

Gytetid hos laks (*Salmo salar*) i norske vassdrag.

- Skjer det en endring som følge av klimaendringer?

INGRID WIGEN

VEILEDERE

Kjetil Hindar
Tove Margrethe Gabrielsen

Universitetet i Agder, 2023

Fakultet for teknologi og realfag
Institutt for naturvitenskapelige fag

Innholdsfortegnelse

FORORD	4
SAMMENDRAG	5
ABSTRACT	6
1 BAKGRUNN	8
1.2 ATLANTERHAVSLAKS	8
1.2.1 Livssyklus	8
1.3 LAKS OG KLIMAPÅVIRKNING.....	9
1.4 GYTING	11
1.4.1 Gytevandring.....	11
1.4.2 Gytetid.....	12
1.5 FOSTERUTVIKLING, KLEKKING OG FREMKOMST FRA GRUSEN («SWIM-UP»).....	13
1.6 TRUSLER, FORVALTNING OG TILTAK	17
1.6.1 Stryking og kunstig befruktning.....	18
1.7 STUDIETS MÅL OG HENSIKT	19
2 METODE	20
2.1 INNHENTING AV REGISTRERTE STRYKEDATA.....	20
2.1.1 Døgngrader fra befruktning til klekking og startføring i Imsa.....	23
2.2 OMRÅDEBESKRIVELSER.....	24
2.2.1 Altaelva	25
2.2.2 Driva	26
2.2.3 Eira	26
2.2.4 Lærdalselva	27
2.2.5 Drammenselva	27
2.2.6 Sandvikselva.....	28
2.2.7 Numedalslågen	29
2.2.8 Skiensvassdraget.....	29
2.2.9 Suldalslågen	30
2.2.10 Imsa.....	31
2.3 GYTEGROPTELLING I ALTAELVA	31
2.4. ANALYSE AV DATAMATERIELL I EXCEL OG R	32
3 RESULTAT	33
3.1 GYTETID FOR STUDERTE ELVER	33
.....	36
3.2 VANNTEMPERATURER GJENNOM GYTEPERIODEN.....	37
3.3 VANNTEMPERATUR GJENNOM VINTERHALVÅRET	41
.....	41
.....	41
3.4 IMSA – DØGNGRADER FRA BEFRUKTNING AV EGG TIL KLEKKING OG STARTFØRING	42
4.DISKUSJON	45
4.1 LITEN ENDRING I GYTETIDSPUNKT	45
4.2 GYTING PÅ HØYERE VANNTEMPERATURER.....	47
4.3 EFFEKTER AV HØYERE VANNTEMPERATURER UNDER GYTING, FOSTERUTVIKLING, KLEKKING OG STARFØRING I IMSA	51
4.4 EFFEKT AV KLIMAENDRING?	54
4.5 METODEDISKUSJON.....	56
4.6 VIDERE ARBEID	58
5. KONKLUSJON	59

REFERANSER	60
VEDLEGG.....	70
.....	71
.....	71

Universitetet i Agder

Fakultet for teknologi og realfag

Institutt for naturvitenskap

Gimlemoen 25 4604 Kristiansand

<http://www.uia.no>

© 2023 Ingrid Wigen

Forord

Mitt mastergradstudium i kystsonøkologi ved UiA, avsluttes herved med denne oppgaven. Jeg var heldig som tidlig i studieløpet fant min eksterne veileder i NINA, Kjetil Hindar, som kunne tilby meg en oppgave som passet meg ypperlig. Han har vist engasjement og tro på meg fra første stund. Jeg har fått tatt del i en forskning som har vært spennende og lærerik fra start til slutt, der jeg har fått studert villaks og klimaendringer i form av gammelt og nytt datamateriale. Det har vært ekstra lærerikt å få være med på stryking av laksefisk ved fiskefella på Ims, og få delta i noe av praksisen bak arbeidet som blir gjort i klekkeriene. Jeg har sett viktigheten av arbeidet som gjøres for villaks i Norge, og jeg har fått utviklet enda større interesse for marin biologi, forvaltning av marint miljø, bærekraft og klimaforskning. I tillegg til dette har jeg fått arbeidet skrivefaglig og har lært mye om vitenskapelig og forskningsbasert skriving. Jeg har også fått en større forståelse for statistikk i forskning, og fått satt meg inn i mer avansert statistikk programmering, som kommer til å være til god nytte i fremtiden. Tusen takk til Marthe Marie Ruud, Hanne-Brit Hetland og Henriette Gesine Horn for å sette av tid til å lære meg R Studio.

Jeg vil takke Kjetil og Tove Margrethe Gabrielsen, mine to dyktige veiledere som har hjulpet og svart på alle spørsmål og problemstillinger underveis. Takk for at dere har vært tålmodige og forståelsesfulle, og samtidig hjulpet meg til å tenke kritisk og nøyaktig i arbeidet mitt. I tillegg vil jeg nevne alle medstudenter i Toves forskningsgruppe på UiA. Det har betydd mye å være en del av gjengen, både på teams-møter hver tirsdag og fysisk i Kristiansand. Dere har støttet og heia og vi har delt både frustrasjon og mestring. Jeg vil også takke Knut Bergesen for å bli godt tatt imot på NINAs forskningsstasjon på Ims, der jeg fikk være med de ansatte å stryke laksefisk, og fikk bli kjent med det praktiske arbeidet rundt laksefisk i forskning.

Videre vil jeg rette en stor takk til alle som har bidratt med data fra de forskjellige elvene jeg har studert. Dere har gjort dette studiet mulig å gjennomføre: Morten Merkesdal, Torkjell Grimelid, Charles Bergesen, Hilde Håranes, Frode Laugerud, Daniela Sabine Brakstad, Tor Næsje, Bjarnulf Helgeland, Sverre Revhaug, Ånund Sigurd Kvambekk og Knut Bergesen. Til slutt vil jeg understreke stor takknemlighet for familie og venner, for å ha hjulpet til der dere kan, med Excel, rettskriving og motivasjon. Å endelig få fullføre masterstudiet mitt etter flere års opptrening etter hodeskade er en stor milepæl, og jeg ser frem til veien videre innen marin biologi.

Sammendrag

Gytetid hos Atlanterhavslaks i norske vassdrag ble i 1988 studert av Tor G. Heggberget. Han fant at tiden laksen gyter på varierer fra midten av oktober til midten av januar, og at laksen gyter på gjennomsnittstemperaturer fra 1,2 °C til 4,7 °C. Laksen trues i dag av flere faktorer, der klimaendringer som temperaturøkning i vassdrag, endring i vannføring, og hyppigere perioder med ekstremvær som flom og tørke kan føre til stor påvirkning på flere av laksens livsstadier. Tiden laksen gyter på har vist seg å være temperaturavhengig, og er også en tilpasning til når det er gunstig for yngelen å komme opp av grusen for å ta til seg første næring. Datamateriell fra gyting i klekkeri og kultiveringsanlegg ble samlet inn for 10 ulike norske vassdrag, og uke for hovedgyting ble bestemt på grunnlag av datoen der flest hunnfisk var gytmodne. Hovedgyting ble studert med hensyn på vanntemperaturer, da fallende vanntemperaturer har vist seg å være en viktig faktor for gyting. Det ble derfor registrert vanntemperaturer gjennom gyteperioden, for å undersøke om det har skjedd en endring i gytetidspunkt fra 1977-1986, som Heggberget studerte, og frem til 2017-2021. I tillegg ble det undersøkt om en temperaturøkning kan ha påvirket utvikling og døgngader fra befruktning til klekking og startforing for villakspopulasjonen i Imsa gjennom de siste 5 til 10 årene.

Resultatene viste små til ingen signifikante endringer i gytetidspunkt for de studerte vassdragene, med kun 1-2 uker variasjon fra 1980-tallet og en tendens til tidligere gyting. Temperaturene ved hovedgyting i dag er derimot høyere for flere av vassdragene, og den gjennomsnittlige vanntemperaturen for hovedgyting varierer i dag fra 3°C til 7 °C. I tillegg er det en generell økning i gjennomsnittlige temperaturer gjennom vinterhalvåret. Resultatene viste en signifikant økende trend i antall døgngader som trengs fra befruktning til klekking og startforing i Imsa, og 2-3 uker tidligere fremkomst av grusen sammenlignet med estimer fra 1990. Derimot så det ut til at yngelen kom frem fra grusen på vanntemperaturer mellom 7 °C til 8°C, som regnes innenfor grensa for gunstige temperaturer ved første næringsopptak.

Studiet gir en pekepinn på at klimaendringer som økt vanntemperatur i vassdragene vil kunne påvirke yngelens utviklingshastighet og føre til en ugunstig «mismatch» med tanke på omgivelser og miljøforhold. Likevel ser det ikke ut til at klimaendringer har forsinket gytetidspunktet i noen grad, men det kan ikke utelukkes at det kan være forskjeller mellom kunstig befruktning og naturlig gyting i elva. Klimaendringer som ytterligere økning i

vanntemperaturer, hyppigere perioder med ekstremvær, i sammenheng med ugunstige effekter av kraftutbygging og andre trusler, kan bidra negativt for den allerede truede arten. Viktigheten av samarbeid om fremtidig lakseforvaltning på tvers av lokale, regionale og nasjonale myndigheter, sammen med forskning om kultivering og temperaturlpasninger vil være essensielt for å kunne opprettholde en bærekraftig villaksbestand.

Abstract

The spawning period of Atlantic salmon in Norwegian waters was studied by Tor G. Heggberget in 1988. He found that the timing of spawning occurred from mid-October to mid-January, and that salmon spawn at an average temperature of 1.2 °C to 4.7 °C. Atlantic salmon are threatened by multiple factors such as increasing water temperatures, changes in water flow, more frequent periods of extreme weather such as flood and drought which impacts salmon at different life stages. The timing of spawning is temperature dependent and is adapted to when it is favorable for the larvae to emerge from the gravel for their first feeding. In this study, the data from spawning in hatchery and cultivation facilities was collected from 10 Norwegian streams, and the week of peak spawning event was determined based on the date when most female matured, and were ready to spawn. The peak spawning was studied regarding the water temperature, as decreasing water temperature has showed to be an important factor for spawning. The water temperature was therefore recorded throughout the spawning period to investigate if there has been a change in the timing of spawning from 1977-1986, during Heggberget's study, to 2017-2021. In addition, we investigated whether an increase in temperature influenced the development and degree-days from fertilization to hatching and initial feeding for the wild salmon population in Imsa during the last 5-10 years.

The results suggested little to no changes in the spawning period of salmon in the studied streams, with just 1-2 weeks difference from the 1980s and a tendency for earlier spawning. The temperatures during peak spawning today are higher for most of the streams studied, and the average water temperature for peak spawning varies today between 3-7 °C. There was a general increase in the average temperature throughout the winter month. The results indicated a significant increasing trend in the number of degree-days needed from fertilization to hatching and initial feeding in Imsa, and the larvae emerged 2-3 weeks earlier compared with estimates for 1990. In contrast, the fry emerged from the gravel at water temperatures

between 7-8 °C which is considered within the range of favorable temperatures for the first feeding in nature, also called “swim up”.

This study gives insight into how increased water temperatures affect the larval development and can lead to a “mismatch” of surrounding and environmental variables. Nevertheless, it does not appear that climate change has delayed the time of spawning, but it cannot be ruled out that there may be differences between artificial spawning and natural spawning in rivers. Climate change such as increasing water temperature and more frequent extreme weather events, in combination with anthropogenic effects such as hydropower installations can negatively impact the already threatened Atlantic salmon. To maintain sustainable wild populations, it is essential for collaboration between local, regional, and national management, as well as further research on cultivation and temperature adaptations of wild salmon.

1 Bakgrunn

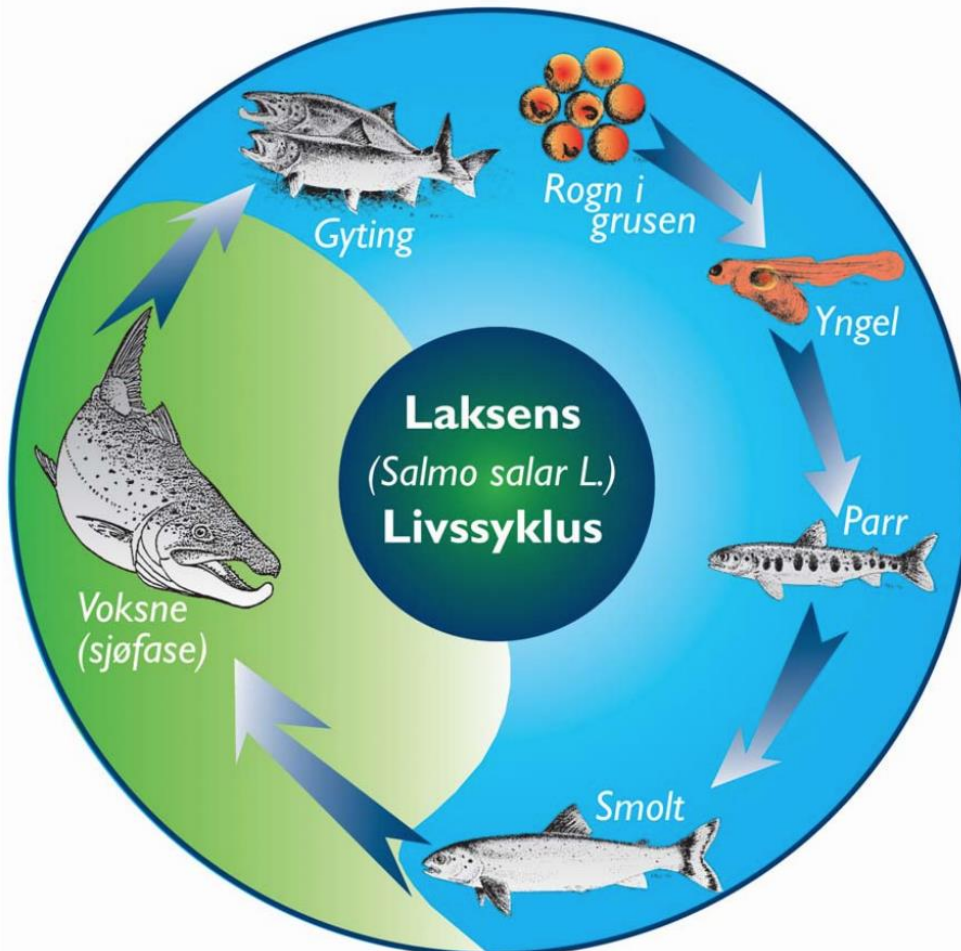
Atlanterhavslaksen (*Salmo salar* L.) regnes som Norges viktigste art, da den har stor verdi både som villaks og oppdrettsfisk (Misund, 2019). Laksen trues i dag av flere faktorer, og spesielt varmere temperatur om vinteren vil kunne føre til redusert snødekke og tidligere snøsmelting, hyppigere episoder med ekstremvær og større nedbørsmengder og flom (Sundt-Hansen, Hedger, Ugedal, & Diserud, 2018). Over en tredjedel av norske laksebestanders tilstand vurderes som dårlig eller svært dårlig (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021) og endringer i temperatur og vannføring kan på kort sikt ha effekter på store deler av laksens adferd, livshistorie og fysiologi (Kennedy & Crozier, 2010). Disse effektene vil kunne føre til endringer i gyttemønster og gytetidspunkt hos norske laksebestander (Jonsson & Jonsson, 2009). Kartlegging av og forskning på effekter av klimaendringer knyttet til laksens ulike livsstadier, er svært viktige for forvaltningen av denne viktige ressursen.

1.2 Atlanterhavslaks

1.2.1 Livssyklus

Atlanterhavslaks, heretter kun laks, tilhører laksefamilien Salmonidae, og er en anadrom fiskeart tilpasset et liv både i ferskvann og i saltvann i den nordlige delen av Atlanterhavet (Klemetsen, et al., 2003). Vandrings mellom elv og sjø gjør at laksen kan regulere og utnytte det mest passende habitatet for de ulike stadiene i livssyklusen. Laksen gyter fra høsten til tidlig vinter ved at hunnlaksen graver gytetroper i elva og legger eggene som deretter fertiliseres med melke fra hannen (Thorstad, Økland, & Aarestrup, 2007). Eggene ligger nedgravd under grusen i en dybde på omtrent 15-30 cm, gjennom vinteren før de klekker om våren (Crisp, 2000; Crisp, 1981; Heggberget & Wallace, 1984). Den første perioden livnæres yngelen av næring fra plommesekken den bærer under seg. Etter 2-8 uker absorberes næringen fra plommesekken, og lakseyngelen finner veien opp fra grusen (også kalt «swim-up») og begynner å ta til seg næring fra omgivelsene. Etter hvert som plommemassen som yngelen bærer med seg er brukt opp, går fiskeyngelen over til stadiet parr (Crisp, 1988). I denne perioden er de avhengige av nok tilgang til mat fra omgivelsene for å overleve. Parren lever i bekker og elver i svært varierte perioder, fra dager til år. Generelt oppsummeres parrstadiet til å vare i alt fra 1 til 8 år (Finstad, et al., 2010). Før utvandring til sjø gjennomgår parren en smoltifiseringsprosess, som forbereder fisken fysisk, utseende- og adferdsmessig på et liv i havet (Hoar, 1988; McCormick, et al., 1998). På dette stadiet kalles laksen for smolt og

er mellom 10 cm og 30 cm lang. I norske elver er gjennomsnittet 12-15 cm. Laksen kan leve 1 til 5 år i havet før den blir kjønnsmoden og returnerer tilbake til elva den ble født i for å gyte (Finstad, et al., 2010). Dette gjør at de ulike populasjonene utvikler lokale tilpasninger gjennom naturlig seleksjon, som gjør at en får laksepopulasjoner som varierer både genetisk og økologisk (Thorstad, Økland, & Aarestrup, 2007; Klemetsen, et al., 2003).



Figur 1: Laksens livssyklus (Kaasa, 1998) Figuren forklarer de ulike stadiene i laksens livssyklus. Blå fase er i elva og grønn fase er i sjøen. Rogn i grusen og yngel med plommesekk som er farget oransje, er stadier der de ikke er avhengig av å ta til seg næring fra omgivelsene.

1.3 Laks og klimapåvirkning

Klimaendringer som temperaturøkning, endringer i vannføring ved flom og ekstremvær forsterker de negative påvirkningene på villaksbestanden (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). Klimaendringer som temperaturøkning og endring i vannføring har allerede påvirket laksens livssyklus ved tidligere gyteoppvandring i elvene og ved migrasjon til sjø. På gjennomsnittlig

basis har smolten migrert 2,5 dager tidligere per tiår for over 60 studerte elver i Norden (Otero, et al., 2014). Dette skiftet i fenologi henger sammen med temperaturendringer i luft, i elva og i sjøen (Parmesan, 2007), og det vurderes om laksen tilpasser seg de globale klimaendringene (Otero, et al., 2014). Fremover i tid kan man derfor forvente en påvirkning på populasjoner både i ferskvann, under migrasjon til sjø, og i det marine miljøet (Todd, Friedland, MacLean, Hazon, & Jensen, 2011 ; Forseth, 2017 ; Jonsson & Jonsson, 2009).

Klimaendringer i ferskvann har vist seg å kunne føre til forandringer som på kort sikt kan påvirke økologiske variabler som gytemønster, fosterutvikling og klekking, samt gjenspeiles i endret tidspunkt for fremkomst fra grus og utvandring (Finstad, et al., 2010). Direkte påvirkning av laksens alder ved utvandring, kjønnsmodning og livslengde er også eksempler på faktorer som påvirkes av klimaendringene (Aas, Einum, Klemetsen, & Skurdal, 2011; Jonsson & Jonsson, 2009). Endringer i klima påvirker vannføring og temperatur, som har en effekt på laksens utvandring til sjø i tidlig fase, og som medfører en økende risiko for predasjon (Otero, et al., 2014). Selve tidspunktet for oppvandring i elver om sommeren og høsten vil også kunne endre seg, og derfor trolig også tidspunkt for gyting (Thorstad, Whoriskey, Rikardsen, & Aarestrup, 2011; Jonsson & Jonsson, 2009). Om breer forsvinner vil en rekke elver i Norge kunne få endret vannføringsdynamikk og temperaturforhold, som kan endre laksebestandenes grad for tilpasning til nye lokale forhold, og risikere å få bestanden redusert eller i verste fall mistet (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021).

I følge «International Council for the Exploration of the Sea» (ICES, 2017) og status for norske villaksbestander 2022 (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2022), er menneskelig aktivitet og effektene av dette større enn tidligere antatt. Klimaendringer vurdert i 2022 viste en økende risiko på grunnlag av bedre dokumenterte studier av havklima og laksens vekst og overlevelse (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2022). De ulike laksebestandene kan tilpasse seg evolusjonært til slike endringer gjennom naturlig seleksjon, men også gjennom at ulike individer tilpasser seg i forhold til miljøet den lever i (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). De evolusjonære endringene innen bestandene gjør at de som best tilpasses de nye forholdene overlever og vil videreføre genene sine. Dette er prosesser som skjer over lange tidsperioder og individuelle endringer og justeringer til nye forhold kan skje raskere (Williams, 2021). Klimaet er i rask endring, og er vurdert som en større trussel i dag enn ved tidligere vurderinger (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). Kunnskap om laksebestandenes evne til å tilpasse seg raskt nok er

tiltrengt, både når det gjelder de allerede etablerte klimaendringer, og de som er forventet i fremtiden (Radchuk et al., 2019).

1.4 Gyting

1.4.1 Gytevandring

Fra 1980-tallet og frem til i dag er antallet laks som vender tilbake fra sjøen til opprinnelseselva mer enn halvert. Bedre forvaltning og innskrenkninger i fisket har gjort at det likevel er en økning i antall laks som gyter i elvene (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). Gytevandringen starter tidlig om våren, og foregår gjennom sommeren og utover høsten, og forskning tyder på at laksen ofte oppholder seg i vassdragene flere måneder før de skal gyte (Hansen, Jonsson, & Jonsson, 1993). Oppvandringen inn i elvene styres av lokale variabler i de ulike elvene og påvirkes av temperatur og vannføring (Jonsson & Jonsson, 2009). Sammenhengen mellom vannføring og oppvandring er også påvirket av fiskestørrelse og elvestørrelse, da lav vannføring vil forsinke stor fisk i større grad enn for mindre artsfrender (Aas, Klemetsen, Einum, & Skurdal, 2010; Jonsson & Jonsson, 2017; Jonsson, Jonsson, & Hansen, 2007).

Generelt kommer større laks tidligere til vassdragene enn mindre laks (Jonsson, Jonsson, & Hansen, 1990). Når vannføringen er lav vil det bli redusert bevegelsesfrihet for laksen, samtidig som de eksponeres i større grad for predatorer og fiender. Andre studier viser at vannføring har hatt mindre betydning for oppvandring, det er da spesielt funnet i vassdrag og elver av såpass stor størrelse at minstekravet for vannføring ikke er påvirket (Thorstad, Økland, & Johnsen, 2003; Thorstad & Heggberget, 1998). I små elver og vassdrag er vannføring av større betydning under laksens oppvandring, der fisken ofte venter på gunstige forhold i estuarier utenfor elvemunningen. I andre vassdrag vil svært høy vannføring kunne forsinke oppvandring midlertidig, da fisken foretrekker oppvandring under fallende vannstand (Finstad, et al., 2010). Økt vannføring vil noen steder være fordelaktig for oppvandring i elva, mens ekstremflom vil igjen virke forsinkende (Thorstad, Økland, Aarestrup, & Heggberget, 2008 ; Jonsson, Jonsson, & Hansen, 2007). Påvirkes laksen mye av ugunstig vannføring under oppvandring, kan dette over lengre perioder ha innvirkning på størrelse av bestand og gytefisk, og i noen tilfeller endret tidspunkt for oppvandring (Finstad, et al., 2010 ; Thorstad, Økland, Aarestrup, & Heggberget, 2008). En økende vannføring har vist seg å være den viktigste faktoren under laksens oppvandring fra sjøen, og utgjør en stor forskjell spesielt for

mindre elver og vassdrag der laksefisken er avhengig av en økning i vannføring for å kunne vandre opp i elva (Jonsson, Jonsson, & Hansen, 2007; Klemetsen, et al., 2003). Endringer i vannføring kan også påvirke bestandene gjennom forandring i utnyttbart areal som igjen påvirker tetthet av populasjonene, tilgangen på mat og gyteområder. For bestandenes rekruttering, tetthet og de ulike individenes vekst er disse faktorene essensielle, og kan komme til å påvirke vassdragenes bærekapasitet (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021).

1.4.2 Gytetid

Gytetidspunkt har vist seg å være påvirket av populasjonsspesifikke tilpasninger, naturlig seleksjon, nedarving og temperatur (Henderson, 1963; Finstad, et al., 2010). Studiet til Tor Heggberget fra 1975-1986 studerte gytetid hos villaks for 16 ulike vassdrag i Norge (Heggberget, 1988). Han samlet inn data fra laksebestandenes gyteperiode, og studerte tidspunkt for hovedgyting og dens sammenheng med hensyn på temperatur, vannføring og breddegrad. Studiet indikerte at gjennomsnittlig gytetid varierte fra 20. oktober til 10. januar hos norske bestander av villaks. Det viste seg også at elver i høyere breddegrad (63°-70°) hadde sin hovedvekt av gyting fra 20.oktober til 5.november, mens bestander lengre sør (59°-63°), varierte mellom 25. oktober og 10. januar (Heggberget, 1988). Dette bekreftet teorien hans om at vanntemperaturer gjennom vinteren i vassdraget har en sammenheng med den dagen laksen begynner å gyte. Studiene til Heggberget viste at hovedmengden av norsk villaks gyte på vanntemperaturer fra 1,0 til 4,7 °C (Heggberget, 1988), og at det er store variasjoner mellom populasjoner og vassdrag. Laksen gyter når temperaturen faller, og jo høyere temperaturen i elva er, desto senere vil gyting forekomme (Finstad, et al., 2010). Her vil også lokale variasjoner spille en stor rolle (Henderson, 1963; Tallman & Healey, 1991). Forskning har i senere tid vist at gytetiden kan være varierende mellom laks som gyter fritt i naturen, og laksen som er kultivert og kunstig befruktet. En undersøkelse av «Sockeye» laks, også kalt Rødlaks, i Cedar River fra vestkysten av USA viste betydelig senere forskyvning av gytetiden på 90-tallet (Tillotson, Barnett, Bhuthimethee, Koehler, & Quinn, 2019). Ved nyere undersøkelser i samme elv viste derimot målinger fra klekkeridrift tendenser til tidligere gyting med 1-3 uker (Tillotson et al., 2019). Trenden for senere gyting før 1993 ble delvis forklart av miljøendringer, grunnet en påvist økning i temperaturer om høsten (Quinn, Peterson, Gallucci, Hershberger, & Brannon, 2002), mens den fremskyndede gytingen i årene senere ikke ble det (Tillotson et al., 2019). Studiet antydte at observasjonene de siste årene

kunne tyde på at kunstig og naturlig seleksjon virket i motsatte retninger (Tillotson et al., 2019).

