



UiT Norges arktiske universitet

Fakultet for biovitenskap, fiskeri og økonomi

**Infeksjon av fiskandmark (*Dibothriocephalus ditremus*) og måsemark (*D. dendriticus*) hos ørret (*Salmo trutta*) i Takvatnet gjennom de siste 20 årene**

Julie Johanne Johannessen

Masteroppgave i Akvamedisin (60 stp.) Mai 2021





## Forord

Min interesse for fisk og dyrelivet under vann startet sammen med bestemor og bestefar i en liten fiskebåt på Takvatnet. En kan undres om det skyldes tilfeldigheter at jeg nå avslutter min mastergrad i Akvamedisin med en oppgave om nettopp Takvatnet. Jeg har lært mye om innsjøen og min favorittfisk ørret. I tillegg har jeg fått noe uhyggelig kunnskap om bendelmarkene som befinner seg i den. Jeg er likevel takknemlig for denne muligheten.

En stor takk rettes til hovedveileder Rune Knudsen og bi-veileder Roar Kristoffersen for god veiledning, til tross for noen utfordringer grunnet koronapandemien. Jeg har satt pris på deres tålmodighet når en fiskehelsestudent skal ta et dypdykk i deres verden. Jeg vil også takke André Frainer for hjelp til analyser og gode råd underveis i oppgaven.

Takk til Eirik Henriksen for å ha drøftet oppgaven med meg og gitt meg tilgang på ytterligere litteratur. I tillegg vil jeg takke de andre i ferskvannsgruppa på UiT for hjelp til arbeidet med masteroppgaven og en veldig fin felttur.

De siste fem årene har vært meget lærerike, og jeg vil takke medstudenter for sosiale og faglige stunder. Det føles bra å ha dere i ryggen når vi nå skal ut i arbeidslivet sammen.

Til slutt vil jeg takke min samboer, familie og nærmeste venner for all støtten og motivasjonen disse årene. Takk pappa for alle fine fisketurer og fortellinger om uttynningsfisket. En spesielt stor takk til mamma og tante Hege for at dere har lest korrektur på oppgaven, kommet med innspill og gitt meg troen på meg selv. Tusen takk til lillesøster Ine for å du satt deg inn i fagfeltet og var til stor hjelp.

Dere kunne jeg ikke ha vært foruten!

Tromsø, mai 2021



Julie Johanne Johannessen

## Sammendrag

Næringsdyroverførte parasitter er viktige i undersøkelsen av vertens diett og habitat over tid. *Dibothriocephalus ditremus* (fiskandmark) og *D. dendriticus* (måsemark) er en av de mest alvorlige parasitter hos fisk i arktiske innsjøer da de kan påføre fiskeverten store konsekvenser og i verste fall død. I Takvatn var disse en av årsakene til at det ble iverksatt et uttynningsfiske av røye på 1980-tallet. Uttynningen har gitt meget god kunnskap om røye populasjonen, mens innsjøens fiskepredator, ørret, har derimot ikke vært like godt studert. I denne studien vil jeg undersøke infeksjonen av *D. ditremus* og *D. dendriticus* hos fiskeverten ørret i Takvatn. Totalt 823 ørret ble undersøkt for å finne forekomsten av overnevnte parasitter. Studien tar utgangspunkt i fiskeuttak foretatt i perioden 2001 til 2020.

I studien ble det funnet en økt prevalens og abundans av begge *Dibothriocephalus*-artene med alder hos ørret. Dette kommer av at *Dibothriocephalus* spp. kan leve lenge i sin fiskevert og vil kunne akkumuleres over tid. Infeksjonen av *Dibothriocephalus*-artene var høyere hos stingsildspisere enn de med annet næringsvalg. En forklaring på dette kan være at plerocercoider fra stingsild kan re-etableres i ørret og at stingsild kan ha høye infeksjoner av *Dibothriocephalus*-artene, og spesielt *D. ditremus*. Hos de største ørretene virket ikke stingsildspising til å være en avgjørende faktor for høyere infeksjon. Dette kommer trolig av at stor ørret er blitt piscivore og vil kunne infiseres av røye også. Resultatet om en klar økning i abundans av *Dibothriocephalus*-artene hos ørret > 250 mm støtter den øvrige forklaringen ved at det trolig skjer et diettskifte hvor ørret blir piscivore i større grad. Det ble funnet en relativt stabil prevalens av begge *Dibothriocephalus*-artene hos ørret gjennom studieperioden. Dette kan skyldes at infeksjonspresset i innsjøen har vært stabil, og at stor ørret hindrer parasittene i å fullføre sin livssyklus fordi den blir for stor for sluttverten, fugl, å fange. I studien ble det funnet en signifikant økning i abundans og intensitet av *D. dendriticus*, noe som kan komme av at ørret har beitet mer på fisk, og spesielt på stingsild, da tettheten av denne kan ha økt de senere årene.

Studien har gitt ny kunnskap om infeksjonen av *Dibothriocephalus*-artene hos ørret, noe som gir en bedre forståelse av parasitt-vert forholdet og populasjonsdynamikken i Takvatnet.



# Innholdsfortegnelse

Forord .....	1
Sammendrag .....	2
Innledning.....	4
Material og metode.....	7
Studieområde.....	7
Feltarbeid.....	9
Fiskeinnsamling .....	9
Prøvetaking.....	11
Laboratoriearbeid .....	11
Statistiske parametre .....	12
Mål for variasjon i datasettet .....	13
Analyser .....	13
Resultater.....	14
Diskusjon.....	23
Konklusjon .....	31
Referanser.....	32
Appendix .....	36

## Innledning

Parasitter har stor innvirkning på struktur og funksjon i næringsnett (Amundsen et al., 2009; Amundsen et al., 2013), og vil kunne påvirke vertens reproduksjon, adferd og fysiologi (Knudsen & Klemetsen, 1994). Symbiosen mellom parasitt og vert kalles parasittisme, som betyr at den ene parten, parasitten, har fordel av samlivet, mens den andre, verten, har ulemper (Poppe, 1999). Fiskeverter kan få alvorlige følger som redusert vekst, blindhet og i verste fall død ved infeksjon av parasitter (Knudsen & Klemetsen, 1994; Henriksen et al., 2019). Parasitter er viktige elementer i kartlegging av økologi på populasjons – og individnivå (Knudsen et al., 2008) og kan slikt sett også være nyttig. De brukes gjerne for å undersøke nisjesegregering, fôringsmønstre i fiskepopulasjoner (Henriksen et al., 2016), overføringshastighet til verter (Kuhn et al., 2015), og tetthetsavhengige prosesser i vert-parasitt interaksjoner (Knudsen et al., 2004). Denne studien går over to tiår og vil kunne bidra med ytterligere forståelse av overnevnte prosesser.

Næringsdyroverførte parasitter er spesielt viktige å undersøke, fordi de overføres med spesifikke mellomverter og kan antyde vertens habitat og diett (Knudsen et al., 2014; Henriksen et al., 2016). Hoppekreps-overførte parasitter ses gjerne hos fisk fra pelagisk sone og bentisk-overførte parasitter fra bentisk sone av innsjøer (Amundsen et al., 2002; Henriksen et al., 2016). I innsjøer ved lav breddegrad er det ofte en stor diversitet av næringsdyroverførte parasitter (Knudsen et al., 2008; Rasch, 2019). To næringsdyroverførte parasitter er bendelmarkene *Dibothriocephalus ditremus* og *D. dendriticus*. Livssyklusen for de to *Dibothriocephalus*-artene er relativt lik, og starter med at egg fra sluttvertens fekalier havner i innsjøen. Egg klekkes til en frittsvømmende coracidie, og utvikles videre til en proceroid larve i første mellomvert, hoppekreps (*Copepoda*) (Vik, 1957; Henricson, 1977). Når infisert hoppekreps spises av mellomvertene ørret, røye, stingsild, sik eller harr, borer parasitten seg ut i bukhulen, hvor den innkapsles i en cyste og utvikles til en plerocercoid larve (Vik, 1957; Amundsen et al., 2015). Mellomverter kan også bli infisert av å spise mindre byttfisk, ettersom begge *Dibothriocephalus*-artene, og spesielt *D. dendriticus* kan re-etablere seg i fiskespisere (Halvorsen & Wissler, 1973). I et slik tilfelle vil den nye fiskeverten fungere som en transportvert (Vik, 1964). For å fullføre livssyklusen er parasittene avhengig av at infisert fiskevert konsumeres av sluttvert, som hovedsakelig er måsefugler for *D. dendriticus* og fiskeand, lom og skarv for *D. ditremus*. Inne i sluttverten vil

plerocercoidene kjønnsmodnes og starte eggproduksjonen. *D. dendriticus* er mindre spesifikk på hvem som kan fungere som sluttvert, og kan etablere seg i andre fugler (terne, hegre og skjære) og enkelte pattedyr (mennesker, rev, hund, katt og rotte) (Amundsen et al., 2015).

I fiskeverten vil *Dibothriocephalus*-artene synes i cyster på magesekken, muskler og andre steder i bukhulen (Vik, 1957, 1964, 1965). Parasittene kan leve lenge i fiskeverten og vil derfor kunne akkumuleres over tid (Henriksen et al., 2016; Henriksen et al., 2019). Som følge av dette kan kraftig infisert fisk få sammenvokste innvoller (Vik, 1957), dårligere velferd og redusert vekst (Knudsen & Klemetsen, 1994), i tillegg til at plerocercoidene presses ut i fiskekjøttet (Kuhn et al., 2016). Sistnevnte kan føre til at mennesker smittes av *D. dendriticus* via ubehandlet kjøtt. En høy infeksjon av *Dibothriocephalus* spp. kan også redusere kommersiell og rekreasjonell bruk av fisken (Amundsen et al., 2002). Disse konsekvensene gjør at parasittene blir ansett som noen av de mest alvorlige i arktiske innsjøer.

