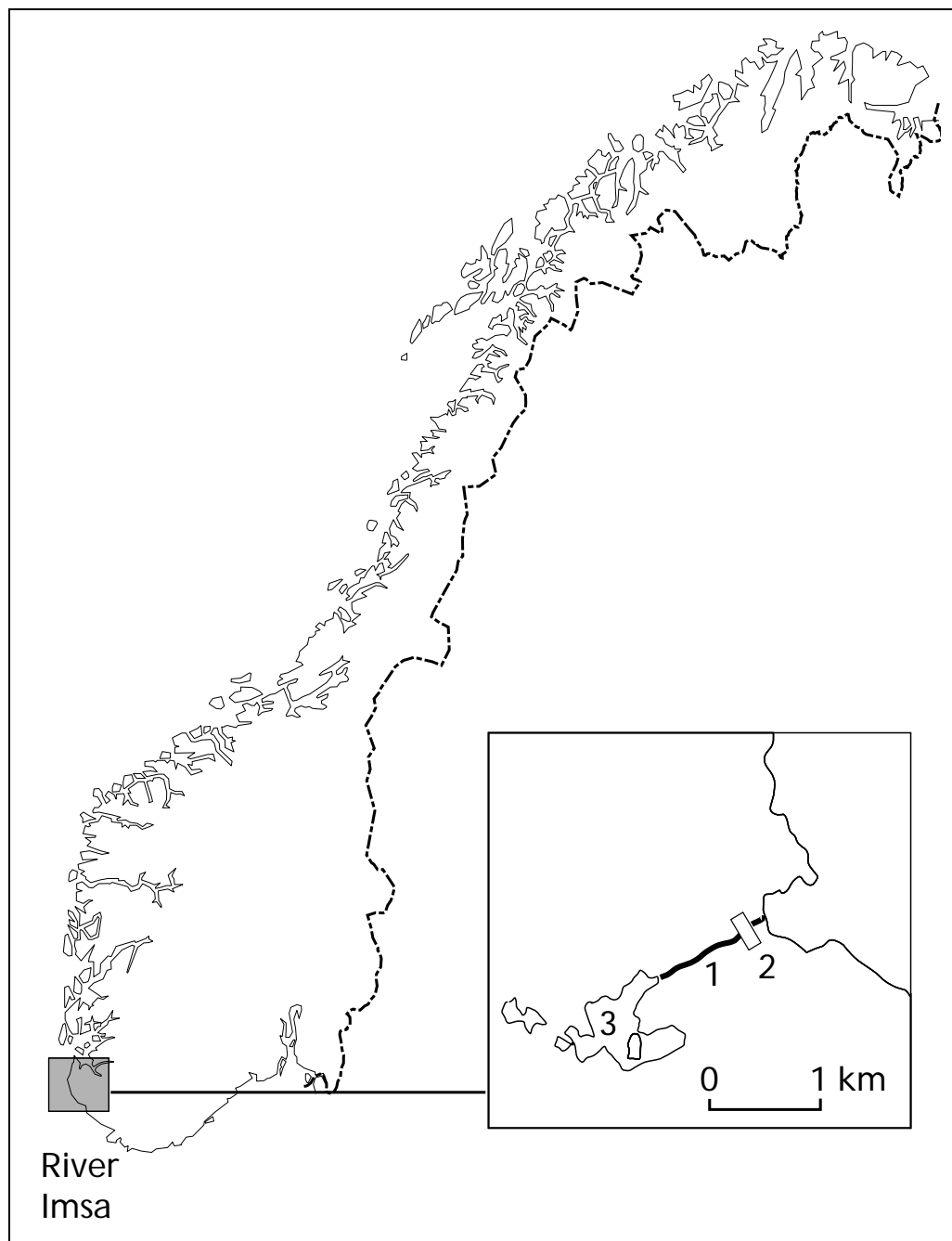
2 Metoder

2.1 Imsa

Undersøkelsen ble utført i Imsa (58°50'N, 6°Ø), Sandnes kommune i Rogaland (**figur 1**). Fisken ble innsamlet i perioden 1976-99. Imsa er 1 km lang og renner fra Liavatnet som ligger 20 m over havet, til Høgsfjorden med 32 o/oo salt. Ørretbe-

standen i Imsa er partielt vandrende, det vil si at den omfatter både anadrome og ferskvannsstasjonære individer (Jonsson & Jonsson 1993). Hos den anadrome fisken vandrer smolten til havs når den er 2-3 år gammel (Jonsson & L'Abée-Lund 1993). De kjønnsmodne individene gyter i vassdraget i oktober-november. De ferskvannsstasjonære individene er i Imsa hele livet, mens sjørretten oppholder seg i saltvann og beiter før de blir kjønnsmodne og vandrer tilbake til vassdraget.

Figur 1. Elven Imsa (1) med fiskefeller (2) og Liavatnet (3). – The River Imsa (1) with fish traps (2) and Lake Liavatnet (3).



Sjøørretens vandring stopper nedenfor Liavatnet, 900 m ovenfor fiskefellene i Imsa. Der er det bygget en 3-4 m høy foss som hindrer laksefiskenes videre gang oppover i vassdraget. Vannføringen i Imsa er vanligvis lav om sommeren ($2-3 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$), men øker til et maksimum senhøstes ($> 10 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$; Jonsson et al. 1988, 1989). Vanntemperaturen er vanligvis $1-3 \text{ }^\circ\text{C}$ om vinteren, men begynner å øke rundt 1. april til et maksimum på $21-22 \text{ }^\circ\text{C}$ sensommer (figur 2).

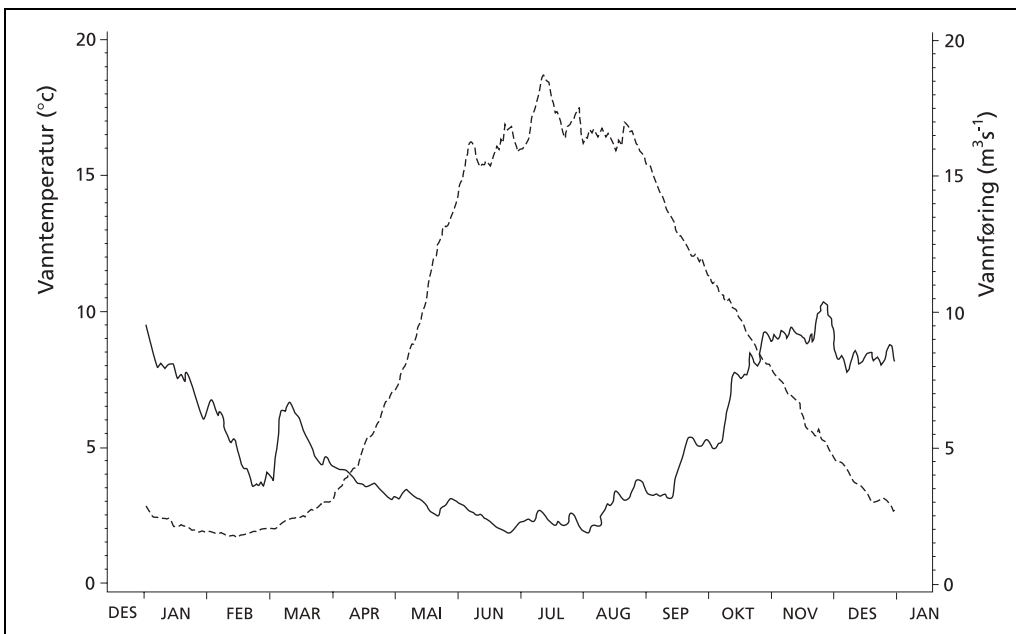
2.2 Innsamling

En "Wolf-felle" (Wolf 1951; 10 mm åpning mellom spilene i ristene, helningen 1:10) er plassert 100 m ovenfor utløpet. Den fanger alle nedvandrende ørret som er lengre enn ca. 10 cm. Ei "boks-felle" plassert i ei sperring av elva, fanget all oppvandrende ørret. Ørreten ble innsamlet i årene fra 1976 til 1999. I denne perioden ble fellene tømt to ganger om dagen, kl 08.00 og 15.00. Da ble fiskene lengdemålt og veid, og umerket ørret ble merket med individuelt nummerert Carlin-merker (Carlin 1955) etter å ha blitt bedøvet med klorbutanol. Fisken fikk komme seg etter bedøvelsen i en dag før den ble utsatt, ovenfor eller nedenfor fellene, alt avhengig av vandringsretningen. Temperatur og vannføring i elva ble registrert kl. 08.00 hver dag. Antall ørret som ble håndtert i fellene hvert år, varierte mellom 422 og 1258 individer.

Tidlig om våren er det vanskelig å skille smoltfiserende ørret fra parr når den blir fanget i nedstrømsfella. Vi har derfor behandlet alle førstegangsvandrerne sammen, uavhengig av om de var smoltfisert eller ikke ved passeringen av fella. Fellefangsten startet 2. mai 1975, slik at fra 1976 kunne vi begynne å skille førstegangsvandrerne fra fisk som hadde vandret før, basert på merkingen av fisken. Men siden ørret kan oppholde seg opptil 4-5 år i saltvann før de kommer tilbake til ferskvann, tok det flere år før hele den vandrende delen av bestanden var merket.