En studie av «Kongelaks», Chinook laks i elven Skagit i Washington modellerte gjennomsnittlig gytetid ved å telle gytegroper. Gjennom de siste 2-6 tiårene, hadde den naturlige laksebestanden gytt senere med 0,03-0,52 dager per år, mens en gruppe laks som var påvirket av kunstig befruktning fra klekkeriet hadde en gjennomsnittlig gytetid som var tidligere med 0,19 dager per år (Austin, Essington, & Quinn, 2021). Skagit-studiet indikerte også at ved økende elvetemperaturer, ville trolig klekkerienes gytetrender komme til å utvikle seg i en motsatt retning sammenlignet med trendene i de naturlige laksestammer (Austin, Essington, & Quinn, 2021).

1.5 Fosterutvikling, klekking og fremkomst fra grusen («swim-up»)

Fosterutviklingen til villaks er temperaturavhengig (Elliot & Hurley, 1998a). Dette påvirker også tidspunktet for klekking (Crisp, 1981). Når embryoet er kommet til det steget i utviklingen at det kan overleve utenfor egget kan klekkingen skje tidligere eller fremskyndes (Kane, 1988.). Utvikling og lengde på klekketidspunkt, klekkeprosess, rekkefølge på dannelse av organer, dannelse og vekst av muskelceller og forekomst av abnormiteter blir også preget av vanntemperaturen. Ifølge Sundt-Hansen et al. (2018) har fosterstadiet en øvre temperaturtoleranse på 16 °C. Forskning viser at fosterutvikling og klekketidspunkt er temperaturavhengig (Crisp, 1981), noe som gjør at vanntemperaturen også vil kunne påvirke selve gytetiden. Hunnfisk vil tilpasse gytetidspunktet for å oppnå best tilrettelegging for vekst og overlevelse for yngelen (Elliott & Elliott, 2006 ; Sundt-Hansen, Hedger, Ugedal, & Diserud, 2018). For at yngelen skal ha gunstige forhold for overlevelse og vekst er den avhengig av tilgang til egnet mat, abiotiske forhold og beskyttelse mot predatorer. Individuer som begynner å ta til seg mat når tidspunktet for vekst og overlevelse er best mulig favoriseres gjennom naturlig seleksjon (Cushing, 1982 ; Einum & Fleming, 2000 ; Letcher, et al., 2004).

Det ble i 1981 utviklet flere modeller for å estimere klekketidspunkt for laksefisk basert på endring i vanntemperatur. Over 97 % av variasjonen i inkubasjonstid ble beskrevet av *Formel 1* for temperaturer mellom 2,5 og 12°C.

Formel 1: $\log D = b \log (T - \alpha) + \log a$ hvor D = antall dager fra befruktning til 50 % klekking, T = gjennomsnittlig vanntemperatur, α = temperaturkorreksjonsfaktor (laks) = 11,0, $\log a$ = konstant (laks) = $5,1908 \pm 0,1561$, b = konstant (laks) = $-2,6562 \pm 0,1235$.

Denne modellen ble brukt til å beregne endringer i klekketidspunkt før og etter regulering ved Sautso i Altaelva (Næsje, et al., 1998). Etersom reguleringen førte til en økning i vanntemperatur om høsten kunne man gjennom forskning konkludere med at tidspunktet for klekking hadde endret seg med nesten en hel måned til 9. mai - 2. juni, fra det som tidligere var 4. – 19. juni (Ugedal et al., 2008). Hovedandelen av klekking i ti ulike norske vassdrag, fant sted mellom 20.april til 10.juni, på gjennomsnittstemperaturer mellom 4,5 - 6,8 C° (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991).

Temperaturendring påvirker estimatet for klekketidspunkt, uavhengig om endringen skyldes klimaendring eller vannkraftregulering. At klekketidspunkt avhenger av vanntemperaturer, er med på å understreke teorien om at gytetidspunkt også påvirkes direkte av vanntemperaturer, og at det trolig er en sammenheng mellom gytetid og klekking. For laks i Norge har en generell varmesum fra gyting til klekking vært 300-400 døgngader (Hansen, 2000). Senere forskning hevder at det trengs generelt 383-545 døgngader til klekking for laks i Norge (Smialek, Pander, & Geist, 2021). Døgngader regnes ut ifra gjennomsnittstemperaturer multiplisert med antall dager. På denne måten kan en se endring i den gunstige temperatursummen eggene trenger for best mulig utvikling, og om dette kan medføre tidligere klekking, som igjen kan være ugunstig for overlevelse. Tiden fra befruktning til klekking er vist temperaturavhengig, og større endringer i temperatur kan derfor føre en «mismatch» i klekketidspunkt og gunstige forhold.

I Aberdeeen Dee i Skottland klekket eggene tidligere fra gytegroper i lavtliggende deler av elva, sammenlignet med høytliggende gytegroper (Webb & McLay, 1996). Økt vintertemperaturer som følge av reguleringer, kan føre til tidligere klekking av fiskeegg, da utviklingstiden fra befruktning til klekking avtar med økende temperatur (Brannon, Powell, Quinn, & Talbot, 2004). En generell trend kan være at laks som stammer fra kalde elver, har

høyere utviklingshastighet og krever færre døgngrader ved samme temperaturer (Brannon, Powell, Quinn, & Talbot, 2004).

Det samme gjelder tiden fra klekking til fremkomst av grusen, der økt temperatur reduserer antall dager til yngelen kommer opp fra grusen (Jensen, Johnsen, & Saksgård, 1989). Et studie fra 1991 (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991) regnet en estimering av første fødeopptak i 10 ulike lakseelver i Norge, og konkluderte med at yngelen ikke startet oppgang fra grus og fødeopptak før vanntemperaturene var steget til ca. 7-8 °C. Det er også vist store årlige variasjoner i tidspunkt for fremkomst av grusen innenfor samme elver og populasjoner, som skyldtes at vanntemperaturer er varierende fra år til år, i sammenheng med tidspunkt for gyting (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). Utregning for estimert fremkomst av grusen og første næringsopptak bruker samme likning som ved utregning for klekking (Crisp, 1988).

En sammenheng mellom temperatur og fremkomst fra grusen ble beskrevet matematisk i *ligning 1b* av (Jensen, Johnsen, & Saksgård, 1989) for temperaturer innenfor området 3,9-10,4 grader C° $D = 472 T - 1,27$, hvor D = antall dager etter klekking, og T = vanntemperatur i C°.

Ved hjelp av *ligning 1b* fra Crisp (1981;1988) kan en derfor beregne tidspunkt for første næringsopptak for lakseyngel, ved å bruke temperatur og stryketidspunkt. Ligningen kan da beregne hastighet på utvikling fra egg til plommesekknyngel ved forskjellige temperaturer, og angi et estimat på når en kan forvente at 50 % av yngelen vil ta til seg første næring.

En studie i Suldalslågen viste at temperaturer under 8 °C var antatt å føre til lav overlevelse av lakseyngelen, og viste til at dersom laksen hadde gytetid i november, ville temperaturene ved fremkomst av grusen variere mellom 5 °C og 7 °C (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991). Ved gyting mellom 15. desember og 15. januar ville temperaturen ved fremkomst av grusen normalt være over 9 °C. Det ble derfor beregnet at for å sikre best mulig overlevelse av lakseyngel, ville den gunstige gyteperioden være rundt 1.januar. Gjennomsnittlig tid for første næringsopptak ble beregnet til 24. mai – 11. juli i de ti studerte elvene.

Vanntemperaturene ved første næringsopptak varierte fra 8 °C til 13 °C (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991).

Under fosterutvikling har vanntemperatur også vist seg å ha stor innflytelse hos laksefisk (Jensen, 1992). Det ble også utviklet egne modeller for å beskrive fosterutvikling i forhold til vanntemperaturer (Crisp, 1981). Både genetisk påvirkning, lysintensitet og oksygeninnhold i vannet viste seg også å være faktorer som spiller inn her (Heggberget & Wallace, 1984; Beacham, 1988).

Økte temperaturer om vinteren og om våren vil kunne endre stadiet fra klekking til fremkomst av grusen til å bli kortere, og samtidig med en eventuell tidligere klekking, vil dette kunne føre til en mer kritisk og dødelig fase enn den allerede er (Jensen, Johnsen, & Saksgård, 1989). Gytetiden endres etter det tidspunktet yngelen vil ha best mulighet for å utvikle seg og ha gunstige forhold for overlevelse, som forklarer hvorfor laks i vintervarme elver gyter senere, og i vinterkalde elver tidligere. Gytetiden i norske elver tilpasses slik at fremkomst fra grusen ikke skal forekomme før elvens vanntemperatur når 8 °C (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991). Studier av «kongelaks» i Washington viste at tidligere gytetid vil eksponere embryoer til varmere vann. I studiet gjort i Cedar River i Washington, viste et gjennomsnittlig temperaturregime at en ukes skifte i hovedgytetid fra midten av oktober til tidlig oktober ville fremskynde gjennomsnittlig fremkomst av grusen med over to uker (Tillotson, Barnett, Bhuthimethee, Koehler, & Quinn, 2019). Påvirkningen av kunstig seleksjon på gytetid er derfor forsterket for yngelens fenologi (Tillotson et al., 2019). For Chinook laks fra Skagit River og Sauk River i Washington ble tiden fra befruktning til fremkomst fra grusen simulert, og undersøkelsen viste at individer med tidligere gytetid hadde tidligere fremkomst fra grusen, med så mye som 72 dager sammenlignet med den naturlige bestanden (Austin, Essington, & Quinn, 2021). Så små temperaturendringer som et gjennomsnitt på 1°C kan endre tiden for fremkomst med en hel måned (McCullough, 1999).

Ved en økende klimaendring vil regimene i temperaturer og vannføringsmønstre trolig endres, der man kan risikere at yngelens fremkomst fra grusen og starten på næringsopptak i elven vil finne sted på et tidspunkt der enten temperatur, vannføring eller tilgang på mat vil være ugunstig. Dette kan igjen føre til økt dødelighet i en fase av laksens livsfase som allerede er svært kritisk (Jensen, Johnsen, & Saksgård, 1989; Sundt-Hansen, Hedger, Ugedal, & Diserud, 2018).

1.6 Trusler, forvaltning og tiltak

Villaksbestanden som returnerer til norske elver for å gyte har blitt halvert siden 1980-tallet (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). Den observerte nedgangen i villaksebestanden som gyter i Norske elver kan skyldes flere ulike årsaker. Lakseoppdrett i sjø kan påvirke villaksbestanden ved økte mengder parasitter og sykdommer, som lakselus, samtidig som interaksjon med rømt oppdrettslaks kan svekke villaksbestanden (Forseth, et al., 2017; Bolstad, et al., 2021). I tillegg har påvirkning fra vannkraftregulering, andre fysiske menneskelige inngrep i elver, forurensning og forsuring negativ effekt på villaksbestanden (Forseth, et al., 2017).

Betydelige innskrenkninger av fisket og utsetting av rogn og smolt, har resultert i flere gytefisk i elvene, selv om innsiget av laks reduseres (Miljødirektoratet, 2014). Nasjonale tiltak som er iverksatte for å ta vare på villaksen har ikke vist seg å være nok, da en kartlegging av tilstand for laksebestander viste at bare én av fem laksebestander var rangert til god tilstand (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). En tredel av disse elvene var i dårlig eller svært dårlig tilstand. Studier fra 2019 viste ikke til at tilstandene var forbedret sammenlignet med tidligere år, og at de største negative påvirkningene fortsatt var de samme som før (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). Å bedre laksens forhold i regulerte vassdrag er av høy prioritet fra forvaltningsmyndighetene, og det er allerede utviklet gode verktøy og tiltak for laksevassdrag (Forseth & Harby 2013). Det finnes flere tiltak for å redusere negative effekter av kraftregulering og andre fysiske inngrep. Omfattende kalkningstiltak har gjort at påvirkningen av sur nedbør har blitt redusert, og minsket risiko for ytterligere fremtidig skade (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). En global utfordring er tiltak som reduserer karbonutslippene. Betydningen av å ha store genetisk variable laksebestander som er i stand til å møte de raske klimaendringene øker. Det er store genetiske variasjoner og ulikheter mellom laksebestandene som gjør det sannsynlig at de kan respondere forskjellig på lik påvirkning (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). Det bør derfor legges vekt på å bevare den genetiske variasjonen og dens tilpasninger, samt prøve å minimere introduksjoner som fører til en reduksjon i genetisk integritet og variasjon, og deres evne til å tilpasse seg de raske endringene som følge av klimaendringer (Todd et al., 2011).

Manglende kunnskap om hvordan de relativt raske klimaendringene vil kunne påvirke laksebestandenes genetiske og økologiske tilpasninger gjør at det enda er mye usikkerhet rundt laksens fremtid. Undersøkelser knyttet til hastighet av de evolusjonære endringene i

forhold til hastigheten på klimaendringer har vist seg å være en utfordring i biologiske klimaeffektstudier (Radchuk, Reed, & Teplitsky, 2019). Heldigvis foregår det omfattende forskning på laks og klima, og det ventes flere studier knyttet til bestandsendringer og klimaindekser (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021).

1.6.1 Stryking og kunstig befruktning

Med et formål om å øke det høstbare overskuddet av laksefisk, startet det på 1800-tallet opp klekkeridrift og fiskeutsettinger i Norge (Miljødirektoratet, 2014). Klekkeridrift bygger på at egg og melke strykes fra gytefisk, og at befruktningen skjer kunstig av mennesker.

Gytemoden hunnfisk blir strøket over buken for å slippe rogn, før de blir fertilisert av melke (Skoglund, Einum, & Robertsen, 2011; Trondheim Omland Fiskeadministrasjon AS, 2022). Fisk som er fanget tidligere i sesongen og som holdes i kar frem til stryking, har vanligvis en litt senere gytetidspunkt enn samme bestand har i naturen (Heggberget, 1988).

Utsetting av yngel og fisk, kalking, etablering av fisketrapper og beskatningsrestriksjoner er mye av grunnen til at flere av norske laksebestander har blitt reetablert. Etter den økende kraftverkutbyggingen i vassdragene, ble det iverksatt tiltak for å kompensere for tapet dette medførte. På 1980-tallet ble det etablert egne genbanker for bevaring av laksefisk, ved å fryse ned melke og ved å ha fisk i levende genbank (Miljødirektoratet, 2014). På denne måten kunne truede bestander reetableres og oppbevares gjennom flere generasjoner. Flere norske vassdrag har gjennom tidene blitt infisert med parasitten *Gyrodactylus salaris*, og da har man kunnet reetablere bestandene igjen ved hjelp av genbankvirksomhet (Karlsen, 2018). Forskning ved gjentatte eksperimenter og forsøk i kunstige elver har også bidratt til mye viktige funn og kunnskap innen villaks (Karlsen, 2018).

1.7 Studiets mål og hensikt

Hensikten med oppgaven er å undersøke om gytetidspunktet i elvene Altaelva, Eira, Lærdalselva, Driva, Sandvikselva, Drammenselva, Suldalslågen, Numedalslågen, Skiensvassdraget og Imsa har endret seg i løpet av de studerte tidsperiodene. Basert på Tor Heggbergets forskning publisert i 1988, har det blitt samlet inn data for hovedgytetid og vanntemperaturer for flere av de samme elvene fra 1990 til 2021. Strykedatoer og temperaturer er registrert over lengre tidsperioder frem til 2021, som gir oss mulighet til å sammenlikne nåtid og fortid, i håp om å avdekke mulige effekter av klimaendring. Innsamling av data følger derfor samme fremgangsmåte som ble brukt under Tor Heggbergets studie. I dette studiet undersøkes det om temperatur under hovedgyting har endret seg fra 1977-1986 i de studerte elvene, og i hvilken grad dette har påvirket tidspunkt for gytetid. I tillegg har det blitt undersøkt om eventuelle temperaturendringer kan ha påvirket utvikling og antall døgngrader fra befruktning til klekking og startføring for villakspopulasjoner i Imsa gjennom det siste tiåret.

2 Metode

2.1 Innhenting av registrerte strykedata

For å kunne kartlegge gytetidspunkt og gytemønster over lengre tidsepoker, har registrerte strykedatoer blitt undersøkt i perioden 1988 – 2021 for de ulike elver og vassdrag som ble valgt til forskningsprosjektet. De ulike lokalitetene ble valgt med utgangspunkt i Heggbergets studerte elver i fra (Heggberget, 1988) og alle data er hentet fra klekkeridrift.

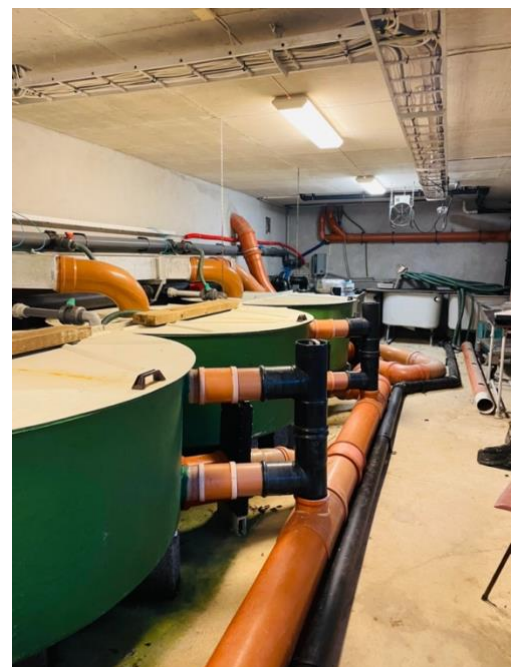


Figur 2: Foto av laksetrapp i Imsa ved NINA's forskningsstasjon. Foto: Ingrid Wiggen

I 1988 ble elvene valgt på grunnlag av tilgang på data. De samme elvene kan derfor brukes som sammenligningsgrunnlag for data innhentet i senere tid.

Metoden går ut på at fisken som skal brukes i kultivering og klekkeridrift blir fanget med håv fra fiskefeller, såkalte laksetrapper, eller med not og stang i elva. De blir vanligvis overført til kar med kjent vanntemperatur.

Her blir fisken observert til de blir gytemodne. Gyting varierer vanligvis over flere dager, da hunnfisk modnes til ulike tider også innenfor samme laksepopulasjon. I naturen er det flere faktorer som styrer gytetidspunkt, og det kan derfor antas at modningen i kultiveringsanlegg sammenlignet med naturen påvirkes forskjellig.



Figur 3: Fisken står i kar før stryking ved Imsa forskningsstasjon. Foto: Ingrid Wiggen

Strykeprosessen foregår ved at fisken bedøves i kar, før de strykes med hånd over buken. Rognen blir overført i poser, og deretter sprøytet med melke. Befruktet rogn benyttet i kultivering blir registrert og sjekket for sykdommer. Rognen blir så overvåket i stadier fra øyerogn til klekking og yngelutsetting. Strykedatoer kan derfor variere, og forekomme over korte til lengre tidsperioder. I noen elver der gytetidspunkt er sent på året kan strykedatoer variere over måneder (Heggberget, 1988).

Ifølge Heggberget (1988) kunne metoden og resultatene tilsi at gytetid i naturen vanligvis fant sted en uke tidligere enn hos fisk som hadde oppholdt seg i kultiveringsanlegg og kar i perioden før stryking.

Strykedatoer, størrelse, vekt og antall liter innlagt rogn har blitt loggført og samlet i arkiver.

Under dette prosjektet har det i første omgang blitt registrert strykedatoer hentet fra 10 ulike klekkeri, kultiveringsanlegg og elver lokalisert i Norge. Elvene har ulik størrelse, vannføring, temperaturer, og lysforhold.

Tor Heggberget gjorde i 1988 også noen undersøkelser fra lufta, og bestemte gytetidspunkt ved å observere dannelsen av gytetroper i elvene. Gytetidspunktet ble satt til det tidspunkt hvor antallet observerte gytetroper var på det høyeste. Denne metoden ble brukt blant annet i Altaelva, og brukes fortsatt for å observere bestandene.

Temperaturmålinger og registreringer har blitt gjort av NVE (Norges vassdrags- og energidirektorat) over lengre tidsperioder for ulike målestasjoner i de studerte elvene. Målingene er tatt nærmest mulig lakseførende strekk, og tatt høyde for minst mulig påvirkning av kraftregulering. Heggbergets studier fra 1988 baserer seg på data samlet inn



Figur 4: Stryking av gytemoden hunnfisk. Foto: Ingrid Wigen



Figur 5: Rogn samles i poser før de blir befruktet. Foto: Ingrid Wigen

over en 5 til 10 års periode mellom 1977-1986, der «peak spawning» er definert som den datoen der ca. 50 % av hunnfiskene var gytemodne. Det tas høyde for at det ikke er gjennomgående tilgjengelig data for hver elv, og det derfor kan forekomme usikkerhet og hull i data. Temperaturdata ble hentet fra Norwegian Hydroelectrical Board og det ble tatt et gjennomsnitt av målinger over siste 5-10 år (1977-1986) for hver elv. Rådata fra dette studiet er ikke tilgjengelig, og derfor ble det ikke mulighet for å teste om det var signifikante endringer med t-test.

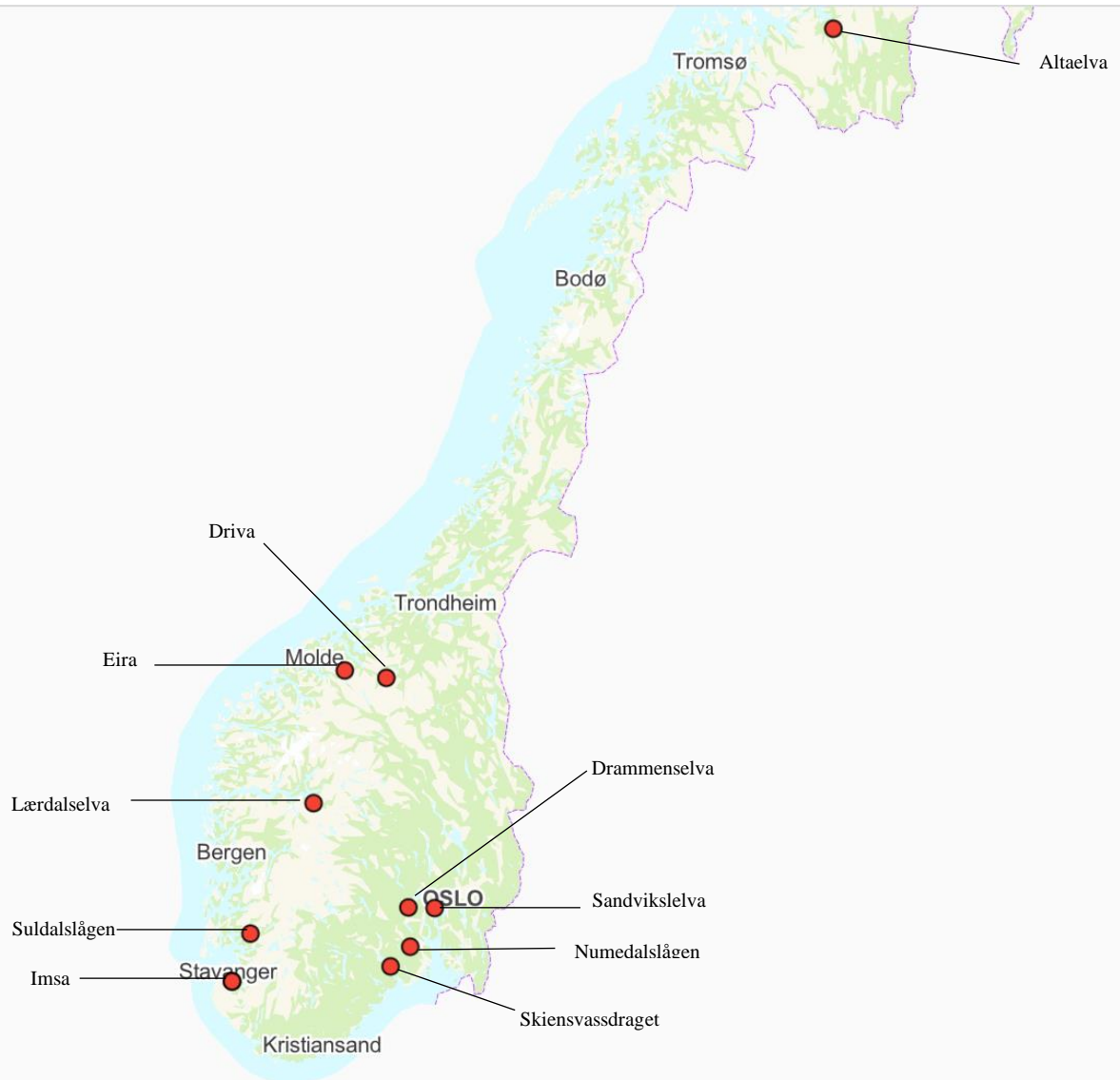
Under dette studiet ble datasett og temperaturer hentet inn på samme måte og datoen med flest eller 50% gytemodne hunnfisk ble satt som hovedgytedato for hvert år. Dataene ble funnet i permer, arkiver, og loggbøker fra så mange år det var tilgjengelig, og digitalisert i Excel. Det ble så brukt ukenummer for lettere å sammenligne gytetidspunkt over tid. Tidspunktet det strykes fisk på i de ulike kultiveringsanleggene kan variere pluss minus noen dager før og etter de ville gytt i naturen og derfor vil ukenummer gi en best mulig tilnærming. Det ble også registrert datoer for start og slutt på gyteperioden, for å kunne si noe om antall dager perioden varer. Alle data stammer fra strykerregistreringer, med unntak av Altaelva hvor gytegroper ble telt fra lufta. Heretter brukes «hovedgyting» som betegnelse på dagen for flest strøkne hunnfisk, uavhengig om dataene representerer kunstig stryking eller gytegroptelling fra naturen. Grunnlaget for resultatene baseres på gjennomsnittet av siste fem år med data fra 2017-2021 da dette var tilgjengelig data som var felles for alle elvene. Gyteperiodene regnes fra første tidligste dato for hovedgyting, til seneste dato for hovedgyting gjennom årene.