Mellomvertene for *Dibothriocephalus*-artene, ørret (*Salmo trutta*) og røye (*Salvelinus alpinus*) er arter i laksefamilien (*Salmonidae*) som ofte lever sammen i subarktiske innsjøer (Eloranta et al., 2013; Henriksen et al., 2016). Artene har likt habitat og næringsvalg, og det vil ofte oppstå en interaktiv segregering mellom de to (Knudsen et al., 2008). Ørret er en aggressiv, territorial fiskepredator, som vanligvis dominerer og oppholder seg i den foretrukne littoralsonen med god næringstilgang (Eloranta et al., 2013; Amundsen et al., 2015). Dette fører ofte til at røye, i sympatri med ørret, presses ut av littoralsonen til et beite i pelagial og profundal sone på sommeren og høsten (Eloranta et al., 2013). Røye finnes i alle soner av innsjøen (littoral, pelagial, profundal) og har større andel dyreplankton, som inkluderer hoppekreps, i dietten enn ørret (Knudsen et al., 2008; Eloranta et al., 2013). Resultatet av dette kan være en infeksjon av *Dibothriocephalus* spp.. Ørret er utmerkede jegere som gjerne beiter på bunndyr som innsektslarver og snegl, før det etter hvert som de vokser, skjer et ontogenetisk diettskifte til røye og stingsild (Eloranta et al., 2013; Henriksen et al., 2016; Henriksen et al., 2019; Prati, 2019). Andelen av hoppekreps er lav i ørretens diett, men ettersom de fremdeles kan ha høye infeksjoner av *Dibothriocephalus* spp. infiseres store ørreter trolig via fiskespising (Kuhn et al., 2016).

Trepigget stingsild (*Gasterosteus aculeatus*; heretter benevnes som stingsild) er en byttefisk for ørret og fungerer som mellomvert for *Dibothriocephalus*-artene. Stingsild oppholder seg i littoralsonen, og beiter på dyreplankton, som inkluderer hoppekreps (Klemetsen et al., 2002).

Dette gjør at den ofte er hardt rammet av parasitter (Kuhn et al., 2015). Stingsild er en sentral faktor for økt overføring av *Dibothriocephalus* spp. til fugl og fisk (Kuhn et al., 2016; Amundsen et al., 2019). Stor ørret som beiter på infisert stingsild, vil med det kunne få høy intensitet av *Dibothriocephalus*-artene og spesielt av *D. dendriticus*. (Knudsen et al., 2008; Henriksen et al., 2016; Amundsen et al., 2019).

Ørret, røye og stingsild lever sympatrisk i innsjøen Takvatnet. Det ble utført en uttynning av røye fra 1984 til 1989 som følge av en overbefolket og kortvokst røyepopulasjon.

Røyepopulasjonen hadde et høyt antall parasitter av blant annet *Dibothriocephalus* spp., som følge av lite tilgjengelige næringskilder og at den ble presset til å beite på mindre næringsrike planktonkreps, deriblant hoppekreps (Klemetsen et al., 2002; Amundsen et al., 2015).

Effektene av en redusert røyepopulasjon var økt tetthet av ørret, økt vekstrate hos røye og ørret, endret størrelsesfordeling i røyepopulasjonen i littoralsonen og endringer i diett fra små *Bosmina* og hoppekreps til mer næringsrike byttedyr som snegl, marflo, store innsektslarver og vannlopper (*Daphnia* og *Bythotrephes*) (Klemetsen et al., 2002; Amundsen et al., 2015).

Transmisjonen av *Dibothriocephalus* spp. til fisk kan påvirkes av abiotiske faktorer som pH, salinitet og temperatur og biotiske faktorer som tetthet av fiskeverter og tilgjengelige mellomverter. Disse faktorene er med på å forme parasittsamfunnet i innsjøen (Kuhn et al., 2015).

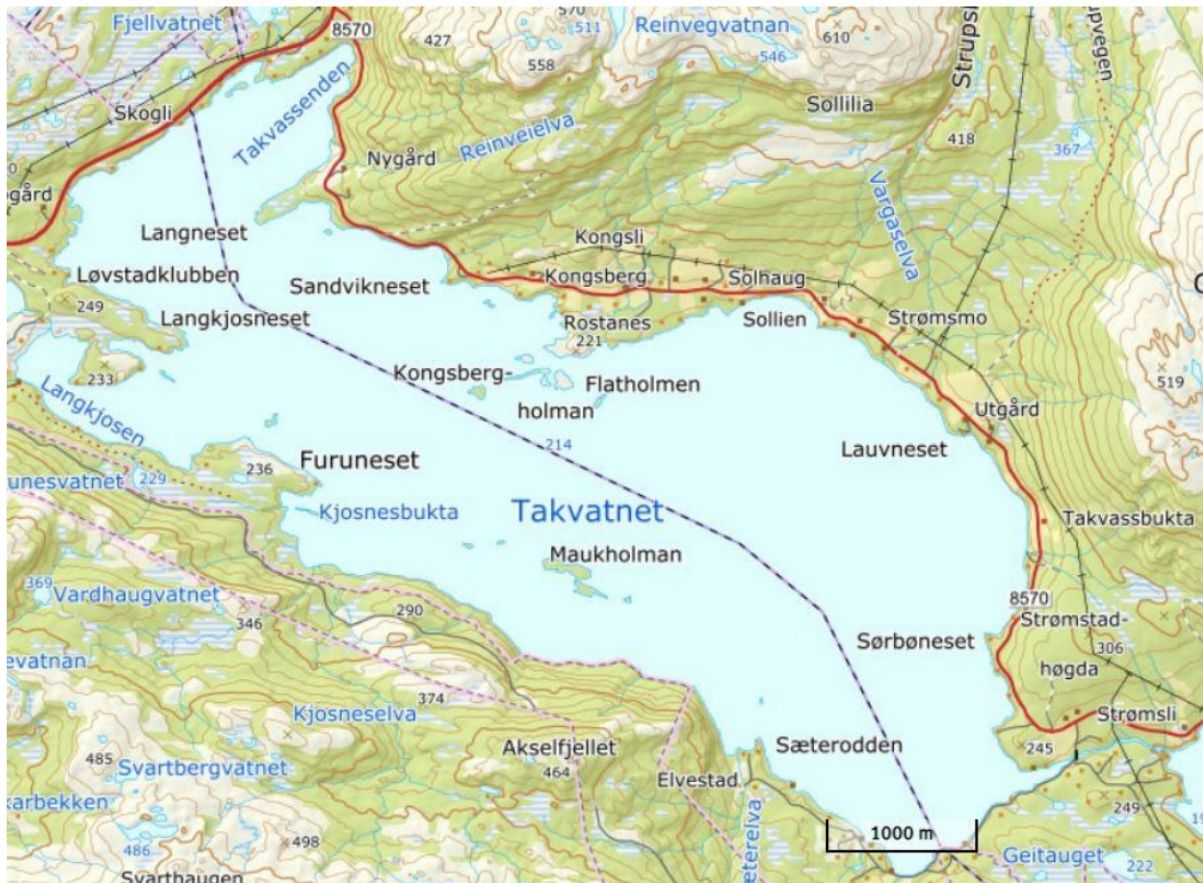
Denne studien har som formål å kartlegge parasitt-vert forholdet og populasjonsdynamikk av *D. ditremus* og *D. dendriticus* hos fiskeverten ørret over to tiår i Takvatnet. Med dette som utgangspunkt er hypoteser i studien formulert som følger:

- 1) Parasittinfeksjon av *Dibothriocephalus* spp. øker med fiskevertens alder, og det forventes en høyere prevalens og abundans hos de eldste ørretene.
- 2) Stingsildspisere har høyere infeksjon av *Dibothriocephalus* spp. enn de med annet næringsvalg, uavhengig av størrelsen på ørret.
- 3) Det forventes en nedgang i prevalens, intensitet og abundans av *D. ditremus* og *D. dendriticus* hos ørret i perioden 2001-2020.

# Material og metode

## Studieområde

Takvatnet er en innsjø i Målselv og Balsfjord kommune (69°07'N, 19°05'Ø), som tilhører Målselvvassdraget i Troms og Finnmark fylke. Innsjøen ligger 214 m.o.h. (Amundsen et al., 2007), og har et areal på 15,21 km<sup>2</sup>. Maksimal lengde er 8,7 km og maksimal bredde er 2,6 km. De dypeste områdene i innsjøen er 80 meter (Klemetsen et al., 2002). Takvatnet er en dimiktisk oligotrof innsjø, som de fleste andre innsjøer i Norge. Et islag legger seg over innsjøen fra desember til starten av juni (Amundsen et al., 2007). Videre er vårsesongen i juni, sommersesongen i juli og august, og høstsesongen i september og oktober (Frainer et al., 2016). Under perioden med islag vil parasittene fra fuglevertene hindres i å nå vannet for å kunne utvikle seg videre (Kristoffersen, 1986).



