



UIT

NORGES  
ARKTISKE  
UNIVERSITET

Fakultet for biovitenskap, fiskeri og økonomi (BFE), Norges fiskerihøgskole

# Samfunn av tarmparasitter hos ørret (*Salmo trutta*) og røye (*Salvelinus alpinus*) i to innsjøer i Troms

**Kristine Broback Rasch**

*Masteroppgave i fiskehelse (60stp)*

*Mai 2019*





## Forord

Masteroppgaven i fiskehelse markerer slutten på fem innholdsrike studieår ved Norges fiskerihøgskole (NFH), Universitetet i Tromsø og ikke minst starten på en spennende fremtid. Arbeidet med oppgaven har vært en utfordring, men samtidig en veldig lærerik prosess.

Jeg vil takke min hovedveileder Roar Kristoffersen for god veiledning og konstruktiv tilbakemelding. Jeg vil også takke min bi-veileder Rune Knudsen som alltid har vært tilgjengelig på E-mail og Skype, selv om han for det meste har vært stasjonert på New Zealand. Videre vil jeg takke alle i ferskvannsgruppa som har hjulpet meg med arbeidet i forbindelse med masteroppgaven, spesielt Karin, Runar og Sebastian. Jeg er takknemlig for at jeg fikk være en del av denne forskningsgruppen med fine stunder både faglig og sosialt. Mine foreldre, min bror og min søster fortjener også en stor takk for all støtte og motivasjon, spesielt mamma som har hjulpet meg med korrekturlesing av oppgaven. Jeg vil og rette en takk til mine venner i Bodø som har gitt meg oppmuntrende ord, spesielt på slutten når jeg trengte det mest. En spesiell takk går til Sjøpøls!

Til slutt vil jeg takke klassen min som har gjort de siste fem årene til en artig opplevelse med både oppturer og nedturer sammen. Takk for alle fine turer, latterfylte stunder og støtte, jeg ville ikke vært dere foruten.

Kristine Broback Rasch

Tromsø, 15. mai 2019

## Sammendrag

I denne studien ble de fire komponentsamfunnene av tarmparasitter hos ørret og røye sammenlignet i de nærliggende innsjøene Takvatn og Fjellfroskvatn i Troms. I førstnevnte innsjø finnes i tillegg stingsild. Totalt 100 ørret og 90 røye ble undersøkt på ettersommeren 2018. Alle tarmparasittene ble registrert hos ørret og røye i begge innsjøene, unntatt ørretmark og røyemark som infiserte henholdsvis kun ørret og røye. Tarmparasittene ble kategorisert som hoppekrepsoverført (ørretmark, røyemark, *Proteocephalus* sp. og *Dibothriocephalus* spp.) eller bunndyroyeroverført (marflomark og tarmikter). Det var forventet å finne forskjeller i komponentsamfunn hos ørret og røye grunnet ulik habitat- og beiteadferd hos fiskeartene. Videre var det forventet å finne likheter i komponentsamfunn mellom røyepopulasjonene siden de opprinnelig stammer fra samme populasjon og utnytter trolig de samme næringsressursene.

Parasittsamfunnet hos røye hadde høyere diversitet enn hos ørret i begge innsjøene. Dette kan forklares med at røye er mer generalist og dermed har en bredere næringsnisje enn ørreten. Røyemark hadde den høyeste prevalensen hos røye i begge innsjøene, mens tarmikter hadde den høyeste prevalensen hos ørret i begge innsjøene. Dette kan være et resultat av beite på hoppekreps hos røye og beite på bunndyr hos ørret. Renkonens indeks viser en stor overlapp mellom parasittsamfunnene hos de to ørretpopulasjonene og en liten overlapp mellom røyepopulasjonene. En liten overlapp i parasittsamfunn hos røye kan være et resultat av ujevn fordeling av parasittartene i parasittsamfunnene. Dette kan være en følge av individuell næringsspesialisering hos røye eller abiotiske/biotiske forskjeller mellom innsjøene. Ørretmark og *Dibothriocephalus* spp. viste en større prevalens og abundans hos ørreten i Takvatn enn i Fjellfroskvatn. Disse parasittene kan reetableres hos ørreten som en følge av beite på fisk, da gjerne stingsild. Resultatene viste en liten grad til reetablering av disse parasittene hos ørret i Takvatn. Intraspesifikk konkurranse som oppstår i fisketarmen kan gi redusert vekst og nedsatt reproduksjon hos parasittene. Resultatene viste at gjennomsnittsvekten til røyemark avtok med økende intensitet av røyemark og som kan være en følge av intraspesifikk konkurranse.

## Innholdsfortegnelse

<b>Forord</b> .....	<b>II</b>
<b>Sammendrag</b> .....	<b>III</b>
<b>Innledning</b> .....	<b>1</b>
<b>Materiale og metoder</b> .....	<b>5</b>
<i>Områdebeskrivelse</i> .....	5
Historisk bakgrunn .....	5
<i>Innsamling av data</i> .....	7
Garnfiske .....	7
<i>Prøvetaking og registrering i felt</i> .....	7
Fiskematerialet .....	7
<i>Prøvetaking og registrering på laboratoriet – AMB</i> .....	8
Parasittmaterialet.....	8
Artsbeskrivelse .....	9
<i>Behandling og presentasjon av data</i> .....	9
Statistiske parametere.....	9
Fordelingsmønster .....	10
Kjikkvadrattest .....	10
Mann-Whitney U-test.....	10
Diversitet .....	10
Overlapp .....	11
PCA .....	11
<b>Resultater</b> .....	<b>12</b>
<i>Diversitet og overlapp av parasittarter</i> .....	12
Frekvensfordeling .....	13
Artsfordeling og prosentvis likhet i parasittsamfunn .....	15
<i>Forekomst av parasitter hos ørret og røye</i> .....	17
Prevalens .....	18
Abundans.....	19
PCA – principal component analysis .....	20
<i>Sammenheng mellom antall og vekt av røyemark</i> .....	23
<b>Diskusjon</b> .....	<b>26</b>
<b>Konklusjon</b> .....	<b>32</b>
<b>Referanseliste</b> .....	<b>33</b>
<b>Appendix</b> .....	<b>37</b>

## Innledning

Parasittisme er en form for symbiose der parasitten har ensidig fordel av dette samlivet, mens det er skadelig for vertsorganismen. Dette er den mest utbredte livsstrategien blant alle verdens organismer (Goater et al., 2014). Parasitter er ofte vertsspesifikke, og innen en vertsorganisme infiserer de vanligvis bare ett habitat. I vertsorganismen danner alle parasitter et infrasamfunn. Populasjoner av samlevende fiskearter innen en innsjø har ofte ulike parasittsamfunn (Valtonen et al., 2001)

Parasittsamfunn er komplekse systemer som har en hierarkisk oppbygning og består av tre nivå (Esch et al., 1990). *Infrasamfunn* er det laveste nivå som omfatter alle parasitter hos én enkelt vert. *Komponentsamfunn* er neste nivå og omfatter alle parasitter i én enkelt vertspopulasjon. Øverste nivå er *sammensatte samfunn* som inkluderer alle komponentsamfunnene innen et økosystem. I denne oppgaven vil begrepet parasittsamfunn brukes om komponentsamfunn og vil omhandle samtlige parasittarter i tarmkanalen hos ørret og røye i Takvatn og Fjellfroskvatn, totalt fire ulike komponentsamfunn.

Det er mange faktorer som er med på å strukturere etableringen av parasittsamfunn hos en fiskepopulasjon i ferskvann. Både abiotiske og biotiske faktorer er viktige her (Poulin, 2007). Klimatiske forhold som f.eks. temperatur kan gi gunstige og ugunstige betingelser for etablering av ulike parasittarter, samtidig som interaksjoner mellom organismer spiller en stor rolle (Esch et al., 1990). Graden av eksponering for parasittinfeksjon, vertenes adferd, samt konkurranse om habitat og næring vil kunne påvirke forekomsten av parasitter hos vertspopulasjoner. Etablering av parasitter er også avhengig av vertens immunologiske respons mot disse (Dezfuli et al., 2016). Parasittene kan ha varierende grad av vertspreferanse og spesifisitet (Kennedy, 1978b) samt påvirkes av interaksjoner med andre parasitter i form av interspesifikk og intraspesifikk konkurranse (Rohde, 1994). Alle disse faktorene er med på å strukturere parasittsamfunnet hos en vertspopulasjon.

I nordlige bestander av ferskvannsfisk er næringstransmitterte parasittarter ofte dominerende (Kennedy, 1978c; Johansen, 1997; Knudsen et al., 1997a). Disse parasittene overføres til verten gjennom maten den spiser og parasittene har dermed en indirekte livssyklus. Det er påvist en klar sammenheng mellom parasittinfeksjoner og næringsvalg hos ferskvannsfisk, der

næringsvalg regnes som en av de viktigste enkeltfaktorene for strukturering av parasittsamfunn (Kennedy, 1975; Esch et al., 1990). Habitatutnyttelse, bredde av diett, interspesifikk og intraspesifikk konkurranse og oppholdstid hos fisk i innsjø vil være med på å påvirke eksponeringen av parasittinfeksjoner (Valtonen et al., 2001)

Parasittsamfunnet kan gi informasjon om både vertens næringsøkologi og ressursdelingen mellom ulike fiskepopulasjoner i en innsjø (Curtis, 1995; Eloranta et al., 2013). Når parasittsamfunn sammenlignes hos samlevende fiskepopulasjoner, deler de ofte et spekter av parasittarter, men har sjeldent helt lik artssammensetning (Valtonen et al., 2001).

Ørret (*Salmo trutta*) og røye (*Salvelinus alpinus*) er to nært beslektede arter i laksefamilien (*Salmonidae*) og har temmelig lik biologi og adferd, men det oppstår gjerne en segregering når de lever i samme innsjø med hensyn på habitat, utbredelse og beite (Nilsen, 2006; Eloranta et al., 2013). Ørreten dominerer vanligvis i littoralsonen med en diett bestående av bunndyr, insekter og fisk (Jansen et al., 2002; Sánchez-Hernández et al., 2015). Røya er tilstede i alle habitatene (littoral, pelagial og profundal). Den er vanlig å finne i pelagialsonen og beiter i hovedsak på dyreplankton, i tillegg til bunndyr i littoralsonen (Knudsen et al., 2008; Skoglund et al., 2013). Røya har større diversitet i parasittsamfunn enn ørret, da den har en bredere næringsnisje (Nilsen, 2006; Knudsen et al., 2008; Amundsen et al., 2015). Trepigget stingsild (*Gasterosteus aculeatus*), heretter benevnt stingsild, oppholder seg i littoralsonen og pelagialsonen hvor den spiser bunndyr, dyreplankton og stingsildegg (Jørgensen et al., 1995). Når røye og stingsild lever i samme innsjø segregerer de i habitat- og næringsvalg, og de har liten overlapp i diett. Stingsild kan være en potensiell transportvert av flere parasittarter (Vik, 1963; Lehmann et al., 2004; Knudsen et al., 2008) og ved at ørret eller røye spiser den kan parasittene fra stingsild reetableres hos fiskene.

I de nærliggende innsjøene Takvatn og Fjellfroskvatn lever ørret og røye i sympatri, i tillegg til stingsild i Takvatn. I 1930 ble voksen røye hentet fra Fjellfroskvatn og introdusert til Takvatn. I denne studien kan det derfor forventes at parasittsamfunnet hos røye i begge innsjøene er like mht. artssammensetning og diversitet. Flere studier viser at komponentsamfunnene hos røye er relativt like i nordnorske innsjøer (Kennedy, 1978c; Knudsen, 1995; Knudsen et al., 1997a; Knudsen et al., 1997b). Det er tidligere registrert mange arter av tarmparasitter hos ørret og røye i både Takvatn og Fjellfroskvatn (Kristoffersen, 1995; Knudsen et al., 2014). Dette inkluderer bendelormene røyemark (*Eubothrium salvelini*), ørretmark (*E. crassum*),

marflomark (*Cyathocephalus truncatus*), *Proteocephalus* sp., fiskandmark (*Dibothriocephalus ditremus*; tidligere *Diphyllobothrium* (Waeschenbach et al., 2017)), måkemark (*D. dendriticus*) og tarmikter (*Crepidostomum* spp.).

Disse parasittene overføres til fiskeverte via næringsdyr, og har ulike livssykluser. Tarmparasittene kategoriseres som enten hoppekrepsoverført eller bunndyroverført med bakgrunn i hvilken mellomvert som infiserer fisken (Knudsen et al., 2008). Parasittene som overføres med hoppekreps omfatter ørretmark, røyemark, *Dibothriocephalus* spp. og *Proteocephalus* sp. Parasittene som overføres med bunndyr er her marflomark og tarmikter. Disse parasittene benytter ulike arter insektlarver og marflo (*Gammarus lacustris*) som mellomverter. Av de registrerte parasittene har de fleste sitt voksne stadium i tarmen hos fisk. De betegnes autogene parasitter og fullfører sin livssyklus i akvatiske økosystem med fisk som sluttvert. Måkemark og fiskandmark finnes som plerocercoider larver, og er allogene parasitter (Kennedy, 1978a). De utnytter terrestriske pattedyr eller fugler som sluttvert og har dermed et større spredningspotensiale mellom vatn (Esch et al., 1990). Røyemark og ørretmark er vertsspesifikke arter som kun infiserer røye og ørret (Scholz et al., 2003)

Tidligere forskning har vist at ørretmark, *Proteocephalus* sp. og *Dibothriocephalus* spp. kan reetablere seg i fiskespisende fisk (Vik, 1957; Halvorsen et al., 1973; Kennedy, 1978b; Curtis, 1981; Williams et al., 1994; Kuhn et al., 2016), men det er usikkert hvor vanlig dette er. Ørret eller røye som spiser stingsild i Takvatn kan derfor ha et annet parasittsamfunn enn fiskene i Fjellfroskvatn. En høyere infeksjon av ørretmark, *Proteocephalus* sp. og *Dibothriocephalus* spp., hos fisk i Takvatn, kan være en følge av stingsildbeiting.

Parasitter som lever i samme habitat i en vert kan oppleve konkurranse om næring og plass (Esch et al., 1990). Konkurransen kan skje innenfor samme art, intraspesifikk konkurranse, og mellom ulike arter, interspesifikk konkurranse. Når det oppstår interaksjoner mellom parasitter, kan dette resultere i ulike 'tetthetsregulerende effekter' som redusert vekst og fekunditet, redusert etableringsrate og økt dødelighet hos parasittene (Esch et al., 1990). Graden av denne type konkurranse øker med økende antall parasitter i en vert. Inne i fisketarmen kan parasitter akkumuleres over tid på grunn av lang levetid. Røyemark er registrert med en levetid på opptil 24-26 måneder i rødlaks (*Oncorhynchus nerka*) (Smith, 1973). Det er i flere studier påvist tegn til konkurranse om plass og næring mellom parasitter. Dette har blant annet resultert i redusert

vekst hos parasittene og forflytning av foretrukket habitat hos parasittene (Skogsholm, 1990; Johansen, 1997; Lagrue et al., 2008).

Takvatn og Fjellfroskvatn er to adskilte innsjøer med en avstand på seks km og ligger i Måselvvassdraget i Troms fylke. Innsjøene har relativt like abiotiske og biotiske påvirkninger, men det vil alltid forekomme noen forskjeller som kan påvirke parasittsammensetningen. Til forskjell fra Fjellfroskvatn er Takvatn dobbelt så stort, ligger høyere i vassdraget og har i tillegg stingsild i næringskjeden (Knudsen et al., 2008). Innsjøens plassering i vassdraget kan spille en rolle for struktureringen av parasittsamfunnet hos fiskeartene, da klima kan påvirke innsjøen og gi lengre isfrie perioder (Paterson et al., 2018). Denne masteroppgaven har som hovedmål å sammenligne de ulike parasittsamfunnene hos ørret og røye i de to innsjøene.

På bakgrunn av dette vil følgende hypoteser bli undersøkt:

- 1) Røye har en bredere næringsnisje enn ørret og det forventes at røye beiter på flere infiserte mellomverter enn ørret. Parasittsamfunn mtp. diversitet forventes å være større hos røye enn ørret i begge innsjøene.
- 2) Røye inkluderer både dyreplankton og bunndyr i dietten, mens ørret i hovedsak spiser bunndyr. På bakgrunn av dette kan det forventes at parasittsamfunnet hos røye domineres av hoppekrepsoverførte parasitter sammenlignet med ørret, og ørret domineres av bunndyroverførte parasitter.
- 3) Røye i Takvatn kommer opprinnelig fra Fjellfroskvatn og det forventes liten forskjell i parasittsamfunn hos røyepopulasjonene i de to innsjøene.
- 4) Ørret som spiser stingsild kan utsettes for reinfeksjon av parasittarter. Det kan dermed antas en høyere grad av infeksjon av ørretmark, *Dibothriocephalus* spp. og *Proteocephalus* sp. hos ørret i Takvatn.
- 5) Konkurransen i fisketarmen kan vise seg ved redusert individvekst hos bendelorm. Det kan forventes at konkurranse mellom parasittene kan gi redusert størrelse hos røyemark i røyetarmen.



