

Parasitter

som biologiske markører på
interaktiv segregering mellom
stasjonær sympatrisk
ørret og røye

Hovedfagsoppgave i ferskvannsekologi for graden
Canidatus scientiarum (Cand. scient.)

Av

Rune Nilsen

Institutt for akvatisk biologi

Norges fiskerihøgskole

Universitetet i Tromsø

2006



INNHold

INNHold.....	ii
SAMMENDRAG.....	iii
INNLEDNING.....	1
OMRÅDEBESKRIVELSE.....	6
METODER OG MATERIALE.....	8
Garnfiske.....	8
Prøvetakning og registrering i felt.....	9
Prøvetakning og registrering på lab.....	9
Fiskematerialet.....	10
Parasittmaterialet.....	11
Behandling og presentasjon av data.....	12
Begreper.....	12
Diversitet.....	13
Overlapp.....	13
Statistiske tester.....	13
RESULTATER.....	15
Ørret og røye.....	15
Diversitet og overlapp av parasittarter.....	15
Parasittsamfunn hos ørret og røye.....	16
Næringstransmitterte parasittarter hos ørret og røye.....	18
Littoral røye og pelagial røye.....	19
Diversitet og overlapp av parasittarter.....	19
Parasittsamfunn hos littoral- og pelagial røye.....	20
Næringstransmitterte parasittarter hos littoral- og pelagial røye.....	21
DISKUSJON.....	23
TAKK.....	32
REFERANSER.....	33

SAMMENDRAG

Allopatrisk ørret og røye i innsjøer er økologisk svært like med hensyn på nærings- og habitatpreferanser. I allopatri foretrekker begge artene å beite bunndyr i de littorale delene av innsjøen. I sympatri observeres ofte en segregering i nærings- og habitatvalg mellom ørret og røye, der røya skifter fra det prefererte habitatet, og går over til å beite mer zooplankton i de pelagiale delene av innsjøen. Denne typen nisjesegregering mellom fiskeartene blir omtalt som interaktiv segregering, og er tidligere beskrevet fra en rekke innsjøer i Skandinavia.

Individuell næringsspesialisering kan opptre i tette røyepopulasjoner. En slik spesialisering innebærer at røyepopulasjonen som helhet kan ha bred næringsnisje, mens enkeltindivider over tid spesialiserer seg på en et mindre utvalg av det totale næringstilbudet.

Parasitter kan benyttes som biologiske indikatorer på vertens beitevaner og habitatbruk. Det er tidligere funnet en klar sammenheng mellom parasittinfeksjoner og næringsvalg hos flere arter ferskvannsfisk. I nordlige områder er næringsvalg hevdet å være den viktigste faktoren for strukturering av parasittsamfunn hos ferskvannsfisk.

Analyser av parasittsamfunnet hos stasjonær sympatrisk ørret og røye fra Buttelvatn i Troms ble brukt til å beskrive næringsvalget hos fiskeartene bakover i tid. Det ble forventet at eventuelle forskjeller i sammensetningen av de respektive parasittsamfunn kunne indikere hvorvidt interaktiv segregering mellom ørret og røye, samt individuell næringsspesialisering hos røya forekommer i Buttelvatn.

Det ble funnet klare forskjeller i parasittsamfunnene mellom ørret og røye fra Buttelvatn. Infeksjonene tyder på at bunndyr og fisk har vært dominerende næringsdyr for ørreten, mens copepoder har vært de viktigste byttedyrene for røye bakover i tid. Det ble også funnet forskjeller i parasittsamfunnet mellom røyer fanget pelagialt og littoralt. Disse forskjellene var mindre tydelige, men indikerer til en viss grad at enkelte røyer spesialiserer seg på byttedyr i de littorale områdene av innsjøen. Analyser av de respektive parasittsamfunnene har derfor bidratt til å indikere interaktiv segregering i habitat- og næringsvalg mellom ørret og røye, samt en liten grad av individuell næringsspesialisering hos røye i Buttelvatn.

INNLEDNING

En rekke ulike faktorer er med på å regulere etableringen av et parasittsamfunn hos en vertspopulasjon. Graden av eksponering for infeksjon vil i første omgang kunne avgrense forekomsten av parasitter hos en vertspopulasjon. Videre vil både ulike parasittarters fylogenetiske spesifisitet og vertsartenes grad av naturlig resistens mot infeksjon påvirke strukturen på det realiserte parasittsamfunn hos en vertspopulasjon (Holmes 1987; 1990). Hos det enkelte vertsindivid vil interaksjoner mellom parasittene i form av inter- og intraspesifikk konkurranse også kunne bidra til å forme den endelige strukturen på parasittsamfunnet (Rohde 1994). Det er likevel lite som tyder på at interaksjoner mellom parasitter har noen avgjørende betydning for samfunnsstrukturen hos ferskvannsfisk (Kennedy 1990; Johansen 1997).

Parasittsamfunn kan betraktes på ulike nivåer. Esch *et al.* (1990) oppsummerer en hierarkisk inndeling av parasittsamfunn der det høyeste nivået (*compound community*) består av alle parasitter i et økosystem, og omfatter samtlige stadier i parasittenes livssyklus. Nivået under dette (*component community*) avgrenser samfunnet til kun å berøre alle parasitter hos en enkelt vertspopulasjon, mens det laveste nivået (*infracommunity*) avgrenses ytterligere til kun å omfatte parasitter i et enkelt vertsindivid. Videre i denne teksten vil begrepet ”parasittsamfunn” utelukkende omfatte nivået for vertspopulasjoner (*component community*) så lenge ikke noe annet er nevnt.

I nordlige bestander av ferskvannsfisk er næringstransmitterte parasittarter ofte dominerende (Kennedy 1978a; Knudsen 1995; Kristoffersen 1995; Johansen 1997; Knudsen *et al.* 1997). Næringsvalg er også hevdet å være den viktigste enkeltfaktoren for struktureringen av parasittsamfunn innen slike vertspopulasjoner (Kennedy 1975). Parasittsamfunnet kan i så måte gi nyttig informasjon både om vertenes næringsøkologi og om ressursdelingen mellom ulike fiskepopulasjoner i en innsjø (Frandsen *et al.* 1989; Kennedy *et al.* 1992; Curtis 1995; Curtis *et al.* 1995; Due & Curtis 1995; Knudsen 1995; Knudsen *et al.* 1996; 1997; Arnø 2000). Når parasittsamfunnet sammenlignes hos to eller flere vertsarter, vil imidlertid også immunitetsforskjeller mellom disse artene, samt spesifisitetsforskjeller hos parasittartene ha betydning for den relative forekomsten av enkelte parasittarter (Kabata 1969; Kennedy 1978b; Scholz *et al.* 2003)

På bakgrunn av dette er hensikten med studiet å benytte analyser av parasittsamfunnet hos stasjonær sympatrisk ørret og røye som indikator på hvordan de to fiskeartene utnytter næringsressursene i en innsjø i tid og rom.

Ørret *Salmo trutta* L. og røye *Salvelinus alpinus* (L.) er to nært beslektede og økologisk like arter i laksefamilien (Salmonidae) (Pethon 1998). Ørret har opprinnelig en euroasiatisk utbredelse, men på grunn av utsettinger gjennom århundrer finnes nå arten på alle verdens kontinenter (Elliott 1994). Røye er den nordligst forekommende ferskvannsfisken og har en naturlig sirkumpolar utbredelse (Pethon 1998). På tross av noe variasjon i utbredelse, regnes likevel både ørret og røye som vanlige i nordnorske innsjøer og elver (Økland & Økland 1999). Ørret og røye som lever allopatrisk har tilnærmet like nærings- og habitatpreferanser i innsjøer (Nilsson 1955; Langeland *et al.* 1991). Begge artene beskrives som opportunistiske predatorer hvor dietten varierer mellom ulike habitater, årstider og med fiskestørrelse og alder. Littorale byttedyr som insektslarver, bløtdyr, krepsdyr og i perioder også overflateinsekter regnes likevel som hovednæringen for både ørret og røye i allopatri (Klemetsen *et al.* 2003a).

Nisjesegregering observeres ofte når to eller flere økologisk like arter opptrer sammen og konkurrerer om de samme ressursene (Schoener 1974). Studier har vist at flere nært beslektede og økologisk like arter av ferskvannsfisk segregerer i nisje når de opptrer i sympatri (Andrusak & Northcote 1971; Werner & Hall 1977; Hindar *et al.* 1988). I Skandinavia har habitat- og næringssegregering mellom sympatrisk ørret og røye vært kjent lenge, og er beskrevet fra en rekke innsjøer i både Norge og Sverige (Nilsson 1963; 1965; 1967; Svärdson 1976; Langeland *et al.* 1991). Jansen *et al.* (2002) har også påvist næringssegregering mellom sympatrisk ørret og røye eksperimentelt. Samme studie viser imidlertid også tegn til ulik næringspreferanse mellom fiskeartene i allopatri. Habitat- og næringssegregering mellom ørret og røye omtales likevel som interaktiv segregering (Nilsson 1967), der røye i sympatri med ørret skifter fra de prefererte littorale næringsdyrene og går over til å beite mer pelagiske byttedyr, og da hovedsakelig zooplankton. Ørretens habitatbruk og fødevalg påvirkes i mye mindre grad av sympatrisituasjonen med røye (Nilsson 1965; 1967; Langeland *et al.* 1991; Jansen *et al.* 2002).

Sent på høsten og gjennom vinteren kan imidlertid segregeringa i habitat og næringsvalg mellom artene brytes (Hammar 1998). Dette skyldes blant annet at røya er mer aktiv enn

ørreten ved lave vanntemperaturer, og at næringsgrunnlaget i innsjøen endres. I tillegg kan gyteadferd påvirke den relative forekomsten av fiskeartene i littoralsonen om høsten. Gytemoden ørret trekker opp i elver og bekker, mens gytemoden røye trekker inn på littorale gytegrunner i selve innsjøen (Borgstrøm & Hansen 1987). Både ørret og røye utnytter de littorale områdene av innsjøen gjennom vintersesongen (Staldvik 1992; Hammar 1998; Klemetsen *et al.* 2003b)

Individuell spesialisering i næringsvalg er påvist hos ørret (Bryan & Larkin 1972), men er oftere beskrevet fra stasjonære røyepopulasjoner (Malmquist 1992; Amundsen 1995; Bjørn & Sandlund 1995; Knudsen *et al.* 1996). En slik spesialisering innebærer at røya som populasjon kan ha en bred næringsnisje, mens den hos enkeltindivider er begrenset til et mindre utvalg av det totale næringstilbudet. Hos røye ser også graden av individuell spesialisering ut til å ha en sammenheng med bestandstettheten i innsjøen, og er mest utpreget ved høy tetthet (Holbrook & Schmitt 1992). Røyas nærings- og habitatvalg i innsjøer vil derfor kunne påvirkes av både intraspesifikk konkurranse og interspesifikk konkurranse med ørret.

Stabilitet og endringer i nærings- og habitatvalg hos fisk kan være vanskelig å påvise i naturlige populasjoner. Fangst per innsatsenhet (CPUE) i innsjøens ulike habitater og analyser av mageinnhold er vanlige metoder for å studere habitatsegregering mellom ørret og røye i sympatri, samt individuell spesialisering innad i røyebestander (Nilsson 1955; Langeland *et al.* 1991; Amundsen 1995). De ovennevnte metodene gir likevel bare informasjon om fiskens habitat og fødevalg innenfor et begrenset tidsrom. Flere innsamlinger fra samme innsjø gjennom hele eller deler av sesongen er derfor nødvendig for å kunne påvise eventuelle stabile habitat- og næringsvalg hos fisken. Ettersom de fleste næringstransmitterte parasitter utnytter spesifikke mellomverter i livssyklusen kan derimot undersøkelser av fiskens parasittsamfunn gi verdifull informasjon om vertens beitemønster bakover i tid.

Mange fiskeparasitter har vist seg som pålitelige markører på ulike aspekter ved vertens økologi (Dick & Belosevic 1981; McKenzie 1983; 2002; Moser 1991; Konovalov 1995), og det er funnet klare sammenhenger mellom parasittinfeksjoner og næringsvalg hos flere arter ferskvannsfisk (Frandsen *et al.* 1989; Curtis *et al.* 1995; Knudsen 1995, Knudsen *et al.* 1996; 1997; 2004; Arnø 2000). En rekke studier har i løpet av de siste tiårene bidratt til å kartlegge både utbredelse, omfang og mønster i parasittsamfunn hos flere arter ferskvannsfisk i Nord-Norge, med særlig vekt på røyebestander (Kennedy 1977; 1978a; Giæver 1987; Skogsholm

1990; Kristoffersen 1993; Hartvigsen & Halvorsen 1993; Knudsen 1997; Amundsen *et al.* 2003; Knudsen *et al.* 2004). Generelt karakteriseres parasittsamfunn hos ferskvannsfisk som artsfattige, med lav diversitet og høy dominans av enkelte arter (Kennedy 1990; 1992; Hartvigsen & Kennedy 1993; Marcogliese & Cone 1998). Curtis (1995) oppsummerer noen karakteristiske trekk ved parasittsamfunn hos nordlige røyebestander, og legger vekt på at majoriteten av parasittartene har lav vertsspesifisitet, og blir overført til fisken gjennom et begrenset antall arter vanlig forekommende byttedyr. Flere studier av røyebestander i nordnorske innsjøer viser samme type mønster, der flertallet av parasittartene er næringstransmitterte generalister i klassene Cestoda og Trematoda (Kennedy 1978a; Knudsen 1995; Kristoffersen 1995; Johansen 1997; Knudsen *et al.* 1997). Kennedy (1977) hevder i tillegg at ørret og røye i nordnorske områder i stor grad kan infiseres av de samme parasittartene.

