

**TEMPERATUR- OG HABITATMODELLER FOR BUNNDYR
OG FISK I RENNENDE VANN**

Jan Heggenes og Svein Jakob Saltveit

**LABORATORIUM FOR FERSKVANNSØKOLOGI OG INNLANDSFISKE (LFI),
ZOOLOGISK MUSEUM, UNIVERSITETET I OSLO, SARSGT. 1, 0562 OSLO**

INNHOOLD

	Side
INNLEDNING	4
Temperatur	5
TEMPERATURMODELLER	5
Modeller for bunndyr	5
Eggutvikling	6
Vekst	6
Vekstrate	7
Produksjon	8
Modeller for fisk	9
Eggutvikling	10
Øyerogn og "swim up"	10
Klekking til første fødeopptak	11
Vekst	12
Smoltalder	13
Gytevandring	14
HABITATMODELLER	15
Generelle problemer med habitatmodellering	16
Aktuelle modeller	20
Habitat Quality Index	21
Habitat Suitability Index	25
Cover Rating Method	25
Bowlby og Roff's modell	29
Lanka et al's modell	32
Scarnecchia og Bergersens modell	35
Jowett's modell	38
Modeller i "grå" litteratur	40
BESTAND - REKRUTTERINGSMODELLER	41
LITTERATUR	43

INNLEDNING

Modeller er et nedskalert og forenklet, simulert bilde av den fysiske virkeligheten som omgir oss. De er derfor enklere å arbeide med. De er særlig nyttige til å forutsi hva som kan skje dersom input til et system endres. Modeller kan beskrive "hele virkeligheten" innenfor formelle og aksiomatiske vitenskaper, dvs. innen matematikk og logikk. Innenfor de naturvitenskaper som er tilnærmet aksiomatiske eller aksiomatisert, dvs. fysikk og kjemi, kan modeller i stor grad simulere systemer i vår fysiske virkelighet og gi tilnærmet riktige prediksjoner.

Biologi er en naturvitenskap som ikke er aksiomatisert. Modeller frister derfor en usikker tilværelse innenfor biologien. De kan i høyden på en svært forenklet og tilnærmet måte simulere deler av biologiske systemer. Det er en misforståelse at modellering er til innen biologien for å simulere økologiske systemer. Med vår nåværende biologiske viten er det umulig p.g.a. kunnskapsmangel m.h.t. aktuelle variable og mange prosessers forløp og interaksjoner. De forsøk som har vært gjort på modellering for å simulere økologiske systemer har derfor i stor grad vært ufruktbare. Derimot har modellering en viktig begreps- og problemfokuserende funksjon innenfor biologien. Modeller kan likevel også brukes til tilnærmet å simulere avgrensede biologiske prosesser.

Vassdragssimulator er et forsøk på integrert modellering av fysiske, kjemiske og biologiske prosesser og systemer i vassdrag. Generelt vil vi ikke være i stand til å simulere de biologiske prosesser med tilnærmet samme presisjonsnivå som de fysiske og eventuelt kjemiske prosesser. Likevel kan forsøk på simulering av en del biologiske prosesser være nyttig for å peke på ulike problemer som kan oppstå gitt ulike forutsetninger. Likeledes kan simuleringer til en viss grad også gi en pekepinn om ulike konsekvenser og alternative løsninger mht. forskjellige valg.

Heggenes, J. og Saltveit, S.J. 1992. Vassdragssimulator. Økologiske data på fisk og bunndyr. Del II. Temperatur- og habitatmodeller for bunndyr og fisk i rennende vann. Rapp. Lab. Ferskv. Økol. Innlandsfiske, Oslo, 132, 46 s.

Det er derfor av interesse å se på modeller som tidligere er forsøkt utarbeidet for sammenhenger i det biologiske produksjonssystemet i vann. I denne sammenheng spiller vanntemperatur en viktig rolle. Denne rapporten fokuserer på laksefisk og bunndyr, fordi de er de viktigste produsenter i et vassdrag m.h.t. menneskelig utnyttelse, dvs. bunndyr som næring for fisk og fisk som næring og rekreasjonskilde for mennesket. Tematisk er rapporten avgrenset til rennende vann. Forøvrig vises det til tidligere rapport om biologiske modeller (LFI, Rapport nr. 131, 1991).

TEMPERATUR

Vanntemperatur har en stor økologisk betydning for bunndyr og fisk i rennende vann. Vanntemperaturen er avhengig av de klimatiske forholdene, og vil variere gjennom året. Temperaturen påvirkes lett av omgivelsene og vil derfor variere gjennom døgnet. I elver og bekker som i liten grad er påvirket av grunnvann, vil det være et nært forhold mellom vann- og lufttemperatur, unntatt i perioder med isdekke, snøsmelting og flom. Vegetasjon langs elvebredd vil imidlertid redusere effekt av innstråling. Faunaen i rennende vann er tilpasset disse årlig og daglige ofte store variasjoner i temperatur.

TEMPERATURMODELLER.

MODELLER FOR BUNNDYR

Ferskvannsinsekter dominerer sammensetninger av bunndyr i norske elver og bekker. Viktige grupper er fjærmygg, døgnfluer, steinfluer og vårfluer. Modeller utviklet for bunndyr er derfor i stor grad konsentrert om ferskvannsinsekter. Andre viktige grupper er snegl og krepsdyr, som Gammarus. Sistnevnte finnes imidlertid ikke i Norge på rennende vann. Relasjoner mellom bunndyr og fysisk habitat er behandlet tidligere (Saltveit 1991).

Det vil i det følgende bli gitt en gjennomgang av modeller utviklet for relasjoner mellom temperatur og ulike livssyklusstadier hos bunndyr og til produksjonsforhold.

Eggutvikling

Forholdet mellom klekkesetid, definert som tidsrom mellom egglegging og 50% klekking, og temperatur kan beskrives etter følgende ligning (Lillehammer et al. 1989).

$$Y = a T^{-b} \text{ eller på logaritmisk form som}$$

$$\log Y = \log a - b \log T$$

Y = inkubasjonstid

T = temperatur i °C

a og b er konstanter

Verdier for konstantene a og b vil variere avhengig av art. Slike verdier er publisert bl.a. for steinfluer og døgnfluer.

Vekst

De viktigste faktorer for vekst er temperatur og nærings-tilførsel. Vekst er hos en rekke ferskvannsorganismer funnet å være sterkt temperaturavhengig. Variasjoner i fødetilgang til en organisme kan imidlertid forårsake endringer i vekst, og derfor virke "forstyrrende" inn i modeller som beskriver relasjoner mellom temperatur og vekst.

En rekke modeller er utviklet for forholdet mellom vekst og temperatur. De fleste er imidlertid rent empiriske typer som i hovedsak er utviklet for å tilpasse kurver til data uten biologisk begrunnelse.

Fjærmygglarver er en dominerende del av ferskvannsfaunaen og er et viktig fødeemne for fisk. For fjærmygg er vekstkurven

parabolisk og kan uttrykkes som følgende:

$$Y = a x^b$$

konstantene a og b vil variere avhengig av art.

Ved bruk i produksjon kan forholdet mellom lengde og vekt uttrykkes:

$$W = aL^b$$

$$\text{eller } \ln W = \ln a + b \ln L$$

Vekstrate

For knott er det utviklet en modell som beskriver effekt av temperatur på vekstrate.

$$G = 0.079 DM^{-21} T^{0.48}$$

DM = gjennomsnittlig årlig tørrvekt

T = temperatur

Denne modellen synes å passe for alle arter knott (Morin et al. 1988).

Den kan også brukes til å beregne årlig produksjon/biomasse (P/B) forhold. Antas P/B forholdet å være en konstant, 5 (Waters 1977) kan Cohort produksjon intervall beregnes som:

$$PI = 5 / 0.079 DM^{-0.21} T^{0.048}$$

Øyeblikkelig vekstrate kan beregnes på flere måter:

$$W_t = W_0 e^{kt}$$

eller

$$G_s = \frac{\log_e (W_t/W_0)}{t}$$

For Gammarus fant Sutcliffe et al. (1981) følgende forhold mellom vekstrate (G_s i vekt) og temperatur:

$$G_s = a T^b, \text{ a og b er konstanter.}$$

Forholdet var lineært på logaritmisk skala

a ble funnet å være 0.37

b ble funnet å være $0.993 + 0.10$

Produksjon

Beregninger av sekundær produksjon av akvatiske organismer er nødvendig, ikke bare for utvikling og testing av økologiske teorier, men også for forvaltningen av ferskvann. Flere metoder er utviklet for beregning av produksjon. Såkalte Cohort metoder (Allen kurver, øyeblikkelig vekst) forutsetter at en populasjon kan inndeles i adskilte stadier, noe som ikke alltid er tilfelle. Andre metoder, som produksjon/biomasse, lengde-frekvens må derfor benyttes. Vekst og tetthet/biomasse er viktige faktorer ved produksjonsberegninger.

Cohort-metoder

Vekstrater.

Fra Morin et al. (1988) og Smock (1988):

$$P = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^{m-1} 0.5 (B_{ij} + B_{ij+1}) G_i t$$

n = antall størrelsesgruppe

m = antall innsamlinger

B_{ij} = mg tørrvekt/m² i størrelsesgruppe i på innsamlingsdato j.

G_i = vekstrate av larver i størrelsesgruppe i.

t = tid mellom innsamling, j og j+1.

