

2272

NINA Rapport

## Fiskebiologiske undersøkelser i Tokkeåi

Undersøkelser i perioden 2020 - 2022

Knut Marius Myrvold, Åge Brabrand, Jan Heggnes, Annette Taugbøl, Sten Karlsson, Trond Bremnes, Svein Jakob Saltveit, Henning Pavels





## **NINAs publikasjoner**

### **NINA Rapport**

Dette er NINAs ordinære rapportering til oppdragsgiver etter gjennomført forsknings-, overvåkings- eller utredningsarbeid. I tillegg vil serien favne mye av instituttets øvrige rapportering, for eksempel fra seminarer og konferanser, resultater av eget forsknings- og utredningsarbeid og litteraturstudier. NINA Rapport kan også utgis på engelsk, som NINA Report.

### **NINA Temahefte**

Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. Heftene har vanligvis en populærvitenskapelig form med vekt på illustrasjoner. NINA Temahefte kan også utgis på engelsk, som NINA Special Report.

### **NINA Fakta**

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. Faktaarkene gir en kort framstilling av noen av våre viktigste forskningstema.

### **Annen publisering**

I tillegg til rapporteringen i NINAs egne serier publiserer instituttets ansatte en stor del av sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler og i populærfaglige bøker og tidsskrifter.



# Fiskebiologiske undersøkelser i Tokkeåi

Undersøkelser i perioden 2020 - 2022

Knut Marius Myrvold

Åge Brabrand

Jan Heggenes

Annette Taugbøl

Sten Karlsson

Trond Bremnes

Svein Jakob Saltveit

Henning Pavels

Myrvold, K.M., Brabrand, Å., Heggenes, J., Taugbøl, A., Karlsson, S., Bremnes, T., Saltveit, S.J. & Pavels, H. 2023. Fiskebiologiske undersøkelser i Tokkeåi. Undersøkelser i perioden 2020 – 2022. NINA Rapport 2272. Norsk institutt for naturforskning

Lillehammer, mai 2023

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-5069-6

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

KVALITETSSIKRET AV

Kjetil Hindar

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningsjef Kristin Evensen Mathiesen

OPPDRAUGSGIVER

Statkraft Energi AS

OPPDRAUGSGIVERS REFERANSE

CON-003792 Fiskebiologiske undersøkelser i Tokkeåi

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER/BIDRAGSYTER

Jostein Kristiansen, Sjur Gammelsrud, Eirik Bjørkhaug

FORSIDEBILDE

Innsamling av plommeseekkyngel © Knut Andreas Eikland, NINA

NØKKEWORD

- Telemark
- Ørret *Salmo trutta*
- Storørret
- Overvåking
- Tokkeåi
- Genetikk
- Ungfisk
- Gytegrup

KEY WORDS

- Telemark
- Brown trout *Salmo trutta*
- Monitoring
- Tokkeåi
- Genetics
- Juveniles
- Redds

KONTAKTOPPLYSNINGER

**NINA hovedkontor**  
Postboks 5685 Torgarden  
7485 Trondheim  
Tlf: 73 80 14 00

**NINA Oslo**  
Sognsveien 68  
0855 Oslo  
Tlf: 73 80 14 00

**NINA Tromsø**  
Postboks 6606 Langnes  
9296 Tromsø  
Tlf: 77 75 04 00

**NINA Lillehammer**  
Vormstuguvegen 40  
2624 Lillehammer  
Tlf: 73 80 14 00

**NINA Bergen**  
Thormøhlens gate 55  
5006 Bergen  
Tlf: 73 80 14 00

[www.nina.no](http://www.nina.no)

## Sammendrag

Myrvold, K.M., Brabrand, Å., Heggenes, J., Taugbøl, A., Karlsson, S., Bremnes, T., Saltveit, S.J. & Pavels, H. 2023. Fiskebiologiske undersøkelser i Tokkeåi. Undersøkelser i perioden 2020 – 2022. NINA Rapport 2272. Norsk institutt for naturforskning.

I forbindelse med vilkårsrevisjonen for Tokke-Vinje-reguleringen ble det i perioden 2020 – 2022 utført fiskebiologiske undersøkelser i Tokkeåi på oppdrag av Statkraft. Prosjektet er en oppfølging av arbeidet som startet i 2011. Bakgrunnen for inneværende undersøkelser var et pålegg fra Fylkesmannen i Vestfold og Telemark om overvåking av gytebestand og ungfisk av ørret i Tokkeåi, med særlig fokus på *storørret*. Storørret er storvokste, fiskepisende individer, og det er knyttet forvaltningsmessig interesse til i hvilken grad disse utgjør en egen gytebestand.

Tokkeåi er en gyteelv for storørret som bruker Bandak og Vestvanna som næringslokalitet. Den er også gyteelv for elvestasjonær ørret, som tilbringer hele livet i Tokkeåi, og for ørret som bruker Bandak og deltaflaten som næringslokalitet, men som ikke oppnår samme størrelse som storørret. Livshistorien til ørret er et komplisert samspill mellom genetik, miljø og tilfeldigheter. Hovedutfordringen med å skille avkom (ungfisk) av storørret fra annen ørret basert på utseende alene er den høye graden av fenotypisk plastisitet i veksten til arten.

**Genetik:** Undersøkelser av genetisk variasjon i ungfisk fanget ved 9 stasjoner i Tokkeåi og to stasjoner i Dalaåi viste tre genetiske grupper. Gruppene var i all hovedsak sammenfallende med den geografiske beliggenheten, der fisk fra de to øverste stasjonene i Tokkeåi ovenfor Helvetesfossen dannet én genetisk gruppe, de to stasjonene i Dalaåi en annen genetisk gruppe, og de sju stasjonene i Tokkeåi fra Helvetesfossen ned til Bandak dannet en tredje genetisk gruppe. Undersøkelser av øyerogn og plommeseckkyngel hentet i gytegroper fra Neset («Terskel 2») ned til elveosen som var identifisert som storørret-gytegroper eller småørret-gytegroper viste ingen genetisk gruppering til storørret og småørret. Ved analyse sammen med ungfiskprøvene grupperte både storørretrogn og småørretrogn til ungfisken innsamlet ved stasjoner i Tokkeåi nedenfor Helvetesfossen. Ut fra de genetiske analysene i denne studien, som på en spesifikk måte undersøkte genetisk tilhørighet til storørret, representerer ikke storørret en egen genetisk bestand i Tokkeåi, men tilhører den samme genetiske gruppen som annen ørret. Imidlertid representerer ørret ovenfor Helvetesfossen og i Dalaåi egne delbestander av ørret. Slektskap mellom parvise individer av ungfisk viste en forholdsvis større andel beslektede individer på stasjonene ovenfor Helvetesfossen og i Dalaåi sammenliknet med stasjonene i Tokkeåi mellom Helvetesfossen og elveosen til Bandak. Dette indikerer at gytebestanden ovenfor Helvetesfossen og i Dalaåi er forholdsvis liten sammenliknet med gytebestanden i Tokkeåi nedstrøms Helvetesfossen. Slektskapsanalyser mellom prøver fra gytegroperne viste at enkelte gytegroper besto av mellom én og minst seks helsøskengrupper og at samme helsøskengruppe kunne være representert i mer enn én gytegrope, men da fortrinnsvis i nærliggende gytegroper.

**Ungfisktetthet:** Basert på årene med tetthetsberegninger i Tokkeåi (2011-2022, med unntak av 2014 og 2015) ble gjennomsnittlig tetthet på stasjon 2-7 (Tokkeåi nedstrøms samløpet med Dalaåi) beregnet til 28,6 ( $\pm$  6,2) årsunger (aldersgruppe 0+) per 100 m<sup>2</sup> og 13,6 ( $\pm$  2,4) eldre unger per 100 m<sup>2</sup>. Det var ingen signifikante endringer i *samløpe* tettheter over tid. Det var imidlertid stor bakgrunnsvariasjon i tettheter mellom år, da tetthetene kan variere betydelig innad i enkelte stasjoner over tid. Stasjon 3, 5 og 7 hadde de høyeste tetthetene av årsunger, med tettheter enkelte år mellom 50 og 100 årsunger per 100 m<sup>2</sup>. De tre stasjonene har alle substrat som egner seg for årsunger, mens stasjon 2, 4 og til dels stasjon 6 har grovere substrat, som er egnet for eldre ørretunger. I Dalaåi dominerte eldre ørretunger stasjon B (ovenfor foss), mens årsunger i hovedsak var dominerende på stasjon 8 (nedenfor foss). Over tid må tettheten av 0+ på stasjon B regnes som stabilt lav, men i 2021 og 2022 var det lavere 0+ tettheter enn i tidligere år. Grunnet stor variasjon i tetthet av ørret over tid i Dalaåi, var det her heller ingen signifikante trender.

**Gytegropkartlegging:** Antallet store gytegroper var relativt stabilt i perioden 2011 til 2022, og varierte mellom 43 og 55 groper per år. Det ble brukt en kombinasjon av dykking/drivtelling, observasjoner fra land og observasjoner med drone, til å estimere antall store groper gravd av storørret. De samme områdene brukes hvert år av stor gytefisk. De viktigste gyteområdene for stor ørret synes å være i den øvre del av Tokkeåi som er tilgjengelig for oppvandring fra Bandak, som karakteriseres av noe grovere substrat og høyere vannhastighet enn de nedre delene av elva. Åmøtehylen, Terskel 2, Hakaflothyllen, og Huvestadhylen ble brukt i alle år, mens andre områder har variert noe. Det ble ikke estimert antall gytegroper gravd av mindre gytefisk, men fordelingen langs elvestrekningen ble registrert. Hovedtyngden av groper gravd av mindre gytefisk (< 40 cm) ble funnet i de nedre delene av Tokkeåi. Området rundt Buøy (Hoppesteinterskelelen, Ivirohylen og Asiahylen) og ved Elvarheim har finere substrat og var mye brukt av mindre gytefisk.

Knut Marius Myrvold, Norsk institutt for naturforskning, Vormstuguvegen 40, 2624 Lillehammer. [knut.myrvold@nina.no](mailto:knut.myrvold@nina.no)

Åge Brabrand, LFI, Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo, Boks 1172 Blindern, 0318 Oslo. [age.brabrand@nhm.uio.no](mailto:age.brabrand@nhm.uio.no)

Jan Heggenes, Universitetet i Sørøst-Norge campus Bø, Gullbringvegen 36, 3800 Bø. [jan.heggenes@usn.no](mailto:jan.heggenes@usn.no)

Annette Taugbøl, Norsk institutt for naturforskning, Vormstuguvegen 40, 2624 Lillehammer. [annette.taugbol@nina.no](mailto:annette.taugbol@nina.no)

Sten Karlsson, Norsk institutt for naturforskning, postboks 5685 Torgarden, 7485 Trondheim. [sten.karlsson@nina.no](mailto:sten.karlsson@nina.no)

Trond Bremnes, LFI, Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo, Boks 1172 Blindern, 0318 Oslo. [trond.bremnes@nhm.uio.no](mailto:trond.bremnes@nhm.uio.no)

Svein Jakob Saltveit, LFI, Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo, Boks 1172 Blindern, 0318 Oslo. [s.j.saltveit@nhm.uio.no](mailto:s.j.saltveit@nhm.uio.no)

Henning Pavels, LFI, Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo, Boks 1172 Blindern, 0318 Oslo. [henning.pavels@nhm.uio.no](mailto:henning.pavels@nhm.uio.no)



## Abstract

Myrvold, K.M., Brabrand, Å., Heggenes, J., Taugbøl, A., Karlsson, S., Bremnes, T., Saltveit, S.J. & Pavels, H. 2023. Fisheries ecology assessments in Tokkeåi. Investigations during 2020 – 2022. NINA Report 2272. Norwegian Institute for Nature Research.

Fisheries ecology assessments were conducted between 2020 and 2022 as part of the Tokke-Vinje hydropower license renewal, funded by Statkraft. This project is a continuation of the work that started in 2011. The current assessment was mandated by a decision issued by the County Governor of Vestfold and Telemark pertaining to the continued monitoring of spawners and juvenile brown trout (*Salmo trutta*) in River Tokkeåi, with an emphasis on large bodied brown trout, hereafter denoted *large trout*. Large trout are piscivorous individuals, and there is great interest in determining the extent to which they constitute a genetic subpopulation.

Tokkeåi is the spawning ground for adfluvial (also known as lacustrine-adfluvial) large trout that use the downstream lakes Bandak and Vestvanna for feeding. It is also the spawning ground for river resident trout that spend their entire life in the river, and for smaller adfluvial trout that use the lakes for foraging, but do not achieve a similar growth as large trout. The expressed life history of an individual brown trout is the result of a complicated interaction between genetics, environmental factors, and chance. Telling the offspring of large trout apart from those of other trout based on phenotype alone is challenged by the high degree of phenotypic plasticity in the growth of brown trout.

**Genetics:** Genotypes in juveniles caught at nine study sites in Tokkeåi (two above a barrier, and seven below) and two sites in the tributary Dalaåi showed three distinct clusters. These clusters largely coincided with geographic location: two sites above the barrier in Tokkeåi formed the first cluster; the two sites in Dalaåi formed the second cluster; and the seven sites on mainstem Tokkeåi below the confluence of the rivers formed the third cluster. Fertilized eggs and alevins sampled from spawning redds with known parents (large or small, identified during spawner surveys), showed no grouping with their *a priori*-defined parental phenotype, and clustered genetically with juveniles from the seven sites below the confluence. Based on a geographically representative sample of juveniles from study sites and a targeted sampling of redds produced by known parents, there was no evidence that large trout represent a genetic subpopulation in Tokkeåi. Brown trout above the barrier in Tokkeåi and in Dalaåi represent relatively isolated subpopulations. Sibship analyses showed a greater proportion of related individuals in these two portions of the river system compared to the portion below the confluence. This suggests that the effective population sizes above the barrier in Tokkeåi and in Dalaåi are smaller compared to the population below the confluence. Sibship analysis showed that certain redds consisted of one to six full-sib groups and that the same full-sib group could be represented in more than one redd, chiefly in close proximity.

**Juvenile density:** Population density estimates between 2011 and 2022 (2014 and 2015 not sampled), averaged 28.6 ( $\pm$  6.2) young-of-the-year and 13.6 ( $\pm$  2.4) parr per 100 m<sup>2</sup> at study sites 2 – 7 below the confluence. There were no significant trends in the combined densities over time. However, intra-site variability was substantial. Sites 3, 5, and 7 had the highest densities of YOY, with densities between 50 and 100 YOY per 100 m<sup>2</sup> certain years. These sites have finer substrate sizes that provide suitable shelter to YOY, whereas sites 2, 4, and 6 have coarser substrate, which is suitable for parr. Parr dominated the upper site in Dalaåi, whereas site 8 below the partial barrier was dominated by YOY. There were no significant trends in the density of juveniles in Dalaåi due to substantial intra-site variation, and the density of YOY at the upper site was consistently low.

**Spawning redd surveys:** The number of large redds remained relatively stable from 2011 to 2022, and varied between 43 and 55 large redds per year (i.e. excavated by large trout). A combination of drift snorkeling, observations from the riverbank, and observations made by aerial

drone was used to estimate the number of large redds. The same sections of the river were consistently used by large spawners over the study period. The most important spawning sites for large trout appeared to be in the upper half of mainstem Tokkeåi (i.e. below the confluence), which is characterized by somewhat coarser substrate and greater flow velocities than the lower portion of the river. The reaches Åmøtehylen, Terskel 2, Hakaflothylen, and Huvestadhylen were used by spawners every year, whereas other reaches have seen less consistent use. The number of redds excavated by smaller spawners (< 40 cm) was not estimated, but the spatial distribution along the length of the river was noted. Smaller spawners were found chiefly in the lower half of Tokkeåi. The reaches around Buøy (Hoppesteinterskelen, Ivirohylen og Asiahylen) and the Elvarheim reach all have somewhat finer substrate and were used to a greater extent than the upper section of the river.

Knut Marius Myrvold, Norwegian Institute for Nature Research, Vormstuguvegen 40, 2624 Lillehammer. [knut.myrvold@nina.no](mailto:knut.myrvold@nina.no)

Åge Brabrand, LFI, Natural History Museum, University of Oslo, P.O. Box 1172 Blindern, 0318 Oslo. [age.brabrand@nhm.uio.no](mailto:age.brabrand@nhm.uio.no)

Jan Heggenes, University of Southeast Norway, campus Bø, Gullbringvegen 36, 3800 Bø. [jan.heggenes@usn.no](mailto:jan.heggenes@usn.no)

Annette Taugbøl, Norwegian Institute for Nature Research, Vormstuguvegen 40, 2624 Lillehammer. [annette.taugbol@nina.no](mailto:annette.taugbol@nina.no)

Sten Karlsson, Norwegian Institute for Nature Research, PO Box 5685 Torgarden, 7485 Trondheim. [sten.karlsson@nina.no](mailto:sten.karlsson@nina.no)

Trond Bremnes, LFI, Natural History Museum, University of Oslo, P.O. Box 1172 Blindern, 0318 Oslo. [trond.bremnes@nhm.uio.no](mailto:trond.bremnes@nhm.uio.no)

Svein Jakob Saltveit, LFI, Natural History Museum, University of Oslo, P.O. Box 1172 Blindern, 0318 Oslo. [s.j.saltveit@nhm.uio.no](mailto:s.j.saltveit@nhm.uio.no)

Henning Pavels, LFI, Natural History Museum, University of Oslo, P.O. Box 1172 Blindern, 0318 Oslo. [henning.pavels@nhm.uio.no](mailto:henning.pavels@nhm.uio.no)

# Innhold

<b>Sammendrag</b> .....	<b>3</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>5</b>
<b>Innhold</b> .....	<b>7</b>
<b>Forord</b> .....	<b>9</b>
<b>1 Innledning</b> .....	<b>10</b>
1.1 Bakgrunn for undersøkelsene i Tokkeåi 2020 - 2022 .....	10
1.2 Problemstilling og avgrensning av undersøkelsene i perioden 2020-2022 .....	10
1.3 Genetikk og livshistorie.....	11
<b>2 Metode</b> .....	<b>15</b>
2.1 Områdebeskrivelse og tidligere undersøkelser.....	15
2.2 Studiedesign .....	17
2.3 Ungfiskundersøkelser .....	19
2.4 Vurdering av habitatforbedrende tiltak .....	20
2.5 Kartlegging av gytegroper og gyteområder i Tokkeåi .....	20
2.5.1 Gytegroper .....	20
2.5.2 Drone og videofilming .....	22
2.5.3 Dykking .....	22
2.6 Øyerogn og plommeseekkyngel fra gytegroper .....	25
2.7 Genetiske analyser .....	28
2.7.1 Prøvemateriale.....	28
2.7.2 DNA-ekstraksjon og genotyping .....	29
2.7.3 Statistiske analyser.....	29
<b>3 Resultater</b> .....	<b>31</b>
3.1 Ungfiskovervåking på etablerte stasjoner .....	31
3.1.1 Lengdefordeling av ungfisk.....	31
3.1.2 Fisketetthet i Tokkeåi.....	32
3.1.3 Fisketetthet i Dalaåi .....	34
3.2 Effekter av tiltak og habitatendringer på ungfisk .....	36
3.3 Kartlegging av gytegroper og gyteområder i Tokkeåi .....	37
3.4 Genetiske undersøkelser av ungfisk fra elfiskestasjonene .....	41
3.4.1 Analyse av all ungfisk samlet inn på elfiskestasjonene.....	41
3.4.2 Analyse med redusert bidrag fra hver helsøskengruppe .....	41
3.5 Genetiske undersøkelser av øyerogn og plommeseekkyngel fra gytegroper .....	42
3.6 Fordeling av helsøsken blant ungfiskprøvene.....	46
3.7 Fordeling av helsøsken blant prøvene fra gytegroper .....	46
<b>4 Diskusjon</b> .....	<b>48</b>
4.1 Ungfiskovervåking på etablerte stasjoner .....	48
4.2 Kartlegging av gytegroper og gyteområder.....	49
4.3 Genetiske undersøkelser av ungfisk og plommeseekkyngel .....	50
4.3.1 Tre genetiske grupper og liten grad av genetisk struktur for fisk fanget inn nedstrøms Helvetesfossen .....	50
4.3.2 Liten grad av genetisk forskjell mellom store og små gytegroper .....	51
4.3.3 Avkom av både store og små gytefisk grupperer seg sammen med gruppa Tokkeåi nedstrøms Helvetesfossen .....	51
4.4 Økologiske faktorer av betydning for forekomsten av storørret .....	52
<b>5 Konklusjon</b> .....	<b>54</b>

<b>6 Referanser</b> .....	<b>55</b>
<b>7 Vedlegg</b> .....	<b>60</b>
7.1 Fisketetthet på elfiskestasjonene i Tokkeåi.....	60
7.2 Fisketetthet på elfiskestasjonene i Dalaåi .....	62
7.3 Bilder fra gytegroppkartleggingen .....	63
7.3.1 Eksempler på store gytegroper og aktiv gyting .....	63
7.3.2 Eksempler på små gytegroper / gytefelt.....	64
7.3.3 Eksempler på gytefelt med overgraving av storørret ved Terskel 2.....	65
7.4 Prøver av plommeseekkyngel og øyerogn fra gytegroppene .....	66
7.5 Oppsummering av genetisk struktur i rådata (ikke korrigert for slektskap).....	67

## Forord

I forbindelse med vilkårsrevisjonen for Tokke-Vinje-reguleringen utførte Norsk institutt for naturforskning, LFI, Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo og Universitetet i Sørøst-Norge fiskebiologiske undersøkelser i Tokkeåi på oppdrag av Statkraft.

Undersøkelsene som rapporteres her ble utført i perioden 2020 til mars 2023, og er en del av bestandsovervåkingen som hadde oppstart i 2011. De ulike delene av oppdraget har blitt rapportert gjennom årsrapporter for ungfiskundersøkelsene og vurdering av habitatforbedrende tiltak (LFI, Naturhistorisk museum) og gytegroptellingene (Universitetet i Sørøst-Norge). De viktigste funnene fra ungfiskundersøkelsene og gytegroptellingene presenteres her, i tillegg til resultatene fra de genetiske analysene. Vi ser også disse funnene i lys av resultatene fra undersøkelsene som startet i 2011.

Vi takker våre kontaktpersoner i Statkraft for god kommunikasjon gjennom prosjektperioden: Jostein Kristiansen, Sjur Gammelsrud, Rita Berthelsen Johnsen, Linda Helland og Eirik Bjørkhaug.

Mange personer har vært involvert i prosjektet. Vi takker Knut Andreas Eikland og John Gunnar Dokk (NINA) for hjelp til innsamling av plommeseekkyngel, Tobias Holter og Frode Næstad (NINA) for hjelp til finnekklipp og klargjøring av genetiske analyser, genetikkklubben hos NINA for genotyping av prøver, og Stein Johnsen for hjelp til å produsere kart.

Eivind Schartum, Kjetil Rolseth, Anita C. Kirkevold og Kai Brattestå har bidratt til gytegroptellingene, som er rapportert gjennom årsrapporter 2020 – 2022.

23. mai, 2023. Knut Marius Myrvold

# 1 Innledning

## 1.1 Bakgrunn for undersøkelsene i Tokkeåi 2020 - 2022

Revisjonen av vilkårene for reguleringen av Tokke-Vinjevassdraget ble åpnet i 2007. Det har vært flere undersøkelser av fiskesamfunnene som er berørt av reguleringen, både i innsjøer og elver. Nedre del av vassdraget huser en ørretbestand med regelmessig forekomst av store individer (storørret) som det er knyttet særlig stor interesse til. Storørreten gyter i Tokkeåi og bruker Bandak som næringslokalitet.

Parallelt har det vært en fornyet interesse for fenomenet *storørret* i Norge. Etter et langt avbrekk siden siste forvaltningsplan for storørret (Dervo mfl., 1996), tok flere ulike lag og interesseorganisasjoner, blant annet Bandak fiskelag, initiativ til et fornyet fokus på storørret i forvaltningen. Klima- og Miljødepartementet uttalte på bakgrunn av dette i 2016 at det var ønskelig å utarbeide en strategi for bevaring og utvikling av bestandene av storørret i Norge. Miljødirektoratet satte ned et utvalg som vurderte landets storørretlokaliteter og lagde en definisjon for denne livshistoriefornen av ørret (Museth mfl., 2018).

Bakgrunnen for undersøkelsene som rapporteres her er et pålegg fra Fylkesmannen i Vestfold og Telemark datert 10.10.2019. Fylkesmannen ga her Statkraft et pålegg om forundersøkelser til bygging av fiskepassasje i Helvetesfossen (også kjent som Nedrebøfossen) samt overvåking av gytebestanden og ungfisk i Tokkeåi. Statkraft la ut påleggene i to forskjellige anbud. Ett dreide seg om fiskepassasje og det andre om fiskebiologiske undersøkelser. Denne rapporten omhandler de fiskebiologiske undersøkelsene.

Hensikten med undersøkelsene er å overvåke utviklingen av bestandsstatus for storørret, evaluere effekten av gjennomførte habitatforbedrende tiltak, og å kartlegge andelen av ungfisk av ørret i Tokkeåi som tilhører delbestanden storørret. Vedtaket til Fylkesmannen i Vestfold og Telemark la følgende føringer:

*«1. Kartlegge gytegroper eller gytefisk for storørret i Tokkeåi ved beste praksis metodikk, i 2019, 2020 og 2021. Vi tar ikke stilling til hvilken metode som er den beste, men forholder oss til metoden som foreslås.*

*2. Kartlegging av ungfisk i Tokkeåi nedenfor Helvetesfossen, inkludert genetiske analyser som viser andel storørretunger, i 2020, 2021 og 2022. Metodikk og stasjoner skal være sammenlignbare med tidligere ungfiskundersøkelser i Tokkeåi.»*

## 1.2 Problemstilling og avgrensning av undersøkelsene i perioden 2020-2022

Oppdraget søker svar på tallfesting og fordeling av gytegroper fra storørret gjennom gytefiskkartleggingen, tetthetsberegning av ungfisk på stasjonsnettet fra tidligere ungfiskundersøkelser, og tallfesting av andelen ørretunger som er avkom av storørret. Overvåking av gytegroper har blitt gjennomført siden 2011 og har blant annet blitt rapportert i en egen rapportserie (eks. Heggenes mfl., 2022). Videre har overvåkingen av ungfisk på elfiskestasjonene blitt gjennomført de fleste år siden 2011.