I Buttelvatn, en liten nordnorsk innsjø, lever stasjonær ørret og røye i sympatri. Et prøvafiske i slutten av september 1995 avdekket en høy tetthet av begge artene, og til dels mye makroparasitter hos fisken (Hanssen 1996). Garnfangstene viste også at både ørret og røye var representert i omtrent samme mengdeforhold i littoralsonen (Hanssen 1996). På bakgrunn av de ovennevnte beskrivelsene av parasittsamfunn i nordlige bestander av ferskvannsfisk, vil det være naturlig å forvente at parasittfaunaen hos fisken i Buttelvatn også domineres av næringstransmitterte generalister. I så tilfelle vil både ørret og røye i utgangspunktet være tilnærmet likt eksponert for de fleste parasittartene. Eventuelle forskjeller i parasittsamfunnene mellom ørret og røye kan derfor forklares ut fra enten økologiske forskjeller mellom fiskeartene med hensyn på habitat- og næringsvalg, eller ulik grad av naturlig resistens mot enkelte parasittarter og/eller ulik vertsspesifisitet hos de forskjellige parasittartene.

Hvis røya i Buttelvatn segregerer i habitat- og næringsvalg i sympatri med ørret som beskrevet av blant annet Nilsson (1965), vil røya forventes å ha en vid næringsnisje gjennom sesongen. Zooplankton vil utgjøre en betydelig del av næringen gjennom sommersesongen, mens bunndyr vil være viktige for røya gjennom vinterhalvåret. Ørreten som forventes å være mindre påvirket av sympatrisituasjonen med røye, vil da ha en smalere næringsnisje der prefererte byttedyr i hovedsak vil være bunndyr gjennom hele sesongen. De mulige økologiske forskjellene mellom ørret og røye i Buttelvatn vil kunne gjenspeiles i parasittsamfunnene hos de to fiskeartene. Røya forventes dermed å ha en høyere diversitet i

parasittsamfunnet, med copepodetransmitterte parasittarter akkumulert gjennom beiting på zooplankton i sommerhalvåret, og bunndyrstransmitterte parasittarter akkumulert gjennom bunndyrbeiting om vinteren. Diversiteten i parasittsamfunnet hos ørreten i Buttelvatn forventes å være lavere enn hos røya, og dominert av bunndyrstransmitterte parasittarter.

Ettersom tettheten av røye i Buttelvatn er beskrevet som høy, vil en også kunne forvente en individuell næringsspesialisering denne arten som beskrevet av blant annet av Knudsen *et al.* (1996). En slik spesialisering vil da kunne gjenspeiles i parasittsamfunnet hos røye fanget i ulike habitater i innsjøen. Pelagialt fanget røye vil da forventes å ha en større dominans av copepodetransmitterte parasittarter sammenlignet med littoral røye, som forventes å ha et større innslag av bunndyrstransmitterte parasitter.

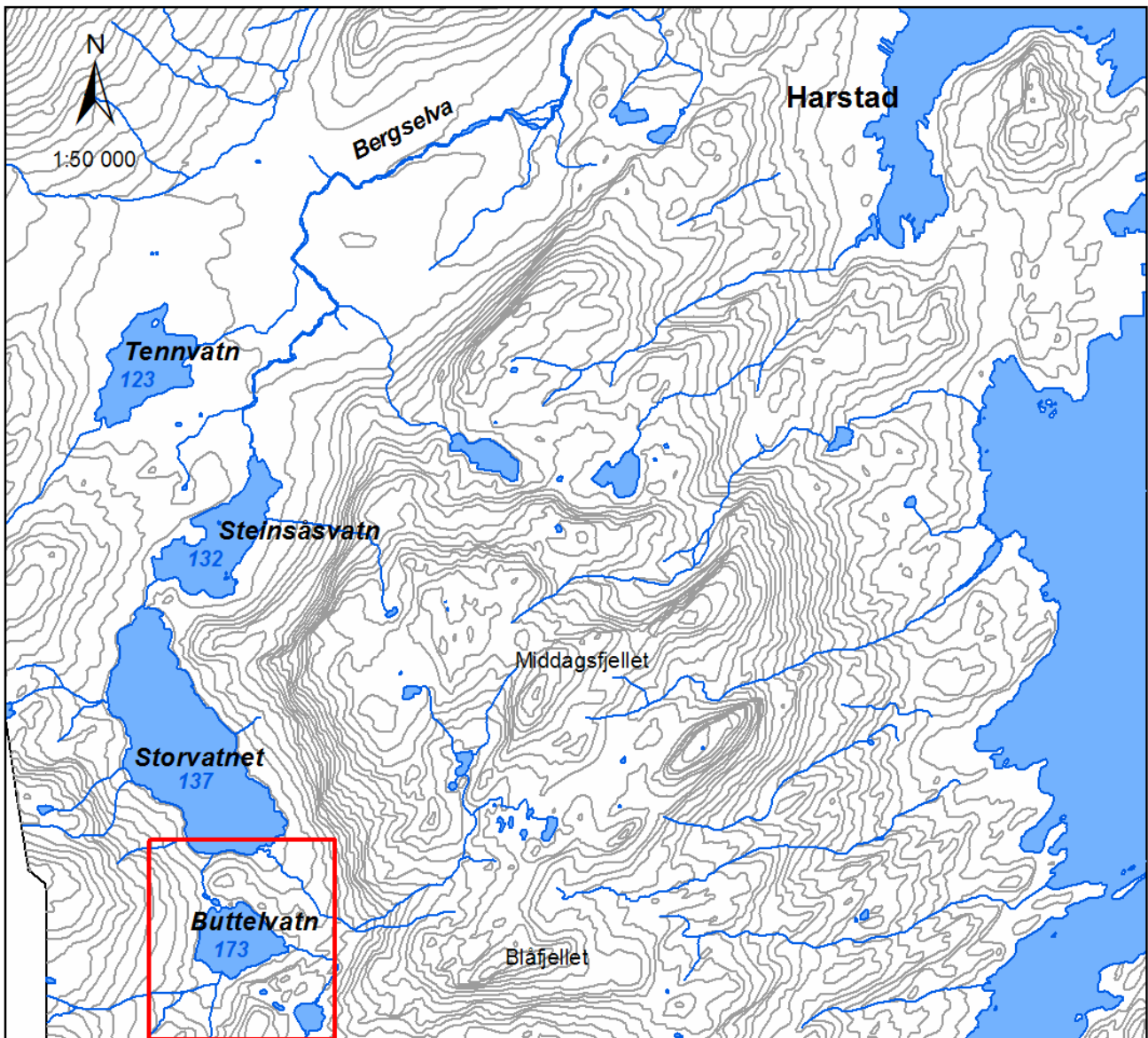
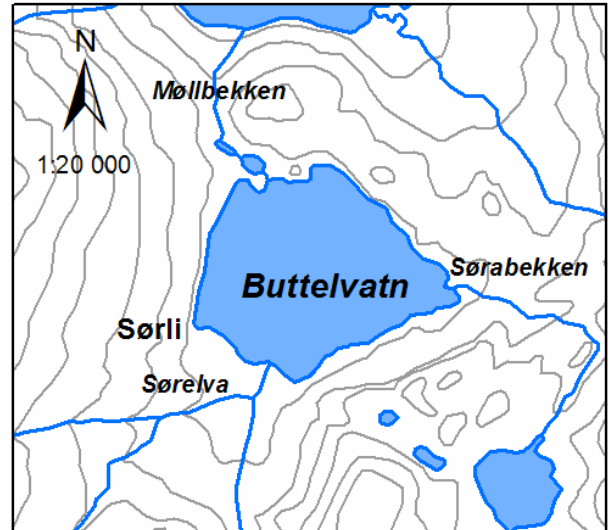
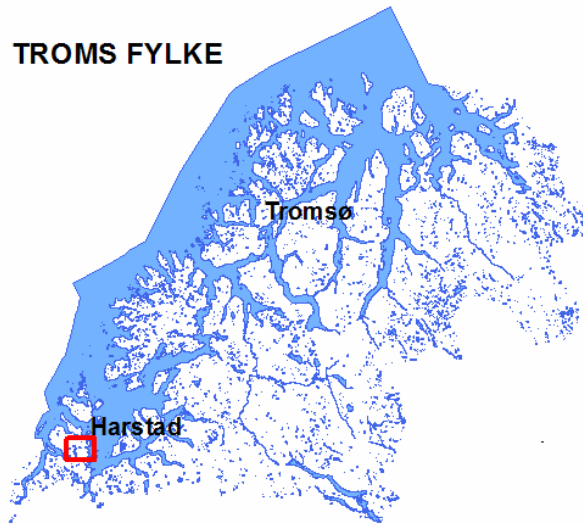
På bakgrunn av dette vil følgende hypoteser bli undersøkt:

- 1) Som en konsekvens av habitat- og næringssegregering mellom ørret og røye i Buttelvatn vil parasittsamfunnet hos de to artene fremstå forskjellig.
 - a) Diversiteten i parasittsamfunnet hos røya er høyere enn diversiteten i parasittsamfunnet hos ørreten.
 - b) Det er lite overlapp av arter mellom parasittsamfunnene hos ørret og røye. Røya domineres av copepodetransmitterte parasitter, mens ørreten domineres av bunndyrstransmitterte parasitter.
- 2) Som en konsekvens av individuell spesialisering i næringsvalg hos røya i Buttelvatn vil parasittsamfunnet hos littoralt fanget røye ha en høyere andel av bunndyrstransmitterte arter i parasittsamfunnet enn pelagialt fanget røye.

OMRÅDEBESKRIVELSE

Buttelvatn (68° 44' N, 16° 24' Ø) utgjør øvre del av Bergselvvasdraget i Harstad kommune, Troms fylke (Figur 2.1). Vannet ligger 173 meter over havet og overflatearealet er på ca. 30 hektar. Største dyp ble målt til 21 meter, og mer enn 50 % av totalarealet er dypere enn 10 meter. Nedslagsfeltet er på ca. 17 km² og domineres av bjørkeskog (*Betula* spp.). Berggrunnen i nedslagsfeltet består hovedsakelig av glimmergneis og glimmerskifer i sør og metasandstein og skifer i nord (Norges Geologiske Undersøkelse, 2003). Innløpselver til Buttelvatn er Sørabekken og Sørrelva. Utløpselv er Møllbekken i nordenden av vannet. Møllbekken har et betydelig fall de første hundre meterne etter Buttelvatn, og er av den grunn ikke egnet som vandringsbekk for ørret og røye. Sørrelva er regnet som den viktigste gytebekken for ørret (Bernard Sørli, pers.medd. 2000). I sørenden av vannet ligger et gårdsbruk (Sørli) med dyrket mark som enkelte steder strekker seg helt ned til vannkanten. Det er ellers en del hyttebebyggelse rundt hele vannet. Littoralsonen består for det meste av stein og mudder, og i enkelte områder er det høy tetthet av makrovegetasjon av gruppen sumpplanter. Rundt deler av vannet er det overhengende lauvskog, hovedsakelig bjørk. Gjennom feltperioden fra juli til oktober varierte siktedypet fra 5.5 til 6.5 meter. Vannfargen ble bestemt til gulgrønn i juli, og gul i oktober. Det ble ikke gjort målinger av totalt fosfor og nitrogen. Buttelvatn er dimiktisk og normalt islagt fra tidlig november til første del av juni (Bernard Sørli, pers.medd. 2000). I juli og august 2000 ble overflatetemperaturen målt til henholdsvis 13.0 °C og 12.9 °C. Sprangsjikt ble registrert på 4 meters dyp i juli og på 5 meters dyp i august. I oktober ble det observert full sirkulasjon i vannsøylen med en temperatur på 8.0 °C ved overflaten og 6.8 °C ved 10 meters dyp. Området har et typisk kystklima som er preget av mye nedbør, milde vintre og kjølige somre. I de offisielle målingene for Harstad kommune for perioden 1961- 1990 var gjennomsnittstemperatur for januar og juli måned på henholdsvis -2.8°C og 12.3°C. Gjennomsnittlig årlig nedbørsmengde i samme periode var 850 mm (Meteorologisk institutt 2004). I tillegg til stasjonære bestander av ørret og røye, ble det også observert trepigget stingsild *Gasterosteus aculeatus* L. i Buttelvatn.

TROMS FYLKE



Figur 2.1 Kart over Buttelvatns plassering i Harstad kommune og Troms fylke

METODER OG MATERIALE

Feltarbeidet til denne oppgaven var en del av en større undersøkelse i Buttelvatn. Kun fisk fanget i oktober ble benyttet til videre parasittundersøkelser. Oktobermaterialet ble valgt fordi parasittinfeksjonene fra denne perioden best vil reflektere fiskens næringsvalg gjennom sommersesongen. Jeg har likevel valgt å presentere fangstdata fra alle periodene fordi det viser fordelingen av ørret og røye i de ulike habitatene gjennom sommeren og høsten.