For beregning av G_i :

$$G = \ln (M^t/M_0)/t$$

G = øyeblikkelig vekstrate

M = tørr vekt

t = tid

For beregning av vekstrater, se også foran.

Forhold mellom biomasse og kroppslengde hos akvatiske insekter kan best uttrykkes med følgende ligning:

$Y = a X^b$, a og b er konstanter, X = lengde.

Forhold mellom hodekapsel og biomasse uttrykkes best gjennom et lineært forhold. Kroppslengde beregner biomasse bedre enn hodekapselbredde. En kombinasjon av alle data ga følgende forhold for insekter:

$$W = 0.019 L^{2.46}$$

MODELLER FOR FISK

Modeller som omhandler fisk i rennende vann har fokusert på fiskens livshistorie og hvordan disse påvirkes av det fysiske miljø. De fysiske aspekter som er innarbeidet i modeller er særlig geomorfologiske variable, (mikro) habitat variable, og temperatur. De aspekter ved fiskens livshistorie som er av særlig interesse i denne sammenheng er egg og embryo-utvikling, vekst, og populasjonstetthet/stående biomasse/ avkastning.

Eggutvikling

Inkubasjonstid, eller utviklingstid hos rogn, her definert som tidsperioden mellom gyting og 50% klekking, er helt ut temperaturavhengig. Rogn hos laks trenger lenger tid for å klekke enn rogn fra ørret (Crisp 1981). Forholdet mellom klekkesetid og temperatur kan best beskrives med følgende generelle ligning:

$$D = aT^b \text{ eller}$$

$$\log D = b \log (T - \alpha) + \log a$$

T = temperatur

D = dag fra befruktning til 50% klekking (inkubasjonstid)

α = temperatur korreksjon i °C

a og b er konstanter og vil sammen med α variere med art.

For ørret Salmo trutta, har ligningen følgende form med verdier for konstanter:

$$\log D = - 2.6562 (T - (-11.0)) + 5.1908 \text{ (Crisp 1981)}$$

For atlantisk laks (Salmo salar) har ligningen følgende form:

$$\log D = -13.9306 (T - (-80.0)) + 28.8392 \text{ (Crisp 1981)}$$

I litteratur finnes data som beskriver forholdet mellom inkubasjonstid og temperatur hos flere arter laksefisk (e.g. Crisp 1988).

Øyerogn og "swim up".

Det finnes data som beskriver forholdet mellom temperatur og tidspunkt for utvikling av øyerogn "swim up". Tidspunktene kan imidlertid beregnes basert på tiden mellom egglegging og klekking

(Crisp 1988). Tidspunkt for øyerogn beregnes etter følgende generelle algoritme:

$$D_1 = 0.5 D_2$$

Tidspunkt for "swim up" beregnes etter følgende generelle algoritme:

$$D_3 = 1.7 D_2$$

D_1 = tid til 50% øyerogn

D_2 = tid til 50% klekking

D_3 = tid til 50% "swim up"

Klekking til første fødeopptak.

Starttidspunkt for aktivt fødeopptak er viktig fordi yngelen da har brukt opp det meste av sine lagerreserver, og relativt raskt vil sulte ihjel uten næring. Vannføring, vanntemperatur og tilførsel av føde må være gunstig på denne tiden. For en gunstig start for eksternt fødeopptak bør temperaturen være over 8°C. Utviklingstiden fra klekking til første fødeopptak er temperatur-avhengig (Jensen et al. 1989) og kan beskrives med følgende generelle ligning:

$$D = aT^b$$

eller

$$\log D = b \log T + \log a.$$

$$\text{For ørret: } D = 193 T^{-0.83}$$

$$\text{For laks: } D = 472 T^{-1.27}$$

Vekst.

Når plommesekken er absorbert, er fiskevekst i hovedsak avhengig av næringsbetingelser, konkurranse, vanntemperatur og fiskevekt. Andre faktorer, som fotoperiode, vannhastighet og kjemiske forhold, vil også i noen grad påvirke vekst. I elver med lang vekstsesong (antall dager $> 7^{\circ}\text{C}$) har fisk bedre vekst og lavere smoltalder. Daglig vekstøkning er imidlertid høyest i elver med kortere vekstsesong. Følgelig jo kortere vekstsesongen er, desto mer effektivt utnyttes hver dag til vekst (Jensen 1990).

Vekst hos laks- og sjøørretunger i norske elver er korrelert med elvetemperatur. Gjennomsnittlig øyeblikkelig vekstrate kan generelt fremstilles etter følgende ligning:

$$G_{wa} = \ln W_t - \ln W_o / (t_n - t_o)$$

w = vekst

$t_n - t_o$ = antall dager med vekst (vekstsesong) d.v.s. antall dager med temperatur over minimumstemperatur for vekst (Jensen 1990).

Optimale temperaturer for vekst vil variere mellom arter. For ørret fant Elliott (1975 a, b) en optimal temperatur på 13°C ved optimal fødetilgang, og han utviklet en modell som beskrev vekst som økning i vekt mot temperatur (Elliott 1975 a, b):

$$W^t = (b^1 + b_2 T) t + w_o^{b^1/b_2}$$

W_o = start vekt

w_t = slutt vekt

t = dager

a, b_1 og b_2 er konstanter

Optimal temperatur for vekst er her satt til 13.0°C , mens minimums og maksimumstemperaturer for vekst henholdsvis er 3.5° og 19.5°C . Økning i vekt beregnes over 10 dagers perioder på

bakgrunn av gjennomsnittstemperatur for hver periode. Modellen er ifølge Elliott (1975a) brukbar både ved konstante og varierende temperaturer.

Denne modellen passer ikke for sjørret uten modifisering (Jensen 1990). Ved en modifikasjon av Elliott's modell ble beste tilpassing mellom beregnet og observert vekst hos anadrom ørret funnet ved å omdefinere temperatur for optimal vekst til 14.9°C.

For laks mangler tilsvarende modell. Laks viser liten vekst ved temperatur lavere enn 7°C (Allen 1969), og Symons (1979) har derfor definert vekstsesong for laks til antall dager i året med temperatur lik eller over 7°C. Under mange forhold holder imidlertid dette ikke stikk.

For ferskvannsfisk kan daglengde og spesielt økning i daglengde stimulere vekst.

Smoltalder

Smoltalder i norske elver varierer mellom 1 og 8 år. Smoltalder hos nosk sjørret øker signifikant med lengdegrad, men avtar med økende sjø- og elvetemperatur og vekstsesongens lengde i elv. Smoltalder var ikke korrelert med vannføring, men det var derimot smoltstørrelsen (L'Abée-Lund et al. 1989).

Avhengigheten av smoltalder (Y , år) til sjøvannstemperatur (X_0 , °C) og elvetemperatur (x_r , °C) og vekstsesongens lengde i elver (x_g , antall dager $t > 4^\circ\text{C}$) ble beregnet til:

$$Y = - 0.00138 X_0 - 0.00120 X_r + 0.0117 X_g + 5.3631$$

Mellom elvetemperatur og smoltstørrelse var forholdet ikke signifikant.

Metcalfe og Thorpe (1990) har vist at gjennomsnittsalder ved smoltifisering var motsatt relatert til en vekstmulighetsindeks G :

$$G = T_i D_i$$

T_i er gjennomsnittstemperatur i luft over 5.5° i antall måneder i

D_i er timer dagslys i måned i

Gytevandring

For oppvandring finnes trolig ikke et bestemt nedre temperatur-område for laks, idet antall oppvandrende fisk synes å øke med økning i temperatur. En øvre grense for dette finnes trolig.

Ved optimal temperatur er vannføring avgjørende for oppvandring og denne vil variere fra elv til elv og fra år til år. Elvas morfologi vil da være av betydning, d.v.s. innhold av fosser og stryk og størrelsen på disse. Morfologi kan også til en viss grad bestemme den nedre temperaturgrense for oppvandring (Jensen et al. 1986). Økning i vannføring innenfor visse grenser øker oppvandring.

Følgende regresjonsmodeller ga signifikant forhold mellom oppvandring og fysiske faktor (vannføring F og temperatur T) for laks i Vefsna (Jensen et al. 1986).

$$y = a + b\Delta F + c\Delta T$$

$$y = a + b\Delta T$$

HABITATMODELLER

Dette er modeller utviklet for å estimere (eventuelt estimere potensialet) for fiskeproduksjon primært ut i fra geomorfologiske, hydrologiske, fysiske og i noen tilfeller også biologiske habitatfaktorer.

Tidligere utviklede habitatmodeller bygger som regel på tre typer input:

- (1) målinger av de fysisk-kjemiske forhold i en elv og eventuelt i nedbørfeltet,
- (2) kvantifisert uttrykk for bestandsstørrelse av en art i en elv, og
- (3) kvantifiserte uttrykk for habitatkravene til de ulike livshistoriestadiene til en art.

Det er verdt å merke seg at de modellene som er utviklet tidligere i de fleste tilfelle derfor er forskjellige fra vår egen FBV-modell, som begrenser seg til input av type (1) og (3), av grunner diskutert nedenfor.

De implisitte antagelser er enten

- (a) at det er en sammenheng mellom fysisk-kjemisk forhold (habitat) og fiskeproduksjon (jf. 1 og 2 ovenfor) og/eller
- (b) at bestanden av en art er begrenset av manglende habitat på en tid av året eller et livshistoriestadium, dvs. en flaskehals.