2.3 Bearbeidelse

Vi studerte effekten av vanntemperatur og vannføring på daglig nedvandring ved bruk av generaliserte, lineære modeller (GLM) og ANOVA (SPSS 1999). Vi analyserte også gjennomsnittlig antall nedvandrende ørret pr. dag ved å gruppere vannføring (m^3s^{-1}) og -temperatur ($^\circ\text{C}$) i de samme størrelsesintervallene (medianverdien er gitt i parentes): $<2,5$ (1,25); $2,5-4,99$ (3,75); $5,0-7,49$ (6,25); $7,5-9,99$ (8,75); $10,0-12,49$ (11,25); $12,5-14,99$ (13,75); $15,0-17,49$ (16,25); $17,5-19,99$ (18,75); $20,0-22,49$ (21,25). Høyere verdier enn 22,5 var sjeldne og ved så høy vannføring eller temperatur ble det aldri observert vandrende ørret. Vi testet korrelasjoner mellom ørretvandringen og vanntemperatur og vannføring ved hjelp av regresjonsanalyse (minste kvadraters metode), og vi avgjorde hvor god tilpasningen til dataene var, ved å sammenligne kvadrataviket for observasjonene. Vi vurderte også determinasjonskoeffisienten (R^2) som måler hvor stor del av datamaterialets varians som regresjonsmodellen kan forklare.

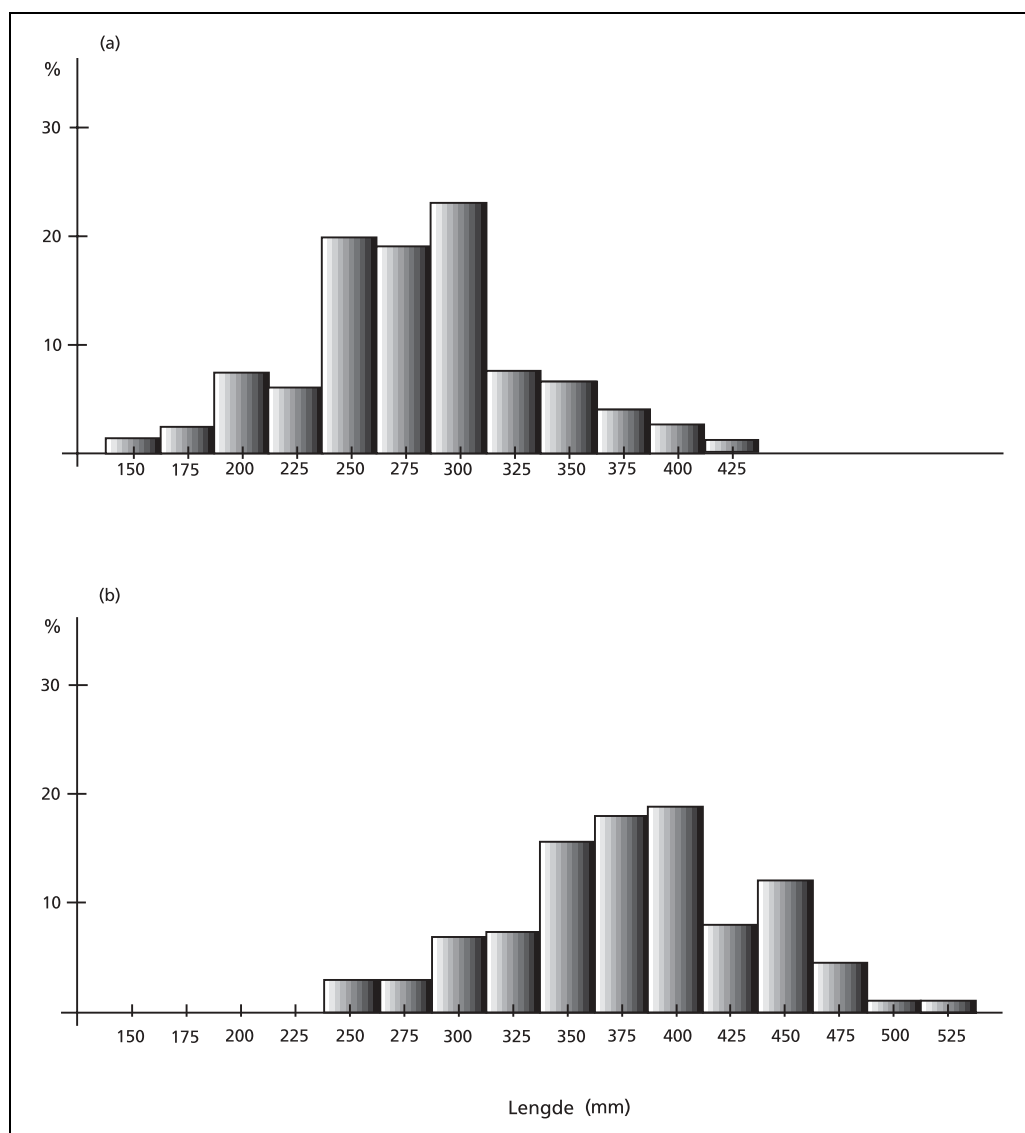


Figur 2. Gjennomsnittlig vannføring (heltrukken linje) og vanntemperatur (stiplet linje) fra 1976 til 1985 i Imsa. – Mean water flow (solid line) and water temperature (broken line) from 1976 to 1985 in the River Imsa.

3 Resultater

Ørreten i Imsa gyter nedenfor Liavatnet, inntil ca. 1 km ovenfor Imsas estuarium. Ungene bruker elva som oppvekstområde, og etter smoltifisering kan sjørøret vandre en til tre ganger mellom elva og sjøen før den dør. Lengdefordelingen til førstegangsvandrere og fisk som hadde vandret flere ganger (veteranvandrere) var signifikant forskjellig (Kolmogorov-Smirnov test: $Z=5,59$, $P<0,0001$; **figur 3**). Gjennomsnittslengdene med standardavviket (\pm SD) for de to gruppene var henholdsvis $28,3\pm 5,5$ cm og $37,8\pm 5,9$ cm. Totalt var 78,1 % av førstegangsvandrerne mindre enn eller lik 30 cm, mens 86,4 % av flergangsvandrerne var større enn 30 cm. Basert på denne forskjellen i lengdefordeling delte vi fisken i små (≤ 30 cm) og store (>30 cm) sjørøret. Vi brukte denne oppdelingen fordi vi ikke før rundt 1980 med sikkerhet kunne avgjøre hvilke fisker som vandret for første gang og hvilke som var veteranvandrere.

Figur 3. Lengdefordelingen til (a) førstegangsvandrere og (b) veteranvandrere av sjørøret fanget i fiskefellene i Imsa. - Length distribution of (a) first-time and (b) veteran migrant sea trout in the River Imsa.