## Materiale og metoder

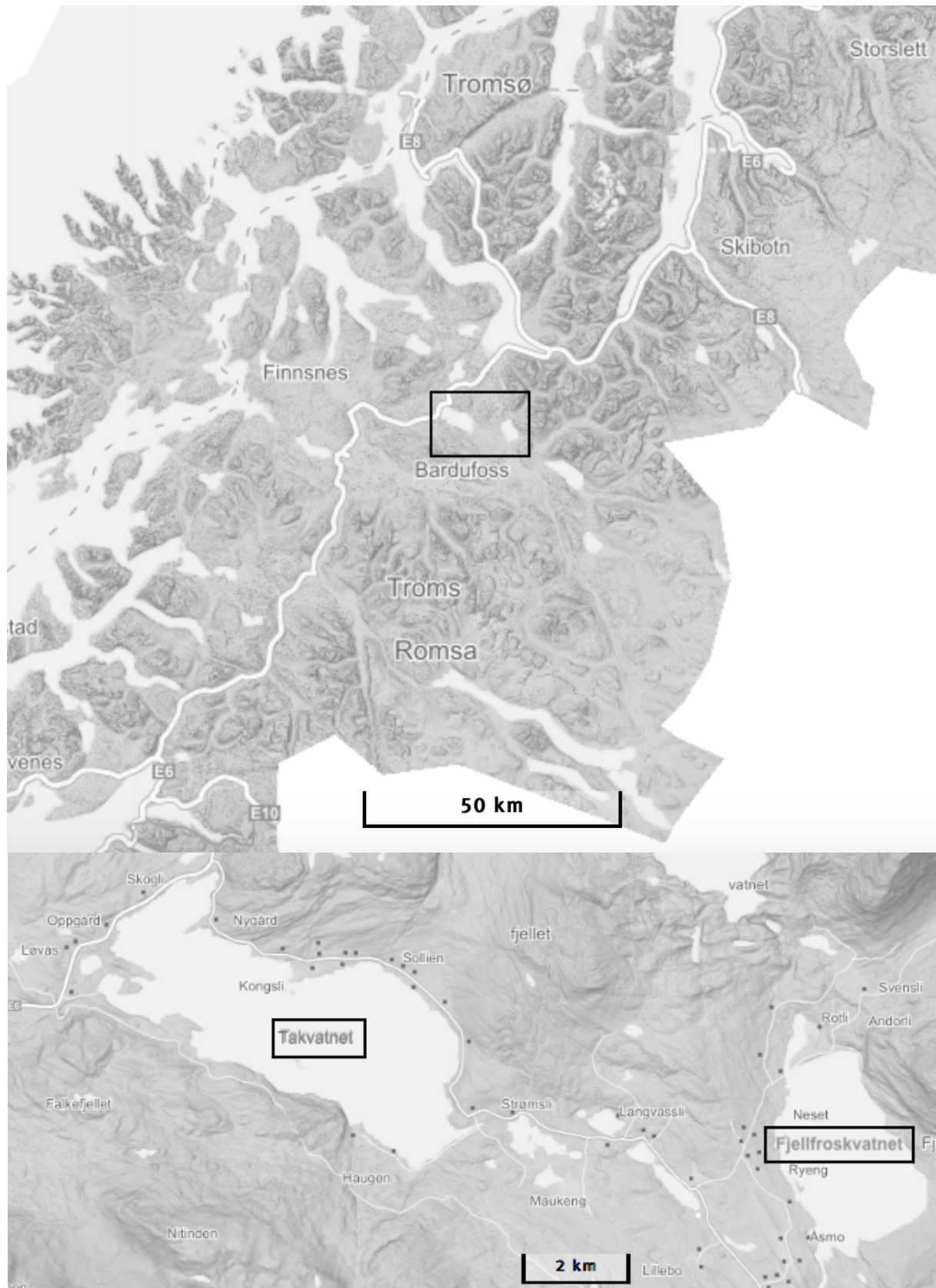
### Områdebeskrivelse

Takvatn (69°07'N 19°05'Ø) ligger i Målselv og Balsfjord kommuner i Troms fylke og tilhører Målselvvassdraget (fig. 1). Vannet ligger 215 moh. og har et nedbørsfelt på 59,2 km<sup>2</sup>. Innsjøen har et areal på 15,2 km<sup>2</sup> samt en lengde og bredde på 8,7 km og 2,6 km. Takvatn er en oligotrof og dimiktisk innsjø med en maksimal dybde på 80 meter (Amundsen et al., 2007). Innsjøen har et siktedyp på 11,2 meter som ble målt sommeren 2018. Takvatn har en isfri periode som varer normalt fra juni til november (Klemetsen et al., 2002)

Fjellfroskvatn (69°05'08"N 19°20'04"Ø) ligger i Balsfjord kommune i Troms fylke, ca. seks km øst for Takvatn (fig. 1). Vannet har et areal på 6,7 km<sup>2</sup> og tilhører Målselvvassdraget. Innsjøen ligger 125 moh. og har et nedbørsfelt på 89,9 km<sup>2</sup>. Fjellfroskvatn er en oligotrof og dimiktisk innsjø med en maksimal dybde på 88 meter (Knudsen et al., 2004). Røya fra Fjellfroskvatn ble introdusert til Takvatn på bakgrunn av at røya og ørreten hadde en sameksistens som fungerte godt i Fjellfroskvatn (Amundsen et al., 2015).

### Historisk bakgrunn

Ørret var den eneste opprinnelige fiskearten i Takvatn frem til 1930, da røye ble introdusert. I 1950 ble også stingsild satt ut i innsjøen (Klemetsen et al., 2002). Takvatn ble nesten fisketom på slutten av 1920-tallet, noe som resulterte i at røye fra Fjellfroskvatn ble satt ut i Takvatn i 1930 (Jørgensen et al., 1995). Røyebestanden økte raskt og hadde etterhvert en tett bestand av små og gammel røye som var mager og hvit i kjøttet. Ørretbestanden i innsjøen gikk i tillegg ytterligere tilbake. I 1950 ble stingsild fra Sagelvvatn satt ut i Takvatn, og skulle være en potensiell næringskilde for ørreten og røya. Dette forsøket var til dels mislykket, da stingsilden ble en næringskonkurrent og parasittspreader som ga økte problemer for ørreten og røya. Til slutt var Takvatn overbefolket av småvokst og parasittinfisert røye, i tillegg til at ørreten nesten var utryddet. Takvatn var ubrukelig som fiskevatn, og i 1984 ble det satt i gang et uttynningsfiske av røye med teiner (Amundsen et al., 2015). Det ble da fjernet et antall på 666 000 røye og i dag er ørretbestanden tilbake i innsjøen (Amundsen et al., 1993).



Figur 1: Kart over studieområde som viser plassering av Takvatn (venstre) og Fjellfroskvatn (høyre) i Troms fylke (norgeskart.no).

## Innsamling av data

### Garnfiske

Feltinnsamlingen ble gjennomført i de to innsjøene Takvatn og Fjellfroskvatn i uke 32 og uke 38, 2018. Fisken ble fanget med garn i hovedsak fra littoralsonen (1,5-12 meter dypt), med unntak av noen få fisk som ble fanget i pelagialsonen i Takvatn med flytegarn. I littoralsonen ble det fisket med oversiktsgarn som var 1,5 meter dype, 40 meter lange og hadde 5-m paneler med åtte forskjellige maskevidder: 10, 12,5, 15, 18,5, 21, 26, 35 og 45 mm fra knute til knute. I pelagialsonen ble det brukt flytegarn som var 6 meter dype, 40 meter lange og hadde 5-m paneler med åtte forskjellige maskevidder: 10, 12,5, 15, 18, 22, 26, 35 og 45 mm. Det ble også brukt standardgarn som var 1,5 meter dype, 25 meter lange og hadde maskevidder på 20-24 mm i begge innsjøene.

Garnene ble satt ut ettermiddag/kveld og trukket neste morgen. All fisk fra hvert enkelt garn ble holdt adskilt og transportert til grendehuset i nærheten av Takvatnet. Fisken ble tatt ut fra garnene og lagt i poser merket med garntype og nummer. All prøvetaking og registrering foregikk i grendehuset like etter fangst.

## Prøvetaking og registrering i felt

### Fiskematerialet

På feltlaboratoriet ble fisken artsbestemt, gaffellengde (mm) ble målt og vekten (g) ble notert. Otolittene ble dissekert ut og konserverte på 96% etanol, kjønn ble bestemt og stadium ble fastslått til umoden, gyteklar eller ferdig gytt. Videre ble tarmen fjernet fra fisken ved først å klippe over foran pylorus blindsekker, og så ved gattåpningen. Til slutt ble kjøttfargen bestemt til hvit, lys rød eller rød. Tarmen ble så frosset umiddelbart for senere bearbeiding på laboratoriet ved instituttet for Arktisk og marin biologi (AMB). Aldersbestemmelse av fisken ble gjort på laboratoriet ved AMB av teknikere Karin Strand Johannessen og Runar Kjær. Overflaten til otolittene ble lest i glyserol under stereolupe med forstørrelse 10-40x (Kristoffersen et al., 1991). Den delen av fiskefangsten som vi ikke rakk å bearbeide på feltlaboratoriet ble nedfrost og tatt med til AMB. Når denne fisken ble tint senere på høsten, ble den registrert etter samme fremgangsmåte som nevnt ovenfor.

I studiet inngår 100 ørret og 90 røye i størrelsesorden 15-33 cm. Det er totalt fire fiskegrupper; røye og ørret fra Takvatn og fra Fjellfroskvatn.

Tabell 1: Oversikt over antall fisk fra hver gruppe, gjennomsnittslengde (mm) og gjennomsnittsalder (år) med standardavvik og kjønnsfordeling i prosent.

Fiskegruppe	Antall	Lengde (mm)	Alder (år)	Kjønnsfordeling
Røye i Takvatn	50	223 ± 55	5,3 ± 1,14	30% hunn, 70% hann
Ørret i Takvatn	50	204 ± 34	3,8 ± 1,07	52% hunn, 48% hann
Røye i Fjellfroskvatn	40	224 ± 39,2	5,3 ± 1,55	60% hunn, 40% hann
Ørret i Fjellfroskvatn	50	202 ± 32,7	4,2 ± 1,27	44% hunn, 56% hann

Kjønnsfordelingen varierte litt mellom fiskegruppene, men totalt sett var det 46,5% hunnfisk og 53,5% hannfisk. Gjennomsnittslengde og gjennomsnittsalder i fiskegruppene hadde større grad av variasjon, da røye i begge innsjøene var litt lengre og eldre enn ørreten.

## Prøvetaking og registrering på laboratoriet – AMB

### Parasittmaterialet

Tarmene til fisken ble tint og lagt på petriskål. Tarmene ble så klippet opp og innholdet skrapet ut med en spatel. Tarmkanalen inn mot blindsekkene ble klippet opp og blindsekkåpningene ble blottlagt. Spatelen ble brukt for å tømme innholdet i tarmen i bakre del av blindsekkområdet, samt innholdet i blindsekkene. Innholdet i blindsekkene ble skrapet forsiktig ut slik at en unngikk å dele opp eller ødelegge eventuelle parasitter. Det ble ikke forsøkt å åpne enkeltblindsekker, da disse var små. De aktuelle bendelormene i tarmen kunne også lett bli skadet og delt opp i flere deler under arbeidet. Det var kun antallet scolex som ble registrert for slik å unngå overestimering av antallet, dette gjelder spesielt *Eubothrium* sp. Etter at alt av innhold i tarm og blindsekker var tømt, ble innholdet filtrert i en planktonduk med maskevidde 50 µm, for deretter å bli skylt med vann i vasken. Duken med innholdet ble så skylt med fysiologisk saltvann på en ny petriskål. Petriskålen med innholdet ble undersøkt under

stereolupe med 10-40x forstørrelse. Parasittene ble talt, plukket ut og deretter bestemt til art eller slekt (se under artsbeskrivelse). I de tilfellene der petriskålen var dominert av ikter, var det vanskelig å plukke alle ut for så å telle dem. Når dette oppsto, ble petriskålen delt inn i soner jevnt fordelt i petriskålen og antallet estimert. Én sone ble talt og deretter multiplisert med antall soner og multiplisert med antall petriskåler.

All scolex av *Eubothrium* sp. fra hver fisk ble talt, plukket ut og lagt på en liten petriskål til veiing. Det ble brukt tørkepapir for å trekke bort væsken fra skålen for så å veie våtvekten til alle bendelormene. *Eubothrium* sp. ble så fiksert i et eget dramsglass med 96% etanol. De resterende parasittene ble talt, registrert og fiksert sammen i et annet dramsglass med 96% etanol. Alle parasittene som ble funnet ble ført inn i et eget skjema og senere overført til Excel for databehandling. *Dibothriocephalus* spp. og nematoder er med i beregningene, men er her registrert som tilfeldige infeksjoner som i utgangspunktet ikke etablerer seg i fisketarmen. Ørret og røye får disse parasittene ved å spise fisk.

### Artsbeskrivelse

Parasittene er bestemt til art eller nærmeste slekt/rekke basert på ytre morfologi. For lettere å kunne angi de aktuelle parasittene med en fellesbenevnelse, blir «parasittart» i denne studien benyttet også om de parasittene som er bestemt i forhold til nærmeste slekt eller rekke.

*Dibothriocephalus* spp. inkluderer måkemark og fiskandmark med en felles benevnelse. Minst fire ulike arter av slekten *Crepidostomum* er registrert i Takvatn (Soldánová et al., 2017) og alle blir her betegnet som tarmikter. Nematoder brukes som en fellesbenevnelse på de parasittene som er uidentifisert innenfor denne rekken.

### Behandling og presentasjon av data

#### Statistiske parametere

Det finnes flere statistiske mål eller parametere for angivelse av parasittinfeksjon i vertspopulasjoner (Lafferty et al., 1997).

*Prevalens*: Angir hvor stor andel av vertspopulasjonen som er infisert med en viss parasitt (antall infiserte verter/antall undersøkte verter). Prevalens oppgis vanligvis i prosent.



*Gjennomsnittlig intensitet*: Angir gjennomsnittlig antall parasitter per individ i den infiserte delen av vertspopulasjonen (totalt antall parasitter innen en vertspopulasjon/antallet infiserte verter). Benevnes intensitet heretter.

*Gjennomsnittlig abundans*: Angir gjennomsnittlig antall parasitter per individ i hele vertspopulasjonen, både infiserte og uinfiserte individer (totalt antall parasitter innen vertspopulasjon/totalt antall verter). Benevnes abundans heretter.

### Fordelingsmønster

Klumpingsgrad (forholdet mellom varians over gjennomsnitt  $\frac{s^2}{x}$ ) ble benyttet som et mål på fordelingen av hver enkelt parasittart innen vertspopulasjonen (Elliott, 1977). Utbredelsen av en parasittart regnes som klumpete fordelt (ikke normalfordelt) når  $\frac{s^2}{x} > 1$ .

Fordi frekvensfordelingen av de fleste parasittartene innen vertspopulasjonen viste avvik fra normalitet (Appendix tabell 5) ble statistiske forskjeller mellom gruppene undersøkt med ikke-parametriske statistiske tester.

### Kjikkvadrattest

En kjikkvadrattest ( $\chi^2$ -test) ble benyttet for å undersøke om prevalens av de ulike parasittartene var signifikant forskjellig mellom vertspopulasjonene. Prevalens ble ansett som signifikant forskjellig ved  $p < 0.05$ .

### Mann-Whitney U-test

En Mann-Whitney U-test ble benyttet for å undersøke om abundansen av de ulike parasittartene var signifikant forskjellig mellom vertspopulasjonene. Abundansen ble ansett som signifikant forskjellig ved  $p < 0.05$ .

### Diversitet

Antall arter (artsrikdom) som et økologisk samfunn består av er et mål på diversitet. Artsrikdommen gir likevel ingen informasjon om antall individer av hver enkelt 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). Forskjeller i artsrikdom i parasittsamfunnene mellom de fire

vertspopulasjonene ble undersøkt ved bruk av Simpsons diversitetsindeks, som beregnes etter ligningen:

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

$1 - D = \text{Simpsons diversitetsindeks}$

$p_i = \text{Andelen av individer av en gitt art i komponentsystemet}$

En lav verdi indikerer dominans av én art i komponentsamfunnet, mens en høy verdi indikerer en jevn fordeling mellom de ulike artene i komponentsamfunnet. Det vil være en verdi mellom 0 og 1.