Den andre antakelse (b) er en videreføring av den første (a).

Alle fiskebiologer vil være klar over at andre faktorer enn de fysisk-kjemiske også kan påvirke og begrense produksjonen av en art. Mest nærliggende er næringstilgang og biologiske forhold som konkurranse-interaksjoner og predasjon. Et metodisk problem er at det er svært vanskelig å identifisere slike begrensende

kvantifisere slike faktorer og innarbeide dem i en modell.

På den annen side finnes det imidlertid som regel ikke velutviklede forvaltningsteknikker for eventuelt å endre eller eliminere slike mulige begrensede biotiske faktorer. På en slik bakgrunn har fiskeforvaltere og -institusjoner, som i stor grad har drevet fram modellering som et arbeidsverktøy, naturlig nok vært mindre interessert i denne siste type problemstillinger, d.v.s. å eliminere biologiske faktorer som kan virke bestandsbegrensende. Fokus har vært på fysiske habitatforhold, som kan endres med svært kostnadseffektive tiltak dersom begrensende fysiske habitat faktorer kan identifiseres.

Tilgjengelig fysisk habitat for fisk avhenger primært av vannføring. Følgelig har mye av forskningen omkring modellering konsentrert seg om sammenhenger mellom habitat, vannføring og fiskeproduksjon/bestand. Før vi går inn på de mer interessante modeller som er utviklet, er det nødvendig å kort peke på en del generelle forhold det er viktig å ta hensyn til når slike modeller skal brukes og nytten evalueres.

Generelle problemer med habitatmodellering.

Langt de fleste modeller bygger på input av type 1 og 2 (ovenfor), dvs. forsøker å finne en sammenheng mellom et sett fysisk-kjemiske variable og fiskeproduksjon/bestand. Noen modeller har også forsøkt å inkludere forenklete biologiske variable (nærings-tilgang).

En modell må nødvendigvis gjøre et valg og benytte fysisk-kjemiske variable som forhåpentligvis

- (a) uttrykker en funksjonell sammenheng med fiskeproduksjon som kan modelleres og dermed predikeres, og
- (b) er overkommelige å måle i felt. Det er mange problemer knyttet til disse forhold, både teoretisk og mht. eksisterende modeller.

1) Utvalg av habitatvariable

Eksisterende modeller har målt et utvalg habitatvariable og videre v.h.a. relativt enkle statistiske prosedyrer (som regel regresjoner) beholdt et utvalg av disse. Alle relevante variable kan umulig bli inkludert i en modell fordi (a) et utvalg er målt i utgangspunktet, og (2) det finnes utvilsomt relevante variable vi ikke har kunnskap om.

De fleste modeller presentert gir heller ikke nødvendig informasjon m.h.t. å evaluere valg av statistisk metode.

2) Måling av habitatvariable

De praktiske problemer omkring dette er trolig det som i størst grad vanskeliggjør bruk av modeller.

For måling av flere variable, f.eks. substrat og skjul, finnes det ingen standardiserte målemetoder. Dette påvirker modellens utforming. Dermed vil en modell ikke uten videre være overførbar dersom data er målt med en annen målemetode, og heller ikke jevnførbar med en lignende modell som er utviklet med basis i de samme variable, men målt med en alternativ metode.

De fleste modeller som er utviklet, baserer seg på små samplestørrelser både i tid og rom. Dette kan begrense modellens anvendelighet til et geografiske område eller til de fysiske habitatforhold som det er målt innenfor. Ekstrapolering av modellen utenfor sitt eget samplingsområde både i tid og rom kan gi upålitelige eller direkte feilaktige resultater.

Den geografiske, eller romlige begrensning er først og fremst at andre variable kan være begrensende og/eller viktige i andre vassdrag og områder. Dette er en meget viktig begrensning, og dette må det tas hensyn til dersom modeller skal innarbeides i Vassdragssimulator. Når det gjelder sampling i tid er det spesielt en begrensning som er viktig, nemlig måling av fiskens

habitatbruk. Denne må nødvendigvis gjøres på relativt lave vannføringer. Det er ikke gitt at ekstrapolering til høyere vannføringer er riktig. Temperatur og fisketetthet er også viktige faktorer i denne sammenheng.

Målefeil av habitatvariable har sjelden eller aldri blitt diskutert eller evaluert i eksisterende habitat-modeller. Slike målefeil kan gi upålitelige prediksjoner. Dette kan ha svært alvorlige konsekvenser, særlig fordi slike primærdata ofte brukes til å beregne avledede variable (nedenfor).

Bare i få tilfeller er habitatmodeller blitt testet med uavhengige data. Derfor vet vi ofte lite om validiteten av modellens prediksjoner og dens overføringsverdi.

3) Avledede variable

Bruken av avledede variable, såsom indekser, proporsjoner og prosentener, er nødvendig i enhver planprosess og har også en tendens til å bli meget omfattende. Således er nettopp hensikten med eventuelt innarbeiding av modeller i Vassdragssimulator å utarbeide avledede variable. Dette skaper flere statistiske problemer. Variansen i en avledet variabel kan være betydelig større enn for de opprinnelige variable, og dette kan gi avvikende estimater for middelveidier for avledede variable. En avledet variabel kan være et betydelig mer usikkert mål, og fordelingen til den avledede variable kan bli unormal og derfor ubrukelig. Slike avledede variable kan snarere skjule enn klargjøre forhold mellom de opprinnelige variable. Spesielt viktig er at "gråsome"forhold og grensetilfeller forsvinner når avledede variable brukes, noe som alltid vil forenkle realitetene sterkt og derfor kan skjule reelle problemer. Likevel er vi ofte henvist til å måtte bruke slike avledede variable for i det hele tatt å kunne håndtere et datamateriale.

4) Implisitte antakelser

Alle modeller som er utviklet, baserer seg på en del antakelser som er metodisk nødvendige, men sterke forenklinger av virkeligheten. De kan derfor være uriktige, og gi uriktige prediksjoner. Utviklede modeller, jf. også FBV-modellen, baserer seg på å måle og ev. simulere gjennomsnittsforhold. Det er ikke uten videre riktig å anta at dette representerer fiskens virkelighet som er bestemmende for habitatvalg, dvs. at den responderer på gjennomsnittsforhold. På tilsvarende vis antas habitatmålinger gjort i et punkt, å representere et større elveareal/volum. Likeledes baserer habitatsimuleringer seg på punktmålinger. Dette er en ekstrapolering som kan gi avvik. Fisk velger standplasser ut i fra mikroforhold, ikke gjennomsnittstilstander.

Et generelt problem er at alle modeller til nå har antatt at habitatvariable er uavhengige variable, noe som ikke alltid er tilfelle.

En tredje interessant underliggende forutsetning er som regel at store arealer med suboptimalt habitat er likeverdige med små arealer optimalt habitat. Dette er ikke alltid riktig. En underliggende forutsetning er at det for habitat-variable kan defineres optimal-forhold som så gradvis og forutsigelig glir over i ugunstige og ulevelige forhold. Hvorvidt slike optimal til ugunstige til uakseptable forhold kan defineres og være forutsigelige er diskutabelt. Generelt er det problematisk å bruke habitatbrukskurver som sannsynlighetsfunksjoner.

Endelig er det i de fleste modeller forutsatt at produksjon/-bestand av fisk er målt nær bæreevnen til en elv, dvs. et stabilt og "mettet" system og at grensen for bæreevnen er definert ved de fysiske og/eller kjemiske variable som måles. I mange tilfelle er dette en urimelig antakelse, fordi iallfall salmonide-populasjoner ofte synes å bli regulert av uforutsigelige miljøforstyrrelser (f.eks. tørke, flom) (Nelson et al. 1987, Platts and Nelson 1988), som kan påvirke bestandsutviklingen i

flere påfølgende år (Elliott 1989).

Aktuelle habitatmodeller

Av et stort antall modeller som er beskrevet i litteraturen har majoriteten svært liten interesse pga. liten eller ingen overføringsverdi. Vi har gjort et utvalg av modeller, publisert i vitenskapelige tidsskrifter, som baserer seg på et rimelig stort datagrunnlag hentet inn fra fysisk-kjemiske miljøer som er minst mulig forskjellige fra generelle norske forhold. Ingen av modellene er forsøkt brukt i Skandinavia, slik at vi ikke har grunnlag for å si noe om hvor gode eller dårlige de kan være. Det er likevel disse modeller som det kan være interessant å forsøke å bruke i Norge. Vi vil ikke komme inn på IFIM-PHABSIM-modellen fordi den er beskrevet i tidligere rapport (Heggenes 1991). Andre aktuelle modeller er

(1) Habitat Quality Index-modellen (Binns og Eiserman 1979) utviklet i Wyoming, USA, for uregulerte, mindre kaldtvannselver i det sentrale Rocky Mountains-området,

(2) Habitat Suitability Index-modellen (Raleigh et al. 1984) som angivelig er utviklet for mer generell anvendelse,

(3) Cover Rating Method (Wesche et al. 1987) utviklet for lignende forhold som HQI-modellen,

(4) flere mindre og enklere modeller også fra Rocky Mountain-området (Chisholm og Hubert 1986, Lanka et al. 1987, Scarnecchia og Bergersen 1987).

(5) Bowlby og Roff's (1986) modell som er utviklet for mindre relativt kalkrike og produktive elver i sørlige Ontario, Canada, og

(5) Jowett's (1990) modell utviklet for middelstore i elver i New Zealand med relativt høye vanntemperaturer.