Garnfiske

Fiskematerialer ble samlet inn gjennom tre feltperioder i løpet av sommeren og høsten 2000 (tabell 3.1). Fisken ble fanget i tre ulike habitater, herunder littoralsonen som defineres fra strandkanten og ned til 10 meters dyp, profundalsonen som defineres som bunnområder dypere enn 10 meter og pelagialsonen som defineres som de frie vannmasser over profundalsonen. I littoralsonen og profundalsonen ble det fisket med 1,5 meter dype og 40 meter lange bunn garn. I pelagialsonen ble det fisket med 6 meter dype og 40 meter lange flytegarn. Alle garnene var av typen oversiktsgarn som er satt sammen av 5 meter lange seksjoner med ulik maskevidde. Maskevidden på oversiktsgarnene er 10, 12.5, 15, 18.5, 21, 26, 35 og 45 mm målt fra knute til knute. Garnene stod hovedsakelig ute i 12 timer fra kl. 20.00 om kvelden til kl. 08.00 neste morgen.

Tabell 3.1. Tidsrommet for de tre feltperiodene, CPUE verdier (antall fisk fanget på 100m² garn / 12 timer) for ørret og røye i littoralsonen, profundalsonen og pelagialsonen. Antall fisk er angitt i parentes

Tidsrom	CPUE-Littoral		CPUE-Profundal		CPUE-Pelagial	
	Ørret	Røye	Ørret	Røye	Ørret	Røye
11 - 12. juli	5.3 (38)	0.8 (6)	0	8.9 (32)	<0.1 (1)	4.1 (59)
22 - 23. august	3.3 (40)	2.9 (35)	0	6.1 (22)	0	1.5 (7)
3 - 5. oktober	17.6 (106)	19.8 (119)	0	10.0 (6)	0.2 (3)	6.7 (97)

Etter at garnene var trukket, ble all fisk fra hvert enkelt garn holdt atskilt og transportert til feltstasjonen ved Møkklandsvannet (ca. 15 minutters kjøring med bil fra Buttelvatn) hvor første del av prøvetaking og registrering ble utført. I løpet av alle feltperiodene ble det fanget totalt 188 ørret og 383 røye. Ørreten ble nesten utelukkende fanget littoralt, mens røya ble fanget i alle habitatene (tabell 3.1).

Prøvetaking og registrering i felt

Fiskens lengde ble målt til nærmeste mm (gaffellengde) og vekt ble registrert til nærmeste gram på elektronisk vekt. Hud og gjeller ble undersøkt, og eventuelle ektoparasitter registrert. Kjønn ble fastslått og modningsgrad ble bestemt etter Sømmes skala (Sømme 1944). Bukhulen ble undersøkt, og eventuelle makroparasitter registrert. Kjøttfarge ble bestemt til hvit, lys rød eller rød.

Enkelte parasittarter med lang levetid vil kunne akkumuleres i fisken over tid (Frandsen *et al.* 1989), og flere studier har vist samsvar mellom vertsstørrelse og parasittinfeksjoner (Kennedy 1977; Halvorsen & Andersen 1984; Berube & Curtis 1986). For å minimalisere påvirkningen av ulik alder og vertsstørrelse, ble kun fisk innenfor et begrenset størrelsesområde bearbeidet videre med hensyn på parasittinfeksjoner. Hos fisk mellom 16 og 25 cm lengde ble øyne og tarm med blindsekker frosset ned, og svømmeblæren klippet ut og konserverert på 96 % etanol for senere parasittundersøkelser. Urinlederne i nyrene ble undersøkt og eventuelle parasitter registrert. Magesekk og andre organer med synlige infeksjoner av plerocercoider av *Diphyllbothrium* spp. ble til slutt lagt i en petriskål tilsatt kunstig fordøyelsesvekse (2 ml HCl, 5 g pepsin og 9 g NaCl på en liter vann) og oppbevart ved romtemperatur (ca. 20°C). Larvene som etter en tid forlot cystene og ble liggende fritt i petriskålen ble plukket ut og konserverert på 4 % formalin i 0,9 % saltoppløsning. Plukkingen av parasitter fra petriskålene ble gjentatt flere ganger med 6 – 10 timers mellomrom til det ikke ble funnet flere parasitter.

Prøvetaking og registrering på laboratoriet

Den resterende bearbeidingen av materiale ble gjort ved Norges Fiskerihøgskole (NFH) i Tromsø. Tarm og blindsekker ble åpnet og innholdet studert under stereolupe med 6,5 – 40x forstørrelse. Eventuelle parasittarter ble identifisert, registrert og deretter konserverert på 96 %

etanol. Ettersom de aktuelle cestodene i tarmen lett kunne bli skadet og delt opp i flere deler under arbeidet, ble kun antall scolex registrert for å unngå overestimering. Begge øyne ble knust i fysiologisk saltvann og filtrert gjennom en 100 μ .m. planktonduk. Innholdet ble deretter studert under stereolupe med 40x forstørrelse, og antall individer av øyeikten *Diplostomum* sp. ble registrert. Plerocercoider av *Diphyllobothrium* spp. som var konserverte i felt, ble artsbestemt med hensyn på antall *D. dendriticum* og *D. ditremum*. Det ble ikke funnet parasitter i fiskenes svømmeblære.

Fiskematerialet

Totalt ble 175 fisk i størrelsesgruppen 15-25 cm fra oktober bearbeidet med hensyn på parasittinfeksjoner (tabell 3.2), derav 60 ørret fra littoralsonen, 62 røye fra littoralsonen og 53 røye fra pelagialsonen. Dette utgjør det totale fiskematerialet i denne oppgaven.

Tabell 3.2. Gjennomsnittslengde (mm \pm standardavvik), gjennomsnittsvekt (gram \pm standardavvik) og gjennomsnittlig K-faktor for littoralt fanget ørret (n=60), littoralt fanget røye (n=62) og pelagialt fanget røye (n=53). (K-faktor er et uttrykk for forholdet mellom kroppslengde og vekt, og beregnes etter Fultons formel: $W \times 100/L^3$, der W = vekt i gram og L = gaffellengde i cm.)

Fiskegruppe	Lengde m.m. (\bar{x}) SD.	Vekt gram (\bar{x}) SD.	K-faktor (\bar{x}) SD.
Ørret littoral	212.5 \pm 19.5	109.5 \pm 29.1	1.12 \pm 0.08
Røye littoral	204.5 \pm 16.4	77.3 \pm 19.2	0.89 \pm 0.10
Røye pelagial	203.6 \pm 15.6	78.6 \pm 17.9	0.92 \pm 0.11

Fordelingen mellom kjønnene var ujevn for begge fiskeartene. 75 % av røya og 76 % av ørreten i materialet var hunnfisk. Ca. 30 og 50 % av henholdsvis røya og ørreten var kjønnsmodne etter Sømmes skala (Sømme 1944). Den dominerende kjøttfargen hos begge fiskeartene var hvit. Bare 23 % av ørreten og 17 % av røya hadde lys rød kjøttfarge.

Parasittmaterialet

Totalt ble det registrert over 8000 parasittindivider fordelt på minst 11 forskjellige arter hos ørret og røye i Buttelvatn (tabell 3.3). Parasittene ble bestemt til art eller slekt på grunnlag av ytre morfologiske trekk. For å unngå tungvinte formuleringer som ”parasittartene og/eller parasittslektene.” vil jeg videre i teksten kun benytte benevnelsen ”parasittart”, også om de parasittene som kun er bestemt til nærmeste slekt. Tre av parasittartene opptrer som larvestadier i fisken, og har piscivor fugl som sluttvert. Disse omfatter øyeikten *Diplostomum* sp., måkemarken *Diphyllbothrium dendriticum* (Nitzsch) og fiskandmarken *D. ditremum* (Creplin). De andre parasittene som ble funnet hos ørret og røye i Buttelvatn har fisk som enten sluttvert eller eneste vert i livssyklusen. Disse artene omfatter nyreikten *Phyllodistomum umblae* (Fabricius), tarmiktene *Crepidostomum* spp., ørretmark *Eubothrium crassum* (Bloch), røyemark *E. salvelini* (Schrank), marflomark *Cyathocephalus truncatus* (Pallas), cestoden *Proteocephalus* sp., nematoden *Philonema* sp. og røyas gjellelus *Salmincola edwardsii* (Olsson).

Tabell 3.3. Latinske og norske navn, hovedtransmisjon, transmisjonsgruppe (T.Gr.) og fiskevert (ørret og/eller røye) for parasittartene registrert på ørret og røye i Buttelvatn. (D)= Digenea, (C)= Cestoda, (N)= Nematoda og (CP)= Copepoda. BT= bunndyrtransmitterte parasitter og CT= copepode-transmitterte parasitter. ¹ = *C. farionis* og *C. metoecus*.

Latinske navn	Norske Navn	Transmisjon	T. Gr.	Fiskevert	Referanser
<i>Diplostomum</i> sp.	(D) Øyeikte	Direkte	-	Ørret/Røye	Chapell <i>et al.</i> (1994)
<i>Phyllodistomum umblae</i>	(D) Nyreikte	Insektlarver	BT	Ørret/Røye	Bakke & Bailey (1987)
<i>Crepidostomum</i> spp. ¹	(D) Tarmikter	Marflo/døgnfluelarve	BT	Ørret/Røye	Paperna (1995)
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	(C) Marflomark	Marflo	BT	Ørret/Røye	Vik (1958)
<i>Eubothrium crassum</i>	(C) Ørretmark	Copepoda	CT	Ørret	Kennedy (1978b)
<i>Eubothrium salvelini</i>	(C) Røyemark	Copepoda	CT	Røye	Kennedy (1978b)
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i>	(C) Måkemark	Copepoda	CT	Ørret/Røye	Vik (1964)
<i>Diphyllbothrium ditremum</i>	(C) Fiskandmark	Copepoda	CT	Ørret/Røye	Vik (1964)
<i>Proteocephalus</i> sp.	(C) -	Copepoda	CT	Ørret/Røye	Williams & Jones (1994)
<i>Philonema</i> sp.	(N) -	Copepoda	CT	Ørret/Røye	Anderson (2000)
<i>Salmincola edwardsii</i>	(CP) Røyas gjellelus	Direkte	-	Røye	Kabata (1969)

I det totale parasittmaterialet ble det funnet ni næringstransmitterte arter og to arter med direkte transmisjon til fiskeverten. De sistnevnte omfatter øyeikten og røyas gjellelus. De

resterende ni næringstransmitterte parasittartene kan kategoriseres som enten copepodetransmitterte (CT) eller bunndyrstransmitterte (BT) på bakgrunn av hvilken mellomvert som infiserer fisken. Gruppen CT-parasitter omfatter *Eubothrium* spp., *Diphyllobothrium* spp., *Proteocephalus* sp. og *Philonema* sp. Samtlige arter i denne gruppen benytter hoppekreps (Copepoda) som mellomvert og dermed hovedtransmisjon til fiskeverten. Det er imidlertid kjent at enkelte CT-parasitter også kan reetablere seg i piscivor fisk. Det gjelder blant annet måkemark (Halvorsen & Wissler 1973) og ørretmark (Williams & Jones 1994). Gruppen BT-parasitter omfatter nyreikte, marflomark og tarmiktene. Parasittene i denne gruppen benytter ulike arter insektlarver og marflo som mellomverter og dermed transmisjon til fiskeverten.

Av de 11 parasittartene som ble funnet på fisken i Buttelvatn regnes åtte som generalister og er beskrevet fra både ørret og røye (tabell 3.3). *Eubothrium*-artene er omtalt som svært verstspsesifikke, og ørretmarken er ikke i stand til å etablere seg i tarmen hos røya. Det samme gjelder for røyemarken hos ørret (Kennedy 1978b). Røyas gjellelus er også beskrevet som spesifikk på røyearter i slekten *Salvelinus* spp. (Kabata 1969).

Behandling og presentasjon av data

Begreper

Termene prevalens, abundans og intensitet er benyttet som anbefalt av Margolis *et al.* (1982), der:

Prevalens: Andelen av en de undersøkte vertene som er infisert med en eller flere parasitter av en gitt parasittart (antall verter infisert/antall undersøkte verter). Prevalens uttrykkes i prosent.

Abundans: Gjennomsnittlig antall parasitter i hver enkelt vert i av undersøkte vertene (antall parasitter av en gitt art/antall undersøkte verter).

Intensitet: Gjennomsnittlig antall parasitter i hver enkelt vert i den infiserte delen av de undersøkte vertene (antall parasitter av en gitt art/antall infiserte verter i prøven).

Diversitet

Antall arter (artsrikdom) som er representert i et økologisk samfunn er et enkelt mål på diversitet. Artsrikdommen gir likevel ingen informasjon om antall individer av hver enkel art i samfunnet. Simpsons diversitetsindeks (1-D) tar imidlertid hensyn til forholdet mellom antall individer av de ulike artene, og angir sannsynligheten for at to tilfeldige individer i et samfunn tilhører forskjellige arter (Krebs 1989). Simpsons diversitetsindeks beregnes etter ligningen:

$$(1) \quad 1 - D = 1 - \sum (p_i)^2$$

Der: $1 - D$ = Simpsons diversitetsindeks
 p_i = relativ andel av individer av en gitt art i populasjonen

En høy verdi vil indikere at individene av de ulike artene har en relativt jevn fordeling, mens en lav verdi vil indikere dominans av en art i samfunnet.

Overlapp

For å sammenligne likheten, eller overlappet av arter mellom to økologiske samfunn benyttes Renkonens indeks for prosentvis likhet (Krebs 1989), og beregnes etter ligningen:

$$(2) \quad P = \sum (\text{minimum } (p_{1i}, p_{2i}))$$

Der: P = den prosentvise likheten mellom samfunn 1 og 2
 p_{1i} = prosentandel av art i i prøvene fra samfunn 1
 p_{2i} = prosentandel av art i i prøvene fra samfunn 2

Renkonens likhetsindeks uttrykkes i prosent, og rangerer fra; 0 (ingen likhet) til 100 (total likhet). Likhet $> 60\%$ regnes som signifikant stor likhet (Wallace 1981).