### Overlapp

For å sammenligne likheten, eller overlappet av arter mellom to økologiske samfunn, benyttes Renkonens indeks for prosentvis likhet (Krebs, 1989). Teorien overføres til dette studiet ved at prosentvis overlapp i parasittsamfunnene mellom to og to vertspopulasjoner av fisk sammenlignes. Renkonens indeks beregnes etter ligningen:

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

$P = \text{Prosentvis likhet mellom samfunn 1 og 2}$

$P_{1i} = \text{Prosentandelen av art } i \text{ i samfunn 1}$

$P_{2i} = \text{Prosentandelen av art } i \text{ i samfunn 2}$

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

### PCA

Principal Component Analysis er en teknikk som viser hvilke faktorer som påvirker eller bestemmer variasjon i et datasett ved hjelp av det statistiske dataprogrammet Rstudio (versjon 1.1.423, Rstudio Inc.) basert på R (versjon 3.5.1, R Core Team) med pakken FactoMineR og factoextra. PCA illustrerer ca. 50% av variasjonen i parasittsamfunnet hos ørret og røye både visuelt og statistisk, og viser de viktigste korrelasjonene mellom parasittart, fiskeart og innsjø. Dette ble beregnet for ørret og røye i Takvatn og Fjellfroskvatn ved bruk av abundansen til hver enkelt parasittart.

## Resultater

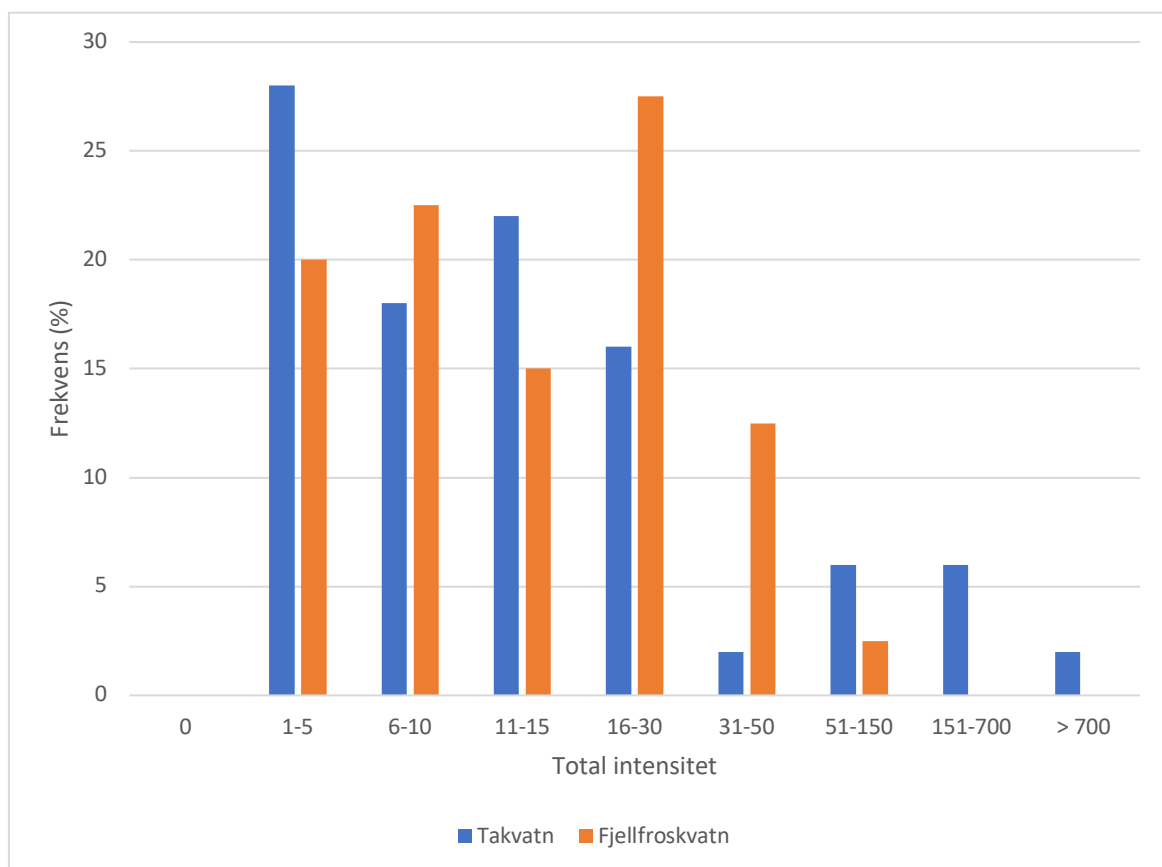
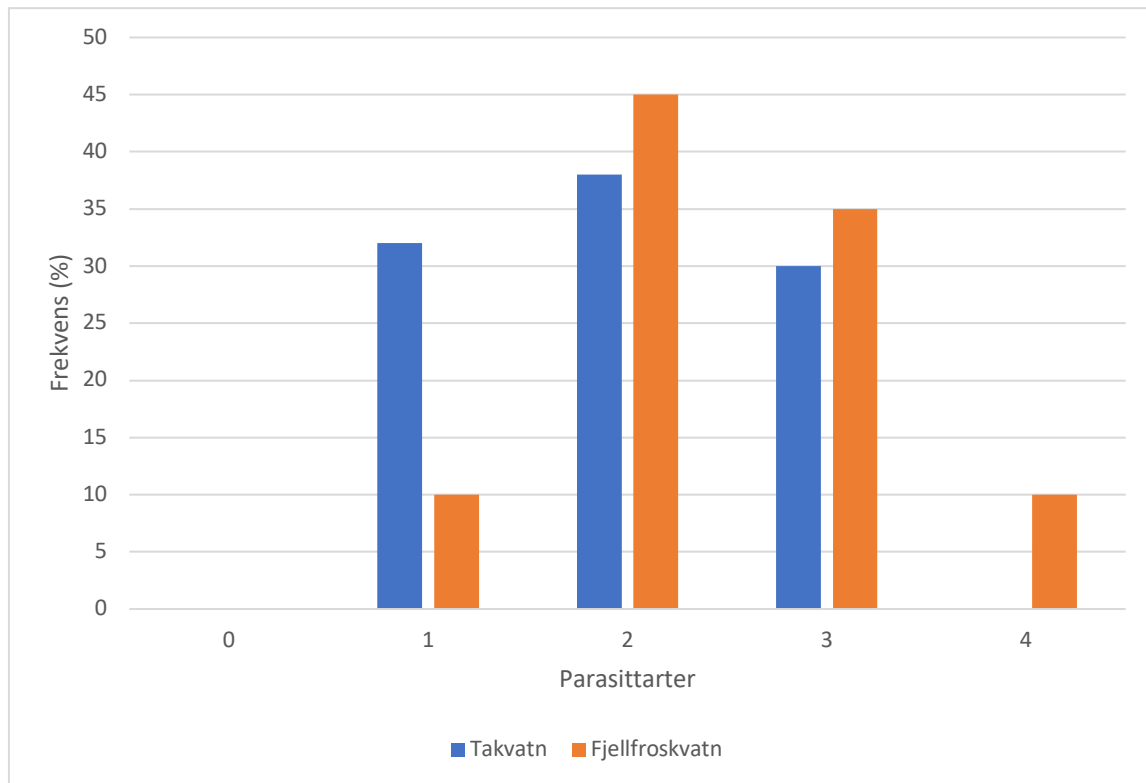
### Diversitet og overlapp av parasittarter

I denne studien ble det funnet totalt sju parasittarter. Alle artene ble registrert i både Takvatn og Fjellfroskvatn, hvorav fem av artene var felles for ørret og røye. Arter som var felles er tarmikter, marflomark, *Dibothriocephalus* spp., *Proteocephalus* sp. og nematoder. De resterende to artene er ørretmark og røyemark som kun infiserer henholdsvis ørret og røye i innsjøene.

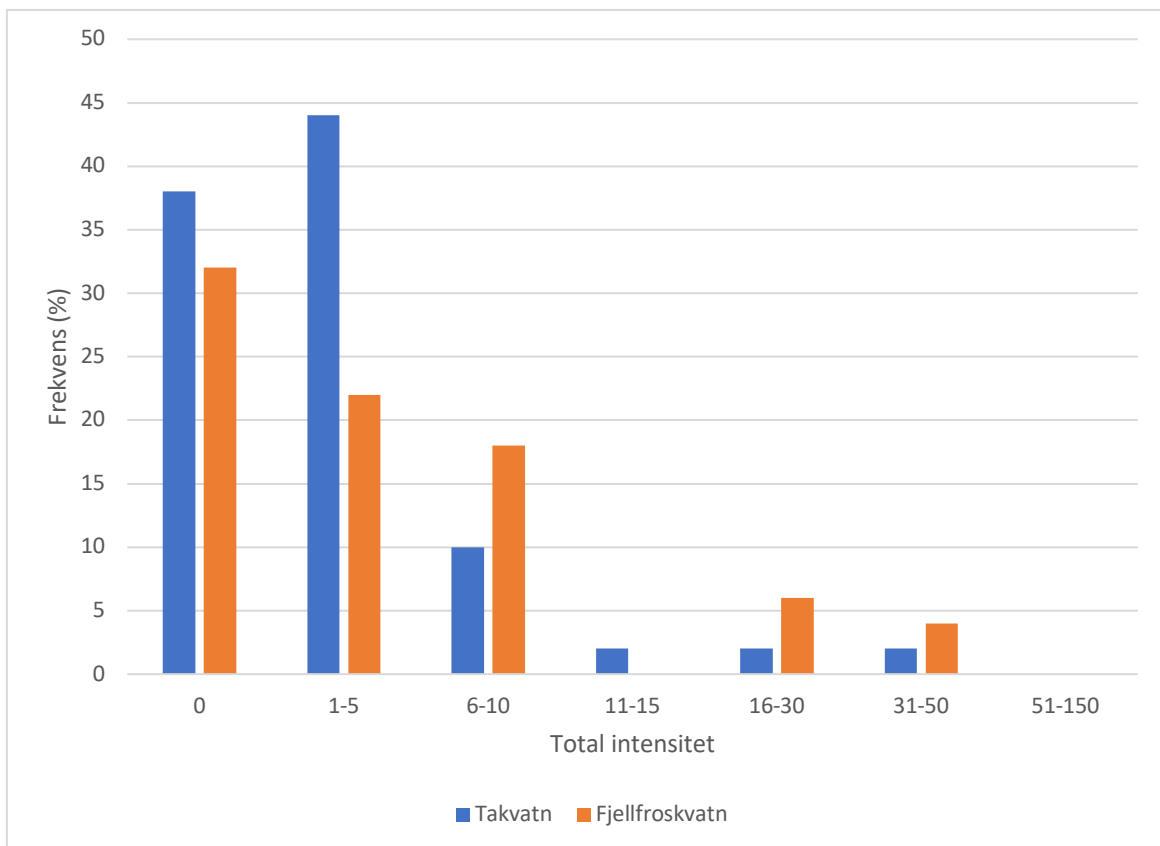
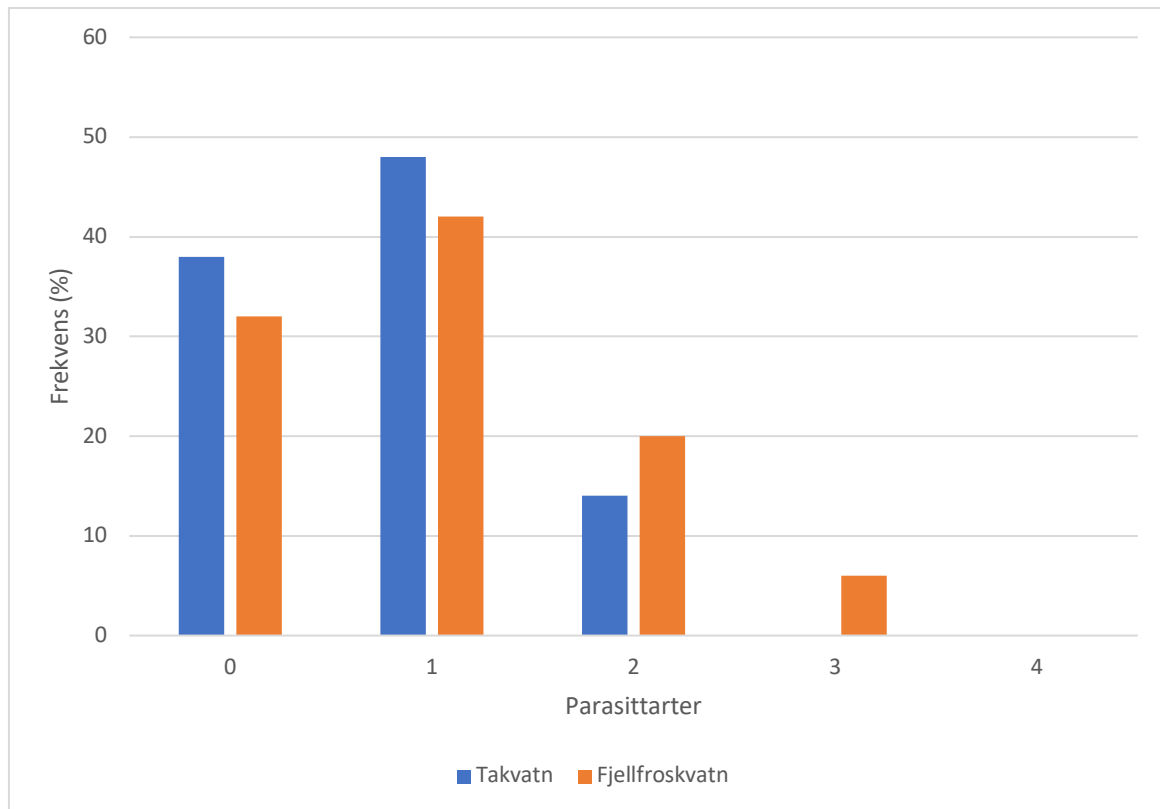
Alle røyene fra Takvatn og Fjellfroskvatn var infisert med minst én parasittart (fig. 2). Det ble registrert totalt seks parasittarter hos røye, der antallet i hver røye varierte fra én til fire. Røye i Fjellfroskvatn hadde det høyeste antallet parasittarter med maksimum fire, mens røye i Takvatn hadde opp til tre parasittarter (fig. 2). Antallet parasittarter i gjennomsnitt hos røye var også høyest i Fjellfroskvatn med 2,5 mot 2,0 i Takvatn. Høyest intensitet var på 1281 parasitter hos én røye fra Takvatn, mens i Fjellfroskvatn var høyest intensitet på 63 parasitter (fig. 2). Gjennomsnittlig intensitet var også høyest hos røya i Takvatn med 76 parasitter mot 16,3 parasitter hos røye i Fjellfroskvatn.

Til forskjell fra røye, var det flere individer av ørret uten parasittinfeksjon. I Takvatn var 38% av ørreten u-infiserte og i Fjellfroskvatn var 32% av ørreten u-infiserte (fig. 3) De resterende ørretene hadde fra én til tre parasittarter i tarmen. Ørret i Fjellfroskvatn hadde det høyeste antallet parasittarter med maksimum tre, mens ørret i Takvatn hadde opp til to arter (fig. 3). Antall parasittarter hos ørret var i gjennomsnitt som hos røye, høyest i Fjellfroskvatn med 1,0 mot 0,8 hos ørret i Takvatn. Høyeste intensitet var omtrent helt lik i begge innsjøene, med 39 parasitter hos ørret i Takvatn og 41 parasitter hos ørret i Fjellfroskvatn (fig. 3). Gjennomsnittlig intensitet var dog høyest hos ørret i Fjellfroskvatn med 8,2 parasitter mot 5,3 parasitter hos ørret i Takvatn.

## Frekvensfordeling



Figur 2: Frekvensfordeling av antall arter tarmparasitter hos røye mht. parasittarter (a) og total intensitet (b) i Takvatn og Fjellfroskvatn (n=50 for Takvatn, n=40 for Fjellfroskvatn).



Figur 3: Frekvensfordeling av antall arter tarmparasitter hos ørret mht. parasittarter (a) og total intensitet (b) i Takvatn og Fjellfroskvatn (n=50 for Takvatn, n=50 for Fjellfroskvatn).



### Artsfordeling og prosentvis likhet i parasittsamfunn

Diversitet og overlapp i parasittsamfunnene varierte mellom fiskeartene både innad i innsjøene og mellom innsjøene (tab. 2). Diversiteten var størst hos røye i Fjellfroskvatn der Simpson's diversitetsindeks var to til tre ganger større enn hos røye i Takvatn. Både ørret og røye hadde relativt lave og like verdier på diversitetsindeks i Takvatn, henholdsvis 0,25 hos ørret og 0,26 hos røye (tab. 2). En lav verdi antyder dominans av enkeltarter i parasittsamfunnet. I Fjellfroskvatn var diversiteten av parasittarter høyere og mer ulik enn i Takvatn med 0,34 hos ørret og 0,62 hos røye. En høy verdi antyder at det ikke forekommer enkeltarter som dominerer i parasittsamfunnet.