Vanntemperaturer for hovedgyting har blitt hentet fra NVE, Norges vassdrags- og energidirektorat, og det har for de fem siste åra fra 2017-2021 registrert temperaturer en uke før og en uke etter hovedgytedato for å kunne gi et sikrere estimat for hvilke temperaturer fisken har blitt gytemoden på. Det ble så tatt et gjennomsnitt av tre temperturregistreringer hvert år en uke før hovedgyting, ved hovedgyting og en uke etter hovedgyting for de fem siste år, der disse dataene var tilgjengelig. Sandvikselva, Skiensvassdraget og Driva mangler temperaturdata fra 1977-1986. Vanntemperaturer gjennom vinterhalvåret ble også hentet fra NVE, for 2017 -2021 der det ble tatt gjennomsnittet av vanntemperaturer fra 1.desember til 30.april, for 8 av elvene der komplette vanntemperaturmålinger var tilgjengelige.

2.1.1 Døgngrader fra befruktning til klekking og startfôring i Imsa

Studiet ble så utvidet for Imsa for å se om det kunne være endringer i egg- og yngelutvikling som følge av temperaturøkning. Ved NINA's forskningsstasjon på Ims ble det hentet ut registrerte datoer for øyerogn, klekketidspunkt og startfôring fra arkivene, som så ble digitalisert for analyse. Startfôring tilsvaret det som er første næringsopptak i naturen. Ved hjelp av disse datoene og vanntemperaturmålinger over tid, ble det mulig å regne ut antall døgngrader fra befruktning til klekking. Døgngrader ble utregnet ved å legge sammen gjennomsnitts vanntemperaturer for antall døgn fra befruktning til klekking. Så hvis gjennomsnittstemperaturen er 4 °C, vil det etter 10 dager være 40 døgngrader. Dette for å kunne si noe om det er stadier fra befruktningstidspunkt og frem til klekking som kan ha blitt påvirket noe av temperaturendringen. Det ble også regnet ut antall døgngrader frem til startfôring, for å se når plommesekeyngelen er brukt opp og yngelen vil begynne å ta til seg mat. I naturen er fiskeyngelen avhengig av gunstig temperatur på over 7-8 °C for best mulig tilgang på mat for overlevelse (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991). Det ble tatt et gjennomsnitt av antall døgngrader fra befruktning til klekking for siste 5 år og regnet ut standardavvik og signifikansnivå. Det er viktig å ta i betraktning at de estimerte modellene som viser utviklingshastighet er omtrentlige, og kun et utgangspunkt (Jonsson & Jonsson, 2009).

2.2 Områdebeskrivelser



Figur 6: Oversikt over studerte elver. Kart laget i NVE-temakart

Tabell 1: Elver studert, med lokasjon, vannføring og lengde av lakseførende strekning

Elv	Lokasjon	Vannføring	Lakseførende strekning
Alta	69,83 N.23,48 Ø	88 m ³ /s	57 km
Eira	62,63 N 8,10 Ø	16 m ³ /s,	30 km
Driva	62,57 N 9,15 Ø	66,4 m ³ /s	98 km
Lærdalselva	61,06 N 7,51 Ø	36 m ³ /s	26,9 km
Sandvikselva	59,20 N 9,53 Ø	4,3 m ³ /s	15,2 km
Drammenselva	59,88 N 9,90 Ø	320 m ³ /s	31 km
Suldalslågen	59,49 N 6,2 Ø	50 m ³ /s	23,3 km
Numedalslågen	59,42 N 9,99 Ø	120 m ³ /s	127 km
Skien vassdraget	59,20 N 9,53 Ø	263 m ³ /s	140,3 km
Imsa	58,50 N 5,58 Ø	5,5 m ³ /s	1 km

2.2.1 Altaelva

Av lokasjonene studert under dette prosjektet, er Altaelva den nordligste. Elven ligger i Troms og Finnmark. Altaelva har sitt utspring fra Finnmarksvidda i Kautokeino, og renner videre ut i sjøen ved Alta (Ugedal et al., 2011). Altaelva er ei vinterkald elv, med stabile temperaturvariasjoner, som gjør at også gyteperioden blir mindre spredt i tid. Vassdraget har et flere innsjøer og elvepartier, og har en total lengde på ca. 240 km. Under oppvandring kan laksen vandre 47 km oppstrøms i hovedelva fra sjøen, og frem til utløpet av et kraftverk (Ugedal et al., 2011). Fra naturens side har Altaelva gode forhold og oppvekstområder for laksefisk, og er karakterisert som ei av Norges beste elver for laksefiske. Alta kraftverk ble satt i drift i 1987 og reguleringene har medført endringer i flere forhold i elva, deriblant mengde is, vannføring og temperaturer (Ugedal et al., 2011). Det har siden den gang blitt utført omfattende og grundige biologiske undersøkelser for å forvalte laksebestanden i elva. Ved hjelp av gjentatte og årlige flyvninger har det blitt registrert gytegroper og gyteaktivitet i Altaelva i mange år både før og etter regulering. Registrerte data fra Tor Heggbergets forskning i 1988 viste gjennomsnittlig hovedgytetid fra 19. oktober – 23. oktober, ved en gjennomsnittstemperatur på 1,2 °C. Vanntemperaturer er hentet fra målestasjonen ved Gargia (Ugedal, et al., 2007).

2.2.2 Driva

Drivavassdraget er en 140 km lang elv som renner gjennom Trøndelag og Møre og Romsdal. Elva har kilder fra både Trollheimen og Dovrefjell og renner ut i Sunndalsfjorden ved Sunndalsøra (Johnsen, et al., 2004). Det naturlige nedbørsfeltet er 2493 km², der 373 km² er regulert av Driva kraftverk (Johnsen, et al., 2004). Elva består av flere fall, og veksler mellom høler og stryk (Bremset, Berg, Diserud, Solem, & Ulvan, 2012). Målinger fra elva er i denne oppgaven tatt fra en målestasjon som er lokalisert med breddegrad 62.57 og lengdegrad 9.159 (Johnsen, et al., 2004). Driva har en total lakseførende strekning på om lag 98 km og har fra 2017 hatt en fiskesperre som et ledd i bekjempelsen av *Gyrodactylus salaris*, og derfor regnes i dag de nederste 15 km av elva som en anadrom laksestrekning (Bremset, Berg, Diserud, Solem, & Ulvan, 2012). Elva har gode habitatforhold og egnede områder for gyting og oppvekst av laksefisk, spesielt i de nedre delene av elva. Endringer i vannføring påvirker oppvandring i stor grad fisken her (Bremset, Berg, Diserud, Solem, & Ulvan, 2012). Tidligere gjennomsnittlig hovedgyting er registrert til 26. oktober – 7. november i følge (Heggberget (1988). Vanntemperaturer er hentet fra målestasjonen Driva ved Grensehølen.

2.2.3 Eira

Elva Eira er 8,9 km lang og ligger i Nesset kommune i Møre og Romsdal. Den er en del av Auravassdraget som har sitt utspring 850 moh. ved Aursjøen (Jensen, et al., 2008). Elva har et totalt fall på 22 meter, og renner ut fra Eikesdalsvatnet og munner ut i Eresfjorden ved Nauste. Vassdragets nedslagsfelt ble redusert etter tre kraftutbygginger, som medførte en samlet reduksjon i middelvannføring på om lag 58 % (Jensen, et al., 2008). Det har blitt arbeidet aktivt med smoltutsetting etter noe redusert bestand og individsstørrelse, og det har blitt pålegg om utsetting av smolt for å kompensere for tapt naturlig smoltproduksjon (Jensen, et al., 2008). I nedre del av elva renner vannet rolig, omringet av mark og barskog. Eikesdalsvatnet er dypt og fungerer som et flomdempingsmagasin, som fører til at små daglige variasjoner i vannføringen forekommer (Jensen, et al., 2008). Dette regimet virker også inn på temperaturen, og gjør at Eiras temperaturer er høye om høsten og utover vinteren (Berg, Eide, Bremset, Haukebø, & Jensen, 2011). Tidligere gjennomsnittlig hovedgyting er registrert til 27. november – 3. desember i følge Heggberget (1988), der gjennomsnittstemperatur lå på 4,8 °C.

2.2.4 Lærdalselva

Lærdalselva er ei 44,0 km lang elv i Sogn og Fjordane og regnes som fylkets største vassdrag. Den renner ut i Sognefjorden, og har et totalt nedslagsfelt på 1130 km², og en gjennomsnittlig middelvannføring på 36 m³/2 (Anon, 1989; Kraabøl & Johnsen, 2012). Elva har et naturlig lakseførende strekk de første 24,0 km, og ved hjelp av utbyggede laksetrappet kan laksen vandre uhindret 41,0 km opp i elva (Robertsen & Ugedal, 2020). Elva er beskyttet mot påvirkninger i og rundt vassdraget for å ta vare på laksebestandene. Elva består av stigninger, fosser og strykstrekninger som ved høy vannføring kan sinke oppvandringstidspunktet (Anon, 1989; Skår, Gabrielsen, & Stranzl, 2017). I 1974 ble elva regulert, ved utbygging av Borgund Kraftverk, og Lærdalselva fikk økende vintervannføring og redusert sommervannføring (Robertsen & Ugedal, 2020; Brooks, Nielsen, & Saltveit, 1989). Temperaturer i elva om sommeren kommer i gjennomsnitt sjelden over 15 °C (Johnsen & Jensen, 1997). Ljøsne klekkeri og oppforingsanlegg har gjennom flere år hjulpet laksebestanden i elva og hatt pålegg om utsetting av yngel (Johnsen & Jensen, 1997). Elva ble infisert med lakseparasitten *G. salaris*, men ble i 2017 friskmeldt (Johnsen & Jensen, 1997; Robertsen & Ugedal, 2020). Tidligere gjennomsnittlig hovedgyting er registrert til 24. oktober – 29. oktober ifølge Heggberget (1988), der gjennomsnittstemperatur lå på 3 °C. Vanntemperaturer er hentet fra målestasjonen ved Tjønum.

2.2.5 Drammenselva

Drammenselva regnes som Norges nest største elv, og renner med sine 46,0 km mellom Tyrifjorden og Drammensfjorden (Hansen, 1991). Elva har et nedbørsfelt på 17 096 km², en gjennomsnittlig vannføring på rundt 298 m³/sek, og henger sammen med store vassdrag som Dokka-Etna og Hallingdalselva (Sandhaugen & Hansen, 2001). Drammenselva karakteriseres som stor og stilleflytende, med flere fall og stryk i øvre del av elva (Sandhaugen & Hansen, 2001; Hansen 1991). Elva påvirkes av ferskvannsbassengene som gjør at temperatur og flomfaren reguleres (Sandhaugen & Hansen, 2001). Om høsten blir vannet i elva avkjølt langsommere, noe som gjør at vekstsesongen for lakseyngelen øker. Elva har gode næringsforhold og leveområder for laksefisk, og gytelaksen er rundt 1-4 år i havet, og vokser meget godt sammenlignet med andre laksestammer i Norge ifølge Jensen (2004) og Hansen (1991). Før regulering kunne laksen vandre og passere fire fosser på gytevandringen, men blir i dag møtt av laksetrappet i Hellefoss, som er bygget 19,0 km opp i elva. Drammenselva har en lakseførende strekning på 31,0 km, og gyteområdene er fra Hellefoss og nedenfor

Døvikfoss. Laksebestanden har derimot vært avhengig av kultiveringsarbeidet for å klare seg, etter at elva i 1987 ble infisert med Gyro (Sandhaugen & Hansen, 2001). Nedgang i laksebestanden har også vært påvirket av utbygging av dammer i vassdraget, mye fiske og forurensing grunnet industri. Kultiveringsprogram og omorganisert fiske gjorde at bestanden økte igjen (Sandhaugen & Hansen, 2001). Tidligere gjennomsnittlig hovedgyting er registrert til 2. desember – 5. desember ifølge Heggberget, (1988) der gjennomsnittstemperatur lå på 1,63 °C. Vanntemperaturer er hentet fra målestasjon ved Døvikfoss.

2.2.6 Sandvikselva

Sandvikselva renner gjennom tett bebyggelse i Bærum, og munner ut vest for Indre Oslofjord (Lamberg & Strand, 2019). Elva har sitt utløp i fjorden innenfor Håøya, sammen med flere andre små til middels store vassdrag (Mo, 1997). Laksen i Sandvikselva vandrer gjennom 15,0 km elvestrekning uten hindring, og i over 150 år har det blitt drevet klekkerivirksomhet og utsetting av lakseyngel (Lamberg & Strand, 2019). De siste årene har antall strøket laks om høsten vært høyt, og har hatt et bredt spekter av størrelse (Mo, 1997). I klekkeriet har arbeidet hatt fokus på en mest mulig naturlig temperatur og utvikling. Antall fisk som blir strøket om høsten varierer veldig grunnet vannføring i elva, der fiskene er avhengig av høy vannføring og flom for å komme seg opp fra sjøen. Ut ifra størrelse på elva, når det gjelder areal og vannføring, regnes Sandvikselva som ei av de elvene med høyest lakseinnsig, og det har enkelte år blitt registrert over 1000 laks. Laksen i elva har i flere år blitt påvirket av utbygging og forurensing, men grunnet godt og variert kultiveringsarbeid har bestanden klart seg (Lamberg & Strand, 2019). Tidligere gjennomsnittlig hovedgyting er registrert til 28. oktober – 4. november i følge (Heggberget, 1988). Vanntemperaturer er hentet fra målinger i klekkeriet.

2.2.7 Numedalslågen

Numedalslågen regnes som en av Norges viktigste lakseelver, (Thorstad, Forseth, Økland, Aasestad, & Johnsen, 2004 ; Sundt-Hansen et al., 2012) og er med sine 336 km landets tredje lengste elv. Elva renner til Larvik i Vestfold fra Hardangervidda og Eidfjord kommune i Hordaland. Elva har et nedslagsfelt på rundt 5554 km² og en gjennomsnittlig vannføring på 120 m³/sek. Vassdraget har flere dype og stilleflytende områder. Det lakseførende strekket i elva er ca. 72 km til Hvittingfoss, består av flere stryk og fosser, og har i tillegg flere sidevassdrag med høyt lakseinnsig (Larsen, 1987; Larsen 1989). Elva har temperaturer ned mot 0 grader på vinterstid, og et maksimum på 20 grader på sommerstid (Thorstad, Forseth, Økland, Aasestad, & Johnsen, 2004). I 1989 ble det bygget en laksetrapp ved Hvittingfoss, som gjorde at den lakseførende strekningen økte med ytterligere 35 km (Sundt-Hansen et al., 2012). Laksen treffer på flere vandringshindre under gytevandring, som er lokalisert ved Åbyfoss, Holmfoss og Hoggveita. Her er det blitt registrert forsinkelser ved oppvandring, som kan ha hatt innvirkninger på gytetidspunkt noen år. Også Numedalslågen har en lang historie med kultiveringsarbeid, der det årlig blir produsert og satt ut plommeseekkyngel i ikke-lakseførende sideelver (Sundt-Hansen et al., 2012). Laksen i Numedalslågen strykes i perioden 1.-15. november, og varer i litt over to uker (Heggberget, 1988). På grunn av reguleringer gyter de nå på en høyere vannføring. Tidligere gjennomsnittlig hovedgytetid er registrert til 10. november – 15. november ifølge Heggberget (1988), der gjennomsnittstemperatur lå på 1,93 °C. Vanntemperaturer er hentet fra målestasjon ved Brufoss.

2.2.8 Skiensvassdraget

Skiensvassdraget er lokalisert i Vestfold og Telemark, og regnes som det tredje største vassdraget i Sør-Norge (Kraabøl, 2018a) med et nedbørsfelt på om lag 10 772 km². Elva har en gjennomsnittlig vannføring på 263 m³/s ved Skotfoss målestasjon og har sitt utløp i Frierfjorden. Skiensvassdraget består av flere kanaler og forgreininger, og er et av Norges mest kraftproduserende vassdrag. Elva har en 150 km lang lakseførende strekning, og har flere vandringshindre i Svartufs, Ulefoss, Oterholtfossen, Tinnfoss og Omnesfossen. Kraftutbygging og industrialisering på 1800-tallet førte til en betydelig reduksjon i laksebestanden, og det lakseførende strekket ble også kraftig redusert i lengde (Kraabøl, 2014;

Omland, 2020). Det ble senere bygget laksetrapp for å sikre tilgang til de gode gyteområdene i elva, og flere utsettinger av lakseyngel ved tilløpselvene, førte til en reetablering av laksebestander på 1980-tallet (Heggenes, Pedersen, Thue, Lewis, & Øksenberg, 1998; Hvidsten, 2010). Pålegging av årlig utsetting av lakseyngel, har gjort at rekrutteringen i elva i dag baseres på både naturlig gyting og kultivert settefisk. Bliva og Farelva viser seg å være de beste gyteområdene for laksefisken i Skiensvassdraget (Skåre, 2006). Tidligere gjennomsnittlig hovedgyting er registrert til 1. november – 6. november ifølge Heggberget (1988). Vanntemperaturer er hentet fra målestasjon ved Norsjø.

2.2.9 Suldalslågen

Suldalslågen renner gjennom Suldalsvatnet og Ryfylkefjord i Rogaland, og har en total lengde på 22 km, og et nedbørsfelt på 1 287 km² (Saltveit, 2019; Kaasa, 1997). På 1960-tallet ble elva regulert som har ført til en økning i vintervannføring og redusert sommervannføring. Suldalslågen er karakterisert som en sommerkald/vintervarm elv, der reguleringen Røldal-Suldal medførte en liten økning i elvetemperaturen (Saltveit, 2019). I 1974 ble Ulla-Førre utbyggingen tredd i kraft, og har ført til en rekke reguleringer og overføringer i fjellområder sør for Suldalsvatnet. Da ble vanntemperaturene redusert, trolig grunnet kaldt vann fra fjellreservoarer, og påvirket i aller størst grad vintermånedene og sommermånedene juni og juli (Tvede, 1995; Sægrov, Hellen, & Kalsås, 2001). Vanntemperaturene i Suldalslågen varierer fra 0 - 4 °C fra desember til mars, og øker til 10 - 14 °C i løpet av sommermånedene. Suldalslågen er kjent for store laksefisk, og er lakseførende i store deler av elva.

Laksebestandene er kjent for å gyte senere på året sammenlignet med andre norske lakseelver. Her skjer mesteparten av gytingen fra midten av desember til tidlig januar (Heggberget 1988). Reguleringer og kraftverktbygging har gjennom årene gjort at noen av flommene uteble, som igjen førte til en økning i sediment og teppemose i bunnsubstratet, samt en reduksjon av gunstig habitat for laksefisk (Bogen, 2002). Etter 2012 ble det igangsatt tiltak for mer gunstig vannregulering for å bevare bestandene, og det blitt registrert en positiv økning. En stor del av arbeidet er takket være kultivering og klekkerivirksomheten i elva, som har bidratt til en total økning de siste årene. Tidligere gjennomsnittlig hovedgyting er registrert til 5. januar – 11. januar ifølge Heggberget (1988) der gjennomsnittstemperatur lå på 3,23 °C.

Vanntemperaturer er hentet fra målestasjon ved Tjelmane bru.

2.2.10 Imsa

Imsa er den sørligste elva undersøkt i dette prosjektet. Den ligger i Sandnes kommune, i Rogaland fylke og er ikke lenger enn 1 km lang (Jonsson, Jonsson, & Hansen, 2003). Elva har en årlig gjennomsnittsvannføring på 5,5 m³/s og vanntemperaturer rundt 2 °C om vinteren. Imsa renner fra Liavatnet og munner ut i Høgsfjorden ved Ims (Hansen, 1996). Elva er omgitt av skog og dyrket mark langs hele strekningen, og noe bebyggelse ved utløpet. På sommerstid øker vanntemperaturen til ca. 20°C. I 1975 ble det bygget en fiskefelle omtrent 150 meter over utløpet av elva. Fella fanger all opp- og nedvandrende fisk (Jonsson, Jonsson, & Hansen, 2003). I 1978 ble det etablert en forskningsstasjon på Ims, i regi av NINA (Norsk institutt for naturforskning) for å øke avkastningen av laksefisk og ørret i Norge. I dag har stasjonen som formål å forske og undersøke forhold knyttet til forvaltning av de ville laksebestanden (Bergesen, 2021). I Imsa er de gyteområdene generelt lavtliggende, da det lakseførende strekket ikke er lenger enn 1km (Jonsson, Jonsson, & Hansen, 2007). Imsa er karakterisert som en såkalt smålakselv (Hansen, 1996), og mindre laksefisk er mindre avhengig av høy vannføring under oppvandring til gyteområder (Jensen, 1992). Tidligere gytetidspunkt er registrert til 28. november – 4. desember ifølge Heggberget (1988), der gjennomsnittstemperatur lå på 3,87 °C. Vanntemperaturer er hentet fra registrerte målinger fra forskningsstasjonen på Ims.

2.3 Gytegroptelling i Altaelva

Gytegropene kan observeres fra luften som lysere ovale prikker i elvas bunnsstrat. Denne metoden har blitt brukt for å telle gytegropene, observere gytetidspunkt og kartlegge forekomst av laksebestander (Ugedal, Næsje, Saksgård, Saksgård, & Thorstad, 2021). Grunnet algeoppblomstring og mosevekst i bunnsstratet, blir bunnen mørkere gjennom sommeren i de fleste elver. Når hunnfisken graver gytegropene om høsten, snur og flyttes steiner, samt at alge og mosevekst forsvinner (Ugedal, Næsje, Saksgård, Saksgård, & Thorstad, 2021). Gropene kan derfor ses som lysere partier fra luften (Crisp, 1989). Ved hjelp av flyvning over elvestrykene kan en kartlegge og fotografere gyteområdene. For å kunne bevise observasjonene blir gytegroper ofte analysert fra bakkenivå for å kunne kartlegge egg og fiskeart. Metoden kan ikke brukes om elven er for dyp og har for høy vannføring, som gjør

det vanskeligere å observere fra luften (Heggberget, Haukebø, & Veie-Rosvoll, 1986). Denne metoden ble brukt for å telle gytegroper i Altaelva, og det ble flydd tre datoer og registrert gytegroper ved fem områder i elva.

2.4. Analyse av datamateriell i Excel og R

Registrerte data fra dette studiet ble ført i Microsoft Excel® før de ble illustrert og analysert i Excel og R programmeringsspråk (version 4.2.2; R Core Team, 2022) utført i Rstudio. Her ble pakken «ggplot2» brukt for tidsserier av temperaturer vist ved kurvediagram og punktdiagram, søylediagram og boxplot, samt linær regresjon for trendlinjer.

Dataene har blitt analysert og stryketidspunkt siste 5 år (2017-2021) ble sammenlignet mot stryketidspunkt fra 1976-1985 (Heggberget, 1988). Det samme med temperaturmålinger fra en uke før hovedgyting, på dagen for hovedgyting, og en uke etter. Dette for å se om temperaturene gjennom hele gyteperioden viser en trend for at den er synkende.

Vanntemperaturer for hovedgytetidspunkt er for alle elvene vist over de tilgjengelige årene som har vært mulig å registrere. Vanntemperaturer på dagen for hovedgyting og ukenummer for hovedgyting, ble sammenlignet for å se om det kan være noen forhold mellom tidligere gyting/senere gyting, og eventuelle temperaturendringer. Vanntemperaturene om vinteren er målt fra 1. desember 2020 til 30. april 2021 for de elvene der disse dataene var tilgjengelige. På denne måten kan gjennomsnitt av temperaturer gjennom vinteren gi oss en antydning på om det kan ha sammenheng med hovedgytetid.

For Imsa har vanntemperaturdata fra egg til klekking og til startføring blitt registrert og analysert i R Studio og Excel ved punktdiagram, linjediagram, søylediagram og linær regresjon.