Figur 1 – Kart over Takvatnet, Målselv og Balsfjord kommuner, Troms og Finnmark fylke. Kilde: Norgeskart.no



Frem til starten av 1900-tallet var Takvatnet kjent for være et attraktivt fiskevann, med storvokst, flott ørret (*Salmo trutta*). Ørret var lenge den eneste fiskearten i innsjøen, men bestanden ble truet som følge av overfiske. I 1930 ble det satt ut røye (*Salvelinus alpinus*) i Takvatnet fra naboinnsjøen Fjellfrøsvatnet (Amundsen et al., 2007). Røyen skulle fungere som alternativ matkilde til ørret og som fangst for fritidsfiskere (Amundsen et al., 2007). Prosjektet så først ut til å være vellykket, men etter hvert ble det dårligere kvalitet og størrelse på fiskene. Røyebestanden økte i tetthet, og en konsekvens av dette var næringskonkurranse mellom røye og ørret (Amundsen et al., 2015). Dermed økte ikke ørretbestanden som planlagt.

For å fremme vekst hos laksebestandene, ble et ukjent antall trepigget stingsild (*Gasterosteus aculeatus*) fra Sagelvvatn tilført Takvatnet i 1950 (Klemetsen et al., 2002; Kuhn et al., 2015). Tanken bak prosjektet var at ørret og røye skulle få et nytt bytte å beite på. Prosjektet gikk ikke som planlagt. Stingsild førte med seg et mangfold av parasitter, og deltok i næringskonkurransen med ørret og røye. Næringskonkurransen førte til at røye måtte beite på annenrangs føde, som hoppekreps. Dette førte til økt infeksjon av parasitter og en lite attraktiv fisk. Parasittene fiskandmark (*D. ditremus*) og måsemark (*D. dendriticus*) var et spesielt stort problem, siden de har hoppekreps som mellomvert. I 1980 var Takvatnet ubrukelig som fiskevann, selv etter et forsøk med utsett av ørretyngel fra Tunhovdstammen i Sør-Norge. Røye populasjonen var overbefolket, kortvokst og sterkt parasittinfisert (Amundsen et al., 2015). Ørretbestanden var nesten utdødd, mens antall stingsild var økt kraftig (Klemetsen et al., 2002).

For å redusere røyebestanden ble det i 1984 satt i gang et stort uttynningsfiske (Amundsen et al., 1993). Ferskvannsgruppen fra UiT Norges arktiske universitet samarbeidet med grunneiere og frivillige i et formidabelt arbeid for å redde laksebestandene. Arne Haugli fra Takvatnet var en av foregangsmennene i dette arbeidet. I løpet av fem år med uttynningsfiske ble det fjernet 666 000 røyer fra innsjøen (Amundsen et al., 1993). Uttynningen var suksessfull med økt somatisk vekst hos røye og ørret, lavere tetthet av gammel, kortvokst røye og økt antall ørret (Amundsen et al. 2007; Persson et al., 2007).

## **Feltarbeid**

### **Fiskeinnsamling**

Studien er basert på ørret innsamlet fra Takvatnet fra årene 2001 og frem til 2020, med unntak av 2013 (Tab.1). Tidspunkt for fiskeinnsamlingen var august og oktober. Fiskemateriale ble innhentet ved garnfiske, hvor garnet stod over natten for så å bli tømt neste morgen. Garnene ble plassert på ulike områder og dybder i den østlige delen av innsjøen. Dette ga fiskemateriale fra littoralsonen (2-12 m), pelagialsonen (0-6 m) og profundalsonen (25-30 m) av Takvatnet. Garnene som ble brukt var oversiktsgarn bunn garn nordic (BGN) og bunn garn standard (BG) i littoralsonen og profundalsonen og flytegarn oversikt (FGO) i pelagialsonen. BGN var 1,5 m dypt, 45 m langt og hadde 5-m paneler med ni ulike maskevidder: 43, 19.5, 10, 55, 12.5, 24, 15.5, 35 og 29 mm. BG var 1,5 m dypt og 40 m. FGO var 6 m dypt og 40 m langt. FGO og BG hadde åtte ulike maskevidder: 10, 12,5, 15, 18,5, 22, 25, 35 og 45 mm. Det var omtrent samme maskevidder på garnene for alle årene. I nauset ble garnene tømt for fisk og organisert i poser merket med garntype og nummer. Posene ble oppbevart i kjøleskapet, slik at de holdt seg kjølig frem til prøvetakingen.

Tabell 1 – Antall ørret (n) med gjennomsnittlig alder, gjennomsnittlig lengde (mm) og gjennomsnittlig vekt (gram) fra Takvatnet i perioden 2001-2020. Totalt antall undersøkte ørret var 823.

År	Antall (n)	Gj.snittlig alder (± SD)	Gj.snittlig lengde (± SD)	Gj.snittlig vekt (± SD)
2001	11	4,9 (2,1)	256,6 (71,8)	224,7 (243,0)
2002	24	4,6 (1,6)	244,5 (67,0)	221,9 (271,4)
2003	6	5,7 (1,0)	340,8 (77,2)	569,2 (367,9)
2004	48	3,7 (1,5)	240,8 (77,5)	209,2 (206,0)
2005	36	3,8 (1,4)	234,6 (85,2)	202,1 (119,0)
2006	44	3,8 (1,7)	220,0 (96,9)	188,8 (288,6)
2007	37	3,6 (1,2)	213,8 (82,1)	163,2 (254,3)
2008	13	4,3 (1,2)	258,3 (53,2)	201,6 (148,1)
2009	18	4,5 (1,8)	228,1 (81,5)	181,3 (222,4)
2010	68	4,5 (1,7)	249,8 (114,4)	302,1 (497,4)
2011	64	4,3 (1,5)	210,8 (90,5)	181,4 (401,8)
2012	36	4,4 (2,4)	247,0 (124,9)	354,9 (914,7)
2014	44	3,7 (1,6)	205,7 (95,6)	189,2 (544,6)
2015	79	4,4 (1,9)	215,3 (79,0)	165,0 (435,0)
2016	19	4,2 (1,1)	233,7 (50,0)	160,7 (107,3)
2017	80	3,9 (1,6)	216,2 (90,7)	174,9 (278,9)
2018	79	3,4 (1,2)	183,2 (55,7)	89,3 (126,5)
2019	72	4,3 (1,6)	218,6 (79,9)	152,6 (206,2)
2020	45	3,9 (1,4)	223,7 (83,0)	170,0 (255,1)

Tabell 2 – Antall ørret (n) med gjennomsnittlig alder, gjennomsnittlig lengde (mm) og gjennomsnittlig vekt (gram) fra Takvatnet i tidsperiodene; 2001-2004, 2005-2008, 2009-2012, 2014-2016 (unntatt 2013) og 2017-2020. Totalt n ørret = 823.

Tidsperiode	Antall (n)	Gj.snittlig alder (± SD)	Gj.snittlig lengde (± SD)	Gj.snittlig vekt (± SD)
2001-2004	89	4,72 (1,66)	270,68 (76,98)	306,24 (253,67)
2005-2008	130	3,89 (1,45)	231,68 (86,18)	188,93 (280,87)
2009-2012	186	4,42 (1,83)	233,93 (106,77)	254,92 (559,09)
2014-2016	142	4,10 (1,70)	218,25 (81,46)	171,63 (443,56)
2017-2020	276	3,89 (1,50)	210,41 (79,11)	146,71 (222,55)

## Prøvetaking

Prøvetakingen startet med at art, vekt (til nærmeste 0,1 g) og gaffellengde (til nærmeste 1 mm) for hvert enkelt individ ble notert. Ørretens øresteiner, otolittene, ble så tatt ut og lagt i etanol for videre aldersbestemmelse på laboratoriet (Klemetsen et al., 2002). Fisken ble åpnet i buken ved bruk av skalpell, og følgende ble bestemt: kjønn, stadiet (ikke kjønnsmoden, kjønnsmoden, har gytt) og farge på fileten. Tarmen ble klippet av etter magesekken, slik at blindsekkene ble med. Dette ble lagt i en pose som ble frosset ned. Svømmeblæren ble lagt i et glass med formalin. Magesekken ble åpnet, slik at fullhet (0-100 %) og diett (pelagisk, bentisk) kunne bestemmes. Synlige *Dibothriocephalus* spp. på magesekken og i kjøttet ble telt og notert. Mageinnholdet ble overført til et glass med formalin og magesekken lagt i en petriskål med fordøyelsesvæske (2 ml HCl, 5 g pepsin, 9 g NaCl i 1 liter vann. Petriskålen med magesekk stod i noen timer for at *Dibothriocephalus* spp. skulle trekke seg ut av cystene. Det ble plukket *Dibothriocephalus* spp. i to omganger. *Dibothriocephalus* spp. fra hver ørret ble overført til egne glass med formalin for videre telling og artsidentifisering på laboratoriet.

## Laboratoriearbeid

*Dibothriocephalus*-prøvene på glass ble vasket for å fjerne formalin, for å unngå innånding av det kreftfremkallende stoffet under videre arbeid med prøvematerialet. Dette ble gjort ved å helle ut formalin, for så å skylle prøvene med fysiologisk saltvann. Prøvene stod over natten i 0,9% NaCl løsning. Morgenen etter ble vannet helt ut, nytt fylt på og så helt ut igjen.

Prøvematerialet ble overført fra glass til petriskål for undersøkelse under stereolupe med 10-40x forstørrelse. Morfologien og karakteristiske trekk ble vurdert og de ble klassifisert som bendelormene *D. dendriticus* eller *D. ditremus* innenfor slekten *Dibothriocephalus*.