I studien varierte overlappet av arter mellom parasittsamfunnene fra 40-90%, avhengig av hvilke vertarter som ble sammenlignet og i hvilken innsjø (tab. 2). Prosentvis likhet i parasittsamfunnene mellom ørret og røye i Takvatn var høyest med 90,7% etter Renkonens indeks. Det var også stor overlapp av parasittarter i komponentsamfunnet hos ørret i Takvatn og Fjellfroskvatn med 85,6%. Det samme gjelder mellom komponentsamfunnet hos røye i Takvatn og ørret i Fjellfroskvatn med 84,1% likhet. De resterende tre sammenligningene hadde en betraktelig lavere overlapp av parasittarter mellom parasittsamfunnene med 44,4% likhet mellom ørret og røye i Fjellfroskvatn, 43,3% likhet mellom røye i Takvatn og Fjellfroskvatn, og 40% likhet mellom røye i Fjellfroskvatn og ørret i Takvatn (tab. 2).

Tabell 2: Simpsons diversitetsindeks og Renkonens indeks for komponentsamfunnene av tarmparasitter hos røye og ørret i Takvatn og Fjellfroskvatn. (n= 50 for røye Takvatn, n= 50 ørret for Takvatn, n= 40 for røye Fjellfroskvatn og n= 50 for ørret Fjellfroskvatn).

<b>Indeks</b>	<b>Røye i Takvatn</b>	<b>Røye i Fjellfroskvatn</b>
<b>Simpsons´s</b>	0,26	0,62
<b>Renkones</b>	43,3%	
	<b>Ørret i Takvatn</b>	<b>Ørret i Fjellfroskvatn</b>
<b>Simpsons´s</b>	0,25	0,34
<b>Renkones</b>	85,6%	
	<b>Røye i Takvatn</b>	<b>Ørret i Takvatn</b>
<b>Simpsons´s</b>	0,26	0,25
<b>Renkones</b>	90,7%	
	<b>Røye i Fjellfroskvatn</b>	<b>Ørret i Fjellfroskvatn</b>
<b>Simpsons´s</b>	0,62	0,34
<b>Renkones</b>	44,4%	
	<b>Røye i Takvatn</b>	<b>Ørret i Fjellfroskvann</b>
<b>Simpsons´s</b>	0,26	0,34
<b>Renkones</b>	84,1%	
	<b>Røye i Fjellfroskvatn</b>	<b>Ørret i Takvatn</b>
<b>Simpsons´s</b>	0,62	0,26
<b>Renkones</b>	40%	

## Forekomst av parasitter hos ørret og røye

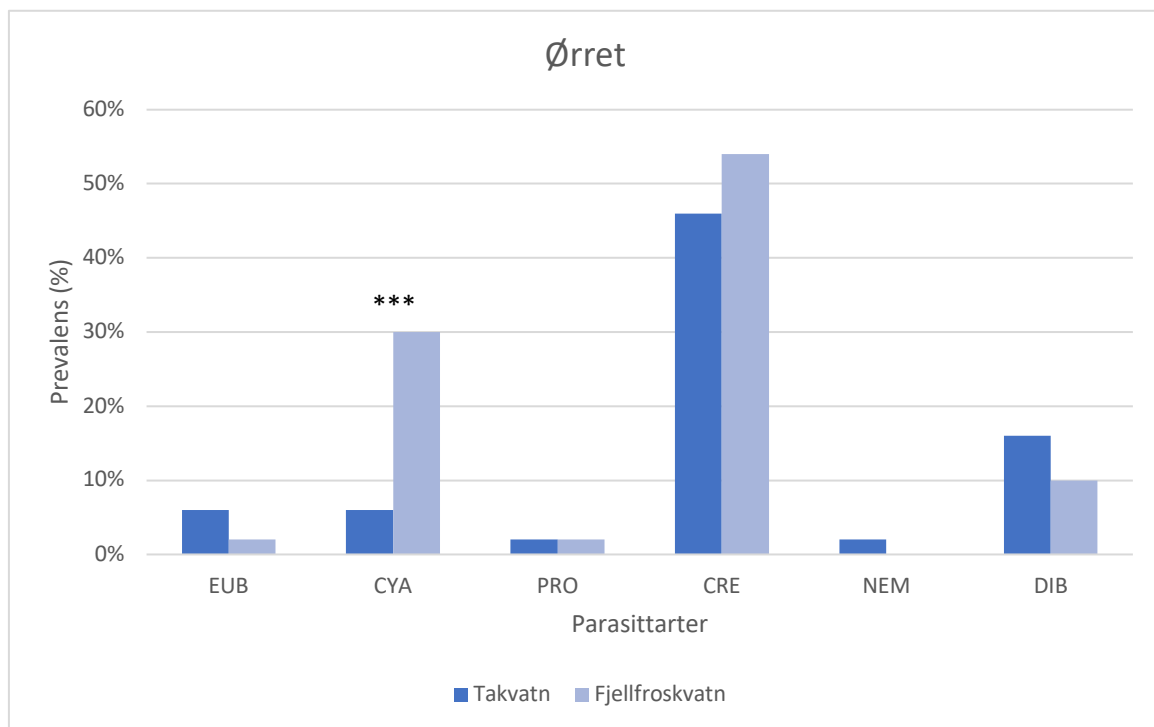
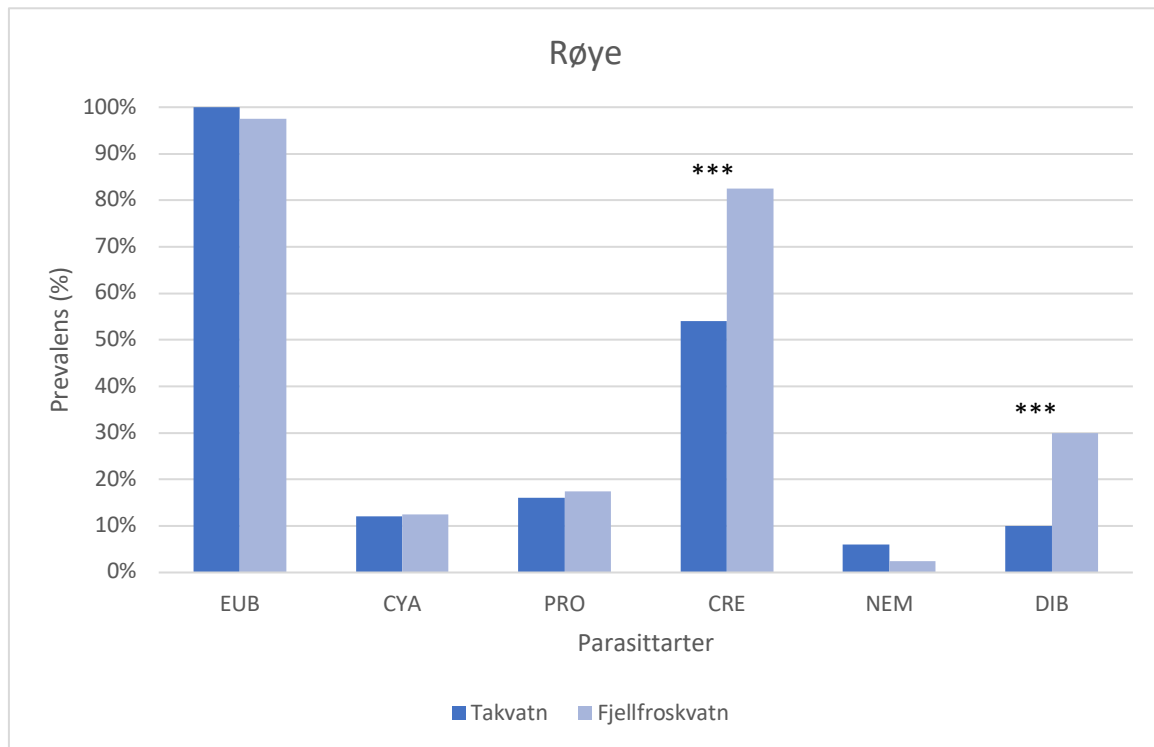
Prevalens og abundans var like for de fleste parasittartene hos både røye og ørret i de to innsjøene (fig. 4 og 5). Røyemark hadde høyest prevalens med 100% i Takvatn og 97,5% i Fjellfroskvatn (fig. 4). Marflomark, *Proteocephalus* sp. og nematoder hadde også forholdsvis lik prevalens hos røye i Fjellfroskvatn og Takvatn, og ingen forskjeller var statistisk signifikante (kjikkvadrattest  $p > 0,05$ ). Tarmikter hadde derimot en signifikant høyere prevalens hos røye i Fjellfroskvatn med 82,5% mot 54% hos røye i Takvatn (kjikkvadrattest  $p = 0,044$ ) (fig. 4). Videre hadde *Dibothriocephalus* spp. også en signifikant høyere prevalens hos røye i Fjellfroskvatn med 30% mot 10% i Takvatn (kjikkvadrattest  $p = 0,016$ ).

Tarmikter hadde den høyeste prevalensen med 46% hos ørret i Takvatn og 54% i Fjellfroskvatn (fig. 4). Ørretmark og *Dibothriocephalus* spp. hadde høyere prevalens hos ørret i Takvatn, mens marflomark og tarmikter hadde høyere prevalens hos ørret i Fjellfroskvatn. Til slutt viste prevalensen av *Proteocephalus* sp. en helt lik fordeling mellom ørretene i begge innsjøene. Marflomark hadde signifikant høyere prevalens hos ørret i Fjellfroskvatn med 30% mot 6% i Takvatn (kjikkvadrattest  $p = 0,017$ ) (fig. 4). Det var ingen signifikante forskjeller i prevalens hos de resterende parasittartene.

Abundansen av tarmikter var mye høyere hos røye i Takvatn enn i Fjellfroskvatn med 64,5 mot 4,9 (fig. 5). Denne forskjellen var likevel ikke statistisk signifikant (Mann-Whitney U-test  $p > 0,05$ ). Marflomark og *Proteocephalus* sp. hadde litt høyere abundans hos røye i Takvatn, mens røyemark hadde litt høyere abundans hos røye i Fjellfroskvatn (fig. 5). *Dibothriocephalus* spp. hadde en signifikant høyere abundans hos røye i Fjellfroskvatn med 0,9 mot 0,1 i Takvatn (Mann-Whitney U-test  $p = 0,01$ ). De resterende parasittene hadde ingen signifikante forskjeller (Mann-Whitney U-test  $p > 0,05$ ) (fig. 5)

Tarmikter, *Proteocephalus* sp. og marflomark hadde høyere abundans hos ørret i Fjellfroskvatn, mens *Dibothriocephalus* spp., nematoder og ørretmark hadde litt høyere abundans hos ørret i Takvatn (fig. 5). Marflomark hadde en signifikant høyere abundans hos ørret i Fjellfroskvatn med 0,8 mot 0,1 i Takvatn (Mann-Whitney U-test  $p = 0,0015$ ) (fig. 5).

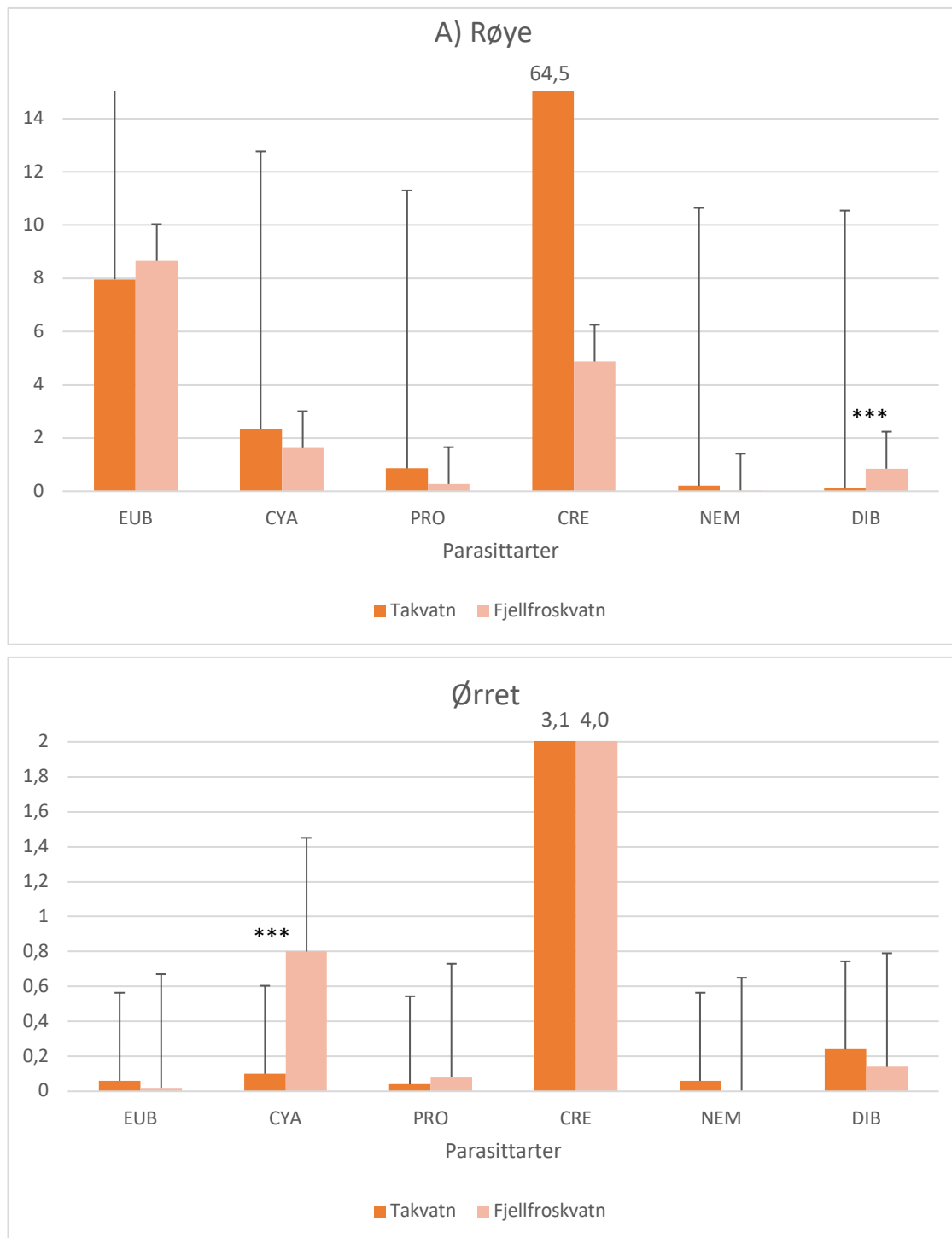
## Prevalens



Figur 4: Prevalens av parasittarter hos ørret og røye i Takvatn og Fjellfroskvann. (n= 50 for røye og ørret i Takvatn, n= 50 for ørret i Fjellfroskvatn, n= 40 for røye i Fjellfroskvatn). \*\*\* = indikerer signifikant forskjell mellom innsjøene hos den bestemte parasittarten.

EUB = Røyemark/ørretmark   CYA= Marflomark   PRO = Proteocephalus sp.  
 CRE = Tarmikter   NEM = Nematoder   DIB = Dibothriocephalus spp.

## Abundans



Figur 5: Abundans av parasittarter hos ørret og røye i Takvatn og Fjellfroskvann. ( $n=50$  for røye og ørret i Takvatn,  $n=50$  for ørret i Fjellfroskvatn,  $n=40$  for røye i Fjellfroskvatn). Strek over søylene viser positiv standardfeil. Tall over søyler viser den egentlige verdien til søylen. \*\*\* = indikerer signifikant forskjell mellom innsjøene hos den bestemte parasittarten. Forkortelser for parasittarter se figur 4 over.