3 Resultat

3.1 Gytetid for studerte elver

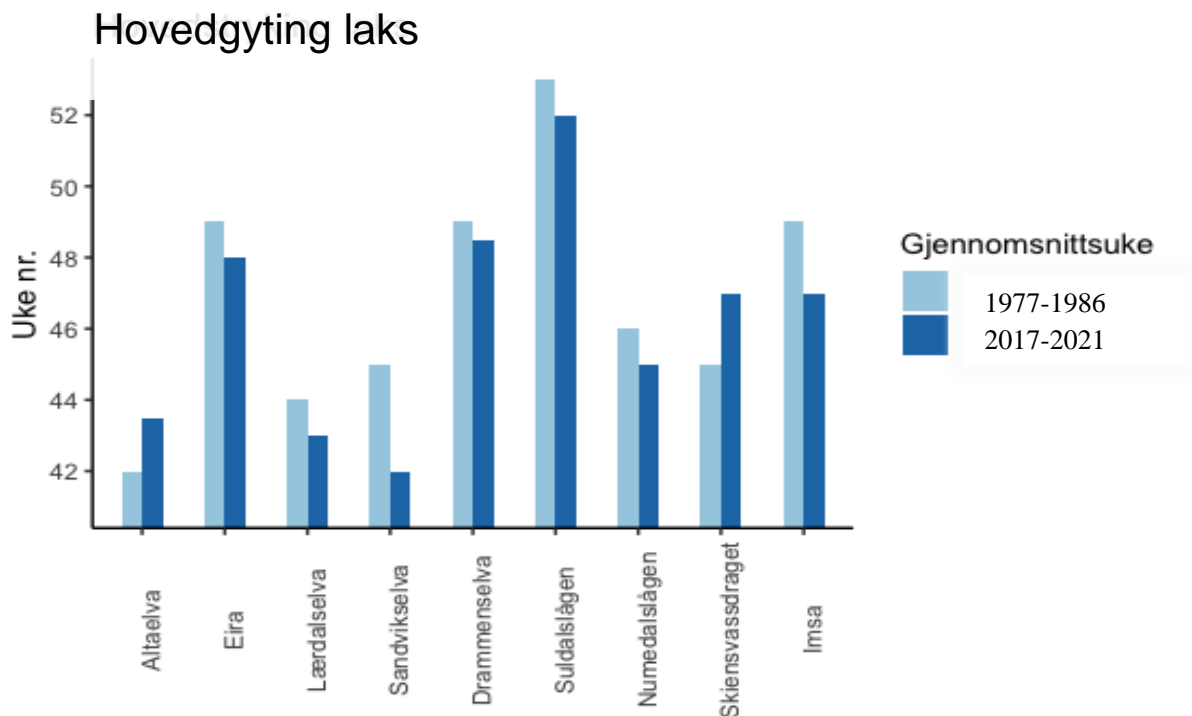
Data med informasjon om gyteperiode for årene 2017 til 2021 ble funnet fra ti av de undersøkte elvene fra perioden 1977-1986 (Heggberget 1988). Studiet gjennom de siste årene har resultert i ulike år med ulike data basert på tilgjengelighet. I Sandvikselva, Lærdalselva og Altaelva startet gyteperioden først i midten av oktober i uke 42 og 43 (Tabell 2, Fig. 7). I Numedalslågen startet gyting i starten av november i uke 45 og strekker seg over en måned. Skiensvassdraget, Imsa, Eira og Drammenselva har sin hovedgyting fra midten av november i uke 47 (Tabell 2, Fig. 7). Skiensvassdraget og Imsa hadde sin hovedgyting i november, mens det for Eira og Drammenselva kunne strekke seg helt over i desember (Tabell 2). Suldalslågen hadde sin hovedgyting i uke 52, i månedsskiftet fra desember til januar (Tabell 2).

Tabell 2: Gyteperioder fra 1977-1986 (Heggberget, 1988) og fra 2017-2021 for ti undersøkte elver. Gyteperioden representerer første dato for første strykedag, til siste registrerte strykedag. Altaelva* har sine gyteobservasjoner fra naturlig gyting i natur. Drammenselva* har hovedgyting fra 2016-2020 da 2021 ikke var tilgjengelig. Driva* har registrerte datoer for 2018-2020, da kun 3 år var tilgjengelige.

Elv	Gyteperiode 1977-1986	Hovedgyting uke 1977-1986	Gyteperiode 2017-2021	Hovedgyting uke 2017-2021 og SD
Altaelva*	16.10 -23.10	42	19.10-27.10	43 (0,45)
Driva*	25.10-05.11	45	28.10-05.11	45(0,96)
Eira	27.11-05.12	49	16.11-04.12	48 (1,00)
Lærdalselva	23.10-28.10	44	18.10-01.11	43 (0,55)
Sandvikselva	25.10-02.11	45	15.10-22.10	42(0,45)
Drammenselva*	01.12-05.12	49	28.11-04.12	48.5(1,73)
Suldalslågen	05.01-11.01	53	12.12-11.01	52(1,10)
Numedalslågen	10.11-15.11	46	03.11-30.11	45(1,67)
Skiensvassdraget	01.11-06.11	45	15.11-22.11	47(0)
Imsa	28.11-04.12	49	18.11-25.11	47(0,71)

Sammenlignet med perioden 1977-1986, hadde Altaelva og Skiensvassdraget en til to ukers senere gyting, mens det for Driva, Eira, Lærdalselva, Drammenselva, Sandvikselva, Numedalsågen, Suldalslågen og Imsa var lik eller tidligere gyting, med 1 til 3 uker (Fig.7). Den største endringen i gytetid ble funnet i Sandvikselva med hovedgyting uke 42 for de siste fem årene, ca. 3 uker tidligere enn perioden 1977-1986 (Fig.7).

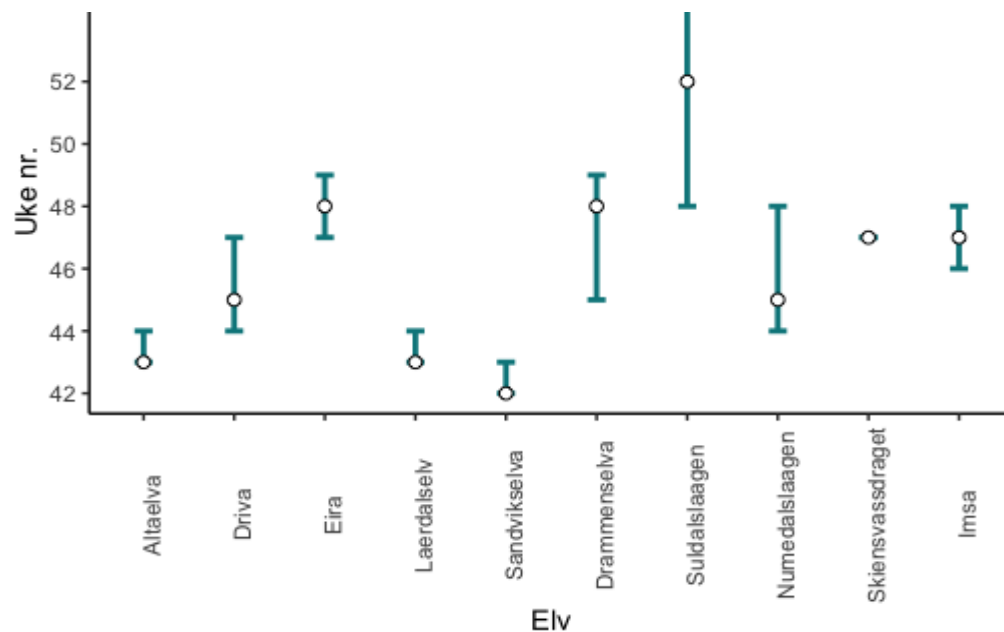
Gjennomsnittlig uke for hovedgyting varierte fra uke 42 til uke 52 i de ni undersøkte elvene fra perioden 2017-2021. Sandvikselva hadde tidligste hovedgyting (uke 42, Tabell 2, Fig.7) mens Suldalslågen hadde seneste hovedgyting (uke 52, Tabell 2, Fig.7).



Figur 7: Hovedgyting laks. Gjennomsnittlig uke for hovedgyting i perioden fra data 1976-1988 (Heggberget, 1988) og i perioden 2017-2021.

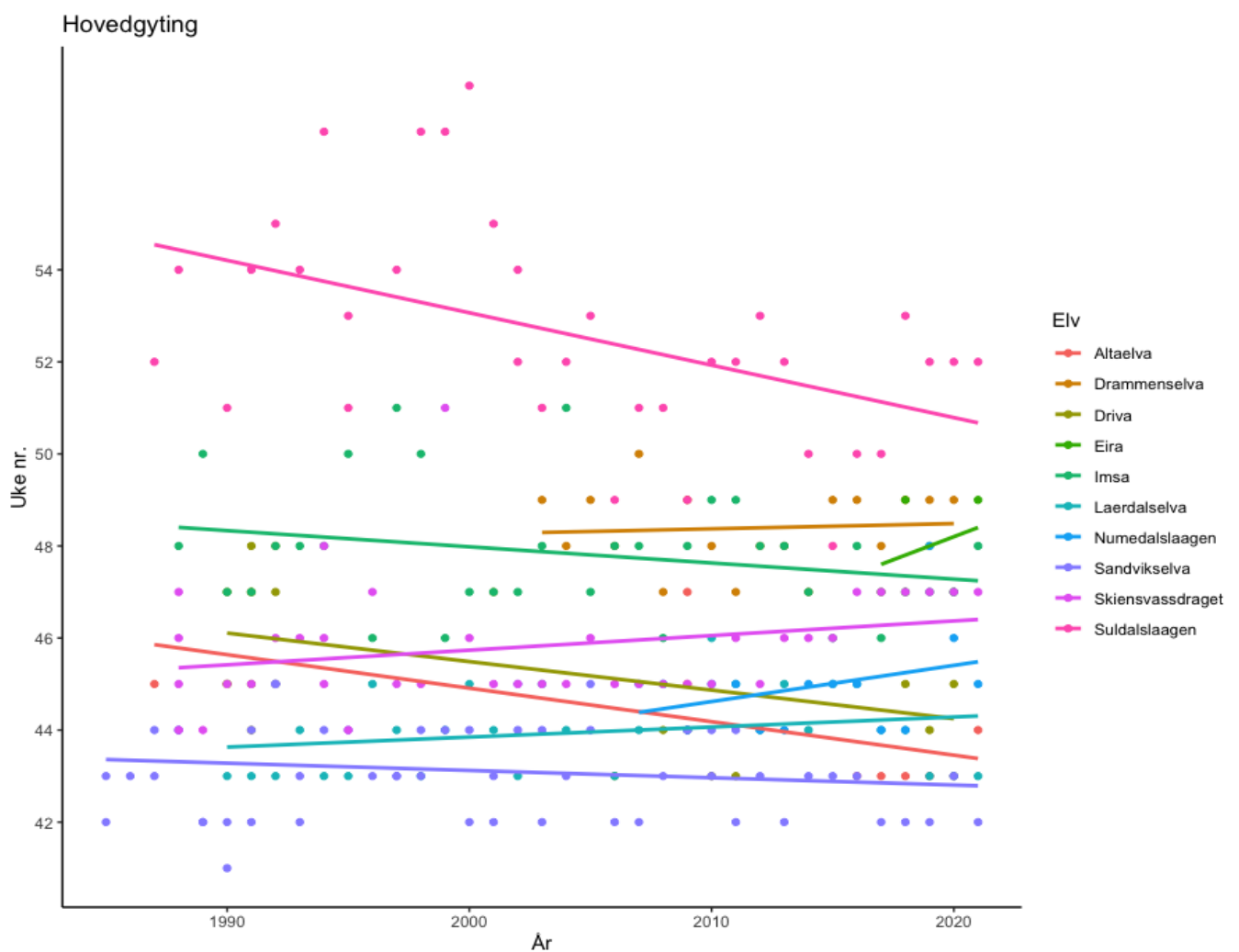
Skiensvassdraget hadde liten variasjon da all gyting siste 5 år har funnet sted i uke 47 (Fig. 8). For Suldalslågen var variasjonen større og gyteperioden fordelte seg fra uke 48 og helt over i uke 3 og 4 året etter (Fig. 8). Drammenselva, Suldalslågen, Numedalslågen og Driva hadde også noe variasjon i tidspunkt for hovedgyting, og varte i over 3-4 uker (Fig. 8). Altaelva, Lærdalselva og Sandvikselva viste liten variasjon i gyteperiode, men hadde noen enkelte år med en uke senere hovedgyting enn gjennomsnittet målt for 2017-2021 (Fig. 8).

Hovedgyting 2017 - 2021



Figur 8: Gjennomsnitt hovedgyting for siste fem år (2017-2021) med variasjon som viser min og max uke for hovedgyting, samt den hvite sirkelen som indikerer hovedgyting.

I en samlet oversikt over hovedgyting gjennom årene for de 10 studerte vassdragene, viste resultatene en lik eller tidligere hovedgyting de siste årene sammenlignet med tidlig 90-tall (Fig. 9). For de enkelte elvene med korte perioder med data vil resultatene kunne motstride funnene for sammenlignede data med 1977-1986, da de ikke representerer forskjeller i tidsperiodene målt.



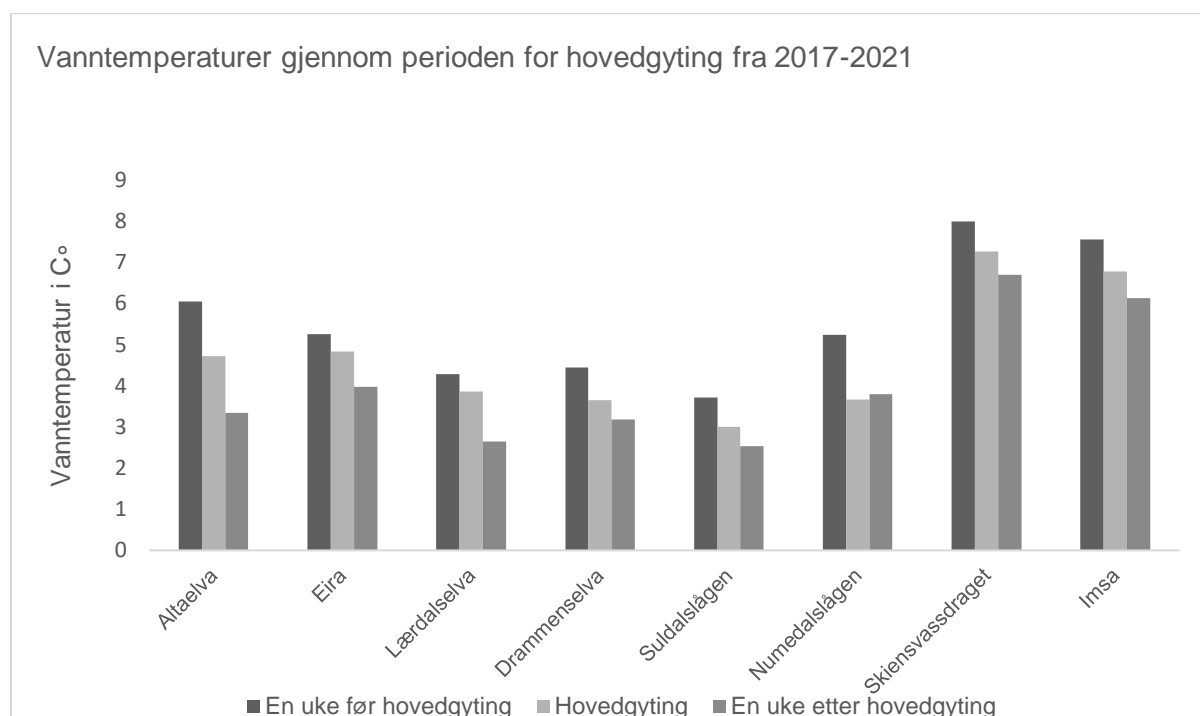
Figur 9: Hovedgyting gjennom årene for alle elvene samlet. $R^2: 3.295e-05$ og p -verdi: 0.9263 . Shapiro-Wilk test $W=0.94294$, p -verdi= $1.463e-08$

3.2 Vanntemperaturer gjennom gyteperioden

Vanntemperaturmålinger fra gyteperioden for årene 2017-2021 var tilgjengelig for åtte av de undersøkte elvene og alle elvene hadde fallende temperatur gjennom gyteperioden (Tabell 3, Fig. 10). Resultatene er et gjennomsnitt av siste fem års målte vanntemperaturer en uke før hovedgyting, ved hovedgyting og en uke etter hovedgyting. Vanntemperaturen gjennom hovedgyting varierte mellom 3,1 °C og 7,3 °C, mens vanntemperaturer en uke før varierer mellom 3,7 °C og 8,0 °C (Tabell 3, Fig. 10). Gjennomsnittet gjennom perioden for hovedgyting var 3,1°C (SD=1.04) for Suldalslågen med lavest vanntemperatur, og 6,8 °C (SD=1,2) og 7,3 °C (SD=0,94) for Imsa og Skiensvassdraget som hadde høyeste målte vanntemperaturer (Tabell 3).

Tabell 3: Gjennomsnittstemperaturer fra siste fem år (2017-2021) målt ved hovedgyting, dagen der flest av hunnene ble strøket, samt temperatur en uke før og en uke etter, fra de studerte elvene der disse dataene var tilgjengelige. Til sist vises gjennomsnittet av disse temperaturene sammenlagt med standardavvik

Elv	En uke før hovedgyting	Hovedgyting	En uke etter hovedgyting	Gjennomsnitt	SD
Altaelva	5,9	4,5	3,0	4,7	1,15
Eira	5,3	4,8	4,0	4,7	1,03
Lærdalselva	4,3	3,9	2,6	3,6	1,01
Drammenselva	4,4	3,7	3,2	3,8	0,70
Numedalslågen	5,2	3,7	3,8	4,2	2,10
Suldalslågen	3,7	3,0	2,5	3,1	1,04
Skiensvassdraget	8,0	7,3	6,7	7,3	0,94
Imsa	7,6	6,8	6,1	6,8	1,24



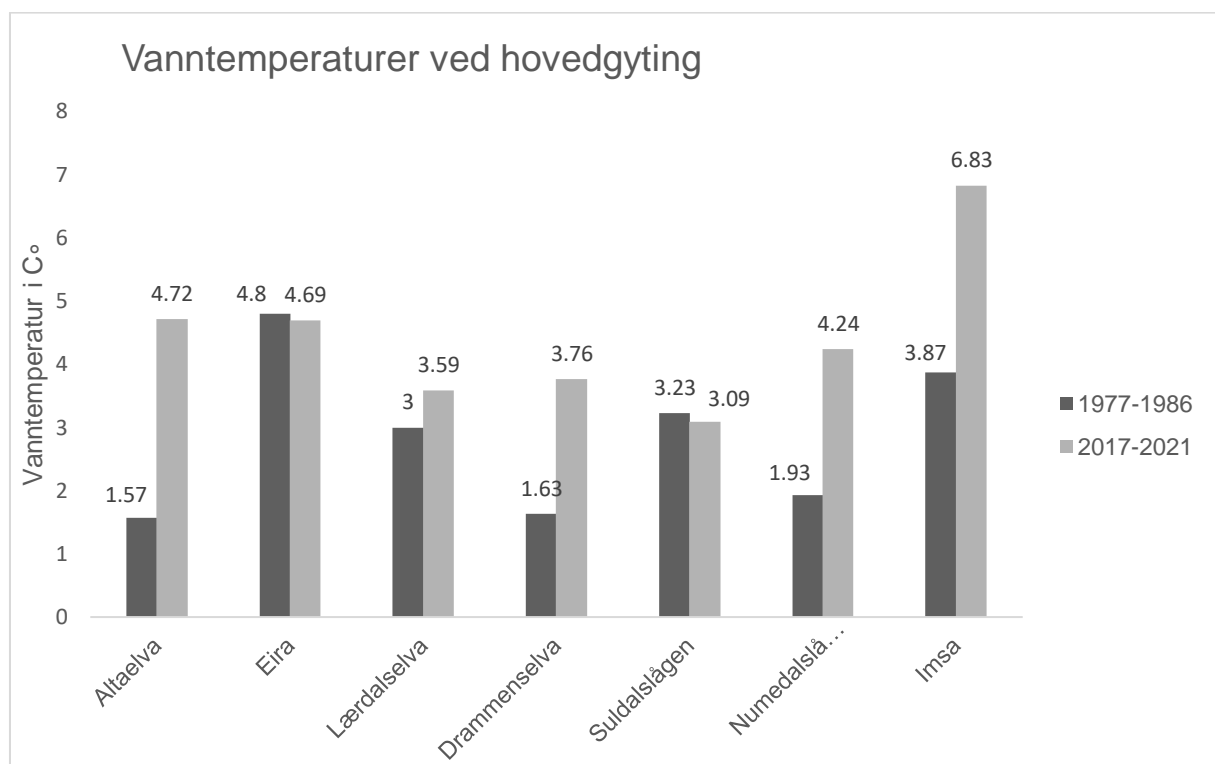
Figur 10 : Vanntemperaturer gjennom gyteperiode. Vanntemperaturer i °C målt en uke før hovedgyting, samme dag, og en uke etter hovedgyting.

Gjennomsnittlige vanntemperaturer gjennom perioden for hovedgyting fra 2017-2021 sammenlignet med gjennomsnittlige vanntemperaturer fra 1977-1986 viste at Drammenselva, Numedalslågen, Imsa, og Altaelva har hatt økende vanntemperaturer (Fig. 11). Alle de sistnevnte elvene hadde en vanntemperaturøkning på 2,5 °C - 3,15 °C ved hovedgyting sammenlignet med tidligere data fra 1977-1986 (Fig. 11).

Tabell 4: Gjennomsnittlig vanntemperaturer målt på dagen for hovedgyting for 1977-1986 (Heggberget, 1988) sammenlignet med gjennomsnittlig vanntemperaturer ved hovedgyting fra 2017-2021 med standardavvik. Drammenselva er beregnet fra 2016-2020.

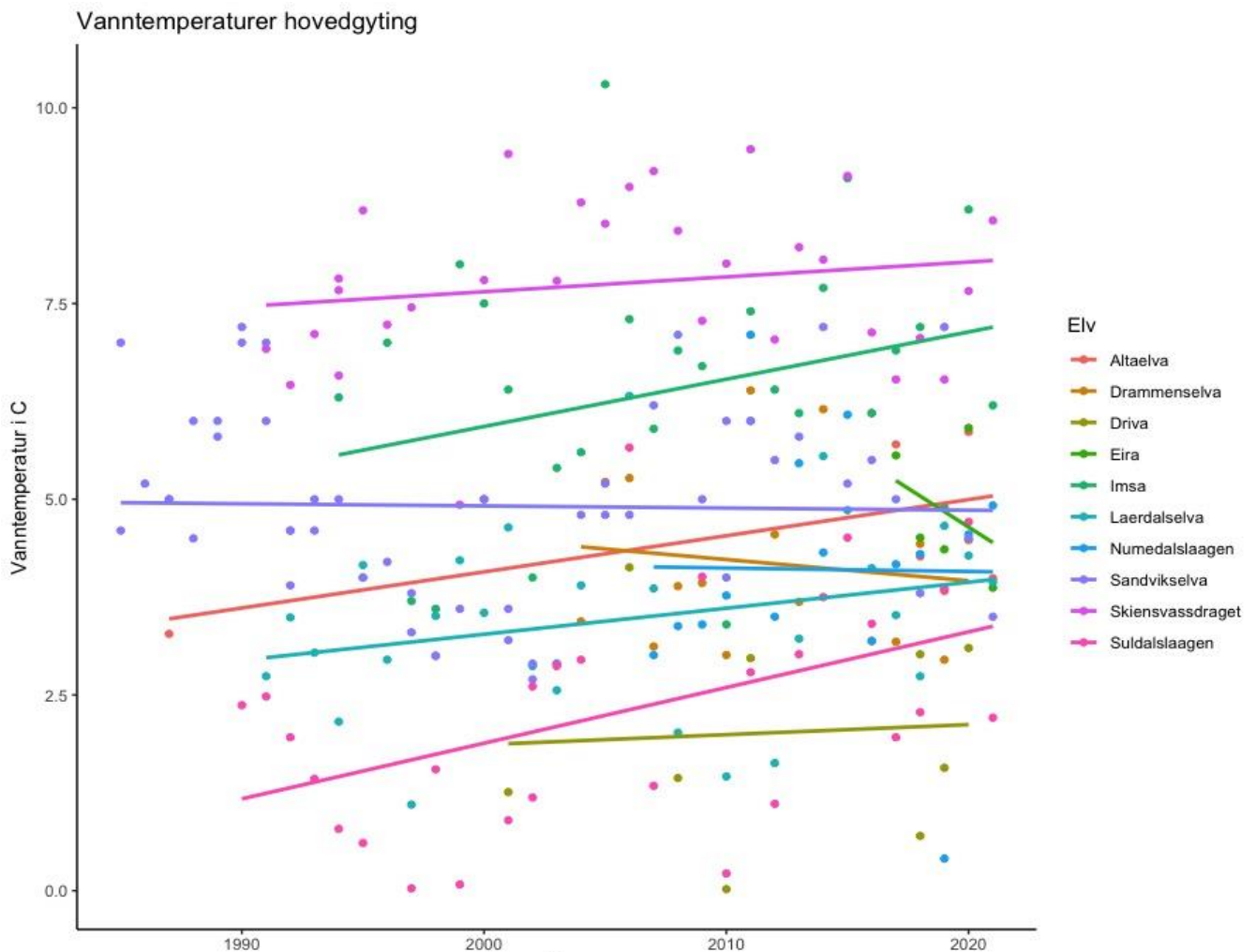
Elv	Gjennomsnitt vanntemperatur hovedgyting 1977-1986	Gjennomsnitt vanntemperatur hovedgyting 2017-2021	SD
Altaelva	1,2	4,7	0,97
Eira	4,7	4,8	0,86
Lærdalselva	2,7	3,8	0,74
Sandvikselva	NA	4,8	1,46
Drammenselva*	1,6	3,7	0,74
Suldalslågen	3,3	3,0	1,22
Numedalslågen	2,0	3,7	1,84
Skiensvassdraget	7,5	7,3	0,86
Imsa	3,7	6,8	1,39

Gjennomsnittlig vanntemperaturmålinger på den spesifikke dagen for hovedgyting varierte fra 3,0 °C til 7,3°C. Hunnfisken gytt på rundt 4,7 °C i Altaelva de siste fem årene, som er 3,5 °C høyere enn gjennomsnittlig temperatur for hovedgyting i 1977-1986, som viste hovedgyting i Altaelva på 1,2 °C (Tabell 4). Gjennomsnittss vanntemperatur gjennom hele gyteperioden var 4,7 °C, og før målt 1,57 °C, som er en økning på 3,15 °C (Fig. 11). Hovedgyting for Eira og Sandvikselva skjedde ved samme vanntemperatur som i Altaelva, mens hunnfisk for Lærdalselva, Drammenselva, Suldalslågen og Numedalslågen hadde gytt på en vanntemperatur mellom 3,0 °C og 4,0 °C (Tabell 4). For Eira, Suldalslågen og Lærdalselva gytt fisken på samme gjennomsnittstemperatur som i 1977-1986, med kun 0,2 – 0,6 °C i forskjell (Fig.11), mens det for Drammenselva og Numedalslågen var en økning på 2,0 °C til 2,3 °C sammenlignet med gyteperioden i 1977-1986 (Fig. 11). Imsa og Skiensvassdraget målte høyeste gjennomsnittlige vanntemperaturer på mellom 6,8 °C og 7,3°C gjennom hovedgyting siste fem år (Tabell 4, Fig. 11). For Imsa har den gjennomsnittlige temperaturen økt med 3,0 °C ved hovedgyting sammenlignet med data fra 1977-1986.