Statistiske tester

Klumpingsgrad (forholdet mellom varians over gjennomsnitt (s^2/\bar{x})) ble benyttet som et mål på fordelingen av hver enkelt parasittart innen vertspopulasjonen (Elliott 1973). Utbredelsen av en parasittart regnes som klumpete fordelt (ikke normalfordelt) når $s^2/\bar{x} > 1$ (Elliott 1973). Fordi frekvensfordelingen av de fleste parasittartene innen vertspopulasjonen avvek fra

normalitet (tabell 4.2 og 4.4), ble dette materialet videre undersøkt med ikke-parametriske statistiske tester. En Kji-kvadrat test (χ^2 -test) ble benyttet for å undersøke om prevalens av de ulike parasittartene var signifikant forskjellig mellom vertspopulasjonene. Prevalens ble ansett som signifikant forskjellig ved $p \leq 0.05$.

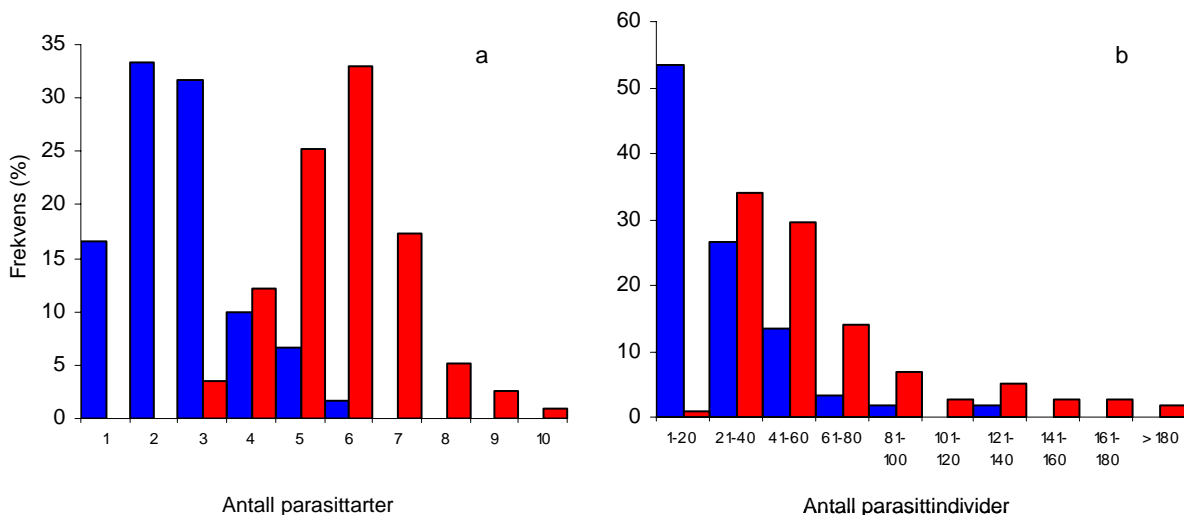
En Mann-Whitney U-test ble valgt for å undersøke om forekomsten av de ulike parasittartene var signifikant forskjellig mellom vertspopulasjonene. En Mann-Whitney U-test er en ikke-parametrisk teknikk for sammenligning av medianverdier mellom to ulike grupper (Fowler *et al.* 1998). Forekomsten av en parasittart ble ansett som signifikant forskjellig ved $p \leq 0.05$. H_0 forutsatte at det ikke var forskjell mellom median i de vertspopulasjoner som ble testet. Tekst, tall og figurer er behandlet og presentert med Microsoft WORD 2000 og Microsoft EXCEL 2000 for Windows. Statistiske tester er utført i SYSTAT v10.2.

RESULTATER

Ørret og røye

Diversitet og overlapp av parasittarter

Alle undersøkte fisk fra Buttelvatn var infisert med en eller flere parasitter. Det ble totalt registrert 11 parasittarter, hvorav åtte var felles for ørret og røye. De resterende tre var røyas gjellelus og røyemark som kun infiserer røye, samt ørretmark som kun infiserer ørret. Røya hadde flest arter og individer i parasittsamfunnet sammenlignet med ørret (figur 4.1). De fleste ørretene hadde mellom en og tre parasittarter, mens det dominerende antallet arter hos røya var mellom fem og syv (tabell 4.1). Antall parasittindivider i hver enkelt fisk var også størst hos røya, med et gjennomsnitt på 63.7. Hos ørreten var gjennomsnittlig antall parasittindivider 25.4 (tabell 4.1).



Figur 4.1. Frekvensfordeling av antall parasittarter (a) og antall parasittindivider (b) funnet hos ørret (n=60; blå søyler) og røye (n=115; røde søyler) i Buttelvatn. Legg merke til at y-aksen er ulikt skalert mellom de to figurene.

Diversiteten målt med Simpsons diversitetsindeks var høyest hos røya, og ble beregnet til 0.80 og 0.69 hos henholdsvis røye og ørret (tabell 4.1). Overlappet av arter mellom parasittsamfunnene hos ørret og røye var lavt, med en verdi på 23.6 % etter Rekonens indeks for prosentvis likhet (tabell 4.1).

	Ørret	Røye
n	60	115
PARASITTARTER		
totalt	9	10
gjennomsnitt (± SD)	2.6 (1.2)	5.8 (1.3)
median	2.5	6
maks	6	10
min	1	3
PARASITTINDIVIDER		
totalt	1525	7320
gjennomsnitt (± SD)	25.4 (24.1)	63.7 (43.1)
median	17	49
maks	129	261
min	1	15
Simpsons div. indeks (1-D)	0.69	0.80
Overlapp (prosentvis likhet)	23.6	

Tabell 4.1. Antall fisk av hver art (n), totalt antall parasittarter og parasittindivider (totalt) funnet på de ulike vertsartene i Buttelvatn. Gjennomsnittelig antall parasittarter og parasittindivider (± standardavvik), medianverdier, maks og minimumsverdier av henholdsvis antall parasittarter og parasittindivider funnet på hvert enkelt vertsindivid, samt Simpsons diversitetsindeks og prosentvis likhet mellom vertsartene ørret og røye.

Parasittsamfunn hos ørret og røye

For seks av de åtte artene som var felles for begge fiskeartene, ble det funnet betydelige forskjeller i både prevalens og abundans. Ørreten hadde høyest infeksjon av tarmikter, mens røya hadde de høyeste infeksjonene av måkemark, fiskandmark, *Proteocephalus* sp., *Philonema* sp. og øyeikte (tabell 4.2). Nyreikten var forholdsvis likt fordelt mellom parasittsamfunnene hos ørret og røye, og det ble ikke funnet statistisk signifikante forskjeller i infeksjonen mellom vertsartene (tabell 4.2). Forskjellene i infeksjonen av marflomark var mindre tydelig mellom fiskeartene. Røya hadde høyest prevalens, mens ørreten hadde høyest

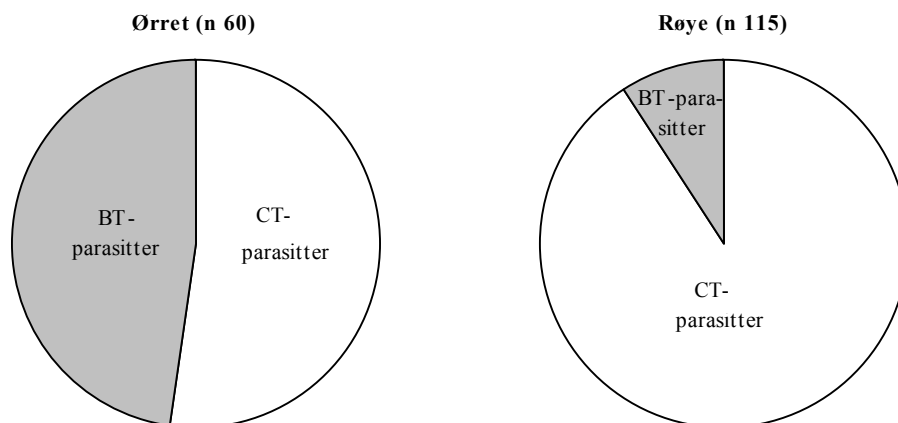
abundans. Forskjellene i infeksjonen av marflomark var likevel ikke statistisk signifikant mellom fiskeartene. Infeksjonen av marflomark hos røya var konsentrert til et mindre antall vertsindivider (<17 %), og klumpingsgraden for infeksjonen hos røya ble beregnet til 43.8 (tabell 4.2). Mer enn 40 % av ørretene var infisert med ørretmark, og abundansen ble beregnet til 8.9. Klumpingsgraden for ørretmark hos ørret var på 36.9. Røyemarken ble funnet hos 40 % av røyene, og abundansen ble beregnet til 1.6. I tillegg var ca 50 % av røyene infisert med røyas gjellelus, med en abundans på 1.4 (tabell 4.2).

Tabell 4.2. Prevalens (Prev.), Abundans (Ab.), Intensitet (Int.) og klumpingsgrad (Kpl.gr.) av de ulike parasittartene funnet hos ørret (Ø) n = 60 og røye (R) n = 115 i Buttelvatn. χ^2 = Kjikvadrat test av forskjeller i prevalens mellom ørret og røye. *MW-U* = Mann –Whitney U- test av forskjeller i median mellom ørret og røye; NS = ikke signifikant forskjell (P> 0.05), *** = signifikant forskjell (P< 0.001).

Parasittart	Prev. (%)		χ^2	Ab. (\bar{x})		<i>MW-U</i>	Int.		Kpl.gr. (S^2/\bar{x})	
	Ø	R		Ø	R		Ø	R	Ø	R
Nyreikte	35.0	28.7	NS	1.1	0.8	NS	3.2	2.9	4.3	2.9
Tarmikter	81.7	7.0	***	10.2	0.2	***	12.5	2.1	19.2	2.8
Øyeikte	15.0	99.1	***	0.2	17.0	***	1.1	17.2	1.1	8.0
Måkemark	41.7	88.7	***	3.7	8.7	***	8.8	9.8	16.3	26.8
Fiskandmark	13.3	99.1	***	0.2	17.8	***	1.6	17.9	2.0	16.5
<i>Eubothrium</i> spp.	43.3	40.0		8.9	1.6		20.5	3.9	36.9	7.3
<i>Proteocephalus</i> sp.	5.0	80.0	***	0.4	9.3	***	8.0	11.6	10.0	24.3
Marflomark	25.0	16.5	NS	0.7	3.2	NS	2.9	19.1	4.8	43.8
<i>Philonema</i> sp.	1.7	70.4	***	0.02	3.8	***	1.0	5.4	1.0	19.7
Røyas gjellelus		49.6			1.4			2.8		3.8

Næringstransmitterte parasittarter hos ørret og røye

Når de næringstransmitterte parasittartene ble gruppert etter hovedtransmisjon til fiskeverten i gruppene copepodetransmitterte arter (CT) og bunndyrstransmitterte arter (BT) (se tabell 3.3), ble det funnet klare forskjeller mellom ørret og røye. 91 % av det totale antallet næringstransmitterte parasittindivider som ble funnet hos røya tilhører CT-parasittarter. Hos ørreten utgjør CT-parasittartene 52 % av det totale antallet næringstransmitterte parasittarter. Andelen BT-parasitter hos røya var dermed lavt (9 %) sammenlignet med andelen funnet hos ørret (48 %) (figur 4.2).

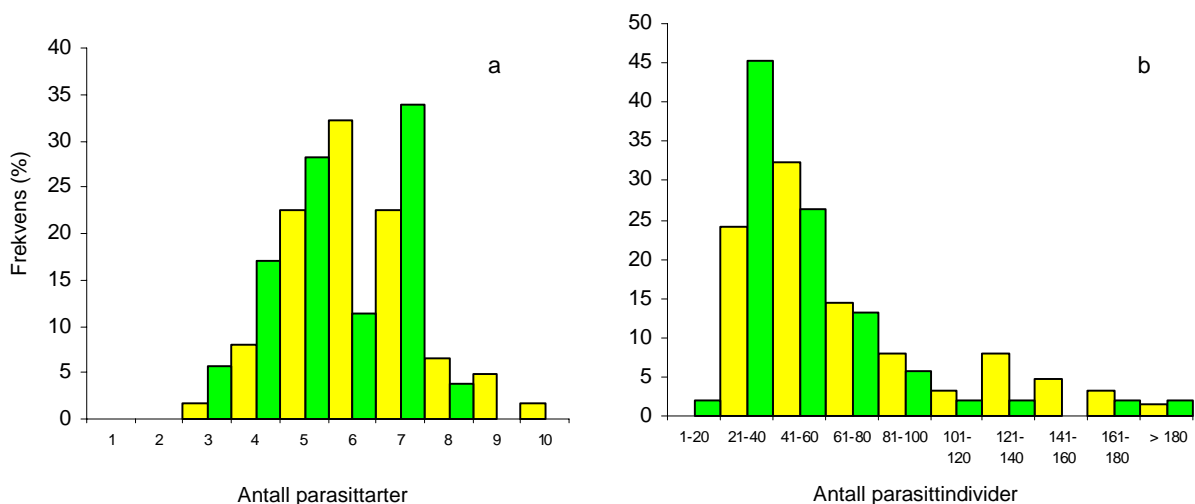


Figur 4.2. Relativ andel parasittindivider i kategoriene bunndyrstransmitterte arter (BT) og copepodetransmitterte arter (CT) funnet i parasittsamfunnene hos ørret og røye fra Buttelvatn. Direktetransmitterte parasitter er ikke inkludert i figuren.