(1) Habitat Quality Index-modellen (HQI)

Denne modellen er den eldste (Binns og Eisermann 1979) av de som omtales her, og også trolig den som er blitt mest brukt. Hvorvidt det er fordi den gir rimelig bra forutsigelser m.h.t. stående biomasse av ørret i små uregulerte, kaldtvannselver, eller fordi den er relativt gammel, er usikkert. Mange vil mene at det er den mest anvendelige modellen som er utviklet til nå. Modellen er en relativt enkel regresjonsmodell. Dens hovedsvakheter er at den inneholder mange variable som ikke er uavhengige (multikolinearitet), variable som er subjektivt angitt, og datagrunnlag fra et begrenset geografisk område. Den er blitt testet på andre geografiske områder med svært varierende resultat (Bowlby og Roff 1986, Annear og Conder 1987, Lanka et al. 1987, Scarnecchia og Bergersen 1987, Wesche et al. 1987).

HQI-modellen baserer seg på data innsamlet fra 36 elver i Rocky Mountains, Wyoming, h.o.h. 1146-3042 m, bredde ved lav sommer-vannføring 1,4 - 44 m, og vannføring 0.6 - 1,43 m³s⁻¹ og elvegradienter varierende fra 0,1 % - 10 %. Fiskearter var ørret, regnbueørret, cutthroat ørret og bekkerøye. Habitat variable som ble målt i felt og brukt som input i modellbyggingen, er vist i Tabell 1. Det er verdt å merke seg at rådata ikke ble brukt i regresjonsmodellen, men en avledet "rating"-variabel, hvor den opprinnelige habitatvariablen ble subjektiv evaluert på en 5-trinnsskala med 0 = ubrukelig og 5 = optimalt. Således går informasjon og variasjon tapt allerede før modellen bygges. Spesielt blir eventuelle ikke-lineære sammenhenger transformert inn til lineære kategorier.

Tabell 1. Habitatvariable målt i felt for å utvikle Habitat Quality Index (fra Binns og Eiserman 1979).

Fysiske	Kjemiske	Biologiske
Late summer stream	Nitrate nitrogen	Stream bank vegetation
Annual stream flow variation	Total alkalinity	Fish food abundance
Maximum summer stream temperature	Total phosphorus	Fish food diversity
Water velocity	Total dissolved solids	Fish food type
Turbidity	Hydrogen ion	
Cover		
Stream width		
Stream depth		
Stream morphology		
Eroding banks		
Substrate		
Bed material		
Silt deposition		

Modell I

Basert på data fra 20 elver ble først modell I utviklet.

$$\log_{10} (Y + 1) = ((1,18257) + (0,97329) \log_{10} (X_1 + 1) \\ + (1,65824) \log_{10} (X_2 + 1) \\ + (1,44821) \log_{10} (X_3 + 1) \\ + (0,30762) \log_{10} (P + 1)) \\ \cdot (1,120085)$$

hvor Y = predikert bestand (kg/ha)
 X₁ = lav sommervannføring
 X₂ = årlig vannføringsvariasjon
 X₃ = maximum sommer vanntemperatur
 P = X₄ (X₅) (X₆) (X₇) (X₈) (X₁₀) (X₁₁);
 X₄ = nitrat-nitrogen
 X₅ = tilgang på fiskenæring
 X₆ = diversitet på fiskenæring
 X₇ = skjul
 X₈ = eroderende elvebredder
 X₁₀ = vannhastighet
 X₁₁ = elvebredde

Denne modellen forklarte 95 % av variasjonen i ørretbestanden for elvene 1-20 og gav en høy korrelasjonskoeffisient $R = 0.977$. Det er verdt å merke seg at regresjonslinjen i stor grad er bestemt av en gunstig "uteligger" (Fig. 1).

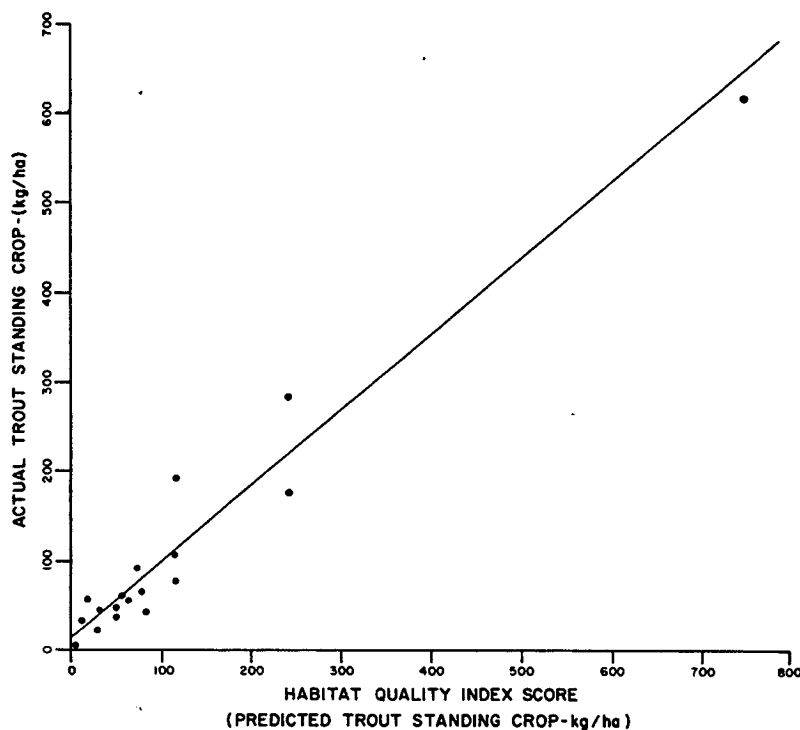


Fig. 1. Forholdet mellom HQI score (Y) and ørret biomasse (Y) i 20 bekker/elver i Wyoming vurdert med HQI Modell I i 1975. Korrelasjonskoeffisient, $R=0.977$ for det lineære forhold: $Y=11.983 + 0.846 (Y)$.

Data ble deretter hentet inn fra 16 elver i samme området. Korrelasjonskoeffisienten falt da til $R=0.771$. Dette illustrerer problemet med små, geografisk avgrensede sample-størrelser.

Modell II

Basert på data fra 36 elver ble en forbedret Modell II utviklet.

$$\begin{aligned} \log_{10} (Y + 1) = & ((-0.903) + (0.807) \log_{10} (X_1 + 1) \\ & + (0.877) \log_{10} (X_2 + 1) \\ & + (1.233) \log_{10} (X_3 + 1) \\ & + (0.631) \log_{10} (F + 1) \\ & + (0.182) \log_{10} (S + 1)) \\ & \cdot (1.12085) \end{aligned}$$

hvor Y = predikert bestand (kg/ha)
 X₁ = lav sommervannføring
 X₂ = årlig vannføringsvariasjon
 X₃ = maximum sommervanntemperatur
 F = nærings-indeks = X₃ (X₄) (X₉) (X₁₀);
 S = skjul-indeks = X₇ (X₈) (X₁₁);
 X₄ = nitrat-nitrogen
 X₇ = skjul
 X₈ = eroderende elvebredder
 X₉ = substrat
 X₁₀ = vannhastighet
 X₁₁ = elvebredde

Denne modellen forklarte 97 % av variasjonen i ørretbestand for de 36 elvene og gav en høyere korrelasjonskoeffisient $R = 0,983$. Liksom for Modell I bidro en enkelt gunstig "uteligger" betydelig til modellens prediksjonsevne.

(2) Habitat Suitability Index (HSI)

Raleigh et al. (1984) utviklet på mer generelt grunnlag en Habitat Suitability Index (HSI) modell spesielt for ørret i elver. De inkluderte 18 variable i denne modellen (Tabell 2) som de mente påvirket habitat kvalitet og/eller bæreevne for ørret på elv.

Modellen ble testet på uavhengig materiale av Wesche et al. (1987) med nedslående resultat (nedenfor).

(3) Cover Rating Method (CRM)

Den neste modellen som ble utviklet, kalles "cover rating"-metoden (Wesche 1980, Wesche et al. 1987). Den hentet også sine data fra elver i Rocky Mountains i Wyoming, USA. Denne modellen bygger på data fra 30 seksjoner i ni elver, h.o.h. 1615-2835m, bredde ved sommervannføring 2,4-17,7 m, vannføring 0,1-4,5, elvegradienter 0,1-2,0 %. Sammenlignet med HQI-modellen er innslaget av mindre elver her større. Fiskeart var ørret. I alt ble 38 ulike habitat-variable målt eller beregnet, hvorav 13 av de 18 variable HSI-modellen bygger på inngår (Tabell 2), mens 25 andre variable kan i tillegg (Tabell 3). Denne modellen ble først brukt i regresjonsanalyser på hele materialet (Wesche et al. 1987), men modellens prediksjoner var ikke en gang signifikant korrelert med bestandsstørrelse av ørret. Bare HSI-komponent for vannkvalitet var signifikant korrelert, men korrelasjons-koeffisienten var lav ($R^2 = 0,18$).

Tabell 2. Egnethetsvariable for modell for ørret på rennende vann (Raleigh et al. 1984) og kilde for data. (*) angir variable benyttet ved testing av modellen.