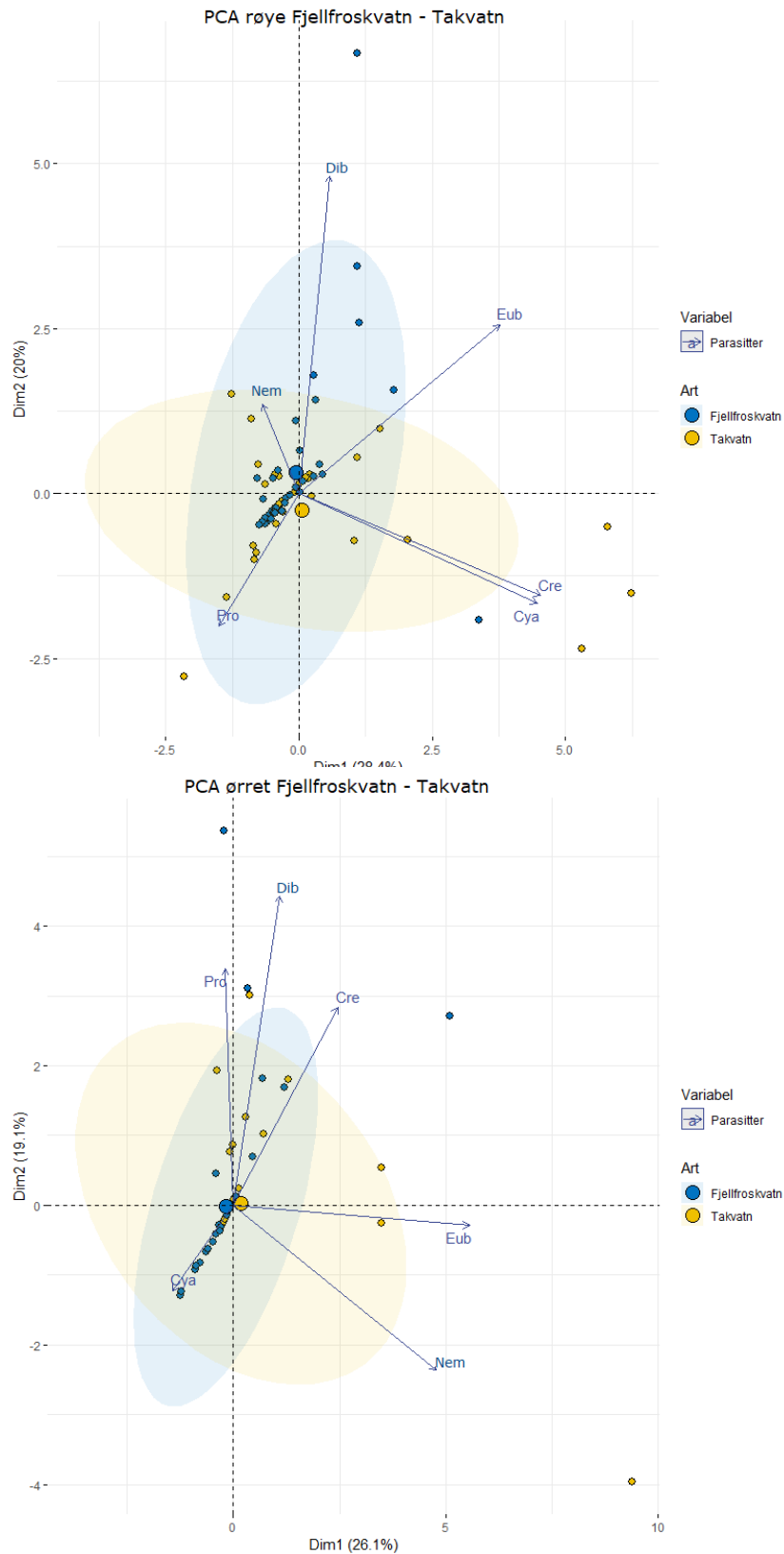


### PCA – principal component analysis

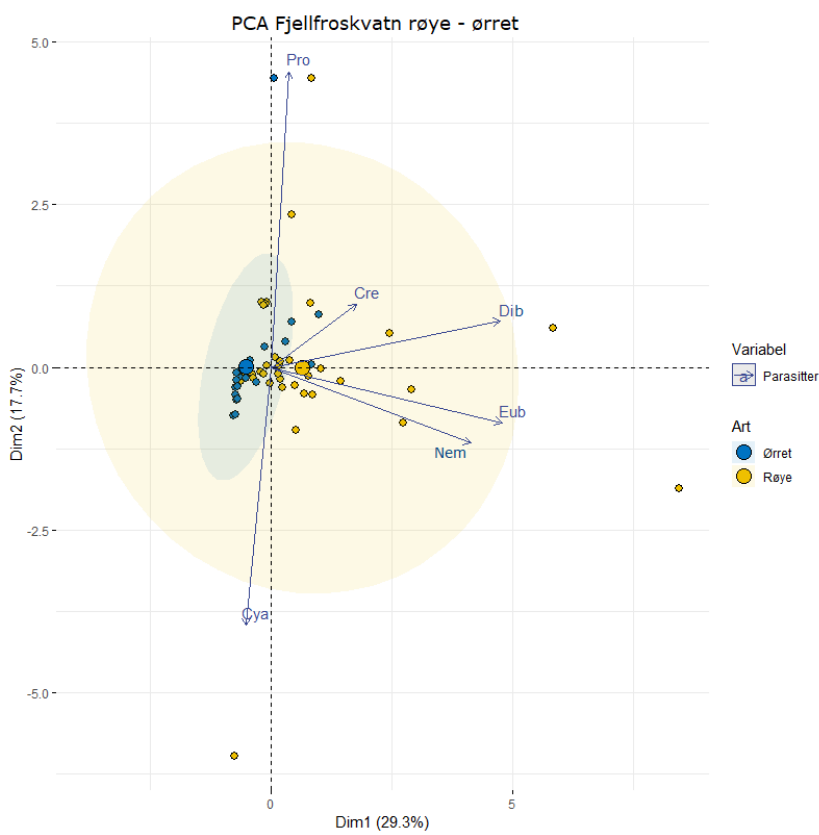
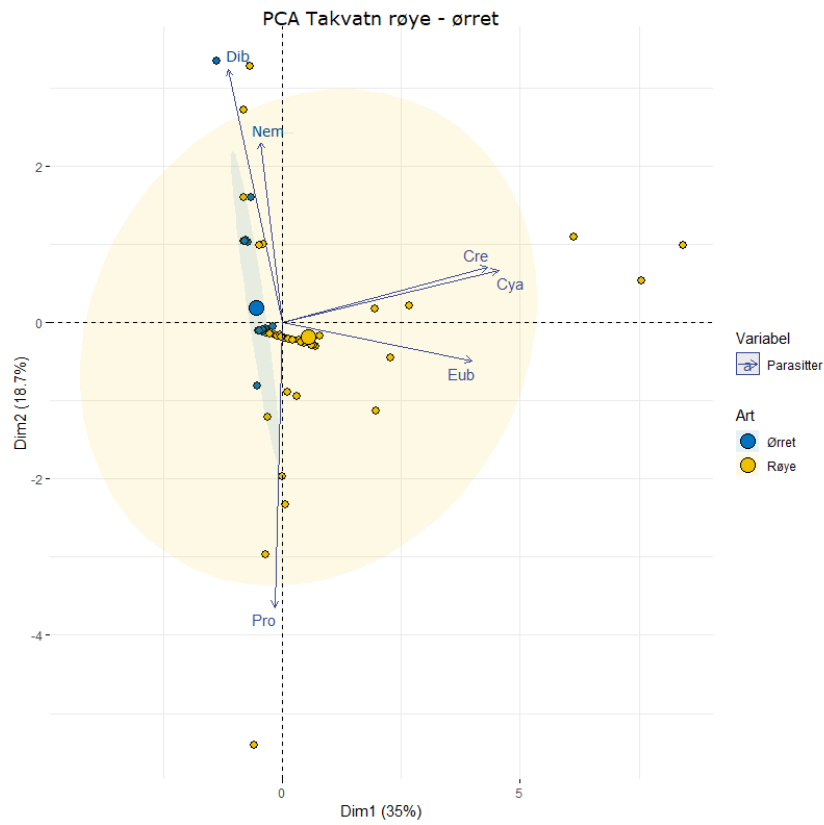
Diagrammene nedenfor viser at parasittsammensetning hos røye hadde størst variasjon langs X-aksen i Takvatn, mens den største variasjonen i Fjellfroskvatn var langs Y-aksen (fig. 6). Disse to aksene (dimensjon 1 og 2) forklarer totalt 48,4% av parasittfordelingene. Resultatene viser at røye i Takvatn er mest assosiert med marflomark og tarmikter, mens røye i Fjellfroskvatn er mest assosiert med *Dibothriocephalus* spp. og *Proteocephalus* sp. Røyemark og nematoder er mer likt fordelt mellom de to innsjøene (fig. 6). Det er flere enkeltindivider av røye (punkter) som har stor variasjon i parasittsammensetning, derav spesielt tre røye fra Takvatn som er sterkt assosiert med tarmikter og marflomark langs X-aksen.

Ørret har størst variasjon i parasittsammensetning i Takvatn langs X-aksen, mens ørret i Fjellfroskvatn har størst variasjon langs Y-aksen (fig. 6). Disse to aksene forklarer totalt 45,2% av parasittfordelingene. Ørret i Takvatn er mest assosiert med ørretmark og nematoder, mens ørret i Fjellfroskvatn er mest assosiert med de resterende parasittartene (tarmikter, marflomark, *Dibothriocephalus* spp. og *Proteocephalus* sp.). Ørretmarken forklarer mest av variasjon langs X-aksen, mens *Dibothriocephalus* spp. forklarer mest av variasjon langs Y-aksen. Her ser en også at noen få enkeltindivider av ørret fra Takvatn og Fjellfroskvatn er med og påvirke fordelingen av parasittarter.

Ved sammenligning av ørret og røye innad i innsjøene har røye størst variasjon i parasittsammensetning i Takvatnet, og begge aksene viser totalt 53,7% av variasjonen (fig. 7). Røya har et større ellipse-areal enn ørreten. Røye i Takvatn er mest assosiert med tarmikter, marflomark og røyemark, mens ørret i Takvatn er mest assosiert med nematoder, *Dibothriocephalus* spp. og *Proteocephalus* sp. I Fjellfroskvatn er hovedmønsteret i parasittsammensetning likt mønsteret i Takvatn, med størst variasjon hos røye der aksene viser totalt 47% av variasjon (fig. 7). Røye har også her et større ellipse-areal enn ørreten. Røye er mest assosiert med røyemark, tarmikter, *Dibothriocephalus* spp. og nematoder der alle artene bidrar til å forklare variasjoner i parasittsamfunnet til røya. Ørret i Fjellfroskvatn er noe mer assosiert med marflomark og *Proteocephalus* sp.



Figur 6: Spredningsplott av Principal Component Analysis (PCA) som inkluderer parasittsamfunn hos ørret og røye i Takvatn og Fjellfroskvatn. Gul= Takvatn og blå= Fjellfroskvatn. Ellipsene utgjør et 95% konfidensintervall.

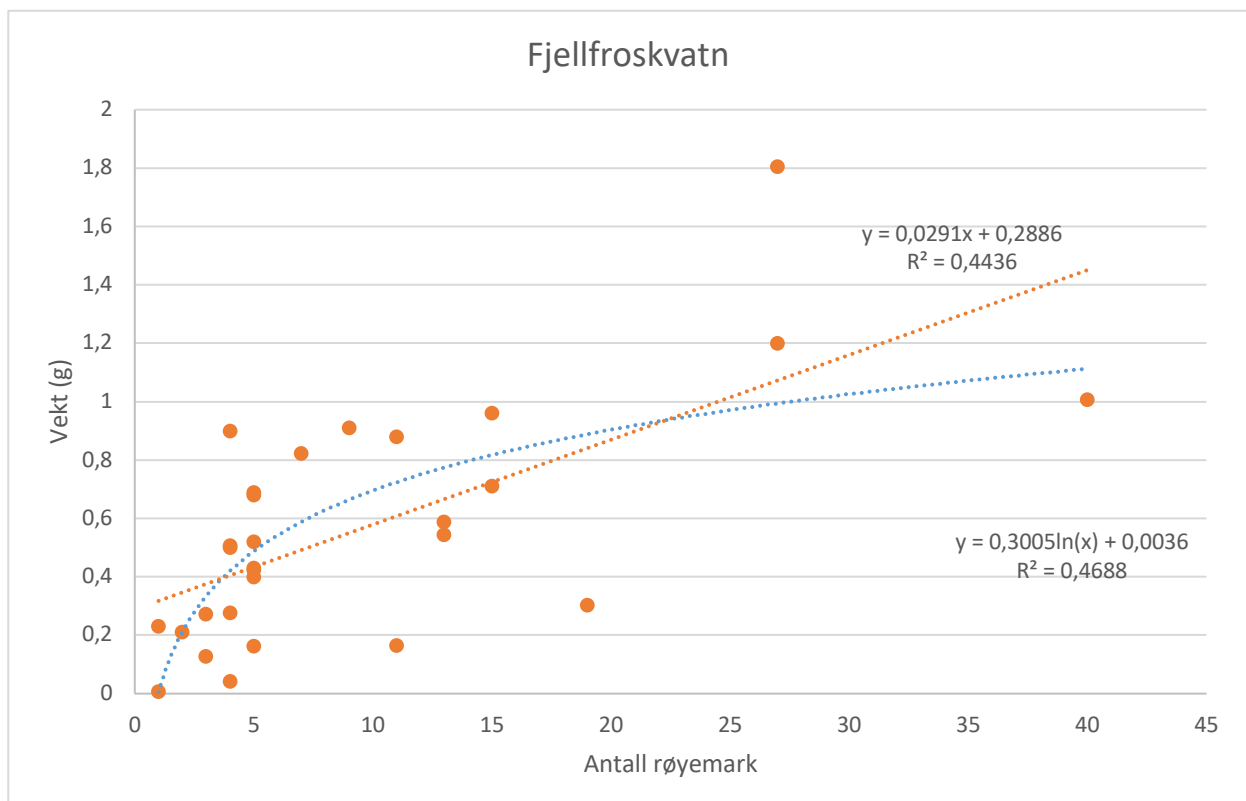
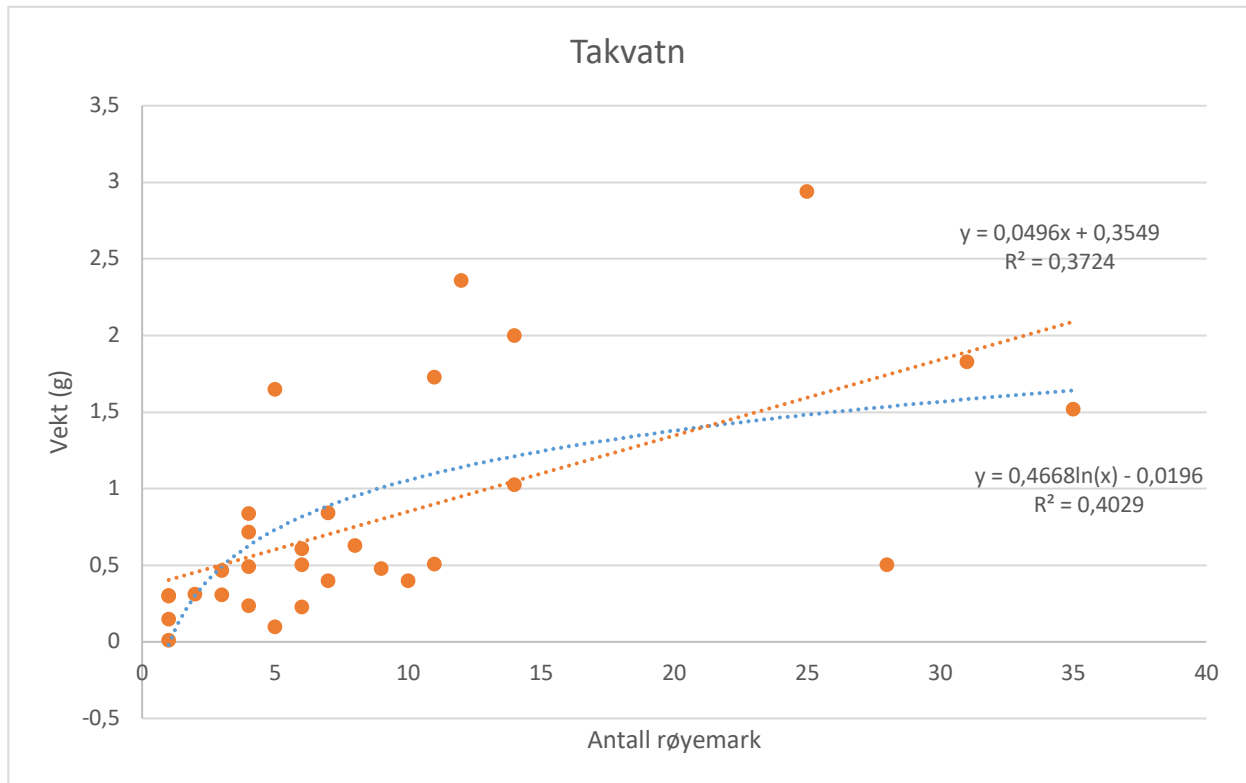


Figur 7: Spredningsplott av Principal Component Analysis (PCA) som inkluderer parasittsamfunn hos ørret og røye i Takvatn og Fjellfroskvatn. Gul= Røye og blå= Ørret. Ellipsene utgjør et 95% konfidensintervall.