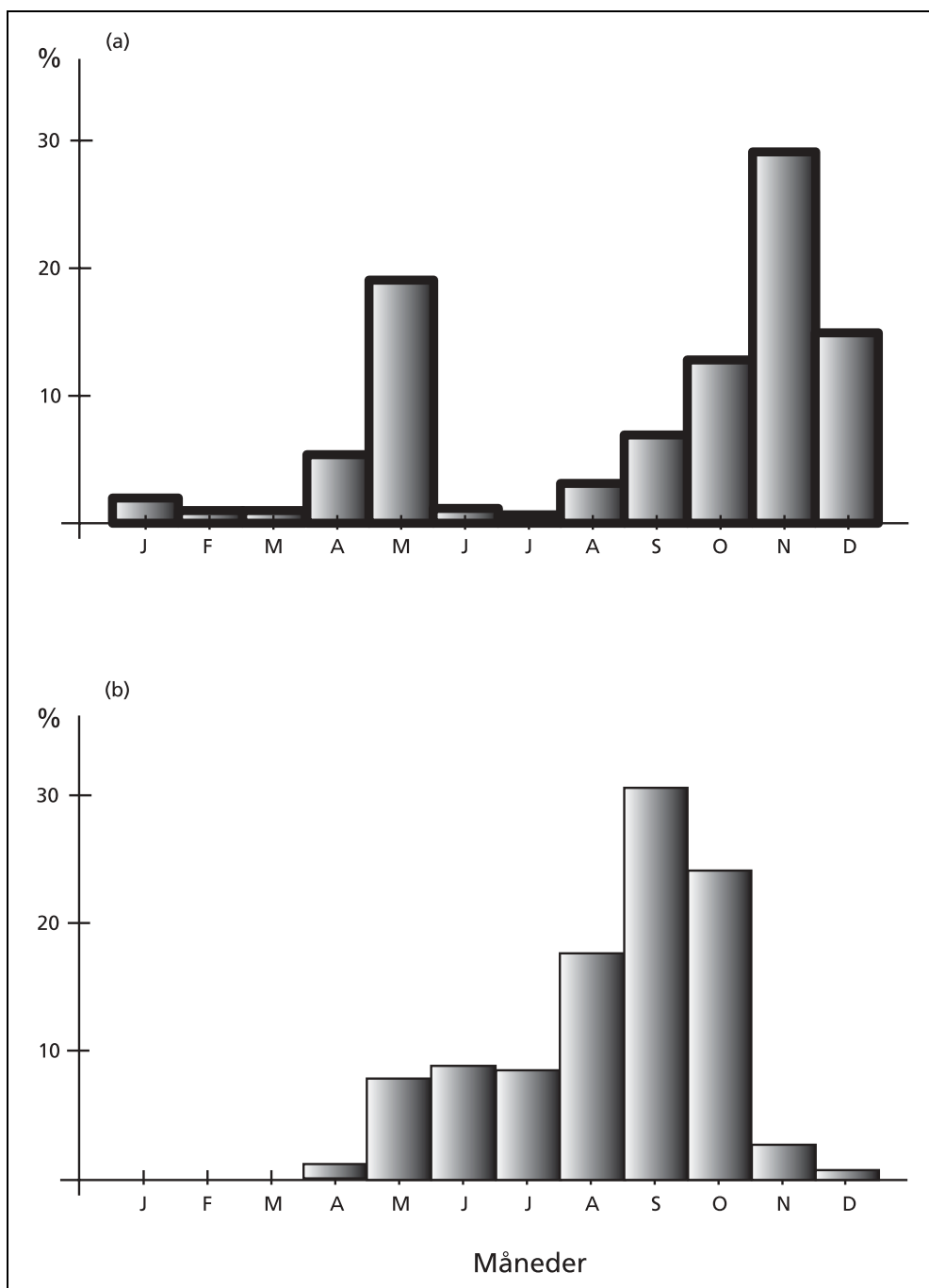


3.1 Nedvandring

I Imsa vandret det meste av sjørøret ned i løpet av to perioder: en om våren (februar-mai) med maksimum midt i mai, og en om høsten (september-januar) med maksimum i november (**figur 4a**). Om våren synes vanntemperaturen og ikke vannføringen, å påvirke tidspunktet for nedvandring. Bruker vi antall nedvandrende ørret pr. dag i perioden fra 1. februar til 15. mai som avhengig variabel (Y) og vanntemperatur og vannføring for de samme dagene som uavhengige variabler, var det bare vanntemperaturen (X_1 , °C) som korrelerte signifikant med den daglige nedvandringen (standardfeilen (\pm SE) er gitt i parentes):

$$Y = 0,977 (\pm 0,089)X_1 - 1,37 (\pm 0,59); R^2_{\text{adj}} = 0,146, F_{1,699} = 120,4, P < 0,001, P_{X_1} < 0,001, P_{\text{konstant}} = 0,02.$$

Dette betyr at antall ørret som kom nedover Imsa om våren, økte med økende vanntemperatur, med omtrent én fisk pr. dag pr. °C.



Figur 4. Månedlig fordeling (%) av (a) ned- ($n=14372$) og (b) oppvandrende ($n=3466$) sjøørret i Imsa. - Monthly percentage of sea trout (a) descending ($n=14372$) and (b) ascending ($n=3466$) the River Imsa.

Om høsten (september-januar) var både vanntemperaturen og vannføringen (X_f m^3s^{-1}) signifikant korrelert med antall nedvandrende ørret hver dag:

$$Y = 0,504 (\pm 0,070)X_f - 0,252 (\pm 0,076)X_t + 5,187 (\pm 0,871)$$

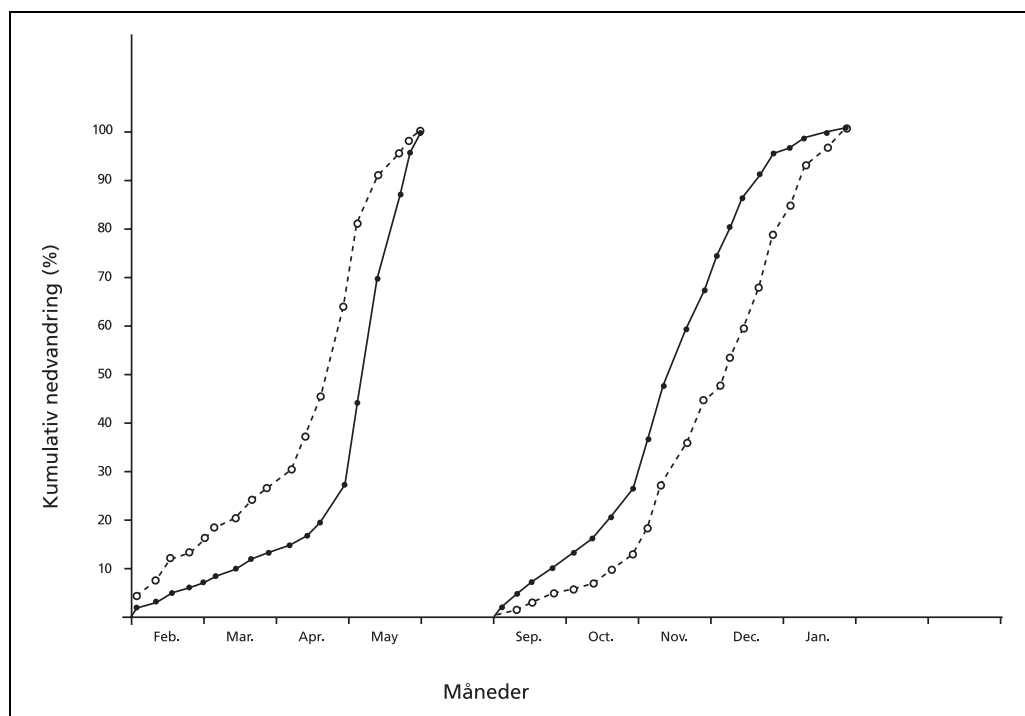
$$R^2_{adj} = 0,048, F_{2,1342} = 34,55, P < 0,001, P_{X_f} < 0,001, P_{X_t} < 0,001, P_{konstant} < 0,001.$$

Ligningen viser at antall ørret nedover Imsa økte med vannføringen og avtok med vanntemperaturen på denne tiden av året.

Tendensen til å vandre ned om høsten var sterkere for små enn store ørret, idet hele 67 % av årets utvandring av små og 51 % av de store ørretene vandret ut om høsten. Videre vandret stor ørret ned tidligere om våren enn små ørret (Kolmogorov-

Smirnov test: vår: $P < 0,001, D_{max} = 0,375, n_1 = 3854, n_2 = 206$). Om høsten var forholdet motsatt med de små før de store ($P < 0,001, D_{max} = 0,277, n_1 = 9338, n_2 = 217$; **figur 5**). Når vi delte materialet i store og små ørret, var bare nedvandringen til de små ørretene signifikant korrelert med vanntemperaturen om våren, og vanntemperaturen og vannføringen om høsten. Dette har sammenheng med at det rent statistisk ikke er lett å påvise signifikans. Når fisken har vandret ut vil det ikke være fisk tilbake selv om forholdene skulle være enda bedre. Når vi deler opp materialet, blir materialstørrelsen enda mindre og for stor ørret vil det alle dager være få vandringsklare fisker tilstede til å respondere selv om vandringsforholdene er gode, og muligheten for å avdekke eventuelle årsakssammenhenger blir følgelig dårlig.

Figur 5. Kumulativ nedvandring av sjørret ≤ 30 cm (heltrukket linje) og >30 cm (stiplet linje) om våren (februar–mai) og høsten (september–januar). - Cumulative descent of sea trout ≤ 30 cm (solid line) and >30 cm (broken line) in spring (February through May) and autumn (September through January).



Om våren vandret omlag halvparten av de små sjørretene (49 %) ved vanntemperaturer mellom 7,5 og 12,5 °C, mens de fleste av de store fiskene (87 %) vandret mens vannet var kaldere enn 7,5 °C (**figur 6**). Denne forskjellen i nedvandring mellom store og små ørret i forhold til vanntemperaturen var signifikant ($\chi^2=591,7$, 8d.f., $P<0,001$). Også om høsten vandret stor ørret ut ved lavere temperatur enn liten ørret ($\chi^2=2737$, 8d.f., $P<0,001$).

Vi analyserte også effekten av vannføring ved å gruppere vannføringen i 2,5 m³s⁻¹-intervaller, og testet om gjennomsnittlig antall nedvandrende ørret pr.dag varierte med vannføringen. Fordelen med denne analysen er at man tester hvordan fisken gjennomsnittlig reagerer på endret vannføring over hele perioden. Ulempen er at man mister variasjonen fra dag til dag, og hvis det er slik at sammenhengen enkelte ganger skulle være spesielt sterk, men ellers ikke, kan man fortsatt risikere å finne en statistisk sammenheng.

Om våren var det ingen signifikant sammenheng mellom antall nedvandrende ørret (Y) og vannføringen (X , m³s⁻¹) for små ørret, mens de store kom i høyere antall ved høy enn lav vannføring. For alle år behandlet sammen, var regresjonen for de store:

$$\ln Y = 0,664(\pm 0,181)\ln X - 4,205(\pm 0,377); R^2 = 0,73, 5d.f., P < 0,02 \text{ (figur 7a).}$$

Om våren kom det således omtrent 1 stor sjørret mer ned for hver dag med 1,5 m³s⁻¹ mer vann i lmsa. For små ørret var det ingen slik statistisk signifikant sammenheng.

Tilsvarende analyse for nedvandringen om høsten viste at både små (Y_s ; **figur 7b**) og store (Y_v ; **figur 7c**) sjørret korrelerte signifikant med medianen i vannføringsgruppene (X m³s⁻¹). For de små var sammenhengen:

$$\ln Y_s = 1,047(\pm 0,0688)\ln X - 0,991(\pm 0,152), R^2 = 0,98.$$

For de store:

$$\ln Y_v = 1,008(\pm 0,0778)\ln X - 3,627(\pm 0,172), R^2 = 0,97.$$

Begge regresjonene har 6 frihetsgrader og $P < 0,001$. Alle parametrene i ligningene er signifikante ($P < 0,001$).

Dette betyr at det kom ca. 1 sjørret mer ned for hver dag med 1 m³s⁻¹ høyere vannføring om høsten, for begge gruppene.