Vi gir en gjennomgang av både metodikk og resultater i denne rapporten. I perioden 2020 til 2022 ble det tatt genetikprøver fra både ungfisk på elfiskestasjonene og av øyerogn/plomme-sekkynge i gytegroperne for å kunne avdekke genetisk strukturering innad i Tokkeåi. Dette har så langt ikke blitt rapportert i egne rapporter.

Livshistorien til ørret er et komplisert samspill mellom genetikk, miljø og tilfeldigheter. For å svare ut spørsmålene knyttet til avkom av *storørret* og hvor stort bidrag dette gir til den totale produksjonen av ørret i Tokkeåi, gis først en gjennomgang av noen viktige forhold knyttet til genetikk og livshistorie hos ørret som belyser hvilke forhold som må være tilstede for å kunne gjøre en slik beregning.

### 1.3 Genetikk og livshistorie

Tokkeåi er gyteelv for storørret som bruker Bandak og Vestvanna som næringslokalitet. Den er også gyteelv for elvestasjonær ørret, som tilbringer hele livet i Tokkeåi, og for mindre ørret som bruker Bandak og deltaflaten som næringslokalitet, men som ikke oppnår samme størrelse som storørret. Dette er eksempler på forskjellige *livshistorietyper* som opptrer i samme lokalitet. Et sentralt spørsmål for forvaltningen er hvorvidt disse livshistorietypene opptrer som sympatriske (samlevende) bestander med en viss grad av reproduktiv isolasjon (også kalt økotyper) eller som én samlet bestand, der forskjellene i habitatbruk, diett og størrelse mellom individene er et resultat av fenotypisk plastisitet (der alle individene har potensial til å bli stor, men bare noen få blir det). Her skal vi diskutere nærmere noen forhold som har betydning for de herværende undersøkelsene i Tokkeåi.

#### Hva er storørret?

I sin gjennomgang av norske lokaliteter med forekomst av stor ørret innledet Museth mfl. (2018) med følgende betraktning: «det er en kjensgjerning at det har vist seg vanskelig å lage en presis definisjon av storørret...». Dette skyldes nok i stor grad at ørret er en svært vanlig og utbredt art som viser et stort spenn i livsmiljøer, livshistoriestrategier og størrelse i sitt naturlige utbredelsesområde i Europa og Nord-Afrika (Elliott 1994; Klemetsen mfl., 2003). Innad i Norge er det også et betydelig spenn i livsmiljøer, med følgelig stor variasjon i uttrykt livshistorie mellom lokaliteter, bestander og individer (Jonsson & Jonsson, 1993; Olsen & Vøllestad, 2001). Individuell vekst i lokaliteter med dårlig næringsgrunnlag eller høy konkurranse kan flate ut ved en kroppsvekt på rundt 100 gram, mens det i lokaliteter med godt næringsgrunnlag er kjent individer på over 15 kg (Klemetsen mfl., 2003; Museth mfl., 2018). Det er imidlertid ikke slik at ethvert individ i en bestand som produserer storørret oppnår svært stor størrelse, eller at ingen individer i en typisk småvokst bestand kan vokse seg stor dersom næringsforholdene bedrer seg. Den uttrykte fenotypen til et individ er et resultat av spillet mellom genetikk, konkurranse og ytre miljø, inkludert gyteelvens beskaffenhet og hvilken type mat som er tilgjengelig. Dette gjør det langt mer utfordrende å gi en tydelig avgrensing av hva som utgjør en bestand (og som dermed er forvaltningsenheten).

#### Hvordan oppstår og opprettholdes gytebestander?

En bestand er en gruppe organismer som deler leveområde og genetikk og som er tilstrekkelig adskilt fra andre grupper til å betraktes som et selvproduserende system (Larkin, 1972; Krieger 2012). Dersom det er liten grad av genflyt mellom bestandene vil det over tid kunne opprettholdes eller oppstå genetiske forskjeller mellom ulike bestander. Forskjellene kan skyldes adaptive tilpasninger til miljøet, tilfeldigheter som genetisk drift eller opphav i forskjellige evolusjonære linjer. Laksefisk som gyter i rennende vann har en høy grad av filopatri, det vil si at gytmoden voksen fisk returnerer til den samme bekken eller elva hvor de selv vokste opp (Quinn & Tallman, 1987). En større næringslokalitet med mange tilløpsbekker kan derfor ha flere ulike ørretbestander hvor man kan avdekke genetiske forskjeller mellom hver bestand: dette kan forventes på grunn av tendensen til å returnere til den samme elva hvor de selv vokste opp. Tidligere undersøkelser i Bandak viser genetisk strukturering mellom ørret i Tokkeåi og andre gytebekker (Kraabøl mfl., 2015). Det var også en genetisk strukturering innad i Tokkeåi, der storørret skilte seg fra annen ørret på deltaflaten. Det var allikevel større likhet mellom storørret og vanlige ørret i Tokkeåi enn mellom Tokkeåi og de andre lokalitetene.

Større elver med flere typer livsmiljøer (ulik vannhastighet, substratforhold og fossefall) og med tilgang til næringslokaliteter med visse typer mattilgang kan imidlertid huse flere ulike

gytebestander. Disse kalles sympatriske bestander. Sympatriske bestander reproducerer i hovedsak i samme lokalitet, men har begrenset utveksling av gener. Det har imidlertid vist seg utfordrende å skille økotypedifferensiering (genetiske forskjeller mellom ulike livshistorietyper) fra avstandsisolasjon når en tolker data fra genetiske analyser. Det er gjennomført mange studier av genetisk strukturering i næringslokaliteter med distinkte gyteområder og morfotyper, men det er ikke gjort mange undersøkelser av storørret i elver hvor det også finnes vanlig ørret. Ett unntak er Wollebæk mfl. (2018), som fant en svak genetisk differensiering av store fiskespisende individer som gyter i Tunhovdelva. Elva har betydelig høyere vannføring enn andre tilløpsbekker til Tunhovd og Pålbufjorden, men er kun 300 m lang. En kan derfor utelukke en betydelig grad av isolasjon som følge av avstanden mellom gyteområder, og anta at den genetiske struktureringen mellom storørret og annen ørret skyldes at disse morfene oppsøker ulike mikrohabitater (substrat, vannhastighet og dybde) i elva. Innad i de små tilløpsbekkene var det ingen genetisk strukturering mellom store og små individer, som tyder på at det er en høy grad av fenotypisk plastisitet hos delbestandene som bruker Tunhovd og Pålbufjorden som næringslokalitet. Wollebæk mfl. (2018) pekte på at Tunhovdelva er stor og har en stabil vannføring, noe som kan bidra til en mer tydelig differensiering mellom store og små individer over tid enn små elver med ustabil vannføring og mindre variasjon i substrat- og dybdeforhold.

Fylogenetisk historie er en annen kilde til genetisk variasjon hos en art. Her snakker en om distinkte evolusjonære linjer som opprettholdes over tid til tross for at individer fra de respektive bestandene har kontakt i næringslokaliteten. I nordlige deler av Europa, som ble påvirket av istidene, ble vassdragene etter hvert som isen trakk seg tilbake kolonisert av bestander som hadde overlevd i refugier utenfor iskappens utbredelse. Et godt studert system er innsjøer i Irland, der flere ulike former av ørret opptrer i samme næringslokalitet, men benytter ulike gyteområder. De tre formene *ferox*, *gillaroo* og *sonaghen* har forskjellig utseende, livshistorie, habitatbruk og næringsemner, og er reproduktivt isolerte gjennom bruk av forskjellige gyteområder (Ferguson & Prodöhl, 2022). Fylogenetiske analyser viser at vassdrag på de britiske øyer ble kolonisert etter den siste istiden fra opptil 5 ulike refugier utenfor iskappens maksimale utbredelse: Sørlege England og vestlige Frankrike, øst for Østersjøen, det vestlige Irland, Keltersjøen og Nordsjøen (Ferguson & Prodöhl, 2022). Fisk fra de ulike refugiene, der de tilsynelatende overlevde i isolerte eller sympatriske bestander, koloniserte flere innsjøer og vassdrag da isen trakk seg tilbake. *Ferox* i flere ulike innsjøer deler det samme opphavet, og er genetisk mer like hverandre enn andre bestander i hver innsjø. Også de andre bestandene har holdt seg isolert. I den godt studerte Lough Melvin tyder den begrensede genflyten mellom *gillaroo* og *sonaghen* på at disse linjene hadde divergert før innvandringen etter siste istid. *Ferox* har en livshistorie som minner om den norske storørreten. De lever lenge, kjønnsmodnes sent, lever av fisk og oppnår stor størrelse. *Ferox* gyter på dypere vann og på grovere substrat, og sammenlignet med de andre bestandene noe tidligere på året da de hovedsakelig gyter i innløpselvene. *Gillaroo* gyter i innsjøen og *sonaghen* gyter i utløpselvene.

Et annet godt studert område er i Jämtlands län i Sverige, der det har blitt identifisert en rekke sympatriske men genetisk adskilte bestander av ørret (Andersson mfl., 2022) også i små fjellvann (Bunnarsjöarna: Ryman mfl., 1979; Saha mfl., 2022 og Trollsvatnet: Andersson mfl., 2017). Ørret fra tilløpselver til Enaresjøen, Finlands største innsjø, er genetisk strukturert til tre distinkte grupper og med genetiske forskjeller også innen gruppene med en tydelig sammenheng mellom geografisk og genetisk distanse (Swatdipong mfl., 2010). Det ser dermed ut som at det er avstander og adferdsmekanismer som opprettholder de genetiske forskjellene mellom bestander innen innsjøsystemer uten andre åpenbare barrierer.

### Storørret i Norge

I flere norske lokaliteter finnes det en *regulær forekomst* av storvokst ørret. Disse skiller fra lokaliteter som fra tid til annen produserer svært store individer i forhold til hva som er gjennomsnittlig størrelse. Store individer i fjellvann har ofte slått over på fiskediett, som i de fleste tilfeller er en forutsetning for å oppnå stor kroppsstørrelse, alternativt har de lite konkurranse og god tilgang til næringsrike byttedyr som marflo og skjoldkreps. Museth mfl. (2018) identifiserte totalt 16 sikre lokaliteter med regulær forekomst av store individer. Både gjennomsnittlig



kroppsstørrelse og livshistorie varierer imidlertid betraktelig mellom lokalitetene eller mellom ulike bestander som bruker samme næringslokalitet. I næringslokaliteter (eks. Mjøsa) med tilgang til flere arter småvokste forfisk (inkludert krøkle og lagesild) ser en ofte et markert vekstomslag, med rask vekst etter overgang til fiskediett. I næringslokaliteter med få og relativt storvokste forfiskarter, typisk dominert av sik og røye, er det vanlig med en utholdende vekst etter overgang til fiskediett. Blant de ulike bestandene som bruker samme næringslokalitet kan det også være tydelige forskjeller i livshistorie. For eksempel oppnår ikke ørret i Brumunda samme størrelse som Hunderørreten i Gudbrandsdalslågen, selv om de bruker samme næringslokalitet (Mjøsa).

Ørret i det naturlige utbredelsesområdet i Eurasia og nordlige Afrika består av fem hovedsakelige evolusjonære linjer, hvorav den Atlantiske gruppen inkluderer hele Vest-Europa, Østersjøen og nordvestlige deler av Russland (Bernatchez, 2001). I Norge er det ingen funn som tyder på at storørret representerer en egen evolusjonær linje blant ørret (Hindar mfl., 1991; 1992). Dette utelukker ikke at det eksisterer egne genetisk adskilte storørretbestander, men at disse sannsynligvis ikke har et felles opphav som er forskjellig fra andre ørretbestander. Bestandene grupperer derfor hovedsakelig geografisk i Norge, der det er større slektskap mellom delbestander som bruker samme næringslokalitet enn med bestander i andre næringslokaliteter. Museth mfl. (2018) konkluderte at forekomsten av storørret i Norge i hovedsak er en funksjon av de økologiske forholdene i økosystemet de lever i, samt hydrauliske forhold i gyteelvene. For at store individer skal forekomme regelmessig er det en forutsetning å ha tilgang til byttefisk. Fisk er mer proteinrik enn andre byttedyrgrupper, særlig når en tar innsats for å fange byttedyrene i betraktning.

Museth mfl. (2018) ga følgende definisjon for storørret: «*En storørretbestand er naturlig reproduserende med regulær forekomst av fiskespisende individer, og hvor overgangen til fiskediett gir A) vekstomslag eller B) utholdende vekst*». Dette er å regne som en økologisk definisjon basert på størrelsen, og til noen grad en genetisk definisjon da den forutsetter at en kan avgrense hva som regnes som en bestand.

### Relevans til denne rapporten

Oppdraget søker svar på hvor stor andel av ungfiskproduksjonen i Tokkeåi som har opphav i storørret og hvorvidt det finnes en egen bestand av storørret i Tokkeåi som skiller seg genetisk fra annen ørret. Hovedutfordringen med å skille avkom (ungfisk) fra storørret fra annen ørret basert på utseende alene er den høye graden av fenotypisk plastisitet i veksten til ørret. Den uttrykte fenotypen til et individ er et resultat av samspillet mellom genetikk, konkurranse og ytre miljø, og kan derfor ta mange ulike former, bl.a. avhengig av foreldrenes livshistorie og av de rådende forholdene under oppveksten (Ferguson mfl., 2019).

Det er et viktig forvaltningsspørsmål hvorvidt det å bli storørret er genetisk forankret. Dersom «storørret kun hadde gitt opphav til storørret», altså en segregering mellom delbestander av ørret basert på livshistorie, ville vi forventet en betydelig genetisk strukturering. Tidligere genetiske undersøkelser (Kraabøl mfl., 2015) hadde som mål å finne ut om det var flere populasjoner i Bandak og hvor storørret eventuelt kom fra. I disse undersøkelsene ble vevsprøver samlet inn fra storørret tatt i Bandak og Tokkeåi, og sammenholdt med ungfisk fra en rekke lokaliteter i Tokkeåi, fra strandsonen i Bandak og fra utløpsområdet Straumen. Resultatene viste at ørret i Bandak kom fra en rekke forskjellige populasjoner, men at storørreten i all hovedsak rekrutterte fra Tokkeåi. Storørret viste nær genetisk tilhørighet til annen ørret i Tokkeåi og på deltaflaten (Kraabøl mfl., 2015). Dette tyder på at det ikke er en sterk reproduktiv isolasjon i ørretbestanden som helhet. Om det var genetisk baserte forskjeller i livshistorie ville en forvente at livshistoriemangfoldet opprettholdes over tid ved at alle typene har en viss reproduktiv suksess og produserer avkom som også har reproduktiv suksess. Forskjellene mellom livshistoriene kan da øke over tid med økende grad av segregering og reproduktiv isolasjon (for eksempel ved at preferansene for størrelsen på gytesubstrat skiller seg, og det kan oppstå skille i tidspunkt for gyting) og nedfelle seg i det genetiske uttrykket (en økotypedifferensiering). Denne tendensen kan imidlertid motvirkes av stadig tilbakekrysning mellom individer av ulik livshistorie samt av fenotypisk

plastisitet hos avkommet. Derfor vil det ofte være utydelige skillelinjer mellom livshistorietyper som gyter i samme elv; det kan være mer sannsynlig at avkommet til foreldre med livshistorietype A selv antar livshistorietype A enn at avkom fra foreldre med livshistorietype B gjør det, men grunnet fenotypisk plastisitet kan avkom fra de respektive livshistorietypene anta en annen livshistorie enn sine foreldre dersom de rådende forholdene tilsier det.

I denne rapporten presenterer vi resultater fra gytegroppkartleggingen, ungfiskovervåkingen og genetiske analyser fra innsamlet materiale av ungfisk og øyerogn og plommeseckkyngel fra gytegroper.

## 2 Metode

### 2.1 Områdebeskrivelse og tidligere undersøkelser

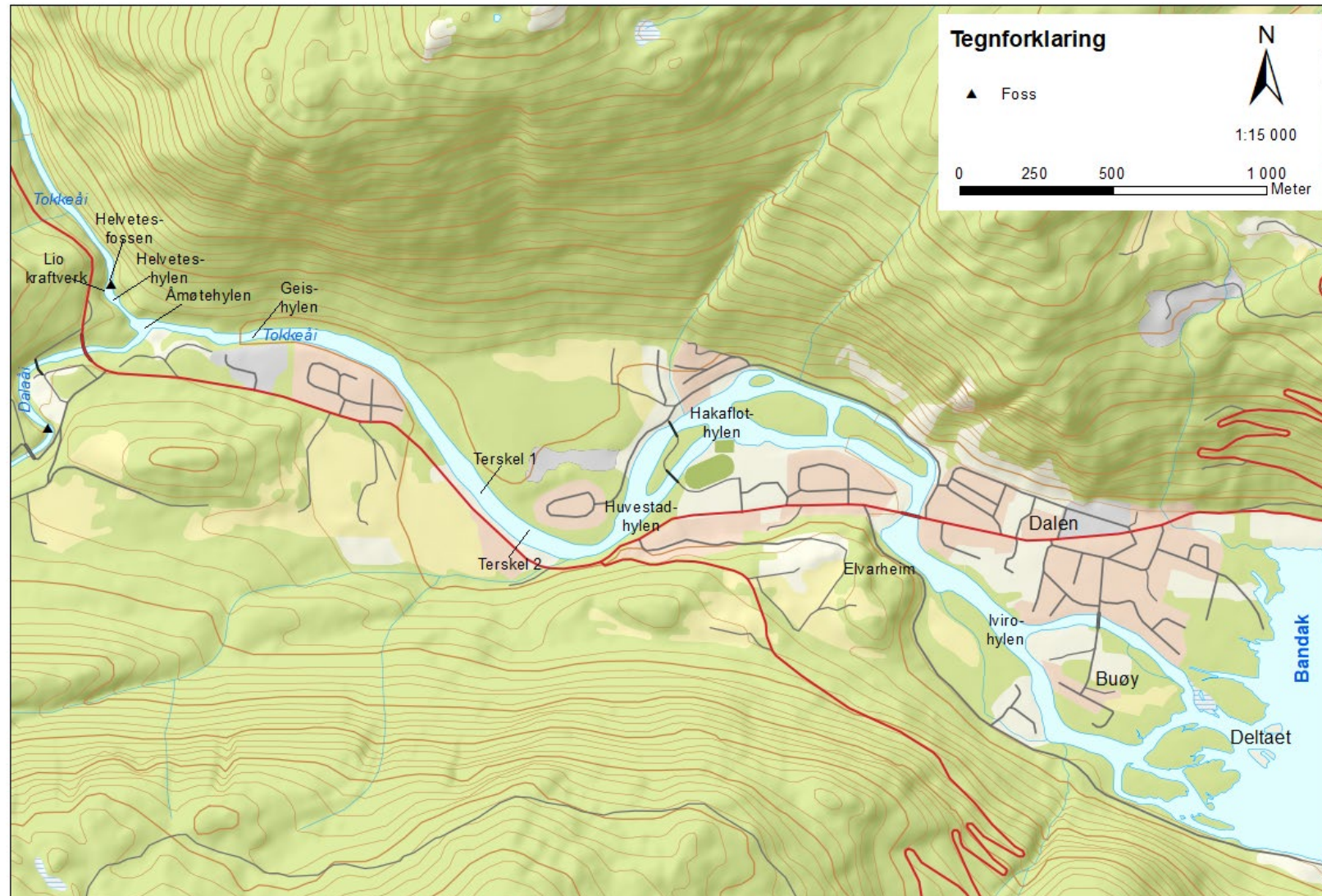
Tokkeåi tilhører Tokke-Vinjevassdraget og drenerer et nedbørfelt på 2800 km<sup>2</sup> før elva munner ut i Bandak (72 m o.h.) ved Dalen i Tokke kommune, Vestfold og Telemark fylke (Figur 1). Vannføringen er sterkt påvirket av reguleringen, med lavere vannføring enn i naturtilstanden. I nedre deler tilføres Tokkeåi vann fra Rukkeåi og Dalaåi fra vest. De nedre 4,8 km av Tokkeåi, mellom Helveteshylen og Bandak, fungerer som gyte- og oppvekstområde for elvestasjonær ørret og vandrende ørret som bruker Bandak og Vestvanna som næringslokalitet. Viktige stedsnavn er angitt i Figur 1 mens Figur 2 viser elfiskestasjonene.

Vannføringen i Tokkeåi nedstrøms utløpet av Lio kraftverk er dominert av driftsvannføringen, og denne preges av varierende vannføring. Den midlere uregulerte vannføringen gjennom året ved innløp av Tokkeåi til Bandak var 88,9 m<sup>3</sup>/s, mens dagens midlere vannføring som følge av reguleringene er redusert til 20,4 m<sup>3</sup>/s (Kraabøl mfl., 2015). Reguleringene har ført til en betydelig reduksjon av vannføringen i perioden mai til desember i tillegg til at flomtoppene er utjevnet. Videre har reguleringen påvirket den naturlige sedimenttransporten gjennom elvesystemet, som sammen med fysiske tiltak i elva (etablering av terskler, senkning av Helveteshylen og flytting av bunnsubstrat) har påvirket livsbetingelsene for både fisk og andre organismegrupper (Kraabøl mfl., 2015).

Som følge av reguleringen har også temperaturen i elva blitt endret sammenlignet med naturtilstanden. Kraabøl mfl. (2015) rapporterte at kaldt driftsvann om sommeren gir ca. 3 – 4 °C lavere temperatur nedstrøms Lio kraftverk, og at relativt varmere driftsvann om vinteren gir ca. 2 °C høyere temperatur enn ved naturtilstanden. Videre ble det etter reguleringen mindre døgnvariasjon i vanntemperaturen nedstrøms Lio kraftverk i sommerhalvåret, og langsommere temperaturfall utover høsten (Kraabøl mfl., 2015).

Tokkeåi fra Åmøtehylen (samløp mellom Tokkeåi og Dalaåi) og ned til deltaområdet er i dag det sentrale gyteområdet for ørret som bruker Bandak som næringslokalitet (Kraabøl mfl., 2015, Saltveit mfl., 2018, Heggnes mfl., 2022). Kartlegging av gyte- og oppvekstområder i Tokkeåi ovenfor Helvetesfossen (rett oppstrøms ST9 i Figur 2) og opp til Ravnejuvet (absolutt vandringshinder; rett oppstrøms ST9\_Ravn i Figur 2) viser at det i dette elveavsnittet av Tokkeåi er relativt få områder som er egnet for gyting, men at det er gode skjulmuligheter for større fisk (Pulg mfl., 2018). Det har imidlertid vært diskutert om stor ørret kunne vandre opp Helvetesfossen før regulering og den gang også utnyttet området ovenfor. Helveteshylen nedenfor Helvetesfossen ble senket i forbindelse med byggingen av Lio kraftverk. Kraabøl & Gregersen (2016) undersøkte strekningen ovenfor Helvetesfossen og antydte at det her var et potensiale for rekruttering av stor ørret fra Bandak, gitt oppvandring forbi Helvetesfossen. Deres habitatvurdering var basert på stikkprøver i nedre del. Pulg mfl. (2018) vurderte gytemulighetene samlet sett som moderate eller på grensen til lite egnet for stor ørret på denne strekningen, mens skjulforholdene for ungfisk ble vurdert som bedre. Denne strekningen ble før regulering beskrevet å ha stasjonær ørret (Sømme 1959, Harstad og Løkensgard 1968).

I Tokkeåi er ørret dominerende fiskeart, mens ørekyt, trepigget stingsild, niøye (trolig bekke-niøye, *Lampetra planeri*), abbor, sik, røye og bekkerøye påvises sporadisk, enten i Tokkeåi eller i deltaområdet (Johnsen mfl., 2012; Kraabøl mfl., 2015; Brabrand mfl., 2018).



Figur 1 Sentrale stedsnavn som brukes i denne rapporten og som er viktige for avgrensingen av undersøkelsene.

I Tokkeåi nedstrøms Lio kraftverks utløp i Helveteshylen (ved ST1 i Figur 2) ble det tidligere bygget 17 steinterskler fordelt på 15 løsmasseterskler og to steinblokkterskler. Det er utarbeidet et forslag til rehabilitering av elvehabitatet i Tokkeåi (Heggenes mfl., 2009; Kraabøl mfl., 2015), og det aller meste av dette er utført i henhold til tiltaksplanen og justeringer basert på modellering (Pulg mfl., 2018). Det som er gjennomført omfatter restaurering av Tokkeåi fra Åmøte til 100 meter nedenfor Geishyl og omfatter bl.a. utlegging av 400 tonn gytegrus og store mengder storstein. Videre er de to øverste tersklene og terskelsystemet utenfor skolen endret, og store deler av de nedre deler av elva er harvet. Tersklene i det indre løpet mot Huvestad er senket og harvet. Tersklene rundt Buøy og ned mot Asiahylen er bygd om og her er det nå et brekk. Asiahylen er senket ca 10-20 cm. I tillegg er det åpnet et nytt sideløp på innsiden av Buøy. Stedsnavn er angitt i Figur 6 – Figur 8 og Figur 20.