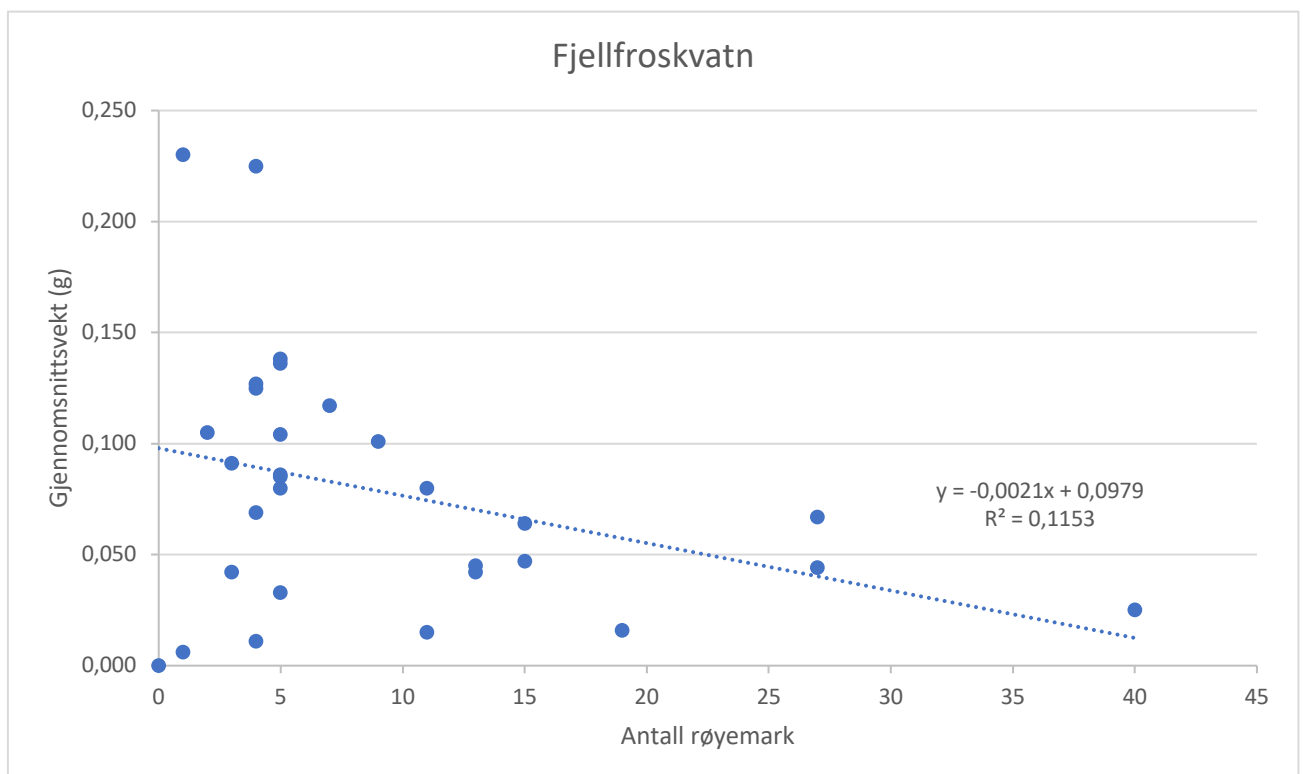
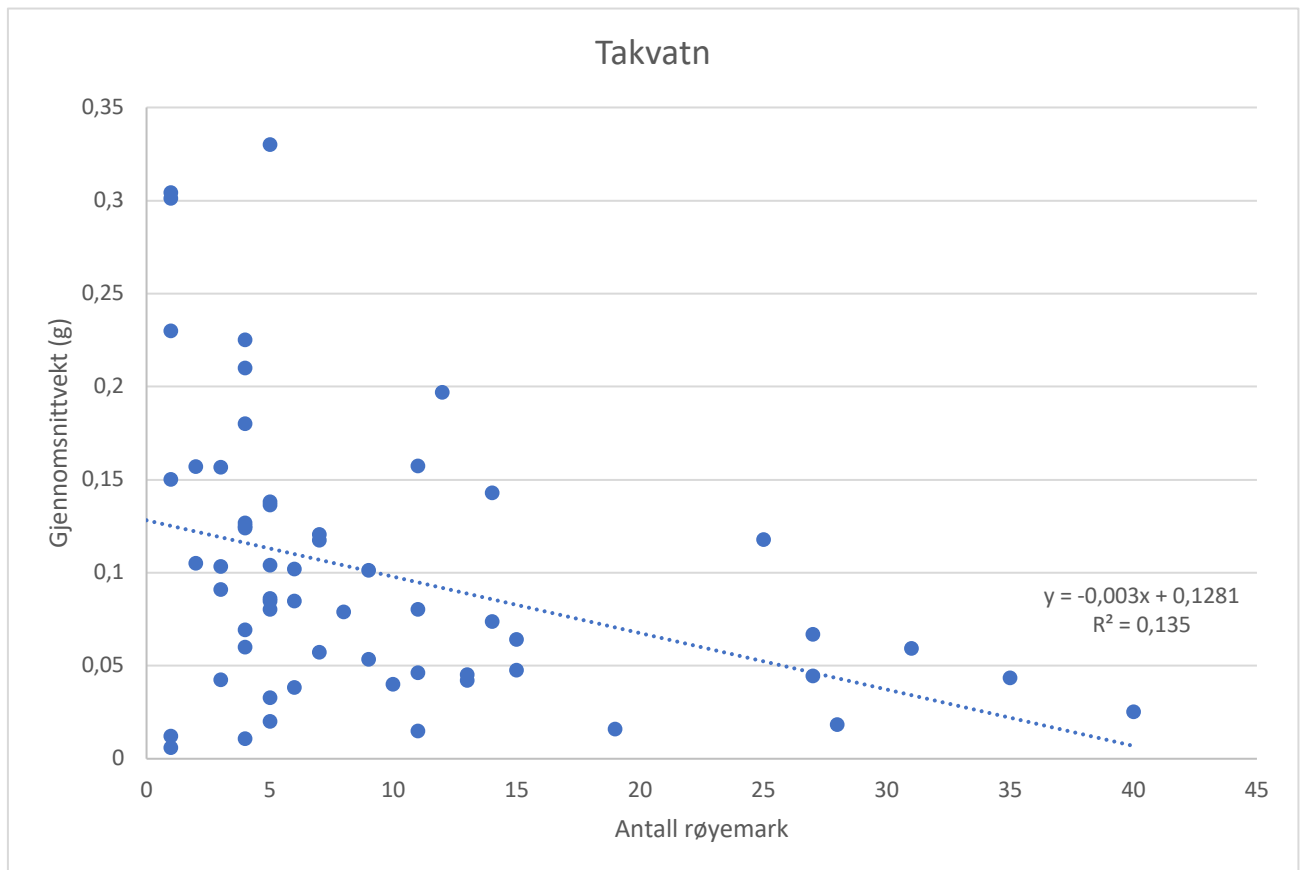
### Sammenheng mellom antall og vekt av røyemark

Sammenhengen mellom vekt til røyemark (biomasse) og antallet røyemark i hver enkelt røye viser svært likt mønster ved sammenligning av innsjøene (fig. 8). Den best tilpassede modellen er den logaritmiske linjen som viser at totalvekten av røyemark avtar og flater ut med økende antall røyemark i tarmen til røya. I Takvatn forklarer sammenhengen mellom vekten og antallet av røyemark 40% ( $R^2$ ) av variasjonen, mens i Fjellfroskvatn forklarer denne sammenhengen 46% av variasjonen. Antall røyemark i tarmen til røya i Takvatn varierer fra 1 til 35, med en vekt fra 0,012 til 2,94 gram. Tilsvarende variasjon av røyemark i tarmen var også funnet hos røya i Fjellfroskvatn med 1 til 40, og en vekt fra 0,006 til 1,8 gram hos enkeltindivid av røye (fig. 8).

Gjennomsnittsvekten hos røyemark avtok med økende antall individer i røyetarmen både i Takvatn og i Fjellfroskvatn (fig. 9). Spredningsplottet viser stor variasjon i gjennomsnittsvekt hos røyemarkene. Det var enkelte røyeindivider som hadde få røyemark med stor gjennomsnittsvekt og mange røyemark med liten gjennomsnittsvekt. Den lineære linjen viser en nedgang i gjennomsnittsvekt ved økt antall røyemark.



Figur 8: Spredningsplott av biomasse til røymark mot antall røymark hos røye i Takvatn og Fjellfroskvann. ( $n = 30$  hos Takvatn,  $n = 30$  hos Fjellfroskvann). Viser logaritmisk linje (blå) og lineær linje (oransje).



Figur 9: Spredningsplott av gjennomsnittvekt hos røyemark mot antall røyemark hos røye i Takvatn og Fjellfroskvatn. ( $n = 30$  hos Takvatn,  $n = 30$  hos Fjellfroskvatn). Blå linje viser tilpasset lineær linje.

## Diskusjon

I denne studien ble det funnet både likheter og ulikheter ved sammenligning av komponentsamfunn hos fiskeartene i de to innsjøene. Det ble kun påvist næringstransmitterte parasitter hos ørret og røye. Forskjeller i komponentsamfunn kan indikere ulik utnyttelse av næringsressursene i innsjøene, mens likheter i komponent-samfunn kan indikere lik utnyttelse av næringsressursene i innsjøene (Nilsen, 2006).

Som forventet var diversiteten størst i parasittsamfunnet hos røye sammenlignet med parasittsamfunnet hos ørreten, i begge innsjøene. Det er flere hovedresultater som støtter denne hypotesen. For det første var hver enkelt røye infisert av flere parasittarter i gjennomsnitt og hadde en langt høyere gjennomsnittlig intensitet enn ørreten. For det andre var prevalens og abundans en god del høyere hos røye for flere parasittarter, spesielt røyemark, men også tarmikter og *Proteocephalus* sp. En slik forskjell i diversitet mellom fiskepopulasjonene kan være en følge av en bredere diett hos røye da den utnytter flere habitat enn ørreten. Røya vil dermed eksponeres for flere parasittarter og parasittindivider, til tross for at den lever i samme innsjø som ørret. Røya oppholder seg i alle habitat og er altetende, mens ørreten begrenser seg i hovedsak til littoralsonen med dominerende beite på bunndyr (Jørgensen et al., 1995; Knudsen et al., 2008). Dette kommer tydelig frem i resultatene ved at røye både har høy forekomst av tarmparasitter som smittes med pelagiske hoppekreps og bunnlevende marflo og insektlarver. Ørreten har i motsetning til røye et mer snevert parasittsamfunn grunnet en diett bestående av bunndyr og overflateinsekter som overfører lite parasitter (Knudsen et al., 2008). Dette gjelder for ørret i begge innsjøene, og Renkonens indeks viser en stor prosentvis likhet mellom komponentsamfunnene og indikerer lik habitatutnyttelse og beiteadferd hos ørret.

Studien viste liten overlapp av parasittarter i komponentsamfunnet mellom ørret og røye basert på resultatene fra PCA og etter Renkonens indeks. Røye hadde en mye større bredde på ellipsen sett i forhold til ørreten i begge innsjøene. Dette tyder på at parasittsamfunnet til røya består av flere parasittarter og parasittindivider og gir en større diversitet. I Fjellfroskvatn var det liten prosentvis likhet mellom parasittsamfunnene hos ørret og røye etter Renkonens indeks. Dette tyder på at de parasittartene som var dominerende i det ene komponentsamfunnet var mindre utbredt i det andre. I Takvatn var det en signifikant stor likhet mellom komponentsamfunnet hos ørret og røye etter Renkonens indeks. Likheten forklares gjerne av at den parasittarten som



dominerte hos ørretpopulasjonen i Takvatn med hensyn på antall individer, også utgjorde en stor andel av parasittindividene hos røyepopulasjonen. Tarmikter var den dominerende arten i komponentsamfunnet hos både ørret og røye i Takvatn, og gir dermed stor prosentvis likhet. Dette viser nødvendigvis ikke total likhet i parasittsamfunn, men angir at begge fiskeartene beiter på bunndyr.

En annen faktor som kan virke inn på forskjellen i diversitet mellom fiskeartene, er størrelsen på fisken. Røyematerialet i studien hadde litt større gjennomsnittslengde enn ørreten og det er kjent at næringsinntaket hos fisk øker i mengde med økende fiskestørrelse (Skogsholm, 1990; Poulin, 2000; Roberts, 2000). Dette har trolig liten betydning for resultatene, da andre faktorer som habitatutnyttelse og fiskens beiteatferd spiller en større rolle. Resultatene i denne studien illustrerer en klassisk nisjesegregering mellom ørret og røye, noe som har blitt demonstrert i flere næringsstudier der disse fiskeartene lever i samme vatn (Jansen et al., 2002; Nilsen, 2006; Knudsen et al., 2008; Moe, 2011; Eloranta et al., 2013; Sánchez-Hernández et al., 2015). Verten med den bredeste næringsnisjen ville som forventet, ha størst diversitet av de næringstransmitterte parasittene (Kennedy et al., 1986; Holmes, 1990; Knudsen et al., 2008).

Resultatene i denne studien kan støtte hypotesen om at parasittsamfunnet hos røye hadde høyere grad av hoppekrepsoverførte parasitter enn ørret, og at parasittsamfunnet hos ørret ble dominert av bunndyroverførte parasitter. Hoppekreps er en viktig mellomvert for fiskeparasitter, og gjelder røyemark, ørretmark og *Proteocephalus* sp. i denne studien. Hoppekreps er beskrevet som en del av primærdietten til røye (Knudsen et al., 2008) og observasjonene i studien stemmer godt med disse forventningene. Tilnærmet all røye var infisert med røyemark, i motsetning til ørret som hadde veldig lav prevalens og abundans av ørretmark. *Proteocephalus* sp. var også mer representert i komponentsamfunnet hos røye med en tydelig høyere prevalens og abundans enn hos komponentsamfunnet hos ørret.

Det fremkommer tydelig i resultatene at komponentsamfunnet hos ørreten ble mer dominert av de bunndyroverførte parasittene, enn av de parasittene som smittes ved hjelp av hoppekreps. I littoralsonen i Takvatn og Fjellfroskvatn livnærer ørreten seg av flere bunndyr og inkluderer snegler, marflo og insektlarver (Amundsen, 1995; Nilsen, 2006; Amundsen et al., 2015). Tarmikter og marflomark var de mest fremtredende parasittartene i parasittsamfunnet hos ørret i begge innsjøene. Ettersom disse artene overføres med bunndyr, er dette en forventet indikasjon på at ørreten i stor grad utnytter littoralsonen i begge innsjøene. I likhet med ørret inkluderer

røye også bunnlevende dyr i dietten, og den høye forekomsten av tarmikter og marflomark indikerer sterk beiting på marflo og insektlarver. Dette støttes også av andre undersøkelser som viser en betydelig beiting på bunndyr hos røye i begge innsjøene (Amundsen, 1995; Knudsen et al., 2008). Det er tidligere hevdet at ørret og røye i nordnorske områder i stor grad infiseres av de samme parasittartene (Kennedy, 1977). Dette kommer også frem i mine resultater, der ørret og røye har lik artssammensetning av parasitter og like habitat- og beitevaner mellom innsjøene.

Parasittsamfunnet hos røye var helt likt mellom innsjøene mtp. artssammensetning, men varierte litt i prevalens, abundans og intensitet. Røye i Takvatn hadde over ti ganger så høy abundans av tarmikter sammenlignet med røye i Fjellfroskvatn, men det viste ikke en signifikant forskjell mellom parasittsamfunnene. Estimatet var sterkt påvirket av noen få svært infiserte røyeindivider, og som ikke gav utslag på en Mann-Whitney U-test. En forklaring på denne høye verdien kan være en individuell spesialisering i næringsvalg hos røye, noe som er beskrevet i tidligere studier (Amundsen, 1995; Knudsen et al., 2004; Nilsen, 2006; Waalberg, 2013). En slik spesialisering innebærer at røya som populasjon kan ha en bred næringsnisje, men at næringsvalget hos enkeltindivider er begrenset til et mindre utvalg av det totale næringstilbudet. Høy klumpingsgrad indikerer at et lite antall røye med høy infeksjon bidrar til å øke den totale abundansen av tarmikter hos røye. Størst forekomst hos én enkelt røye var 1260 tarmikter. Dette er sannsynligvis røyeindivider som i stor grad beiter selektivt på marflo og insektlarver som er mellomverter til tarmikter. Simpson's diversitetsindeks viste også en lavere verdi hos røye i Takvatn enn hos røye i Fjellfroskvatn, og er et resultat av en ujevn fordeling der tarmikter dominerer. På bakgrunn av dette finner en også en lav prosentvis likhet mellom parasittsamfunnene hos røye i Takvatn og røye i Fjellfroskvatn etter Renkonens indeks. Det er tilfeldig om noen av de kraftig infiserte spesialistene kommer med i samplet eller ikke, noe som vil påvirke overlapp og prosentvis likhet mellom parasittsamfunnene hos røye.