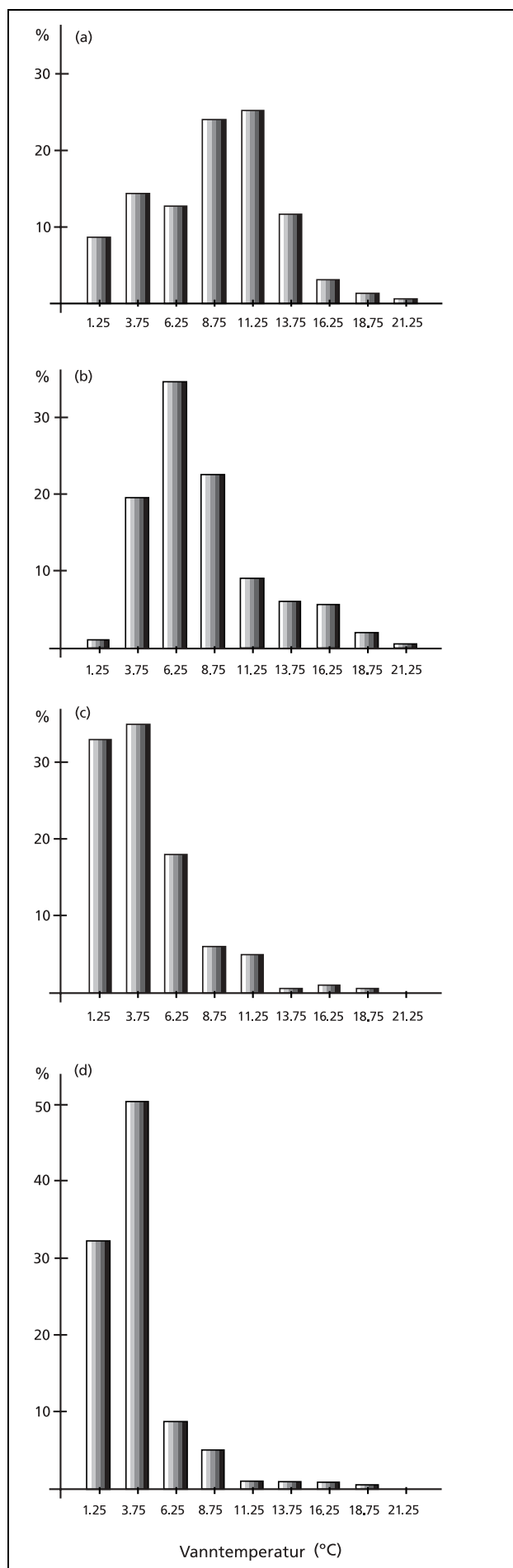
For små ørret synes vannføringen å være viktig for utvandringen tidlig om høsten, men ikke senere på høsten. Dette så vi ved å analysere nedvandringen i hver måned for seg. Andelen av høstutvandrende, små ørret (Y) som kom i august og september var signifikant korrelert med middelvannføringen i disse månedene (X) (**figur 8**):

$$\text{August: } Y = 0,0127(\pm 0,0046)(1,449(\pm 0,153))^X, R^2 = 0,37, 21d.f., P < 0,002;$$

$$\text{September: } Y = 0,0196(\pm 0,00636)X^{1,011(\pm 0,213)}, R^2 = 0,52, 21d.f., P < 0,001.$$

Alle de estimerte parametrene i disse regresjonslikningene er signifikante ($P < 0,001$).

De fleste av de små sjørretene var umodne. Hos de større fiskene fant vi ingen tilsvarende sammenheng mellom vannføring og utvandring tidlig om høsten, hvilket antakelig skyldes at materialet disse månedene ble lite. Den kjønnsmodne fisken holdt igjen til etter gytingen uansett hvilken vannføring det var i lmsa før det. Sent om høsten var det mye vann når det meste av den kjønnsmodne fisken utvandret, slik man ser av **figur 7c**.



Figur 6. Prosentvis fordeling av sjørret som vandrer ned Imsa ved forskjellige mediane vanntemperaturer (1,25, 3,75, 6,25, 8,75, 11,25, 13,75, 16,25, 18,75 and 21,25 °C) (a) ≤ 30 cm om våren (januar–juni), (b) ≤ 30 cm om høsten (juli–desember), (c) > 30 cm om våren (februar–juni), og (d) > 30 cm om høsten (juli–januar). - Percentage distribution of sea trout descending the River Imsa at different median water temperatures (1.25, 3.75, 6.25, 8.75, 11.25, 13.75, 16.25, 18.75 and 21.25 °C) (a) ≤ 30 cm in spring (January through June), (b) ≤ 30 cm in autumn (July through December), (c) > 30 cm in spring (February through June), and (d) > 30 cm in autumn (July through January).

3.2 Oppvandring

Sjørretten vandret opp i Imsa alle måneder fra april til desember (**figur 4b**), men de fleste av fiskene (72 %) kom mellom august og oktober. Totalt kom 71 % av de små og 77 % av de store sjørretene disse tre månedene, dvs de tre siste månedene før gyting.

Både vanntemperaturen og vannføringen syntes å påvirke tidspunktet for når fisken vandret opp i Imsa. Dette ser vi ved å korrelere antall oppvandrende ørret pr dag (Y) som avhengig variabel med vanntemperatur (X_1 °C) og vannføring (X_2 m^3s^{-1}):

$$Y = 5,521(\pm 0,603) - 0,16(\pm 0,037)X_1 - 0,097(\pm 0,037)X_2$$

$$X_1: R^2_{\text{adj}} = 0,021, F_{2,802} = 9,762, P < 0,001, P_{X_1} < 0,001, P_{X_2} < 0,01,$$

$$P_{\text{konstant}} < 0,001.$$

Dette betyr at både mindre vannføring og lavere temperatur i Imsa førte til at flere ørret vandret opp i Imsa. Det var ikke signifikant forskjell i oppvandringstidspunktet til små og store sjørret ($P > 0,05$, Kolmogorov-Smirnov test). Den daglige variasjonen er imidlertid stor slik man kan se av den lave determinasjonskoeffisienten.

Når vi grupperte vannføringen i $2,5 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ -intervaller (X) viste det seg at forholdsvis flere ørret (Y) vandret opp ved midlere enn høy og lav vannføring:

$$Y = 0,508(\pm 0,0777) + 0,026(\pm 0,0181)X - 0,0029$$

$$(\pm 0,000878)X^2; R^2 = 0,92, 5\text{d.f.}, P < 0,002.$$

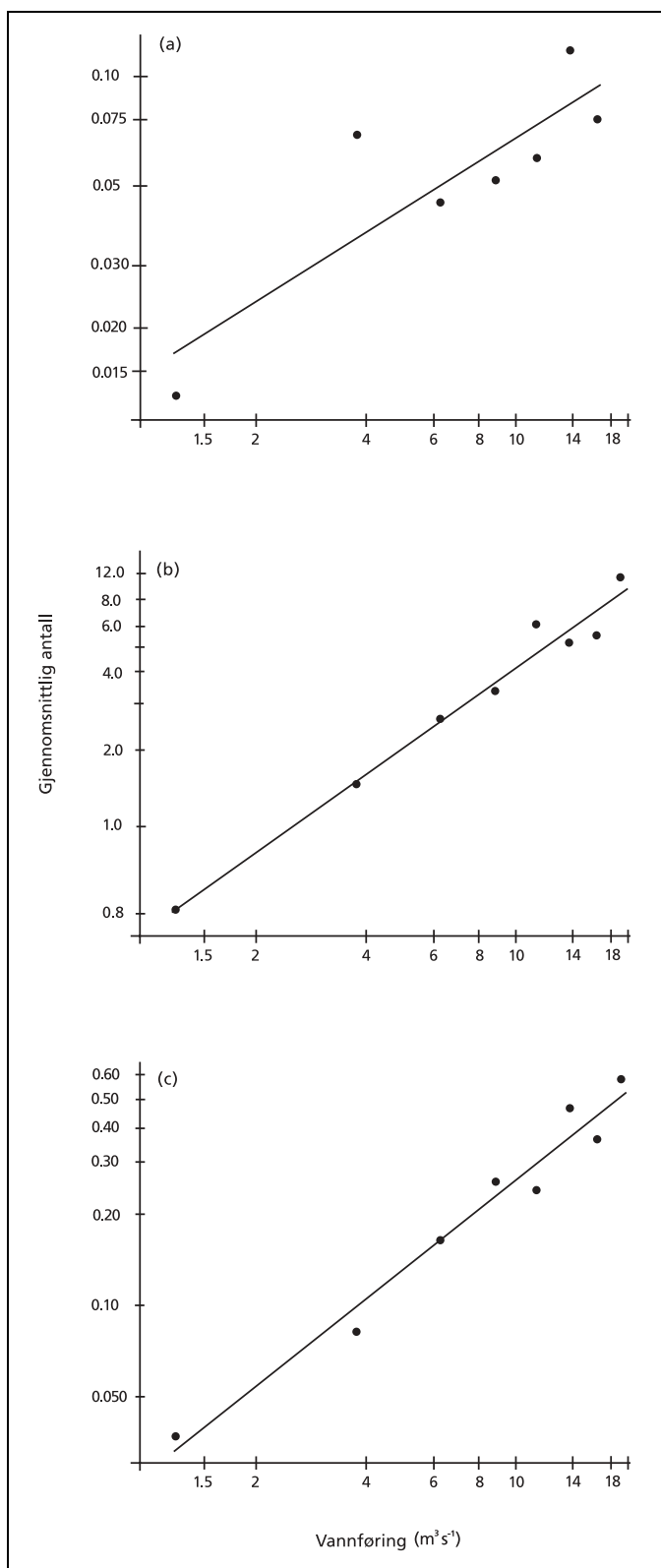
Nedvandringen er høyest mellom 7,5 og $9,99 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ (**figur 9**). Variablene X og X^2 er ikke uavhengige, R^2 kan derfor være overraskende høy. Vi fant ingen tilsvarende sammenheng mellom ørretens oppvandring fra sjøen og vanntemperaturen i Imsa.