Hovedtrekkene for *D. dendriticus* var scolex med «skuldre» på siden, segmentdeling, butt bakdel og størrelse: 23-70 mm. Hovedtrekkene for *D. ditremus* var en kraftig hvitfarge ved scolex, avrundet kropp som kunne minne om et riskorn og størrelse 10-43 mm.

Artsbestemmelse på de minste plerocercoidene kunne være utfordrende, da de hadde mindre synlige trekk. Dette kan gi en mulig feilkilde. Otolittene ble også analysert. Dette ble gjort ved å undersøke de i glyserol under lupe. Antall mørke ringer, kalt vintersoner (hyaline) ble talt og fiskens alder kunne dermed beregnes.

## Statistiske parametre

### *Prevalens*

Prevalens angir hvor stor andel av vertspopulasjonen som er infisert av en bestemt parasitt. Antall infiserte verter deles på antall undersøkte verter. Dette multipliseres så med 100, for å få prevalens oppgitt i prosent.

$$\text{Prevalens} = \frac{\text{Antall infiserte verter}}{\text{Antall undersøkte verter}} \times 100 \%$$

### *Gjennomsnittlig abundans*

Parameterne beskriver gjennomsnittlig antall parasitter per individ innenfor et sample. Både infiserte og uinfiserte individer tas i betraktning. Begrepet "abundans" brukes heretter om gjennomsnittlig abundans.

$$\text{Gjennomsnittlig abundans} = \frac{\text{Totalt antall parasitter i et sample}}{\text{Antall undersøkte verter}}$$

### *Gjennomsnittlig intensitet*

Gjennomsnittlig intensitet angir det gjennomsnittlige antallet parasitter i hver vert av den infiserte delen av vertspopulasjonen. Begrepet "intensitet" brukes heretter om gjennomsnittlig intensitet

$$\text{Gjennomsnittlig intensitet} = \frac{\text{Totalt antall parasitter i et sample}}{\text{Antall infiserte verter}}$$



## Mål for variasjon i datasettet

Parameterne ovenfor dekker ikke parasittens fordelingsmønster i verten. For å undersøke variasjonen i datasettet og fordelingen av parasittene ble varians ( $s^2$ ) og klumpingsgrad ( $s^2/\bar{x}$ ) målt etter følgende formler:

$$s^2 = \Sigma(x_i - \bar{x})^2 / (n-1),$$

hvor  $x_i$  = observert intensitet,  $\bar{x}$  = gjennomsnitt (abundans),  $n$  = antall verter undersøkt

$$\frac{s^2}{\bar{x}} > 1 = \textit{klumpet fordeling},$$

hvor  $s^2$  = observert intensitet,  $\bar{x}$  = gjennomsnitt (abundans)

I fisk finner en svært ofte et klumpet fordelingsmønster av parasitter, som vil si at noen er hardt rammet av parasitter mens andre har betydelig mindre (Kristoffersen, 1986).

## Analyser

Abundans og intensitet ble analysert separat for å undersøke hvordan de varierte mellom variablene år og art, ved hjelp av den statistiske modellen generalized linear model (GLM). For å analysere trender i abundans og intensitet over tid, ble materialet fra tre til fire år slått sammen. GLM ble også gjort for å analysere forskjeller i abundans mellom variablene stingsildbeitende ørret og ørret uten stingsild i magesekken, samt for variabelen lengde. Det ble gjort residuales for bedre analyse av stingsildbeiting. Analysen var kun utført på ørret i lengdegruppene < 150 mm til 300 - 350 mm, grunnet lavt antall ørret lengdegruppene over. Resultatene for stingsildspisere baseres kun på registrert stingsild i magesekken til ørret og ikke fiskebeiting generelt. GLM ga svar på om abundans og intensitet var signifikant forskjellig for art, tid og stingsildbeiting. Det var signifikant forskjell for p-verdi < 0,05. T-verdi er anslag / standardfeil, og indikerer hvor store forskjeller det er i undersøkte data. R-squared viser hvor godt analysen forklarer variasjoner på en skala fra 0 – 1, hvor 1 betyr at 100 % av variasjonene er forklart. Statistiske analyser ble utført med Microsoft Excel (v. 2008, 2021) og R (v. 4.0.5. R Core Team, 2021).

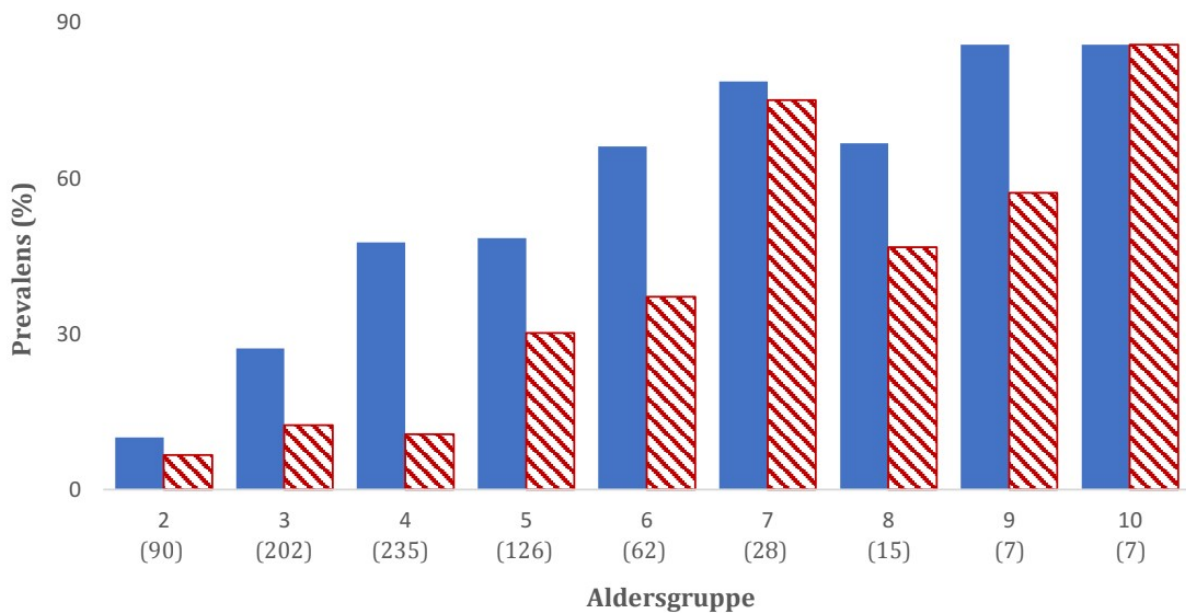
## Resultater

Gjennom årene 2001 til 2020, unntatt 2013, ble det talt opp og artsbestemt totalt 4932 plerocercoider *D. ditremus* og 8426 plerocercoider *D. dendriticus* fordelt på 823 ørreter fra Takvatn. Total prevalens av *D. ditremus* hos ørret var høyere enn av *D. dendriticus*. Abundans og intensitet var derimot høyere av *D. dendriticus*.

Tabell 3 - Prevalens, gjennomsnitt abundans og intensitet av *D. ditremus* og *D. dendriticus* hos ørret ( $n=823$ ) i Takvatnet fra 2001 til 2020, unntatt 2013.

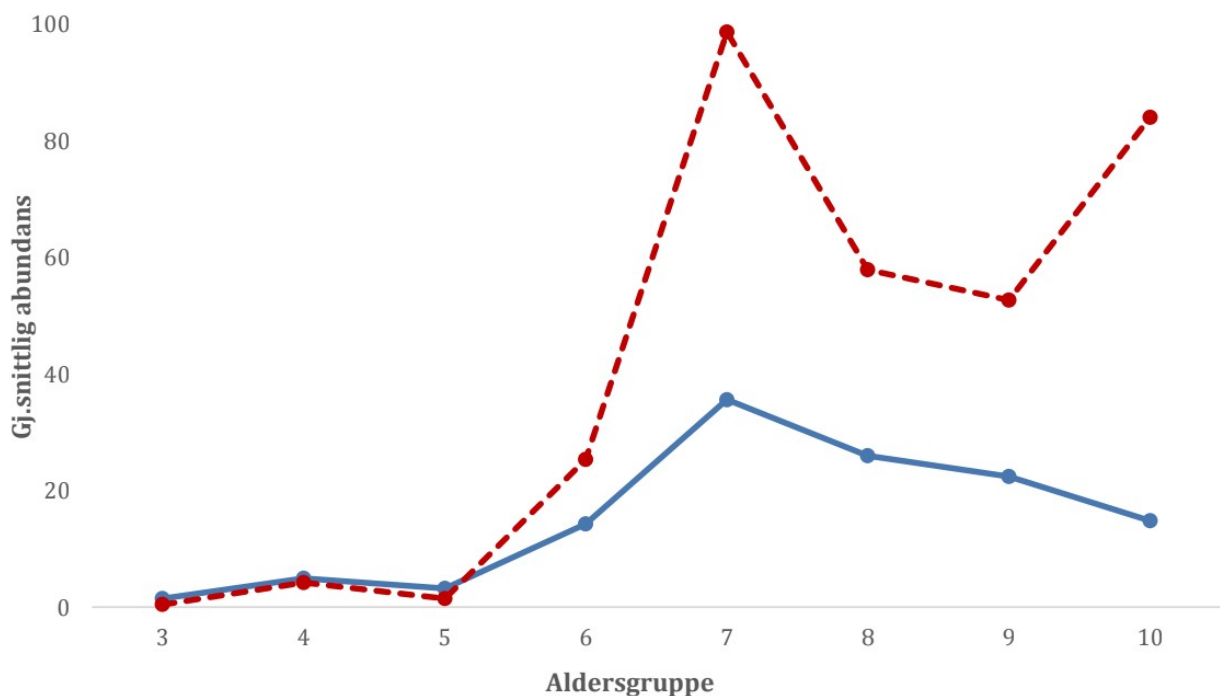
	<i>D. ditremus</i>	<i>D. dendriticus</i>
<b>Prevalens</b>	40,9	25,8
<b>Gj.snittlig abundans</b>	6,0	10,2
<b>Gj.snittlig intensitet</b>	14,6	39,7

Prevalens av *D. ditremus* og *D. dendriticus* økte med alderen hos ørret (Fig. 2). I de yngste aldersgruppene var prevalens av *D. ditremus* omtrent 50 % høyere enn for *D. dendriticus*, mens den var mer lik hos eldre ørret i aldersgruppen 10 år (Fig. 2). Prevalens av *D. dendriticus* økte klart hos ørret > 5 år (Fig. 2). I samtlige aldersgrupper, unntatt 10 år, var prevalens av *D. ditremus* høyere enn av *D. dendriticus*.