Littoral og pelagial røye

Diversitet og overlapp av parasittarter

Når det totale røyematerialet splittes i to grupper på bakgrunn av fangsthabitat, var forskjellene mellom parasittsamfunnene betydelig mindre enn forskjellene mellom ørret og røye (figur 4.3). I gjennomsnitt hadde den littorale røya litt flere parasittarter enn den pelagiale røya. Gjennomsnittlig antall parasittindivider hos hvert enkelt vertsindivid var imidlertid mer forskjellig mellom de to røyegruppene, og den littorale røya hadde flest individer (tabell 4.3).



Figur 4.3. Frekvensfordeling av antall parasittarter (a) og antall parasittindivider (b) funnet på littoralt fanget røye (n=62; gule søyler) og pelagialt fanget røye (n=53; grønne søyler) fra Buttelvatn. Legg merke til at y-aksen er ulikt skalert mellom de to figurene.

Simpsons diversitetsindeks ble beregnet til 0.82 og 0.77 hos henholdsvis littoral- og pelagial røye (tabell 4.3). Overlappet av arter mellom parasittsamfunnene hos de to røyegruppene var stort, og ble beregnet til 84.4 etter Rekonens indeks for prosentvis likhet.

	Littoral røye	Pelagial røye
n	62	53
PARASITTARTER		
totalt	10	10
gjennomsnitt (\pm SD)	6.1 (1.4)	5.4 (1.2)
median	6	5
maks	10	8
min	3	3
PARASITTINDIVIDER		
totalt	4478	2842
gjennomsnitt (\pm SD)	72.2 (43.3)	53,6 (40.9)
median	58	41
maks	192	261
min	21	15
Simpsons div. indeks (1-D)	0.82	0.77
Overlapp (prosentvis likhet)	84.4	

Tabell 4.3. Antall fisk av hver art (n), totalt antall parasittarter og parasittindivider (totalt) funnet på littoralt fanget og pelagialt fanget røye fra Buttelvatn. Gjennomsnittelig antall parasittarter og parasitt-individer (\pm standardavvik), medianverdier, maks og minimumsverdier av henholdsvis antall parasittarter og parasittindivider funnet på hvert enkelt vertsindivid, samt Simpsons diversitetsindeks og prosentvis likhet mellom vertsgruppene littoral røye og pelagial røye.

Parasittsamfunn hos littoral- og pelagial røye

Av de ti parasittartene som ble funnet hos både littoral- og pelagial røye var det kun to arter som viste statistisk signifikante forskjeller i prevalens, mens ytterligere to arter viste også statistisk signifikante forskjeller i median (tabell 4.4). Tarmikter ble kun påvist hos en av de pelagiale røyene (1.9 %), mens hos den littorale røya ble tarmiktene funnet på mer enn 10 % av vertsindividene. Abundans av tarmikter var 0.3 og 0.02 hos henholdsvis littoral- og pelagial røye (tabell 4.4).

Marflomark ble også funnet i kun en av de 53 pelagiale røyene (1.9 %), mens hele 16 av de 62 littorale røyene (29 %) var infisert med denne parasitten. Littoral røye hadde en abundans av marflomark på 5.8, mens abundansen hos den pelagiale røya kun var 0.1 (tabell 4.4). For *Proteocephalus* sp. og *Philonema* sp. ble det ikke funnet signifikante forskjeller i prevalens mellom de to røyegruppene. Abundans av *Proteocephalus* sp. og *Philonema* sp. var likevel

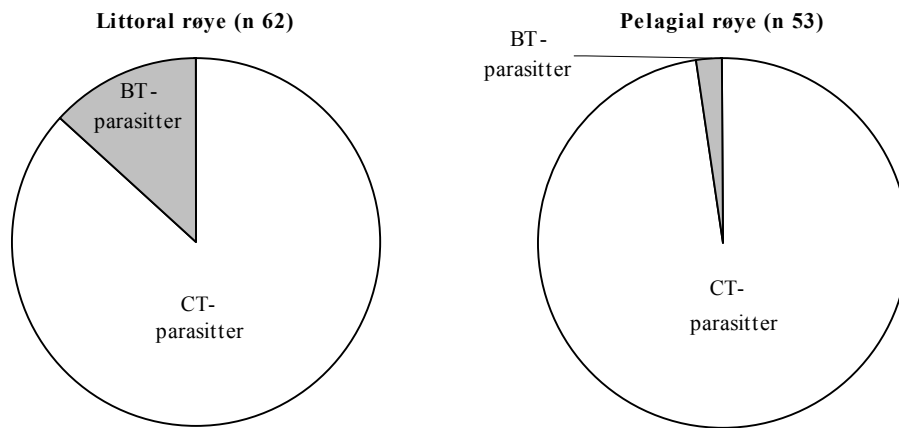
høyere hos den littorale røya (tabell 4.4). For de resterende seks parasittartene ble det ikke funnet signifikante forskjeller i infeksjonen mellom littoral- og pelagial røye (tabell 4.4).

Tabell 4.4. Prevalens (Prev.), Abundans (Ab.), Intensitet (Int.) og klumpingsgrad (Klp.gr.) av de ulike parasittartene funnet hos littoral røye (L) n = 62 og pelagial røye (P) n = 53 i Buttelvatn. χ^2 = Kjikvadrat test av forskjeller i prevalens mellom littoral- og pelagial røye. *MW-U* = Mann-Whitney U- test av forskjeller i median mellom littoral- og pelagial røye; NS = ikke signifikant forskjell (P > 0.05), * = signifikant forskjell (P = 0.01 – 0.05), *** = signifikant forskjell (P < 0.001).

Parasittart	Prev. (%)		χ^2	Ab. (\bar{x})		<i>MW-U</i>	Int.		Klp.gr. (S^2/\bar{x})	
	L	P		L	P		L	P	L	P
Nyreikte	29.0	28.3	NS	0.9	0.7	NS	3.2	2.5	3.2	2.5
Tarmikter	11.3	1.9	*	0.3	0.02	*	2.3	1.0	2.8	1.0
Øyeikte	100	98.1	NS	19.0	14.8	NS	19.0	15.1	9.9	4.5
Måke-mark	85.5	92.5	NS	8.0	9.5	NS	9.3	10.3	14.1	39.6
Fiskand-mark	100	98.1	NS	18.2	17.3	NS	18.2	17.6	12.2	21.5
Røyemark	43.5	35.8	NS	1.6	1.5	NS	7.7	4.1	8.2	6.2
<i>Proteocephalus</i> sp.	82.3	77.4	NS	11.4	6.9	*	13.9	8.9	21.6	28.6
Marflomark	29.0	1.9	***	5.8	0.1	***	19.8	6.0	42.2	6.0
<i>Philonema</i> sp.	77.4	62.3	NS	5.5	1.9	***	7.1	3.0	23.6	3.3
Røyas gjellelus	54.8	43.3	NS	1.7	1.0	NS	3.1	2.3	4.6	2.1

Næringstransmitterte parasittarter hos littoral- og pelagial røye

Relativ fordeling av næringstransmitterte parasittarter gruppert etter transmisjon var forskjellig mellom littoral- og pelagial røye (figur 4.4). Kun 2 % av de næringstransmitterte parasittene som ble funnet hos pelagial røye tilhører gruppen bunndyrstransmitterte arter (BT). Hos den littorale røya utgjør BT-artene 13 % av samtlige næringstransmitterte parasitter. Copepodetransmitterte arter (CT) utgjør dermed 87 og 98 % av de næringstransmitterte parasittartene hos henholdsvis littoral- og pelagial røye (figur 4.4).



Figur 4.4. Relativ andel parasittindivider i kategoriene bunndyrstransmitterte arter (BT) og copepode-transmitterte arter (CT) funnet i parasittsamfunnene hos littoral røye og pelagial røye fra Buttelvatn. Direktetransmitterte parasitter er ikke inkludert i figuren.

DISKUSJON

Som forventet ble det funnet betydelige forskjeller mellom parasittsamfunnene hos ørret og røye i Buttelvatn. Næringstransmitterte parasitter var dominerende hos begge vertsartene, og med unntak av *Eubothrium* spp. ble de samme artene funnet hos både ørret og røye. Dette stemmer godt overens med forventningene om at parasittsamfunn i nordlige bestander av ferskvannsfisk domineres av næringstransmitterte generalister (Curtis 1995). Kennedy (1977) hevdet også at ørret og røye i Nord-Norge i stor grad kan infiseres av de samme parasittartene.

Næringsvalg (eksponering) er regnet som en av de viktigste faktorene for strukturering av parasittsamfunn hos ferskvannsfisk (Kennedy 1975). Forskjellene mellom parasittsamfunnene hos ørret og røye i Buttelvatn indikerer derfor ulik utnyttelse av næringsressursene i tid og rom. En viss betydning av andre faktorer kan likevel ikke utelukkes. Parasittenes vertsspesifisitet og vertenes grad av naturlig resistens kan også være avgjørende, og spesielt når parasittsamfunnet hos to ulike vertsarter sammenlignes (Holmes 1990). I materialet fra Buttelvatn var vertsspesifisitet og/eller varierende grad av naturlig resistens særlig tydelig for infeksjonen av de direktetransmitterte parasittartene øyeikte og røyas gjellelus. Selv om direktetransmitterte parasitter ikke kan gi informasjon om vertens næringsvalg, kan de likevel gi indikasjoner på vertens habitatvalg (MacKenzie 1983).

Øyeikten var den eneste direktetransmitterte parasittarten som ble funnet hos ørreten i Buttelvatn. Infeksjonen hos ørreten var imidlertid lav sammenlignet med infeksjonen hos røya. Øyeikten svermer som cercarielarver fra første mellomvert (*Lymnea* spp.) og oppsøker aktivt en ny fiskevert (Chapell *et al.* 1994). Studier har vist at øyeiktens infeksjonssuksess på fisk er størst i løpet av de fem første timene etter at parasitten forlater sneglen, og avtar mot null etter 23 timer (Whyte *et al.* 1991). Det vil derfor være naturlig å forvente at tettheten av infektive cercarielarver vil være høyest i de littorale områdene av innsjøen som er det naturlige habitatet til den første mellomverten. Svermingen er i tillegg rapportert å avta ved lave vanntemperaturer (Chapell *et al.* 1994). Ørreten er kjent for å utnytte de littorale delene av innsjøen i større grad enn røya, og spesielt gjennom sommersesongen når vanntemperaturen er optimal for cercariesverming (Nilsson 1967; Langeland *et al.* 1991; Hammar 1998). Fangstdata fra Buttelvatn viser samme mønster, der ørreten dominerer de littorale områdene i juli, august og oktober. Ørreten burde derfor være svært eksponert for

infeksjon av øyeikter. De observerte forskjellene mellom infeksjonen hos ørret og røye kan derfor best forklares med utgangspunkt i ulik naturlig resistens mellom vertsartene og/eller vertsspesifisitet hos parasitten. Dette stemmer godt overens med tidligere studier der ørret betegnes som en dårlig vert for øyeikte (Moody & Gaten 1982).

Røyas gjellelus ble ikke funnet hos ørreten, mens omtrent halvparten av røyene var infisert. Røyas gjellelus benytter ikke mellomverter i livssyklusen, men det frittlevende infektive copepodittstadiet oppholder seg ofte like over bunnen av innsjøen (Poulin *et al.* 1990). Ørreten må derfor betraktes som minst like mye eksponert for infeksjon som røya, og fraværet av røyas gjellelus hos ørreten må derfor tilegnes andre faktorer enn ulik eksponeringsgrad for infeksjon. Dette samsvarer godt med beskrivelser av røyas gjellelus som spesifikk for verter i røyeslekten (*Salvelinus* spp.) (Kabata 1969).

De copepodetransmitterte parasittene ørretmark og røyemark regnes også som svært vertsspesifikke. Røyemarken har røye som hovedvert, men er også registrert hos verter i sikfamilien (Coregonidae). Ørretmarken finnes nesten utelukkende hos ørret, men er i tillegg også registrert på laks og regnbueørret (Kennedy 1978b). Både ørretmark og røyemark ble funnet hos henholdsvis ørret og røye i Buttelvatn. Infeksjonene kan i så måte bidra til å beskrive næringsvalget hos hver av fiskeartene, men på grunn av vertsspesifisiteten kan ikke infeksjonsparametrene for den ene vertsarten sammenlignes med den andre.

De resterende parasittartene som er påvist hos fisken i denne undersøkelsen er næringstransmitterte generalister, og ble funnet hos både ørret og røye. På bakgrunn av dette vil resultatene videre diskuteres i lys av at næringsvalg og adferd er de avgjørende faktorene for strukturering av parasittsamfunn hos ørret og røye i Buttelvatn. Andre faktorer bidrag vil derfor vektlegges i mindre grad.