Vi studerte sammenhengen mellom vannføring og oppvandring videre ved å korrelere relativ oppvandring (Y antall oppvandrende sjørret pr. måned dividert på årets totale oppvandring av sjørret) med vannføringen i hver måned. Bare i august var det signifikant sammenheng mellom relativ oppvandring og månedlig gjennomsnittsvannføring ($X \text{ m}^3\text{s}^{-1}$) (**figur 10**):

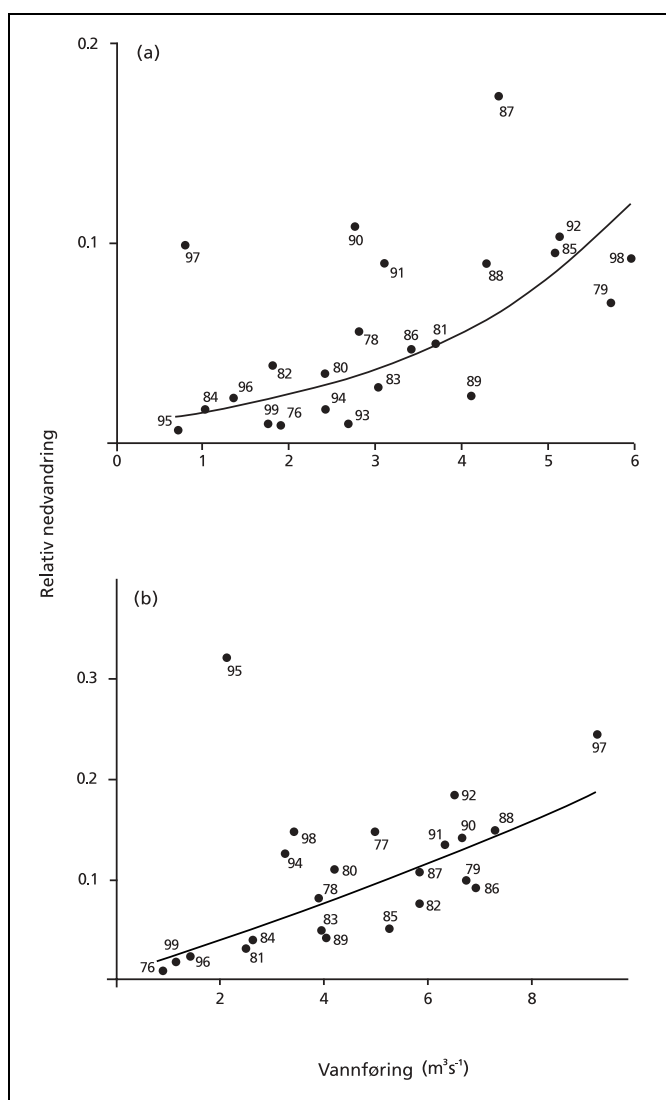
$$Y = 0,2974(\pm 0,0334) - (0,2142(\pm 0,0575)/X); R^2 = 0,39, 22\text{d.f.},$$

$$P < 0,001.$$

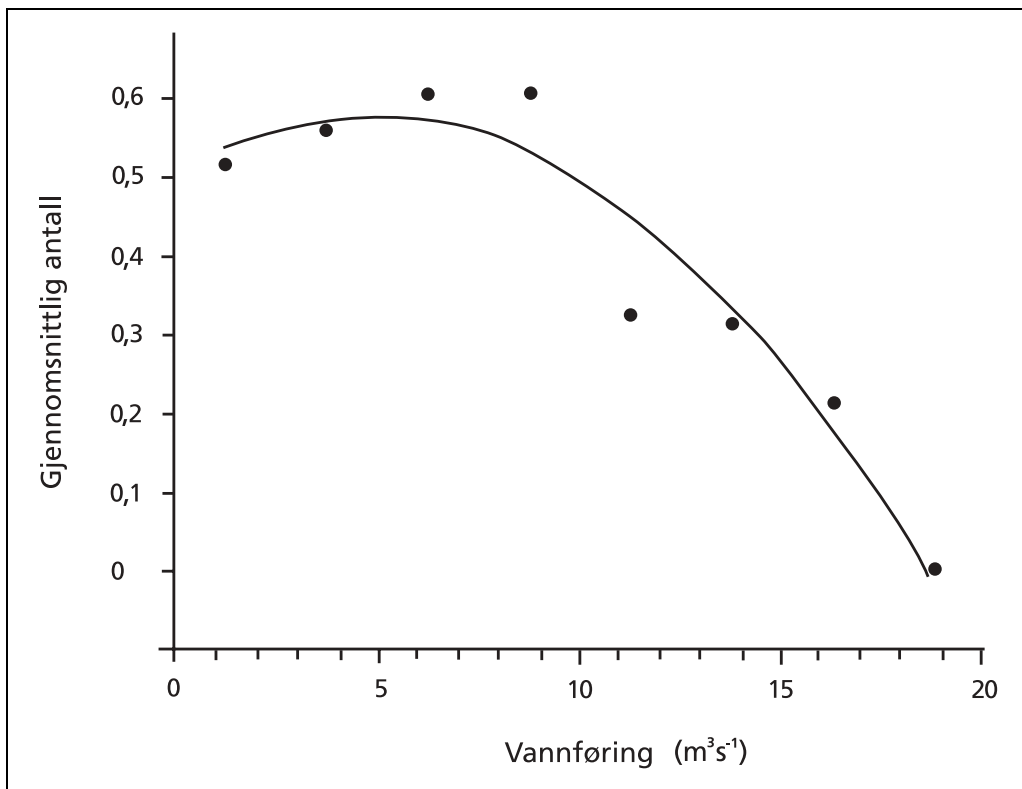
Dette betyr at en tidlig økning fra lav til middels vannføring tidlig i vandrings sesongen ga økt oppvandring. Senere i sesongen, da vannføringen er høyere, synes ikke enda høyere vannføring å ha samme stimulerende effekt på oppvandringen (september: $P = 0,08$; oktober $P = 0,5$). Dette kan antakelig tolkes som at når fisken kom nært opptil gytetiden, var det andre forhold enn vannføringen som var viktig for oppvandringen i elva



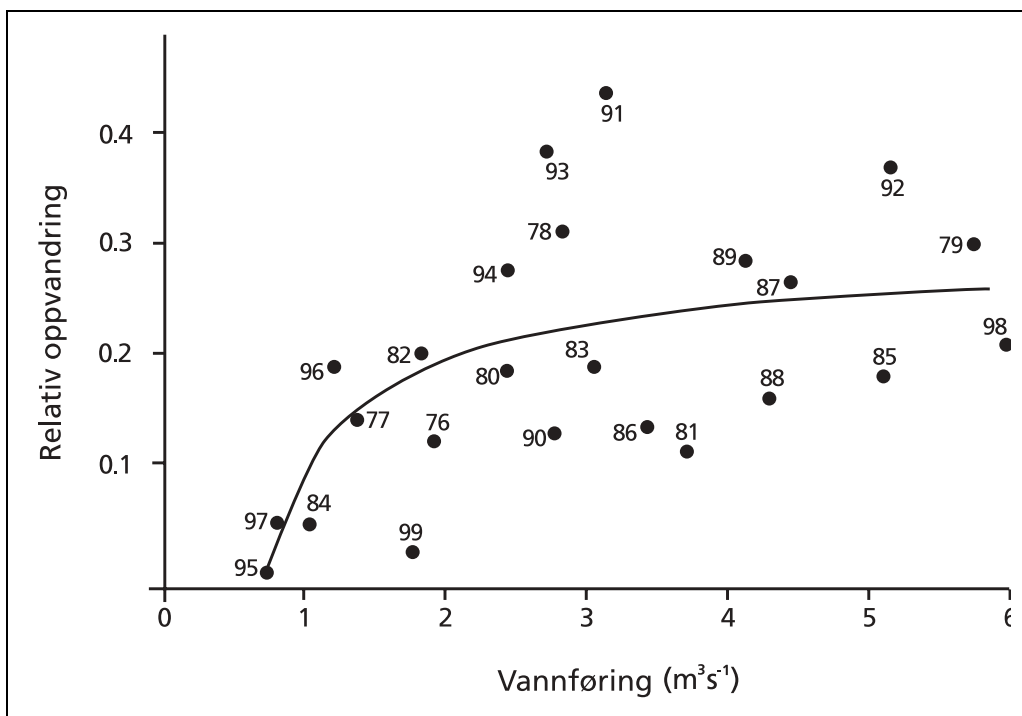
Figur 7. Sammenhengen mellom vannføring og gjennomsnittlig antall nedvandrende sjørret pr. dag i forskjellige vannføringsgrupper representert ved mediane vannføringer (1,25, 3,75, 6,25, 8,75, 11,25, 13,75, 16,25 and 18,75 m³s⁻¹). (a) Ørret >30 cm om våren (februar-juni) (b) ≤30 cm om høsten (juli – desember), og (c) >30 cm om høsten (juli-januar). - The relationship between flow and mean number of descending sea trout per day at the different median flows (1.25, 3.75, 6.25, 8.75, 11.25, 13.75, 16.25 and 18.75 m³s⁻¹). (a) fish >30 cm in length in spring (February through June), (b) ≤30 cm in autumn (July through December), and (c) >30 cm in autumn (July through January).