På generell basis forventes det at autogene parasitter er forskjellig distribuert mellom innsjøer. Disse parasittene er avhengige av at fisk kan vandre mellom de ulike ferskvannssystemer slik at parasittene kan spres (Esch et al., 1990; Jakobsen, 2011). Da røye i Takvatn opprinnelig stammer fra røyepopulasjonen i Fjellfroskvatn kan denne årsaken utelukkes. Forflytning av verter bidrar til spredning av parasitter (Esch et al., 1990) og siden de nødvendige mellomverte var tilstede i Takvatn, kunne parasittene dermed etablere seg der. Som et resultat av denne flyttingen har røyepopulasjonene lik artssammensetning av tarmparasitter, men

økologiske faktorer i innsjøene gjør at parasittsamfunnene kan ha ulik forekomst mellom Takvatn og Fjellfroskvatn. Innen disse innsjøene kan tetthet av mellomvert og sluttvert, samt adferden til fiskeartene variere og dermed påvirke forekomst av parasitter i parasittsamfunnene (Jakobsen, 2011). Prevalensen av parasittene var relativt like i komponentsamfunnene hos røye, *Dibothriocephalus* spp. som var høyere hos røye i Fjellfroskvatn, og tarmikter som var signifikant høyere hos røye i Fjellfroskvatn. Abundans av parasittene var også like mellom røypopulasjonene, med unntak av høy infrapopulasjon av tarmikter hos røye i Takvatn, og litt høyere abundans av *Dibothriocephalus* spp. hos røye i Fjellfroskvatn. I hovedsak var komponentsamfunnene relativt like mellom røye-populasjonene, men forskjellene kan være et resultat av individuell næringsspesialisering, og/eller variasjon i biotiske faktorer mellom innsjøene.

Fjellfroskvatn og Takvatn er som tidligere nevnt to nærliggende innsjøer. Resultatene fra studien viser en trend der det er større diversitet og forekomst av parasitter hos fiskeartene som lever i Fjellfroskvatn kontra fiskeartene i Takvatn. Frekvensfordeling av parasittarter og parasittindivider vises å være større hos fiskeartene i Fjellfroskvatn. Etter Simpson's diversitetsindeks er det høyere verdier hos ørret og røye i Fjellfroskvatn, sammenlignet med ørret og røye i Takvatn. Prevalensen av parasittene var også størst i Fjellfroskvatn mtp. infeksjon av tarmikter og *Dibothriocephalus* spp. hos røye, samt tarmikter og marflomark hos ørret. Det samme gjelder abundans for flere av parasittartene i Fjellfroskvatn. Fjellfroskvatn ligger 90 meter lengre ned i vassdraget og plasseringen kan være en forklaring på denne forskjellen i parasittsamfunn mellom innsjøene. Det er tidligere beskrevet at diversitet og abundans i parasittsamfunnene er størst i den mest lavtliggende innsjøen (Paterson et al., 2018; Paterson et al., 2019). Siden Fjellfroskvatn ligger lavere i vassdraget, kan det lokale klimaet påvirke forekomsten av parasitter og verter. Innsjøen kan ha tidligere og lengre isfrie perioder med høyere vanntemperaturer. Dette medfører at ørret og røye i Fjellfroskvatn kan ha en lengre sesong for beiting av mellomverter og blir tidligere infisert, noe som gir større diversitet og abundans av parasitter. Dette er abiotiske faktorer som i en viss grad kan påvirke forekomsten av parasitter i komponentsamfunnene hos røye.

Stingsild er en mulig parasittspreader i denne studien, da den fungerer som en transportvert for flere av tarmparasittene. Dette ble undersøkt hos ørret som er kjent for å spise fisk i større grad enn røye (Moe, 2011; Amundsen et al., 2015). Flere parasittarter har muligheten til å reetablere seg i en vert som har spist stingsild. Dette gjelder for ørretmark, *Proteocephalus* sp. og er

spesielt kjent hos *Dibothriocephalus* spp. (Knudsen et al., 2008; Henriksen et al., 2016; Kuhn et al., 2016). Resultatene fra denne studien viser at ørreten i Takvatn hadde noe høyere forekomst av ørretmark og *Dibothriocephalus* spp. enn ørret i Fjellfroskvatn. Den mest fremtredende forskjellen mtp. infeksjon mellom innsjøene var parasitten *Dibothriocephalus* spp. PCA viser også at *Dibothriocephalus* spp., *Proteocephalus* sp. og nematoder var mest assosiert med ørret i Takvatn. Nematoder i tarmen til ørret var tilfeldige infeksjoner da de i utgangspunktet ikke er tarmparasitter. Ørret kan ha blitt smittet ved beite på små røye som var infisert med for eksempel svømmeblæreorm (*Cystidicola farionis*) og kan også ha fått infeksjoner av ørretmark gjennom beite på hoppekreps. Infeksjonen av *Dibothriocephalus* spp. er utelukkende fra fiskebeite, sannsynligvis beite på stingsild. Det ble funnet tilfeldige infeksjoner med pleroceroide larver i tarmen til ørret, noe som bare kan ha årsak i beite på infisert fisk. Beite på hoppekreps ville i så fall vist larver innkapslet i cyster på magesekken (Trømborg, 2014).

Det må her tas i betraktning at ørreten ofte begynner å inkludere fisk i dietten først etter at den har oppnådd en viss størrelse, gjerne over 25 cm (Jensen et al., 2012; Amundsen et al., 2015). I denne studien var det en lav gjennomsnittslengde hos ørreten, noe som kan være en del av forklaringen på den lave infeksjonen av *Proteocephalus* sp., ørretmark og *Dibothriocephalus* spp. En annen mulig årsak til lave infeksjoner av disse parasittartene er innsamlingsdatoen for dette studiet. Ørreten har vist å livnære seg mer av fisk i vintersesongen (Knudsen et al., 2008), mens uttaket til denne studien ble gjort i løpet av sommeren. S. Prati (pers. medd) har funnet en sammenheng med økt infeksjon av ørretmark og *Dibothriocephalus* spp. hos større ørret på vinteren i Takvatn, noe som kan ha stingsildbeite som årsak. Dersom større ørret hadde blitt fanget i vintersesongen, ville en trolig ha funnet en større sammenheng mellom stingsildbeiting og parasittinfeksjon.

Det er kjent at når større mengder parasitter opptrer samtidig i fisketarmen vil interaksjoner mellom disse kunne skje. Dette er tetthetsavhengige prosesser som virker regulerende på parasittpopulasjoner ved økende tetthet (Esch et al., 1990). I denne studien kan det ha oppstått interaksjoner mellom parasittene i røyetarmen i form av interspesifikk eller intraspesifikk konkurranse. Interspesifikk konkurranse resulterer ofte i habitatsegregering og slike mekanismer har tidligere blitt beskrevet mellom røyemark og marflomark, og som begge favoriserer blindsekkområdene i røyetarmen (Skogsholm, 1990). I min studie ble det ikke gjennomført analyser av habitat og overlapp mellom disse artene, og en kan dermed ikke

utelukke at interspesifikk konkurranse har forekommet. Det er dog flere faktorer som undergraver mistanken om interaksjoner mellom røyemark og marflomark. Ett av resultatene i studien viste veldig lav prevalens og intensitet av marflomark i blindsekkene, sammenlignet med røyemark. Røyemark har også en betydelig lengre levetid i sluttvert på opp til to år, mens marflomark har opp til 50 dager (Vik, 1958; Holmes, 1961). Marflomark var svært klumpet fordelt blant røyene, noe som betyr at enkelte røye hadde store infeksjoner mens resterende del av røyene hadde ingen eller få infeksjoner. Det var sjeldent angitt høye intensiteter av begge parasittartene i samme vert. Alle disse forskjellene kan medvirke til at den tiden røyemark og marflomark levde sammen i sluttvert var kortvarig, og at mulighetene for interaksjoner mellom parasittartene derfor har vært begrenset.

Intraspesifikk konkurranse mellom parasitter kan påvirke livsstrategien til parasittene, noe som kan resultere i redusert vekst og nedsatt reproduksjon (Read, 1951). Dette er tidligere beskrevet hos amfipoder der størrelse og fekunditet til metacercarien *C. parvum* ble redusert ved økende infeksjon (Lagruet et al., 2008). I en parasittinfeksjon er det en sammenheng mellom størrelse og antall bendelormer, der størrelsen på ormene avtar ved økende antall av ormer (Read, 1951; Holmes, 1961). Mine funn viser samme trend der størrelsen på røyemarken avtok med økende antall røyemark i tarmen, og tyder på intraspesifikk konkurranse.  $R^2$  var på ca. 0,4 som indikerer en viss korrelasjon mellom vekt og antall røyemark. Resultatene viste en tendens til jo større parasittinfeksjon fisken hadde, jo lavere gjennomsnittsvekt hadde røyemarkene. Røyemarkene påvirker hverandre negativt som gir redusert vekst og fører til nedsatt reproduksjon. Dermed begrenses parasittenes evne til å infisere den neste verten vellykket. Resultatene viser at totalvekten til røyemarken avtar og flater ut, noe som kan komme av parasittindusert død. I studien var det enkelte røye som hadde få antall røyemark med høy biomasse. Dette kan bety at de små røyemarkene har dødd pga. konkurranse og vanskelige etableringsforhold i tarmen, grunnet høy tetthet, liten plass og redusert tilgang på næring. Immunresponser kan også forekomme hos fisken, men dette er lite undersøkt og vil ikke bli tatt hensyn til her. Funnt fra min studie viste tendenser til intraspesifikk konkurranse mellom røyemarkene, noe som resulterte i en lavere gjennomsnittsvekt ved økende intensitet. Røyetarmen kan være et interaktivt samfunn som karakteriseres av parasitter med høy koloniseringsevne, mange arter med høy tetthet og hvor det er jevnlig interaksjoner mellom artene (Holmes et al., 1986; Sousa, 1994).

## Konklusjon

Med bakgrunn i mine resultater fra studien, kan en konkludere med at parasittsamfunnene i innsjøene var like når samme fiskeart ble sammenlignet, og ulike når forskjellige fiskearter ble sammenlignet. Parasittsamfunnet hos røya hadde større diversitet enn hos ørreten i begge innsjøene. Dette kan forklares med at røye er mer generalist i sitt næringsvalg og har dermed en bredere næringsnisje enn ørreten. Røya hadde også større infeksjon av de hoppekrepssoverførte parasittene sammenlignet med ørret, der ørret i hovedsak ble infisert av parasitter gjennom beiting på bunndyr og fisk. Parasittsamfunnet hos røye var relativt like mellom innsjøene, med unntak av svært høye infrapopulasjoner av tarmikter. Det kan være en effekt av individuell nærings spesialisering hos røye, og/eller abiotiske og biotiske forskjeller mellom innsjøene. Hypotesen om stingsildbeiting hos ørret i Takvatn har til dels kommet frem i studieresultatene, da de viste en forøket infeksjon av ørretmark og *Dibothriocephalus* spp. hos ørret i Takvatn sammenlignet med ørret i Fjellfroskvatn. Disse resultatene er likevel ikke tilstrekkelige til å bekrefte denne mistanken, da infeksjonene hos ørret var relativt lave og mye like mellom innsjøene. Avslutningsvis vil jeg nevne at studien viste tegn til interaksjoner mellom parasitter i røyetarmen i form av intraspesifikk konkurranse, da et av resultatene viste mange røyemark med lav gjennomsnittsvekt.

## Referanseliste

- Amundsen, P. (1995). Feeding strategy of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): general opportunist, but individual specialist. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 71, 150-156.
- Amundsen, P.-A., Klemetsen, A., & Grotnes, P. (1993). Rehabilitation of a stunted population of Arctic char by intensive fishing. *North American Journal of Fisheries Management*, 13, 483-491.
- Amundsen, P.-A., Knudsen, R., & Klemetsen, A. (2007). Intraspecific competition and density dependence of food consumption and growth in Arctic charr. *Journal of Animal Ecology*, 76, 149-158.
- Amundsen, P.-A., Smalås, A., Knudsen, R., Kristoffersen, R., Siwertsson, A., & Klemetsen, A. (2015). *Takvatnprosjektet - Forskning og kultivering av en overbefolka røyebestand*. Retrieved from Septentrio Reports
- Chubb, J., Pool, D., & Veltkamp, C. (1987). A key to the species of cestodes (tapeworms) parasitic in British and Irish freshwater fishes. *Journal of Fish Biology*, 31, 517-543.
- Curtis, M. (1981). *Diphyllobothrium spp. and the Arctic charr: parasite acquisition and its effects on a lake-resident population*. Paper presented at the Biology of the Arctic charr. Proceedings of the International Symposium on a Arctic charr, Winnipeg, Manitoba.
- 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.
- Dezfuli, B., Bosi, G., DePasquale, J., Manera, M., & Giari, L. (2016). Fish innate immunity against intestinal helminths. *Fish Shellfish Immunology*, 50, 274-287.
- Elliott, J. M. (1977). *Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates* (Vol. 25): Freshwater biological association scientific publication.
- Eloranta, A. P., Knudsen, R., & Amundsen, P. A. (2013). Niche segregation of coexisting Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta*) constrains food web coupling in subarctic lakes. *Freshwater Biology Ecology of Freshwater Fish*, 58, 207-221.
- Esch, G. W., Bush, A. O., & Aho, J. M. (1990). *Pattern and processes in helminth parasite communities: an overview*: Springer.
- Goater, T. M., Goater, C. P., & Esch, G. W. (2014). *Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites*: Cambridge University Press.
- Halvorsen, O., & Wissler, K. (1973). *Studies on the Helminth fauna of Norway XXVIII: an experimental study of the ability of Diphyllobothrium latum (L.) D. dentriticum (Nitzsch), and D. ditremum (Creplin)(Cestoda, Pseudophyllidea) to infect paratenic hosts*: na.
- Henriksen, E. H., Knudsen, R., Kristoffersen, R., Kuris, A. M., Lafferty, K. D., Siwertsson, A., & Amundsen, P.-A. (2016). Ontogenetic dynamics of infection with *Diphyllobothrium* spp. cestodes in sympatric Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) and brown trout *Salmo trutta* (L.). *Hydrobiologia*, 783, 37-46.
- Holmes, J. C. (1961). Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowding. *The Journal of Parasitology*, 47, 209-216.
- Holmes, J. C. (1990). Helminth communities in marine fishes. In *Parasite communities: Patterns and processes* (pp. 101-130): Springer.
- Holmes, J. C., & Price, P. W. (1986). *Communities of parasites*.



- Jakobsen, J. (2011). *Parasite communities of two three-spined stickleback (Gasterosteus aculeatus) populations: effects of a local-scale host introduction?*, Universitetet i Tromsø,
- Jansen, P. A., Slettvoll, 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.
- Jensen, H., Kiljunen, M., & Amundsen, P. A. (2012). Dietary ontogeny and niche shift to piscivory in lacustrine brown trout *Salmo trutta* revealed by stomach content and stable isotope analyses. *Journal of Fish Biology*, 80, 2448-2462.
- Johansen, R. (1997). *Habitatvalget til tarmparasitter i røye, Salvelinus alpinus (L.). Påvirket av konkurranse?*. Universitetet i Tromsø,
- Jørgensen, L., & Klemetsen, A. (1995). Food resource partitioning of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) and three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., in the littoral zone of lake Takvatn in northern Norway. *Ecology of Freshwater Fish*, 4, 77-84.
- Kennedy, C. (1977). Distribution and zoogeographical characteristics of the parasite fauna of Char *Salvelinus alpinus* in Arctic Norway, including Spitsbergen and Jan Mayen islands. *Journal of Arctic Biology*, 10, 49-55.
- Kennedy, C. (1978a). Studies on the biology of *Eubothrium salvelini* and *E. crassum* in resident and migratory *Salvelinus alpinus* and *Salmo trutta* and in *S. salar* in North Norway and the islands of Spitsbergen and Jan Mayen. *Journal of Fish Biology*, 12, 147-162.
- Kennedy, C. (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. (1978c). 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., Bush, A., & Aho, J. (1986). Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? *Journal of Parasitology*, 93, 205-215.
- Kennedy, C. R. (1975). *Ecological animal parasitology*: Blackwell Scientific Publications.
- 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. In *Ecology, behaviour and conservation of the charrs, genus Salvelinus* (pp. 39-47): Springer.
- 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., Amundsen, P.-A., Nilsen, R., Kristoffersen, R., & Klemetsen, A. (2008). Food borne parasites as indicators of trophic segregation between Arctic charr and brown trout. *Environmental Biology of Fishes*, 83, 107.
- Knudsen, R., Curtis, M. A., & Kristoffersen, R. (2004). Aggregation of helminths: the role of feeding behavior of fish hosts. *The Journal of Parasitology*, 90, 1-7.
- Knudsen, R., Kristoffersen, R., & Amundsen, P.-A. (1997a). Parasite communities in two sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in northern Norway. *Canadian Journal of Zoology*, 75, 2003-2009.
- Knudsen, R., Kristoffersen, R., & Amundsen, P.-A. J. C. J. o. Z. (1997b). Parasite communities in two sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in northern Norway. 75(12), 2003-2009.
- Knudsen, R., Siwertsson, A., Adams, C. E., Newton, J., & Amundsen, P. A. (2014). Similar patterns of individual niche use are revealed by different time-integrated trophic tracers (stable isotopes and parasites). *Ecology of Freshwater Fish*, 23, 259-268.