Figur 11: Gjennomsnittlig vanntemperatur gjennom hovedgyting 1977-1986 sammenlignet med vanntemperaturer ved hovedgyting 2017-2021 for de 7 elvene der sammenlignbare data var tilgjengelig.

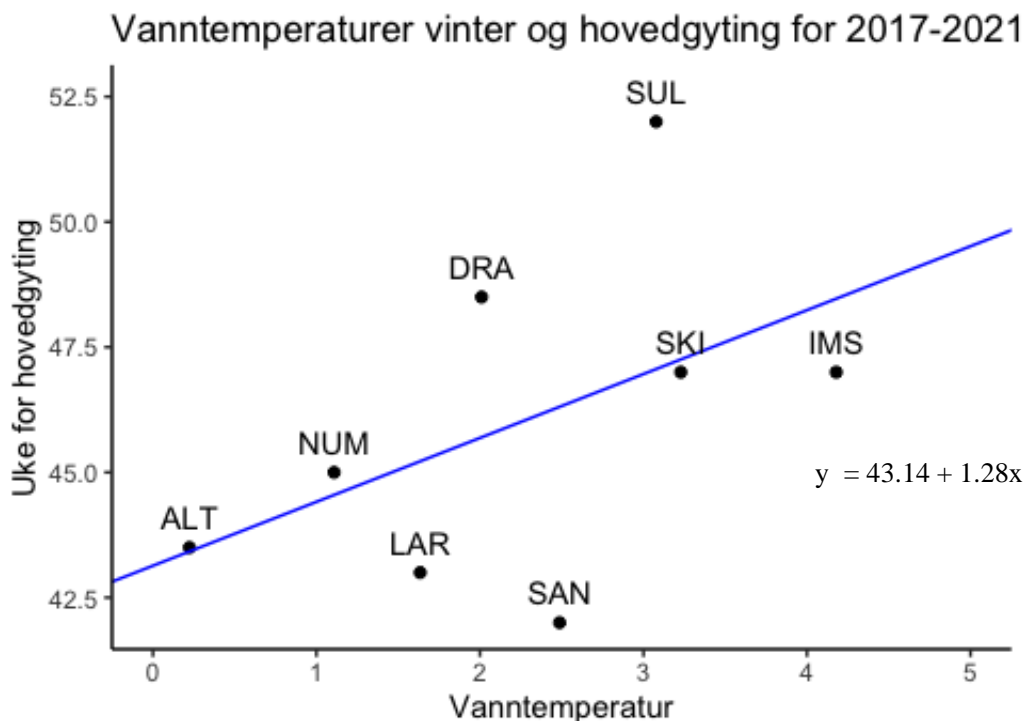
Vanntemperaturer år for år ved hovedgyting samlet for alle elvene basert på rådata, viste en økende trend for seks av elvene (Fig. 12). For fire av elvene var temperaturene like eller noe synkende (Fig. 12).



Figur 12: Vanntemperaturer gjennom hovedgyting for alle elver studert fra ulike tidsperioder mellom 1988-2021. $R^2 = 0.001283$, $p\text{-verdi} = 0.5947$.

3.3 Vanntemperatur gjennom vinterhalvåret

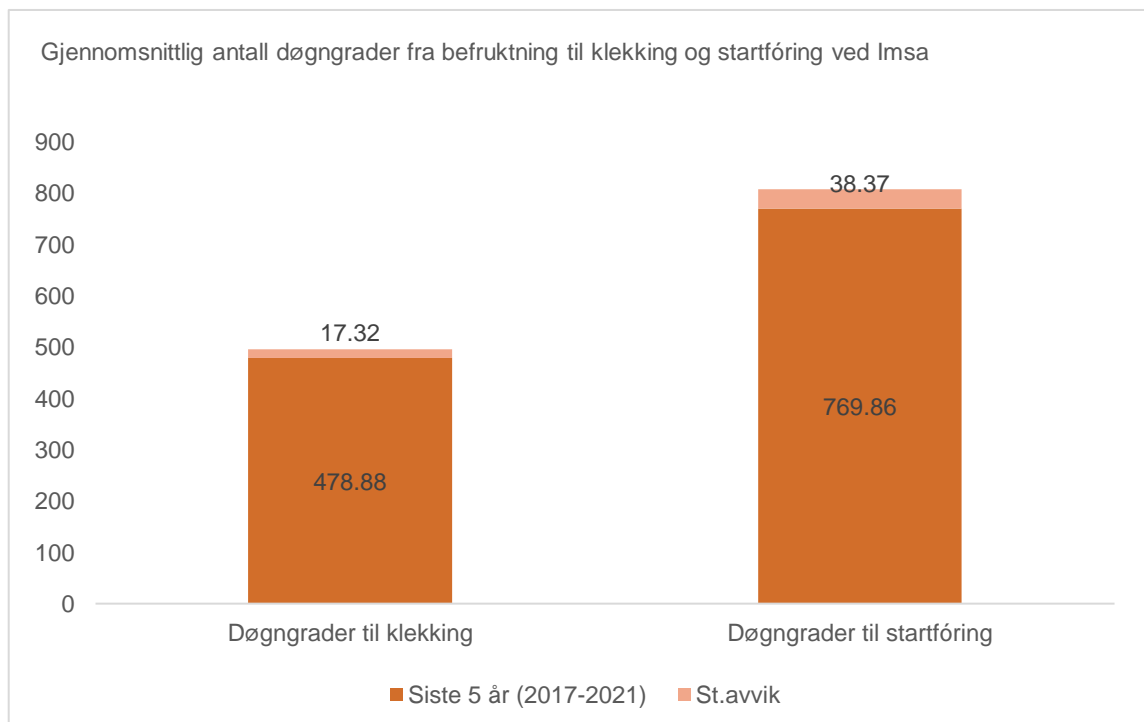
Sammenhengen mellom vanntemperaturer gjennom vinterhalvåret og gytetidspunkt viser et estimat på når hovedgyting vil tiltre ut ifra vanntemperaturer om vinteren. Resultatet viser også at elver med vintertemperaturer mellom 0° og 2° C hadde hovedgyting tidligst fra oktober til november, mens elver med høyere temperaturer gjennom vinteren på 2,0 °C - 4,5 °C gyttet senere på året, og over i januar året etter. Unntak fra dette er Drammenselva og Sandvikselva som henholdsvis har samme vanntemperatur gjennom vinteren, men som har hovedgyting på helt ulike uker. Alta, Numedalslågen, Lærdalselva og Sandvikselva hadde gjennomsnittlige vanntemperaturer mellom 0° og 2,5 °C gjennom vinterhalvåret 1. desember til 30. april, og hadde en gjennomsnittlig hovedgyting som treffes mellom uke 42 og 45 (Fig. 13). For Drammenselva, Skiensvassdraget og Imsa hadde gjennomsnittlig vanntemperaturer gjennom vinteren vært mellom 2 °C og 4,5 °C der hovedgyting skjedde mellom uke 47 og 49 (Fig 13). Suldalslågen hadde gjennomsnittlig vanntemperatur på 3 °C gjennom vinteren og hovedgytetid legger seg på uke 52 (Fig. 13).



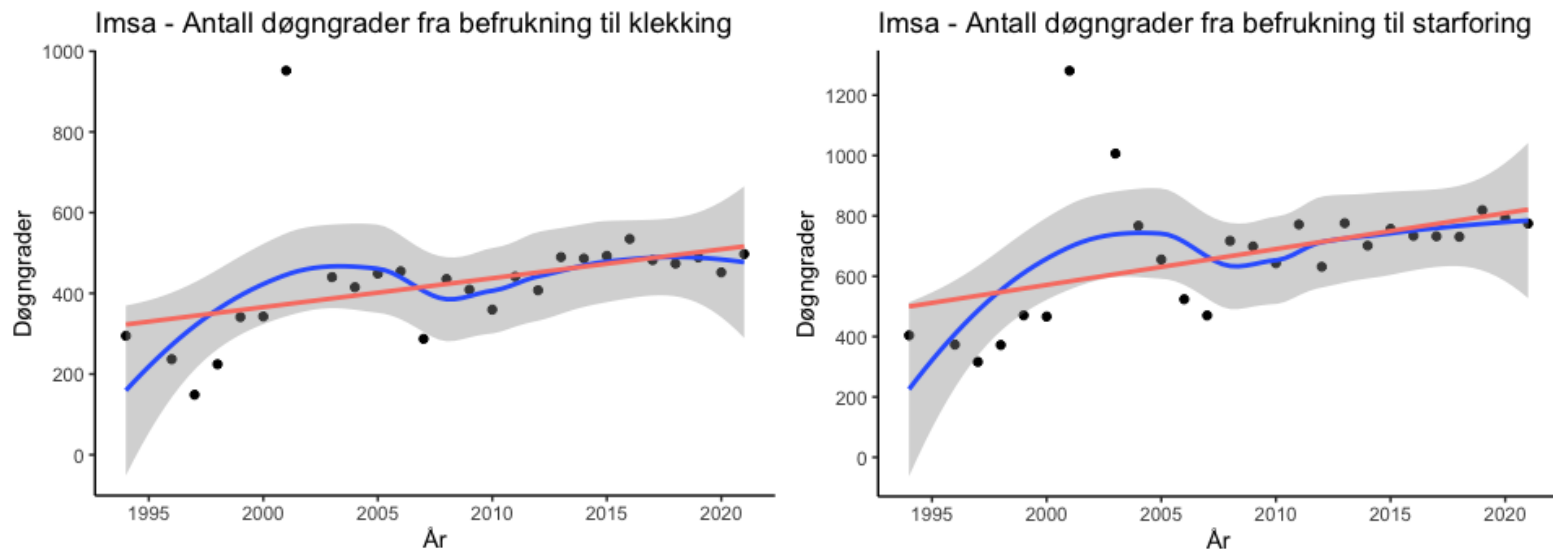
Figur 13: Vanntemperaturer gjennom vinteren, fra 1. desember til 30. april for 2017 til 2021 og gjennomsnittlig uke for hovedgyting fra samme år. Regresjonslinja i blått har formelen $y=43.14+1.28x$. $R^2=0.2399$ / 0,1132, p -verdi=0.2179.

3.4 Imsa – Døgngrader fra befruktning av egg til klekking og startføring

Gjennomsnittlig antall døgngrader utregnet fra befruktning til klekking ved Imsa fra 2017-2021 var 478,9 (SD=17,3 Fig.14). Fra befruktning til startføring var antall døgngrader 769,9 (SD=38,37, Fig. 14). Rogna fra Imsa som har gått på tilnærmet lik naturlig vanntemperatur fra befruktning til klekking har klekket på ca. 480 døgngrader fra slutten av februar til midten av mars. Resultatene viser at næring fra plommesekken varer til omtrent siste uken i april (24.april) før de svømmer opp mellom slutten av april og midten av mai.



Figur 14: Gjennomsnittlig døgngrader beregnet fra befruktning til klekking og fra befruktning til startføring fra 2017-2021 i Imsa.



Figur 15: Resultat fra utregning av antall døgngrader målt fra befruktning til klekking ved Imsa fra 1995 til 2021 ($R^2=0.159 / 0.1239$ P -verdi= $0,044$) og antall døgngrader fra befruktning til startføring ($R^2=0,2084/0.1754$ P -verdi = 0.01908).

Fra 1995 til 2000 var døgngrader fra befruktning til klekking på rundt 200-350. Fra 2010 til 2021 har mellom 700 til 750 døgngrader vært vanligere, med et signifikansnivå $p < 0.05$ (Fig. 15). Fra befruktning til klekking har antall døgngrader gått fra å være rundt 370-450 mellom 1995 til 2000, mens det fra 2010 til 2021 har variert fra 600 til 780 døgngrader, med signifikansnivå $p < 0.05$ (Fig. 15).

Gjennomsnittlige vanntemperaturer for klekking siste 5 år har vært $3,9$ °C ($SD=0,55$), mens det har vært $7,7$ °C ved startføring ($SD=0,29$) (Tabell 5). Gjennomsnittlig antall dager fra befruktning til klekking har vært 112 ($SD=12$), og antall dager fra befruktning til startføring har vært 161 ($SD=7,45$; Tabell 5).

Klekkingen i Imsa har de siste årene vært mellom 23. februar og 23. mars (Tabell 5, Fig. A.3). Fra 2017-2021 ble det målt at yngelen ikke kommer opp av grusen før gjennomsnitt på 769 døgngrader ($SD=38,4$ $R^2=0,2084$ $p < 0,019$). Fra 2017-2021 ble det målt en gjennomsnittstemperatur ved startføring på $7,6$ °C og til sammen 161 dager etter befruktning. Starforingen har variert fra 24. april til 9. mai (Tabell 5, Fig A.3).

Gytetid hos laks (*Salmo salar*). - Skjer det en endring som følge av klimaendringer?

Tabell 5: Gjennomsnittlig vanntemperatur, døgngader og antall dager for klekking og startføring siste 5 og 10 (2017-2021 og 2013-2021) år for lakseyngel i Imsa.

	Vanntemp klekking	Vanntemp startføring	Døgngader til klekking	Døgngader til startføring	Antall dager til klekking	Antall dager til startføring
siste 5 år	3,86	7,68	478,88	769,86	112	161
<i>SD</i>	0,55	0,29	17,32	38,37	12,09	7,45
siste 10 år	3,92	8,05	480,59	744,89	113	160
<i>SD</i>	0,68	1,48	32,89	52,70	12,33	7,67

4. Diskusjon

4.1 Liten endring i gytetidspunkt

Laksepopulasjonene i de ni undersøkte elvene fra Imsa i sør til Altaelva i nord har de siste årene gytt i uke 42 til 52, noe som ikke er signifikant forskjellig fra perioden 1977-1986 (Heggberget, 1988). Første hovedgyting i perioden 2017-2021 var 16. oktober i Altaelva og siste hovedgyting var 11. januar i Suldalslågen (Tabell 2, Fig. 7), som er helt identisk med perioden for hovedgyting i de samme elvene fra 1977-1986. Altaelva og Skiensvassdraget hadde de siste årene en til to ukers senere hovedgyting sammenlignet med perioden 1977-1986, og er de eneste av de studerte elvene som antyder at gytetidspunktet har blitt noe senere (Tabell 2, Fig. 7). For de resterende åtte elvene er hovedgyting uendret eller noe tidligere, noe som står i kontrast med forventet forskyving av gytetid grunnet klimaendringer (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). I Altaelva viste tallene at hovedgytingen de siste fem årene skjedde i uke 43,5 (SD=0,45), som er omtrent 1,5 uke senere enn dataene publisert i 1988 (Heggberget 1988). Data fra Altaelva er basert på gytegroptelling fra lufta, som er naturlig gyting i elva, og som dermed skiller elva fra de andre studerte elvene, som trolig er grunnen til at resultatet også skiller seg ut. Det er flere studier som har funnet avvikende gytetidspunkt for kunstig befruktet laks og naturlig gyting i elvene (Austin, Essington, & Quinn, 2021).

Skiensvassdraget har endret hovedgytetid fra første uken i november til de to siste ukene i november. Dette kan ha sammenheng med at Skiensvassdraget er elva med høyest målte gjennomsnittstemperaturer gjennom hovedgytingen for dette studiet, i tillegg til at elva er et sterkt regulert vassdrag (Molvær & Källqvist, 2004).

Vassdragsregulering har tidligere vist direkte påvirkninger på vanntemperaturer og vannføring, og kan potensielt også føre til endringer i gytetidspunkt (Forseth, et al., 2017). Manøvreringsreglementer innført i Numedalslågen førte til økt minstevannføring om vinteren, på 20 m³/s og økt vannføring om høsten i tørre år, noe som ble vurdert positivt for lakseproduksjonen (Sundt-Hansen, et al., 2012). Gyteområdene i Numedalslågen er avhengig av høyde nok vannhastigheter til at fisken vil gyte (Johnsen & Ugedal, 2001) og senere studier har vist at laksen nå gyter på en høyere vannføring enn etter reguleringen (Sundt-Hansen, et al., 2012).

Sandvikselva har den største endringen i gytetidspunkt de siste årene sammenlignet med tidligere data (Fig. 7), der gytetidspunktet i denne elva er avhengig av flom og vannføring, og derfor kan ha store variasjoner hvis det er endringer i vinterflommen (Lamberg & Strand, 2019). Elva har i tillegg generelt lav vannføring sammenlignet med de andre elvene (Lamberg & Strand, 2019). Det har vært argumentert for at økende temperaturer vil føre til senere gyting og økte kostnader ved oppvandring og gyting i ferskvann (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021), noe som det ikke finnes støtte for i dette studiet (Tabell 2, Fig. 7). Det ser derimot ut til at hovedgyting skjer ved likt eller noe tidligere tidspunkt for syv av de ni undersøkte elvene i studiet.

Mens det ikke var noen signifikant endring i gytetid for laks i de ni undersøkte vassdragene fra 2017-2021, viste en undersøkelse av «Sockeye» laks, også kalt Rødlaks, i Cedar River fra vestkysten av USA en betydelig senere forskyvning av gytetid på 90-tallet grunnet klimaendring (Tillotson, et al., 2019). Ved nyere undersøkelser i samme elv viste derimot målinger fra klekkeridrift tendenser til tidligere gyting med 1-3 uker (Tillotson, et al., 2019). Det samme viste et studie av «Kongelaks» i Skagit i Washington, der en gruppe laks som var påvirket av kunstig befruktning fra klekkeri hadde en gjennomsnittlig gytetid som var tidligere sammenlignet med trendene i naturlige laksestammer (Austin, Essington, & Quinn, 2021). Basert på trenden om økende vassdragstemperaturer og observasjonene gjennom de siste tiårene, antydet studiene at kunstig og naturlig seleksjon virket i motsatte retninger (Tillotson et al., 2019; Austin, Essington, & Quinn, 2021). De to studiene av Kongelaks og Rødlaks fra Washington støtter funnene fra norske vassdrag på Atlanterhavslaks, der hovedgyting for hovedandelen av de studerte elvene antydet 1-3 uker fremskyndet sammenlignet med tall fra 1977-1986 (Heggberget 1988). Teoriene om at kunstig og naturlig seleksjon virker i motsatte retninger (Tillotson, Barnett, Bhuthimethee, Koehler, & Quinn, 2019) kan også gjenspeiles i denne undersøkelsen fra 2017-2021 ved at alle de studerte bestandene stammet fra kultiveringsanlegg og klekkeri, bortsett fra Altaelva som hadde naturlig gyting og antydning til litt senere hovedgyting.

For Chinook laks i Washington ble det foreslått at trendene for gytetidspunkt i klekkeri beveger seg i strid med de adaptive og plastiske responsmønstrene i naturen, og fordi gytedato virker å være en svært arvelig faktor, kan klekkeridrevet laks få gytetiden sin endret som

respons på et bevisst og ufrivillig utvalg (Austin, Essington, & Quinn, 2021). Selv små ufrivillige endringer som heller mot tidligere gytetidspunkt kan føre til endring over generasjoner (McLean, Bentzen, & Quinn, 2005; Austin, Essington & Quinn, 2021). I tillegg kan avkom fra tidligere gytefisk oppleve et konkurransefortrinn i forhold til avkommet av senere gytefisk, grunnet forskjellig kroppsstørrelse som følge av tidligere næringsopptak (Austin, Essington & Quinn 2021).

Teorien om at gytetid i stor grad bestemmes ved at den skjer som en tilbakekobling mellom når det er gunstig å klekke og komme opp av grusen i forhold til temperaturavhengigheten, gjør at nøyaktigheten av gytetidspunkt blir ganske kompleks (Heggberget, 1988). Naturlig og kunstig produsert laksefisk krysses i dag både i klekkeriene og naturlig i elven, noe som øker bekymringen for at ugunstig seleksjon i klekkerier kan ha bidratt til endrede trender i gytetidspunkt (Tillotson, et al., 2019). Dette gjør at undersøkelsene og resultatene må skille mellom fisk som gyter vilt i naturen uten påvirkning fra mennesker, og fisk som stammer fra kultivering og kunstig befruktning (Tillotson, et al., 2019), da hovedgyting i klekkeri og kultiveringsanlegg trolig ikke kan gjenspeile hvordan de naturlige laksestammene som gyter fritt og naturlig i elvene vil respondere på de økte vanntemperaturene (Thorstad, et al., 2021).

4.2 Gyting på høyere vanntemperaturer

For Altaelva, Numedalslågen, Drammenselva og Imsa har gjennomsnittlig vanntemperaturer ved hovedgyting økt fra 2,0° til 3,15 °C (Fig. 11), sammenlignet med dataene publisert i 1988, (Heggberget), som trolig er grunnet naturlige klimaendring og vassdragsregulering. Resultatene fra dette studiet av 10 norske vassdrag, viste at gjennomsnittlig hovedgyting fra 2017-2021 skjer mellom 3,0° og 7,0 °C (Tabell 3) som antyder at hunnfisken i dag generelt gyter på høyere vanntemperaturer enn i 1977-1986 som var mellom 1,2 °C og 4,7°C (Fig. 11) (Heggberget, 1988). Flere studier viser til økende elvetemperaturer gjennom de siste tiår (Finstad, et al., 2010; Todd, Friedland, MacLean, Hazon, & Jensen, 2011), som forklarer hvorfor gyting også skjer på gjennomsnittlige høyere vanntemperaturer. I tillegg viser resultatene fallende vanntemperaturen gjennom hovedgytingen for alle undersøkte vassdrag, som bekrefter teorien om at hunnfisken gyter når temperaturene synker (Heggberget 1988). Dette var også tilfelle for Sockeye-laksen i Washington, der et studie fra 2018 fant at gytetidspunktet var sammenfallende med en temperaturnedgang (Tillotson, et al., 2019).

Altaelva er den eneste elva med økende vanntemperatur og senere gytetidspunkt, der dataene baseres på naturlig gyting i elva. Altaelva er den nordligste av elvene og er lokalisert mye lenger nord i forhold til resten av elvene fra dette studiet, som trolig vil gjøre Altaelva lite sammenlignbar på grunn av ulike temperatur og lysforhold. Gjennomsnitts vanntemperatur gjennom hele gyteperioden hadde en økning på 3,15 °C, som trolig også henger sammen med at det er mindre isdekke i elva etter regulering, og også en registrert temperaturøkning i Sautso. Studier fra Altaelva viser at det etter 2002 har vært mildere vintre, og kortere kuldeperioder i Alta, som har ført til mye mindre is (Ugedal, et al., 2021). De største temperaturøkningene etter reguleringen var registrert i oktober, med om lag 3 °C i Sautso (Ugedal et al., 2011; Ugedal, et al., 2021). For Alta har reguleringen endret isforholdene i elva, og etter at Alta kraftverk startet forsvant isen fra kraftverket og 5-6 km nedover i Sautsosenen. Dette var trolig på grunn av varmere vann fra et magasin, og en 50 % øking i vannføringen om vinteren (Ugedal, Næsje, Saksgård, Saksgård, & Thorstad, 2021). Alta kraftverk har nå manøvreringsreglement som gjøre at det blir mer is i Sautso, og gunstigere forhold for laksen (Ugedal, et al., 2007). Laks i nordlige områder er bedre tilpasset en relativt stor variasjon i miljøforhold (Bernhardt, O'Connor, Sunday, & Gonzalez, 2020), noe som trolig gjør laksen i Altaelva i stand til å reagere på miljøvariasjoner gjennom endringer i fysiologi, atferd og livshistorie (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). Større variasjoner i miljøforhold kan imidlertid ha en negativ effekt da individene ikke klarer å respondere tilstrekkelig (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021).

Numedalslågen, Drammenselva og Imsa har temperaturøkninger tilnærmet lik Altaelva i årene 2017-2021 (Fig. 11). Økningen i vanntemperaturer skyldes en kombinasjon av klimaendringer og at temperaturene generelt har økt, men også regulering og kraftutbygging for hver enkelt elv (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). For Numedalslågen ble det etter regulering forventet en økende vanntemperatur nedover i vassdraget om sommeren, slik at temperaturen nederst i vassdraget kunne bli rundt 3°C høyere ved lavere og midlere vannføringer (Asvall, 1993). Det er imidlertid ingen studier på om vanntemperaturen i Numedalslågen er mye endret i senere tid. Vanntemperaturer ved hovedgyting de siste årene fra 2017-2021 viser 3,7 °C som sammenlignet med data fra 1977-1986 er 1,7 °C økning, som kan ha sammenheng med at det på grunn av reguleringer gytes på høyere vannføring (Thorstad, Forseth, Økland, Aasestad, & Johnsen, 2004).