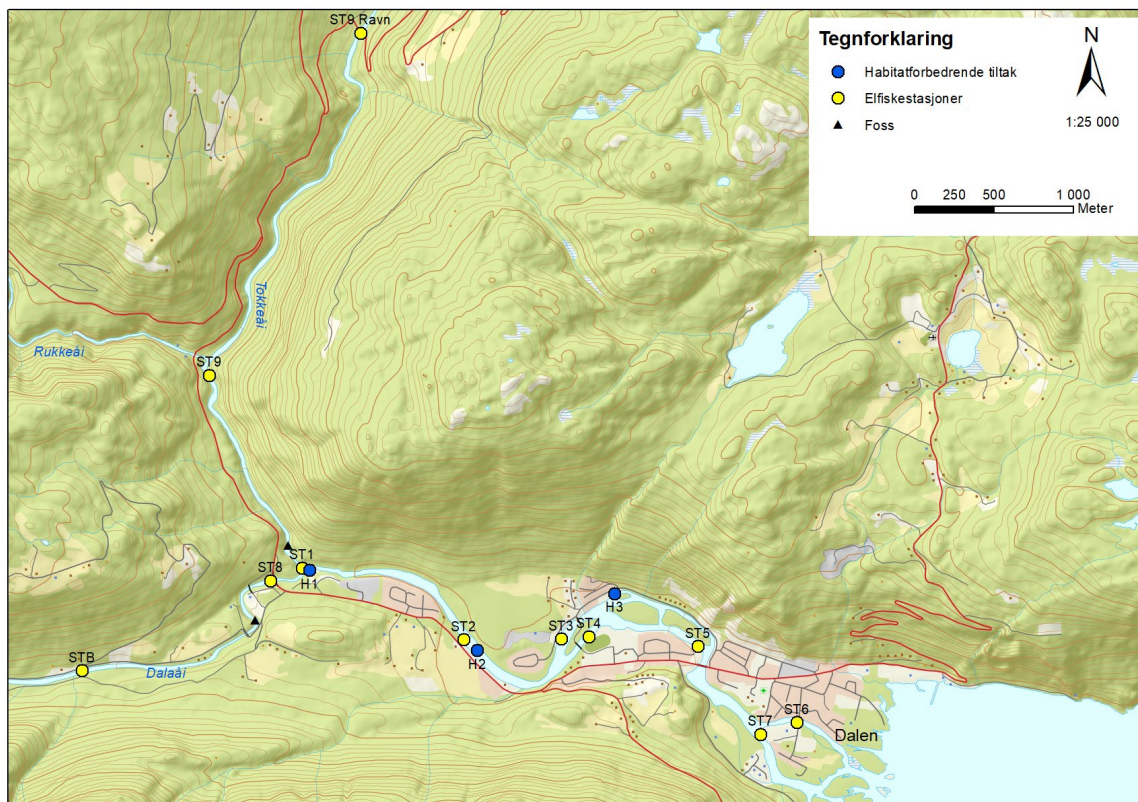
Det har blitt gjennomført undersøkelser av ungfiskbestanden i Tokkeåi og tilløpselva Dalaåi siden 2011. I perioden 2011 til 2013 ble det gjennomført en større fiskeribiologisk studie i Tokkeåi der hensikten var å vurdere de biologiske forholdene i vassdraget som grunnlag for vilkårsrevisjonen av Tokke-Vinjevassdraget. Undersøkelsene er rapportert i flere rapporter og oppsummert av Kraabøl mfl. (2015). Hovedfokuset for undersøkelsene og vurderingen var størørret og de økologiske forholdene knyttet til livshistorie og bestandsstatus.

I 2014 og 2015 er det ikke foretatt undersøkelser av ungfiskbestanden i Tokkeåi. Imidlertid var det et ønske både fra Statkraft og NORCE LFI om å videreføre undersøkelsene av ungfiskbestanden i elva. Undersøkelser over tid gir viktig informasjon om endringer i fiskebestanden, og er viktig for å kunne vurdere effekter av regulering og ulike avbøtende tiltak. For Tokkeåi vil det være effekter av utfall, den selvpålagte endring i vannføring, fjerning av terskler og harving, og utlegging av gytegrus og større steiner. I 2016 ble selvpålagt vannføring om vinteren økt fra 2 til 4 m<sup>3</sup>/s. Nye undersøkelser ble derfor igangsatt i 2015. I perioden 2020 til 2022 var undersøkelsene primært knyttet til tiltaket harving som habitatforbedrende tiltak. Det er gjort tre fysiske tiltak etter 2016: justering av terskler, utlegging av gytesubstrat og harving av opprinnelig substrat. Skjultilgangen for ungfisk har økt der harving er foretatt (Pulg mfl., 2018). I 2018 ble det foretatt ytterligere åpning og justering av enkelte terskler, samtidig som det ble lagt ut betydelige mengder gytesubstrat. Enkelte tiltak ble gjort svært nær eller muligens delvis overlappende med det eksisterende stasjonsnett for beregning av ungfisktetthet.

Tiltakene kan ha gitt endringer i tetthet og fordeling av fisk på det etablerte stasjonsnett, enten fordi de ligger svært nær habitatjusterte områder, eller delvis overlapper med stasjonene. Det er metodisk utfordrende å skille harving fra andre habitatiltak, og stasjoner som ligger tett opp til, eller delvis overlappende med habitatendrede områder, kan heller ikke angis som upåvirkete stasjoner. Økt fisketetthet på en stasjon kan være et resultat av forflytning pga. habitatpreferanse, og er ikke nødvendigvis et uttrykk for at tettheten av ungfisk har økt totalt sett i Tokkeåi. I tillegg kan fisketetthetene endres som følge av utlegging av substrat, noe som vil være vanskelig å skille fra harving. Når flere tiltak gjennomføres samtidig, er det vanskelig å vurdere effekten av hvert enkelt tiltak, f.eks. skille mellom effekt av substratutlegging og harving.

## 2.2 Studiedesign

Undersøkelsen bestod av tre hovedkomponenter: gytegroppkartlegging, ungfiskundersøkelser på et etablert stasjonsnett, og genetiske undersøkelser av et geografisk representativt utvalg ungfisk samt et målrettet utvalg kartlagte gytegroper. For de genetiske analysene undersøkte vi i hvilken grad det fantes genetisk strukturering i elvesystemet, og om denne struktureringen kunne relateres til fenotype (storørret eller mindre ørret). Prøver fra gytegroper ble benyttet for å relatere genetisk struktur til fenotype ved å klassifisere gytegroperne som storørret eller annen ørret. I tillegg ble ungfiskundersøkelser gjort på områder med habitatforbedrende tiltak (løst ut som opsjon).



Figur 2 Elfiskestasjoner (gult) og stasjoner undersøkt i forbindelse med vurdering av habitatforbedrende tiltak i Tokkeåi (blått). Elfiske med tetthetsberegning ble gjennomført i 2020, 2021 og 2022 på alle stasjoner utenom ST9 og ST9\_Ravn. Det ble samlet inn ungfisk til genetiske analyser på alle elfiskestasjonene. Markert med svart trekant er Helvetesfossen i Tokkeåi (vandringshinder) og fossen i Dalaåi (delvis vandringshinder). Se også Figur 1 for ytterligere detaljer.

For å kartlegge gytegroper benyttet vi drone over hele Tokkeåi nedenfor Helvetesfossen (Figur 2). Vi supplerte med dykking på områder som ikke dekkes godt av drone (stryk og dype partier; Figur 6 - Figur 8). Ungfiskundersøkelsene foregikk på de etablerte stasjonene fordelt langs elvestrekningen (Saltveit mfl., 2019), samt på områder hvor habitatforbedrende tiltak (harving) hadde blitt gjennomført (Figur 2). For å fange opp eventuelle genetiske forskjeller knyttet til Helvetesfossen, inkluderte vi to stasjoner oppstrøms av Helvetesfossen (ST9 og ST9\_Ravn; Figur 2). Feltarbeidet foregikk fra høsten 2020 til senhøsten 2022.

Innsamling av materiale til genetiske analyser var basert på ungfiskovervåkingen og gytegroppkartleggingen:

- a) I forbindelse med undersøkelser av tetthet på høsten samlet vi inn et materiale fra årssunger (0+) og eldre unger (hovedsakelig ettåringer og noen få eldre unger, her benevnt felles som 1+). Denne innsamlingen ga et mest mulig *geografisk representativt* datamateriale for elva slik at vi kunne undersøke genetisk strukturering.
- b) Gytegroppkartleggingen i 2021 dannede grunnlaget for uthenting av plommeseckkyngel og øyerogn for genetiske analyser i mars 2022, før yngelen forlot grusen og før vårflommen ville gjort innsamlingen vanskelig. Vi fokuserte denne innsamlingen til groper med positiv identifikasjon av størrelsen til gyteparet (se kap. 2.5), og ble gjort på en mest mulig geografisk stratifisert måte. Det vil si at vi forsøkte å finne gytegroper av både storørret og mindre ørerret i hvert avsnitt av elva, slik at eventuell genetisk strukturering ikke drives av geografisk avstand. Dette materialet dannede grunnlaget for å vurdere forskjellene i allelfrekvenser mellom avkom fra groper anlagt av henholdsvis store og små foreldrepar, og vil informere undersøkelsene under punkt a).

Ved å kombinere et målrettet utvalg fra gytegrøpene (b) med et representativt utvalg fra hele elva (a) kunne vi vurdere om det finnes et genetisk skille mellom storørret og annen ørret, og i så fall kvantifisere bidraget fra hver livshistorietype til ungfiskproduksjonen i Tokkeåi. Ved å samle inn øyerogn og plommeseekkyngel fra store gytegrøper (som vi forventer at har avkom fra storvokst ørret), og sammenligne denne genetisk med yngel fra mindre gytegrøper (som vi forventer at har avkom fra mindre ørret) vil en kunne avdekke om storørreten som gyter i Tokkeåi representerer en egen bestand som er genetisk forskjellig fra annen ørret som også gyter i Tokkeåi. Metodikken for gytegrøpkartleggingen, ungfiskundersøkelsene og genetiske analyser forklares nedenfor.

## 2.3 Ungfiskundersøkelser

Til tetthetsberegning og innsamling av fisk fra til sammen 7 stasjoner i Tokkeåi (ST1-7) og to stasjoner i Dalaåi (STB og ST8 (tidligere kalt Stasjon C); Figur 2 og Tabell 1) ble det benyttet et elektrisk fiskeapparat konstruert av Terik Technology. Maksimum spenning er 1600 V og pulsfrekvensen er 80 Hz. På hver stasjon ble en lengde på ca. 30 m overfisket og det ble fisket fra bredden og 3-5 m ut. Det ble i tillegg samlet inn fisk fra Tokkeåi ovenfor Helvetesfossen (ST9 og ST9\_Ravnejuvet) til bruk i de genetiske analysene.

Fisken ble artsbestemt og lengdemålt i felt til nærmeste mm. På grunnlag av lengde-frekvensfordeling ble materialet av ørret delt i årsunger (0+) og eldre fisk; ørret  $\geq 1+$ , som hovedsakelig var 1+. Stasjonene ble overfisket tre ganger og tetthet av årsunger (0+) og eldre fisk ble beregnet ut fra nedgang i fangst (Zippin 1958; Bohlin mfl., 1989). Tetthet er oppgitt som antall fisk pr. 100 m<sup>2</sup>, og er beregnet for alle enkeltstasjoner og for hele elva (basert på totalt antall fisk og totalt avfisket areal). Innsamlingstidspunkt, antall ørret fanget og avfisket areal er angitt i Tabell 1. Utover ørret er det i Tokkeåi sporadisk påvist ørekyt, og svært sjelden også bekkerøye og niøye. Tettheten av disse artene er ikke beregnet.

*Tabell 1 Totalt antall ørret og totalt avfisket elveareal hvert år i Tokkeåi og i Dalaåi som ligger til grunn for beregninger av total tetthet. For Tokkeåi er kun ST 2–ST7 inkludert da ST 1 ikke ble fisket alle år.*

År	Tokkeåi		Dalaåi		Periode for innsamling
	Antall ørret	Areal (m <sup>2</sup> )	Antall ørret	Areal (m <sup>2</sup> )	
2011	270	774	28	234	11. - 12.10
2012	203	694	51	260	3.- 4.9
2013	240	697	72	214	24.- 25.9
2016	362	707	66	192	21. - 22.9
2017	401	678	87	152	29. - 30.8
2018	206	736	41	142	22. - 23.8
2019	322	722	44	156	27. - 28.8
2020	360	758	42	162	25 - 26.8
2021	198	734	63	221	31.8 - 2.9
2022	171	770	54	200	12.9; 20 - 21.9.

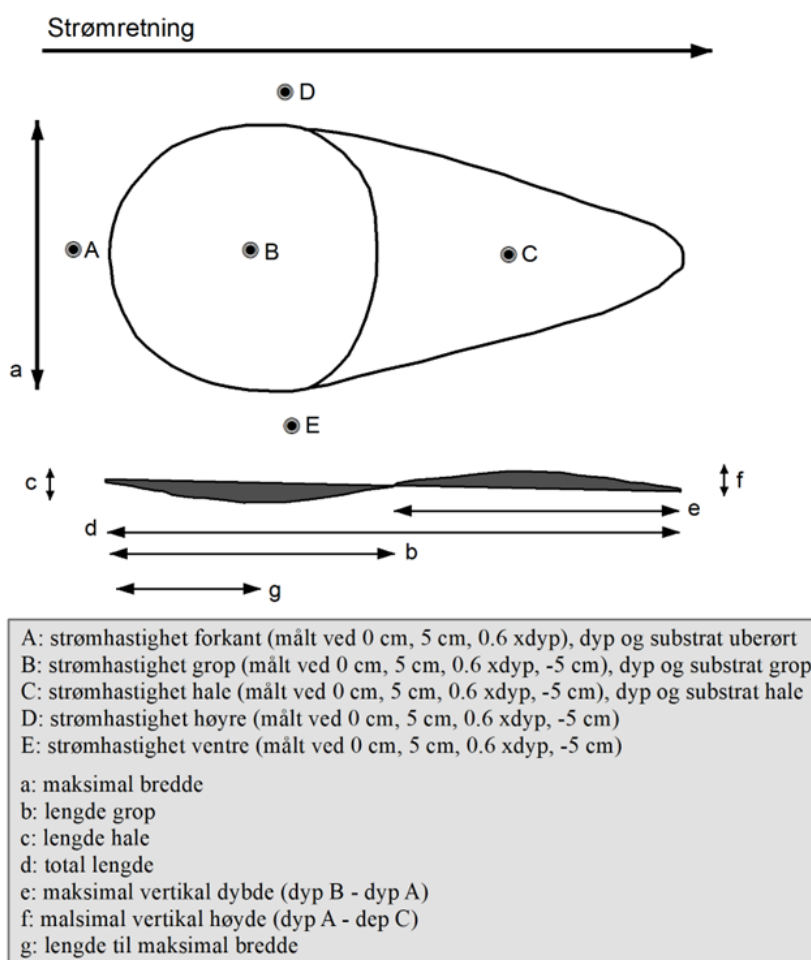
## 2.4 Vurdering av habitatforbedrende tiltak

Harving er gjort nær ST2 og 3 (kalt H2 og H3 i Figur 2). Ved ST1 og 7 er det lagt ut løsmasser for å bedre oppholdssteder for ørretunger, mens det på ST6 er foretatt utfresing av løp i betongterskel (oktober 2019) og lagt ut løsmasser. Beregning av ungfisktetthet ble gjort på H2 og H3 med samme metodikk som for det ordinære overvåkingsprogrammet.

## 2.5 Kartlegging av gytegrøper og gyteområder i Tokkeåi

### 2.5.1 Gytegrøper

Nye gytegrøper er typisk synlige ved at de gir lyse felter i elvebunnen pga. den aktive gravingen under gyting. Størrelsen på partikler som vaskes ut vil avhenge av lokale vannhastigheter og gytefiskens størrelse, men oftest er det hassel- til valnøttstor grus og sjeldnere knyttnevestorstein. Slike lysere partier kan imidlertid også skyldes naturlig vasking pga. lokal hydraulikk, altså høyere vannhastigheter og forutgående høye vannføringer eller flomsituasjoner. Gytefisk søker nettopp gyteområder med gunstig partikkelstørrelse i forhold til sin graveevne, hvor det også er god vanngjennomstrømming (Louhi mfl., 2008; Soulsby mfl., 2009), f.eks. på utløpet av en kulp. I ensartede gruspartier vil gytegrøpene få en karakteristisk bølgeform med løsere og noe sortert grus (Figur 3; Louhi mfl., 2008; Wollebæk mfl., 2008; Soulsby mfl., 2009; Pedley 2018).

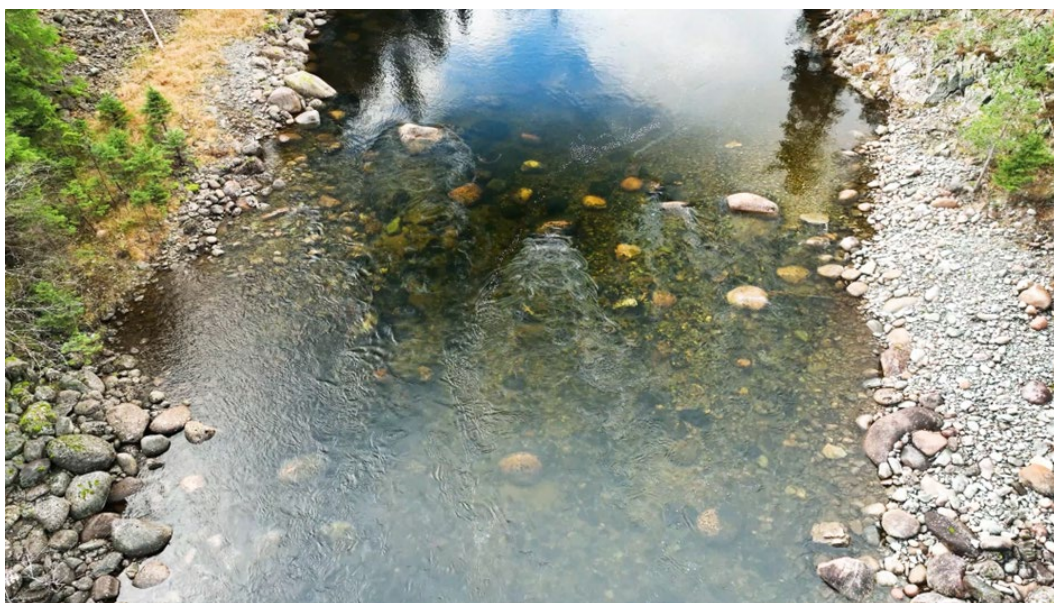


Figur 3 Skisse over typisk gytegrøp med tilhørende målepunkt og avstander for eventuell kvantifisering av strømhastigheter, substratmålinger, lengdemål og vertikale høyder (fra Wollebæk mfl., 2003).



Med grovere (knyttneve og større) og mindre homogent substrat vil en bølgeformet gytegropp være mindre tydelig, noe som er typisk for store deler av Tokkeåi (Figur 4). Substratet kan likevel være løsere i gytegroppen enn i urørte områder. Lysere felt, bølgeform med sortert materiale, og løsere substrat er de tre viktige indikatorene på gytegropper etter stor ørret. I striere elvepartier med høyere gradient og varierende grovt substrat er gytegropper vanskeligere å identifisere slik vi ofte ser i Tokkeåi. Større flommer eller fysiske tiltak i elva før eller under gyteperioden kan øke usikkerheten. Dette har vært tilfelle i Tokkeåi siden fysiske tiltak ble satt i gang i 2016 (se detaljer i Heggenes mfl. (2021)).

I områder med gunstige fysiske forhold for gyting (substrat, dybde og vannhastigheter), kan flere fisk gyte på samme areal. Det kan resultere i overgraving, og enkeltgroper lar seg vanskelig identifisere. Selv om enkeltgroper ikke kan identifiseres og telles, er lokalisering (og bevaring) av slike gytefelt viktig, siden de er nøkkelområder for rekruttering.



*Figur 4 Gytefelt med vanskelig identifiserbare groper etter større ørret på grov-partikulært og variabelt gytesubstrat på utløp Geishyl, oktober 2022.*

Registrering av gytegroper og gytefelt ble gjennomført på høsten og senhøsten 2020 - 2022 ved bruk av to observasjonsmetoder; videofilming med drone og dykking/snorkling. Dykking gir best observasjoner av groper på litt dypere vann og på mer stryksterke partier med turbulens. Videobilder fra drone gir et større perspektiv og gjør det lettere å se gytegroper på grunnere vann med beskjeden overflateturbulens. Observasjon fra land, vading/båt og bruk av vannkikkert ble brukt som supplerende metoder.

Ved observasjon ble det skilt mellom gytegroper etter stor ørret og «liten ørret» basert på størrelsen til etablerte groper (Figur 5). Større ørret graver større groper på grovere substrat (Louhi mfl., 2008; Wollebæk mfl., 2008). Dette er et dynamisk og relativt kriterium, ettersom gropenes lengde og bredde ikke bare vil avhenge av ørretens størrelse, men også av substratstørrelser og vannhastigheter. En målt lengde på over 1 m ble definert som *store* gytegroper.



*Figur 5 Gyteområde på utløp Ivirohylen med flere groper etter mindre ørret på stillere vann øverst, og gytefelt/-grop(er) etter større ørret på grovere og mer variabelt gytesubstrat lenger nedstrøms mot utløpet, oktober 2022.*

### **2.5.2 Drone og videofilming**

Gyteperioden i Tokkeåi strekker seg typisk fra midten av oktober til midten av november. Droneflyging (Luftfartstilsynet, dronepilot reg. nr. 1048, "Rolseth Foto") med videofilming ble i hovedsak gjennomført to ganger hver høst; i begynnelsen av gyteperioden dersom det forekom lavere vannføringer, deretter ved avsluttet gyting, og samtidig med dykking på vannføringer mellom 10 og 18 m<sup>3</sup>/s. Dronen var utstyrt med spesialtilpasset programvare på kameraet og egenutviklet UV- og polarisert filterteknologi på linsen for filming av og ned i vann. Det ble fløyet først i høyder som ga gjenkjenning og oversikt av området, og deretter i lav høyde for kartlegging av områder med forekomst av fisk. Dermed ble gytegroper, gytefelt, og eventuelt fisk, dokumentert ved film og stillbilder fra hensiktsmessig høyde.

### **2.5.3 Dykking**

Elv og gyteområder ble undersøkt med dykking etter avsluttet gytesesong så snart vannføringer tillot det, dvs. sent i november til tidlig i desember. Dykking er en egnet metode for denne type undersøkelser (Zubik & Fraley 1988; Wollebæk mfl., 2008; Korman mfl., 2010). Omtrent de samme strekningene ble dykket hvert år (Figur 6 - Figur 8).

Antall, størrelse og posisjon til all observert stor ørret (større enn ca. 45 cm) ble registrert og notert på ortofoto i målestokk 1:1500. Alle lysere gravefelt samt observerte gytegroper, ble avmerket på samme måte.



Figur 6 Øvre del av Tokkeåi hvor hvite piler angir strekninger undersøkt ved dykking og drone 2022.



Figur 7 Midtre del av Tokkeåi hvor hvite piler angir strekninger undersøkt ved dykking og drone, og gule piler er observert fra land og/eller drone 2022.



Figur 8 Nedre del av Tokkeåi hvor hvite piler angir strekninger undersøkt ved dykking og drone 2022.

### Estimat for antall store gytegroper

Metodene gir estimat for observerte, antatt gravde groper eller gytefelt (hvor enkeltgroper ikke lett lar seg definere). Det er ikke nødvendigvis det samme som antall faktiske gytinger. Av praktiske grunner (dyp, vannhastighet, tid) lar det seg ikke gjøre å kontrollere om det har vært gyting i alle gropene eller feltene, gjennom å kontrollere for funn av rogn i substratet i gropa. Det er vel kjent at ørret også kan grave «falske» groper, og en hunn kan også grave og gyte i flere groper (Barlaup mfl., 1994). Groper og felt kan også graves over av senere gytere. Antall gytefelt og antall observerte groper gjenspeiler derfor ofte ikke antall gytinger direkte. Det vil likevel være en sammenlignbar indikator over år, hvor endringer i gytegroper og gytefelt, under ellers like forhold, med stor sannsynlighet speiler endringer i gytebestanden.

Sikten under vann i Tokkeåi varierer betydelig med vannføring, men er på lave vannføringer ( $10\text{--}18\text{ m}^3\text{s}^{-1}$ ) med klart vann gjennomgående tilstrekkelig god for registrering av gytegroper/felt med drone og dykking, dvs. sikt under vann på minst 3-4 m. To dykkere drev parallelt over alle aktuelle strekninger som også ble videofilmet med drone samtidig (Figur 6 - Figur 8).

### Potensielle feilkilder

Det er gjennomgående for alle undersøkelsesår at det stedvis er vanskelig å identifisere gytegroper sikkert i Tokkeåi pga. relativt grovt substrat, markerte steinblokker, sterk strøm, og mye naturlig vasking (eks. Figur 9). En vesentlig del av gyteaktiviteten særlig for større ørret, synes å være nettopp i utløpsområder fra større kulper/terskler hvor det også er mye hydraulisk vasking (Asiahylen, Ivirohylen, Hakafløhylen, Geishyl). På øvre del av Tokkeåi (ned til Huvestad/Tønsberghylen) er det høyere gradient med hardere stryk og mye blokk. Det skaper også mange gruslommer som knapt lar seg skille fra eventuelle mindre gytegroper (Figur 9). Også i øvre og midtre deler av Hakafløhylen er det relativt grovt gytesubstrat som gjør det vanskeligere å se spor etter gyting. Dette vanskeliggjøres ytterligere av flomsituasjoner, og forsterkes også av spor etter tidligere års graving og harving og tilførsel av substrat i elva (se Heggnes mfl., 2021). Særlig det tilførte gytesubstratet kan fremdeles lett flytte på seg og fremtre som lysere partier uten at det nødvendigvis har foregått gyting. På stryket mellom Ivirohylen og Asiahylen er det også naturlig vasket substrat som gir en utpreget flekkete «leopardbunn», likeså på utløp

Asiahylen. Dette vanskeliggjør identifisering av gytegroper (Figur 10). På mer stilleflytende områder, særlig i Tokkeåi sitt midt-parti og nedstrøms Buøy, er groper betydelig lettere å observere.



Figur 9 Øvre del av Tokkeåi har høy gradient med harde stryk og mye blokk. Det skaper gruslommer som knapt lar seg skille fra eventuelle mindre gytegroper. Her fra oppstrøms Terskel 1.



Figur 10 «Leopardbunn» med lysere gruspartier på innløp Asiahylen som skyldes naturlig vasket substrat (oktober 2022). Det vil være vanskelig å se gytegroper som eventuelt er lagt på slike naturlig lysere bunnpartier.