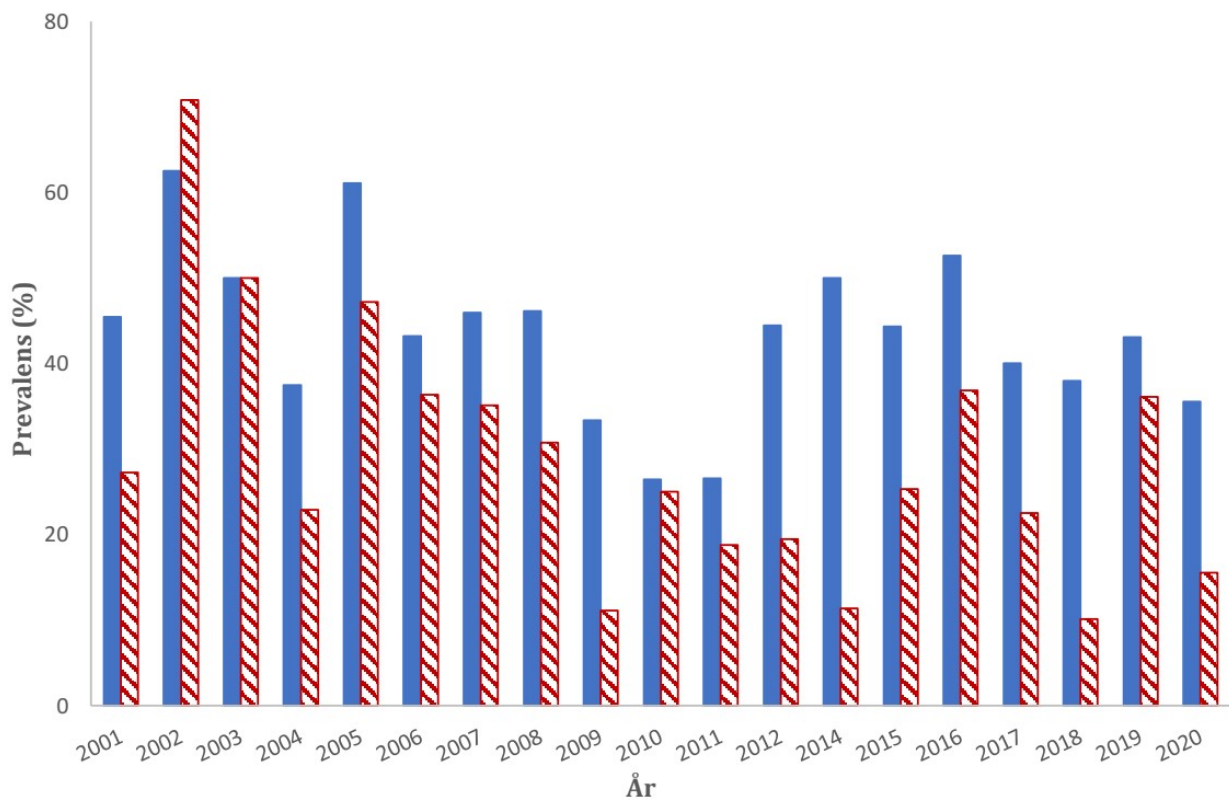
Figur 2 - Prevalens av *D. ditremus* (blå, heldekket søyle) og *D. dendriticus* (rød, skråstripet søyle) hos ørret i aldersgruppe 2 – 10 år, fra Takvatnet. Antall ørret (n) i hver aldersgruppe er oppgitt i parentes.

Abundans økte med ørretens alder for begge *Dibothriocephalus*-artene (Fig. 3). Abundans av begge *Dibothriocephalus*-artene var under 4,9 plerocercoider per ørret i de yngre aldersgruppene, før en klar økning hos ørret > 5 år (Fig. 3). Abundans av *D. ditremus* økte fra 0,2 ved alder 2 år til 14,9 ved alder 10 år og abundans av *D. dendriticus* økte fra 0,1 ved alder 2 år til 84,0 ved alder 10 år (Appendix tab. 1). I aldersgruppen 7 år var infeksjonen på det høyeste, med 1040 *D. dendriticus* plerocercoider per ørret. Tilsvarende var den høyeste infeksjonen av *D. ditremus* 192 plerocercoider per ørret og det var i aldersgruppen 6 år (Appendix tab. 1). I de yngste aldersgruppene var abundans av *D. ditremus* og *D. dendriticus* nokså lik, men hos ørret > 5 år var abundans av *D. dendriticus* høyest (Fig. 3). Varians ( $s^2$ ) og klumpingsgrad ( $s^2/\bar{x}$ ) var henholdsvis 25,3 og 17,2 for *D. ditremus* og 4,8 og 11,2 for *D. dendriticus* hos ørret ved alder 3 år. Deretter var det en klar økning ved alder 4 år, etterfulgt av en nedgang ved alder 5 år og dernest en økning til maks klumpingsgrad og varians ved alder 7 år (Appendix tab. 1). I lengdegruppene > 7 år var det en tendens til en nedgang og stabilisering av varians og klumpingsgrad for *D. dendriticus*. Varians og klumpingsgrad var høyere for *D. dendriticus* enn for *D. ditremus* i aldersgruppene 4 og 6-10 år, med unntak av aldersgruppe 2 år, da klumpingsgrad var lik. Den høyeste klumpingsgrad var 503,7 for *D. dendriticus*, mot 122,2 for *D. ditremus*.



Figur 3 – Gjennomsnittlig abundans av *D. ditremus* (blå, heltrukken linje) og *D. dendriticus* (rød, stiple linje) hos ørret i aldersgruppe 2 – 10 år, fra Takvatnet. Se figur 2 for antall ørret (n) i hver aldersgruppe.

Prevalens av *D. ditremus* og *D. dendriticus* hos ørret i Takvatnet var stabil med en svak nedgang fra 2002 til 2020. Det var variasjoner i prevalens mellom årene, og de fleste variasjoner var like for artene (Fig. 4). Det var størst andel infiserte ørreter i starten av studiet, og betydelig mindre andel infiserte i 2020. I 2002 var prevalens høyest for begge *Dibothriocephalus*-artene, med 70,8 % av *D. dendriticus* og 62,5 % av *D. ditremus* (Fig. 4). Prevalens var lavest i årene 2009 til 2011 for begge artene. Det var tendenser til en viss økning og stabilisering av prevalens etter 2011 (Fig. 4). Trenden for samtlige år, med unntak av 2002, var at prevalens var høyere av *D. ditremus* enn *D. dendriticus* (Fig. 4). Det var tendenser til nedgang i prevalens av begge *Dibothriocephalus*-artene fra 2002-2011, deretter en viss økning og stabilisering (Fig. 4).

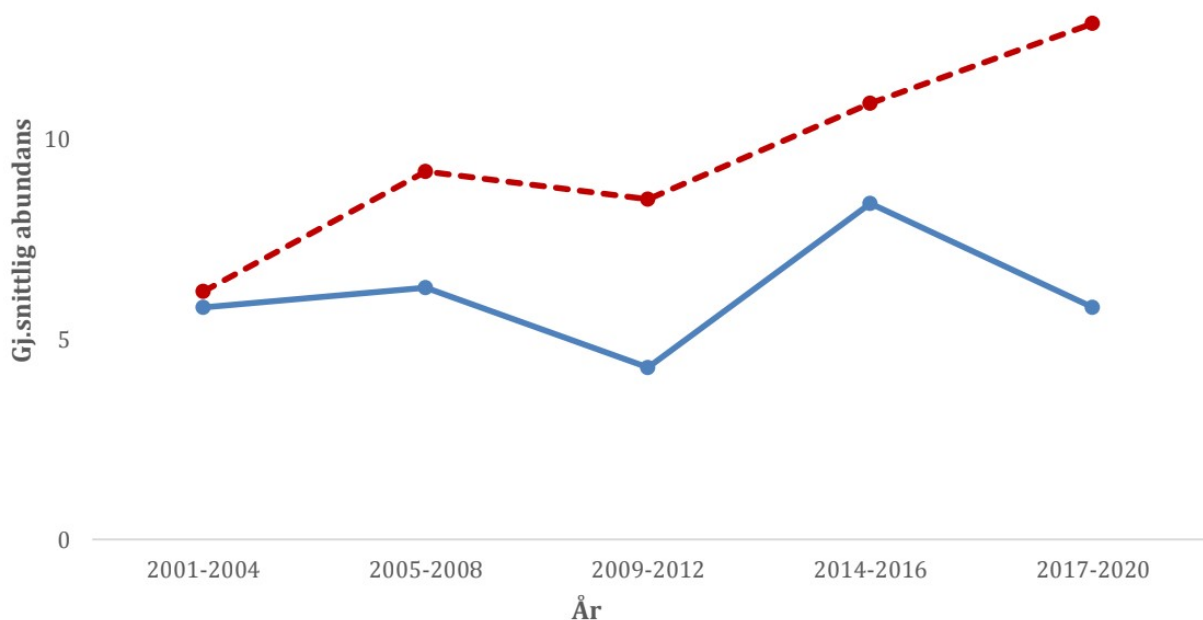


Figur 4- Prevalens av *D. ditremus* (blå, heldekket søyle) og *D. dendriticus* (rød, skråstripet søyle) hos ørret i Takvatnet gjennom perioden 2001 til 2020, unntatt 2013. Se tabell 1 for antall ørret (n) for hvert år.