For Drammenselva er de viktigste gyte- og oppvekstområdene for laksen på korte strykstrekninger umiddelbart nedstrøms fra elvekraftverkene (Sandhaugen & Hansen, 2001), og de vanligste effektene av magasinkraftverk på elvestrekninger nedstrøms utslippet fra kraftverk er en økende vannføring, samt høyere vanntemperaturer om vinteren og lavere om sommeren, sammenlignet med naturlige tilstander (Tvede, 1993). Laksen i Drammenselva gyter senere sammenlignet med Sandvikselva og Lærdalselva, som har ganske like vanntemperaturer gjennom vinteren, men som har sin hovedgyting 5 uker tidligere enn Drammenselva. Tidligere studier har imidlertid vist at selv i geografisk nærliggende elver kan gytetida variere med opptil to måneder (Jensen, 1992). De gjennomsnittlige vanntemperaturene gjennom vinteren (1. desember-30. april) har økt fra 1,2 °C til 2 °C i Drammenselva siden 1977-1986, uten at det er vist stor påvirkning på gytetidspunktet. Drammenselva har en betydelig høyere gjennomsnittlig vannføring sammenlignet med Sandvikselva og Lærdalelva, som kan gjøre de lokale forholdene og temperaturene i elvene veldig forskjellig og dermed mindre sammenlignbare (Sandhaugen & Hansen, 2001).

Imsa er blandt elvene med høyeste økning i gjennomsnittlig vanntemperatur gjennom gytetiden. Dette kan ha sammenheng med at Imsa også er lokalisert lengst sør av elvene studert, samtidig som det er den elva med kortest lakseførende strekning og minst gjennomsnittlig vannføring (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991; Jonsson, Jonsson, & Hansen, 2007). Dette kan være faktorer som fører til at elva er mer utsatt og sensitiv for temperaturendringer (Forsgren, et al., 2015). Imsa viste i tillegg en gjennomsnittlig temperaturøkning gjennom vinteren, med ca 4 °C (Fig. 13), sammenlignet med 2-3 °C målt på 90-tallet (Jonsson, Jonsson, & Hansen, 1990), og er den elva med varmeste vintertemperaturer i denne undersøkelsen.

Lærdalselva hadde en liten økning på 0,5 °C grader for de siste fem årene (Fig. 11), og har en litt høyere gjennomsnittstemperatur enn før regulering ved de to målepunktene Tjønum og Nedre Hegg (Robertsen & Ugedal, 2020). Økningen ved Nedre Hegg er delvis forårsaket regulering og delvis klimatiske endringer (Robertsen & Ugedal, 2020). De økte temperaturene ved Tjønum er antageligvis forårsaket av klimatiske endringer, da det fra 1999-2018 var påvist en tilsvarende økning i gjennomsnittlig lufttemperatur om sommeren i Lærdal (Robertsen & Ugedal, 2020). Etter at Borgund kraftverk kom i drift har resultater vist at vanntemperatur på senhøsten og vinteren er noe økt (Fig. 13), som er i tråd med

forventningene som følge av økt vintervannføringen nedstrøms i kraftverket (Robertsen & Ugedal, 2020).

For Suldalslågen, Eira og Skiensvassdraget ses det ingen merkbar økning, men heller tilnærmet like temperaturer ved hovedgylting som tidligere målt (Fig. 11). En fellesnevner for disse tre vassdragene er at de har store innsjøer i nedslagsfeltet og også inkludert på lakseførende strekninger (Gravem, Gregersen, Kaasa, & Huseby, 2005; Berg, Eide, Bremset, Haukebø, & Jensen, 2011; Hvidsten, 2010). Undersøkelser fra Suldalslågen viser ellers at nåværende regulering har medført høyere vanntemperaturer vinterstid, og lavere vanntemperaturer sommerstid (Saltveit, Brabrand, & Brittain, 2019). Laksen i Suldalslågen har sin hovedgylting seinest i forhold til de andre elvene studert, og derfor også sin hovedgylting på lavere vanntemperaturer. Suldalslågen karakteriseres som en vintervarm elv, (Saltveit, Brabrand, & Brittain, 2019), der temperaturen trolig skyldes kystposisjonen, men også at den får vann fra Suldalsvatn og fra grunnvann (Saltveit, Brabrand, & Brittain, 2019). Grunnvannet i Suldalslågen viste seg å være den mest naturlige forklaringen på den stabile temperaturen ved yngelens fremkomst fra grusen, til tross for de skiftende temperaturregimene grunnet reguleringene (Saltveit, Brabrand, & Brittain, 2019). I motsetning til overflatevannet i elva, som er preget av varierende utslipp og temperaturer, er grunnvann mer stabilt (Saltveit, Brabrand, & Brittain, 2019), og kan være med på å dominere for den generelle temperaturen i elva, som kan ha bidratt med å viske ut noen effekter av klimaendring. Det er ventet store forskjeller regionalt, men også mellom elver i samme regioner når det kommer til hvilken grad økte temperaturer påvirker ferskvann og vassdrag (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021). Det vil gjøre det vanskeligere å kunne forutsi hvordan de enkelte laksebestandene i hver enkelt elv vil utvikle seg (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021).

4.3 Effekter av høyere vanntemperaturer under gyting, fosterutvikling, klekking og startføring i Imsa

Laksepopulasjonen i Imsa viste en økende trend i antall døgngader fra befruktning til klekking og startføring fra tidlig 1990-tall til 2021 (Fig. 15), som henger sammen med at den gjennomsnittlige vanntemperaturen i Imsa har økt (Crisp, 1988). Gjennomsnittlige døgngader til klekking de siste 5 årene har vært 478 (SD=17,3, $R^2=0,16$, $p<0,044$), som stemmer med at lakseeegg vanligvis klekkes mellom 383-545 døgngader (Smialek, Pander, & Geist, 2021). Dette er en generell økning for laksefisk sammenlignet med studier fra 2000-tallet, der gjennomsnittlige døgngader fra befruktning til klekking var mellom 300-400 for laks i Norge (Hansen, 2000). En reduksjon i oksygenkonsentrasjon, eller bare en liten økning i temperatur på 0,7 °C kan fremskynde klekkingen (Hamor & Garside, 1976), og det kan derfor antas at klekkingen i Imsa vil kunne skje noe tidligere som følge av at eggene utsettes for høyere temperaturer. En studie i Altaelva viste at regulering hadde fremskyndet tidspunktet for 50 % klekking fra 4-19. juni, til mellom 9. mai og 2. juni, som er omtrent en måned tidligere (Næsje, et al., 1998). Imidlertid viste studiet at selv om klekketidspunkt var fremskyndet, trengte ikke fremkomst av grusen å bli påvirket i samme retning (Næsje, et al., 1998). Her viste det seg at tidspunktet for fremkomst av grus og første fødeopptak var det samme som før regulering, som trolig skyldes at vanntemperaturene tidlig på sommeren ble reduserte, som førte til at den generelle tiden for yngelens utvikling og plommesekkstadiet ble lenger (Næsje, et al., 1998).

Frem til startføring i Imsa, som tilsvarende fremkomst av grusen i naturen, har det også vært en økende trend av antall døgngader fra 1995-2021, som nok også henger sammen med den generelle vanntemperaturøkningen gjennom de siste tiår. Fra 2017-2021 ble det målt at yngelen ikke kommer opp av grusen før gjennomsnittlig 769 døgngader (Fig. 14) (SD=38,4, $R^2=0,2084$ $p<0,019$), og omtrent 160 dager (Tabell 5). Et studium publisert i 1989 testet og regnet ut estimert tid for fremkomst fra grusen og første fødeopptak for laks i ti geografisk spredde norske vassdrag (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991). Studiet viste at tidspunktet hadde sammenheng med vannføring og vanntemperaturregimer, og ble unngått i alle elver under vårflommen, og før vanntemperaturene nådde 8 °C (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991). Det ble konkludert med at første fødeopptak finner sted rett før eller like etter vårflommen, og at valget avhenger av de ulike temperatur og vannføringsregimene i hver

enkelt elv basert på lokalitet og individuelle lokale ulikheter (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991). Ved hjelp av modeller for utregning av estimert klekke og starvføringstidspunkt, basert på kunnskap om gytetid og vanntemperatur, viste resultatene at høyeste andel av yngel fra Imsa hadde første fødeopptak mellom 23. -25. mai, med tidligste dato 15. mai og seneste dato 30. mai (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991). Sammenlignet med dette studiet fra 2017-2021 i Imsa, er hovedmengden for fremkomst av grus ved første fødeopptak varierende fra 24. april-9. mai, basert på registrerte datoer fra klekkeriet i Imsa (Fig A.2). Dette er 3-4 uker tidligere enn hva modellen for estimert fremkomst av grusen var for Imsa på tidlig 1990-tallet.

I Imsa er vannføringsregimet ganske ulikt de andre elvene studert fra samme studiet, med liten vannføring, milde vintre og største flommer rundt høst og vinterstid (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991). Vannføring rundt tiden for første fødeopptak er derfor ikke regnet som avgjørende. I Imsa ventes første fødeopptak å finne sted så fort vanntemperaturene har nådd 7-8 °C (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991), som også gjenspeiles i dette studiet fra 2017-2021, der gjennomsnittlige vanntemperaturer under fremkomst fra grusen de siste fem årene har vært mellom 7-8 °C. Nedre grense for vekst av yngel i norske vassdrag er antatt å være 7 °C (Jensen, Heggberget, & Johnsen, 1986) som også understrekes i noen britiske elver av Allen (1941) og Gardiner & Geddes (1980).

I Lærdalselva hadde laks som gyttet omtrent midt i gyteperioden som de satt til 5. november, en forventet hovedandel av klekking rundt 9-10. mai fra 1964-2008 (Robertsen & Ugedal, 2020). Modellert tidspunkt for fremkomst av grusen ved målestasjonene Tjønum og Nedre Hegg var også her blitt tidligere i periodene 2009-2018, og 1999-2018, sammenlignet med perioder fra 1989-1998 (Robertsen & Ugedal, 2020). Et studium publisert i 2011 gjorde et eksperiment der temperaturene på Ims ble manipulert gjennom inkubasjon og vekst av yngel, som resulterte i en gruppe laks som kom opp tidligere av grusen, en gruppe under «naturlig» fremkomst av grusen og en gruppe etter det naturlige tidspunktet for fremkomst (Skoglund, Einum, & Robertsen, 2011). Resultatene viste at tidspunkt for klekking hadde en tydelig effekt på avkommets «fitness» (Skoglund, Einum, & Robertsen, 2011). Den gruppen som ble manipulert til tidligere fremkomst i naturen, da det generelt antas å være ugunstige forhold for vekst, mindre tilgang på mat og under høyere vannføringer, viste seg å ha både størst overlevelse og kroppsstørrelse på slutten av sommeren, og en relativt bedre ytelse enn avkommet som kom senere opp fra grusen når populasjonstettheten var høyere (Skoglund,

Einum, & Robertsen, 2011). Yngelens prestasjon i sammenheng med tiden for fremkomst av grus var ifølge studiet høyt påvirket av konkurranse innen arten, der det viser seg at å komme «først» og være størst var fordelaktig, og gunstig for overlevelsen og konkurranse om habitat og næring (Skoglund, Einum, & Robertsen, 2011). Selv om samsvaret mellom fenologi og optimale sesongmessige miljøforhold kan være svært viktig for disse lakseynglene, avhenger det av spesifikke ressurser som kun er tilgjengelige i en begrenset periode av sesongen (Visser & Holleman, 2001; Shuter, Finstad, Helland, Zweimüller, & Hölker, 2012).

En lignende studie vurderte effektene av temperaturbehandling på 2, 5, 8 og 12 °C hos villaks (Skoglund, Einum, Forseth, & Barlaup, 2011). Yngel som kom fra lave inkubasjonstemperaturer var generelt mindre og hadde høyere metabolisme før fremkomst av grusen, større plommesekker og høyere massespesifikke energinivåer enn de som opplevde høyere temperaturer (Skoglund, Einum, Forseth, & Barlaup, 2011). Aktivitet, matinntak og vekst økte betydelig med økende temperatur, men yngelen var kapabel til å finne næring og opprettholde positiv vekst ved alle fire temperaturene (Skoglund, Einum, Forseth, & Barlaup, 2011). Større energilagre kan gi en fordel når yngelen kommer frem av grusen ved lavere temperaturer, der det er mindre tilgang på mat, mens det å ha en større kroppsmasse, er gunstig for konkurranse og interaksjoner, men mindre gunstig når det kommer til å finne ly ved lavere temperaturer (Skoglund, Einum, Forseth, & Barlaup, 2011). Det er kontrastfulle teorier knyttet til fremkomst av grus, da et annet studium fra Washington konkluderte med at tidligere gytefisk viste lavere reproduksjonssuksess og overlevelse ved tidligere fremkomst av grus (Tillotson, et al., 2019).

Laksepopulasjoner fra Altaelva, Imsa, Sandvikselva og Loneelva og en oppdrettsstamme fra Sunndalsøra ble sammenlignet i 1988, og det ble ikke funnet genetiske tilpasninger til lokale forhold når de tok utgangspunkt i sammenhengen mellom inkubasjonstid og vanntemperaturer (Wallace & Heggberget, 1988). I 1999 derimot hevdet et studium at forholdet mellom inkubasjonstid for embryoet og vanntemperaturer er en egenskap som er fenotypisk, adaptiv og populasjonsspesifikk (Berg & Moen, 1999). Det virker som om temperaturer og timing av de ulike fasene har sterke sammenhenger, slik at hvis temperaturene i løpet av gytesesongen øker, men at gyting skjer senere på året, kan tidspunktet for fremkomst av yngel hos laks forbli stabil, og antagelig fortsatt opprettholde optimaliserte forhold for vekst og overlevelse om våren. Teoretisk sett kan den gjennomsnittlige tiden for fremkomst av grusen innad i en populasjon være veldig stor og variert i forhold til en eventuell endring i gytedidspunkt

(Sparks, et al., 2019). Her kan man også forvente at den tidligste yngelen vil oppleve noen fordeler i forhold til vekst, størrelse, overlevelse om våren og «førstemann til mølla» prinsippet, sammenlignet med senere yngel, men samtidig kan oppleve ulempene av de forventede lave vårtemperaturene, flyktige strømminger, ugunstig vannføring, og en begrenset tilgang på byttedyr (Skoglund, Einum, Forseth, & Barlaup, 2011).

4.4 Effekt av klimaendring?

Det kan ut ifra dette studiet se ut som om den nedarvede gytetiden er beholdt over de siste 40 årene, og at klimaendringer ikke forskyver gytetidspunktet i særlig grad. Det er derimot vist at klimaendringer har gitt økt gjennomsnittlig vanntemperatur under hovedgyting for mer enn halvparten av laksepopulasjonene undersøkt. Dette henger sammen med den viste generelle temperaturøkning om høsten grunnet global oppvarming (ICES, 2017). Endring i vannføring og vanntemperatur skaper variasjoner i oppvandring og gytetidsmønster, i enkelte år, men som ikke virker som å ha endret det nedarvede gytetidspunktet. Flere studier viser til scenarioer i fremtiden, der økte temperaturer kan endre gytetidspunkt og flere stadier i laksens livssyklus som ikke vil være positivt for bestandenes overlevelse og fremtid (ICES, 2017; Finstad, et al., 2010; Forseth, et al., 2017; Forsgren, et al., 2015; Hanssen-Bauer, et al., 2016). Likevel hevder andre klimaprognoser at det trengs en temperaturøkning på mer enn 5 °C i norske vassdrag for at klimaendringen skal bli et stort problem for fosterutviklingen, og at vintertemperaturer ikke vil nå dette før i 2100 i Sør-Norge (Hanssen-Bauer, 2009; Forsgren, et al., 2015). I undersøkelsene fra Imsa ser det imidlertid ut til at tidspunktet for startføring, som i naturen er fremkomst fra grusen og første næringsopptak, fortsatt skjer ved vanntemperaturer som fysiologisk sett antas å være gode for lakseyngelen (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991). Det er grunn til å tro at en kombinasjon av klimaendringer og andre påvirkningsfaktorer kan være mer truende mot de ulike bestandene, og at det ikke er klimaendringer alene som per i dag utgjør den største trusselen (Finstad, et al., 2010; Forseth, et al., 2017). Andre faktorer som de negative effektene av lakseoppdrett, kultivert laks og en nedgang i genetisk variasjon og arvemateriale, sammen med innsig av rømt oppdrettslaks i elvene, kan mulig utgjøre endring i gytetidspunkt over tid (Thorstad, et al., 2021). Ytterlige faktorer som kan spille inn på gytetid er mer lokale variasjoner, habitattilgjengelighet og hvor mye energi som kreves i de enkelte elvene for å nå opp til gyteområdene. Gyteområder er plassert i ulike lengde fra elvemunningene, og krever derfor ulike oppvandringsstrategier og

energi fra enkeltindividene. I elva Dee i Skottland viste et studium at laksen gytte tidligere i de øvre delene av elven, og gradvis senere i lavlandet eller i de nedre delene av elva (Webb & McLay, 1996).

Ung fisk kan bare etter kort tid i kar og fangenskap oppleve redusert «fitness» i naturen (Jonsson, Jonsson, & Jonsson, 2019). Kultivert laks kan bidra til å opprettholde laksebestander og sørge for at bestandene øker, men også bidra til redusert genetisk variasjon, som kan påvirke neste generasjoner med villaks, i forhold til adferd og overlevelse i naturen (Ryman & Laikre, 1991). Denne effekten kalles for Ryman-Laikre effekten, som enkelt forklart oppstår når avkommene stammer fra et relativt lite antall stamfisk, og som får bidra mye i den naturlige reproduksjonen for neste generasjon. Den effektive populasjonsstørrelsen i bestanden vil bli desto mindre ved at den effektive stamfiskbeholdningen er liten i forhold til effektiv bestand av gytefisk i naturen (Ryman & Laikre, 1991). I klekkerier vil manglende naturlige miljøforhold under gyting (stryking), kunne gi redusert evne til å konkurrere om make og territorier i naturen. Dette ble vist ved at kultivert laks og vill laks hadde utviklet ulik adferd når de ankom gyteområdene noen år senere, der kultivert laks var mye mer involvert i fysiske kamper, og viste seg å være mindre effektive gytere (Jonsson, Jonsson, & Jonsson, 2019). I tillegg til dette hadde kultivert laks mindre størrelse på eggene enn den ville laksestammen, som igjen kan føre til et dårligere utgangspunkt for suksess i naturen (Jonsson, Jonsson, & Jonsson, 2019).

Påvirkningsfaktorer som interaksjoner med rømt oppdrettslaks er per i dag er en av de største truslene mot villaksen (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021; Bolstad, et al., 2021). Det ble påvist genetisk innkryssing av oppdrettslaks i to tredjedeler av de undersøkte vassdragene under et studium der 239 vassdrag ble undersøkt (Diserud, 2020). I 68 bestander, 28% av elvene, ble innkryssningen beregnet som stor (Diserud, 2020). Det finnes imidlertid lite forskning på gytetidspunkt i naturen for rømt oppdrettslaks, men et studie publisert i 1997 viste at gytetidspunktet for de rømte oppdrettslaksene i Vosso hadde hovedgyting 32 dager tidligere enn hovedgyting for villaksen (Sægrov & Hindar, 1997). Et annet studium fra Vosso påpekte at oppdrettslaksen var mindre, og hadde hovedgyting mellom 21 til 26 dager tidligere enn villaksen i 1991 og 1992 (Lura, 1993). Yngelen av oppdrettslaksen viste seg å ha klekking og fremkomst fra grusen mellom 1-2 uker tidligere sammenlignet med villaksen samme år (Lura, 1993). Under et eksperiment utført i Imsa noen år etter lagde oppdrettshunnene gytegroper

tidligere enn de ville hunnene (Fleming, 2000). Det er derfor nærliggende å tenke at interaksjoner med rømt oppdrettslaks også kan påvirke gytetidspunktet, eller føre til lengre gyteperioder der det er stor forskjell mellom hovedgyting fra rømt oppdrettslaks og villaks (Fleming, 2000).

4.5 Metodediskusjon

Resultatene baseres først og fremst på gjennomsnittlige data fra fem år (2017-2021) for alle de studerte elvene, der data var tilgjengelige og sammenlignbare med Tor Heggberget sine undersøkelser (Heggberget, 1988). Datamaterialet fra 1988 viser kun gjennomsnittlige tall gjennom et utvalg av årene 1977-1986, og kan inneholde flere unøyaktigheter og avvik da rådata ikke ble publisert (Heggberget, 1988). Det må derfor tas i betraktning at det ikke er lik mengde år med data som sammenlignes. Antall vassdrag undersøkt i dette studiet er også for få til å kunne gi grunnlag for å teste signifikansnivå.

Fra naturens side er hunnfiskene gyteklare til ulike tider på grunn av populasjon og individforskjeller som ulik størrelse og rognutvikling. Dette kan variere med to til tre dager, eller flere uker i noen elver med stor spredning i gyteperioden (Heggberget, 1988; Jensen, 1992). Dette er en av grunnene til at det ligger en del variasjon i dataene. Her er også tilfeldige klimaendringer enkelte år som tørke eller ekstremvær, da noen av de mindre elvene er helt avhengige av regnvær og flom for at fisken i det hele tatt skal komme seg opp i elva (Finstad, et al., 2010). Det samme gjelder for store vassdrag der høy vannføring kan gjøre det vanskelig for hunnfisken å få gjemt eggene. Når det kommer til kunstig befruktning og stryking i kultiveringsanlegg og klekkeri, vil det være flere faktorer som kan variere fra elv til elv. Noen av elvene har stamfisken i kar i varierende antall dager før stryking. De kan derfor ha stått i ulike temperaturer og kunne bli påvirket av stress eller andre fysiologiske responser på et unaturlig habitat. Fiskene i karet kan være gyteklare og bli myke i buken til ulike tidspunkt, og noen individer ofte dager før og etter den dagen de faktisk blir strøket (Quinn, Peterson, Gallucci, Hershberger, & Brannon, 2002; Tillotson, et al., 2019). Dette kan ses ved at det allerede er sluppet rogn i karet den dagen de strykes. Selve strykedatoene blir valgt ut fra når flest hunnfisk er myke i buken og antatt som «strykemode» (Heggberget, 1988). Det strykes derfor ofte flere dager, men dette er også påvirket av preferanser innad i klekkeriene, da stryking ofte settes på dager der det er flest ansatte på jobb, eller frivillige til å hjelpe.

Derfor er ikke strykedato i dette studiet nødvendigvis den datoen hunnene selv ville valgt (Heggberget, 1988). Prosedyrer, metoder og innsamlingsmetodikk er også ulik fra klekkeri til klekkeri. Med dette som bakgrunn er dag for hovedgyting valgt å regnes i ukenummer. Dette for at hovedgytingen ikke ofte er «en dag», men varierer mellom 3-7 dager. Dagene for hovedgyting representerer likevel den mest riktige datoen beregnet ut ifra disse forutsetningene (Jensen, Johnsen, & Heggberget, 1991).

Vanntemperaturmålinger er hentet fra NVE Sildre, og valgt ut ifra målestasjoner nærmest mulig det lakseførende strekket til hver enkelt elv. Målingene er valgt ut fra en gjennomsnittlig målt temperatur per dag, målt en gang per døgn. Dette vil naturligvis være noe usikkerhet knyttet til nøyaktighet i temperatur for hver elv, da måleinstrumentet er lokalisert på ulike avstander fra klekkeri eller lakseførende strekk og gyteområdet i naturen. Dette er for de fleste elver eneste måte å innhente nøyaktige daglige vanntemperaturer. For Imsa og Sandvikselva er vanntemperaturer hentet fra anlegget der de har egne temperaturmålere i vannet fiskene har stått i før stryking. Vanntemperaturene for de resterende elvene er målt direkte i elva, og de elvene som lar fiskene stå i naturlig elvevann før stryking vil kunne derfor oppnå mest nøyaktige målinger. Egne data fra år til år temperaturmålinger for hovedgyting mellom 1980-1990 avviker noen steder med temperaturmålinger publisert av Heggberget. Utregning for døgngrader, klekking og startforing i Imsa, er basert på observasjon og registrering som gjerne kan variere en til to dager før eller etter eksakt utregnet dag. Modeller for estimert utregnet klekking og startforing kan være usikre (Jonsson & Jonsson, 2009), og må regnes som en pekepinn på forventet tidspunkt. Under innhenting av gamle data og registreringer er det naturligvis ikke lik mengde data fra hver elv. Det gjør at elvene må evalueres hver for seg, og kan vanskelig sammenlignes i større grad annet enn for de årene 2017-2021 der de har samme mengde data.

Forurensing, parasitter og sykdom, utbygging og ødeleggelse av habitat, samt genpåvirkning hos laksepopulasjoner kan ha hatt påvirkning på gytetid i enkelte bestander og perioder (Forseth, et al., 2017; Finstad, et al., 2010). Det blir ikke tatt i betraktning gjennom dette studiet, men er vurdert der det finnes studier som dokumenterer effekten.

4.6 Videre arbeid

Blandt anadrom laksefisk er det sannsynlig at sammenhengen mellom utvikling av kjønnsmodning, tilbakevandring til elva og gytetidspunkt ikke er forsket nok på, og virkningen av menneskeskapte inngrep, utbygging og kultiveringsprogram bør vurderes opp mot konsekvenser av påvirkning på naturlige laksepopulasjoner. Samtidig bør de ytterligere konsekvensene av de fenologiske endringene utforskes for å bevare de truede laksebestandene i lang tid fremover. Med dette tatt i betraktning, er det behov for globale tiltak for å redusere karbonutslipp og redusere videre global oppvarming, noe som er utenfor omfanget av fiskeriforvaltning. For fremtiden bør det imidlertid argumenteres for at organisasjoner, forskere og politikere sørger for å møte utfordringene med å øke og opprettholde de nåværende ville laksebestandene, ved å inkludere klimaperspektiver inn i beslutningsprosesser (Thorstad, et al., 2021). Det vil også kreve bredere reglement for vannregulering og kraftverk, som bør kunne redusere negativ innflytelse på vanntemperatur og vannføring, og heller kunne bidra positivt ved hjelp av utslippsstrategier fra ulike dyp av vannkraftmagasinene, som kan regulere temperatur og vannføring i kritiske faser ved ekstremvær som tørke og flom (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021; Thorstad, et al., 2021). Forvaltningen av villaks må ses under et helhetlig syn, for å finne bærekraftige løsninger og arbeide på tvers av lokale, regionale og nasjonale sektorer, myndigheter og forskning, for å sammen redusere de menneskelige påvirkningsfaktorene på villaks (Thorstad, Forseth, & Fiske, 2021).