Variable	Data kilde
V ₁ * Average maximum water temperature (°C)	Field measurements, 1973-1976
V ₂ Average maximum water temperature during embryo development	Not available
V ₃ Average dissolved O ₂ (mg/L)	Field measurements, 1973-1976
V ₄ Average thalweg depth (m)	Cross-sectional transects
V ₅ Average velocity over spawning areas	Not available
V ₆ * Percent cover during the late growing season low-water periods	Cross-sectional transects: percent instream cover in water >15 cm deep
V ₇ Average diameter of substrate components in spawning areas	Not available
V ₈ * Percent of substrate components 10-40 cm in diameter	Cross-sectional transects
V ₉ * Dominant substrate type	Cross-sectional transects and photography
V ₁₀ * Percent pools	Cross-sectional transects: percent water >30 cm deep
V ₁₁ * Average percent vegetation	Photography
V ₁₂ Average percent rooted vegetation	Not included:similar to V ₁₁
V ₁₃ Maximum pH	Not available
V ₁₄ * Average annual base flow as a percent of average annual daily flow	Gaging stations:for ungaged streams, data were developed on the basis of gaged streams of similar elevation and characteristics; used either late-summer or winter low-flow values (whichever was lowest)
V ₁₅ * Pool class rating	Photography
V ₁₆ * Percent fines	Cross-sectional transects and substrate records
V ₁₇ * Percent of stream area shaded	Photography
V ₁₈ * Nitrate-nitrogen (mg/L)	Wyoming Water Research Center and Wyoming Game and Fish Department records

Deretter ble en ny multippel regresjonsmodell utviklet:

$$Y = 0,71 \text{ MTCR} + 114,3 V_{14} - 0,60$$

hvor Y = predikert bestand (kg/ha)

MTCR = modified trout cover rating

V_{14} = gjennomsnittlig årlig 'base flow' som prosent av gjennomsnittlig årlig døgn-vannføring

Det er verdt å merke seg at modellen er svært enkel med bare to komponenter; skjul og vannføring. Imidlertid består skjulkomponenter (MTCR) av to habitatkomponenter; MTCR = OBC + WAT 45, dvs. lineærlengde med overhead bank cover dividert med thalweg lengde (OBC), og vannareal 45 cm dypt eller dypere, dividert på overflateareal (WAT 45). Denne modellen var signifikant og hadde en korrelasjonskoeffisient på $R^2 = 0,52$ ($P = 0,003$). Det er verdt å merke seg at flere variable ikke forbedret modellen.

Vi tror det er lite sannsynlig at denne modellen vil gi tilnærmet så gode resultater for norske forhold, fordi "overhead bank cover" generelt er sparsomt forekommende i de fleste av våre ørret/lakseførende vassdrag.

Tabell 3. Tilleggsvariable benyttet i modell for predikering av biomasse i sør-øst Wyoming. Referanser som beskriver beregning av variable er inkludert. Variable med forkortelser angitt i parentes var korrelert med biomasse.

Variable	Referanser
Average stream width Coefficient of variation of stream width	Platts et al. (1983) Hermansen and Krogh (1984)
Average depth	Platts et al. (1983)
Coefficient of variation of stream depth (CVDEP)	Hermansen and Krogh (1984)
Width depth ratio	Platts et al. (1983)
Cross-sectional velocity	Platts et al. (1983)
Rated cross-sectional velocity (RCS-VEL)	This paper
Coefficient of variation of cross-sectional velocity	Hermansen and Krogh (1984)
Time-of-travel velocity	Binns and Eisermann (1979)
Gradient	Platts et al. (1983)
Sinuosity	Platts et al. (1983)
Rubble substrate (RUB)	Wesche (1980)
Rubble substrate at depth 15 cm	Wesche (1980)
Deep-water habitat >45 cm	Wesche (1980)
Overhead bank cover	Wesche (1980)
Rubble-boulder cover	Wesche (1980)
Trout cover rating for small streams	Wesche (1980)
Trout cover rating for large streams (TCRL)	Wesche (1980)
Modified trout cover rating (MTCR)	This paper
Rating of late-summer stream flow (LSSF)	Binns and Eiserman (1979)
Rating of average stream flow variation (ASI)	Binns and Eiserman (1979)
Mean stream flow variation	Binns and Eiserman (1979)
Average annual summer base flow as a proportion of average discharge	Raleigh et al. (1984)
Average annual winter base flow as a proportion of average discharge	Raleigh et al. (1984)
Aquatic vegetation	Binns and Eiserman (1979)

(4) Bowlby og Roff's modell

Modellen baserer seg på data fra 30 stasjoner i 20 elver i det sørlige Ontario (Bowlby og Roff 1986). Stasjoner ble valgt for å representere størst mulig variasjon i habitatforhold. Generelt var elvene små, med relativt sett lavere gradienter sammenlignet med tidligere modellmateriale, og de var mer eutrofe og varme. Fiskearter var ørret, regnbueørret og bekkerøye. I alt ble 33 habitat-variable målt (Tabell 4). Habitat Quality Index-modellen ble først brukt på hele materialet, men modell I forklarte bare 6,7 % av variasjonen i bestandsstørrelse, og modell II bare 9,2 % av variasjonen. Igjen understrekes problemet med modellens begrensede anvendelsesområde. Helt andre habitatvariable var begrensende for produksjonen i disse elvene.

I Ontario viste det seg at bare fem habitatvariable var signifikant korrelert ($P < 0.05$) med bestandsstørrelse; nemlig "suspended microcommunity biomass" (ATP) ($r = 0.6599$), pool-overhead skjul ($r = 0,4650$) ($= (\% \text{ holer} + 1) \times (\% \text{ trestamme skjul} + 1) \times (\% \text{ elvebredd skjul} + 1)$), midlere maksimum sommertemperatur ($r = 0,3898$) og SD av % overhengende vegetasjonsskjul.

Tabell 4. Habitat variable målt på hver lokalitet i en bekk i Onnada. Gjennomsnitt og standardavvik ble beregnet for alle fysiske variable med unntak av temperatur og total diversitets variable (fra Bowlby og Roff 1986.

BIOTIC VARIABLES
Abundance and biomass of drift by three size classes
Abundance and biomass of benthos by four size classes
Sediment microcommunity biomass (ATP)
Suspended microcommunity biomass (ATP)
Sediment organic matter
Suspended organic matter
PHYSICAL VARIABLES
Maximum weekly summer temperature
Minimum weekly summer temperature
Mean maximum weekly summer temperature
Mean minimum weekly summer temperature
Highest minimum weekly summer temperature
Mean summer temperature
Current velocity at thalweg
Width
Depth profile
% pool area
% silt
% sand
% gravel
% rubble
% boulder
% clay
% bedrock
% organic debris
Substrate diversity
Overall substrate diversity
% log cover
% bank cover
% brush cover
% aquatic vegetation cover
% rock cover
Cover diversity
Overall cover diversity

Tabell 5. Kovarians matriser og vektorer med gjennomsnittsverdier som fungerer som "koeffisienter" i en kvadratisk diskriminant funksjonsmodell for ørretbiomasse i elver i det sørlige Ontario. Mikrosamfunnsbiomasse er målt som \log_e (ng ATP)/L; temperatur i °C; biomasse av bunndyr er \log_e (g/m²). A priori sansynligheter for klassifisering i en kategori ble antatt å være proporsjonalt med kategorien prøvetakingsstørrelse (fra Bowlby og Roff 1986).

				Variable			
Ørret biomasse kategori (g/m ²)	df	Variable	Gj. sn.	Løst mikro- sam- temp. <0.1 mg	Gj.sn. Bio- maks. masse av kulp funns benthos are	% biomass	
Excellent (0-0.4)	4	Suspended microcommunity biomass	2.78	0.525	0.222	-0.188	-3.29
		Mean max. summer temperature	18.3		5.80	0.169	8.62
		Biomass of benthos <0.1 mg	4.06			1.05	22.4
		% pool area	43.9				483
Good (>0.4-1.6)	8	Suspended microcommunity biomass	3.96	0.472	-0.0281	0.189	11.3
		Mean max. summer temperature	21.1		5.53	-0.114	-20.6
		Biomass of benthos <0.1 mg)	4.86			0.793-0.0122	
		% pool area	40.1				855
Fair (>1.6-6.4)	7	Suspended microcommunity biomass	4.07	0.372	0.167	0.0304	-2.57
		Mean max. summer temperature	20.3		4.14	1.28	-6.33
		Biomass of benthos <0.1 mg)	4.32			0.922	-2.45
		% pool area	18.6				164
Poor (>6.4-25.6)	7	Suspended microcommunity biomass	4.28	0.178	-0.243	0.00326-0.969	
		Mean max. summer temperature	22.2		2.84	0.118	21.1
		Biomass of benthos <0.1 mg)	3.56			0.655	-8.17
		% pool area	54.2				462

En ny og helt annen type modell ble utviklet; en kvadratisk diskriminant-funksjons modell ble brukt til å analysere data. Denne modellen benyttet fire habitat-variable for å predikere ørretbestand; "suspended microcommunity biomass" (ATP), % areal med kulper, midlere maksimum sommertemperatur og biomasse av benthos < 0,1 mg (Tabell 5). Det ble brukt en fire-delt skala til å klassifisere bestandsstørrelse (1 = liten til 4 = svært stor), og modellen klassifiserte 27 av 30 stasjoner riktig. Enkle regresjonsanalyser med de samme variable forklarte $R^2 = 0,56$ av total variasjon i ørretbestand.