## 2.6 Øyerogn og plommeseekkyngel fra gytegroper

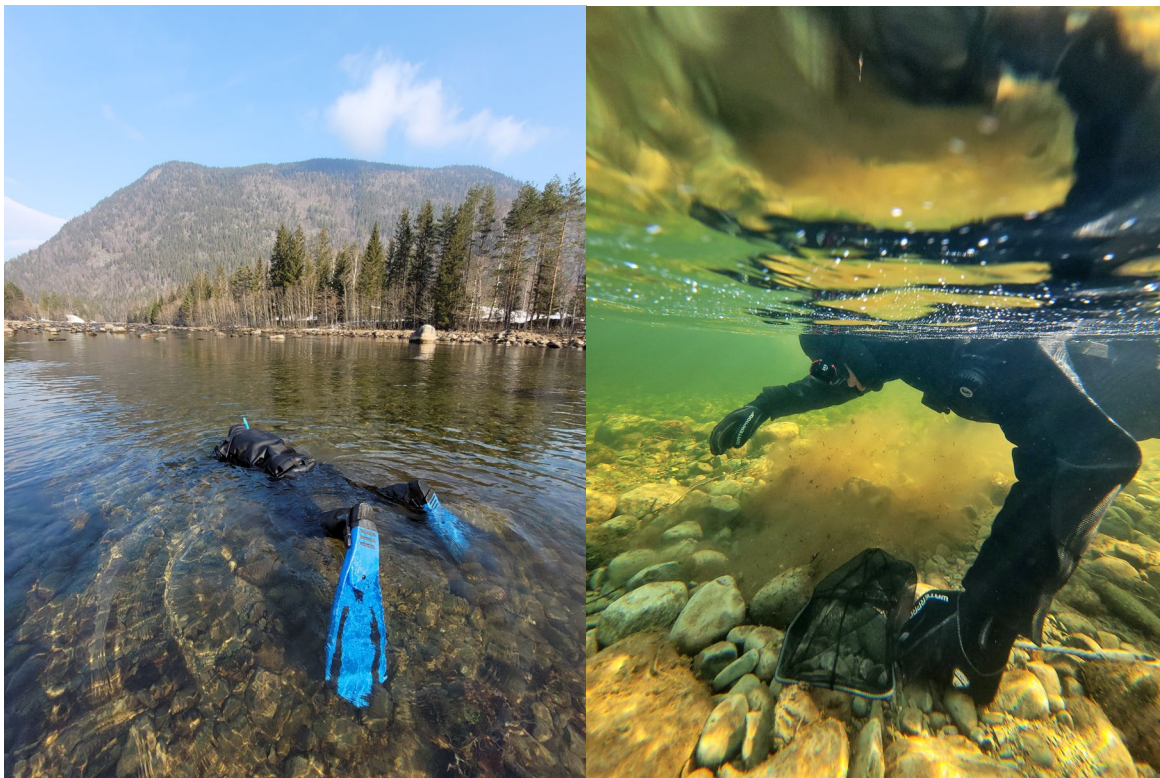
Et utvalg øyerogn og plommeseekkyngel ble innhentet fra Tokkeåi for genetiske undersøkelser i mars 2022. Ved gytegroppregistreringene høsten 2021 ble et utvalg på 18 store groper i kjente gyteområder markert med 25-30 cm gul-lakkert armeringsjern for innhenting påfølgende vår 2022 (Figur 11). Utvalget var bestemt av at gropene skulle kunne være tilgjengelige ved vading. Funn av rogn eller plommeseekkyngel var derfor en enkel kontroll på gyteaktivitet. Det ble i tillegg hentet ut øyerogn og yngel fra små gytegroper som ble identifisert under gytegroppkartleggingen.



*Figur 11 Markert grop fra kartleggingen høsten 2021. Foto: Knut Andreas Eikland, NINA.*

Innsamlingen ble gjort ved vading, snorkling og fridykking ved lav vannføring og god sikt (Figur 12). Grus og stein ble forsiktig flyttet til siden inntil rognkorn eller plommeseekkyngel var synlige. På områder med lav vannhastighet ble øyerogn og plommeseekkyngel samlet inn ved dykking og

presis håving med akvariehåv. På områder med høyere vannhastighet ble det benyttet en langskaffet bunndryrhåv som settes nedstrøms gytegropa.



Figur 12 Uthenting av et utvalg øyerogn og plommeseckkyngel fra gytegroperne i Tokkeåi under gode forhold i mars 2022. Foto: Knut Andreas Eikland, NINA.

Det ble funnet øyerogn og/eller plommeseekkyngel i alle markerte gyteområder, unntatt på grusryggen i Åmøtehylen. Grusryggen i Åmøtehylen var vanskelig tilgjengelig, slik at søket etter øyerogn også var begrenset. Innsamlet materiale ble lagt på flaske med sprit og klargjort for genetiske analyser på laboratoriet (Figur 13).



Figur 13 Plommeseekkyngel (venstre) og øyerogn (høyre) fra gytegroperne. Materialet ble brukt til analyser for å undersøke om avkom fra storørret og «liten» ørret var genetisk forskjellige. Foto: Knut Andreas Eikland, NINA.

## 2.7 Genetiske analyser

### 2.7.1 Prøvemateriale

Det ble samlet inn genetiske prøver fra ungfisk av ørret i 2020, 2021 og 2022. Innsamlingen ble fordelt slik at det ble samlet inn omtrent ti årsunger (fisk som har levd en sommer; 0+) og ti eldre unger (fisk som har levd minst ett år; 1+) for hver stasjon hvert år. Informasjon om antall prøver per år per stasjon er oppsummert i Tabell 2. Det ble videre samlet inn øyerogn eller plommeseekkyngel fra gytegroper gravd høsten 2021 av stor gytefisk (storørret) og mindre ørret, og hentet ut i mars 2022. Alle prøver ble lagt på sprit frem mot ekstrahering av DNA på NINAs laboratorium i Trondheim.

I 2020 ble det samlet inn prøver på to ekstra stasjoner hvor det hadde blitt gjort habitatforbedrende tiltak. 18 fisk ble samlet på stasjon H2 og 23 fisk på stasjon H3. Disse fiskene ble utelatt ved år-til-år sammenligningene basert på det vanlige stasjonsnettet, men de er med i det totale datasettet som inkluderer alle år og aldersgrupper. I den sistnevnte analysen ble disse prøvene kombinert med henholdsvis de 21 fiskene som ble fanget på ST2 og de 20 fiskene på ST3 i 2020. Utvalgsstørrelsen er derfor større for ST2 og ST3 i 2020 (Tabell 2).



Tabell 2 Antall individer som ble genotypet per år fra elfiskestasjonene. ST2 og ST3 inkluderer i 2020 fisk fra de nærliggende områdene med habitatforbedrende tiltak (H2 og H3). Totalt viser antall prøver per stasjon for alle år, og Redusert viser til utvalgsstørrelsen per stasjon for individer med redusert slektskap (se beskrivelse av analysen i COLONY nedenfor).

År	ST9_R	ST9	STB	ST8	ST1	ST2	ST3	ST4	ST5	ST6	ST7	Sum
2020		20	21	20	20	39	43	20	20	20	19	<b>243</b>
2021	35		21	20	19	20	20	19	20	22	20	<b>216</b>
2022	20		21	20	20	22	20	21	20	20	20	<b>205</b>
Totalt	55	20	63	61	59	81	82	61	60	62	60	<b>664</b>
<b>Redusert</b>		31	36	35	55	68	78	60	54	58	59	<b>534</b>

### 2.7.2 DNA-ekstraksjon og genotyping

Arvestoffet (DNA) ble ekstrahert fra finneprøver av ungfisk og plommeseekkyngel, og fra kjernen av befruktet øyerogn, ved hjelp av Dneasy Tissue kit fra Qiagen. Genetisk variasjon ble analysert i 96 SNP-markører med SNP-genotypingsplattformen EP1TM 96.96 Dynamic array IFCs genotyping platform, Fluidigm. Disse markørene er et utvalg fra 3782 SNPer identifisert i ørret fra Danmark (Bekkevold mfl., 2020), slik at de er jevnt fordelt over hele genomet og alle 40 kromosomene i ørret. Markørene er antatt å være nøytrale.

Av totalt 664 prøver (inkludert to ekstra stasjoner i 2020) av ungfisk analysert for genetisk variasjon i 96 SNP-markører, ble genotypingen vellykket for 659 individer for mer enn 84 av markørene (genotypingssuksess > 87,5 %), og for 514 individer for mer enn 95 markører. De 659 individene med en suksessrate på over 87,5 % ble brukt i de videre analysene.

### 2.7.3 Statistiske analyser

For å undersøke variasjon over tid i den genetiske strukturen ble fisk fra hvert av de ulike årene (2020-2022) først analysert separat og delt inn i tre ulike datasett: ett med alle individene innsamlet for det spesifikke året, ett med kun årsunger (fisk under 6,3 cm) og ett med kun eldre unger (1+; fisk over 6,9 cm). Fisk som ut fra lengde var usikker 0+ eller 1+ (6.2 – 6,9 cm) ble kun inkludert i analysene for hele datasettet (én fisk i 2020, tre fisk i 2021 og 11 fisk i 2022). Ungfiskprøvene ble deretter analysert sammenslått uavhengig av innsamlingsår og alder.

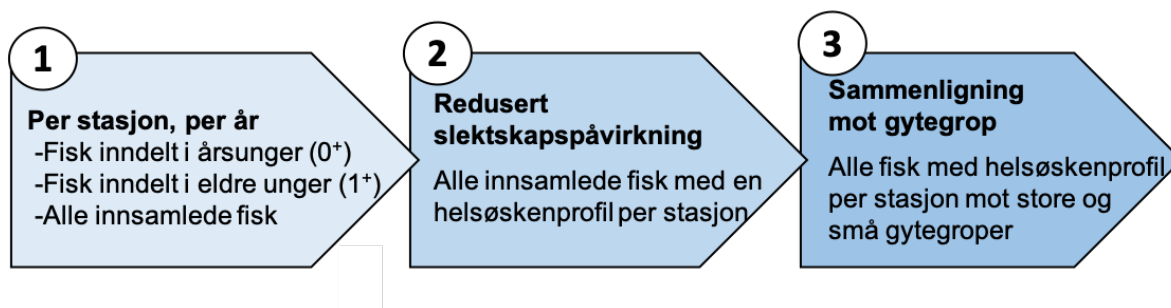
For å begrense påvirkning av slektskap i analysene, ble alle fiskene (samlet utvalgsstørrelse n = 659) analysert for «hel og halvsøsken-profil» i programmet COLONY (Jones & Wang, 2010; Rodríguez-Ramilo & Wang, 2012). Etter en avregning på sannsynlighet for at to individer var helsøsken innenfor samme stasjon, ble datasettet justert til å kun inneholde én representant for hvert helsøskenpar per stasjon. Dette datasettet ble så analysert som ett datasett, der all fisk fra hvert år ble gruppert til innsamlingsstasjon (samlet n = 534).

For tilsvarende analyser av prøver fra gytegroper ble helsøsken innen gytegroper fjernet og dette reduserte datasettet fra 416 til 65 individer, hvorav 41 var innsamlet fra store gytegroper og 24 fra små gytegroper.

Fordelingen av helsøskenfamilier innen og mellom innsamlingsstasjoner ble videre også visualisert i stolpediagram for å vurdere spredning/vandring av ungfisk og for å vurdere effektivt antall gytefisk i de ulike områdene i vassdraget. Den samme analysen ble gjort med gytegropprøvene for å vurdere parringssystemet.

Vi testet først graden av genetisk sub-strukturering av individene samlet inn for de ulike årene og de ulike aldersgruppene (0+ /1+) ved hjelp av programmet STRUCTURE (Pritchard mfl.,

2000) og Principal Component Analyse (PCA) i R (Jombart, 2008). STRUCTURE baserer seg på Bayesiansk statistikk og forsøker å plassere individene i genetiske grupper som er i Hardy-Weinberg likevekt og som har genetisk koblingslikevekt (engelsk: *linkage equilibrium*). Samtlige datasett fordelt på år ble testet i STRUCTURE uten populasjonsinformasjon (LocPRI=0), der antallet tester fordelte seg over 1 til 6 forventede genetiske grupperinger ( $K$ , definert manuelt) hvor hver  $K$  ble kjørt i 10 repetisjoner. For hver kjøring tar da programmet utgangspunkt i  $K$  genetiske grupper (engelsk: *genetic clusters*) som er karakterisert av et sett allelfrekvenser i hvert locus, der den innebygde admixture-modellen regner ut den individuelle sannsynligheten for å ha felles opphav i de ulike genetiske enhetene, og estimerer en verdi for gruppetilhørighet ( $Q$ ). For hver ulike test vil hvert individs ulike  $Q$ -tilhørigheter summeres til én, da programmet har som utgangspunkt at den opprinnelige populasjonen er representert i datasettet. For hver analyse av  $K$  beregnes en *log-sannsynlighetsverdi*,  $\Pr(X|K)$ , som kan benyttes til å evaluere den *sanne* verdien av  $K$  for datasettet (hvor mange genetiske populasjoner som er representert i dataene gitt modellen). Denne *log-verdien* ble benyttet for å beregne  $\Delta K$  som indikerer den  $K$ -en som best beskriver dataene. Videre ble gjennomsnittsplottene for de ulike  $K$ -ene også vurdert hver for seg, samt tolket i samsvar med resultatene fra PCA-plottene. Som et videre mål på genetisk differensiering kalkulerte vi også fikseringsindeksene,  $F_{ST}$ -verdiene (Nei, 1973; Wright, 1943; Weir & Cockerham, 1984), for de ulike datasettene.



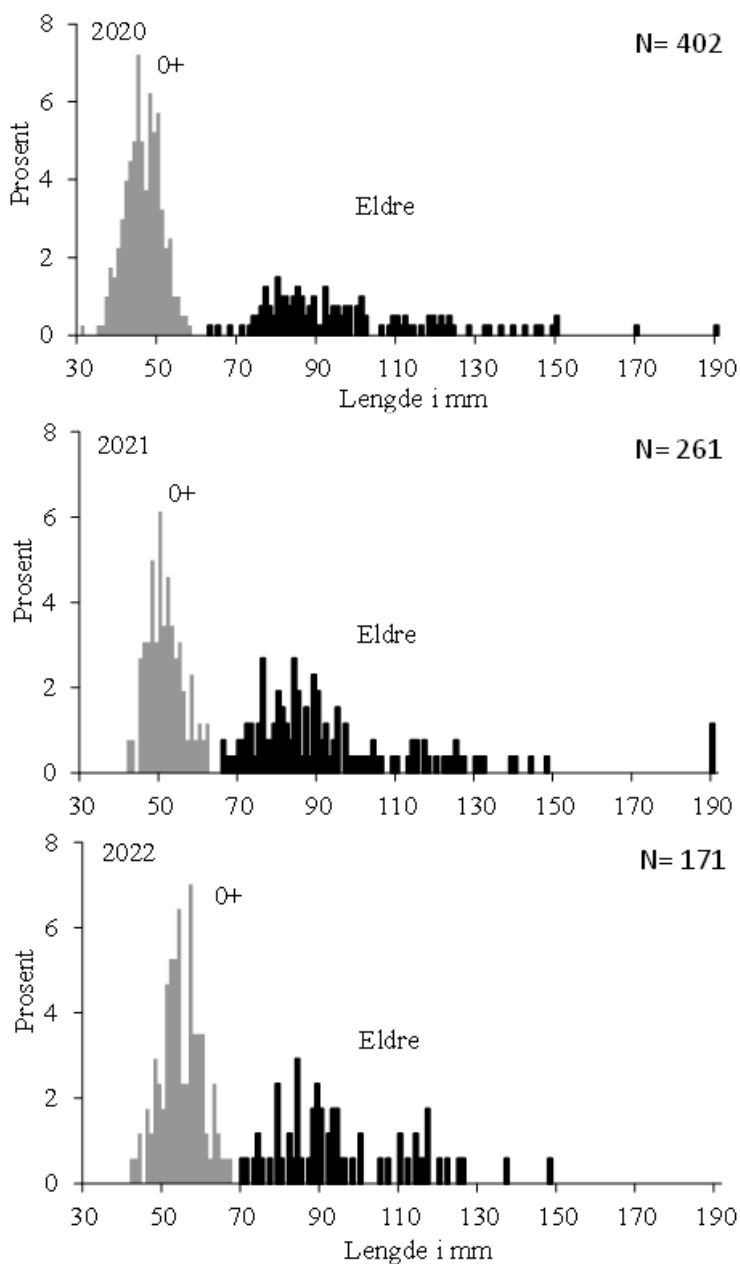
Figur 14 Gjennomføringsrekkefølgen av de genetiske analysene. (1) individene ble først analysert inndelt i år og aldersgruppe, samt for alle fisk samlet inn per år og for alle år. (2) for å redusere en eventuell genetisk påvirkning (som kan øke antall genetiske populasjoner/ cluster) av helsøsken ble individer med helsøskenprofil innen stasjon fjernet til kun en representativ per helsøsken for hver stasjon, før datasettet igjen ble analysert for genetisk struktur på samme måte som datasettene i (1). (3) øyerogn og plommeseckkyngelen samlet inn fra store og små gytegrøper ble analysert for helsøskenprofil innen grop på samme måte som i (2), der genetisk struktur ble analysert på samme måte som for datasettene i (1) og (2), i tillegg til å forsøksvis tilordne fisk fra (2) til «stor» og «liten» struktur basert på genetikkresultater fra gytegrøpene.

## 3 Resultater

### 3.1 Ungfiskovervåking på etablerte stasjoner

#### 3.1.1 Lengdefordeling av ungfisk

I undersøkelsesperioden 2020, 2021 og 2022 ble det fanget henholdsvis 402, 261 og 171 ørretunger. Det var alle år et klart skille mellom årsunger (0+) og eldre ørretunger, og skillet gikk ved 60-70 mm. Lengdefordelingen viser en stor dominans av årsunger (Figur 15). Ørret eldre enn årsunger besto sannsynligvis i all hovedsak av aldersgruppene 1+ og 2+, og det ble påvist få ørret større enn 130 mm. Gjennomsnittslengden til 0+ i 2020 var  $46,7 \pm 0,6$  mm (95 % K.I.; N= 249), i 2021 var gjennomsnittslengden  $50,4 \pm 0,8$  mm (95 % K.I.; N= 108), mens den i 2022 var  $54,8 \pm 1,0$  mm (95 % K.I.; N= 109). Forskjellene mellom år skyldes blant annet at innsamling er foretatt på forskjellig tidspunkt fordi innsamling er foretatt på tilnærmet samme vannføring.



Figur 15 Prosentvis lengdefordeling av ørretunger i Tokkeåi og Dalaåi i 2020, 2021 og 2022.

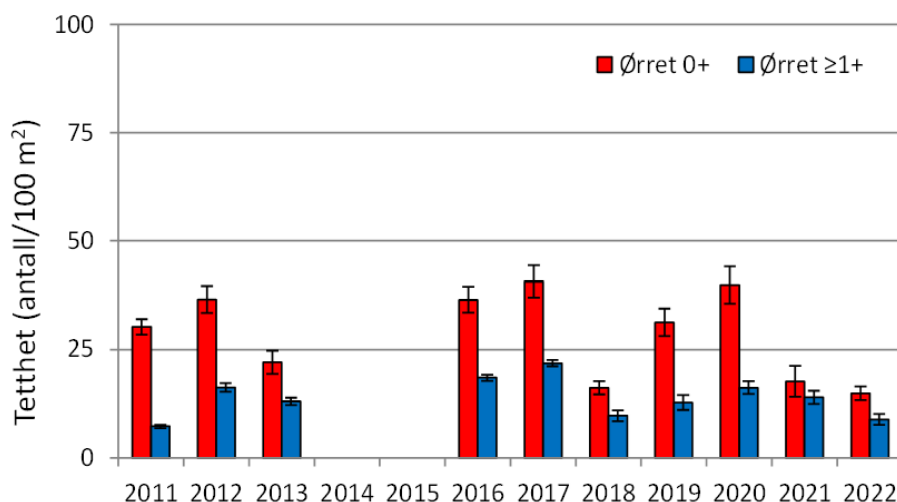
### 3.1.2 Fisketetthet i Tokkeåi

Ørret var den dominerende fiskearten i Tokkeåi. I tillegg ble det funnet ørekyt, niøye og bekkerøye, alle i svært lave tettheter (se Saltveit mfl., 2021). I 2020 og 2022 ble det kun funnet ørekyt i tillegg til ørret, henholdsvis 14 og 7 individer, mens det i 2021 ble fanget 10 ørekyt og en bekkerøye. Det er lite trolig at andre arter i Tokkeåi påvirker tetthet og vekst av ørretunger, spesielt på lokaliteter eller delstrekninger der substrat og vannhastighet er velegnet for ørret.

I beregningene av total fisketetthet er det benyttet hele det avfiskede arealet (fra ST2 – ST7) og samlet fangst av ørret. Total fisketetthet i Tokkeåi i undersøkelsesperioden fra 2011-2022 (2014 og 2015 ikke undersøkt) er vist i Figur 16 og tallmaterialet er vist i Tabell 3. Tetthet på ST1 er ikke med i beregningene da stasjonen har endret karakter etter 2013 som følge av tiltak og fordi driftsvannet gjør at arealet som lar seg undersøke varierer mye. Basert på de årene som foreligger på tetthetsberegninger i Tokkeåi (2011-2022, med unntak av 2014 og 2015) ble gjennomsnittlig tetthet på ST2-7 beregnet til å ligge mellom 14,9 og 40,7 0+/100 m<sup>2</sup> (gj. sn. 28,6 ± 6,2 0+/100 m<sup>2</sup>) og mellom 7,3 og 21,9 eldre enn 0+/100 m<sup>2</sup> (gj.sn. 13,6 ± 2,4 (Tabell 3).

Tabell 3 Beregnet total tetthet (± 95% K.I.) i Tokkeåi (ST2-7) av årsunger (0+) og ørret ≥ 1+ (N pr. 100 m<sup>2</sup>) perioden 2011-2022 (2014 og 2015 ikke undersøkt).

År	Areal	Ørret 0+			Ørret ≥1+		
	Areal m <sup>2</sup>	N/100 m <sup>2</sup>	K.I. nedre	K.I. øvre	N/100 m <sup>2</sup>	K.I. nedre	K.I. øvre
2011	734	30,3	1,82	1,72	7,3	0,44	0,38
2012	594	36,6	3,11	3,12	16,3	1,01	1,02
2013	655	22,1	2,69	2,65	13,1	0,86	0,82
2014	-	-	-	-	-	-	-
2015	-	-	-	-	-	-	-
2016	638	36,5	2,94	3,02	18,6	0,78	0,63
2017	622	40,7	3,69	3,71	21,9	0,68	0,76
2018	680	16,2	1,52	1,57	9,8	1,29	1,21
2019	666	31,3	3,12	3,19	12,8	1,71	1,74
2020	706	39,9	4,23	4,27	16,2	1,43	1,55
2021	659	17,7	3,55	3,58	14	1,57	1,49
2022	750	14,9	1,55	1,65	8,9	1,29	1,24



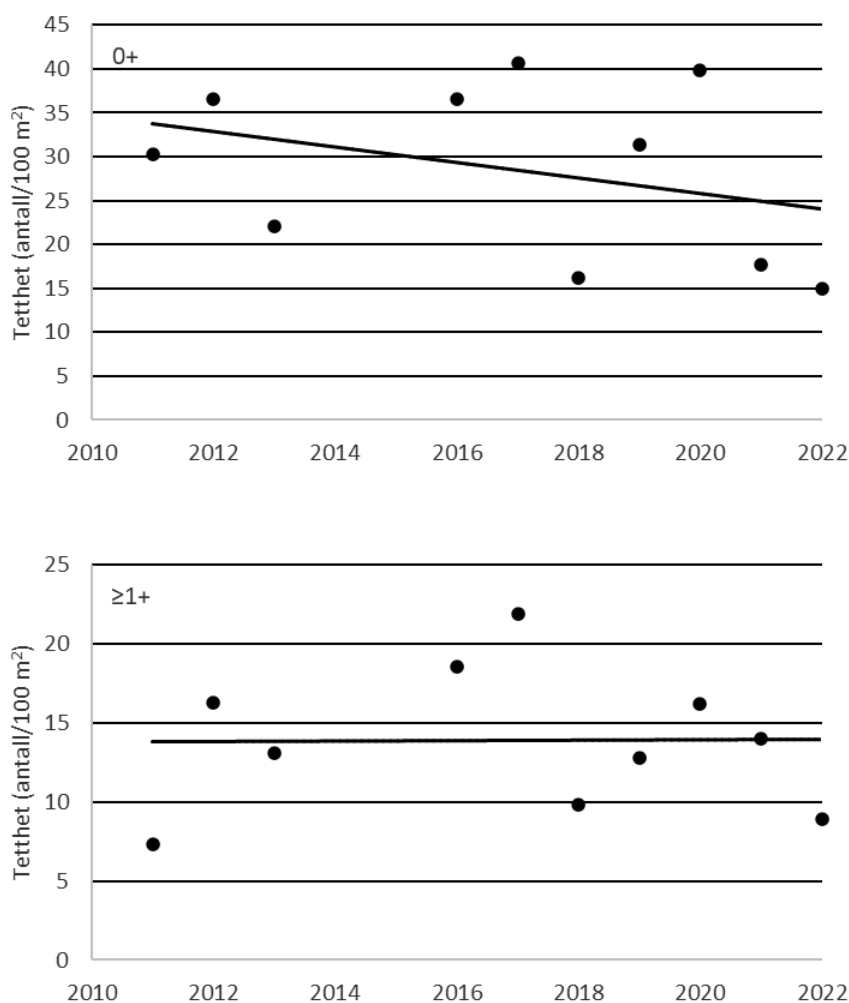
Figur 16 Beregnet total tetthet ( $\pm$  95% K.I.) i Tokkeåi av årsunger (0+) og eldre ørretunger (antall pr. 100 m<sup>2</sup>) perioden 2011-2022 (2014 og 2015 ikke undersøkt). ST1 er utelatt i beregningen fordi tilgjengelig areal under elektrofiske avhenger sterkt av vannføringen, se tekst.

Total tetthet av årsunger (0+) var lav i 2022, og var sammen med 2018 og 2021 den laveste som er beregnet i undersøkelsesperioden (Tabell 3). For alle stasjoner samlet har tettheten av 0+ vært relativt stabil, men altså med noen unntak. Årene 2013, 2018 2021 og nå 2022 skiller seg ut med statistisk signifikant lavere tettheter enn i de øvrige årene. Det var en liten økning i tetthet fram til 2017 for både 0+ og eldre ørret. Tettheten av eldre ørret i 2018, 2019 og 2022 var sammen med tettheten i 2011 de laveste som er beregnet. Etter 2018 var det igjen en svak økning i tetthet for begge kategorier og for 0+ var tettheten i 2020 statistisk signifikant høyere enn i 2019. Tettheten i 2021 og 2022 endrer denne tendensen.

I perioden 2011-2022 hadde ST3 og ST7, og noen år også ST5, de høyeste tetthetene av årsunger, med tettheter enkelte år mellom 50 og 100 ind. 0+/100 m<sup>2</sup>, men variasjonen mellom år var betydelig (Vedlegg 1). Disse tre stasjonene har substratstørrelser som egner seg for årsunger, mens ST2, ST4 og til dels ST6 har grovere substrat, som er bedre egnet for eldre ørretunger (Saltveit mfl., 2019). Tettheten på ST1 varierte mye mellom år, noe som kan skyldes at det på denne stasjonen ikke var mulig å fiske på det samme arealet hvert år på grunn av vannføringen. Generelt sett beregnes over tid de laveste tetthetene av årsunger (0+) på ST4 og på ST2. Tetthetene på disse to stasjonene var kun år om annet høyere enn 25 fisk per 100 m<sup>2</sup> (Vedlegg 1).