5. Konklusjon

Målet med studiet var å undersøke om det er skjedd en endring i gytetidspunkt for villaks i norske vassdrag, basert på en sammenlikningsmetode av data fra hovedgyting og vanntemperaturer mellom 1977 og 2021. Det var en liten og ikke-signifikant endring av gytetidspunkt, der hovedvekten av elvene studert viste lik eller antydning til tidligere gytetid. Derimot kan det konkluderes med at hovedgyting forekommer på 0,5 °C til 3,15 °C høyere gjennomsnittlig vanntemperaturer i dag, da det er en generell økning i vassdragstemperaturer grunnet en kombinasjon av klimaendring og vassdragsreguleringer. Studiet viste også til en økende trend i antall døgngrader som trengs fra befruktning til klekking og starføring, og 2-3 uker tidligere estimert fremkomst fra grus i det ene vassdraget der dette kunne studeres. Likevel var vanntemperaturene gunstige selv ved tidligere fremkomst av grusen, som gjør det nærliggende å tro at yngelen ikke nødvendigvis vil påvirkes negativt ved tidligere klekking, hvis det viser seg at tilgangen på næring følger samme utvikling. Det kan ikke konkluderes med at klimaendringer som varmere vanntemperaturer har hatt en direkte effekt på gytetidspunktet gjennom de siste 30-40 år, men det kan ikke utelukkes at kunstig befruktning har virket i motsatt retning av naturlig gyting i elvene. I den ene bestanden der gytetidspunktet er bestemt fra naturlig gyting, er det observert litt senere gytetid. Likevel vil ytterligere klimaendringer som endring i vannføring, ekstremvær og økende vanntemperaturer kunne påvirke flere av stadiene gjennom gytevandring, egg og yngelutvikling, som igjen er direkte knyttet til gytetidspunkt. Forvaltningstiltak basert på forskning, bredere undersøkelser av naturlig gyting i elvene og iverksettelse av strengere krav om gunstig elveregulering og kraftutbygging med hensyn på bevaring av laksefisk vil være essensielt for å unngå ugunstige endringer i gytetidspunkt.

Referanser

- Allen, K. (1941). *Studies on the biology of the early stages of the salmon (Salmo salar). III. Growth in the Thurso river system, Caithness. J. Anim. Ecol.* 10: 273-295.
- Anon. (1989). *Fysiske tiltak for bedring av fiskeoppgang i Lærdalselva*. . Rapport fra arbeidsgruppe oppnevnt av Direktoratet for naturforvaltning, 69 s.
- AS, S. E. (2015). *Laksetrappene i Vefsna*. SINTEF Energi AS.
- Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A., & Skurdal, J. (2011). *Atlantic salmon ecology. Atlantic salmon ecology. Blackwell Publishing Ltd, Oxford*.
- Aas, Ø., Klemetsen, A., Einum, S., & Skurdal, J. (2010). *Atlantic salmon ecology. John Wiley & Sons*.
- Asvall, R. (1993). *Nytt manøvreringsreglement for Noreverkene. Virkninger på vanntemperatur- og isforhold*. . - Rapport 05 1993, Norges vassdrags- og energiverk.
- Austin, C. S., Essington, T. E., & Quinn, T. P. (2021). *In a warming river, natural-origin Chinook salmon spawn later but hatchery-origin conspecifics do not*. . *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 78(1), 68-77.
- Trondheim Omland Fiskeadministrasjon AS. (2022). tofa.no/kultivering-forskning/stryking-og-klekking/. Retrieved from kultivering forskning stryking og klekking: <https://tofa.no/kultivering-forskning/stryking-og-klekking/>
- Barlaup, B. T., & Saltveit, S. J. (2006). Gyting, rognutvikling og tidspunkt for første næringsopptak. In S. J. Saltveit, *Norges vassdrags- og energidirektorat* (pp. 80-113). Middelthuns gate 29 Postboks 5091 Majorstua, 0301 OSLO : Økologiske forhold i vassdrag, 80.
- Beacham, T. D. (1988). A genetic analysis of early development in pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*Oncorhynchus keta*) at three different temperatures. *Genome*, 30, pp. 89-96.
- Berg, M., Eide, O., Bremset, G., Haukebø, T., & Jensen, A. J. (2011). *Kartlegging av gytegroper av laks og sjøaure i Eira i perioden 1952-2010*. NINA rapport.
- Berg, M., Eide, O., Bremset, G., Haukebø, T., & Jensen, A. J. (2011). *Kartlegging av gytegroper av laks og sjøaure i Eira i perioden 1952-2010*. NINA rapport.
- Berg, O. K. (2005). *Inter- and intrapopulation variation in temperature sum requirements at hatching in Norwegian Atlantic salmon*. Department of Zoology Norwegian University of Science and Technology (NTNU), N-7034 Trondheim, Norway.
- Berg, O., & Moen, V. (1999). *Inter- and intra population variation in temperature sum requirements at hatching in Norwegian Atlantic salmon*. *Journal of Fish Biology*. 54, 636- 647.
- Bergesen, K. P. (2021). *NINA Forskningsstasjon, Ims. Årsmelding 2018 og 2019*. Sandnes: Norsk institutt for naturforskning Ims, november 2021.
- Bernhardt, J., O'Connor, M., Sunday, J., & Gonzalez, A. (2020). *Life in fluctuating environments*. . *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 375: 20190454.
- Bogen, J. B. (2002). *Fiskehabitat i Suldalslågen. Et studie av sedimentasjonsdynamikk, begroing, habitattilbud og habitatbruk hos fisk*. Statkraft.
- Bolstad, G. H., Karlsson, S., Hagen, I. J., Fiske, P., Urdal, K., Sægrov, H., & Hindar, K. (2021). *Introgression from farmed escapees affects the full life cycle of wild Atlantic salmon*. . *Science Advances*, 7(52), eabj3397.

- Brannon, E. L., Powell, M. S., Quinn, T. P., & Talbot, A. (2004). *Population structure of Columbia River Basin Chinook salmon and steelhead trout*. *Reviews in Fisheries Science* 12, 99–232.
- Bremset, G., Berg, M., Diserud, O. H., Solem, Ø., & Ulvan, E. M. (2012). *Fisketelling i Driva høsten 2011. Forekomst og fordeling av gytemoden sjøaure og laks før planlagt etablering av langtidssperre i Snøvasfossan*. NINA.
- Brooks, R. J., Nielsen, P. S., & Saltveit, S. J. (1989). *Effect of stream regulation on population parameters of atlantic salmon [Salmo salar L.] in the river Lærdalselva, western Norway*. *Regulated Rivers: research & management*, 4(4), 347-354. Wiley Online Library : research & management, 4(4), 347-354.
- Crisp, (2000). *Trout and salmon: ecology, conservation and rehabilitation*. Oxford: Wiley-Blackwell.
- Crisp, D. T. (1981). A desk study of the relationship between temperature and hatching time for the eggs of five species of salmonid fishes. *Freshwater biology*, pp. 361-368.
- Crisp, D. T. (1988, 1). Prediction, from temperature, of eyeing, hatching and 'swim-up'times for salmonid embryos. *Freshwater biology*, 19(1), pp. 41-48.
- Crisp, D. T. (1989). Observations on siting, dimensions and structure of salmonid redds. *Journal of fish biology*, 34(1), pp. 119-134.
- Crisp, D. T. (1989). *Observations on siting, dimensions and structure of salmonid redds*. . *Journal of fish biology*, 34(1), 119-134.
- Cushing, D. H. (1982). *Climate and fisheries*. Academic press.
- Diserud, O. . (2020). *Genetisk påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander - oppdatert status 2020*. . NINA Rapport 1926: 1-79.
- Einum, S., & Fleming, I. (2000). Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution* 54, pp. 628–639.
- Elliot, J. M., & Hurley, M. A. (1998a). An individual-based model for predicting the emergence period of sea trout fry in a Lake District stream. (53), pp. 414-433.
- Elliott, J. M., & Elliott, J. (2006). A 35-year study of stock-recruitment relationships in a small population of sea trout: assumptions, implications and limitations for predicting targets In *Sea Trout. Biology, Conservation and Management* (Harris, G. & Milner, N., eds) Oxford: Blackwell Publishing., pp. 257–278.
- Elliott, J., & Elliott, J. (2010). *Temperature requirements of Atlantic salmon Salmo salar, brown trout Salmo trutta and Arctic charr Salvelinus alpinus: predicting the effects of climate change*. *Journal of Fish Biology*, 77.
- Finstad, A., Hedger, R., Jonsson, B., Kvambekk, Å., Ekker, R., Forseth, T., . . . Diserud, O. (2010). *Laks i framtidens klima Kunnskapsoppsummering og scenario med vekt på temperatur og vannføring*. Trondheim: Norsk institutt for naturforskning.
- Fleming, I. A. (2000). *Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population*. 1517-1523.: *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267(1452).
- Forseth, T., Barlaup, B. T., Finstad, B., Fiske, P., Gjøsæter, H., Falkegård, M., & Wennevik, V. (2017). The major threats to Atlantic salmon in Norway. *ICES Journal of Marine Science*, ss. 1497-1507.
- Forseth, T., T, B. B., Finstad, B., Fiske, P., Gjøsæter, H., Falkegård, M., . . . Wennevik, V. (2017). *The major threats to Atlantic salmon in Norway*. *ICES Journal of Marine Science* 74 (6): 1496-1513.

- Forsgren, E., P.A. A., Gundersen, H., Christie, H., Friberg, N., Jonsson, B., . . . Ødegaard, F. (2015). *Klimaendringenes påvirkning på naturmangfoldet i Norge*. Trondheim, november: NINA Rapport 1210. 133 s. .
- Gardiner, W., & Geddes., P. (1980). *The influence of body composition on the survival of juvenile salmon*. *Hydrobiologia* 69: 67-72.
- Gravem, F. R., Gregersen, H., Kaasa, H., & Huseby, K. (2005). *Smoltutvandring hos laks og aure i Suldalslågen 2006*. SWECO Grøner Rapport, 138501-1.
- Gregory, S. I. (2019). *Atlantic salmon return rate increases with smolt length*. *ICES Journal of Marine Science*, 76, <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz066>.
- Hamor, T., & Garside, E. (1976). *Developmental rates of embryos of Atlantic salmon, Salmo salar L., in response to various levels of temperature, dissolved oxygen, and water exchange*. *Canadian Journal of Zoology* 54.
- Hansen, L. (1991). *Rehabilitation of the Atlantic salmon stock in the River Drammenselv*. Institute of Fisheries Management. SE Norway.S. 140-146 i.
- Hansen, L. J. (1996). *Overvåking av laks fra Imsa og Drammenselva*. NINA Oppdragsmelding 401: 1-28..
- Hansen, L. P. (2000). Anadrome fiskearter. Atlantisk laks Fisk i ferskvann. Et samspill mellom bestander, miljø og forvaltning. *Landbruksforlaget*, pp. 38-49.
- Hansen, L., Jonsson, N., & Jonsson., B. (1993). Oceanic migration of homing Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Animal Behaviour*, pp. 927-941.
- Hanssen-Bauer, I. D. (2009). *Klima i Norge 2100. Bakgrunnsmateriale til NOU Klimatilpassing., . Norsk klimasenter, Oslo, Norway*.
- Hanssen-Bauer, I., Førland, E., Haddeland, I., Hisdal, H., Mayer, S., Nesje, A., . . . Ådlandsvik, B. (2016). *Klima i Norge 2100*. NCCS rapport Miljødirektoratet.
- Heggberget, T. G. (1988). *Timing of Spawning in Norwegian Atlantic Salmon (Salmo salar)*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45(5), 845-849.
- Heggberget, T. G., & Wallace, J. C. (1984). Incubation of the eggs of Atlantic salmon, *Salmo salar*, at low temperatures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(2), pp. 389-391.
- Heggberget, T. G., & Wallace, J. C. (1984, 2 41). Incubation of the eggs of Atlantic salmon, *Salmo salar*, at low temperatures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, pp. 389-391.
- Heggberget, T. G., Haukebø, T., & Veie-Rosvoll, B. (1986). *An aerial method of assessing spawning activity of Atlantic salmon, Salmo salar L., and brown trout, Salmo trutta L., in Norwegian streams*. *Journal of fish biology*, 28(3), 335-342.
- Heggenes, J., Pedersen, K., Thue, R. E., Lewis, G., & Øksenberg, S. (1998). *Undersøkelser av gyteplasser og gytebestander til storørret og laks i Telemark 1997*. Rapport 181, Lab. Ferskvannøkologi og InnlandsfiskeZoologisk Museum, Universitetet i Oslo, Osl.
- Henderson, N. E. (1963). *Influence of light and temperature on the reproductive cycle of the eastern brook trout (Salvelinus fontinalis (Mitchill))*. Canada: Journal of Fisheries Research Board of Canada.
- Hoar, W. S. (1988). 4 The physiology of smolting salmonids. *In Fish physiology, Academic Press Vol. 11*, pp. 275-343.
- Hvidsten, N. A. (2010). *Smolt-og ungfiskundersøkelser i Skiensvassdraget. Smoltutvandring i Skotfoss og ungfisk i Bøelva, Heddøla, Tinnåa og Bliva*. NINA .

- ICES. (2017). *Report of the workshop on potential impacts of climate change on Atlantic salmon stock dynamics*. Copenhagen, Denmark.: ICES CM 2017/ACOM:39, 90 s.
- Jensen, A. (1992). *Effekter av klimaendringer på laks i Norge*. Trondheim: NINAForskningsrapport036.
- Jensen, A. (2004). *Geographical variation and population trends in Norwegian Atlantic salmon*. NINA Fagrapport 80. 79pp.
- Jensen, A. J., Bremset, G., Finstad, B., Hvidsten, N. A., Jensås, J. G., Johnsen, B. O., & Solem, Ø. (2008). *Fiskebiologiske undersøkelser i Auravassdraget*. NINA rapport.
- Jensen, A. J., Heggberget, T. G., & Johnsen, B. O. (1986). *Upstream migration of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the River Vefsna, northern Norway*. *Journal of Fish Biology*, 29, 459-465.
- Jensen, A. J., Johnsen, B. O., & Heggberget, T. G. (1991). Initial feeding time of Atlantic salmon, *Salmo salar*, alevins compared to river flow and water temperature in Norwegian streams. *Environmental Biology of Fishes*, 30(4), pp. 379-385.
- Jensen, A. J., Johnsen, B. O., & Heggberget, T. G. (1991). *Initial feeding time of Atlantic salmon, *Salmo salar*, alevins compared to river flow and water temperature in Norwegian streams*. *Environmental Biology of Fishes*, 30, 379-385.
- Jensen, A. J., Johnsen, B. O., & Saksgård, L. (1989, 5). Temperature requirements in Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from hatching to initial feeding compared with geographic distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46, pp. 786-789.
- Jensen, A., Johnsen, B., & Heggberget, T. (1991). Initial feeding time of Atlantic salmon, *Salmo salar*, alevins compared to river flow and water temperature in Norwegian streams. *Environ Biol Fish* 30, pp. 379-385.
- Jensen, C. S., Gravem, F. R., & Poléo, A. (2002). *Laks og temperatur—en litteraturgjennomgang*. In 13 Suldalslågen-miljørapport. Statkraft SF Høvik.
- Johnsen, B. O., & Jensen, A. J. (1997). *Tetthet av lakseunger og forekomst av *Gyrodactylus salaris* i Lærdalselva høsten 1996*. NINA Oppdragsmelding, 459, 1-17.
- Johnsen, B. O., Hindar, K., Balstad, T., Hvidsten, N. A., Jensen, A. J., Jensås, J. G., & Østborg, G. M. (2004). *Laks og *Gyrodactylus* i Vefsna og Driva*. NINA Årsrapport.
- Johnsen, B., & Ugedal, O. (2001). *Soppinfeksjoner (*Saprolegnia* spp.) på laksefisk i Norge – statusrapport*. . NINA Oppdragsmelding 716. 34 s.
- Jonsson, B., & Jonsson, N. (2009). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of fish biology*, pp. 2381-2447.
- Jonsson, B., & Jonsson, N. (2009). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology* 75, pp. 2381-2447.
- Jonsson, B., Jonsson, N., & Hansen, L. P. (1990). *Does juvenile experience affect migration and spawning of adult Atlantic salmon?*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26, 225-230.
- Jonsson, B., Jonsson, N., & Hansen, L. P. (2003). *Atlantic salmon straying from the River Imsa*. *Journal of Fish Biology*, 62(3), 641-657.

- Jonsson, B., Jonsson, N., & Hansen, L. P. (2007). Factors affecting river entry of adult Atlantic salmon in a small river. *Journal of Fish Biology* 71, pp. 943-956. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01555.
- Jonsson, B., Jonsson, N., & Jonsson, M. (2019). Supportive breeders of Atlantic salmon *Salmo salar* have reduced fitness in nature. . *Conservation Science and Practice*, 1(9), e85.
- Jonsson, N., & Jonsson, B. (2017). Fecundity and water flow influence the dynamics of Atlantic salmon. *Ecology of Freshwater Fish*, pp. 497-502.
- 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.
- Kane, T. (1988.). *Relationship of temperature and time of initial feeding of Atlantic salmon*. The Progressive Fish-Culturist 50.
- Karlsen, L. R. (2018). *Kultiveringsplan for anadrome laksefisk (Laks og sjøørret) i Østfold*. Fylkesmannen i Østfold, Miljøvernvedelingsa.
- Karlsson, S. (2015). *Kultivering og genetisk variasjon i Suldalslågen*. . In NINA Rapport. Norsk Institutt for Naturforskning (NINA).
- Kaasa, H. J.-L. (1998). *Sluttrapport 1990-1997. Resultater og konklusjoner. Lakseforsterkingsprosjektet i Suldalslågen. Fase II. nr. 49. s. 1-82 + vedlegg*. Statkraft SF.
- Kaasa, P. H. (1997). *Lakseforsterkingsprosjektet i Suldalslågen fase II er knytt til manøvreringsreglementet for Suldalslågen som blei vedteke av Kronprinsregenten i Statsråd 22. juni 1990*. . Høvik: NVE rapport 33.
- Kennedy, R., & Crozier, W. W. (2010). Evidence of changing migratory patterns of wild Atlantic salmon *Salmo salar* smolts in the River Bush, Northern Ireland, and possible associations with climate change.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Dempson, J., B., J., N., J., MF., O., & E., M. (2003). *Atlantic salmon Salmo salar L., brown trout Salmo trutta L. and Arctic charr Salvelinus alpinus (L.): a review of aspects of their life histories*. Blackwell Munksgaard: Ecology of Freshwater Fish.
- Kraabøl, M. (2014). *Nedvandringsmuligheter for fisk forbi Klosterfoss kraftverk i Skiensvassdraget. Spesifikasjon av tiltak for laks, sjøørret, ål og havniøye*. NINA Rapport, 1078, 33.
- Kraabøl, M. (2018a). *Fiskevandring i nedre del av Skiensvassdraget. Kunnskapsinnhenting og vurdering av tiltak og undersøkelsesprogram i forbindelse med konsesjonssøknad for Skotfoss kraftverk og Eidet-kraftverkene*. Skien kraftproduksjon AS. Mulitconsult.
- Kraabøl, M., & Johnsen, S. I. (2012). *Ferskvannsbiologiske undersøkelser og vurderinger i Øvre Lærdalselva*. Lillehammer: NINA Rapport 776. 41 s.
- Lamberg, A., & Strand, R. (2019). *Videoovervåking av sjøørret og laks i Sandvikselva i Bærum kommune i 2011-2018*. . SNA-rapport, 3, 2019.
- Lamberg, A., & Strand, R. (2019). *Videoovervåking av sjøørret og laks i Sandvikselva i Bærum kommune i 2011-2018. SNA-rapport, 3, 2019*. . SNA-rapport, 3, .
- Larsen, B. (1987). *Forskref-prosjekt Numedalslågen. Fiskeribiologiske undersøkelser i lakseførende del*. Direktoratet for naturforvaltning, Reguleringsundersøkelsene, rapport nr. 2-1987: 1-36.
- Larsen, B. (1989). *Forsknings- og referansevassdrag - Numedalslågen. Vandring, fangst, vekst og tetthet hos laks og aure sett i relasjon til vannføring*. MVU-rapport nr. B 61-1989.

- Letcher, B. H., Dubreuil, T., O'Donnell, M. J., Obedzinski, M., Griswold, K., & Nislow, K. H. (2004, 12 61). Long-term consequences of variation in timing and manner of fry introduction of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) growth, survival, and life-history expression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, pp. 2288-2301.
- Lombardo, S. B. (2020). *Evidence for temperature-dependent shifts in spawning times of anadromous alewife (Alosa pseudoharengus) and blueback herring (Alosa aestivalis)*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 77(4): 741–751. doi:10.1139/cjfas-2019-0140.
- Lura H, S. H. (1993). *Timing of spawning in cultured and wild Atlantic salmon (Salmo salar) and brown trout (Salmo trutta) in the River Vosso, Norway*. . Munksgaard: Ecology of Freshwater Fish 1993: 2: 167-172. © .
- McCormick, S. D., Shrimpton, J. M., Carey, J. B., O'dea, M. F., Sloan, K. E., Moriyama, S., & Björnsson, B. T. (1998). Repeated acute stress reduces growth rate of Atlantic salmon parr and alters plasma levels of growth hormone, insulin-like growth factor I and cortisol. *Aquaculture*, pp. 221-235.
- McCullough, D. (1999). *A review and synthesis of effects of alterations to the water temperature regime on freshwater life stages of salmonids, with special reference to Chinook salmon*. Columbia Inter-Tribal Fish Commission Report, Environmental Protect Agency, Portland, Oregon. doi:10.1017/ CBO9781107415324.004.
- McLean, J., Bentzen, P., & Quinn, T. (2005). *Nonrandom, size- and timing- biased breeding in a hatchery population of steelhead trout*. *Conserv. Biol.* 19: 446–454. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00515.x.
- Miljødirektoratet. (2014). Retningslinjer for utsetting av anadrom fisk . pp. 1-12.
- Misund, B. (2019). *Store Norske leksikon.Fiskeoppdrett [Online]*. Retrieved from Store norske leksikon : <https://snl.no/fiskeoppdrett>
- Mo, T. A. (1997). *Seasonal occurrence of Gyrodactylus derjavini (Monogenea) on brown trout, Salmo trutta, and Atlantic salmon, S. salar, in the Sandvikselva river, Norway*. *The Journal of parasitology*, 1025-1029.
- Molvær, J., & Källqvist, T. (2004). *Skienselva. Vurdering av vannkvalitet sett i forhold til utslipp fra Norske Skog Union*. Norsk institutt for vannføring.
- Næsje, T., Finstad, B., Jensen, A., Koksvik, J., Reinertsen, H., Saksgård, L., . . . Forseth, T. (1998). Fiskeribiologiske undersøkelser i Altaelva 1981-1998. *Altaelva-Rapport nr. 9*, pp. 1-159.
- Omland, T. K. (2020). *Gytevandring til Atlantisk laks (Salmo salar) og sjøørret (Salmo trutta): en sammenlignende radiotelemetristudie fra Skiensvassdraget*. Master's thesis, University of South-Eastern Norway.
- Otero, J., L'Abée-Lund, J. H., Castro-Santos, T., Leonardsson, K., Storvik, G. O., Jonsson, B., & Vøllestad, L. A. (2014). *Basin-scale phenology and effects of climate variability on global timing of initial seaward migration of Atlantic salmon salar*. *Global change biology*, 20(1), 61-75.
- Pankhurst, N. W. (2011). Thermal impairment of reproduction is differentially expressed in maiden and repeat spawning Atlantic salmon. *Aquaculture*, 316(1-4), 77-87., pp. 77-87.
- Parmesan, C. (2007). *Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming*. *Global Change Biology*, 13, 1860–1872.