(5a) Lanka et al's modell

Denne modellen baserer seg på data fra 65 elver i skogområder og 26 elver i beiteområder, alle i Rocky Mountains-området i Wyoming, USA. I alt ble 10 habitatvariabler og 11 geomorfologiske variabler målt/beregnet (Tabell 6).

Tre regresjonsmodeller ble utviklet, en kombinert modell med både habitat- og geomorfologiske data, en ren habitat-modell og en ren geomorfologisk modell, og modeller ble utviklet separat for elver i skogs- og beiteområder.

Skogselver

Modellene inneholdt tre habitat-og fire geomorfologiske variable:

- X_1 = midlere elvebredde
- X_2 = bredde : dybde forholdet
- X_3 = gradient
- X_4 = gradert høyde over havet
- X_5 = (max. h.o.h. i vassdraget - sample h.o.h.):
(elvelengde)
- X_6 = (total elvelengde (inkl. tilløp)) : (areal
nedbørfelt km^2)
- X_7 = (max h.o.h. i vassdraget - sample h.o.h.)

$$\text{Kombinert modell: } Y = 447,8 + 67,5 X_4 - 153,7 \log_{10} (X_5 + 1) \\ - 35,7 (X_6) - 263,1 \log_{10} (X_1 + 1)$$

$$\underline{R^2 = 0,51, \quad P \leq 0,001}$$

$$\text{Habitat modell: } Y = 408,2 + 189,7 \log_{10} (X_1) - 113,9 \log_{10} (X_2+1) \\ - 12,4 X_3$$

$$\underline{R^2 = 0,31, \quad P \leq 0,001}$$

$$\text{Geomorfologisk modell: } Y = 471,5 + 99,4X_4 - 138,2 \log_{10} (X_7 + 1) \\ - 123,6 \log_{10} (X_5 + 1)$$

$$\underline{R^2 = 0,36, \quad P \leq 0,001}$$

Tabell 6. Variasjon i målte verdier for bekkestrekninger i Wyoming (fra Lanka et al. 1987).

Variable	Skogsbekker	Beitelands- bekker
Trout standing crop (kg/hectare)	1.0-604.2	8.5-393.9
Stream measurements		
Channel stability score ^a	51-141	61-128
Average wetted reach width (m)	0.78-9.14	1.52-7.47
Average reach depth (m)	0.04-0.40	0.50-0.46
Average reach velocity (m/s)	0.06-0.81	0.07-0.74
Width:depth ratio	5.0-88.83	6.63-48.80
Bedrock-boulder substrate (%)	0-74	0-53
Rubble substrate (%)	0-70	0-67
Gravel substrate (%)	0-70	3-56
Silt-sand substrate (%)	0-46	6-77
Reach gradient (%)	1-9	1-4
Geomorphic measurements		
Reach elevation (m)	2.097-3.158	1.329-2.245
Midrange basin elevation (m)	2.426-3.362	1.987-2841

a) Lave verdier indikerer stabilitet

b) Basin perimeter/2 (3.14 basin area 1/2)

Beitelandselver

Modellene inneholdt to habitat og fire geomorfologiske variable:

- X_1 = bredde : dybde
 X_2 = gjennomsnittlig vannhastighet
 X_3 = gradert (max h.o.h. + sample h.o.h.)/2
 X_4 = omkrets nedbørfelt

 X_5 = (h.o.h. ved 85 % av elvelengde - h.o.h. ved 10 % av elvelengde):(elvelengde mellom disse to punkter)
 X_6 = (max h.o.h. i vassdraget - sample h.o.h.)

Kombinert modell: $Y = 200,3 + 36,1 X_3 - 0,85 X_4 - 138,7 \log_{10} (X_5 + 1) - 50,5 X_1$

$$\underline{R^2 = 0,64, \quad P \leq 0,001}$$

Habitat modell: $Y = 39,2 + 71,0 X_1 - 197,1 X_2$

$$\underline{R^2 = 0,57, \quad P \leq 0,001}$$

Geomorfologisk modell: $Y = 487,6 + 53,3 X_3 - 160,1 \log_{10} (X_6 + 1)$

$$\underline{R^2 = 0,52, \quad P \leq 0,001}$$

Det er verdt å merke seg at modellene er forholdsvis enkle med relativt lave korrelasjonskoeffisienter. Det er interessant at kombinerte modeller var best, og at habitatmodeller var noe bedre enn geomorfologiske modeller, men med relativt liten forskjell. Alle modeller ble testet på et begrenset uavhengig materiale (fra Wyoming), og man fikk stort sett signifikante sammenhenger med bestandstetthet ($R^2 = 0,69 - 0,96$, $N = 11$ skogselver, 8 beitelandselver).

(5b) Scarnecchia og Bergersens modell

Denne modellen hentet data fra et relativt lite materiale, 10 små elver i Rocky Mountains i Colorado, USA. Arter var ørret, regnbueørret, cutthroat ørret og bekkerøye. Det ble målt eller beregnet 14 fysiske og kjemiske variable (Tabell 7a og b).

En rekke variabelkombinasjoner gav signifikante lineære regresjoner med produksjon og biomasse av fisk (Tabell 7a og b). Den beste modellen ($R^2 = 0,84$) for å predikere produksjon var:

$$Y = 11,9412 - 0,0088X_1 + 20,1802X_2 + 0,1342X_3 - 0,2010X_4$$

hvor Y = predikert produksjon (kg/ha)

X_1 = h.o.h.

X_2 = substrat diversitet (Shannon-Wiener Index)

X_3 = prosent 0-hastighetsmålinger

X_4 = lengde undergravd elvebredd

Den beste modellen ($R^2 = 0,67$) for å predikere midlere stående biomasse var:

$$Y = 37,3129 - 0,0128X_1 + 20,9473X_2 - 0,1671X_5$$

hvor X_5 = bredde : dybde

og de øvrige variable de samme.

Habitat Quality Index-modellen ble brukt på det samme materialet, men med bedrøvelig resultat. I noen elver (3 elver) var HQI korrelert signifikant med produksjon og/eller biomasse, mens den for øvrig ikke var signifikant og gav enten altfor høye (2 elver) eller lave (1 elv) estimater. Igjen understrekes modellenes begrensede overføringsverdi og behovet for stedege data.

Tabell 7a. Enkle og multiple regresjonssammenhenger mellom ørretproduksjon og fysiske/kjemiske variable i 10 elver i Colorado (fra Scarnecchia og Bergsen 1987).

Variables	Variation explained (r^2 or R^2)	Equation
		Production (P)
Elevation (E)	0.42	$P = -0.00795E + 27.4340$
Substrate (S)	0.34	$P = 19.7970S - 5.98343$
Conductivity (C)	0.24	$P = 0.03032C + 3.01391$
Hardness (H)	0.22	$P = 0.05762H + 3.05809$
Alkalinity (A)	0.19	$P = 0.05293A + 3.03937$
Elevation, width:depth ratio (WD)	0.60	$P = -0.0101E - 0.1781WD + 36.-8387$
Elevation, percentage-of 0-velocity station (V_0)	0.56	$P = -0.0110E + 0.0978V_0 + 29.-8050$
Elevation, discharge (D)	0.55	$P = -0.0118E - 38.3702D + 39.-5668$
Elevation, substrate	0.54	$P = -0.0061E + 13.3891S + 14.-4318$
Elevation, percentage of 0-velocity stations, substrate	0.79	$P = 0.0096E + 0.1344V_0 + 18.70-97S + 12.5224$
Elevation, substrate, mean velocity (V)	0.77	$P = -0.0086E + 21.4689S - 41.7-295V + 20.8457$
Elevation, width:depth ratio, mean width (W)	0.77	$P = -0.0117E - 0.2444WD - 0.52-52W + 49.4334$
Elevation, width:depth ratio, alkalinity	0.77	$P = -0.0190E - 0.2855WD - 0.09-47A + 68.0815$
Elevation, substrate, percentage of 0-velocity stations, undercut banks (U)	0.84	$P = -0.0088E + 20.1802S + 0.13-42V_0 - 0.2010U + 11.9412$

Tabell 7b. Enkle og multiple regresjonssammenhenger mellom ørret biomasse og fysisk/kjemiske variable i 10 elver i Colorado (fra Scarnecchia og Bergsen 1987).