Figur 8. Relativ nedvandring (antall nedvandrende sjørret ≤30 cm pr måned/totalt antall pr. år) over månedlig gjennomsnittsvannføring i (a) august og (b) september fra 1976 til 1999. - Relative river descent (number of descending sea trout ≤30 cm per month/number per year) over mean monthly flow in (a) August and (b) September from 1976 to 1999.



Figur 9. Sammenhengen mellom medianvannføringen (1,25, 3,75, 6,25, 8,75, 11,25, 13,75, 16,25 and 18,75 m^3s^{-1}) og antall oppvandrende sjørret pr. dag ved ulike vannføringer mellom april og desember. - Relationship between median flow (1.25, 3.75, 6.25, 8.75, 11.25, 13.75, 16.25 and 18.75 m^3s^{-1}) and mean number of ascending sea trout per day at the different water discharges between April and December.



Figur 10. Relativ oppvandring i august (antall oppvandrende ørret i måneden/totalt antall i året) over gjennomsnittlig vannføring fra 1976 til 1999. - Relative river ascent in August (amount of ascending trout in the month/total number in the year) over mean flow in August from 1976 to 1999.

4 Diskusjon

4.1 Nedvandring

Sjørret vandrer nedstrøms på vei mot estuariet i to forskjellige perioder av året. Dette er en næringsvandring om våren og en overvintringsvandring om høsten. Næringsvandringen vår og sommer og tilbake til elva om høsten er velkjent (Nordeng 1977, Jonsson 1985). Overvintringsvandringen til sjøen om høsten er mindre kjent, og at umodne ørretunger trekker mot sjøen på dette tidspunktet er ukjent. Tydeligvis overvintrer en del av bestanden i sjøen, dette gjelder både umodne og kjønnsmodne individer. Det er således ikke riktig at sjørret bare vandrer til sjøen om våren, og at de overvintrer i ferskvann som f.eks. Nordeng (1977) gir inntrykk av. Men i store vassdrag med innsjøer der fisken kan overvintrer trygt slik som i Vosso (Jonsson 1985, 1989) og Salangsvassdraget (Nordeng 1977), vil antakelig en stor del av bestanden overvintrer i ferskvann. I små vassdrag der sjørreten ikke har tilgang til mange gode overvintringssteder som i Imsa, vil antakelig store deler av bestanden overvintrer i sjøen. I Imsa vandrer faktisk mer ørret mot sjøen om høsten enn om våren. Dette gjelder alle størrelsesgrupper av fisk. Ioneregulering i fullt sjøvann ved lav temperatur er imidlertid vanskelig, spesielt for små individer. De fleste av ørretene som vandrer ut fra elva om høsten vil derfor antakelig overvintrer i brakkvann nær elvemunningen der vannet er mindre salt enn lengre ute i fjorden. Dette betyr at sjørretens vandringmønster er mer komplisert enn mange tidligere har trodd.

Om våren synes vanntemperaturen å være den viktigste omgivelsesfaktoren som påvirker tidspunktet for utvandring. Daglig antall utvandrende ørret mellom februar og mai var signifikant korrelert med den økende vanntemperaturen. Tidligere har vi funnet tilsvarende sammenhenger for utvandringen av lakse-smolt (Jonsson & Ruud-Hansen 1985) og røye (Jonsson et al. 1989). Andre, som Foerster (1968) og Solomon (1978), har også rapportert sammenhenger mellom tidspunktet for utvandring hos smolt av sockeye laks og ørret, og vanntemperaturen om våren. I tempererte vassdrag synes således vanntemperaturen å regulere tidspunktet for når ørreten vandrer til sjøen om våren. Vanntemperaturen påvirker smoltifiseringen (McCormick et al. 2000), men også fiskens generelle aktivitet og behovet for mat. Dette er antakelig årsaken til hvorfor fisken svarer på høyere temperatur med økt utvandring.

Temperatureffekten på tidspunktet for utvandring til sjøen om våren ser man indirekte av breddegradsvariasjonen i tidspunktet for utvandring. Dess lengre nord, dess senere på våren/sommeren skjer utvandringen av de anadrome artene langs Atlanterhavskysten (Nordeng 1977, Solomon 1978, Bohlin et al. 1993a, b, Hembre et al. 2001). I Imsa vandret få fisk nedover elva før vanntemperaturen hadde nådd 4 °C, hvilket er nær den nedre grensen for vekst hos arten (Elliott et al. 1995). Energitettheten hos nedstrømsvandrende smolt og utgytt ørret er ekstremt lav (Jonsson & Jonsson 1997, 1998), og det er antakelig svært viktig for disse fiskene at de er i stand til å starte å ete og vokse så snart de kommer ut i sjøen.

Vannføringen synes å virke inn på utvandringen av sjørret om høsten. På den tiden er vannføringen ofte høy. Om våren, derimot, syntes ikke vannføringen å være av betydning for ørretutvandringen. Det viktige for fisken er at de kommer ut i sjøen når temperaturen er tilstrekkelig høy til at de kan ete og vokse. For ørret stiger næringsinntak og vekst gradvis med temperaturer over 4 °C. Når temperaturen i Høgsfjorden begynner å stige om våren, er det imidlertid normalt ikke flom i Imsa. Økt vannføring gir således ikke Imsa-ørreten en adekvat stimulus på denne årstiden. Dette kan være en tilpasning hos bestanden, fordi det ikke er tegn på økt utvandring ved økt vannføring i Imsa selv i år når vannstanden om våren er relativt høy.

Pemberton (1976) på sin side, rapporterte at utvandringen av sjørret til skotske "sea-lochs" økte med vannføringen om våren. Bohlin et al. (1993b) rapporterte tilsvarende at antallet nedvandrende ørretsmolt pr dag om våren økte med økende vannføring i svenske elver. Videre fant Hembre et al. (2001) i Stjørdalselva (årlig gjennomsnittsvannføring 29 m³s⁻¹, med normal maksimumsvassføring under vårfloppen på 450 m³s⁻¹) at få ørretsmolt forlot elva ved laveste vannstand, men at de heller utvandret ved en intermediaær vannstand. Således synes ørretsmolt mange steder å svare på økt vannføring med økt utvandring også om våren, selv om dette ikke kunne påvises ved de vannstandene som rådet på denne tiden i Imsa.

Det er minst tre årsaker til at utvandringen av ørret burde øke med økende vannføring. (1) Strømmen utgjør en kraft som kan føre fisken nedover vassdraget (Crittenden 1994). Smolt i mindre grad enn parr motstår sterk strøm (Thorpe 1982, 1984). De stiger vanligvis opp fra bunnen og blir ført nedover med strømmen når denne er sterk. Men strømmen vil også virke sterkt på utgytt fisk, svekket etter stort energiforbruk i forbindelse med gytingen (Jonsson & Jonsson 1997, 1998). (2) Store vannmasser beskytter fisken mot å bli oppdaget av potensielle predatorer. Dette er antakelig viktigere i små enn store vassdrag. I småelver og bekker eksponeres lett ørreten for predatorer som hegre *Ardea cinerea* (Feunteun & Marion 1994) og mink *Mustela vison* (Heggenes & Borgstrøm 1988). Dette kan også være relevant for Imsa selv om vi bare fant sammenheng mellom vannføring og utvandring om høsten. (3) Flom kan hjelpe fisken med å finne veien nedover vassdraget. Dette kan være spesielt viktig for å bringe fisken gjennom innsjøer og stille partier i vassdraget (Hansen et al. 1984). Dette siste punktet er av mindre relevans for Imsa der ørreten ikke kan vandre opp i de overliggende innsjøene på grunn av en foss ved utløpet av Liavatnet, 1 km oppover elva. Sjørret kan således svare på økt vannføring med utvandring. I Imsa så vi imidlertid kun tegn til dette om høsten.

Om våren vandret stor sjørret ut før mindre fisker. Store individer har bedre hypo-osmotisk kapasitet enn små individer, og det synes ikke engang nødvendig for dem å smoltifisere for å overleve i saltvann (Finstad et al. 1998, Jonsson et al. 1994, Tanguy et al. 1994), ikke minst på grunn av deres større volum i forhold til overflaten (Hoar 1976, Handeland et al. 1998, Claireau & Audet 2000). Ionereguleringen i sjøvann er spesielt vanskelig når vanntemperaturen er lav (Finstad et al. 1988),

hvilket kan være en årsak til at små individer i sterkere grad enn store, nøler med å vandre ut. Også blant smolten er det slik at store individer vandrer ut før mindre, slik det er funnet både hos laks (Österdahl 1969, Dunkley 1986, Jonsson et al. 1990) og ørret (Bohlin et al. 1993a, 1996), og vi ser at dette også er riktig for store i forhold til mindre sjøørret som har vært i sjøen tidligere.

Om høsten vandret mange små sjøørret ut på den tiden da mange av de store fiskene vandret opp fra sjøen. Det kan være fordelaktig for små, umodne individer å forlate elva før de aggressive voksne samler seg på gyte plassene. De fleste av de voksne forlater ikke elva før etter gytingen er ferdig, fra november og utover. Også mange av disse søker ut i sjøen straks gytingen er over. Denne dynamikken er antakelig årsaken til den tidligere utvandringen hos små enn store individer om høsten.