- Pinheiro JC, Bates DM (2000) Mixed-Effects Models in S and S-Plus. Springer, New York, USA.
- Quinn, T. P., Peterson, J. A., Gallucci, V. F., Hershberger, W. K., & Brannon, E. L. (2002). *Artificial selection and environmental change: countervailing factors affecting the timing of spawning by coho and chinook salmon*. . Transactions of the American Fisheries Society 131, 591-598.
- Radchuk, V., Reed, T., & Teplitsky, C. (2019). *Adaptive responses of animals to climate change are most likely insufficient*. Nat Commun 10, 3109.
- Radchuk, V., Reed, T., Teplitsky, C., van de Pol, M., Charmantier, A., Hassall, C., . . . Dhondt, A. (2019). *Adaptive responses of animals to climate change are most likely insufficient*. Nature Communications 10: 3109.
- Robertsen, G., & Ugedal, O. (2020). *Vanntemperatur i Lærdalselva før og etter regulering. Modellerte effekter på ungfiskvekst og vurdering av alder ved smoltifisering hos laks og ørret*. Trondheim: Norsk Institutt for naturforskning .
- Robertsen, G., & Ugedal, O. (2020). *Vanntemperatur i Lærdalselva før og etter regulering. Modellerte effekter på ungfiskvekst og vurdering av alder ved smoltifisering hos laks og ørret*. NINA.
- Russell, I. A.-m. (2012). *The influence of the freshwater environment and the biological characteristics of Atlantic salmon smolts on their subsequent marine survival*. I. CES Journal of Marine Science, 69, 1563– 1573.
- Ryman, N., & Laikre, L. (1991). *Effects of supportive breeding on the genetically effective population size*. . Conservation Biology, 5(3), 325-329.
- Saltveit, S. J. (1986). *Del Lengdefordeling, vekst og tetthet hos laks og ørretunger i Lærdalselva, Sogn og Fjordane i perioden 1980 til 1986. Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske*. Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske,(LFI), Zoologisk Museum, Universitetet i Oslo. Rapport, (91), 57.Skjønn Borgund kraftverk.
- Saltveit, S. J. (2019). *Rivers need floods: Management lessons learnt from the regulation of the Norwegian salmon river, Suldalslågen*. . River Research and Applications, 35(8), 1181-1191.
- Saltveit, S. J., Brabrand, Å., & Brittain, J. E. (2019). *Rivers need floods: Management lessons learnt from the regulation of the Norwegian salmon river, Suldalslågen*. . River Research and Applications, 35(8), 1181-1191.
- Sandhaugen, A. I., & Hansen, L. P. . (2001). *Beskatning av atlantisk laks (Salmo salar L.) i Drammenselva*. NINA.
- Sandhaugen, A. I., & Hansen, L. P. (2001). *Beskatning av atlantisk laks (Salmo salar L.) i Drammenselva*. . NINA.
- Sægrov, H., & Hindar, K. S. (1997). Escaped farmed Atlantic salmon replace the original salmon stock in the Rived Vosso, western Norway. *ICES Journal of Marine Science* 54, pp. 1166-1172.
- Sægrov, H., Hellen, B. A., & Kalsås, S. (2001). *Gytebestand av laks i Suldalslågen, 1995/96-2000/01*. Statkraft SF.
- Shuter, B., Finstad, A., Helland, I., Zweimüller, I., & Hölker, F. (2012). *The role of winter phenology in shaping the ecology of freshwater fish and their sensitivities to climate change*. Aquat. Sci. 74: 637–657.

- Skår, B., Gabrielsen, S. E., & Stranzl, S. (2017). *Habitatkartlegging av Lærdalselva fra Voll bru til sjø*. Uni research miljø.
- Skåre, P. E. (2006). *Smoltutvandring forbi Skotfoss kraftverk i Skiensvassdraget ved bygging av et nytt flomkraftverk*. . NINA rapport.
- Skoglund, H., Einum, S., & Robertsen, G. (2011). *Competitive interactions shape offspring performance in relation to seasonal timing of emergence in Atlantic salmon*. *Journal of Animal Ecology*, 80(2),.
- Skoglund, H., Einum, S., Forseth, T., & Barlaup, B. T. (2011). *Phenotypic plasticity in physiological status at emergence from nests as a response to temperature in Atlantic salmon (*Salmo salar*)*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(8),.
- Smialek, N., Pander, J., & Geist, J. (2021). Environmental threats and conservation implications for Atlantic salmon and brown trout during their critical freshwater phases of spawning, egg development and juvenile emergence. *Fisheries Management and Ecology*(28), pp. 437– 467.
- Sparks, M., Falke, J., Quinn, T., Adkison, M., Schindler, D., & Bartz, K. (2019). *Influences of spawning timing, water temperature, and climatic warming on early life history phenology in western Alaska sockeye salmon*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 76(1): 123–135. doi:10.1139/cjfas-2017-0468.
- Sundt-Hansen, L. E., Forseth, T., Kvingedal, E., Thorstad, E. B., Larsen, B. M., Hvidsten, N. A., & Fiske, P. (. (2012). *Laksen i Numedalslågen. Evaluering av manøvreringsreglement*.
- Sundt-Hansen, L. E., Hedger, R. D., Ugedal, O., & Diserud, O. H. (2018). Modelling climate change effects on Atlantic salmon: Implications for mitigation in regulated rivers. *Science of the total environment*, 631, pp. 1005-1017.
- Sundt-Hansen, L., Forseth, T., Kvingedal, E., Thorstad, E., Larsen, B., Hvidsten, N., & Fiske, P. (2012). *Laksen i Numedalslågen. Evaluering av manøvreringsreglement*. . NINA Rapport, NINA Rapport.
- Tallman & Healey. (1991). *Phenotypic differentiation in seasonal ecotypes of chum salmon, *Oncorhynchus keta**. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48, 661- 671.
- Team, R. C. (2022). *R :A language and environment for statistical computing*. Retrieved from R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.: <https://www.R-project.org/>.
- Thorstad, E. B., & Heggberget, T. G. (1998). Migration of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*): the effects of artificial freshets. *Hydrobiologia* 372, pp. 339-346.
- Thorstad, E. B., Bliss, D., Breau, C., Damon-Randall, K., Sundt-Hansen, L. E., Hatfield, E. M., & Sutton, S. G. (2021). *Atlantic salmon in a rapidly changing environment—Facing the challenges of reduced marine survival and climate change*. *Aquatic Cons. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31(9), 2654-2665.
- Thorstad, E. B., Forseth, T., & Fiske, P. (2021). *Status for norske laksebestander i 2021*. Trondheim: Vitenskapelig råd for lakseforvaltning.
- Thorstad, E. B., Forseth, T., & Fiske, P. (2021). *Status for norske laksebestander i 2021*. Trondheim: Vitenskapelig råd for lakseforvaltning 2021.
- Thorstad, E. B., Forseth, T., & Fiske, P. (2021). *Vitenskapelig råd for lakseforvaltning 2021. Status for norske laksebestander i 2021*. Trondheim: Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 16.
- Thorstad, E. B., Forseth, T., & Fiske, P. (2022). *Status for norske laksebestander i 2022*. Trondheim: Vitenskapelig råd for lakseforvaltning.

- Thorstad, E. B., Forseth, T., Økland, F., Aasestad, I., & Johnsen, B. O. (2004). Oppvandring av radiomerket laks i Numedalslågen i 2003. *Oppdragsmelding, 835, 1-37.*, pp. 1-37.
- Thorstad, E. B., Whoriskey, F., Rikardsen, A. H., & Aarestrup, K. (2011). Aquatic nomads: the life and migrations of the Atlantic salmon. *Atlantic salmon ecology, 1(6)*, pp. 1-32.
- Thorstad, E. B., Økland, F., Aarestrup, K., & Heggberget, T. (2008). Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts. 355-358.
- Thorstad, E. B., Økland, F., Aasestad, I., Diserud, O., & Forseth, T. (2008). *Oppvandring av laks i Numedalslågen. Påvirker vannføring og andre miljøfaktorer passering av naturlige oppvandringshindre*. Norsk institutt for naturforskning.
- Thorstad, E. B., Økland, F., & Johnsen, B. O. (2003). Return migration of adult Atlantic salmon, *Salmo salar*, in relation to water diverted through a power station. (10), pp. 13-22 doi:10.1046/j.1365-2400.2003.0032.
- Thorstad, E., Økland, F., & Aarestrup, K. (2007, November). *Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts*. *Rev Fish Biol Fisheries* 18, 345–371 (2008). <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9076-4>.
- Tillotson, M. D., Barnett, H. K., Bhuthimethee, M., Koehler, M. E., & Quinn, T. P. (2019). Artificial selection on reproductive timing in hatchery salmon drives a phenological shift and potential maladaptation to climate change. *Evolutionary applications, 12(7)*, pp. 1344-1359.
- Todd, C. D., Friedland, K. D., MacLean, J. C., Hazon, N., & Jensen, A. J. (2011). Getting into hot water? Atlantic salmon responses to climate change in freshwater and marine environments. *Atlantic salmon ecology*, pp. 409-443.
- Tvede, A. (1993). *Hydrologi. I: Inngrep i vassdrag; Konsekvenser og tiltak- En kunnskapsoppsummering*. Faugli, P.E., A.H. Erlandsen, & O. Eikenæs (red.). . Norges Vassdrags- og Energiverk. s. 66-95. .
- Tvede, A. (1995). *Vanntemperaturen i Suldalslågen. Forholdet mellom vanntemperatur, vannføring og værforhold i perioden 15. april - 15. juni*. Rapport Lakseforsterkningsprosjektet, 6, 16 s.
- Ugedal, O., Næsje, T., Thorstad, E., Forseth, T., Saksgård, L., & Heggberget, T. (2008, 1 609). Twenty years of hydropower regulation in the River Alta: long-term changes in abundance of juvenile and adult Atlantic salmon. *Hydrobiologia*, pp. 9-23.
- Ugedal, O., Næsje, T. F., Saksgård, L. M., Saksgård, R., & Thorstad, E. B. (2021). *Fiskebiologiske undersøkelser i Altaelva*. NINA Samlerapport for 2016-2020.
- Ugedal, O., Næsje, T. F., Thorstad, E. B., Forseth, T., Saksgård, L. M., & Heggberget, T. G. (2008). Twenty years of hydropower regulation in the River Alta: long-term changes in abundance of juvenile and adult Atlantic salmon. *Hydrobiologia*, pp. 9-23.
- Ugedal, O., Næsje, T., Saksgård, L. M., Thorstad, E. B., Jensen, J., Chittenden, C., & Rikardsen, A. H. (2011). *Fiskebiologiske undersøkelser i Altaelva 2010*. Norsk Institutt for Naturforskning; 2011. 59 p.. NINA rapport(728).
- Ugedal, O., Thorstad, E. B., Finstad, A. G., Fiske, P., Forseth, T., Hvidsten, N. A., & Næsje, T. F. (2007). *Biologiske undersøkelser i Altaelva 1981-2006. Oppsummering av kraftreguleringens konsekvenser for laksebestanden. NINA rapport*. Trondheim: NINA.

- Visser, M., & Holleman, L. (2001). *Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology*. . Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 268, 289–294.
- Wallace, J., & Heggberget, T. (1988). *Incubation of eggs of Atlantic salmon (Salmo salar) from different Norwegian streams at temperatures below 1°C*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45.
- Webb, J. H., & McLay, H. A. (1996). *Variation in the spawning of Atlantic salmon (Salmo salar) and its relationship to temperature in the Aberdeenshire Dee, Scotland*. . Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53, 2739-2744.
- Williams, J. W. (2021). *A unifying framework for studying and managing climate-driven rates of ecological change*. Nature Ecology & Evolution, 5(1), 17-26.

Vedlegg

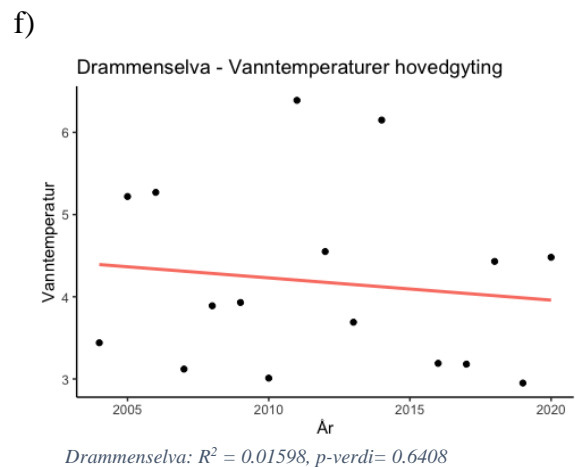
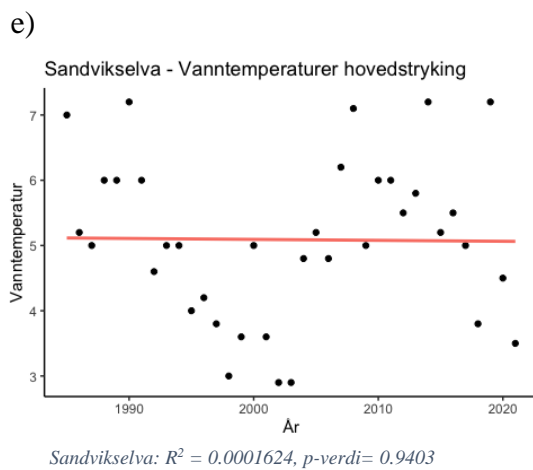
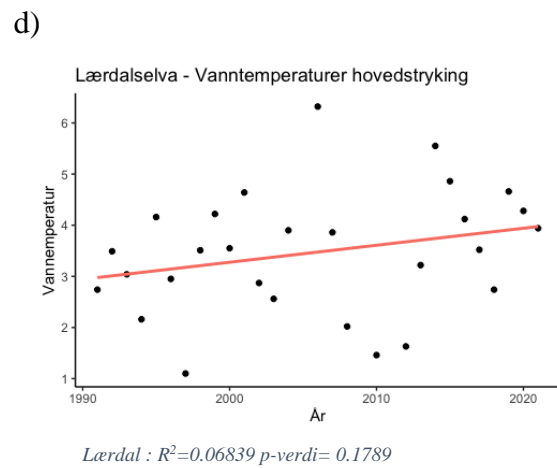
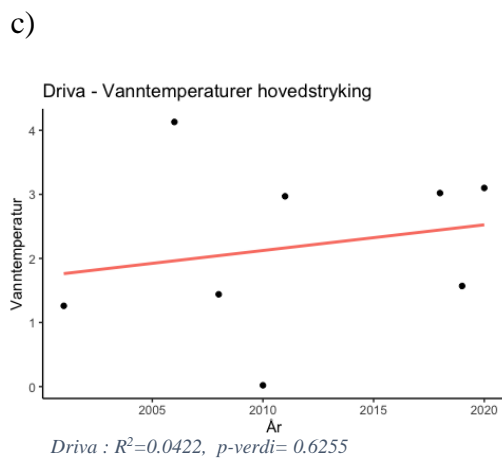
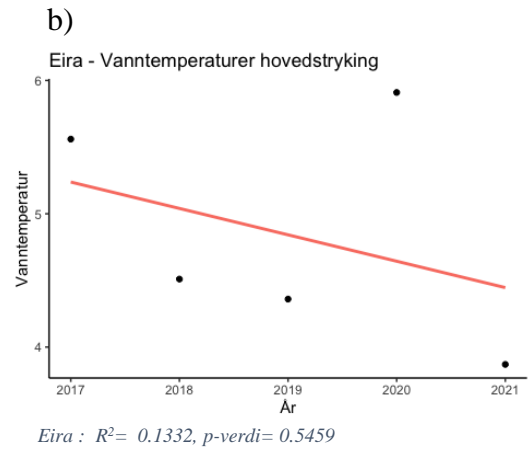
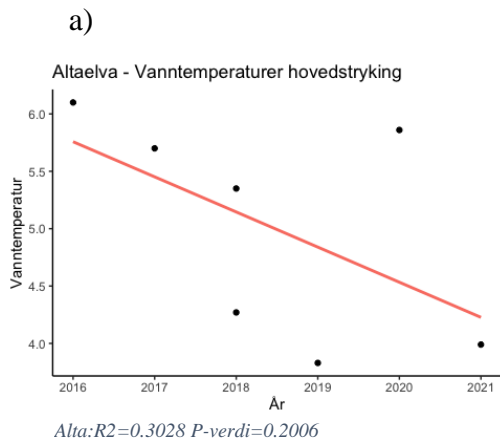
Tabell A.1: Gjennomsnittlige registrerte dato og uke for hovedgyting fra 2017-2021 der data var tilgjengelig. Min og max representerer variasjon av hovedgyting, og hoveduke er gjennomsnittlig hovedgyting.

Elv	Startdato	Min	Sluttdato	Max	Hoveduke
Altaelva	09.10.2023	41	25.10.2023	44	43.5
Drammenselva	04.11.2023	45	04.12.2023	49	48.5
Imsa	18.11.2023	46	25.11.2023	48	47
Lærdalselva	18.10.2023	43	01.11.2023	44	43
Numedalslågen	03.11.2023	44	30.11.2023	48	45
Sandvikselva	15.10.2023	42	22.10.2023	43	42
Skien vassdraget	15.11.2023	47	22.11.2023	47	47
Suldalslågen	23.11.2023	47	31.01.2023	6	52
Eira	16.11.2023	47	04.12.2023	49	48

Tabell A.2: Gjennomsnittlige temperaturmålinger gjennom hovedgyting, for en uke før, ved hovedgyting og en uke etter hovedgyting for 2017-2021. Gjennomsnittet er av de tre målte temperaturene.

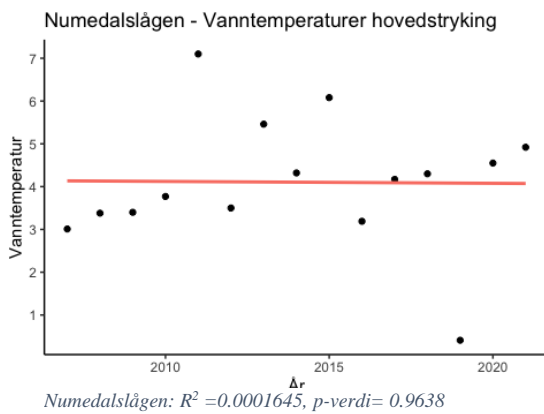
Elv	En uke før hovedgyting	Hovedgyting	En uke etter hovedgyting	Gjennomsnitt
Altaelva	6,06	4,73	3,35	4,72
Eira	5,26	4,84	3,97	4,69
Lærdalselva	4,28	3,87	2,64	3,59
Drammenselva	4,44	3,65	3,18	3,76
Suldalslågen	3,71	3,00	2,54	3,09
Numedalslågen	5,24	3,67	3,80	4,24
Skien vassdraget	8,00	7,27	6,70	7,32
Imsa	7,56	6,78	6,14	6,83

Gytetid hos laks (*Salmo salar*). - Skjer det en endring som følge av klimaendringer?

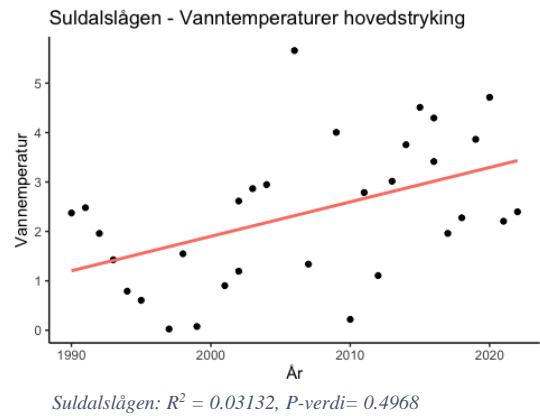


Gytetid hos laks (*Salmo salar*). - Skjer det en endring som følge av klimaendringer?

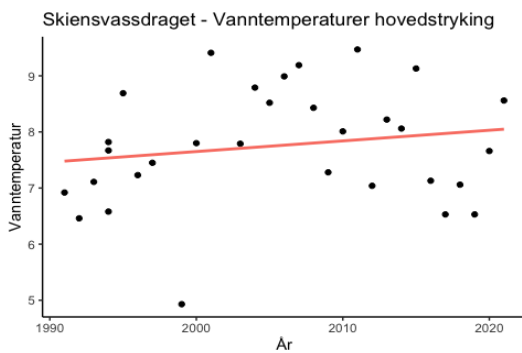
g)



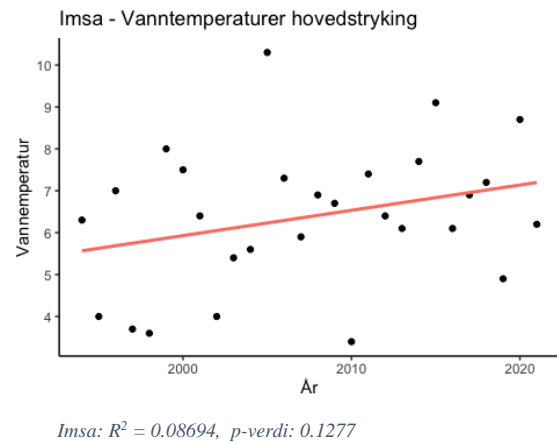
h)



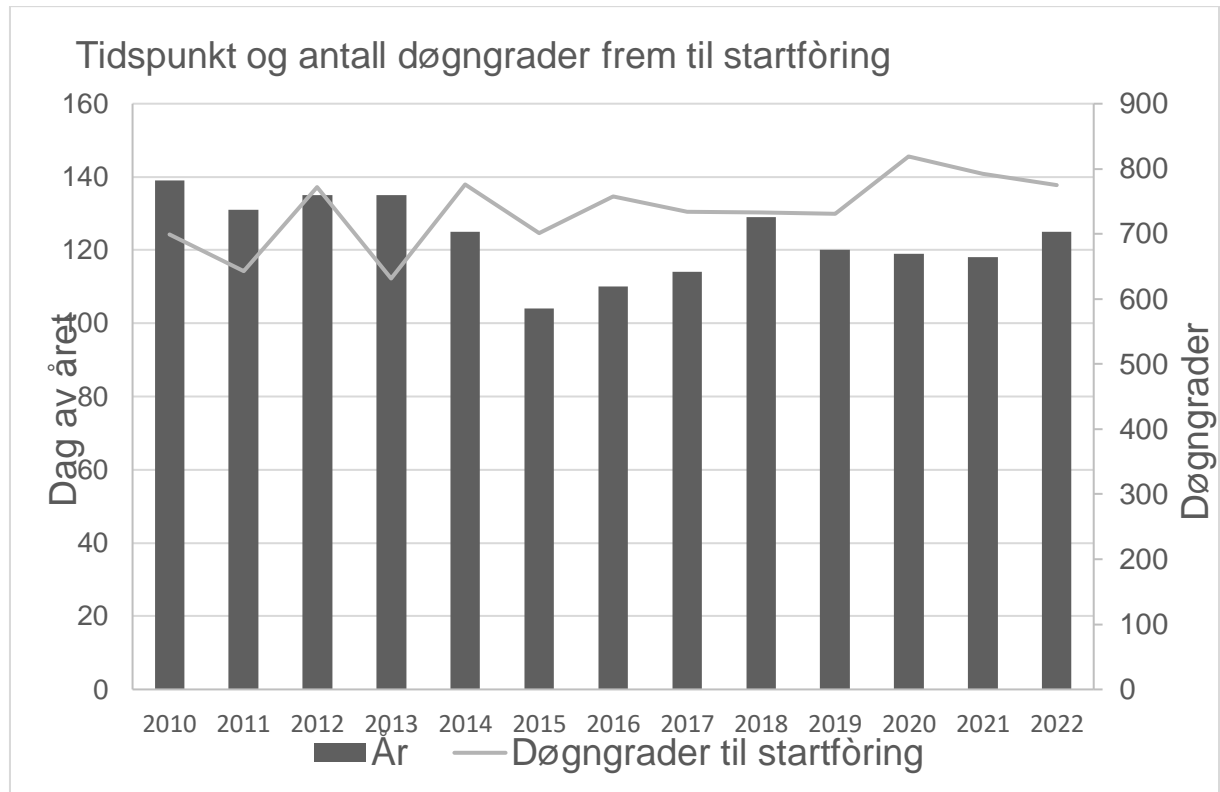
i)



j)



Figur A.1: a) – j) Vanntemperaturmålinger ved dato for hovedgyting for 10 studerte elver gjennom ulike tidsperioder fra 1988 – 2021. Ulike tidsperioder forekommer grunnet manglende tilgjengelig data.



Figur A.2: Dag av året for startføring i Imsa fra 2010-2022. Lys grå kurve representerer gjennomsnittlig døgngrader fra befruktning til startføring.

Gytetid hos laks (*Salmo salar*). - Skjer det en endring som følge av klimaendringer?

Elv	Hovedstryking	År	Uke	Temp hovedstryking	Øyerogn	temp Ø	Klekking	temp klekking	Startføring	Temp Startføring	Døgngrader til klekking	Døgngrader til startføring	Antall dager fra befruktning til klekking	Antall dager fra befruktning til startføring
Imsa	29.11.2010	2010	49	3,40	16.02.2011	1,1	14.04.2011	7	11.05.2011	13,6	359,6	643,1	136	163
Imsa	28.11.2011	2011	49	7,40	19.01.2012	4,1	26.03.2012	5,6	14.05.2012	8,7	441,6	771,5	119	168
Imsa	27.11.2012	2012	48	6,40	04.02.2013	2,4	08.04.2013	4,4	15.05.2013	8,6	407,7	631,4	132	169
Imsa	29.11.2013	2013	48	6,10	14.01.2014	3,7	31.03.2014	4,5	05.05.2014	12	489,8	775,8	122	157
Imsa	17.11.2014	2014	47	7,70	27.12.2014	4,2	03.03.2015	3,5	14.04.2015	6,7	486,4	701,5	106	148
Imsa	13.11.2015	2015	46	9,10	16.12.2015	5,9	22.02.2016	2,7	19.04.2016	7,3	492,8	757	101	158
Imsa	25.11.2016	2016	48	6,10	08.01.2017	4,3	24.03.2017	4,8	24.04.2017	7,5	534,8	733,9	119	150
Imsa	17.11.2017	2017	46	6,90	05.01.2018	3,7	23.03.2018	3,4	09.05.2018	7,2	482,4	732,4	126	173
Imsa	19.11.2018	2018	47	7,20	14.01.2019	3,7	19.03.2019	4	30.04.2019	7,7	473,8	730,7	120	162
Imsa	21.11.2019	2019	47	4,90	09.01.2020	5	27.02.2020	4,2	28.04.2020	7,7	488,9	818,9	98	159
Imsa	18.11.2020	2020	47	8,70	04.01.2021	3,9	23.02.2021	3,2	28.04.2021	7,8	452	792,8	97	161
Imsa	22.11.2021	2021	48	6,20	14.01.2022	4,3	15.03.2022	4,5	05.05.2022	8	497,3	774,5	113	164
Gjennomsnitt siste 5 år				6,78			siste 5 år	3,86		7,68	478,88	769,86	112,166667	161,5
Standardavvik				1,39176147			SD	0,54589376		0,29495762	17,3235966	38,3713826	12,0899407	7,44983221
							siste 10 år	3,92		8,05	480,59	744,89	113,4	160,1
							SD	0,68443001		1,47667043	32,8876691	52,6967098	12,3306303	7,66594199

Figur A.3: Data fra Ims. Hovedstryking, temperatur ved hovedstryking, klekking og startføring, i tillegg til antall dager fra befruktning til klekking og startføring. Gjennomsnitt og SD vist i mørk grønt, for 2017-2021 og 2012-2021.