Variables	Variation explained (r_2 or R^2)	Biomasse (B)
Elevation (E)	0.46	$B = -0.01356E + 48.83390$
Substrate (S)	0.37	$B = 33.3828S - 7.95697$
Conductivity (c)	0.30	$B = 0.05435C + 6.90656$
Hardness (H)	0.24	$B = 0.9721H + 7.28789$
Alkalinity (A)	0.21	$B = 0.9050A + 7.10545$
Elevation, width:depth ratio, mean width, alkalinity (WD)	0.82	$B = -0.170E - 0.2934WD - 0.35 - 43W - 0.0622A + 65.8648$
Elevation, substrate	0.60	$B = -0.0105E + 22.3787S + 27. - 1019$
Elevation, conductivity	0.56	$B = -28.7676E + 0.0446C - 9. - 4448$
Elevation, hardness	0.55	$B = -30.8427E + 0.8525H - 10. - 6648$
Elevation, width:depth ratio (W)	0.54	$B = -0.059E - 0.1898WD + 58.86$
Elevation, substrate, undercut banks	0.67	$B = -0.0090E + 25.2285S - 0.3 - 872U + 25.9761$
Elevation, substrate, width:depth ratio	0.67	$B = -0.0128E + 20.9473S - 0.1 - 671WS + 37.3129$

(6) Jowett's (1990) modell

Denne modellen fra New Zealand bygger på det største data-materialet som er innsamlet for modelleringsformål; 65 undersøkelses-strekninger i 38 forskjellige vassdrag mht. fysisk elve-habitat. I tillegg ble det innsamlet geomorfologiske data for 91 undersøkelses-strekninger i 22 vassdrag (12 av vassdragene var de samme som brukt ovenfor). Jowett (1990) angir å ha brukt 120 variable i analysene. Dette er misvisende, fordi kun 15-20 av disse er primærvariable, mens resten er avledede, beregnede eller er ikke å betrakte som egne variable. Artene var ørret og regnbueørret. I likhet med Bowlby og Roff (1986) brukte Jowett (1990) en diskriminant-analyse modell. Undersøkelses-strekningene ble først delt i seks grupper: (1) ørret - liten biomasse, (2) ørret - moderat biomasse, (3) ørret - høy biomasse, (4) ørret/regnbueørret - liten biomasse, (5) ørret/regnbueørret - høy biomasse, og (6) regnbueørret. To diskriminant modeller ble utviklet; modell 1 basert på data for temperatur, hydrologi og nedbørfelt, og modell 2 basert på disse data pluss elve-habitat-variable (Tabell 8).

Modell 1 klassifiserte 36 av 65 undersøkelses-strekninger korrekt (55%; Tabell 9) ved å bruke 8 variable (Tabell 8); en temperaturvariabel (minimum årlig svingende temperatur), en hydrologisk (midlere årlig minimumsvannføring/median vannføring), og seks geomorfologiske nedbørfelt-variable (% vulkansk aske, % areal innsjø, % gressland, % alluvium, % hellende areal 8-20 grader, % buskland).

Modell 2 klassifiserte 47 av 65 strekninger korrekt (72%; Tabell 9) ved å bruke 11 variable (Tabell 8); en temperaturvariabel (minimum årlig svingende temperatur), en hydrologisk (midlere årlig minimumsvannføring/median vannføring), to geomorfologiske nedbørfelt-variable (% vulkansk aske, % areal innsjø), og sju elve-habitatvariable (grad av skjul (1-9), midlere dyp, % gunstig gyteareal ørret, kvadratrot av elvegradient, midlere substrat-størrelse, % gunstig habitatareal for regnbueørret, % gunstig

areal for næringsproduksjon).

Tabell 8. Korrelasjon mellom variable og diskriminant funksjoner (struktur koeffisienter) for signifikante funksjoner ($P < 0.001$) av diskriminantmodeller med og uten habitatvariable bekken. Modell 1 inneholder temperatur, hydrologiske og nedbørsfelt variable; Modell 2 har habitatvariable i elv i tillegg (fra Jowett 1990).

	Model 1		Model 2
MINTEMP	0.795	MINTEMP	0.302
VOLCANIC	0.509	VOLCANIC	- 0.025
MALF/MEDIANF	0.592	MALF/MEDIANF	0.036
LAKE	0.238	LAKE	- 0.066
TUSSOCK	- 0.257	COVER	0.294
ALLUVIUM	- 0.345	DEPTH(2)	- 0.464
ROLL	0.347	WUABTS(2-3)	0.272
SCRUB	0.156	SQRSLOPE	0.367
		SUBSTRATE	0.425
		WUARTA(2-1)	0.405
		WUAFP(2)	0.003

Imidlertid greide modell 1 bare å skille godt mellom ørret og ørret/regnbueørret gruppene, dvs. 1-3 og 4-6, mens funksjonen ikke hadde en signifikant relasjon til biomasse. Modell 2 med elve-habitatvariable inkludert, skilte alle grupper rimelig bra (Tabell 9).

Jowett's modell har betydelige svakheter i datamaterialet; særlig er metodikken brukt til bestandsestimering av fisk utilstrekkelig. Med tanke på overføringsverdi, må det pekes på at særlig geologien og vanntemperaturforholdene kan være tildels svært forskjellig fra norske forhold.

Tabell 9. Andel av korrekt predikert lokalitetsklassifisering basert på diskriminant analyser med (Modell 2) og uten (Modell 1) habitatvariable.

Gruppe	Modell 1 n=65	Modell 2 n=65
1	16/21	17/21
2	4/12	7/12
3	4/10	8/10
4	8/12	8/12
5	0/4	2/4
6	4/6	5/6
Overall	36/65	47/65
	55%	72%

Modeller i "grå" litteratur

De rimelig godt dokumenterte habitat-modeller som er publisert i primærlitteraturen, er få i forhold til en sann flora av modeller beskrevet i "grå" litteratur, spesielt i Nord-Amerika. Disse "grå litteratur"-modellene (99 i alt) er gjennomgårr av Fausch et al. (1988). Datagrunnlaget for disse "grå" habitat-modellene er spinkelt. Generelt viste det seg at de modellene som var rimelig presise i sine predikasjoner, også var de modellene som manglet overføringsverdi (foran). Fysiske faktorer (vannføring og fysisk habitat) viste seg å ha en rimelig god sammenheng med salmonidetetthet, mens sammenhengen var svakere for biologiske variable (næringstilgang, predasjon, vandringer).

BESTAND-REKRUTTERINGSMODELLER

Dette er modeller for å estimere rekruttering ut i fra eksisterende fiskebestand dvs. populasjonsdynamiske faktorer. Den implisitte antakelse er at det er sammenheng mellom antall voksne individer i en bestand og antall rekrutter til bestanden. Disse modellene kan være uttrykk for at biologiske faktorer er overordnet fysisk-kjemiske forhold (motsatt habitat-modeller), mens det er avhengig av ved hvilket tidspunkt man legger til grunn for "rekruttering". Ved bruk av bestand-rekrutteringsmodeller, er det bl.a. derfor viktig å ha klart for seg hva som er rekrutteringsstadium. Kurvene kan ha forskjellig forløp avhengig av f.eks. om 0+, 1+, 2+ osv. regnes som rekrutter (Elliott 1984). De fleste av disse modellene er utviklet for å forvalte bestander det drives kommersielt fiske på. Derfor er alder for rekruttering ofte satt til den alder fisken blir tilgjengelig i fiskeriet. Før det tid kan mange abiotiske faktorer ha påvirket antallet "rekrutter".

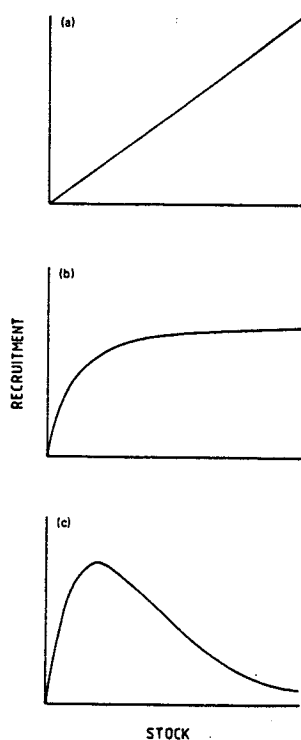


Fig. 2. Bestand-rekrutteringsforhold: (a) tetthetsuavhengig forhold; b) og c) tetthetsavhengige forhold: (b) Beverton-Holt kurve, (c) Ricker kurve.

Det er utviklet tre prinsipielt forskjellige modeller (Fig. 2). Dersom ingen tetthetsavhengige effekter er virksomme, vil det i prinsippet være et lineært forhold mellom rekrutter og bestand. Dersom det er viktige tetthetsavhengige effekter på dødelighet, fekunditet og vekst, vil bestand-rekrutteringsmodellen bli beskrevet av en kurve. To prinsipielt forskjellige typer av tetthetsavhengige bestand-rekrutteringsmodeller er utviklet av henholdsvis av Beverton-Holt (1956) og Ricker (1975).

Beverton-Holt's modell antar at bestanden ved økende tetthet nærmer seg et tak definert av økosystemets bæreevne, og den er derfor assymptotisk (Fig. 2b). Modellen formuleres matematisk som

$$R = 1 / (a + (b/P))$$

hvor R og P er rekrutter og (parental) bestand, og a og b er parametre som defineres empirisk for vedkommende bestand. Denne modellen er antatt av å gi en beskrivelse av systemer hvor maksimum fisketetthet reguleres av tilgang på næring eller rom, eller hvor en predator omgående kan justere sin predasjonsintensitet i forhold til byttetilgang.

Rickers modell er en hvelvet kurve formulert matematisk som

$$R = a P e^{-bP}$$

hvor R er antall rekrutter, P er (parental) bestand som kan måles som antall voksne eller eggproduksjon, a er kurvens stigning når P er liten og derfor en indeks for tetthets-uavhengige effekter, og b er en indeks for tetthets-avhengige effekter. Denne modellen er antatt passende når årsaken til tetthetsavhengighet er kannibalisme eller en økning i tiden det tar for småfisken å vokse seg gjennom sårbare stadier, eller når det er en tidsforsinkelse i predatorenes justering av sin predasjonsintensitet i forhold til byttetilgang.