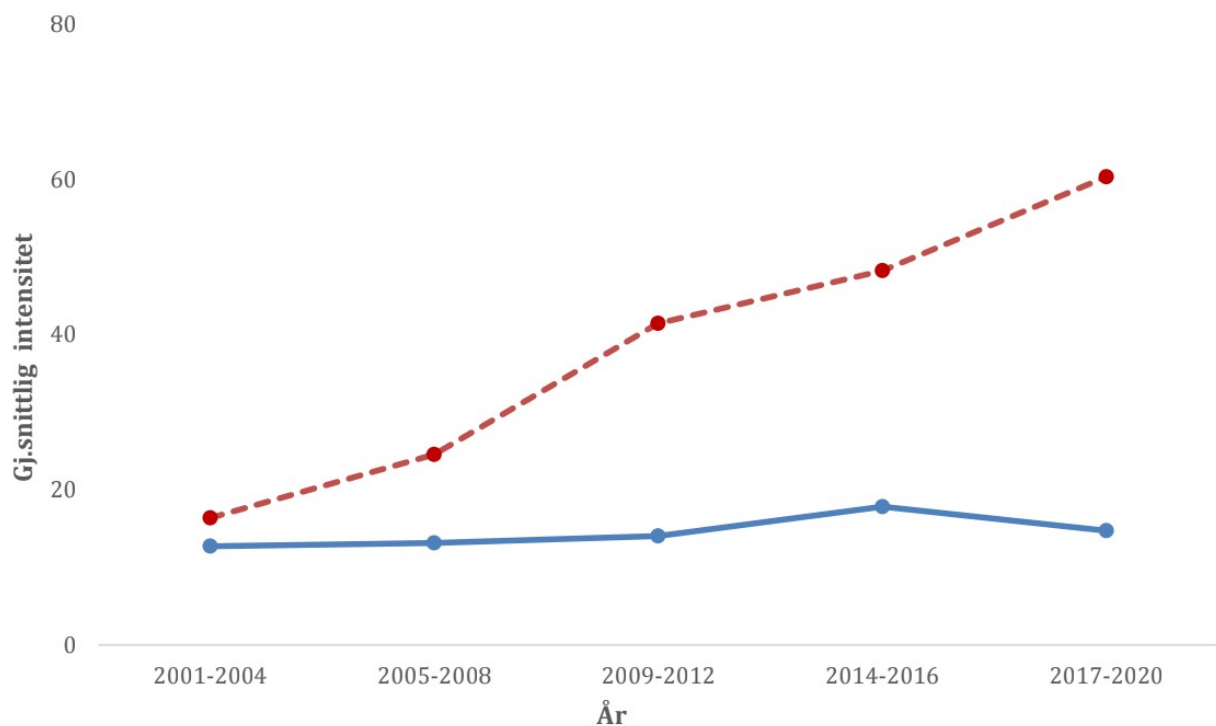
Det var generelt en signifikant økning i abundans for hver tidsperiode fra 2001 til 2020 for begge *Dibothriocephalus*-artene (GLM,  $T = 2.699$ ,  $p = 0,031$ ). Den høyeste abundansen var i 2014 – 2016 for *D. ditremus*, og i 2017 – 2020 for *D. dendriticus* (Fig. 5). I samme periode var den kraftigste infeksjonen per ørret funnet, med 411 plerocercoider av *D. ditremus* og 1040 plerocercoider av *D. dendriticus* (Appendix tab. 2). Lavest prevalens var i perioden 2009 – 2012 for begge *Dibothriocephalus*-artene (Fig. 5). GLM analysen viste ingen interaksjon (år\*art) mellom artene (GLM,  $p = 0.180$ ), noe som vil si at begge arter økte omtrent parallelt over tid, og aldri interagererte. Det var en signifikant forskjell i abundans mellom de to *Dibothriocephalus*-artene (GLM,  $T = - 2.953$ ,  $p = 0,021$ ). Abundans av *D. dendriticus* var høyere enn *D. ditremus* samtlige år (Fig. 5), og det samme var tilfellet for varians og klumpingsgrad (Appendix tab. 2). Varians for *D. dendriticus* økte gradvis fra 1153,0 i 2001 – 2004, til 6583,4 i 2017 – 2020. Klumpingsgrad for *D. dendriticus* var relativt stabil de tre første tidsperiodene, før en økning fra 234,0 i 2009 – 2012, til 604,0 og 511,0 de to siste tidsperiodene (Appendix tab. 2). Varians og klumpingsgrad for *D. ditremus* var høy de første tidsperiodene i studien, så en tendens til nedgang før perioden med høyest varians og klumpingsgrad, 2014 – 2016, og deretter en nedgang. Samtlige tidsperioder hadde et høyt antall ørret (Tab. 2). R – square, målet for hvor stor grad av variasjonene testen forklarer, for GLM analysen var 0,61 (Appendix tab. 3).

15



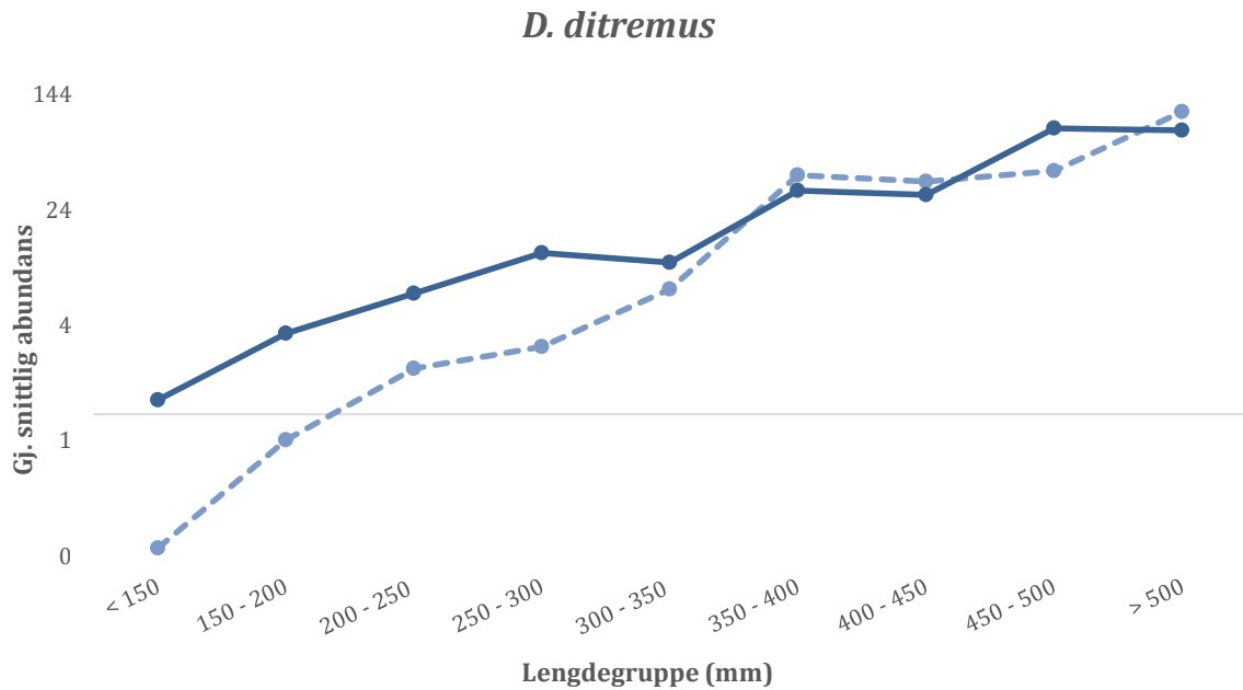
Figur 5 - Gjennomsnittlig abundans av *D. ditremus* (blå, heltrukket linje) og *D. dendriticus* (rød, stiple linje) hos ørret fra Takvatnet ved fem tidsperioder fra 2001 til 2020. Se tabell 2 for antall ørret i hver tidsperiode.