Flere stasjoner skiller seg ut i 2021 og 2022 med spesielt lave tettheter sammenlignet med tidligere år (se Saltveit mfl., 2019). Tettheten av eldre ørret var alle år alltid lavere enn den beregnet for 0+, og var i gjennomsnitt for alle stasjoner mellom 8 (i 2011) og 21 (i 2017) ind. /100 m<sup>2</sup>.

Statistiske analyser viser ingen signifikante forskjeller i *samlede* tettheter over tid i Tokkeåi (Figur 17). Det er ingen klare trender i tettheter verken for årsunger eller eldre rekrutter siden undersøkelsene begynte i 2011 (enveis ANOVA: *årsunger*  $F = 1,02$ , frihetsgrader = 8,  $P = 0,34$ ; *eldre unger*  $F = 0,00$ ,  $fg = 8$ ,  $P = 0,98$ ; Figur 16). Det er stor bakgrunnsvariasjon i tettheter mellom år. Dette gjør at det må en lang tidsserie til for å påvise eventuelle endringer i beregnede tettheter av 0+ og eldre rekrutter over tid.

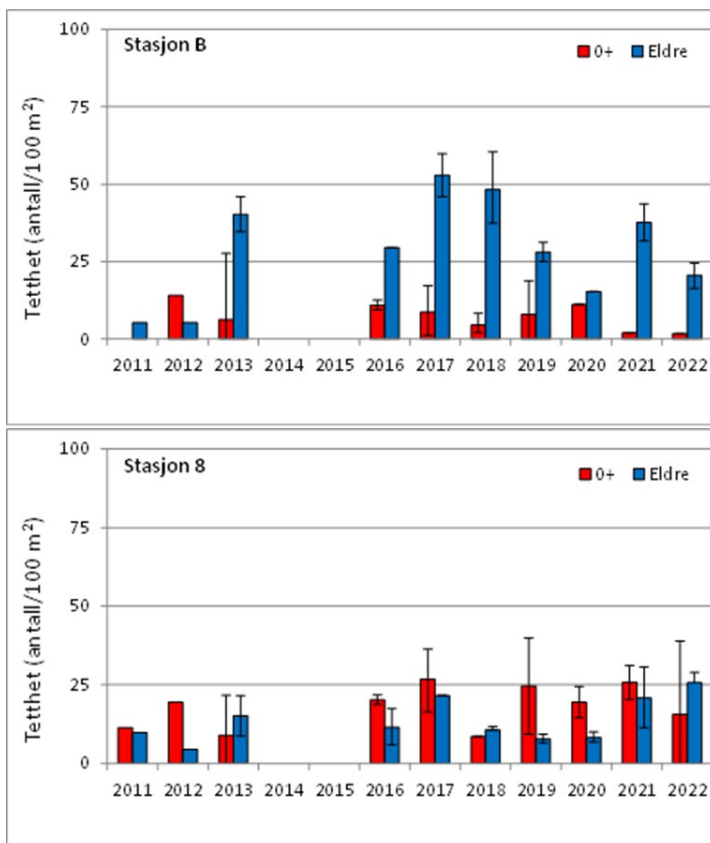


Figur 17 Utvikling i tetthet av årsunger (øverst) og eldre ørretunger (nederst) i Tokkeåi.

Det var klare forskjeller i tettheter av årsunger mellom stasjonene i Tokkeåi (figurer i vedlegg 1; enveis ANOVA: årsunger (0+)/stasjoner,  $F = 5,148$ ,  $fg = 6$ ,  $P = 0,0002$ ). Også for eldre rekrutter var det signifikante forskjeller i tettheter mellom stasjonene (enveis ANOVA: eldre/stasjoner,  $F = 4,148$ ,  $fg = 6$ ,  $P = 0,0014$ ). Dette mønsteret har holdt seg fra og med 2019 også for eldre rekrutter. Denne tendensen holder seg også om vi sammenligner med tetthet av eldre rekrutter ett år senere, selv om tendensen synes litt svakere (enveis ANOVA: eldre\_1år\_senere/stasjoner,  $F = 3,246$ ,  $fg = 6$ ,  $P = 0,009$ ).

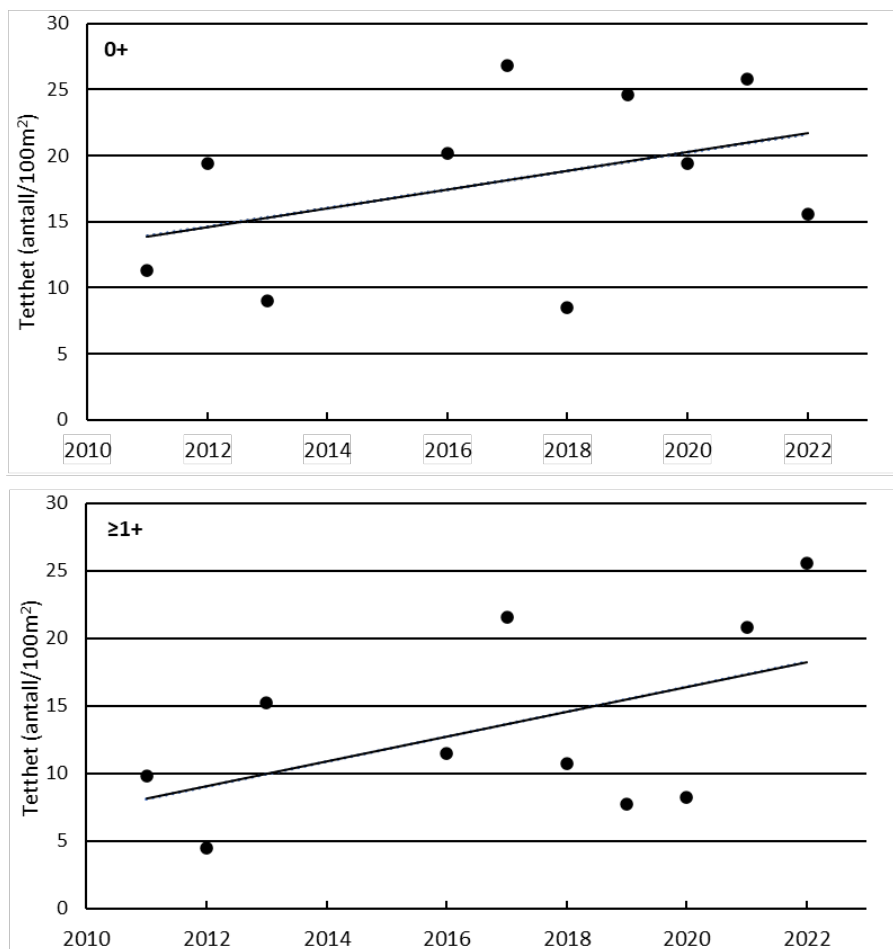
### 3.1.3 Fisketetthet i Dalaåi

I Dalaåi dominerte eldre ørretunger på STB (ovenfor foss), mens årsunger med noen unntak, 2013, 2017 og i 2022, var dominerende på ST8 (nedenfor foss; Figur 18). Tettheten av eldre ørret på STB var svært lav både i 2011 og 2012 og da på samme nivå som nedenfor fossen. Alle år etter 2012 har det imidlertid her vært høye tettheter av eldre ørret. Tettheten av  $\geq 1+$  i 2019, 2020 og i 2022, som beregnes til henholdsvis 28,1; 15,3 og 20,5 individer per 100 m<sup>2</sup> var imidlertid de laveste siden 2012. Over tid må tettheten av 0+ på STB regnes som stabilt lav, men i 2021 og 2022 var det lavere 0+ tettheter enn i tidligere år. På ST8 var tettheten av 0+ i 2021 blant de høyeste som er beregnet; bare i 2017 og 2019 ble det beregnet tilsvarende tettheter på ST8, mens den i 2022 er blant de laveste. Variasjonen var imidlertid stor.



Figur 18 Beregnet tetthet av årsunger (0+) og eldre ørretunger (antall pr. 100 m<sup>2</sup>) på to stasjoner i Dalaåi.

I Dalaåi var det ingen signifikante trender (Figur 19; enveis ANOVA: årsunger (0+)/år,  $F = 1,544$ ,  $fg = 9$ ,  $P = 0,249$ ; eldre/år,  $F = 2,753$ ,  $fg = 9$ ,  $P = 0,136$ ). Tross mangel på signifikante trender og at det her bare gjelder to stasjoner, så er det verdt å merke seg at både for 0+ og for eldre ørretunger var det en tendens til økning i tetthet.



Figur 19 Utvikling i tetthet av årsunger (øverst) og eldre ørretunger (nederst) i Dalaåi.

### 3.2 Effekter av tiltak og habitatendringer på ungfisk

Tettheten av ørret var ikke endret som følge av harving. En fullstendig analyse er rapportert i Saltveit mfl. (2021). I hovedtrekk synes tiltakene ikke å ha ført til økt rekruttering, siden tetthetene av eldre ørret er relativt stabile. Ved å sammenlikne «før og etter» var det ingen endringer i tetthet som kunne forklares med de gjennomførte tiltakene (Saltveit mfl., 2021). På ST7 er tetthetene nå lavere enn før tiltak, mens det på ST6 ikke kan spores endringer. Det må nevnes at kun få stasjoner inngår i vurderingene, spesielt for eldre ørretunger. Harvingen har foregått i de sentrale delene av elveløpet, mens elfisket utføres langs bredden. Habitatet på disse stasjonene er derfor i prinsippet uforandret, og kan derfor være årsak til at det ikke ble dokumentert endringer i tetthet. Det bør her nevnes at det totale antall gytegrøper som observeres over tid ikke er endret (se 3.3).



### 3.3 Kartlegging av gytegroper og gyteområder i Tokkeåi

Selv om det var noe variasjoner mellom år, synes de viktige gyteområdene være stabile over tid. Fordeling av viktige gyteområder 2020-2022 er nær opp til observasjonene i tidligere år (Tabell 4). Gyteområder for større ørret er fordelt over Tokkeåis lengde opp til Helvetesfossen, men med størst aktivitet på øvre del, og liten aktivitet mellom Ivirohylen og Hakaflothyllen. På den nedre strekningen fra utløp Ivirohylen, gjennom Asiahylen og ned forbi Buøy er det vanskeligere å identifisere gytegroper tydelig. Mindre ørret bruker i større grad de nedre deler av Tokkeåi, blant annet områdene rundt Hoppesteinterskelen, Elvarheim og opp til Hakaflothyllens utløp (Figur 20).



Figur 20 Viktige gyteområder for ørret i Tokkeåi, basert på data fra undersøkelser 2011-2022 (se Tabell 2). Aktiviteten i de ulike områdene kan variere mellom år. Storørret gyter hovedsakelig i Åmøtehylen, Geishyl, Terskel 1 og 2, Tønsberg / Huvestadhylen, Hakaflothyllen, Ivirohylen og Asiahylen, mens mindre ørret hovedsakelig gyter rundt Buøy, ved Elvarheim og ved utløpet av Hakaflot.

Ved dronefotografering på lave vannføringer i gyteperioden ble aktiv gyting og vasking fra stor ørret dokumentert i Hakaflothyllen (utløp øst og vest), Terskel 2, Geishyllen (utløp) og Åmøtehylen i øvre Tokkeåi (Figur 21). Gytegroperne forekom stort sett som adskilte groper, mens det i enkelte områder forekom overgraving fra flere individer (Figur 22).



Stor ørret og aktiv gyting på  
gytefelt utløp Hakafloet (østre løp)

*Figur 21 Aktiv gyting (større ørret markert med blå ringer) i øvre Tokkeåi slutten av oktober i 2022. Det dannet seg vaskede gytefelt hvor enkeltgroper var mindre synlige pga. relativt grovt substrat og høyere vannhastigheter.*



*Figur 22 Store gytegroper i Terskel 2 i 2019. Legg merke til dykkeren som en referanse til størrelse på gytegroperne.*

Større gytefelt med mindre groper etter mindre ørret er dokumentert på de relativt stilleflytende partiene omkring grusbanken i Elvarheim, på stillere partier ved utløpet av Huvestadhylen/Tønsbergshylen, nedstrøms Hoppesteinterskelen ved Buøy (ned til samløp) og ved elvas utløp i Bاندak (Figur 23). Her er partikkelstørrelsen mindre enn i de relativt striere områdene lenger oppstrøms i Tokkeåi.



*Figur 23 Gytefelt etter mindre, «liten» ørret med lett identifiserbare enkeltgroper på finpartikulært gytesubstrat i nedstrøms Hoppsteinterskel ved Buøy, oktober 2022.*

Estimert antall større gytegroper/gytefelt basert på dykking og videofilming fra drone etter gytesesongens slutt i 2020-2022 har vært 43 – 55. Dette er sammenlignbart med tidligere års estimater (Tabell 4), men det kan være interessant at flest større gytegroper ble observert i 2022 med 55 større groper.

*Tabell 4 Antall større gytegroper observert per år i Tokkeåi. Tallene er ikke direkte sammenlignbare og må tolkes med forsiktighet, dels pga. bruk av ulike metoder, ulike feltforhold og ulik feltinnsats. Øvre del av Tokkeåi oppstrøms Elvarheim er mer systematisk undersøkt enn nedre del. Siden 2019 er i hovedsak hele elven undersøkt, med en kombinasjon av drone og dykking. Innsatsen med observasjoner fra land (inkl. vading og båt) var klart større i 2011-2013 enn senere. Det ble ikke kartlagt i 2014 og 2018. \*kun øvre del undersøkt, gravearbeid/habitattiltak på nedre del.*

År og referanse	Land / drone	Dykking / land	Beste estimat (stor)	Hovedområder (store groper)	Merknad
2011 (Kraabøl mfl., 2015)	38	-	-	Åmøte, Hakafлот	Ingen dykking, terskel 1 og 2 ikke undersøkt
2012 (Kraabøl mfl., 2015)	50	-	-	Åmøte, Geishyl, Terskel 2, Hakafлот	Ingen dykking
2013 (Kraabøl mfl., 2015)	54	-	-	Åmøte, Geishyl, Terskel 1 og 2, Hakafлот, Asia-Buøy	Ingen dykking
2015 (Heggenes mfl., 2016)	35-40	Ca. 15	50-55	Åmøte, Terskel 1 og 2, Huvestad, Hakafлот	Flom og massetransport, usikre data
2016 (Heggenes mfl., 2017)	Ca. 30	Ca. 18	45-50	Åmøte, Terskel 1 og 2, Huvestad, Hakafлот, Asia-Buøy	Mye graving, usikre data
2017 (Heggenes mfl., 2018)	24*	-	-	Åmøte, Geishyl, Terskel 1 og 2, Huvestad, Hakafлот, Asia-Buøy	Ingen store groper i Åmøte. Mye massetransport og flom, usikre data. Kun øvre del mulig å undersøke
2019 (Heggenes mfl., 2020)	36	9	45	Åmøte, Terskel 2, Huvestad, Hakafлот, Iviro, Asia-Buøy	Massetransport
2020 (Heggenes mfl., 2021)	-	-	45	Åmøte, Terskel 2, Huvestad, Hakafлот, Iviro, Asia-Buøy	Flom og massetransport, usikre data
2021 (Heggenes mfl., 2022)	-	-	43	Åmøte, Terskel 2, Huvestad, Hakafлот, Iviro, Asia-Buøy	Flom og massetransport, usikre data
2022	-	-	55	Åmøte, Geishyl, Terskel 2, Huvestad, Hakafлот, Iviro, Asia-Buøy	

### 3.4 Genetiske undersøkelser av ungfisk fra elfiskestasjonene

Det ble gjort to analyser av materialet samlet inn på elfiskestasjonene. Først rapporteres resultatene fra analysene av det fulle datasettet (all innsamlet fisk; 3.4.1), mens neste avsnitt er korrigert for slektskap og har en noe lavere utvalgsstørrelse (3.4.2).

#### 3.4.1 Analyse av all ungfisk samlet inn på elfiskestasjonene

For alle analysene (kombinasjoner av aldersgruppe [0+/1+] og innsamlingsår) ble det identifisert tre genetiske grupper: 1) oppstrøms Helvetesfossen i Tokkeåi (ST9 og ST9\_Ravn), 2) Dalaåi (STB og ST8) og 3) nedstrøms Helvetesfossen (ST1 – ST7). Plottene er vist som vedlegg (7.5), da diskusjonen i det videre hovedsakelig dreier seg om datasettet med redusert slektskap, rapportert i neste avsnitt.

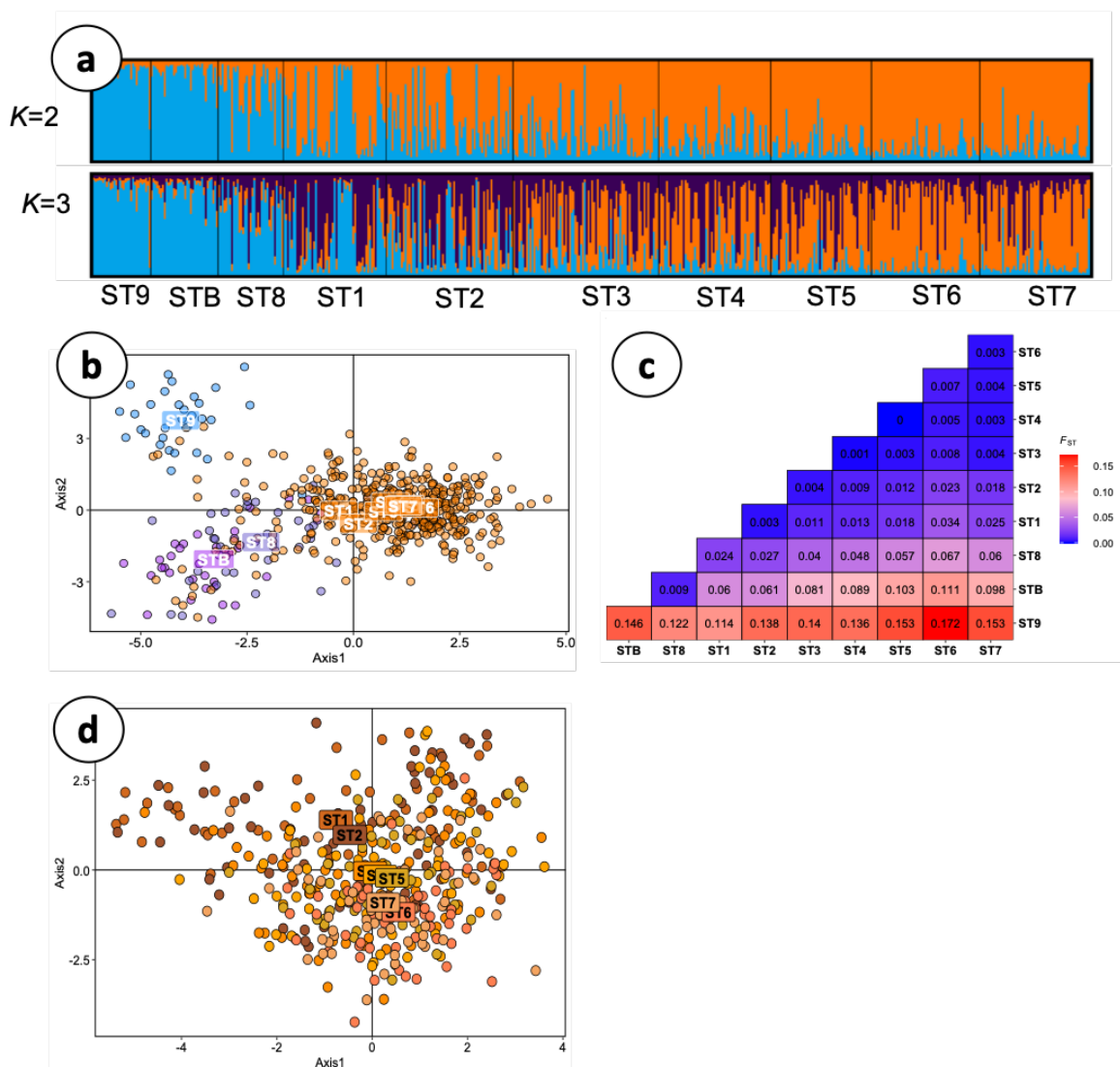
Resultater fra både STRUCTURE, PCA og  $F_{ST}$  viste en høy genetisk likhet mellom fiskene fanget på stasjonene i Tokkeåi nedstrøms Helvetesfossen (ST1-ST7), som også skilte seg ut fra de andre stasjonene med forholdsvis høye  $F_{ST}$ -verdier. Individene fra ST9 og ST9\_R (oppstrøms Helvetesfossen) hadde en ulik genetisk profil enn individer fanget nedstrøms i Tokkeåi og i Dalaåi. Videre skilte også fiskene innfanget oppstrøms vandringshinderet i Dalaåi seg noe fra resten, mens ST8 nedstrøms fossen i Dalaåi typisk grupperte seg inn mot STB og/eller ST9.

#### 3.4.2 Analyse med redusert bidrag fra hver helsøkengruppe

Ved å uttrykke hver stasjon med én representant per helsøkengruppe ble datasettet redusert fra 659 til 534 individer. Resultatene var svært like resultatene fra de genetiske analysene av det fulle datasettet.

For alle analysene (kombinasjoner av aldersgruppe [0+/1+] og innsamlingsår) ble det identifisert tre genetiske grupper som best beskriver den genetiske strukturen i materialet: oppstrøms Helvetesfossen i Tokkeåi (ST9 og ST9\_Ravn), Dalaåi (STB og ST8) og Tokkeåi nedstrøms Helvetesfossen (ST1 – ST7; Figur 24). ST9 ovenfor Helvetesfossen og den nærmeste innsamlingsstasjonen ST1 nedenfor fossen hadde en høy genetisk differensiering ( $F_{ST} = 0,114$ ). Den høyeste  $F_{ST}$ -verdien (0,172) var mellom ST9 og ST6, som ligger lengst fra hverandre.

STRUCTURE-plottet (Figur 24, panel a) viser den genetiske struktureringen med tilordning i henholdsvis 2 og 3 genetiske grupper, mens panel b viser et PCA-plott av det samme datasettet. Fisk fra stasjonene oppstrøms Helvetesfossen grupperer seg for seg selv, med noe overlapp med ST8 i Dalaåi. STB i Dalaåi ligger nært ST8, men på motsatt side av akse 2 enn fisk fra Tokkeåi oppstrøms Helvetesfossen. All fisk innsamlet nedstrøms Helvetesfossen (ST1 – ST7) grupperer seg sammen når en sammenligner med gruppene oppstrøms i Tokkeåi og Dalaåi. Dersom man reduserer påvirkningen fra de to oppstrømsgruppene fordeler fisk fra de nedre stasjonene seg som vist i panel d. Fiskene i de nedre stasjonene (ST1-ST7) hadde mye overlapp og lave  $F_{ST}$ -verdier som skilte innsamlingsstasjonene (panel c), der det er en svak geografisk segregering mellom de øvre (ST1 og ST2) fra de nedre stasjonene (ST6 og ST7). Det synes derfor at tre grupper best beskriver strukturen i materialet.



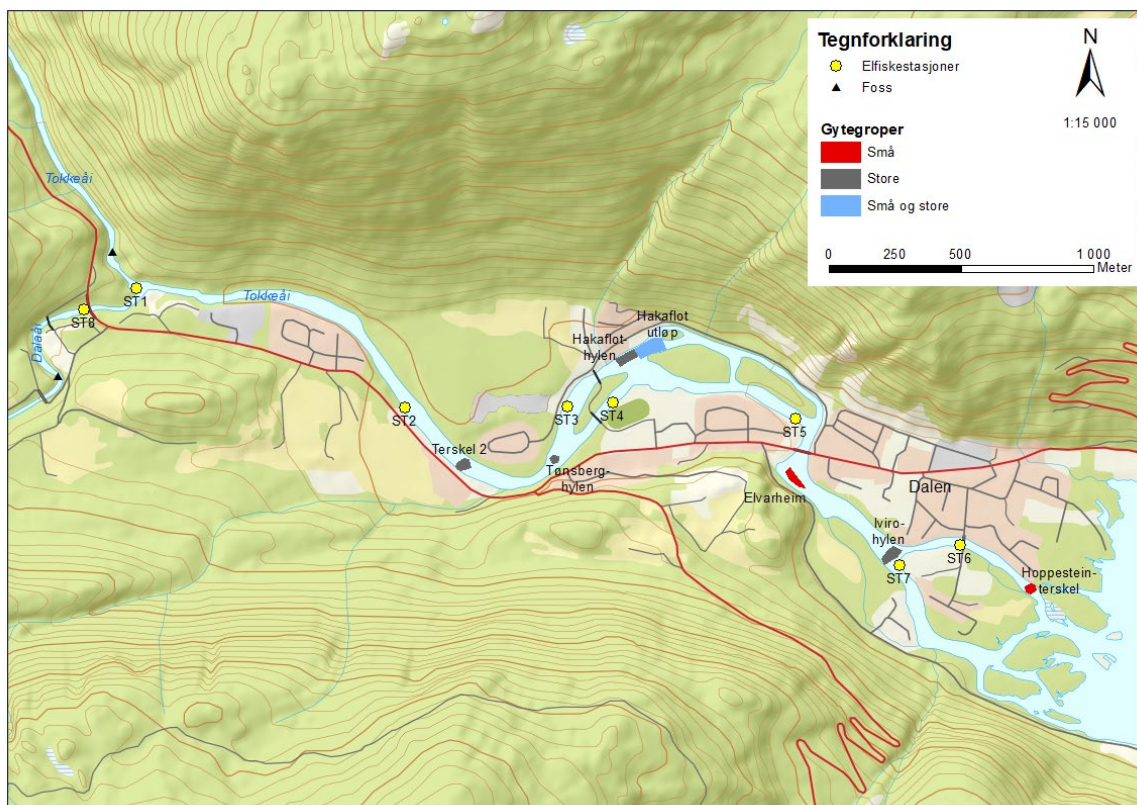
Figur 24 Genetisk struktur blant ungfisk innsamlet på elvikestasjonene, analysert med redusert bidrag fra hver helsøskengruppe. (a) viser en sammenstilling av STRUCTURE-plot for K=2 og K=3; (b) PCA plott av det samme datasettet vist i (a), der ST1-ST7 er plottet i oransje, ST8 og STB i lilla og ST9 i blå farge; (c)  $F_{ST}$ -verdier mellom alle stasjonene for fisk samlet inn i 2020-2022, der blå farge er liten parvis forskjell mellom stasjonene og rød farge er stor forskjell; (d) viser et PCA-plott for kun stasjonene ST1- ST7.