Som forventet var diversiteten størst i parasittsamfunnet hos røya, og gjennomsnittlig antall parasittarter i hver enkelt røye var langt høyere enn hos ørreten. Forskjellen i artsrikdom kan tyde på at røya utnytter flest næringsnisjer igjennom sesongen, og dermed eksponeres for flere parasittarter enn ørreten. Av de næringstransmitterte artene er imidlertid de copepodetransmitterte dominerende i antall. Røya vil kunne oppnå en høy artsrikdom gjennom en til dels begrenset diett bestående av kun copepoder. Forskjellene mellom ørret og røye trenger derfor ikke å indikere ulik nisjebredde mellom de to artene, men bidrar likevel til

å underbygge forventningene om at ørret og røye segregerer i næringsvalg. Gjennomsnittlig antall parasittindivider var også betydelig forskjellig mellom de to vertsartene, der røya hadde langt flere parasittindivider enn ørreten. Copepoder har liten individstørrelse sammenlignet med bunndyr, og det vil derfor være naturlig å forvente en høy inntaksrate hos copepodespisere for å kompensere det antatt lave energiutbyttet. Klemetsen *et al.* (1989) omtaler også bunndyr som et bedre næringstilbud enn copepoder for røye. Ulik inntaksrate av byttedyr kan resultere i ulik akkumuleringsrate for parasitter mellom fiskeartene basert på næringsvalg. Abundans og intensitet av de fleste parasittartene var også høyest hos røya. Prevalens av de ulike parasittartene i de aktuelle næringsdyrene i Butteltvatn er imidlertid ikke kjent, og det er derfor usikkert i hvor stor grad ulik inntaksrate bidrar til forskjellene mellom fiskeartene i Butteltvatn.

Det ble ikke funnet stor forskjell i Simpsons diversitetsindeks mellom vertsartene. Røya hadde likevel høyest verdi, noe som indikerer en høyere artsrikdom og/eller en jevnere fordeling av artene sammenlignet med ørreten. Overlappet av arter mellom de respektive parasittsamfunn var derimot iøynefallende lavt. Den lave verdien tyder på at parasittarter som var dominerende hos ørreten var mindre utbredt hos røya og omvendt. Lavt overlapp av parasittarter bidrar derfor sterkt til å underbygge hypotesen om interaktiv segregering i habitat- og næringsvalg mellom ørret og røye i Butteltvatn.

Tarmikter var de mest dominerende parasittartene hos ørret. Etersom disse er bunndyrstransmittert, gir dette som ventet en indikasjon på at ørreten i Butteltvatn i stor grad utnytter det littorale habitatet til næringssøk. For de to bunndyrstransmitterte artene nyreikte og marflomark var infeksjonen hos ørret uventet lav, ettersom ørreten forventes å utnytte littoralsonen til næringssøk gjennom hele året. Både tarmikter og nyreikten benytter insektlarver som andre mellomvert i livssyklusen. Første mellomvert er imidlertid forskjellig hos de to artene. Nyreikten har små ferskvannsmuslinger som første mellomvert, mens den ene av de to tarmiktene har damsnegl (*Lymnea* spp.) (Appleby 1999). Lav forekomst av første mellomvert (bløtdyr) er regnet som den viktigste begrensende faktoren for utbredelse av ikter generelt (Paperna 1995). Den store forskjellen i infeksjonen av tarmikter og nyreikte hos ørret kan derfor være et resultat av ulik tetthet av de aktuelle bløtdyrsartene i Butteltvatn. Det kan heller ikke utelukkes at generell lav tetthet av parasitten kan bidra til den lave infeksjonen av nyreikte hos ørret.

En mulig forklaring på den lave infeksjonen av marflomark hos ørret kan være relatert til høy fisketetthet. Studier har vist at strukturen i byttedyrssamfunn henger sammen med tettheten av fisk og det påfølgende predatorpresset (Hall *et al.* 1976; Økland & Økland 1996). Klemetsen *et al.* (2002) fant også en økning i forekomsten av marflo i Takvatn i Troms etter et massivt uttynningsfiske over fem år. Høyt beitepress på marflo kan over tid ha begrenset tilgjengeligheten av marflo som byttedyr i littoralsonen, og dermed også begrenset eksponeringsgraden for infeksjon av marflomark. I tillegg var hvit den dominerende kjøttfargen på ørreten fra Buttelvatn, noe er uventet dersom marflo utgjør en betydelig del av ørretens næring gjennom sesongen (Økland & Økland 1999).

Sesongvariasjon i infeksjonen av marflomark kan også ha påvirket forekomsten hos ørreten i Buttelvatn. Eksperimentelle studier har i tillegg vist at marflomarken har en kort levetid i fisken (opp til 55 døgn) sammenlignet med en rekke andre vanlige parasittarter (Vik 1958). Chubb (1982) oppsummerer flere studier av sesongdynamikk hos marflomark i europeisk ferskvannsfisk. Enkelte av studiene viser klare variasjoner mellom årstidene, mens andre viser minimal variasjon. I nordlige områder er det funnet en generell økning i infeksjonen av marflomark utover høsten. Halvorsen & MacDonald (1972) registrerte en liten økning i infeksjonen hos ørret fra august til oktober. Hos røye fra Takvatn og Fjellfrøsvatn i Troms ble det funnet en markant økning i infeksjonen av marflomark gjennom høsten (Skogsholm 1990; Knudsen 1997). Det er derfor lite sannsynlig at sesongdynamikk er årsaken til den lave infeksjonen i Buttelvatn. Marflomark er imidlertid beskrevet som en art som selv ved lave til moderate infeksjoner kan gjøre stor skade på fiskeverten (Berland 1999). På bakgrunn av dette kan det ikke utelukkes at fangstbarheten er redusert som en følge av adferdsendringer hos infisert fisk. Mackenzie (1983) advarer også mot å benytte skadelige parasitter biologiske markører på vertens økologi.

Andelen av enkelte copepodetransmitterte parasitter hos ørreten var uventet høy. Både ørretmark og måkemark utgjorde betydelige deler av parasittsamfunnet hos ørret, og begge disse artene overføres i utgangspunktet av copepoder til fiskeverten (Vik 1964, Kennedy 1978b). Zooplankton kan ved enkelte tilfeller utgjøre en betydelig del av dietten hos innsjølevende ørret, og spesielt i allopatriske populasjoner (Klemetsen *et al.* 2003a). I allopatri har ørreten ofte en bredere næringsnisje enn i sympatri med arter som regnes som bedre tilpasset planktonbeiting, deriblant røye (Klemetsen *et al.* 2003a). Ørret ser imidlertid ut til å favorisere store planktoniske krepsdyr som vannlopper. Copepoder er derfor sjelden

påvist som byttedyr hos ørret (Klemetsen 1967). Ørreten i Buttelvatn lever som tidligere nevnt i sympatri med røye, og fisketettheten er beskrevet som høy (Hanssen 1996). Det er derfor lite sannsynlig at de høye forekomstene av ørret- og måkemark hos ørreten er akkumulert gjennom intensiv planktonbeiting. Det er imidlertid kjent at begge disse artene kan reetablere seg i piscivor fisk (Halvorsen & Wissler 1973; Curtis 1984; Williams & Jones 1994), og er også tidligere funnet i høye antall hos fiskespisende ørret og røye (Vik 1957; Kennedy 1978b; Curtis 1984). Trepigget stingsild ble som tidligere nevnt observert i Buttelvatn, og det er derfor sannsynlig at stingsild bidrar til å øke eksponeringen av enkelte parasitter som i utgangspunktet regnes som copepodetransmitterte hos fiskespisende ørret. Stingsild ble i tillegg observert i magen til enkelte av ørretene som ble opparbeidet fra Buttelvatn. Videre indikerer en høy klumpingsgrad av både ørretmark og måkemark at noen få ørreter med høy infeksjon bidrar til å øke den estimerte totale abundansen av disse artene hos ørret. Dette er sannsynligvis individer som i stor grad selektivt beiter på fisk.

De tre øvrige copepodetransmitterte parasittartene fiskandmark, *Proteocephalus* sp. og *Philonema* sp., hadde lavere forekomst enn ørret- og måkemark hos ørreten. Flere studier har beskrevet reetablering av plerocercoidstadiet til fiskandmarken i piscivor fisk (Curtis 1984; Halvorsen & Andersen 1984). Eksperimentelle studier har vist at fiskandmarken har en lavere reetableringsevne enn måkemarken (Halvorsen & Wissler 1973), noe som stemmer godt overens med resultatene fra dette studiet, der infeksjonen av fiskandmark hos ørreten er langt lavere enn infeksjonen av måkemark. Det er usikkert i hvilken grad *Proteocephalus* sp. og *Philonema* sp. kan reetablere seg i en ny fiskevert. Det kan likevel ikke utelukkes at nyinfisert fisk, der parasittlarvene ennå ikke har rukket å etablere seg i verten kan bidra til å overføre både *Proteocephalus* sp. og *Philonema* sp. til piscivor fisk. Tidsvinduet for denne typen overføring vil i så fall være svært begrenset, noe som kan bidra til å forklare de lave infeksjonene av disse artene hos ørret. Forskjellig evne til reetablering hos fiskespisende vertsfisk er derfor sannsynligvis hovedårsaken til den ujevne infeksjonen av copepodetransmitterte parasitter hos ørreten i Buttelvatn.

Copepodetransmitterte arter var fullstendig dominerende i forhold til bunndyrstransmitterte hos røye i Buttelvatn, og utgjorde mer enn 90 % av de næringstransmitterte artene totalt. Dette bidrar sterkt til å underbygge hypotesen om interaktiv segregering mellom ørret og røye i Buttelvatn. Basert på studier av røyas vinteradferd i sympatri med ørret, kan det likevel forventes at røya har en bredere næringsnisje enn ørreten, der både bunndyr og zooplankton er

viktige byttedyr gjennom året (Hammar 1998; Klemetsen *et al.* 2003b). Forekomsten av bunndyrtransmitterte parasitter hos røya må derfor betraktes som uventet lav. Av de tre bunndyrtransmitterte artene er det likevel bare infeksjonen av tarmikter som er betydelig lavere hos røya sammenlignet med ørret. Tarmikter har vanligvis en levetid i fiskeverten opp til ett år (Thomas 1958). Hvis røya i Butteltvatn segregerer i habitat- og næringsvalg som beskrevet av blant annet Nilsson (1967), vil eksponeringen for infeksjon av tarmikter være liten gjennom sommersesongen. Forekomsten av tarmikter i røya vil i så måte forventes å være på et sesongminimum sent på høsten. I tillegg kan lav omsetning av byttedyr gjennom vinteren også bidra til å redusere røyas eksponering for tarmikter. Selv om røya utnytter littoralsonen til næringsøk gjennom vinteren vil trolig omsetningen av byttedyr være mindre på grunn av lav metabolisme ved lave vanntemperaturer (Davenport 1992). Staldivik (1992) fant også lavt næringsinntak hos littoral røye i Takvatnet gjennom vinteren. De lave infeksjonene av tarmikter hos røya kan derfor være et resultat av interaktiv segregering i habitat- og næringsnisje gjennom sommeren, samt lavt næringsinntak med påfølgende lav eksponering for aktuelle næringstransmitterte parasitter gjennom vinteren.

Fiskespisende røyer kan også akkumulere copepodetransmitterte parasitter gjennom fiskebeiting. Dette bidraget ser likevel ut til å være lavere enn hos ørreten. Infeksjonen av måkemark hos røya er riktignok høy, men infeksjonen fiskandmark som har dårligere evne til å reetablere i piscivor fisk er likevel høyere. Forholdet mellom fiskandmark og måkemark ville sannsynligvis vært omvendt dersom fisk utgjør en betydelig del av næringen hos røya. Rune Knudsen (pers.medd. 2006) fant heller ikke fisk i magen hos røye fra Butteltvatn.

Infeksjonen av nyreikte, marflomark og tarmikter var som nevnt lav hos røya i Butteltvatn. Den totale forekomsten av de bunndyrstransmitterte artene hos røya bidrar likevel til å underbygge forventningene om at røya i Butteltvatn også beiter bunndyr i deler av sesongen. Marflomarken var imidlertid svært klumpet fordelt blant røyene. Dette indikerer en individuell næringsspesialisering på marflo hos enkelte røyer. Knudsen (1995) fant også en klar sammenheng mellom marflobeiting og infeksjon av marflomark hos røye i Fjellfrøsvatn i Troms.

Forskjellene mellom parasittsamfunnene hos littoral- og pelagial røye var betydelig mindre enn forskjellene mellom ørret og røye. Den littorale røya hadde som forventet høyest diversitet i parasittsamfunnet. Både gjennomsnittlig antall arter, antall individer og Simpsons

diversitetsindeks var noe høyere i samfunnet hos den littorale røya. De observerte forskjellene er trolig forårsaket av det noe høyere innslaget av bunndyrstransmitterte arter hos den littorale røya. Forekomsten av de bunndyrstransmitterte artene hos littoral røye kan tyde en bredere næringsnisje gjennom sesongen i forhold til den pelagiale røya. Overlappet av parasittarter mellom littoral- og pelagial røye var imidlertid høyt. Dette betyr at det i stor grad er de samme parasittartene som dominerer hos røya i begge habitatene. Et overlapp av denne størrelsesorden gir en indikasjon på at røya i Buttelvatn ikke spesialiserer seg på ulike byttedyr i samme omfang som tidligere beskrevet fra andre innsjøer (Curtis *et al.* 1995; Knudsen *et al.* 1996). Copepodetransmitterte arter var dominerende hos både littoral- og pelagial røye. De høye forekomstene av parasitter i denne kategorien kan derfor forklare det store overlappet mellom vertsgruppene. Som populasjon kan det derfor tyde på at røya i Buttelvatn spesialiserer seg på zooplankton, noe som også er forventet på bakgrunn av sympatrisituasjonen med ørret (Nilsson 1967; Langeland *et al.* 1991).