4.2 Oppvandring

Oppvandringen økte med vannføringen opp til ca. $8,75 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$. Til en viss grad syntes flom å stimulere til økt oppvandring, men svært mye vann syntes å forsinke eller også hindre oppvandringen. Den samme tendensen ble funnet for både liten og stor ørret. Det er energikrevende å forsere sterk strøm. For stillehavslaks *Oncorhynchus* spp. estimerte Brett (1995) et energiforbruk på i gjennomsnitt mellom 0,62-1,74 kcal pr kg pr km under oppvandringen. Er vandringen lang blir kostnaden således meget stor, og selv ved korte ferskvannsvandring vil energiforbruket hos laksefisk fram til gyting være betydelig (Jonsson et al. 1997). For laks synes sterk strøm under oppvandringen å være et mindre problem enn for ørret. I lmsa synes vannføringer opp til $20 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ å stimulere til økt oppvandring hos laks, men tendensen til å preferere stor vannføring under oppvandringen synes sterkere hos store enn små individer (Jonsson et al. 1990). Dette indikerer at laks er bedre tilpasset vandring i sterk strøm enn ørret, hvilket også indikeres av ungenes habitatbruk (Heggenes et al. 1999). Laksungene lever ute i sterkere strøm enn ørretungene, hvilket hovedsakelig synes å ha sammenheng med laksungenes mer strømlinjeformede kroppform og større brystfinner enn hos ørreten. Også som voksen har laksen et mer strømlinjeformet utseende enn ørreten.

En stor del av den norske sjøørreten gyter i elver og bekker som er mindre enn lmsa (Jonsson et al. 2001). I slike små vassdrag er antakelig relativt høy vannføring viktigere for fiskens vandring enn i større systemer. Dette reflekteres av redusert fiskestørrelse ved smoltifisering og kjønnsmodning med redusert elvestørrelse i vassdrag med vannføring under $1 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ (Jonsson et al. 2001). Dette betyr at vi kan vente at sjøørretens reaksjon på vannføring vil variere med de lokale forholdene fisken er tilpasset. Imidlertid synes fisken i perioder med lav vannføring å bli stimulert til oppvandring av økende vannstand. Men vi vil legge til at ørreten er mye mindre følsom for lite vann enn laksen. Laksestørrelsen øker med elvestørrelsen i elver med gjennomsnittsvannføring opptil ca. $20 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ (dvs 20 ganger mer enn for ørret) (Jonsson, N. et al. 1990, 1991), og mens laksen sjelden gyter med ryggen over vann, er det ikke sjelden å observere dette hos ørret selv om denne arten også er mindre enn laksen.

4.3 Forvaltningsrelevans

Undersøkelsen tyder på at ørretvandringen påvirkes av endringer i vanntemperatur og vannføring. I forbindelse med vassdragsreguleringer forandres ofte begge disse miljøvariablene. I en del tilfeller fører man vann bort fra nedslagsfeltet til et annet vassdrag, andre ganger demmer man opp og endrer derved vannføringsregimet gjennom året, sammenlignet med vassdragets naturlige tilstand.

Ved overføring av vann fra kildeområdene, reduseres vannføringen i det gamle elveløpet slik at temperaturen gjerne blir høyere og stiger raskere om våren. På grunnlag av denne undersøkelsen ser vi at dette fører til tidligere utvandring om våren. Vanntemperaturen i sjøen er da lavere, ernæringsforholdene dårligere og dødeligheten kan øke, spesielt hos små individer. Lavere vannføring om sommeren og tidlig på høsten kan også forsinke oppvandringen fra sjøen, og fisken blir enda mer avhengig av regnflommer enn tidligere for å vandre opp.

Ved regulering i eget løp med økt vannføring og eventuelt høyere vanntemperatur om vinteren og redusert vannføring og temperatur om sommeren, vil også dette kunne føre til tidligere utvandring om våren og senere oppvandring om høsten. Utvandringen høst og vinter vil øke på grunn av den økte vannføringen på denne tiden. Hvis reguleringen fører til andre endringer i vannføring og -temperatur enn de som er nevnt ovenfor, ser vi av de relasjonene vi har gitt foran at konsekvensene av disse for sjøørretvandringen også kan forutsis.

For de globale klimaendringene er det vanligste scenariet økt vannføring og -temperatur, spesielt om vinteren. Dette vil på samme måte som ved vassdragsreguleringer, endre tidspunktene for når fisken vil vandre opp og ned av vassdrag. Ved ekstremt høy vintervannføring venter vi at ørret vil bli spylt ut med flommen. På denne tiden er fiskens egenbevegelse nedsatt på grunn av lav vanntemperatur. Den høyere temperaturen vil gi tidligere utvandring og senere oppvandring. Denne endringen er imidlertid mindre bekymringsfull for vandringsforløpet idet vi venter at den økede temperaturen også vil bli avspeilet gjennom en tilsvarende endring av produksjonsforholdene i havet.

Den observerte avhengigheten mellom fiskens vandringsforløp og de ytre miljøfaktorene vil være til stor hjelp når man i konsekvensvurderinger vil fortelle i hvilken retningen et eventuelt inngrep vil virke. Skal man gi enda mer nøyaktige forutsigelser, trenger man undersøkelser av tilsvarende type i flere andre vassdrag med forskjellige vannførings- og temperaturforhold. En mer omfattende sjøørretovervåking er nødvendig for at vi skal kunne gjøre det.

5 Konklusjon

- (1) Sjørret vandrer opp- og nedstrøms de fleste måneder av året med unntak av vinteren (januar-mars) da vandringsaktiviteten er liten og vanntemperaturen er under 2 °C.
- (2) Vandringsaktiviteten er høyest vår og høst. Vårnedvandringen er næringsvandring til saltvann mens høstvandringen er overvintringsvandring til sjøen. Oppvandringen til ferskvann er i hovedsak gyte- og overvintringsvandring. Dette betyr at deler av bestanden overvintrer i ferskvann, deler i saltvann.
- (3) Vanntemperaturen synes viktig for når fisken skal vandre ut om våren, mens vannføringen synes viktigst for utvandringen om høsten.
- (4) Synkende vanntemperatur om høsten synes viktig for oppvandringen om høsten. Stigende vannføring var viktig for oppvandringen når vannføringen var lav, men ikke når den var høy.
- (5) De observerte sammenhengene kan brukes til å forutsi effekten av vassdragsinngrep på når sjørreten vil vandre. I siste instans vil dette være til hjelp når man skal gi en samlet vurdering av konsekvensene av inngrepet på bestanden.

6 Litteratur

- Abrahams, M. & Kattenfeld, M. 1997. The role of turbidity as a constraint on predator-prey interactions in aquatic environments. - *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 169-174.
- Anonym 1994. Report of the study group on anadromous trout. - ICES CM 1994/M:4: 1-80.
- Arnekleiv, J.V. & Kraabøl, M. 1996. Migratory behaviour of adult fast-growing brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to water flow in a regulated Norwegian river. - *Regulated Rivers: Research & Management* 12: 39-49.
- Bohlin, T., Dellefors, C. & Faremo, U. 1993a. Optimal time and size for smolt migration in wild sea-trout (*Salmo trutta*). - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 224-232.
- Bohlin, T., Dellefors, C. & Faremo, U. 1993b. Timing of sea-run brown trout (*Salmo trutta*) smolt migration: effects of climatic variation. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1132-1136.
- Bohlin, T., Dellefors, C. & Faremo, U. 1996. Date of smolt migration depends on body-size but not age in wild sea-run brown trout. - *Journal of Fish Biology* 49: 157-164.
- Brett, J.R. 1995. Energetics. - I Groot, C. Margolis, L. & Clarke, W.C., red. *Physiological ecology of Pacific salmon*. - UBC Press, Vancouver. s. 3-68.
- Carlin, B. 1955. Tagging of salmon smolts in the river Lagan. - Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm 36: 57-74.
- Claireaux, G. & Audet, C. 2000. Seasonal changes in the hypo-osmoregulatory ability of brook charr: the role of environmental factors. - *Journal of Fish Biology* 56: 347-373.
- Crittenden, R.N. (1994) A diffusion model for the downstream migration of sockeye salmon smolts. - *Ecological Modelling* 71: 69-84.
- Dunkley, D.A. (1986) Changes in the timing and biology of salmon runs. - I Jenkins, D. & Shearer, W.M., red. *The Status of the Atlantic Salmon in Scotland*. ITE Symposium 15, 1985, Banchory Research Station, Banchory. s. 20-27.
- Elliott, J.M. 1994. *Quantitative ecology and the brown trout*. - Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Elliott, J.M., Hurley, M.A. & Fryer, J.R. 1995. A new, improved growth model for brown trout, *Salmo trutta* L. - *Functional Ecology* 9: 290-298.
- Feunteun, E. & Marion, L. 1994. Assessment of grey heron predation on fish communities: the case of the largest European colony. - *Hydrobiologia* 280: 327-344.
- Finstad, B., Staurnes, M. & Reite, O. 1988. Effect of low temperature on sea-water tolerance in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. - *Aquaculture* 72: 319-328.
- Finstad, B. & Ugedal, O., Damsgård, B., & Mortensen, A. 1998. Seawater tolerance and downstream migration in hatchery-reared and wild brown trout. - *Aquaculture* 168: 395-405.
- Foerster (1968) The sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. - *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada* 162:1-422.