### 3.5 Genetiske undersøkelser av øyerogn og plommeseekyngel fra gytegroper

Det ble hentet ut totalt 421 øyerogn og plommeseekyngel fra 13 markerte store groper (gravd av størørret) og 14 små groper (gravd av små ørret < 40 cm). Den geografiske fordelingen er gitt i Tabell 5. Det ble funnet øyerogn eller plommeseekyngel i nær alle undersøkte groper, men antallet varierte fra fem til 25 individer per grop. Vi fant ikke øyerogn eller plommeseekyngel i de markerte gropene ved Åmøtehylen. Utløpet av Hakaflothyllen var den eneste lokaliteten med overlapp mellom store og små groper hvor vi hentet ut øyerogn eller plommeseekyngel (Figur 25). Koordinater for gytegroperne og ytterligere informasjon er gitt i vedlegg.

Tabell 5 Fordeling av antall gytegroper som ble prøvetatt etter gruppestørrelse og lokalitet. Merk at utløpet av Hakaflothylen var den eneste lokaliteten med både store og små gytegroper.

Grop-størrelse	Lokalitet	Antall groper prøvetatt	Antall prøver per lokalitet	Min. per grop	Maks. per grop
Stor	Terskel 2	4	52	5	16
	Tønsberghylen	1	12		
	Hakaflothylen	4	60	10	24
	Utløp Hakaflothylen	1	17		
	Ivirohylen	3	53	13	25
	<b>Sum store</b>	<b>13</b>	<b>194</b>		
Liten	Utløp Hakaflothylen	3	44	7	21
	Elvarheim	6	98	15	20
	Hoppesteinterskel	5	85	12	23
	<b>Sum små</b>	<b>14</b>	<b>227</b>		



Figur 25 Det ble hentet ut øyerogn og plommeseckkyngel fra store og små gytegroper i de skraverte gyteområdene våren 2022 til genetiske analyser. Den genetiske strukturen ble sammenlignet med strukturen fra ungfiskmaterialet, som ble samlet inn på elffiskestasjonene.

Av de 421 analyserte prøvene fra gytegropene ble genotypingen mislykket for fem individer og disse ble ikke med i de videre analysene. For å redusere effekter av helsøsken i gytegrop-

datasettet ble helsøsken innen samme gytegrøp fjernet. Dette reduserte datasettet fra 416 til 65 individer; hvorav 41 var innsamlet fra store gytegrøper og 24 innsamlet fra små gytegrøper.

Det var ingen genetiske forskjeller mellom avkom fra store eller små gytegrøper (dvs. innsamlet fra henholdsvis antatt storørret og antatt småørret) i STRUCTURE (panel a i Figur 26). PCA-analysen viste også stor overlapp mellom store og små gytegrøper (panel b). PCA-analysen inndelt etter gyteområde (panel c) viste en trend i dataene at gytegrøper som ligger nærme hverandre, uavhengig av stor eller liten, viste større genetisk likhet enn gyteområder lengre fra hverandre, dog med mye variasjon. En tilordning av individer til forhåndsdefinerte grupper (stor eller liten) var derfor ikke mulig.

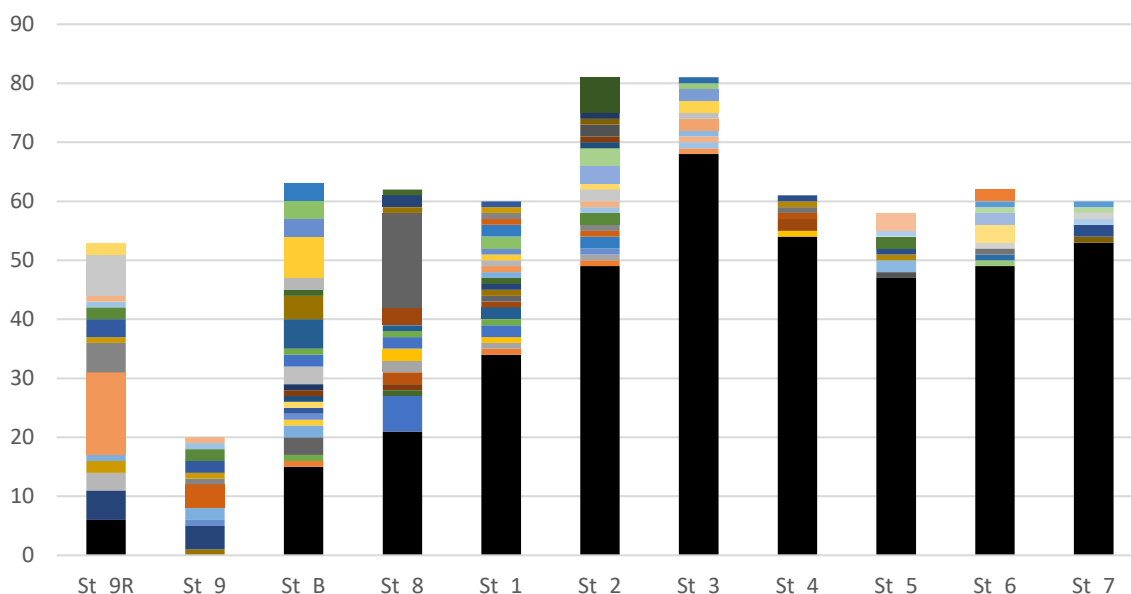
Til slutt sammenlignet vi dataene fra øyerogn og plommeseckkyngel med dataene fra ungfisk (panel d). Øyerogn og plommeseckkyngel fra både små og store gytegrøper plasserte seg midt i den genetiske gruppen *Tokkeåi nedenfor Helvetesfossen*. Den genetiske signaturen fra de to oppstrøms gruppene (*Tokkeåi ovenfor Helvetesfossen* og *Dalaåi*) sammenfaller ikke med signaturen fra noen av gytegrøpene. Det innebærer at signaturen til storørret (gjennom deres avkom) ikke sammenfaller med signaturen til fisk i *Tokkeåi ovenfor Helvetesfossen*.





### 3.6 Fordeling av helsøsken blant ungfiskprøvene

I det samlede ungfiskmaterialet ble det identifisert 467 ulike helsøskengrupper, hvorav 395 kun var representert med ett individ og 81 helsøskengrupper forekom med to eller flere representanter. Det var større slektskap mellom ungfisken i de øverste stasjonene ovenfor Helvetesfossen i Tokkeåi (ST9 og ST9R) og stasjonene i Dalaåi (STB og ST8) sammenliknet med stasjonene i Tokkeåi nedstrøm Helvetesfossen, ved at en mindre andel av helsøskengruppene var representert med kun ett individ. Dette indikerer at det er færre gytefisk i de øvre områdene av Tokkeåi og i Dalaåi enn i Tokkeåi nedenfor Helvetesfossen. I de fleste tilfeller ble helsøsken identifisert innen prøvetakingsstasjon, men i noen tilfeller også mellom stasjoner og da i de fleste tilfeller mellom nærliggende stasjoner (Figur 27).

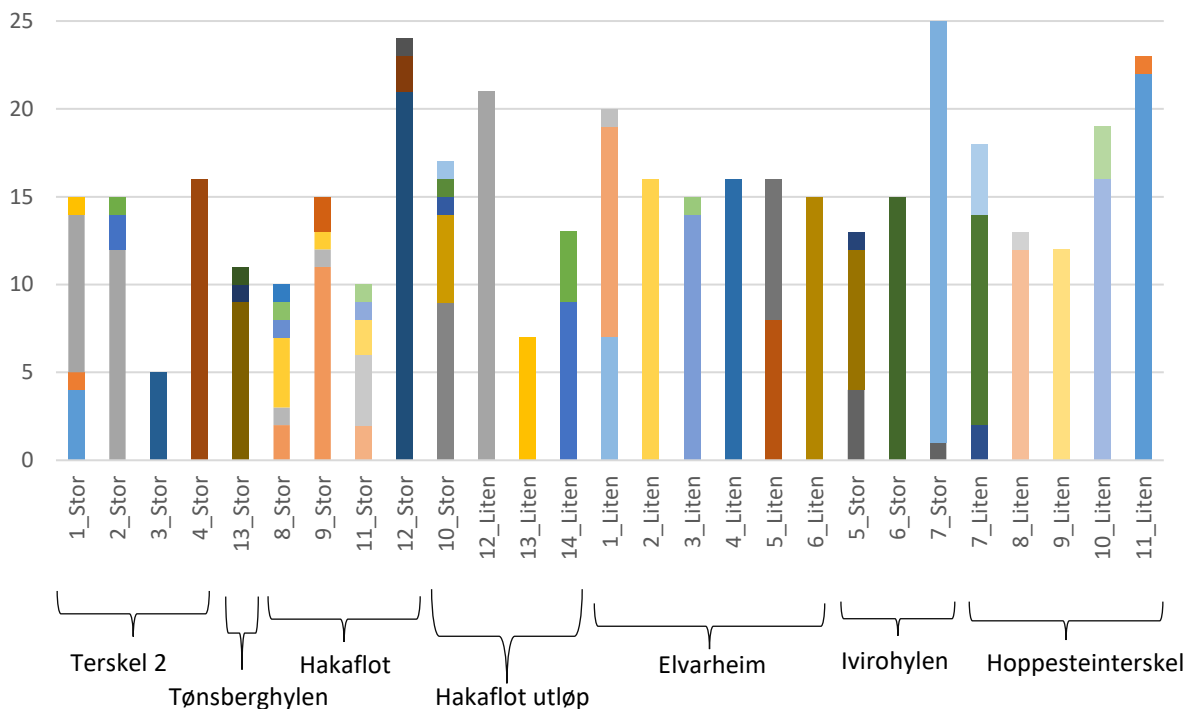


Figur 27 Antall individer i helsøskengrupper blant ungfisk innsamlet ved de ulike stasjonene i Tokkeåi og i Dalaåi. Ulike helsøskengrupper er indikert med ulike farger, unntatt helsøskengrupper som var representert med kun ett individ, disse er slått sammen til én gruppe (svart stolpe). St\_9R tilsvarer ST9\_Ravn.

### 3.7 Fordeling av helsøsken blant prøvene fra gytegrøper

Av de 416 genotypete prøvene av øyerogn og plommeseckkyngel ble totalt 60 ulike helsøskengrupper identifisert. 19 av disse var representert med kun ett individ, mens 41 av helsøskengruppene var representert med mellom to og 24 individer. Av 27 undersøkte gytegrøper var det kun én helsøskengruppe i ni av disse, og i 18 gytegrøper ble det identifisert mellom to og seks ulike helsøskengrupper. Helsøsken ble i hovedsak identifisert innen en gytegrøp, men individer fra fire helsøskengrupper ble identifisert i to ulike gytegrøper. Disse gytegrøpene lå innenfor samme gyteområde; to gytegrøper i område Terskel 2, to gytegrøper i område Hakafloet og to gytegrøper i området Ivirohylen (Figur 28). Resultatene viser at det er mange forskjellige gytefisk som gyter innenfor samme område og delvis også i den samme gytegrøpen, og at den samme gytefisken kan gyte i flere enn én gytegrøp. Fordi det ble identifisert 60 forskjellige helsøskengrupper vet vi at det er minst 60 ulike gytefisk som har bidratt til de 27 ulike gytegrøpene og ved å ta hensyn til

variasjon i antall fra de ulike hel- og halvsøskengruppene kan det beregnes et estimat på effektivt antall gytefisk i dette materialet på 50 (95 % CI: 35-74). Dette er imidlertid ikke et estimat for hele elva, da kun et utvalg gytegrøper ble brukt. Estimater av effektivt antall gytefisk er derfor et underestimert.



Figur 28 Antall individer i helsøskengrupper blant prøver fra gytegrøper i Tokkeåi. Ulike helsøskengrupper er indikert med ulike farger. For de ulike gytegrøpene er det angitt størrelsen på foreldrene (stor eller liten), og grøpene er gruppert geografisk etter gyteområde.

## 4 Diskusjon

### 4.1 Ungfiskovervåking på etablerte stasjoner

Tettheten av rekrutter i Tokkeåi er samlet sett relativt stabil, både for 0+ og eldre ørretunger. Det var ikke noen nevneverdig endring over tid i antall gytegrøper som er registrert i samme tidsperiode. Hvorvidt stabil rekruttering styres av antall gytegrøper eller om overlevelsen av unger, spesielt fra 0+ til eldre unger og derved tettheten av utvandringssklar ørret kan økes, er ikke avklart. Vassdraget er næringsfattig, med få andre arter tilstede.

Tettheten i gjennomsnitt for stasjonene 2-7 i Tokkeåi var høyest i 2016, i 2017 og i 2020 både for 0+ og eldre ørret. Hvorvidt dette kan settes i forbindelse med færre driftsutfall etter 2013, økt vintervannføring fra 2 til 4 m<sup>3</sup>/s fra og med 2016 eller biotopiltak er vanskelig å angi. Det har vært enkelte utfall med rask reduksjon i vannføringen i Tokkeåi nedenfor Lio kraftverk som påvirker stasjonene 1-7. Et utfall 23. september 2020 skyldtes utfall i Byrte, mens det var et annet utfall 26. oktober 2021 i Lio. Det siste utfallet kom etter at feltarbeidet i 2021 var avsluttet. Dersom utfallet i september 2020 hadde medført betydelig dødelighet ville dette speiles i en redusert tetthet av eldre ørretunger i 2021, noe som ikke er tilfelle i vårt materiale. I 2022 var det to utfall, det første 3. august, det andre 11. august, dvs. begge hendelser skjedde før feltarbeidet i 2022 ble gjennomført. Ved begge hendelser i 2022 har imidlertid restvannføringen vært så høy at vandekket areal er blitt lite påvirket. Statistiske analyser viste ingen signifikante forskjeller i *samlet* tetthet over tid i Tokkeåi. Det er stor bakgrunnsvariasjon i tettheter innen stasjoner mellom år. Dette gjør at det må en lang tidsserie til for å påvise eventuelle endringer i beregnede tettheter av 0+ og eldre rekrutter over tid. Det er derimot klare og stabile forskjeller i tettheter av årssunger *mellom* stasjonene i Tokkeåi. Dette mønsteret har holdt seg fra og med 2019 også for eldre rekrutter.

I Dalaåi var det heller ingen signifikante trender. Det er verdt å merke seg at både for 0+ og for eldre ørretunger er det en tendens til økning i tetthet. Dette gjelder både for stasjonen ovenfor og nedenfor foss. Fossen er trolig ikke et absolutt vandringshinder, og oppvandrende ørret kan sannsynligvis forsere på bestemte vannføringer. Det bør her nevnes at Dalaåi skiller seg fra Tokkeåi ved verken å ha utfall eller å være påvirket av driftsvannet fra Lio kraftverk. Dalaåi har permanent lavere vannføring ved at deler av nedbørfeltet er overført, men restvannføringen ellers følger naturlig avrenning.

Det er undersøkt få elver med storørret ovenfor innsjøer som samtidig ikke er sterkt preget av regulering, men Hurdalsvassdraget og Dokkavassdraget før regulering kan benyttes for å sammenlikne. Hurdalsvassdraget er rekrutteringsområdet for storørreten som bruker Hurdalssjøen som næringslokalitet. I perioden 1997-2022 ble det beregnet en gjennomsnittlig tetthet av årssunger på 5,8 ind. (K.I.±2,4) 0+/100 m<sup>2</sup> og 6,6 (K.I.±3,7) eldre/100 m<sup>2</sup> (Brabrand mfl., 2023). Dette vassdraget har flere fiskearter enn Tokkeåi, og elektrofiske gjennomføres over et større tverrsnitt av elva fordi den er liten. Storørret i Randsfjorden gyter i de nedre deler av Dokka elv, og her ble det før regulering av Dokka beregnet en tetthet på 42,1 0+/100 m<sup>2</sup> på egnet lokalitet. Nærmere Randsfjorden der habitatet var mindre egnet og med stor bestand av ørekyt, ble det beregnet en tetthet på 5,2 0+/100 m<sup>2</sup> (Styrvold mfl., 1981). I Vallaråi, en regulert innløpselv til Seljordvatn, varierte estimerte tettheter for 0+ ørret over år fra 14 til 58 per 100 m<sup>2</sup> med et gjennomsnitt på 32 (standardavvik = 29), mens variasjonen for eldre ørret var noe mindre fra 12 til 40 per 100 m<sup>2</sup> med et gjennomsnitt på 25 (s.a. = 18). Disse tetthetene var i samme størrelsesorden som i andre, større og systematisk undersøkte elver i regionen (Heggenes 2023).

Basert på de årene som foreligger på tetthetsberegninger i Tokkeåi (2011-2022, med unntak av 2014 og 2015) er gjennomsnittlig tetthet på ST2-7 beregnet til 28,6 (±6,2) 0+/100 m<sup>2</sup> og 13,6 (±2,4) eldre/100 m<sup>2</sup>. Det er dessuten fravær av endring over tid i tetthet av rekrutter i Tokkeåi, både for 0+ og eldre ørretunger, og nettopp fravær av endring over tid tyder på relativt stabil

rekruttering samlet sett. Dette er heller ikke noen tidstrend i antall gytegroper som er registrert i samme tidsperiode.

Mangel på skjul kan ofte være en begrensende faktor for fisk i regulerte elver og habitatforbedrende tiltak er derfor også utført i andre elver, som f.eks. i Suldalslågen i Rogaland, både i 1992 og 2019. Våren 1992 ble områder av elvebunnen i Suldalslågen maskinelt rensket, dvs. harvet for sand og mose, og uberørte og berørte oppvekstområder ble sammenlignet for tetthet av laks- og ørretunger. Det ble funnet statistisk signifikant høyere tetthet av laksunger, både årsunger (0+) og laksunger  $\geq 1+$  i området der mosen var fjernet (Heggenes & Saltveit, 1997; 2002). For ørret var resultatene mindre entydige, men ved de fleste beregninger ble det funnet høyere tetthet av årsunger (0+) på ikke harvet areal, med unntak av ved et par anledninger. Tettheten av eldre ørret var generelt lav i begge områdene. Her ble det altså dokumentert en positiv effekt av tiltaket, ved direkte sammenligning berørt og ikke berørt område.

Senere, i 2019, ble det på ny satt i gang harving av elvebunnen i Suldalslågen. På områdene som ble rippet ble skjultilgangen i snitt økt med en faktor på 2,5 (vektet skjulverdier fra 4,9 til 12,7) (Pulg mfl., 2022). Ungfisktettheter var dominert av laks og 2-3 ganger høyere på rippet areal sammenlignet med tettheter før rippingen eller på referansearealer. Tetthetene av parr økte i snitt med en faktor på 3,1 til 3,5. Også her ble undersøkelsene på tetthet av ungfisk gjennomført på de områdene som var rippet. Mye av økningen i tetthet skyldtes at fisk flyttet seg til områder som var rippet og som altså hadde bedre skjul. Effekt på den totale rekrutteringen er foreløpig ikke vurdert.

Det finnes lite informasjon om varighet av tiltak som går på mekanisk rensing av substrat for sand og uønsket vegetasjon. I Suldalslågen ble det klart vist at slike tiltak virker siden redusert begroing og mindre sand/grus hadde en positiv effekt på bunndyr og fisk (Bremnes & Saltveit, 1997; Heggenes & Saltveit, 1997; 2002; Johansen & Lindstrøm, 2004). Imidlertid hadde tiltaket begrenset varighet i tid. Det må derfor regnes med å gjenta tiltaket år om annet for å fjerne sand og grus som sedimenterer etter hvert og for å hindre ny tilgroing. Renskede arealer under nivå for minstevannføring grodde raskere til enn arealer som periodisk ble tørrlagt. Det tok 8 år før arealet på permanent vanndekt areal var like tilgrodd som før rensking, mens periodisk tørrlagt areal var like tilgrodd som før rensking først etter 11 år.

## 4.2 Kartlegging av gytegroper og gyteområder

Kartleggingen viste at antallet store groper var relativt stabilt over tid, at storørret i hovedsak bruker øvre deler av elva opp mot Helveteshylen, og at mindre fisk gyter i nedre strekninger av elva. Antallet store groper varierte mellom 43 (2021) og 55 (2022). I år med høy vannføring, som medførte hydraulisk skuring og perioder med dårlig sikt, var estimatene naturlig nok mer usikre.

De samme områdene brukes hvert år av stor gytefisk. De viktigste gyteområdene for storørret synes å være i øvre del av Tokkeåi fra Hakaflothyllen og opp til Åmøtehylen. Åmøtehylen, Terskel 2, Huvestadhylen og Hakaflothyllen ble brukt i alle år, mens andre områder har variert noe. I 2012, 2013 og 2017 ble Geishyl benyttet, mens det fra 2017 har vært et større innslag av stor gytefisk i de nedre lokalitetene Ivrohylen og Asiahylen. Stor gytefisk søker til utløpet av større kulper, med grovere substrat og noe høyere vannhastighet. Observasjonene i 2022 med et estimert antall større gytefelt/-groper på 55, var høyere enn i tidligere undersøkelsesår mht. omfang av gyting av storørret (40-50 store gytegroper). Større gytegroper ble funnet på de samme deler av Tokkeåi i perioden 2020-2022, og dette samsvarer med dokumentert viktige gyteområder for storørret i tidligere år. I områder med gytefelt, ofte ned mot terskelutløp (Asiahylen, Ivrohylen, Hakaflothyllen og Geishyl), lar enkeltgroper seg ikke sikkert identifisere. I slike områder må det gjennomføres undersøkelser flere ganger i løpet av selve gytetiden for å få et mål på antall og størrelse på aktive gytefisk, særlig i området ved Asiahylen.

Mellom Ivirohylen og Hakaflothylen synes det være lite gyteaktivitet fra større ørret. Hakaflot har gytefelt på gunstig gytesubstrat mot utløpene. Lengre oppstrøms i Hakaflot er substratet grovere og mer oppbrutt, og dermed er enkeltgroper vanskelig å identifisere. Gyteaktivitet synes størst på nordøstsiden. Omfanget av gyteaktivitet i slike gytefelt lar seg vanskelig kvantifisere presist uten direkte observasjoner gjennom gyteperioden. Systematiske observasjoner og tellinger flere ganger i løpet av selve gytetiden kan gi mer presise data.

Hovedtyngden av små gytefisk ble funnet i de nedre delene av Tokkeåi. Området rundt Buøy (Hoppesteinterskelen, Ivirohylen og Asiahylen) og ved Elvarheim har finere substrat og var mye brukt. Ellers ble små gytefisk observert i områder med fint substrat i Hakaflothylen og utløpet av Huvestadhylen, men i liten grad lengre oppstrøms. På grunn av mengden små gytefisk kan flere av disse områdene karakteriseres som gytefelt heller enn enkeltgroper. Ved Tokkeåis utløp i Bandak er det stedvis betydelig gyteaktivitet. Ved Buøy (vestlige løp) er det også betydelig gyteaktivitet, men flekkete bunn og naturlig hydraulikk vanskeliggjør sikre observasjoner av gytegroper. Her vanskeliggjør også tidligere harving identifisering av gytegroper.

### 4.3 Genetiske undersøkelser av ungfisk og plommeseekyngel

Undersøkelsene av genetik hos det geografisk representative utvalget av ungfisk fra elfiskestasjonene og det målrettede utvalget av øyerogn og plommeseekyngel fra gytegroper med kjente foreldre, kan oppsummeres som følger:

- Det var tre genetiske grupper basert på ungfiskmaterialet fra elfiskestasjonene: 1) Tokkeåi oppstrøms Helvetesfossen, 2) Dalaåi og 3) Tokkeåi nedstrøms Helvetesfossen
- Det er begrenset genflyt over Helvetesfossen. Genflyt skjer hovedsakelig i nedstrøms retning, mens det er ingen eller svært begrenset genflyt oppstrøms. Fossen i Dalaåi er trolig et delvis vandringshinder med større nedstrøms genflyt enn oppstrøms genflyt.
- Det var svært små genetiske forskjeller mellom avkom av storørret og små ørret, basert på analyser av øyerogn og plommeseekyngel fra gytegroper. Øyerogn og plommeseekyngel grupperte ikke genetisk til de *a priori* definerte foreldrefenotypene (stor eller liten).
- Avkom (øyerogn og plommeseekyngel) fra både storørret og små ørret viste genetisk likhet med gruppen fra Tokkeåi nedstrøms Helvetesfossen, og ingen likhet med gruppen fra Tokkeåi ovenfor Helvetesfossen og Dalaåi ovenfor det delvise vandringshindret.
- Det er, basert på dette materialet, ingen indikasjoner på at storørret nå utgjør en egen bestand i Tokkeåi. Den genetiske signaturen til storørret (gjennom deres avkom) sammenfaller ikke med signaturen til fisk i Tokkeåi ovenfor Helvetesfossen. Den mest nærliggende tolkningen er derfor at forskjellen i voksenstørrelser mellom liten ørret og storørret skyldes fenotypisk plastisitet og ikke genetisk isolasjon og tilpasning.

Det presiseres at denne analysen kun omfattet ørret i Tokkeåi. Det ble ikke inkludert noen andre bestander i analysen som ut-grupper. Det er derfor ikke foretatt noen vurdering av ørretbestandens genetiske struktur sammenlignet med ørretbestander i andre vassdrag.

#### 4.3.1 Tre genetiske grupper og liten grad av genetisk struktur for fisk fanget inn nedstrøms Helvetesfossen

De tre genetiske gruppene i materialet var i stor grad knyttet til geografi og vandringshindre, der Dalaåi dannet én gruppe og Tokkeåi oppstrøms Helvetesfossen en annen. Begge var forskjellig fra Tokkeåi nedstrøms Helvetesfossen.

At vandringshindre medfører redusert genflyt, som fører til ulike allelfrekvenser på hver side av et hinder, har blitt dokumentert i flere studier (Bernaś mfl., 2021; Hindar mfl., 1991; Holsinger mfl., 2009; Sandlund mfl., 2014; VanLeeuwen mfl., 2018). Bestander ovenfor vandringshindre kan være mer utsatt for genetiske flaskehalseffekter som tilfeldig genetisk drift og økt innavl

(Vøllestad mfl., 2012). Dette er faktorer som gir lavere genetisk variasjon sammenlignet med delbestander som er større og som har høyere grad av innvandring (Couvet 2002; Hindar mfl., 1991). Fysisk sett er det lettere for fisk å forflytte seg ned fossefall og strykstrekninger enn oppstrøms, men tendensen til nedvandring motvirkes av at individer i bestanden forblir i sitt oppvekstområde (González-Ferreras mfl., 2022). Effekten av nedvandringen kan føre til nedstrøms genflyt hvis migrantene reproduserer nedenfor vandringshinderet.