Av de bunndyrstransmitterte parasittene ble det imidlertid funnet signifikante forskjeller i både prevalens og median for to av de totalt tre artene. Nyreikten ble funnet i omtrent samme omfang hos både littoral- og pelagial røye, mens tarmikter og marflomark nesten utelukkende ble funnet hos den littorale røya. På grunn av marflomarkens korte levetid i fiskeverten (Vik 1958), gir den alene ingen god indikasjon på stabile forskjeller i næringsvalg hos røya. I kombinasjon med tarmikter som har en normal levetid i fiskeverten på rundt et år (Thomas 1958), vil derimot disse artene kunne fortelle mer om næringsvalget bakover i tid. Forskjellen i infeksjonsparametrene for marflomark og tarmikter kan derfor indikere en ulik spesialisering i næringsvalg mellom de to røyegruppene over tid. Klumpingsgraden for marflomark hos littoral røye var i tillegg særdeles høy, noe som indikerer at de fleste parasittene ble funnet på et mindre antall verter. Dette bidrar ytterligere til å forsterke inntrykket av at enkelte littorale røyeindivider spesialiserer seg i næringsvalg.

For *Proteocephalus* sp. og *Philonema* sp. ble det funnet betydelige forskjeller i abundans mellom røyegruppene, der den littorale røya hadde de høyeste verdiene. Begge disse artene overføres til fisken gjennom copepodebeiting. Det er tidligere kjent at *Proteocephalus* sp. utnytter den bentiske copepoden *Acanthocyclops gigas* som mellomvert (Sysoev *et al.* 1994). Knudsen *et al.* (1997) fant også en positiv sammenheng mellom *Proteocephalus* sp. infeksjon og bentisk habitatbruk hos røye. *Philonema* sp. har den langlevde copepoden *Cyclops bicuspidatus* som mellomvert (Anderson 2000). *C. bicuspidatus* er også beskrevet som vanlig

i de bentiske områdene av innsjøer (Laybourn-Parry & Strachan 1980). På bakgrunn av dette kan det se ut som bunnavlevende copepoder kan være viktige i transmisjonen av disse parasittartene. Dette kan igjen tyde på at enkelte røyer spesialisere seg på byttedyr relatert til bunnområder i større grad enn røyeopulasjonen som helhet.

En annen mulig forklaring på de observerte forskjellene mellom littoral- og pelagial røye kan relateres til endring i røyas nærings- og habitatvalg innenfor et kortere tidsrom. Segregeringen i habitat og næringsvalg som er beskrevet hos røye i sympatri med ørret opphører ofte i løpet av høsten og gjennom vinteren (Hammar 1998). Dette er trolig en prosess hvor røyene gradvis begynner å bruke det littorale habitatet til næringsøk etter som forholdene endres i innsjøen. Fiskene som ble undersøkt i dette studiet ble fanget i første halvdel av oktober måned, og det kan derfor ikke utelukkes at noen av røyene allerede hadde begynt å utnytte det littorale habitatet i større grad enn andre. Fangstene av røye i littoralsonen økte betraktelig fra juli til oktober, og bidrar derfor til å forsterke antagelsen om en sesongmessig endring i røyas habitat- og næringsvalg utover høsten.

Resultatene fra dette studiet bidrar sterkt til å støtte hypotesen om interaktiv segregering i habitat og næringsvalg mellom sympatrisk ørret og røye. Det var lavt overlapp av parasittarter mellom ørret og røye, og de fleste parasittene var næringsstransmitterte generalister. Dette indikerer derfor en ulik næringsøkologi mellom de to fiskeartene bakover i tid. Videre var diversiteten størst i parasittsamfunnet hos røya. Dette indikerer en bredere næringsnisje, hvor røya eksponeres for flere parasittarter gjennom sesongen enn ørreten. Parasittsamfunnet hos ørreten gjenspeiler en stabil utnyttelse av littoralsonen til næringsøk, hvor bunndyr og fisk utgjør hovednæringen. Hos røya var de copepodetransmitterte artene dominerende, noe som indikerer en utbredt beiting på zooplankton. Enkelte røyer ser imidlertid ut til å spesialisere seg på bunndyr. Denne andelen er likevel liten, noe som også er forventet da konkurransen fra ørret på littorale næringsdyr må betraktes som stor.

Det er tidligere nevnt at andre faktorer enn næringsvalg kan påvirke struktureringen av et parasittsamfunn hos en vertspopulasjon (Holmes 1987, 1990). Varierende grad av naturlig- og ervervet resistens hos vertsartene, og varierende grad av vertspreferanse og spesifisitet hos parasittartene kan også bidra til å strukturere det observerte parasittsamfunnet. Det er sannsynlig at slike faktorer også har hatt innvirkning på resultatene i dette studiet. Forskjellene mellom parasittsamfunnene hos ørret og røye i Buttelvatn må imidlertid betraktes

som omfattende, og stemmer godt overens med forventningene basert på interaktiv nærings- og habitatsegregering. Det er derfor lite sannsynlig at andre faktorer overskygger betydningen næringsvalget har hatt for struktureringen av parasittsamfunnene hos fisken i Buttelvatn. Parasittinfeksjonene har i så måte gitt et godt bilde av næringsøkologien, og påvist interaktiv segregering mellom ørret og røye i Buttelvatn i løpet av siste vekstsesong.

TAKK

Etter en lang og langt fra strømlinjeformet studietid er oppgaven omsider ferdig. En fantastisk følelse ettersom dårlig samvittighet og frustrasjoner nærmest har blitt en livsstil de siste årene. Det har som sagt vært en lang vei å gå, men jeg har på ingen måte gått hele veien alene. Derfor rettes en stor takk til alle som har bidratt til at jeg i dag kan levere denne (kanskje siste) Cand. scient. oppgaven ved NFH.

Takk til:

Roar og *Rune* for tålmodig langtidsveiledning. Jeg hadde aldri trodd at noen ville strekke seg så langt og lenge for å få igjennom en til tider fortapt hovedfagsstudent. Tusen takk!

Pål Arne og andre ansatte ved Fiskeriforskning for oppmuntring og tilrettelegging for at jeg kunne avslutte studiet i en hverdag full av andre arbeidsoppgaver.

Kunnskapsdepartementet for innføring av kvalitetsreformen, og i den anledning en endelig tidsfrist for Cand. scient. oppgaver.

Raul for statistisk førstehjelp under databearbeidingen.

Stig for gode faglige diskusjoner og hjelp til å lage kart.

Fiskerikandidatene *Trond*, *Vilhelm* og *Ronny* for en fin studietid både på og utenfor NFH.

Alle medstudenter og ansatte ved IAB (tidligere IMF), og spesielt: *Per-Arne*, *Laina*, *Kalle*, *Monika*, *Ingrid*, *Jan*, *Anna*, *Cesilie*, *Per-Even*, og *Pål*.

Ansatte ved *Veterinærinstituttet* og *NINA* for faglige innspill og gjennomlesning av tidligere utkast.

Henning for oppmuntring til å gjenoppta studiene i en periode der jeg var ansatt ved TMY.

Bård Jørgen for en fin felles studietid ved IB.

Verena for god oppfølging og motiverende samtaler under vår felles siste innspurt som hovedfagsstudenter.

Mine *foreldre* for aldri å ha mistet troen på at deres sønn en dag skulle fullføre studiene.

Mine barn *Victoria* og *William*. Håper dere en dag forstår hvorfor pappa måtte på universitetet på søndagene i stedet for å leke.

Hege for å ha holdt ut med meg i årevis der hovedfaget ble tildelt større oppmerksomhet enn juleferier, påskeferier, sommerferier osv. Takk Hege!

REFERANSER

NORGES GEOLOGISKE UNDERSØKELSE 2003.

www.ngu.no

METEOROLOGISK INSTITUTT 2004.

www.met.no

AMUNDSEN, P. A. 1995.

Feeding strategy of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): general opportunist, but individual specialist. *Nordic Journal of Freshwater Research*. 71: 150-156.

AMUNDSEN, P. A., KNUDSEN, R., KURIS, A. M. & KRISTOFFERSEN, R. 2003

Seasonal and ontogenetic dynamics in trophic transmission of parasites. *Oikos*. 102: 285-293.

ANDERSON, R. C. 2000.

Nematode Parasites of Vertebrates, Their Development and Transmission (2. utgave). CABI Publishing, Wallingford. 635 s.

ANDRUSAK, H. & NORTHCOTE, T. G. 1971.

Segregation between adult cutthroat trout (*Salmo clarki*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma*) in small British Columbia lakes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 28: 1259-1268.

APPLEBY, C. 1999.

Trematoda (ikter). I: *Fiskehelse og fiskesykdommer*. Poppe, T. (ed.) Universitetsforlaget, Oslo. s. 205-209.

ARNØ, M. L. 2000.

Sammenheng mellom parasittinfeksjoner og diet I sympatrisk ørret og røye. Hovedfagsoppgave i økologi (Cand. scient.). Norges Teknisk- Naturvitenskapelige Universitetet. Trondheim. 32 s.

BAKKE, T. A. & BAILEY, R. E. 1987.

Phyllostomum umblae (Fabricius) (Digenea, Gorgoderidae) from British Columbia salmonids: a description based on light and scanning electron microscopy. *Canadian Journal of Zoology*. 65: 1703-1712.

BERLAND, B. 1999.

Cestoda (bendelmark). I: *Fiskehelse og fiskesykdommer*. Poppe, T. (ed.) Universitetsforlaget, Oslo. s. 209-211.

BÉRUBÉ, M. & CURTIS, M. A. 1986.

Transmission of *Diphyllbothrium ditremum* to Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in two subarctic Quebec lakes. *Canadian Journal for Fisheries and Aquatic Sciences*. 43: 1626-1634.

BJØRU, B. & SANDLUND, O. T. 1995.

Differences in morphology and ecology within a stunted Arctic charr population. *Nordic Journal of Freshwater Research*. 71: 163-172.

BORGSTRØM, R & HANSEN, L. P. 1987.

Fisk i ferskvann, økologi og resursforvaltning. Landbruksforlaget, Oslo. 342 s.

BRYAN, J. E. og LARKIN, P. A. 1972.

Food specialisation by individual trout. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 29: 1615-1624.

CHAPPELL, L. H., HARDIE, L. J. & SECOMBES, C. J. 1994.

Diplostomiasis: the disease and host parasite interactions. I: *Parasitic Diseases of Fish*. Pike, A. W. og Lewis, J. W. (eds.), Samara Publishing Limited. s. 59-86.

- CHUBB, J. C. 1982.**
Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes part IV. Adult Cestoda, Nematoda and Acanthocephala. *Advances in Parasitology*. 20: 1-292.
- CURTIS, M. 1984.**
Diphyllobothrium spp. and the Arctic charr: parasite acquisition and its effects on a lake-resident population. I: *Biology of the Arctic charr, proceedings of the International Symposium on Arctic Charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981*. Johnson, L. & Burns, B. L. (eds.). University of Manitoba Press. Winnipeg. s. 395-411.
- CURTIS, M. 1995.**
The ecological parasitology of charrs: Relationships between parasites and food web structure in northern lakes. *Nordic Journal of Freshwater Research*. 71: 92-101.
- CURTIS, M., BÉRUBÉ, M. & STENZEL, A. 1995.**
Parasitological evidence for specialized foraging behaviour in lake-resident Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal for Fisheries and Aquatic Sciences*. 52 (Suppl. 1): 186-194.
- DAVENPORT, J. 1992.**
Animal life at low temperatures. Chapman & Hall, London. 246 s.
- DICK, T. A. & BELOSEVIC, M. 1981.**
Parasites of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Linnaeus) and their use in separating sae-run and non-migrating charr. *Journal of Fish Biology*. 18: 339-347.
- DUE, T. T. & CURTIS, M. A. 1995.**
Parasites of freshwater resident and anadromous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Greenland. *Journal of Fish Biology*. 46: 578-592.
- ELLIOTT, J. M. 1973.**
Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates (2. utgave). Freshwater Biological Association Scientific Publication. 148 s.
- ELLIOTT, J. M. 1994**
Quantitative Ecology and the Brown Trout. Oxford University Press, London. 286 s.
- ESCH, G. W. 1990.**
Pattern and processes in helminth parasite communities: an overview. I: *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Esch, G. W., Bush, A. O. and Aho, J. M. (eds.), Chapman & Hall, London. s 1-19.
- FOWLER, J., COHEN, L. & JARVIS, P. 1998.**
Practical statistics for field biology (2. utgave). Wiley, Chichester. 259 s.
- FRANSEN, F., MALMQUIST, H. J. & SNORRASON, S. S. 1989.**
Ecological parasitology of polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Fish Biology*. 34: 281-297.
- GJÆVER, A. A. 1987.**
Infeksjonen av svømmeblærenematoden *Cystidicola farionis* (Nematoda: Spiruroidea) i røye *Salvelinus alpinus* L. Hovedfagsoppgave i akvatisk biologi/ferskvannsbibliologi (Cand. scient.). Universitetet i Tromsø. 39 s.
- HALL, D. J., THRELKELD, S. T., BURNS, C. W. & CROWLEY, P. H. 1976.**
The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 7: 177-208.