Disse to modellene er klassiske for populasjons-dynamikk hos fisk, men svært lite empiriske data underbygger modellene. Dersom

det foreligger empiriske data, er nesten alltid punktspredningen stor. Generelt har Beverton-Holt's modell blitt brukt for å beskrive bestandsdynamikken hos laks (Mundy et al. 1978, Gee et al. 1978, Buck and Hay 1984, Chadwick 1985), men foreløpet for modellens høyre del av kurven er svært usikker. En generell konklusjon er likevel at venstre kurvedel alltid har en sterk stigningsvinkel, noe som indikerer sterk kompensatorisk overlevelse ved lave gytebestander.

Det best empirisk underbygde studium er gjort på ørret (Elliott 1989) og her viste en Ricker-kurve seg i å gi ganske god tilpassing for ørret i en stabil og høytproduserende bekk. Derimot fulgte rekruttering-bestand forholdet for en ørretbestand i en ustabil og næringsfattig bekk, en rett linje dvs. modell (a) i Fig 2. Det er rimelig å anta at denne type bekk og bestand er mer representativ for norske forhold. En annen omfattende undersøkelse på bekkerøye (McFadden et al. 1967) viste imidlertid relativt konstant rekruttering uavhengig av gytebestand, dvs. en flat kurve, muligens en Beverton-Holt modell.

LITTERATUR

- Allen, K.R. 1969. Limitations on production in salmonid populations in streams, s. 3-18. In: T.G. Northcote (ed.) Symposium on salmon and trout in streams. H.R. Mac Millan Lectures in Fisheries, University of British Columbia, Vancouver, B.C.
- Annear, T.C. og Conder, A.L. 1984. Relative bias of several fisheries instream flow methods. NAJFM 4: 531-539.
- Beverton, R.J.H. og Holt, S.J. 1956. A review of methods for estimating mortality rates in fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling. Rapp. P.-V. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 140: 67-83.

- Binns, N.A. og Eiserman, F.M. 1979. Quantification of fluvial trout habitat in Wyoming. Trans. Am. Fish. Soc. 108: 215-228.
- Bowlby, J.N. og Roff, J.C. 1986. Trout biomass and habitat relationships in southern Ontario streams. Trans. Am. Fish. Soc. 115: 503-514.
- Buck, R.J.G. og Hay, D.W. 1984. The relation between stock size and progeny of Atlantic salmon, Salmo salar L., in a Scottish stream. J. Fish. Biol. 23: 1-11.
- Chadwick, E.M.P. 1985. The influence of spawning stock on production and yield of Atlantic salmon, Salmo salar L., in Canadian rivers. Aquacult. Fish. Manage 16: 111-119.
- Chisholm, I.M. og Hubert, W.A. 1986. Influence of stream gradient on standing stock of brook trout in the Snowy Range, Wyoming. Northw. Sci. 60: 137-139.
- Conder, A.L. og Annear, T.C. 1987. Test of weight usable area estimates derived from a PHABSIM model for instream flow studies on trout streams. NAJFM 7: 339-350.
- Crisp, D.T. 1981. A desk study of the relationship between temperature and hatching time of the eggs of five species of salmonid fishes. Freshwat. Biol. 11: 361-368.
- Crisp, D.T. 1988. Prediction, from temperature, of eyeing, hatching and "swim-up" times for salmonid embryos. Freshwater Biol. 19: 41-48.
- Elliott, J.M. 1975a. The growth rate of brown trout (Salmo trutta L.) fed on maximum rations. Journal of Animal Ecology, 44: 805-821.

- Elliott, J.M. 1975b. The growth rate of brown trout (Salmo trutta L.) fed on reduced rations. Journal of Animal Ecology, 44: 823-842.
- Elliott, J.M. 1984. Numerical changes and population regulation in young migratory trout Salmo trutta in a lake District stream 1966-83. J. Anim. Ecol. 53: 327-350.
- Elliott, J.M. 1989. The natural regulation of numbers and growth in contrasting populations of brown trout, Salmo trutta, in two Lake District streams. Freshw. Biol. 21: 7-19.
- Fausch, K.D., Hawkes, C.L. og Parsons, M.G. 1988. Models that predict standing crop of stream fish from habitat variables: 1950-85 General Technical Report PNW-GTR-213, USDA Forest Service, 52 p.
- Gee, A.S., Millner, N.J. og Hemsworth, R.J. 1978. The effect of density on mortality in juvenile Atlantic salmon (Salmo salar). J. Anim. Ecol. 47: 497-505.
- Heggenes, J. 1991. Fysisk miljø for fisk i rennende vann. s. 3-36. I: Vassdragssimulator. Økologiske data på fisk og bunndyr. Rapp. Lab. Ferskv. Økol. Innlandsfiske, Oslo, 131.
- Hermansen, H. og Krogh, C. 1984. Influence of physical factors on density of stocked brown trout (Salmo trutta fario L.) in a Danish lowland stream. Fish. Manage. 15: 107-115.
- Jensen, A.J. 1990. Growth of young migratory brown trout Salmo trutta correlated with water temperature in Norwegian rivers. Journal of Animal Ecology, 59: 603-614.
- Jensen, A.J., Heggberget, T.G. og Johnson, B.O. 1986. Upstream migration of adult Atlantic salmon, Salmo salar L., in the River Vefsna, northern Norway. J. Fish. Biol. 29: 459-465.

- Jensen, A.J., Johnsen, B.O. og Saksgård, L. 1989. Temperature requirements in Atlantic salmon (Salmo salar), brown trout (Salmo trutta), and Arctic char (Salvelinus alpinus) from hatching to initial feeding compared with geographic distribution. Can. J. Fish. Aquatic. Sci. 46: 786-789.
- Jowett, I. 1990. Factors related to the distribution and abundance of brown and rainbow trout in New Zealand clear-water rivers. N. Zeal. J. Mar. Freshw. Res. 24: 429-440.
- L'Abbee-Lund, J.H. Jonsson, B., Jensen, A.J., Sættem, L.M., Heggberget, T.G., Johnsen, B.O. og Næsje, T.F. 1989. Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-ran migrant brown trout Salmo trutta. Journal of Animal Ecology, 58: 525-542.
- Lanka, R.P., Hubert, W.A. og Wesche, T.A. 1987. Relations of geomorphology to stream habitat and trout standing stock in small Rocky Mountain streams. Trans. Am. Fish. Soc. 116: 21-28.
- Lillehammer, A., Brittain, J.E., Saltveit, S.J. og Nielsen, P.S. 1989. Egg development, nymphal growth and life cycle strategies in Olecoptera. Holarctic Ecology 12: 173-186.
- McFadden, J.T., Alexander, G.R. og Shetter, D.S. 1967. Numerical changes and population regulation in brook trout, Salvelinus fontinalis. J. Fish. Res. Bd. Can. 24: 1425-1459.
- Metcalfe, N.B. og Thorpe, J.E. 1990. Determinants of geographical variation in the age of seaward-migrating salmon. J. Anim. Ecol. 59: 135-145.

- Morin, A., Constantin, M. og Peters, R.H. 1988. Allometric models of simuliid growth rates and their use for estimation of production. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 315-324.
- Mundy, P.R., Alexandersdottir, M. og Eiriksdottir, G. 1978. Spawner-recruit relationship in Ellidaar. J. Agr. Res. Icel. 10: 47-56.
- Nelson, R.L. 1986. Effect of flow fluctuations on brown trout in the Beaverhead River, Montana. NAJFM 6: 551-553.
- Platts, W.S., Maughan, W.F. og Minshall, G.W. 1983. Methods for evaluating stream, riparian, and biotic conditions. USDA For. Serv. Gen. Techn. Rep. INT-138, 70 s.
- Platts, W.S. og Nelson, R.L. 1988. Fluctuations in trout populations and their implications for land-use evaluation. North American Journal of Fisheries Management 8: 333-345.
- Raleigh, R.F., Zuckerman, L.D. og Nelson, P.C. 1984. Habitat suitability index models and instream flow suitability curves: Brown trout. USDI Fish. Wildl. Serv. Bid. Rep. 82.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 191, 382 s.
- Saltveit, S.J. 1991. Modeller og parametre for bunndyr i rennende vann. s. 47-61. I: Vassdragssimulator. Økologiske data på fisk og bunndyr. Rapp. Lab. Ferskv. Økol. Innlandsfiske, Oslo, 131.
- Scarnecchia, D.L. og Bergersen, E.D. 1987. Trout production and standing crop in Colorado's small streams, as related to environmental features. N. Am. J. Fish. Manage. 7: 315-330.

- Smock, L.A. 1980. Relationships between body size and biomass of aquatic insects. Freshwater Biology 10: 375-383.
- Sutcliffe, D.W., Carrick, T.R. og Willoughby, L.G. 1981. Effects of diet, body size, age and temperature on growth rates in the amphipod Gammarus pulex. Freshwater Biology 11: 183-214.
- Symons, P.E. 1979. Estimated escapement of Atlantic salmon (Salmo salar) for maximum smolt production in rivers of different productivity. J. Fish. Res. Board Can. 36: 132-140.
- Waters, T.F. 1977. Secondary production in inland waters. Adv. Ecol. Res. 10: 91-164.
- Wesche, T.A. 1980. The WRRRI trout cover rating method. Wat. Res. Inst. Wat. Resources Ser. No. 78, Laramie.
- Wesche, T.A., Goerther, C.M. og Hubert, W.A. 1987. Modified habitat suitability index model for brown trout in south-eastern Wyoming. N. Am. J. Fish. Manage 7: 232-237.