Det var mindre genetiske forskjeller mellom fisk oppstrøms og nedstrøms fossen i Dalaåi enn mellom fisk oppstrøms og nedstrøms Helvetesfossen i Tokkeåi.  $F_{ST}$ -verdien mellom stasjonene på 0,009 viser at det er høy sannsynlighet for genflyt i begge retninger over fossen, da det ikke kreves mange effektive migranter per generasjon for å jevne ut genetiske forskjeller (Mills & Allendorf, 1996). Dette viser at fossen trolig kun er et delvis vandringshinder.

### 4.3.2 Liten grad av genetisk forskjell mellom store og små gytegrøper

Øyerogn og plommeseekyngel fra de store og de små gytegrøpene hadde overlappende genetisk struktur, og det var ikke mulig å tilordne et individ til stor eller liten gytegrøp (store eller små foreldre) basert på individets genetiske profil. Det var imidlertid en tendens til at storørret gyter lengre oppstrøms enn mindre ørret.

Det kan være flere grunner til genetisk overlapp mellom avkom av store og små foreldre. Selv om ørreten i stor grad søker tilbake til sin egen fødeelv er den prisgitt det tilgjengelige gytehabitatet (Jonsson, 1989). En liten kjønnsmoden fisk vil søke mer finkornet gytegrus enn en stor fisk, og både preferanser for gytesubstrat og evnen til å grave kan endre seg i løpet av livet. Kartlegging av gytegrøper viser mer finkornet grus ned mot utløpet. En konsekvens kan være at små fisk i større grad gyter i de nedre partiene av elva, mens større ørret søker seg lengre oppstrøms der substratet er grovere og tettheten av gytefisk er lavere.

### 4.3.3 Avkom av både store og små gytefisk grupperer seg sammen med gruppa *Tokkeåi nedstrøms Helvetesfossen*

Ved å sammenligne den genetiske profilen til avkom av både store og små gytefisk med den genetiske profilen i ungfiskmaterialet kunne vi undersøke hvilken genetisk gruppe de lignet mest på. Avkom av både store og små ørret grupperte seg med gruppen *Tokkeåi nedstrøms Helvetesfossen*. Det var ingen likhet med gruppen i *Tokkeåi ovenfor Helvetesfossen* eller med *Dalaåi*. Dette viser at det ikke er tilstrekkelig genetisk strukturering til å kalle storørret en egen genetisk delbestand i Tokkeåi.

Utover hovedspørsmålet omkring genetisk struktur og hvorvidt det finnes en egen delbestand av storørret i Tokkeåi hadde vi også mulighet til å studere slektskap mellom individer innen og mellom stasjoner. Dette ble brukt til å få bedre kontroll på representativiteten i ungfiskmaterialet og for å identifisere familiesammensetningen i gytegrøpene. Identifiseringen av hel- og halvsøsken kan også brukes til å estimere effektivt antall gytefisk (Wang 2009). Enkelt forklart vil en stikkprøve fra en gyteårsklasse med en stor andel hel- og halvsøsken og ubeslektede individer være et resultat av få gytefisk, men dersom det er mange gytefisk vil sannsynligheten for å ta prøver av hel- og halvsøsken være liten. Denne metodikken er grundig utprøvd av Wacker mfl., (2022) og implementert som en overvåkningsmetode av laks i Vossovassdraget (Barlaup mfl., 2022). Fordi denne metoden tar utgangspunkt i prøver fra enkelte gyteårsklasser ble ungfiskmaterialet i dette prosjektet vurdert å være for lite for å kunne gi pålitelige estimater av effektivt antall gytefisk. Vi vil imidlertid anbefale denne metoden til fremtidig overvåkning av gytebestanden og at det utarbeides en prøvetakingsplan for dette.

En tidligere undersøkelse viste at det var en klar genetisk strukturering mellom ørret i Tokkeåi og andre gytebekker og gyteområder i strandsonen i Bandak (Kraabøl mfl., 2015). Det var en

mye svakere genetisk strukturering innad i Tokkeåi, der storørret skilte seg fra annen ørret på deltaflaten. Det var større likhet mellom storørret og annen ørret i Tokkeåi enn mellom Tokkeåi og de andre lokalitetene. Denne struktureringen var i utgangspunktet svak og basert på eldre metoder med lavere oppløsning. I tillegg bør det nevnes at analysene av storørret den gang (Kraabøl mfl., 2015) var basert på vevsprøver fra storørret som ville kunne ha større tilfeldig variasjon grunnet begrenset utvalgsstørrelse. Etersom utvalget besto av storørret fra hele Bandak, inkludert Tokkeåi, kan det også ha inkludert enkeltindivider som opprinnelig kom fra andre lokaliteter. I en variansbasert  $F_{ST}$  analyse kan det gjøre utslag. Sett i sammenheng indikerer disse to undersøkelsene at storørret i Bandak i all hovedsak kommer fra Tokkeåi, men kan ha et svakt innslag av fisk fra andre gytebestander i Bandak.

#### 4.4 Økologiske faktorer av betydning for forekomsten av storørret

Oppdraget søkte svar på å kvantifisere andelen ørretunger fra Tokkeåi som tilhører *delbestand storørret*. Våre analyser viser at dette spørsmålet ikke lar seg besvare da det ikke er tilstrekkelig genetisk strukturering til å kalle storørret en egen genetisk bestand. Store individer er imidlertid viktig for den totale produksjonen av ørretunger i Tokkeåi. Tokkeåi mellom Huvestadhylen og Helvetesfossen er karakterisert av grovere substrat og høyere vannhastighet enn de nedre strekningene av elva. Det er især store individer som har evne til å gyte på de øvre delene. Det er gode oppvekstarealer for unger i denne delen av elva, men ST2 har jevnt over lave tettheter av årsunger og eldre unger. Bevaring av store individer som har evne til å gyte i den øvre delen av elva vil derfor bidra til å opprettholde produksjon av ørret for elvesystemet som helhet.

En nøkkelfaktor i å bevare en regulær forekomst av store individer i bestanden er tilgang til små byttefisk ute i næringslokaliteten. Bandak er en stor, dyp og næringsfattig innsjø med lav produksjon både av de pelagiske byttefiskartene sik og røye og de mer strandnære artene ørret, niøye og trepigget stingsild. Veksten hos storørret i Bandak er typisk for type B-bestander som kjennetegnes ved utholdende vekst (Museth mfl., 2018). Vekstmønsteret står i kontrast til type A-bestander, som viser et tydelig vekstomslag til rask vekst ved overgang til fiskediett i næringslokaliteten. Særlig viktig synes mengden og typen byttefisk i tilgjengelig størrelse være for ørret som nylig har utvandret fra elva. I de relativt sett rikere næringslokalitetene Mjøsa, Randsfjorden og Hurdalssjøen finnes et større utvalg byttefisk, hvorav flere arter ikke oppnår store maksimalstørrelser (krøkle, lagesild og mort). I disse næringslokalitetene vil en større andel av nylig utvandrede ørret kunne slå over på fiskediett på et tidligere tidspunkt fordi mangfoldet og størrelsesfordelingen av byttefisk er større.

Næringsgrunnlaget ute i Bandak ble ikke undersøkt i denne rapporten, men Johnsen mfl. (2012) og Brabrand mfl. (2018) foretok fiskebiologiske undersøkelser av fiskesamfunnet i Bandak. Basert på diettundersøkelser av ørret dominerte overflateinsekter og insektlarver dietten i strandsona og i deltaområdet (Johnsen mfl., 2012). Det var et større innslag av stingsild hos ørret fanget i strandsonen (6 %) enn i deltaområdet (3 %), og for ørret fanget i deltaområdet bestod dietten i noen grad av niøye (7 %). Dietten til ørret fanget på dypet var dominert av fisk (57 %) og insekter (29 %). Ørret og røye var de dominerende artene fisk som kunne identifiseres i mageprøvene, men sik er trolig viktigste byttefiskart for storørret (Johnsen mfl., 2012). Sik og ørret dominerte prøvegarnfangstene i Bandak, med en stor andel ørret i intervallet 15-25 cm i de frie vannmassene som i all hovedsak beitet zooplankton og overflateinsekter. Sikbestanden er imidlertid storvokst i Bandak og det ble omtrent ikke fanget sik mindre enn 20 cm (Johnsen mfl., 2012). Undersøkelser av byttefiskstørrelse hos fiskespisende ørret i Femunden viste at fisk i intervallet 5 – 20 cm var helt dominerende i dietten (Sandlund m.fl. 2012).

Johnsen mfl. (2012) og Brabrand mfl. (2018) analyserte vekstmønster hos ørret fanget i Bandak. Veksten til ørret fanget under prøvefisket i Bandak var generelt dårlig, men med betydelig individuell variasjon (Johnsen mfl., 2012). Johnsen mfl. (2012) fant at ørreten fra prøvefiskefangstene typisk nådde 30 cm etter 8 år, og resultatene til Brabrand mfl. (2018) viser det samme mønsteret. Andelen individer av ørretbestanden i lengdeintervallet 15 – 35 cm er trolig for tett i



forhold til næringsgrunnlaget (Johnsen mfl., 2012). Ørreten hadde god kondisjon ved lengder på 10-15 cm, men den falt fram til fisken var i underkant av 35 cm. Etter dette økte kondisjonsfaktoren kraftig med økende lengde, noe som indikerer at ørreten i større grad da går over til fiskediett. Manglende byttefisk i egnet størrelsesintervall kan derfor medvirke til at en lav andel ørret slår over på fiskediett i Bandak og Vestvanna, trolig fordi ørreten må oppnå høy alder før den effektivt kan begynne å beite på byttefisk. Ørretens overlevelse fram til den oppnår tilstrekkelig størrelse til å slå over på fiskediett kan derfor antas å være en begrensende faktor for forekomsten av storvokste individer.

Johnsen mfl. (2012) tilbakeberegnet også lengden for 14 større ørret (60 cm og større) som ble fanget ved hjelp av andre metoder i Bandak og Tokkeåi i samme tidsperiode. Veksten til den storvokste gruppen følger veksten til annen ørret fram til cirka 6 års alder, for deretter å vokse raskere. Begge gruppene hadde årlig tilvekst på cirka 40 millimeter de første 4 årene. Etter det fjerde året falt tilveksten til ørret fanget under prøvofisken til 30 millimeter per år, mens den storvokste gruppen opprettholdt høyere tilvekst, dog med stor individuell variasjon (Johnsen mfl., 2012). Ved 10 års alder varierte lengden til storvokst ørret fra 31 til 61 cm. Kjønnsmodningen skjer også relativt sent. Kun én av 4 hunnfisk i aldersgruppen 7 og 8 år var kjønnsmodne, og kun 20% av hanner og hunner i lengdeklassen 20 - 40 cm var kjønnsmodne. For ørret større enn 40 centimeter fanget i prøvofisken var 7 av 8 individer modne, og den siste trolig kjønnsmoden men ikke aktivt gytende for sesongen (Johnsen mfl., 2012). Vekstkurvene fra prøvofisken rapportert i Johnsen mfl. (2012) sammenfaller i stor grad med de som ble funnet i 1911-1913 (Huitfeldt-Kaas 1927); riktignok er det sistnevnte materialet basert på få fisk (n = 4 ørret mindre ørret og n = 2 storørret) og må derfor tolkes med forsiktighet.

Selv om vi ikke har data på modnings- og gyteforløpet til storørret tyder resultatene fra Johnsen mfl. (2012) på at storvokst ørret (> 60 cm) kjønnsmodnes før den oppnår stor størrelse og betegnes *storørret*. Man kan imidlertid ikke forutsi om små gytefisk senere vil bli store, da dette avhenger individets overlevelse i næringslokaliteten og overgang til fiskediett. Små gytefisk kan derfor ha potensiale til å bli store senere i livet. Videre gyter både små og store fisk i de nedre delene av Tokkeåi, der det finnes både grovkornet og finkornet substrat innenfor korte avstander. Dette er trolig en viktig mekanisme som kan hindre en genetisk nedfelt økotypedifferensiering blant ørret i Tokkeåi. Investering i reproduksjon (gonader og tidsforbruk) i stedet for vekst vil også bidra til en langsom vekst og at relativt sett få individer blir storvokste før kjønnsmodning og førstegangs gyting. Det vil derfor trolig ikke være noe stort potensial for at storørret dominerer gytebestanden i Tokkeåi, all den tid det er lite tilgjengelig byttefisk i intervallet 5 – 20 cm og at fiske medfører uttak av voksende og store individer (Brabrand mfl., 2018).

Når det ikke finnes tydelig genetisk strukturering mellom avkom av storørret og mindre ørret vil derfor tiltak som bedrer den generelle næringstilgangen i Bandak og begrenser uttak av store individer være avgjørende for forekomsten av store individer i bestanden. Johnsen mfl. (2012) og Brabrand mfl. (2018) konkluderte med at hardere beskatning av siken i Bandak kunne gi positive effekter både på sikbestandens kvalitet og for ørretens tilgang på småsik. Videre konkluderte de med at tiltakene for å bedre forholdene for storørret bør vurderes nøye da det er en fare for å øke den generelle rekrutteringen av ørret i forhold til næringsgrunnlaget, og at tiltak bør rettes inn mot å bedre næringsforholdene for ørret generelt dersom det ikke finnes noen distinkt storørrestamme. Det synes påfallende at nettopp tilgangen på byttefisk i egnet størrelse er en begrensende faktor for forekomsten av storørret, som også er erfaringen fra andre type B-bestander (Derivo mfl., 1996; Museth mfl., 2018).

## 5 Konklusjon

Det har vært knyttet usikkerhet til hvorvidt storørreten som gyter i Tokkeåi er en egen bestand, eller om størrelsen er et resultat av fenotypisk plastisitet. Analysene som er gjennomført her fant ikke tilstrekkelig genetisk strukturering til å kalle storørret en egen genetisk delbestand i Tokkeåi. At noen individer blir store fiskepisere mens andre ikke oppnår samme størrelse, enten som elvestasjonære individer eller som utvandrere til Bandak som aldri slår over på fiskediett eller overlever til nødvendig størrelse, skyldes trolig den store fenotypiske plastisiteten hos ørret. At noen individer *kan* bli store viser imidlertid at bestanden som helhet har potensial til å produsere store individer kjent som storørret.

Den samlede tettheten av ungfisk synes relativt stabil i perioden siden 2011, og antallet store gytegroper har variert i den samme perioden mellom 43 og 55. Tidligere undersøkelser gjort i Bandak viser at ørretbestanden allerede er tett i forhold til næringsgrunnlaget. I det videre anbefales derfor vurderinger rundt forbedring av næringstilgangen for ørret i Bandak og en vurdering av beskatningen av ørretbestanden som helhet.

## 6 Referanser

- Andersson, A., Jansson, E., Wennerström, L., Chiriboga, F., Arnyasi, M., Kent, M. P., Ryman, N., & Laikre, L. 2017. Complex genetic diversity patterns of cryptic, sympatric brown trout (*Salmo trutta*) populations in tiny mountain lakes. *Conservation Genetics* 18: 1213– 1227.
- Andersson, A., Karlsson, S., Ryman, N. & Laikre, L. 2022. Monitoring genetic diversity with new indicators applied to an alpine freshwater top predator. *Molecular Ecology* 31: 6422-6439.
- Barlaup, B.J., Lura, H., Saegrov, H. & Sundt, R.C. 1994. Inter-specific and intra-specific variability in female salmonid spawning behavior. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 72: 636-642.
- Barlaup, B. T., Hanssen, E. M., Kambestad, M., Normann, E., Espedal, E. O., Wiers, T., Skoglund, H., Karlsson, S., Wacker, S., Diserud, O. H., Gabrielsen, S-E., Skår, B., Vollset, K., Haraldstad, T., Stöger, E., Helle, T. M., Landro, Y., Pulg, U., Lennox, R., Nilsen, C. I., Postler, C., Lehmann, G. B., Åtland, Å., Stenberg, S. K., Velle, G., Isaksen, T. E., Mahlum, S. K., Furnes, H., Borge, A., Borge, A., Sandal, I., Stranzl, S. F., Hoelting, K., Henden, G. O., Lo, H. & Bjørn, B. 2022. Redningsaksjon for Vossolaksen 2010-2020 -status per 2021. NORCE Norwegian Research Centre 2022 LFI - Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske 426
- Bernaś, R., Wąs-Barcz, A., Arnyasi, M., Dębowski, P., Radtke, G., Poćwierz-Kotus, A. & Berrebi, P. 2021. Evidence of unidirectional gene flow in a fragmented population of *Salmo trutta* L. *Scientific Reports* 11: 23417.
- Bernatchez, L. 2001. The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) inferred from phylogenetic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution* 55: 351-379.
- Bohlin, T., Hamrin, S., Heggberget, T.G., Rasmussen, G. & Saltveit, S.J. 1989. Electrofishing Theory and practice with special emphasis on salmonids. *Hydrobiologia* 173: 9-43. <https://doi.org/10.1007/BF00008596>
- Brabrand, Å. Olstad, K., Saltveit, S.J., Pavels, H., Dokk, J.G. & Johnsen, S.I. 2018. Fiskebiologisk undersøkelse av Bandak, Telemark. Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo, Rapport nr. 72. <https://www.nhm.uio.no/forskning/ressurser/publikasjoner/nhm-rapporter/nhm-rapport-074-2018.pdf>
- Brabrand, Å., Bremnes, T., Pavels, H. & Saltveit, S. J. 2023. Tetthet av ungfisk i Hurdalselva, Gjødingelva og Hegga i Hurdal kommune i 1997-2022. Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo. Rapport nr. 115
- Bremnes, T. & Saltveit, S.J. 1997. Effekter av mose på bunndyr i Suldalslågen. Rapp. Lakseforsterkingsprosjektet, 30. <https://publikasjoner.nve.no/lakseforsterkingsprosjektet/1998/rapport49.pdf>
- Couvet, D. 2002. Deleterious effects of restricted gene flow in fragmented populations. *Conservation Biology* 16: 369-376.
- Dervo, B., Taugbøl, T. & Skurdal, J., 1996. Storørret i Norge. Status, trusler og erfaringer med dagens forvaltning. Østlandsforskning Rapport 10.
- Elliott, J.M., 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford University Press.
- Ferguson, A., Reed, T.E., Cross, T.F., McGinnity, P. & Prodöhl, P.A. 2019. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment. *Journal of Fish Biology*, 95(3): 692-718.
- González-Ferreras, A.M., Leal, S., Barquín, J. & Almodóvar, A. 2022. Patterns of genetic diversity of brown trout in a northern Spanish catchment linked to structural connectivity. *Aquatic Sciences* 84: 48.
- Heggenes J., & Saltveit S. J. 1997. Effekt av mose på fisk i Suldalslågen. Lakseforsterkningsprosjekt i Suldalslågen Fase 2. LFI Zoologisk museum Universitet i Oslo. Rapport nr. 39. [https://urn.nb.no/URN:NBN:no-nb\\_digibok\\_2008121504027](https://urn.nb.no/URN:NBN:no-nb_digibok_2008121504027)

- Heggenes, J., & Saltveit, S. J. 2002. Effect of aquatic mosses on juvenile fish density and habitat use in the regulated River Suldalslågen, western Norway. *River Research and Applications*, 18(3), 249- 264 <https://doi.org/10.1002/rra.668>
- Heggenes, J., Sageie, J. & Kristiansen, J. 2009. Rehabilitering av elvehabitat i Tokkeåi, Dalen i Telemark - Tilstand og tiltak. Høgskolen i Telemark. Rapport 2/2009.
- Heggenes, J., Fjeldheim, P.T. & Brattestå, K. 2016. Gytegroppregistreringer i Tokkeåi høsten 2015 HSN Skrift. Høgskolen i Sørøst Norge, Bø.
- Heggenes, J., Fjeldheim, P.T. & Brattestå, K. 2017 Gytegroppregistreringer i Tokkeåi høsten 2016. HSN Skrift, Høgskolen i Sørøst Norge, Kongsberg
- Heggenes, J., Karlson, T. & Brattestå, K. 2018 Gytegroppregistreringer i Tokkeåi høsten 2017. HSN Skrift, Høgskolen i Sørøst Norge, Bø.
- Heggenes, J., Schartum, E., Rolseth, K. & Brattestå, K. 2020. Gytegroppregistreringer i Tokkeåi høsten 2019. USN Skrift, Universitetet i Sørøst Norge, Bø.
- Heggenes, J., Schartum, E., Rolseth, K. & Brattestå, K. 2021. Gytegroppregistreringer i Tokkeåi høsten 2020. USN Skrift, Universitetet i Sørøst Norge, Bø.
- Heggenes, J., Schartum, E., Stickler, M., Rolseth, K. & Brattestå, K. 2022. Gytegroppregistreringer i Tokkeåi høsten 2021. USN Skrift, Universitetet i Sørøst Norge, Bø.
- Heggenes, J. 2023. Elektrofiske og ungfiskundersøkelser i Vallaråi og Kivleåi høst 2020-2022. USN Skrift 116, Universitetet i Sørøst-Norge, Bø.
- Hindar, K., Jonsson, B., Ryman, N. & Ståhl, G. 1991. Genetic relationships among landlocked, resident, and anadromous Brown Trout, *Salmo trutta* L. *Heredity* 66: 83-91.
- Hindar, K. 1992. Genetisk diversitet hos storørret (*Salmo trutta* L.). I Taugbøl, T., Skurdal, J. & Nyberg, P. Nordisk seminar om forvaltning av storørret. DN-rapport 1992-4: 24-31.
- Holsinger, K.E. & Weir, B.S. 2009. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting FST. *Nature Reviews Genetics* 10: 639-650.
- Huitfeldt-Kaas, H. 1927. Studier over aldersforholde og veksttyper hos norske ferskvannsfisker. Nationaltrykkeriet, Oslo.
- Johansen, S.W. og Lindstrøm, E-A. 2004. Suldalslågen. Begreingsundersøkelser i forbindelse med nytt prøvereglement og kalkingsovervåkning i perioden 1998 – 2003. Sluttrapport. Suldalslågen Miljørapport 46.
- Johnsen, S. I., Kraabøl, M., Brabrand, Å. Saltveit, S. J., Dokk, J. G. & Pavels, H. 2012. Fiskebiologiske undersøkelser i Bandak og Tokkeåi 2011. NINA Rapport 862. <http://hdl.handle.net/11250/2385629>
- Jombart, T. 2008. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24: 1403-1405.
- Jones, O.R. & Wang, J. 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multi-locus genotype data. *Molecular Ecology Resources* 10: 551-5.
- Jonsson, B. 1989. Life history and habitat use of Norwegian brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwater Biology* 21: 71-86.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 1993. Partial migration- niche shift versus sexual-maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3: 348-365.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'connell, M.F. & Mortensen, E., 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of freshwater fish* 12: 1-59.
- Kraabøl, M., Brabrand, Å, Bremnes, T., Heggenes, J., Johnsen, S. I., Pavels, H. & Saltveit, S. J. 2015. Ferskvannsbioologiske undersøkelser i Tokkeåi. Sluttrapport for perioden 2010-2013 - NINA Rapport 1050. <http://hdl.handle.net/11250/2643118>

- Kraabøl, M. & Gregersen, F. 2016. Fiskebiologiske undersøkelser i Tokkeåi og Dalaåi ovenfor antatt vandringshinder for storørret, Multiconsult rapport 129247-RIM-RAP-001 <https://webfileservice.nve.no/API/PublishedFiles/Download/200703195/2048286>
- Krieger, N. 2012. Who and what is a "population"? historical debates, current controversies, and implications for understanding "population health" and rectifying health inequities. *The Milbank Quarterly* 90: 634-681.
- Korman, J., Decker, A.S., Mossop, B. & Hagen, J. 2010. Comparison of electrofishing and snorkeling mark-recapture estimation of detection probability and abundance of juvenile steelhead in a medium-sized river. *North American Journal of Fisheries Management* 30: 1280-1302.
- Larkin, P. 1972. The stock concept and management of Pacific salmon. The stock concept in Pacific salmon. University of British Columbia, HR MacMillan Lectures in Fisheries, Vancouver: 11-15.
- Louhi, P., Maki-Petays, A. & Erkinaro, J. 2008. Spawning habitat of Atlantic salmon and brown trout: General criteria and intragravel factors. *River Research and Applications* 24: 330-339.
- Mills, L.S. & Allendorf, F.W. 1996. The one-migrant-per-generation rule in conservation and management. *Conservation Biology* 10: 1509-1518.
- Museth, J., Dervo, B., Brabrand, Å., Heggenes, J., Karlsson, S. & Kraabøl, M. 2018. Storørret i Norge. Definisjon, status, påvirkningsfaktorer og kunnskapsbehov. NINA Rapport 1498. Norsk institutt for naturforskning.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 70: 3321-3323.
- Olsen, E.M. & Vøllestad, L.A. 2001. Within-stream variation in early life-history traits in brown trout. *Journal of Fish Biology* 59: 1579-1588.
- Rodríguez-Ramilo, S.T. & Wang, J. 2012. The effect of close relatives on unsupervised Bayesian clustering algorithms in population genetic structure analysis. *Molecular Ecology Resources* 12: 873-884.
- Pedley, G. 2018. Salmonid redd identification - Advisory document. Advisory document (ed. T.W.T. Trust), The Wild Trout Trust.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. & Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- Pulg U., Olsen E. E., Stranzl, S. & Postler, C. 2018. Kartlegging av gyte- og oppvekstområder for storaure i Tokkeåi i Telemark 2015 – 2017. LFI-rapport 307, Uni Research Miljø LFI, Bergen.
- Pulg, U., Espedal, E.O., Popp, J., Postler, C., Stranzl, S. 2022. Overvåking av ripping i Suldalslågen 2021, LFI Rapport nr. 447.
- Quinn, T.P. & Tallman, R.F. 1987. Seasonal environmental predictability and homing in riverine fishes. *Environmental Biology of Fishes* 18: 155–159. <https://doi.org/10.1007/BF00002604>
- Ryman, N., Allendorf, F. W., & Ståhl, G. 1979. Reproductive isolation with little genetic divergence in sympatric populations of brown trout (*Salmo trutta*). *Genetics* 92(1): 247–262.
- Saha, A., Andersson, A., Kurland, S., Keehnen, N. P. L., Kutschera, V. E., Ekman, D., Karlsson, S., Kardos, M., Hössjer, O., Ståhl, G., Allendorf, F. W., Ryman, N., & Laikre, L. 2022. Whole-genome resequencing confirms reproductive isolation between sympatric demes of brown trout (*Salmo trutta*) detected with allozymes. *Molecular Ecology*, 31: 498–511.
- Sandlund, O.T., Museth, J., Næsje, T.F., Qvenild, T., Saksgård, R. & Ugedal, O. 2012. Storauren i Femund og Isteren. Utvikling i bestandene over de siste 30 år. NINA Rapport 853.
- Sandlund O. T, Karlsson S., Thorstad E. B., Hindar K., Berg O. K., Kent M. P. & Norum I.C. J. 2014. Spatial and temporal structure of an endemic river-resident Atlantic salmon (*Salmo salar*) after millennia of isolation. *Ecology and Evolution* 4: 1538-1554.
- Saltveit, S.J. Brabrand, Å., Bremnes, T. & Pavels, H. 2018. Overvåking av fiskebestandene i Tokkeåi, Telemark. Resultater fra undersøkelsen i 2018. Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo,