- Glebe, B.D. & Leggett, W.C. 1981a. Temporal, intra-population differences in energy allocation and use by American shad (*Alosa sapidissima*) during the spawning migration. - Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 38: 795-805.
- Glebe, B.D. & Leggett, W.C. 1981b. Latitudinal differences in energy allocation and use during the freshwater migrations of American shad (*Alosa sapidissima*) and their life history consequences. - Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 38: 806-820.
- Gregory, R.S. & Levings, C.D. 1998. Turbidity reduces predation on migrating juvenile Pacific salmon. - Transactions of the American Fisheries Society 127: 275-285.
- Handeland, S.O., Berge, A., Björnsson, B.T. & Stefansson, S.O. 1998. Effects of temperature and salinity on osmoregulation and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in seawater. - Aquaculture 168: 289-302.
- Hansen, L.P., Jonsson, B. & Døving, K.B. 1984. Migration of wild and hatchery reared smolts of Atlantic salmon, *Salmo salar*, through lakes. - Journal of Fish Biology 25: 617-623.
- Heggenes, J. & Borgstrøm, R. 1988. Effect of mink, *Mustela vison* Schreber, predation on cohorts of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. and brown trout, *Salmo trutta* L., in 3 small streams. - Journal of Fish Biology 33: 885-894.
- Heggenes, J., Bagliniere, J.L. & Cunjak, R.A. 1999. Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. - Ecology of Freshwater Fish 8: 1-21.
- Hembre, B., Arnekleiv, J.V. & L'Abée-Lund, J.H. 2001. Effects of water discharge on the seaward migration of anadromous brown trout, *Salmo trutta*, smolts. - Ecology of Freshwater Fish 10: 61-64.
- Hoar, W.S. 1976. Smolt transformation: evolution, behavior, and physiology. - Journal of Fisheries Research Board of Canada 33: 1233-1252.
- Hvidsten, N.A. & Hansen, L.P. 1988. Increased recapture rate of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L. stocked as smolts at high water discharge. - Journal of Fish Biology 32: 153-154.
- Hvidsten, N.A., Jensen, A.J., Vivås, H., Bakke, Ø. & Heggberget, T.G. 1995. Downstream migration of Atlantic salmon smolts in relation to water flow, water temperature, moon phase and social interaction. - Nordic Journal of Freshwater Research 70: 38-48
- Jellyman, D.J. & Ryan, C.M. 1983. Seasonal migration of elvers (*Anguilla* spp.) into Lake Pounui, New Zealand, 1974-1978. - New Zealand Marine and Freshwater Research 17: 1-15
- Jensen, A.J. & Aass, P. 1995. Migration of a fast-growing population of brown trout (*Salmo trutta* L.) through a fish ladder in relation to water-flow and water temperature. - Regulated River-Research & Management 10: 217-228.
- Jonsson, B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. - Transactions of the American Fisheries Society 114: 182-194.
- Jonsson, B. 1989. Life history and habitat use of Norwegian brown trout (*Salmo trutta*). - Freshwater Biology 21: 71-86.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. - Reviews in Fish Biology and Fisheries 3: 348-365.
- Jonsson, B. & L'Abée-Lund, J.H. 1993. Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. - Journal of Fish Biology 43 (Supplement A): 1-16.
- Jonsson, B. & Ruud-Hansen, J. 1985. Water temperature as the primary influence on timing of seaward migrations of Atlantic salmon smolts. - Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42: 593-595.
- Jonsson, B., Jonsson, N., Brodtkorb, E. & Ingebrigtsen, P.-J. 2001. Life history traits of brown trout vary with the size of small streams. - Functional Ecology 15: 310-317.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Ruud-Hansen, J. 1989. Downstream displacement and life history variables of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in a Norwegian river. - Physiology and Ecology of Japan Special Volume 1: 93-105.
- Jonsson, B., L'Abée-Lund, J.H., Heggberget, T.G., Jensen, A.J., Johnsen, B.O., Næsje, T.F. & Sættem, L.M. 1991. Longevity, body size and growth in anadromous brown trout. - Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48: 1838-1845.
- Jonsson, N. 1991. Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. - Nordic Journal of Freshwater Research 66: 20-35.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. 1997. Energy allocation in polymorphic brown trout. - Functional Ecology 11: 310-317.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. 1998. Body composition and energy allocation in life history stages of brown trout. - Journal of Fish Biology 53: 1306-1316.
- Jonsson, N., Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1991. Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. - Journal of Animal Ecology 60: 937-947.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Hansen, L.P. 1990. Partial segregation in the timing of migration of Atlantic salmon of different ages. - Animal Behaviour 40: 313-321.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1994. Sea ranching of brown trout (*Salmo trutta*). - Fisheries Management and Ecology 1: 67-76.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1997. Changes in proximate composition and estimates of energetic costs during upstream migration and spawning in Atlantic salmon *Salmo salar*. - Journal of Animal Ecology 66: 425-436.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Ruud-Hansen, J. 1988. Downstream displacement and life history traits of whitefish, *Coregonus lavaretus*, in a Norwegian river. - Environmental Biology of Fishes 23: 197-204.
- L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B., Jensen, A.J., Sættem, L.M., Heggberget, T.G., Johnsen, B.O. & Næsje, T.F. 1989. Latitudinal variation in life history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. - Journal of Animal Ecology 58: 525-542.
- Landergren, P. 2001. Sea trout, *Salmo trutta* L., in small streams on Gotland; the coastal zone as a growth habitat for parr. - Fil. Dr. avhandling, Stockholms Universitet, Avdelning for systemekologi, Stockholm, Sverige.
- McCormick, S.D., Moriyama, S. & Björnsson, B.T. 2000. Low temperature limits photoperiod control of smolting in Atlantic salmon through endocrine mechanisms. - American Journal of Physiology 278: 1352-1361.

- McDowall, R.M. 1988. Diadromy in fishes: migrations between freshwater and marine environments. - Croom Helm, London, UK.
- Martin, M.H. 1995 The effects of temperature, river flow, and tidal cycles on the onset of glass eel and elver migration into fresh-water in the American eel. - *Journal of Fish Biology* 46: 891-902.
- Muir, W.D., Zaugg, W.S., Giorgi, A.E. & McCutcheon, S. 1994. Accelerating smolt development and downstream movement in yearling chinook salmon with advanced photoperiod and increased temperature. - *Aquaculture* 123: 387-399.
- Nordeng, H. 1977. A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids. - *Oikos* 28: 155-159.
- Northcote, T.G. 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes. - I Gerking, S.D., red. *Ecology of freshwater fish production*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. s. 329-359.
- Pemberton, R. 1976. Sea trout in North Argyll sea lochs, population, distribution and movements. - *Journal of Fish Biology* 9: 157-179.
- Quinn, T.P. & Adams, D.J. 1996. Environmental changes affecting the migratory timing of American shad and sockeye salmon. - *Ecology* 77: 1151-1162.
- Smith, G.W., Smith, I.P. & Armstrong, S.M. 1994. The relationship between river flow and entry to the Aberdeen-Dee by returning adult Atlantic salmon. - *Journal of Fish Biology* 45: 953-960.
- Solomon, D.J. 1978. Migration of smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta* L.) in a chalk stream. - *Environmental Biology of Fishes* 3: 223-229.
- SPSS. (1999) SPSS Base 9.0 User's guide. - SPSS Inc., Chicago, USA.
- Tanguy, J.M., Ombredane, D., Bagliniere, J.L. & Prunet, P. 1994. Aspects of parr smolt transformation in anadromous and resident forms of brown trout (*Salmo trutta*) in comparison with Atlantic salmon (*Salmo salar*). - *Aquaculture* 121: 51-63.
- Thorpe, J.E. 1982. Migration in salmonids, with special reference to juvenile movements in freshwater. - I Brannon, E.L. & Salo, E.O., red. *Proceedings of the salmon and trout migratory symposium*. University of Washington, Seattle. s. 86-97.
- Thorpe, J.E. 1984. Downstream movements of juvenile salmonids: a forward speculative view. - I McCleave, D., Arnold, G.P., Dodson, J.J. & Neill, W.H., red. *Mechanisms of migration in fishes*. Plenum Press, New York. s. 387-396.
- Trepanier, S., Rodriguez, M.A. & Magnan, P. 1996. Spawning migrations in landlocked Atlantic salmon: time series modelling of river discharge and water temperature effects. - *Journal of Fish Biology* 48: 925-936.
- Vøllestad, L.A. & Jonsson, B. 1988. A 13-year study of the population dynamics and growth of the European eel *Anguilla anguilla* in a Norwegian river: evidence for density-dependent mortality, and development of a model for predicting yield. - *Journal of Animal Ecology* 58: 983-997.
- Whalen, K.G., Parrish, D.L. & McCormick, S.D. 1999. Migration timing of Atlantic salmon smolts relative to environmental and physiological factors. - *Transactions of the American Fisheries Society* 128: 289-301.
- Werner, E.E. & Gilliam, J.F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size structured populations. - *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 15: 393-425.
- Wolf, P.A. 1951. A trap for the capture of fish and other organisms moving downstream. - *Transactions of the American Fisheries Society* 80: 41-45.
- Wootton, R.J. 1998. *Ecology of teleost fishes*, 2nd Edition. - Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
- Økland, F., Jonsson, B., Jensen, A.J. & Hansen, L.P. 1993. Is there a threshold size regulating smolt size in brown trout and Atlantic salmon? - *Journal of Fish Biology* 42: 541-550.
- Österdahl, L. 1969. The smolt run of a small Swedish stream. - I Northcote, T.G., red. *Salmon and trout in rivers*. H.R. MacMillan lectures in fisheries. University of British Columbia, Vancouver, Canada.