- HALVORSEN, O. & MACDONALD, S. 1972.**
Studies of the helminth fauna of Norway XXVI: The distribution of *Cyathocephalus truncatus* (Pallas) in the intestine of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Norwegian Journal for Zoology*. 20: 265-272.
- HALVORSEN, O. & WISSLER, K. 1973.**
Studies of the helminth fauna of Norway XXVIII: An experimental study of the ability of *Diphyllobothrium latum* (L.), *D. dendriticum* (Nitzsch), and *D. ditremum* (Creplin) (Cestoda, Pseudophyllidea) to infect paratenic hosts. *Norwegian Journal for Zoology*. 21: 201-210.
- HALVORSEN, O. & ANDERSEN, K. 1984.**
The ecological interaction between arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), and the plerocercoid stage of *Diphyllobothrium ditremum*. *Journal of Fish Biology*. 25: 305-316.
- HAMMAR, J. 1998.**
Interactive asymmetry and seasonal niche shifts in sympatric Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta*): Evidence from winter diet and accumulation of radiocesium. *Nordic Journal of Freshwater Research*. 74: 33-64.
- HANSEN, Ø. K. 1996.**
Prøvefiske i Buttelvatn, Steinsåsvatn og Tennvatn, Harstad kommune, høsten 1995. Rapport på oppdrag fra Trondenes grunneierlag. 17 s.
- HARTVIGSEN, R. & HALVORSEN, O. 1993.**
Common and rare trout parasites in a small landscape system. *Parasitology*. 106: 101-106.
- HARTVIGSEN, R. & KENNEDY, C. R. 1993.**
Patterns in the composition and richness of helminth communities in brown trout, *Salmo trutta*, in a group of reservoirs. *Journal of Fish Biology*. 43: 603-615.
- HINDAR, K., JONSSON, B., ANDREW, J. H. & NORTHCOTE, N. 1988.**
Resource utilisation of sympatric and experimentally allopatric cutthroat trout and Dolly Varden charr. *Oecologia*. 74: 481-491.
- HOLBROOK, S. J. & SCHMITT, R. J. 1992.**
Causes and consequences of dietary specialization in surfperches: Patch choice and intraspecific competition. *Ecology*. 73: 402-412.
- HOLMES, J. C. 1987.**
The structure of helminth communities. *International Journal for Parasitology*. 17: 203-208
- HOLMES, J. C. 1990.**
Helminth communities in marine fishes. I: *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Esch, G. W., Bush, A. O. and Aho, J. M. (eds.), Chapman & Hall, London, s. 101-130.
- JANSEN, P. A., SLETTVOLD, H., FINSTAD, A. G. & LANGELAND A. 2002.**
Niche segregation between Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta*): an experimental study of mechanisms. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 59: 6-11.
- JOHANSEN, R. 1997.**
Habitatvalget til tarmparasitter i røye, *Salvelinus alpinus* (L.). Påvirket av konkurranse? Hovedfagsoppgave i ferskvannsbiologi (Cand. scient.). Universitetet i Tromsø. 21 s.
- KABATA, Z. 1969.**
Revision of the genus *Salmincola* Wilson, 1915 (Copepoda: Lernaeopodidae). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 26: 2987-3041.
- KENNEDY, C. R. 1975.**
Ecological Animal Parasitology. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 163 s.

- KENNEDY, C. R. 1977.**
Distribution and zoogeographical characteristics of the parasite fauna of char *Salvelinus alpinus* in Arctic Norway, including Spitsbergen and Jan Mayen islands. *Astarte*. 10: 49-55.
- KENNEDY, C. R. 1978a.**
The parasite fauna of resident char *Salvelinus alpinus* from Arctic islands, with special reference to Bear Island. *Journal of Fish Biology*. 13: 457-466.
- KENNEDY, C. R. 1978b.**
The biology, specificity and habitat of the species of *Eubothrium* (Cestoda: Pseudophyllidea), with reference to their use as biological tags: a review. *Journal of Fish Biology*. 12: 393-410.
- KENNEDY, C. R. 1990.**
Helminth communities in freshwater fish: structured communities or stochastic assemblages? I: *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Esch, G. W., Bush, A. O. and Aho, J. M. (eds.), Chapman & Hall, London, s. 131-156.
- KENNEDY, C. R., NIE, P., KASPERS, J. & PAULISSE, J. 1992.**
Are eels (*Anguilla anguilla* L.) planktonic feeders? Evidence from parasite communities. *Journal of Fish Biology*. 41: 567-580.
- KLEMETSEN, A. 1967.**
On the feeding habits of the population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in Jølstervatn, west Norway, with special reference to the utilization of the planktonic crustaceans. *Nytt Magasin for Zoologi*. 15: 50-67.
- KLEMETSEN, A., AMUNDSEN, P. A., MULADAL, H., RUBACH, S & SOLBAKKEN, J. I. 1989.**
Habitat shifts in a dense, resident Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, population. *Physiology and Ecology Japan*. Special Volume 1: 187-200.
- KLEMETSEN, A., AMUNDSEN, P. A., GROTNES, P. E., KNUDSEN, R., KRISTOFFERSEN, R. & SVENNING, M. A. 2002.**
Takvatn through 20 years: long-term effects of an experimental mass removal of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from a subarctic lake. *Environmental Biology of Fishes*. 64: 39-47.
- KLEMETSEN, A., AMUNDSEN, P. A., DEMPSON, J. B., JONSSON, B., JONSSON, N., O'CONNELL, M. F. & MORTENSEN, E. 2003a.**
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.
- KLEMETSEN, A., KNUDSEN, R., STALDVIK, F. J. & AMUNDSEN, P.A. 2003b**
Habitat, diet and food assimilation of Arctic charr under the winter ice in two subarctic lakes. *Journal of Fish Biology*. 62: 1082-1098.
- KNUDSEN, R. 1995.**
Relationships between habitat, prey selection and parasite infection in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Nordic Journal of Freshwater Research*. 71: 333-344.
- KNUDSEN, R. 1997.**
Relationships between parasite infection and feeding behaviour in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)). Doktorgradsavhandling (Dr. scient.). Universitetet i Tromsø.
- KNUDSEN, R., KLEMETSEN, A. & STALDVIK, F. 1996.**
Parasites as indicators of individual feeding specialization in Arctic charr during winter in northern Norway. *Journal of Fish Biology*. 48: 1256-1265.
- KNUDSEN, R., KRISTOFFERSEN, R. & AMUNDSEN, P. A. 1997.**
Parasite communities in two sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in northern Norway. *Canadian Journal of Zoology*. 75: 2003-2009.

- KNUDSEN, R., CURTIS, M. A. & KRISTOFFERSEN, R. 2004.**
Aggregation of helminths: the role of feeding behaviour of fish host. *Journal of Parasitology*. 90: 1-7.
- KONOVALOV, S. M. 1995.**
Parasites as indicators of biological processes, with special reference to sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Canadian Journal for Fisheries and Aquatic Sciences*. 52 (Suppl. 1): 202-212.
- KREBS, C. J. 1989.**
Species Diversity Measures. I: *Ecological Methodology*. Harper Collins Publisher. New York. s. 328-370.
- KRISTOFFERSEN, R. 1993.**
Parasites in northern salmonids: Effects of overpopulation and perturbations in systems with Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) and whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) in northern Norway. Doktorgradsavhandling (Dr. scient). Universitetet i Tromsø.
- KRISTOFFERSEN, R. 1995.**
Temporal changes in parasite load of lake resident Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) held in brackish water cage culture. *Nordic Journal of Freshwater Research*. 70: 49-55.
- LANGELAND, A., L'ABÉE-LUND, J. H., JONSSON, B. & JONSSON, N. 1991.**
Resource partitioning and niche shift in Arctic charr *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology*. 60: 895-912.
- LAYBOURN-PARRY, J. & STRACHAN, I. M. 1980.**
Respiratory metabolism of *Cyclops bicuspidatus* (sensu stricta) (Claus) (Copepoda: Cyclopoida) from Esthwaite Water, Cumbria. *Oecologia*. 46: 386-390.
- MACKENZIE, K. 1983.**
Parasites as biological tags in fish population studies. *Advances in Applied Biology*. 7: 251-331.
- MACKENZIE, K. 2002.**
Parasites as biological tags in population studies of marine organisms: an update. *Parasitology*. 124 (Suppl. 1): S153-S163.
- MALMQUIST, H. J. 1992.**
Phenotypic-specific feeding behaviour of two Arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs. *Oecologia*. 92: 354-361.
- MARCOGLIESE, D. J. & CONE, D. K. 1998.**
Comparison of richness and diversity of macroparasite communities among eels from Nova Scotia, the United Kingdom and Australia. *Parasitology*. 116: 73-83.
- MARGOLIS, L., ESCH, G. W., HOLMES, J. C., KURIS, A. M. & SCHAD, G. A. 1982.**
The use of ecological terms in parasitology. *Journal of Parasitology*. 68: 131-133.
- MOODY, J. & GATEN, E. 1982**
The population dynamics of eyeflukes *Diplostomum spathaceum* and *Tylodelphys clavata* (Digenea: Diplostomatidae) in rainbow and brown trout in Rutland water: 1974-1978. *Hydrobiologia*. 88: 207-209.
- MOSER, M. 1991.**
Parasites as biological tags. *Parasitology Today*. 7: 182-185.
- NILSSON, N. A. 1955.**
Studies on the feeding habits of trout and char in North Swedish Lakes. *Report from Institute of Freshwater Research*. Drottningholm. 36: 163-225.

- NILSSON, N. A. 1963.**
Interaction between trout and char in Scandinavia. *Transactions of the American Fisheries Society*. 92: 276-285.
- NILSSON, N. A. 1965.**
Food segregation between salmonid species in North Sweden. *Report from Institute of Freshwater Research*. Drottningholm. 46: 58-78.
- NILSSON, N. A. 1967.**
Interactive segregation between fish species. I: *The biological basis for fresh water fish production*. Gerking, S. D. (ed.) Blackwell science Publication, Oxford. s. 295-313.
- PETHON, P. 1998.**
Ascehougs store fiskebok. 4. reviderte utgave. Ascehoug & Co, Stokholm. 436 s.
- PAPERNA, I. 1995.**
Digenea (Phylum Platyhelminthes). I: FISH DISEASES AND DISORDERS Volume 1 Protozoan and Metazoan Infections. Woo, P. T. K. (ed.) CAB International, Wallingford. s. 329-389.
- POULIN, R., CURTIS, M. A. & RAU, M. E. 1990.**
Responses of the fish ectoparasite *Salmincola edwardsii* (Copepoda) to stimulation, and their implication for host-finding. *Parasitology*. 100: 417-421.
- ROHDE, K. 1994.**
Niche restriction in parasites: proximate and ultimate causes. *Parasitology*. 109 (Suppl.): S69-S84.
- SCHOENER, T. W. 1974.**
Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185: 27-39.
- SCHOLZ, T., KUCHTA, R., SHINN, A. P., ŠNÁBEL, V. & HANZELOVÁ, V. 2003.**
Host specificity and geographical distribution of *Eubothrium* in European salmonid fish. *Journal of Helminthology*. 77: 255-265.
- SKOGSHOLM, H. 1990.**
Infeksjonen av tarmparasitter i en røyepopulasjon. Hovedfagsoppgave i akvatisk biologi/ferskvannsbiologi (Cand. scient.). Universitetet i Tromsø. 58 s.
- STALDVIK, F. J. 1992.**
Habitatvalg, diett og kvantitativt næringsinntak hos røya (*Salvelinus alpinus*) gjennom en vinter i Takvatnet. Hovedfagsoppgave i akvatisk biologi/ferskvannsbiologi (Cand. scient.). Universitetet i Tromsø. 75s.
- SVÄRDSON, G. 1976.**
Inter specific population dominannse in fish communities of Scandinavian lakes. *Report from Institute of Freshwater Research*. Drottningholm. 55: 144-171.
- SYSOEV, A. V., FREZW, V. I. & ANDERSEN, K. I. 1994.**
On the morphology of procercooids of the genus *Proteocephalus* (Cestoda, Proteocephalidea). *Parasitology Reasearch*. 80: 245-252.
- SØMME, I. D. 1944.**
Ørretens forplantning. I: *Ørretboka*. Jacob Dybwads Forlag, Olso s. 222-237.
- THOMAS, J. D. 1958.**
Studies on *Crepidostomum metoecus* (Braun) and *C. farionis* (Muller), parasitic in trout, *Salmo trutta* L. and *S. salar* L. in Britain. *Parasitology*. 48: 336-352.
- VIK, R. 1957.**
Studies of the helminth fauna of Norway. I. Taxonomy and ecology of *Diphyllobothrium norwegicum* n.sp. and the plerocercoid of *Diphyllobothrium latum* (L.). *Nytt Magasin for Zoologi*. 5: 25-93.

- VIK, R. 1958.**
Studies of the helminth fauna of Norway. II. Distribution and life cycle of *Cyathocephalus truncatus* (Pallas 1781) (Cestoda). *Nytt Magasin for Zoologi*. 6: 97-110.
- VIK, R. 1964.**
The genus *Diphyllobothrium* an example of the interdependence of systematics and experimental biology. *Experimental Parasitology*. 15: 361-380.
- WALLACE, R. K. 1981.**
An assessment of diet-overlap indexes. *Transactions of the American Fisheries Society*. 109: 254-260.
- WERNER, E. E. & HALL, D. J. 1977.**
Competition and habitat shift in two sunfishes (Centrarchidae). *Ecology*. 58: 869-876.
- WHYTE, S. K., SECOMBES, C. J. & CHAPPELL, L. H. 1991**
Studies of the infectivity of *Diplostomum spathaceum* in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Helminthology*. 65: 169-178.
- WILLIAMS, H. & JONES, A. 1994.**
Parasitic Worms of Fish. Taylor & Francis Ltd. London. 593 s.
- ØKLAND, J. & ØKLAND, K. A. 1996.**
Vann og vassdrag 2. Økologi. Vett & Viten AS, Nesbru. 305 s.
- ØKLAND, J. & ØKLAND, K. A. 1999.**
Vann og vassdrag 4. Dyr og planter: Innvandring og geografisk fordeling. Vett & Viten AS, Nesbru. 200 s.