Det var en signifikant økning i intensiteten av *D. dendriticus* hos ørret fra 2001 til 2020 (GLM,  $T = 7.479$ ,  $p = 0.0003$ ). Intensiteten av *D. ditremus* var relativt stabil fra 2001 til 2020. GLM analysen viste en interaksjon (år\*art) mellom artene (GLM,  $p = 0.003$ ), noe som betyr at abundans av de to *Dibothriocephalus*-artene endret seg ulikt med tiden. I likhet med abundans var høyeste intensitet i 2014 – 2016 for *D. ditremus*, og 2017 – 2020 for *D. dendriticus*, og da var varians og klumpingsgrad høy (Appendix tab. 4). Intensitet av *D. dendriticus* økte klart fra 16,4 i perioden 2001 – 2004 til 60,3 i 2017 – 2020, og var høyere enn *D. ditremus* samtlige år (Fig. 6). Varians og klumpingsgrad for *D. ditremus* var høy i 2001-2004 før en stabilisering og en påfølgende økning i 2014-2016, og videre en nedgang i den siste tidsperioden. For *D. dendriticus* økte varians hver tidsperiode, mens klumpingsgrad var relativt stabil, før en oppgang de to siste tidsperiodene. Varians og klumpingsgrad var størst for *D. dendriticus*, med en varians opp til 28310,5 og en klumpingsgrad opp til 469,9 (Appendix tab. 4). Høyeste varians for *D. ditremus* var 3055,1 og høyeste klumpingsgrad var 171,6 (Appendix tab. 4). R – square for GLM analysen var 0,92 (Appendix tab. 5).

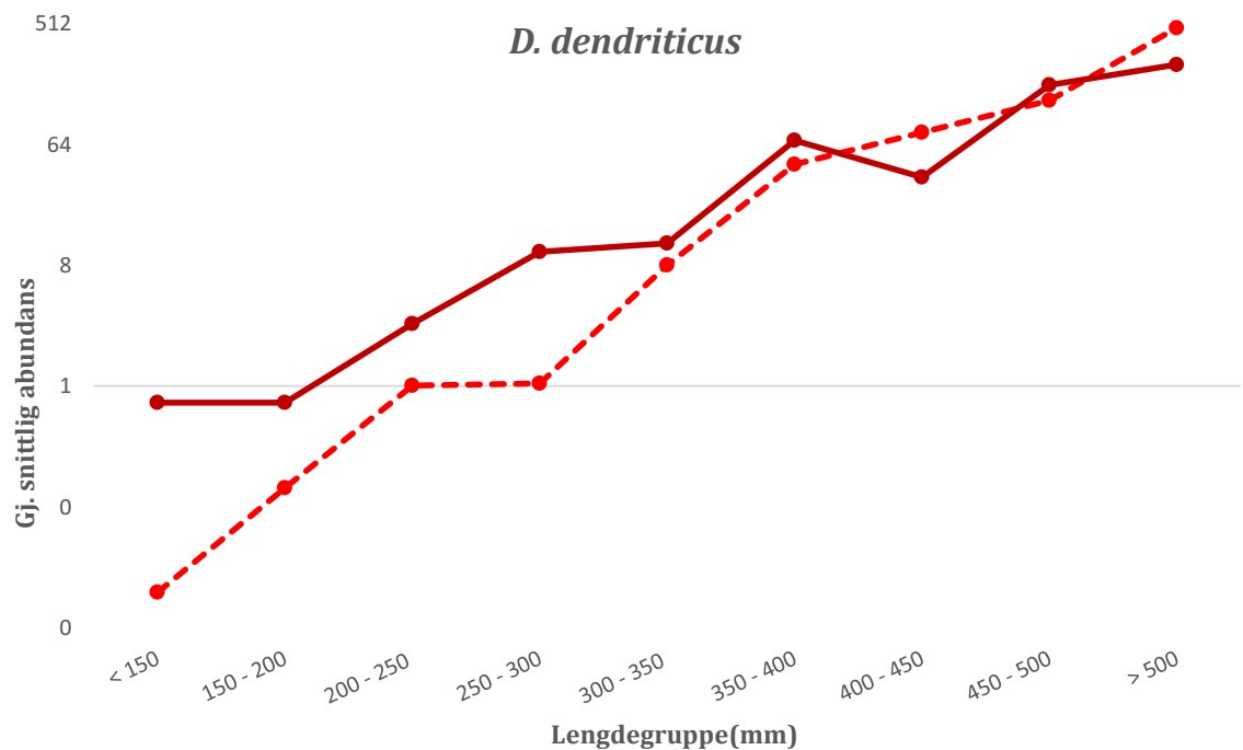


Figur 6 - Gjennomsnittlig intensitet av *D. ditremus* (blå, heltrukken linje) og *D. dendriticus* (rød, stiplet linje) hos ørret fra Takvatnet ved fem tidsperioder fra 2001 til 2020. Se tabell 2 for antall ørret i hver tidsperiode.

Stingsildspisere hadde signifikant høyere abundans av begge *Dibothriocephalus*-artene enn ørreter med annet næringsvalg (GLM,  $T = -4.389$ ,  $p = 0.003$  for *D. ditremus* og  $T = -4.220$ ,  $p = 0.004$  for *D. dendriticus* utført på ørret opp til lengdegruppe 350 mm). GLM analysen viste ingen interaksjon (år\*art) mellom ørret med og uten stingsild i magesekken (GLM,  $p = 0.153$ ). Den høyeste infeksjonen av *D. ditremus* var 138 plerocercoider i en ørret, som var en stingsildbeiter (Tab. 4). Den høyeste infeksjonen av *D. dendriticus* var 164 plerocercoider i en ørret, som også var en stingsildbeiter (Tab. 4). Begge overnevnte ørreter tilhørte lengdegruppe 250 – 300 mm, som hadde størst varians og klumpingsgrad (ørret > 350 mm var ikke med i denne beregningen). Varians og klumpingsgrad for *D. ditremus* var høyere hos stingsildbeitende ørret, med unntak av lengdegruppe 300 – 350 mm. Denne trenden var det også for *D. dendriticus*, med unntak av lengdegruppe 200 – 250 mm og 300 – 350 mm (Tab. 4). I to av lengdegruppene, < 150 mm og 150 – 200 mm (kun for *D. dendriticus*) var varians < 1, og det var i ørretgruppen som ikke hadde stingsild i magesekken (Tab. 4). Av alle stingsildspisere var omtrent 80 % infisert av *Dibothriocephalus* spp.. Det var en klar økning i abundans av begge *Dibothriocephalus*-artene i lengdegruppen 250 – 300 mm for stingsildbeitende ørret og noe senere, 300 – 350 mm, for ørret om ikke hadde beitet på stingsild (Fig 7 og 8). Hos ørret > 350 mm var abundans av begge *Dibothriocephalus*-artene høy (> 32,3) men relativt lik både for stingsildspisere og ørret med annet næringsvalg (Fig. 7 og 8). Abundans av *D. dendriticus* var betydelig høyere enn av *D. ditremus* hos ørret > 450 mm som hadde beitet på ørret og de som ikke hadde det (Fig. 7 og 8). R-square for GLM analysen var 0.873 for *D. ditremus* og 0.889 for *D. dendriticus* (Appendix tab. 6).



Figur 7 – Gjennomsnittlig abundans av *D. ditremus* hos stingsildbeitende ørret (blå, heltrukket linje) og ørret med annet næringsvalg (lys blå, stiplet linje) i lengdegruppe < 150 mm til > 500 mm, fra Takvatnet. Se tabell 4 for antall ørret i hver lengdegruppe opp til 350 mm og samlet antall fra 350 mm til > 500 mm..



Figur 8 – Gjennomsnittlig abundans av *D. dendriticus* hos stingsildbeitende ørret (rød, heltrukket linje) og ørret med annet næringsvalg (lys rød, stiplet linje) i lengdegruppe < 150 mm til > 500 mm, fra Takvatnet. Legg merke til høye verdier på y-aksen. Se tabell 4 for antall ørret i hver lengdegruppe opp til 350 mm og samlet antall ørret fra 350 mm til > 500 mm..

Tabell 4 - Antall ørret med og uten stingsild i magesekken for de ulike lengdegruppene opp til 350 mm. Gjennomsnittlig antall plerocercoider per ørret, varians( $s^2$ ), klumpingsgrad ( $s^2/\bar{x}$ ) og min - maks antall plerocercoider av *D. ditremus* og *D. dendriticus* hos stingsildbeitende ørret og ørret uten stingsild, fra Takvatnet. Antall ørret uten stingsild var  $n=24$  og med stingsild  $n=23$  hos ørret  $> 350$  mm..

Lengdegruppe (mm)	< 150	150 - 200	200 - 250	250 - 300	300 - 350
<b><i>n</i> ørret uten stingsild</b>	104	180	148	67	27
<b><i>n</i> ørret med stingsild</b>	4	28	33	29	9
<b><i>D. ditremus</i> hos ørret uten stingsild</b>					
<b>Gjennomsnitt</b>	0,1	0,7	2,0	2,9	7,0
$s^2$	0,2	4,8	16,5	66,6	143,4
$s^2/\bar{x}$	2,0	7,1	8,1	23,2	20,6
<b>Min – maks</b>	1 - 3,0	1 - 17,0	1 - 20,0	1 - 57,0	1 - 53,0
<b><i>D. ditremus</i> hos ørret med stingsild</b>					
<b>Gjennomsnitt</b>	1,3	3,5	6,5	12,3	10,6
$s^2$	6,3	28,9	116,6	670,8	57,3
$s^2/\bar{x}$	5,0	8,2	17,8	54,6	5,4
<b>Min – maks</b>	1 - 5,0	1 - 21,0	1 - 60,0	1 - 138,0	1 - 20,0
<b><i>D. dendriticus</i> hos ørret uten stingsild</b>					
<b>Gjennomsnitt</b>	0,0	0,2	1,0	1,0	8,0
$s^2$	0,1	0,8	49,2	14,5	327,2
$s^2/\bar{x}$	2,5	4,7	48,9	13,8	40,7
<b>Min – maks</b>	1 - 3,0	1 - 10,0	1 - 84,0	1 - 28,0	1 - 71,0
<b><i>D. dendriticus</i> hos ørret med stingsild</b>					
<b>Gjennomsnitt</b>	0,8	0,8	2,9	10,0	11,7
$s^2$	2,3	1,2	14,6	921,3	78,8
$s^2/\bar{x}$	3,0	1,5	5,0	91,8	6,8
<b>Min – maks</b>	1 - 3,0	1 - 4,0	1 - 17,0	1 - 164,0	1 - 23,0



## Diskusjon

Denne studien viser en økt infeksjon av *D. ditremus* og *D. dendriticus* hos eldre ørret. Hos ørret > 5 år var det en klar økning i abundans av begge *Dibothriocephalus*-artene.