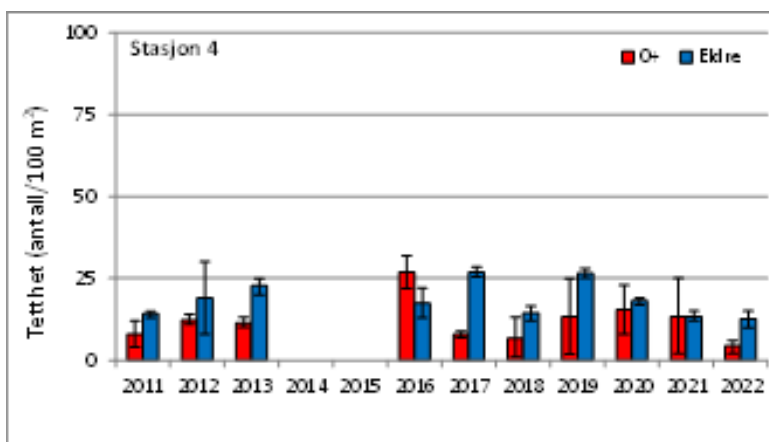
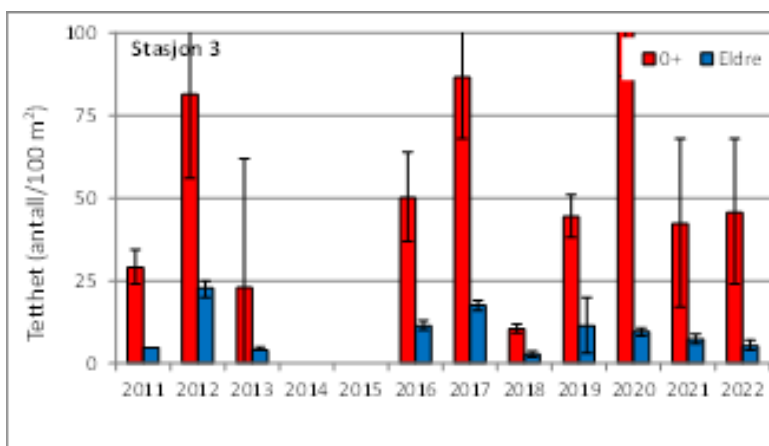
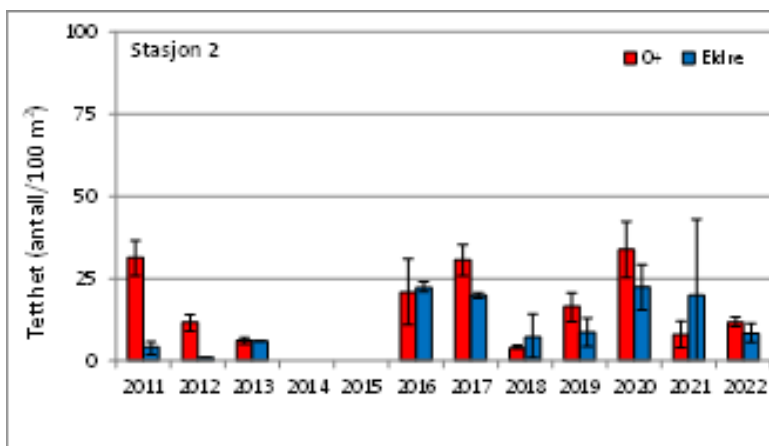
- rapport nr. 75. <https://www.nhm.uio.no/forskning/ressurser/publikasjoner/nhm-rapporter/nhm-rapport-075-2018.pdf>
- Saltveit, S.J. Brabrand, Å., Bremnes, T. & Pavels, H. 2019. Overvåking av fiskebestandene i Tokkeåi, Telemark. Resultater fra undersøkelsen i 2019 med vurdering av tidligere år. Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo, rapport nr. 85. <https://www.nhm.uio.no/forskning/ressurser/publikasjoner/nhm-rapporter/nhm-rapport-085-2019.pdf>
- Saltveit, S.J. Brabrand, Å., Bremnes, T. & Pavels, H. 2021. Overvåking av fiskebestandene i Tokkeåi, Telemark. Del. 1. Resultater fra undersøkelsen i 2020 med vurdering av tidligere år. Del 2. Harving som biotopforbedrende tiltak. Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo, rapport nr. 97. <https://www.nhm.uio.no/forskning/ressurser/publikasjoner/nhm-rapporter/nhm-rapport-097-2021.pdf>
- Soulsby, C., Malcolm, I.A., Tetzlaff, D. & Youngson, A.F. 2009. Seasonal and inter-annual variability in hyporheic water quality revealed by continuous monitoring in a salmon spawning stream. *River Research and Applications* 25: 1304-1319.
- Swatdipong, A., Vasemägi, A., Niva, T., Koljonen, M-L. & Primmer, C. R. 2010. High level of population genetic structuring in lake-run brown trout, *Salmo trutta*, of the Inari Basin, northern Finland. *Journal of Fish Biology* 77: 2048-2071.
- Styrvold, J.O., Brabrand, Å. & Saltveit, S.J. 1981. Fiskeribiologiske undersøkelser i forbindelse med reguleringsplanene for vassdragene Etna og Dokka, Oppland. III. Studier på ørret og sik i Randsfjorden og elvene Etna og Dokka. Rapport 46. LFI Oslo. <https://www.nhm.uio.no/forskning/ressurser/publikasjoner/lfi-rapporter/46.pdf>
- Sømme, S. 1959. Til ekspropriasjonsskjønnet for reguleringen av Tokke-reguleringen. Tokkeåi med tilløp. Rapport nr. VIII, 12 s.
- Van Leeuwen, C.H.A., Dalen, K., Museth, J., Junge, C. & Vøllestad, L.A. 2018. Habitat fragmentation has interactive effects on the population genetic diversity and individual behaviour of a freshwater salmonid fish. *River Research and Applications* 34: 60-68.
- Vøllestad, L.A., Serbezov, D., Bass, A., Bernatchez, L., Olsen, E.M. & Taugbøl, A. 2012. Small-scale dispersal and population structure in stream-living brown trout (*Salmo trutta*) inferred by mark-recapture, pedigree reconstruction, and population genetics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 1513-1524.
- Wacker, S., Aronsen, T., Hagen, I.J., Karlsson, S., Berntsen, H.H., Skoglund, H., Solem, Ø., Sæggrov, H. & Ugedal, O. 2022. Estimering av effektivt antall gytefisk fra stikkprøver av ungfisk av laks. Betydning av antall genetiske markører, antall prøver og romlig fordeling. HydroCen rapport 28. Norwegian Research Centre for Hydropower Technology
- Wang, J., 2009. A new method for estimating effective population sizes from a single sample of multilocus genotypes. *Molecular Ecology* 18(10): 2148-2164.
- Weir, B.S. & Cockerham, C.C. 1984. Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358-1370.
- Wollebæk, J., Thue, R. & Heggenes, J. 2003. Valg av gyteplasser og karakterisering av gytegrøper til storørret på elv - kvantitativ modellering av gytehabitat. Rapport Laboratorium for ferskvannsekologi og innlandsfiske (LFI). Universitetet i Oslo, Oslo.
- Wollebæk, J., Thue, R. & Heggenes, J. 2008. Redd site microhabitat utilization and quantitative models for wild large brown trout in three contrasting boreal rivers. *North American Journal of Fisheries Management* 28: 1249-1258.
- Wollebæk, J., Heggenes, J. & Røed, K.H. 2018. Life histories and ecotype conservation in an adaptive vertebrate: Genetic constitution of piscivorous brown trout covaries with habitat stability. *Ecology and Evolution* 8: 2729-2745.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-38.
- Zippin, C. 1958. The removal method of population estimation. *Journal of Wildlife Management* 22: 82-90. <https://doi.org/10.2307/3797301>

- Zubik, R.J. & Fraley, J.J. 1988. Comparison of snorkel and mark-recapture estimates for trout populations in large streams. *North American Journal of Fisheries Management* 8; 58-62.
- Östergren, J., Palm, S., Gilbey, J. & Dannewitz, J. 2020. Close relatives in population samples: Evaluation of the consequences for genetic stock identification. *Molecular Ecology Resources* 20: 498-510.

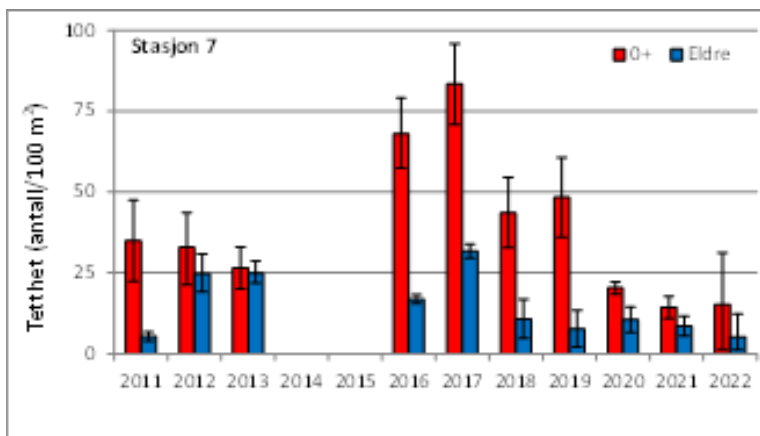
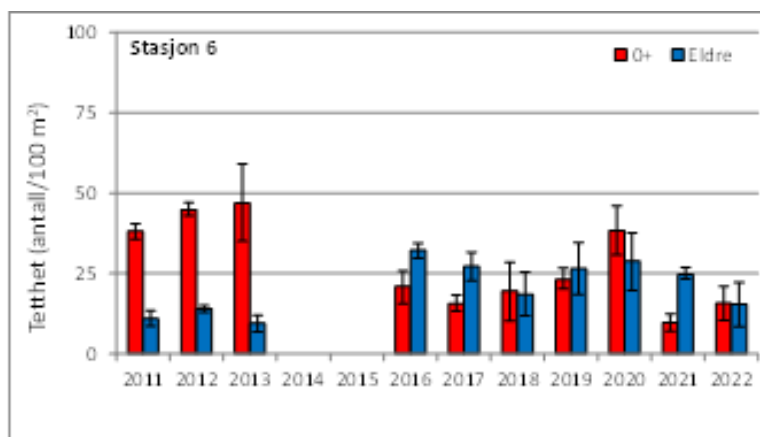
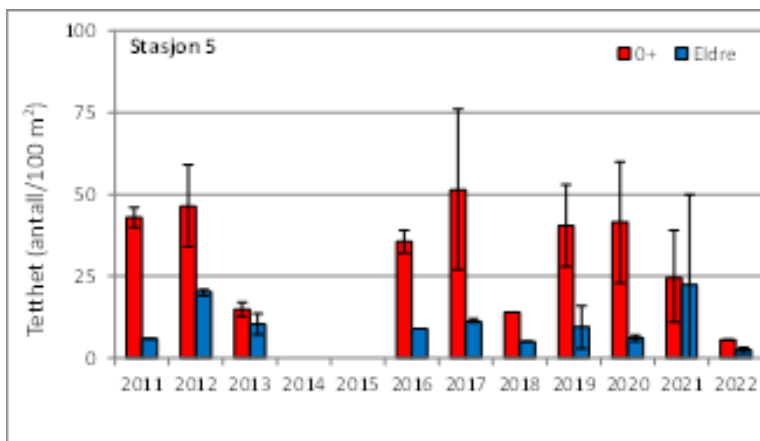
## 7 Vedlegg

### 7.1 Fisketetthet på elfiskestasjonene i Tokkeåi

Data fra ST1 er utelatt. Tettheten på ST1 varierer mye mellom år, noe som kan skyldes at det på denne stasjonen ikke er mulig hvert år å fiske på det samme arealet på grunn av vannføringen. Nedenfor vises beregnet tetthet per stasjon i perioden 2011 – 2022.



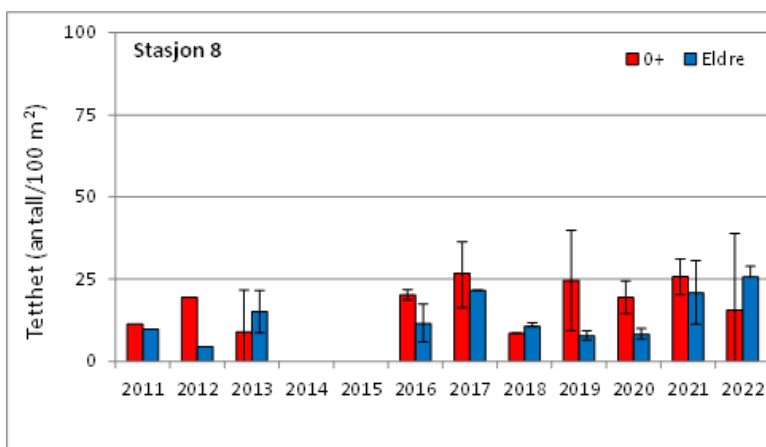
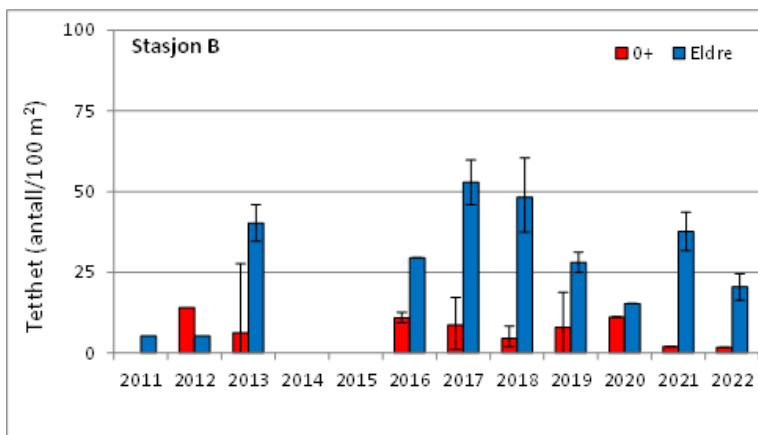




Figur V1. Beregnet tetthet av årsunger (rød) og eldre (blå) ørretunger på enkeltstasjoner (ST2-ST7) i Tokkeåi i perioden 2011-2022 (2014 og 2015 ikke undersøkt). ST1 er utelatt i beregningen fordi tilgjengelig areal under elektrofiske avhenger sterkt av vannføringen, se tekst

## 7.2 Fisketetthet på elfiskestasjonene i Dalaåi

Nedenfor vises beregnede tettheter for de to stasjonene i Dalaåi i perioden 2011 – 2022.



Figur V2. Beregnet tetthet av årsunger (0+) og eldre ørretunger (antall pr. 100 m<sup>2</sup>) på to stasjoner i Dalaåi.

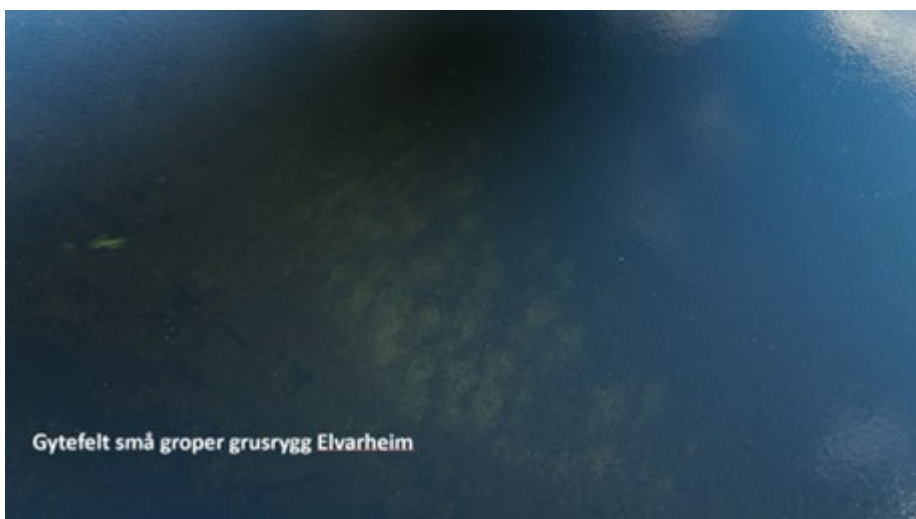
## 7.3 Bilder fra gytegroppkartleggingen

### 7.3.1 Eksempler på store gytegroper og aktiv gyting



Figur V3. Bilder av aktiv gyting av storørret tatt med drone i november 2022.

### 7.3.2 Eksempler på små gytegroper / gytefelt



Figur V4. Gytegroper og gytefelt av mindre ørret i nedre deler av Tokkeåi.

### 7.3.3 Eksempler på gytefelt med overgraving av storørret ved Terskel 2



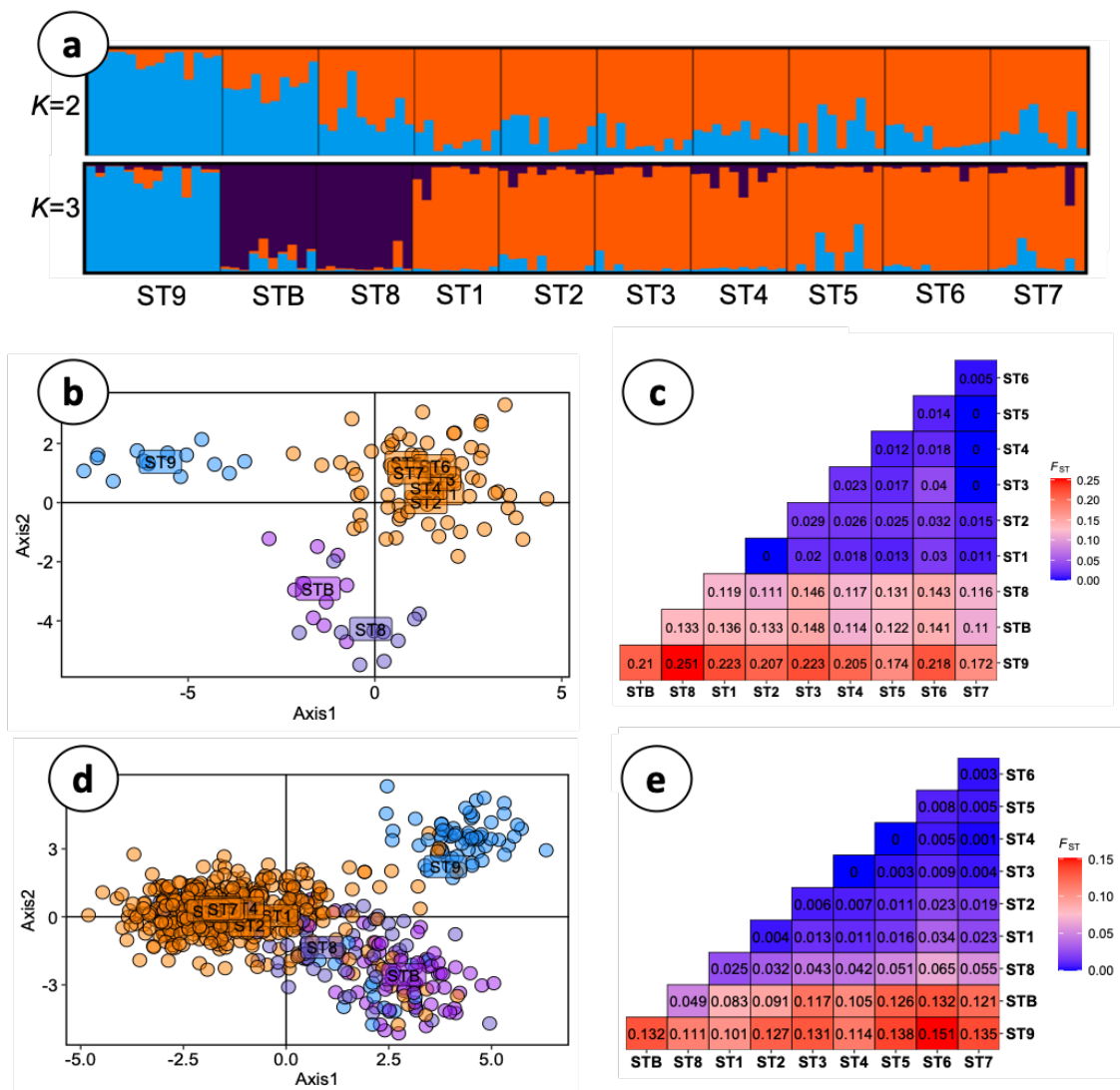
Figur V5. Gytefelt med overgraving av storørret i øvre deler av Tokkeåi.

## 7.4 Prøver av plommeseekyngel og øyerogn fra gytegroperne

Tabellen viser de ulike lokalitetene for uthenting av øyerogn og plommesekk yngel 22.03.2022 i Tokkeåi. For hver lokalitet og størrelseskategori ble det angitt et løpenummer for hver grop samt et flaskenummer for bruk på laboratoriet. Antall DNA-sekvenserte individer per grop/flaske er angitt. Groperas koordinater er gitt på desimalgradformat. Koordinatpresisjonen var bra for de fleste groperne.

Størrelse	Sted	Gropnr	Flaskenr	Antall individer	Nord	Øst	Presisjon
liten	Elvarheim	1	1_liten	20	59.44467	7.99631	bra
liten	Elvarheim	2	2_liten	16	59.44472	7.99628	bra
liten	Elvarheim	3	3_liten	15	59.44477	7.9963	bra
liten	Elvarheim	4	4_liten	16	59.4448	7.99625	bra
liten	Elvarheim	5	5_liten	16	59.44494	7.99613	bra
liten	Elvarheim	6	6_liten	15	59.44499	7.99622	bra
liten	Hakafлот utløp	1	12_liten	21	59.44914	7.98674	bra
liten	Hakafлот utløp	2	13_liten	7	59.44902	7.9855	bra
liten	Hakafлот utløp	3	14_liten	13	59.449	7.98657	bra
liten	Hoppesteinterskel	1	7_liten	18	59.4122	8.01245	bra
liten	Hoppesteinterskel	2	8_liten	13	59.44125	8.01248	bra
liten	Hoppesteinterskel	3	9_liten	12	59.4412	8.0123	bra
liten	Hoppesteinterskel	5	11_liten	23	59.44102	8.012599	bra
liten	Hoppesteinterskel	4	10_liten	19	59.44101	8.01262	bra
stor	Hakafлот	1	8_stor	10	59.44914	7.98674	bra
stor	Hakafлот	2	9_stor	15	59.44902	7.9855	bra
stor	Hakafлот	3	11_stor	10	59.44896	7.98547	bra
stor	Hakafлот	4	12_stor	24	59.44897	7.9854	bra
stor	Hakafлот utløp	1	10_stor	17	59.44921	7.98744	bra
stor	Ivirohylen	1	5_stor	13	59.4422	8.00237	bra
stor	Ivirohylen	4	6_stor	15	59.44241	8.00335	bra
stor	Ivirohylen	2	7_stor	25			mangler
stor	Terskel 2	6	1_stor	16	59.44184	7.97437	usikker
stor	Terskel 2	7	2_stor	15	59.44522	7.97424	bra
stor	Terskel 2	3	3_stor	5	59.44508	7.97437	bra
stor	Terskel 2	5	4_stor	16	59.44502	7.97416	bra
stor	Tønsberghylen	1	13_stor	11	59.44547	7.98036	bra

## 7.5 Oppsummering av genetisk struktur i rådata (ikke korrigert for slektskap)



Figur V6. Oppsummering av genetisk struktur i rådataene, ikke korrigert for slektskap. (a) viser en sammenstilling av STRUCTURE-plot for K=2 og K=3 for 0+ samlet inn i 2021. Hver vertikale strek på plottet er ett individ delt inn i Q genetiske tilhørigheter; (b) PCA plott av det samme datasettet vist i (a), der ST1-ST7 er plottet i oransje, ST8 og STB i lilla og ST9 i blå farge; (c)  $F_{ST}$ -verdier mellom alle stasjonene for 0+ samlet inn i 2021, der rød farge indikerer økende grad av genetisk ulikhet; (d) PCA-plott av alle 622 individer samlet inn på elfiskestasjonene 2020-2022 (H2 og H3 ikke med), fargeinndeling som i (b); (e)  $F_{ST}$ -verdier mellom alle stasjonene for all fisk samlet inn på elfiskestasjonene 2020-2022.







*Norsk institutt for naturforskning, NINA, er en uavhengig stiftelse som forsker på natur og samspillet natur–samfunn.*

*NINA ble etablert i 1988. Hovedkontoret er i Trondheim, med avdelingskontorer i Tromsø, Lillehammer, Bergen og Oslo. I tillegg driver NINA Sæterfjellet avlsstasjon for fjellrev på Oppdal, og forskningsstasjonen for vill laksefisk på lms i Rogaland.*

*NINAs virksomhet omfatter både forskning og utredning, miljøovervåking, rådgivning og evaluering. NINA har stor bredde i kompetanse og erfaring med både naturvitere og samfunnsvitere i staben. Vi har kunnskap om artene, naturtypene, samfunnets bruk av naturen og sammenhenger med de store drivkreftene i naturen.*

ISSN:1504-3312  
ISBN: 978-82-426-5069-6

## Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Torgarden, 7485 Trondheim

Besøks-/leveringsadresse: Høgskoleringen 9, 7034 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00, Telefaks: 73 80 14 01

E-post: [firmapost@nina.no](mailto:firmapost@nina.no)

Organisasjonsnummer 9500 37 687

<http://www.nina.no>



Samarbeid og kunnskap for framtidens miljøløsninger