- Krebs, C. J. (1989). *Species Diversity Measures. I: Ecological Methodology* New York: Harper Collins Publishers.
- Kristoffersen, R. (1995). Temporal Changes in Parasite Load of Lake Resident Arctic Charr *Salvelinus alpinus* (L.) held in Brackish Water Cage. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 70, 49-55.
- Kristoffersen, R., & Klemetsen, A. (1991). Age determination of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from surface and cross section of otoliths related to otolith growth. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 66, 98-107.
- Kuhn, J., Frainer, A., Knudsen, R., Kristoffersen, R., & Amundsen, P. A. (2016). Effects of fish species composition on *Diphyllbothrium* spp. infections in brown trout – is three-spined stickleback a key species? *Journal of Fish Diseases*, 39, 1313-1323.
- Lafferty, K., Shostak, A., Bush, A., & Lotz, J. (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of Parasitology*, 83, 575-583.
- Lagrange, C., & Poulin, R. (2008). Intra- and interspecific competition among helminth parasites: effects on *Coitocaecum parvum* life history strategy, size and fecundity. *International Journal for Parasitology*, 38, 1435-1444.
- Lehmann, G., & Wiers, T. (2004). Fiskeprosjektet i Hordaland: Fiskeundersøkelser i regulerte innsjøer og vassdrag i Hordaland, juli 2002-april 2003. *Fylkesmannen i Hordaland, miljøvern avdelingen. Rapport(1-2004)*.
- Moe, A. A. (2011). *Næringsøkologi og ontogenetisk nisjeskift hos ørret og røye*. Universitetet i Tromsø
- Nilsen, R. (2006). *Parasitter som biologiske markører på interaktiv segregering mellom stasjonær sympatrisk ørret og røye*. Universitetet i Tromsø
- Paterson, R., Knudsen, R., Blasco-Costa, I., Dunn, A., Hytterød, S., & Hansen, H. (2018). Determinants of parasite distribution in Arctic charr populations: catchment structure versus dispersal potential. *Journal of Helminthology*, 18, 1-8.
- Paterson, R., Nefjodova, J., Romana, K., & Knudsen, R. (2019). Exploring trophic niches and parasite communities of sympatric Arctic charr and brown trout populations of southern Norway. *Hydrobiologia*, 1-10.
- Poulin, R. (2000). Variation in the intraspecific relationship between fish length and intensity of parasitic infection: biological and statistical causes. *Journal of Fish Biology*, 56, 123-137.
- Poulin, R. (2007). Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology*, 134, 763-776.
- Read, C. P. (1951). The "crowding effect" in tapeworm infections. *The Journal of Parasitology*, 37, 174-178.
- Roberts, L. S. (2000). The crowding effect revisited. *Journal of Parasitology*, 86(2), 209-212.
- Rohde, K. (1994). Niche restriction in parasites: proximate and ultimate causes. *The Journal of Parasitology*, 109, 69-S84.
- Sánchez-Hernández, J., & Amundsen, P. A. (2015). Trophic ecology of brown trout (*Salmo trutta* L.) in subarctic lakes. *Ecology of Freshwater Fish*, 24, 148-161.
- Scholz, T., Kuchta, R., Shinn, A., Šnábel, V., & Hanzelova, V. (2003). Host specificity and geographical distribution of *Eubothrium* in European salmonid fish. *Journal of Helminthology*, 77, 255-262.
- Skoglund, S., Knudsen, R., & Amundsen, P.-A. (2013). Selective predation on zooplankton by pelagic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in six subarctic lakes. *Journal of Ichthyology*, 53, 849-855.
- Skogsholm, H. (1990). *Infeksjonen av tarmparasitter hos en røyeopulasjon*. Universitetet i Tromsø

- Smith, H. (1973). Observations on the cestode *Eubothrium salvelini* in juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Babine Lake, British Columbia. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 30, 947-964.
- Soldánová, M., Georgieva, S., Roháčová, J., Knudsen, R., Kuhn, J. A., Henriksen, E. H., . . . Amundsen, P.-A. (2017). Molecular analyses reveal high species diversity of trematodes in a sub-Arctic lake. *International Journal for Parasitology*, 47, 327-345.
- Sousa, W. P. (1994). Patterns and processes in communities of heirninth parasites. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 52-57.
- Trømborg, J. (2014). *Infection of Diphyllbothrium ditremum in brown trout, Salmo trutta, in lake Øvre Heimdalsvatn, analysed in relation to diet, trophic status and mercury concentration*. Norwegian University of Life Sciences, Ås,
- Valtonen, E., Pulkkinen, K., Poulin, R., & Julkunen, M. (2001). The structure of parasite component communities in brackish water fishes of the northeastern Baltic Sea. *Journal of Parasitology*, 122, 471-481.
- Vik, R. (1957). Studies of the helminth fauna of Norway. I. Taxonomy and ecology of *Diphyllbothrium norvegicum* n. sp. and the plerocercoid of *Diphyllbothrium latum* (L.). *Nytt Magasin for Zoologi*, 5, 26-93.
- 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. (1963). Studies of the helminth fauna of Norway. IV. Occurrence and distribution of *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779) and *E. salvelini* (Schrank, 1790)(Cestoda) in Norway, with notes on their life cycles. *Nytt Magasin for Zoologi*, 11, 47-73.
- Waeschenbach, A., Brabec, J., Scholz, T., Littlewood, D. T. J., & Kuchta, R. (2017). The catholic taste of broad tapeworms—multiple routes to human infection. *International Journal for Parasitology*, 47, 831-843.
- Wallace Jr, R. K. (1981). An assessment of diet-overlap indexes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 110, 72-76.
- Williams, H. H., Jones, A., & Crompton, D. (1994). *Parasitic worms of fish*: Taylor & Francis London.
- Waalberg, M. E. (2013). *Finnes det ulike morfer av røye (Salvelinus alpinus L.) i Finsevatnet?*

## Appendix

### *Artsidentifisering av bendelorm*

Røyemark (*Eubothrium salvelini*) og ørretmark (*Eubothrium crassum*):

Disse artene blir opp til 40 cm lang og scolex er forholdsvis liten i forhold til kroppen. Leddene (proglotiden) er takkete og segmenteringen kan tydelig sees. Ørretmark er ofte litt større enn røyemark. Scolexen hos ørretmark har fire fordypninger, men røyemark har to fordypninger.

Marflomark (*Cyatocephalus truncatus*):

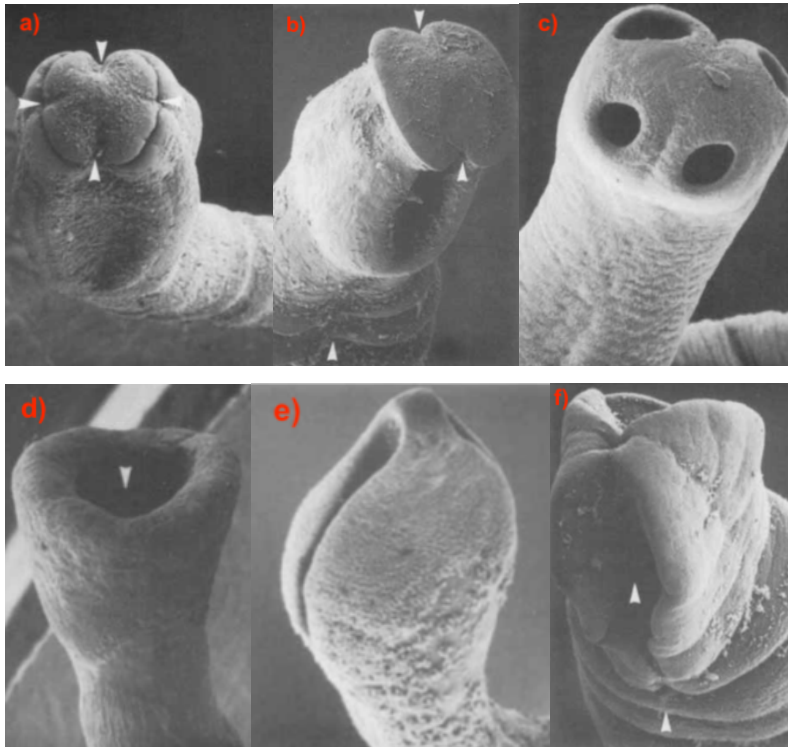
Parasitten blir opp til 4 cm lang og har en kraftig, traktformet scolex. Marflomakken er mer melkehvit i fargen enn *Eubothrium* og leddene er lite/mindre synlige grunnet indre segmentering.

*Proteocephalus sp.:*

Parasitten blir opp til 20 cm lang og har en smal kropp, som nesten er gjennomsiktig. Den har en liten scolex med fire sugeskåler og segmentering kan tydelig sees.

Måkemark (*Dibothriocephalus ditremus*) og fiskandmark (*Dibothriocephalus dendriticus*)

Plerocercoider av måkemark og fiskandmark ble målt 1-2 cm lang under lupe. Artene er like men kan skilles ved at fiskandmark har en glatt kropp med nakke og en smal bothria, mens måkemark har en taggete kropp, og en vidåpen og kraftig bothria.



Appendix figur 1: Bilde av scolex og ledd av a) ørretmark, b) røyemark, c) *Proteocephalus* sp. d) marflomark e) fiskandmark og f) måkemark (Chubb et al., 1987)

Appendix tabell 1: Antall fisk av hver art (*n*), totalt antall parasittarter og intensitet funnet på røye (a) og ørret (b) i Takvatn og Fjellfroskvatn. Viser gjennomsnittlig antall parasittarter og intensitet med og maks- og minimumsverdier av parasittarter og intensitet funnet på hvert enkelt individ.

### Røye

	<i>Fjellfroskvatn</i>	<i>Takvatn</i>
<i>n</i>	40	50
<i>Parasittarter</i>		
<i>Totalt</i>	6	6
<i>Gjennomsnitt</i>	2,45	2,0
<i>Min</i>	1	1
<i>Maks</i>	4	3
<i>Intensitet</i>		
<i>Totalt</i>	652	3800
<i>Gjennomsnitt</i>	16,3	76
<i>Min</i>	1	1
<i>Maks</i>	63	1281

## Ørret

	<i>Fjellfroskvatn</i>	<i>Takvatn</i>
<i>n</i>	50	50
<i>Parasittarter</i>		
<i>Totalt</i>	6	6
<i>Gjennomsnitt</i>	1,0	0,76
<i>Min</i>	0	0
<i>Maks</i>	3	2
<i>Intensitet</i>		
<i>Totalt</i>	254	181
<i>Gjennomsnitt</i>	8,2	5,3
<i>Min</i>	0	0
<i>Maks</i>	41	39

Appendix tabell 2: Prevalens (%), gjennomsnittlig intensitet (Int.) og abundans (Ab.) av tarmparasitter hos røye og ørret i Takvatn og Fjellfroskvann. N= antall fisk.

	Røye i Takvatn				Ørret i Takvatn				Røye i Fjellfroskvatn				Ørret i Fjellfroskvatn			
	N	%	Int.	Ab.	N	%	Int.	Ab.	N	%	Int.	Ab.	N	%	Int.	Ab.
Infeksjon av	50 fisk				50 fisk				40 fisk				50 fisk			
<i>EUB</i>	50	100%	7,96	7,96	3	6%	1	0,06	39	97,5%	8,87	8,65	1	2%	1	0,02
<i>CYA</i>	6	12%	19,33	2,32	3	6%	1,66	0,1	5	12,5%	13	1,62	15	30%	2,66	0,8
<i>PRO</i>	8	16%	5,37	0,86	1	2%	2	0,04	7	17,5%	1,57	0,27	1	2%	4	0,08
<i>CRE</i>	27	54%	119,5	64,5	23	46%	6,78	3,12	33	82,5%	5,9	4,87	27	54%	7,48	4,04
<i>NEM</i>	3	6%	3,33	0,2	1	2%	3	0,06	1	2,5%	1	0,0025	0			
<i>DIB</i>	5	10%	1	0,1	8	16%	1,5	0,24	12	30%	2,66	0,85	5	10%	1,4	0,14

Appendix tabell 3: Total intensitet av hver enkelt parasittart for hver vertspopulasjon

Parasittarter	Røye i Takvatn	Ørret i Takvatn	Røye i Fjellfroskvatn	Ørret i Fjellfroskvatn	Totalt
<i>EUB</i>	398	3	346	1	748
<i>CYA</i>	116	5	65	40	226
<i>PRO</i>	43	2	11	4	60
<i>CRE</i>	3228	156	195	202	3781
<i>NEM</i>	10	3	1	0	14
<i>DIB</i>	5	12	34	7	58
Totalt	3800	181	652	254	4887

Appendix tabell 4: Antall fisk (n) innenfor hver aldersgruppe for de ulike vertspopulasjonene

Alder	Røye i Takvatn	Ørret i Takvatn	Røye i Fjellfroskvatn	Ørret i Fjellfroskvatn
2	0	2	0	0
3	2	15	3	13
4	7	23	13	21
5	27	7	10	10
6	7	1	1	4
7	5	1	9	0
8	1	0	4	0
9	1	0	0	1
Totalt	50	49	40	49

Appendix tabell 5: Varians ( $S^2$ ), gjennomsnitt ( $X$ ) og klumpingsgrad/fordelingsmønster ( $S^2/X$ ) hos de ulike parasittarter i de to innsjøene Takvatn og Fjellfroskvatn hos røye (a) og ørret (b)

## Røye

Parasittarter	Takvatn			Fjellfroskvatn		
	Varians ( $S^2$ )	Gjennomsnitt ( $X$ )	$S^2/X$	Varians ( $S^2$ )	Gjennomsnitt ( $X$ )	$S^2/X$
<i>Røyemark</i>	57,98	7,96	7,28	67,68	8,55	7,915
<i>Marflomark</i>	68,87	2,32	29,68	73,77	1,625	45,39
<i>Proteocephalus</i> sp.	6,81	0,86	7,918	0,563	0,275	2,04
<i>Tarmikter</i>	46812,37	64,56	725,09	32,36	4,875	6,63
<i>Nematoder</i>	0,89	0,2	4,45	0,025	0,025	1
<i>Dibothriocephalus</i> spp.	0,09	0,1	0,9	3,87	0,85	4,55



## Ørret

		<i>Takvatn</i>			<i>Fjellfroskvatn</i>	
<i>Parasittarter</i>	<i>Varians (S<sup>2</sup>)</i>	<i>Gjennomsnitt (X)</i>	<i>S<sup>2</sup>/X</i>	<i>Varians (S<sup>2</sup>)</i>	<i>Gjennomsnitt (X)</i>	<i>S<sup>2</sup>/X</i>
<i>Ørretmark</i>	0,057	0,06	0,95	0,02	0,02	1
<i>Marflomark</i>	0,21	0,1	2,1	2,32	0,8	2,9
<i>Proteocephalus sp.</i>	0,08	0,04	2	0,32	0,08	4
<i>Tarmikter</i>	46	3,12	14,74	67,63	4,04	16,74
<i>Nematoder</i>	0,18	0,06	3	0	0	0
<i>Dibothriocephalus spp.</i>	0,431	0,24	1,79	0,24	0,14	1,71

Appendix tabell 6: Resultatene for kjikkvadrattest ( $\chi^2$ ) mellom de ulike vertspopulasjonene.  $p < 0,05$  = signifikant forskjell mellom gruppene.

<i>Ørret i Takvatn vs. Ørret i Fjellfroskvatn</i>		<i>Røye i Takvatn vs. Røye i Fjellfroskvatn</i>	
<i>Arter</i>	<i>p-verdi =</i>	<i>Arter</i>	<i>p-verdi =</i>
<i>EUB</i>	0,307	<i>EUB</i>	0,26
<i>CYA</i>	0,017	<i>CYA</i>	0,94
<i>PRO</i>	1	<i>PRO</i>	0,84
<i>CRE</i>	0,423	<i>CRE</i>	0,0437
<i>NEM</i>	0,314	<i>NEM</i>	0,423
<i>DIB</i>	0,372	<i>DIB</i>	0,016

Appendix tabell 7: Resultatene for Mann-Whitney U-test mellom de ulike vertspopulasjonene.  $p < 0,05$  = signifikant forskjell mellom gruppene.

<i>Ørret i Takvatn vs. Ørret i Fjellfroskvatn</i>		<i>Røye i Takvatn vs. Røye i Fjellfroskvatn</i>	
<i>Arter</i>	<i>p-verdi =</i>	<i>Arter</i>	<i>p-verdi =</i>
<i>EUB</i>	0,31	<i>EUB</i>	0,69
<i>CYA</i>	0,0015	<i>CYA</i>	0,062
<i>PRO</i>	0,989	<i>PRO</i>	0,06
<i>CRE</i>	0,462	<i>CRE</i>	0,182
<i>NEM</i>	0,317	<i>NEM</i>	0,413
<i>DIB</i>	0,369	<i>DIB</i>	0,0096