Stingsildspising resulterte i en signifikant høyere abundans av begge *Dibothriocephalus*-artene. Fra årene 2001 til 2020 var prevalens av *Dibothriocephalus*-artene relativt stabil hos ørret fra Takvatnet. For samme periode var det en signifikant økning i abundans og intensitet av *D. dendriticus* hos ørret.

Resultatene fra studien bekrefter hypotesen om at parasittinfeksjon av *Dibothriocephalus* spp. øker med fiskevertens alder. Yngre ørreter hadde en noe høyere abundans av *D. ditremus* enn *D. dendriticus*, mens det motsatte var tilfellet hos ørret > 5 år. En økning i infeksjon med alder i laksefamilien har blitt bekreftet i en rekke tidligere studier (Vik, 1957; Henricson, 1977; Kristoffersen, 1986). For alle aldersgrupper hos ørret var prevalens høyere av *D. ditremus* enn for *D. dendriticus*, som er en trend i nordlige innsjøer med hoppekreps (Knudsen et al., 1997). Selv de yngste ørretene var infisert av både *D. ditremus* og *D. dendriticus*, men prevalens av *D. ditremus* var over dobbelt så høy i de yngste aldersgruppene (< 4 år). Lignende forhold mellom *D. ditremus* og *D. dendriticus* er funnet for nært beslektet røye fra Takvatnet (Knudsen & Klemetsen, 1994). Prevalens og abundans for *D. dendriticus* økte klart hos ørret > 5 år, og hos disse ble også abundansen høyere for *D. dendriticus* enn *D. ditremus*. I likhet med denne studien fant Vik (1957) en økning i prevalens og abundans av *Dibothriocephalus* arter med alder hos ørret fra Ånøya og Store grevsjø i Trøndelag. Lignende infeksjonsmønster med alder er funnet hos andre langlevde parasittarter hos laksefisk (Knudsen et al., 2002; Amundsen et al., 2003; Amundsen et al., 2019). Felles for disse parasittene er at de kan leve lenge i sine verter fra laksefamilien (Henricson, 1977; Knudsen et al., 2002; Henriksen et al., 2016). Eldre ørret har gjennom livet møtt på flere mulige smittede mellomverter for *Dibothriocephalus* spp. og vil ha akkumulert flere plerocercoider, som kan forklare en økt parasittinfeksjon med fiskevertens alder (Halvorsen & Andersen, 1984).

Habitatet til ørret vil endre seg noe med alderen (Henriksen et al., 2019). Dette kan forklare endringene i prevalens og abundans mellom de ulike aldersgruppene. Yngre ørret oppholder seg gjerne ved bekken i nærheten av der de ble klekket, hvor det er lite hoppekreps (Amundsen

et al., 2015). Dette er en forklaring på den lave infeksjonen av *Dibothriocephalus* spp. hos yngre ørret. Når ørret blir eldre, oppholder de seg for det meste i littoralsonen rundt innsjøer (Amundsen et al., 2008; Knudsen et al., 2008). Vi vet at ørret dominerer i denne sonen, og velger mer næringsrik mat, som for eksempel bunndyr og fisk. Habitatet vil ha noe å si for parasittinfeksjonen, men andre årsaker veier sannsynligvis tyngre.

Diett påvirker parasittinfeksjon av *Dibothriocephalus* spp. hos ørret som gjerne har flere ontogenetiske diettskifter gjennom livet (Prati et al., 2020) påvirket av størrelse, habitat og sesong (Klemetsen et al., 2003). Hoppekreps er første mellomvert for *Dibothriocephalus*-artene, så beiting på disse er en mulig årsak til infeksjoner hos små ørret. Generelt består dietten hos ørret for det meste av insektlarver, amfipoder, fisk og kun en liten andel dyreplankton (Amundsen et al., 2008; Prati et al., 2020). Siden andelen av hoppekreps er minimal, kan den relativt store infeksjonen i liten grad skyldes beiting på hoppekreps. Beiting på røye og stingsild kan føre til infeksjoner av *Dibothriocephalus* spp. ettersom plerocercoidene i disse kan re-etablere seg hos fiskespisere (Halvorsen & Andersen, 1984).

Tidligere studier har påvist en høyere andel fisk i dietten hos eldre ørret (Amundsen et al., 2008; Knudsen et al., 2008; Kuhn et al., 2016; Prati et al., 2020). Dette kan forklares med at ettersom ørreten vokser, tilpasses den bedre en fiskediett. Den økte infeksjonen hos ørret > 5 år kan dermed bety en høyere andel fisk i dietten. En høyere abundans av *D. dendriticus* i forhold til *D. ditremus* hos disse bekrefter også dette, ettersom det er vist at *D. dendriticus* har en bedre evne til re-etablering hos fiskespisere (Halvorsen & Wissler, 1973). Høyere abundans av *D. ditremus* hos yngre ørreter, kan skyldes en ujevn fordeling av coracidier i vannmassene, og at yngre ørreter oppholder seg i et område med mer *D. ditremus* og en større andel hoppekreps i dietten enn eldre ørreter (Petri et al., 2020).

Det var en viss nedgang i prevalens og abundans av begge *Dibothriocephalus*-artene hos ørret > 7 år, men aldersgruppen 10 år avviker fra dette. En kan tenke seg at dette skyldes ørretens immunforsvar. Immunforsvaret kan ha en sentral rolle i bekjempelse av parasitter. Derimot er det lite som tyder på gode immunresponser mot *Dibothriocephalus* arter i laksefamilien (Kristoffersen, 1986; Henriksen et al., 2016), annet enn at den lager en cyste rundt plerocercoidene. Dette kan skyldes at eldre ørret foretar et diettskifte (Amundsen et al., 2015) muligens fra mange små stingsild, med mye plerocercoider, til færre, større røyer, med mindre

plerocercoider (Kuhn et al., 2016). Det trenger imidlertid ikke å bety en lavere infeksjonsrate. Det kan skyldes at eldre ørret er i dårlig forfatning som følge av høye infeksjoner av flere parasittarter og dør, og at det er en positiv sammenheng mellom dødelighet av disse, inkludert deres parasitter og tettheten av parasitter (Vik, 1957; Kristoffersen, 1986). Dette ved at det kan oppstå en parasittindusert dødelighet, hvor veldig infisert ørret dør og reduserer parasittinfeksjonen (Halvorsen & Andersen, 1984; Kristoffersen, 1986). En slik negativ-feedback mekanisme kan være vanskelig å påvise, men ettersom det ikke er en utflating eller nedgang i infeksjonen hos alle aldersgruppene > 7 år er det lite sannsynlig grunnen for et slik infeksjonsmønster. Likevel vil et lavt antall individer i de eldste aldersgruppene, så det kan ikke utelukkes helt.

Det var et stort antall ørret i de fleste aldersgruppene, noe som gir indikasjoner på pålitelige resultater. Høy varians og klumpingsgrad kan derfor i større grad skyldes enkeltindivider med høy infeksjon. Resultatene gir klare indikasjoner på at infeksjonen av *D. ditremus* og *D. dendriticus* øker med alder hos ørret. Hovedårsak er akkumulering av plerocercoider over tid inni verten ettersom de har levetid i mange år, (Halvorsen & Andersen, 1984; Knudsen et al., 2004; Amundsen et al., 2015; Henriksen et al., 2016) kombinert med ontogenetisk diettskifte hvor de blir spesialiserte fiskespisere (Patri et al., 2020).

Resultatene i denne studien støtter til dels hypotesen om en høyere infeksjon av *D. ditremus* og *D. dendriticus* hos stingsildspisere enn de med annet næringsvalg, uavhengig av størrelse på ørreten. Studien viste at hos stingsildspisere var det en signifikant høyere abundans av begge *Dibothriocephalus*-artene enn hos ørret med annet næringsvalg. Det som ikke støtter hypotesen er knyttet opp mot størrelsen på ørret. Hos de minste ørretene er det ikke store forskjeller i abundans av *Dibothriocephalus*-artene hos stingsildspisere, kontra de med annet næringsvalg. Hos større ørreter var også infeksjonen relativt lik. Det var en klar økning i abundansen av begge *Dibothriocephalus*-artene hos ørret > 250 mm, noe som henger sammen med økningen hos ørret > 5 år (Appendix fig. 1). Funnet av dette underbygger som nevnt tidligere at det skjer et diettskifte til mer fiskebeiting hos ørret ved denne størrelsen (Amundsen et al., 2015). Økt infeksjon av *Dibothriocephalus* spp. hos laksefisk av overnevnte størrelse har også blitt funnet i andre studier (Vik, 1957; Knudsen et al., 2008; Henriksen, 2014; Prati et al., 2020). Det er også en tendens til kraftigere *Dibothriocephalus*-

infeksjoner hos ørret i innsjøer med tilstedeværelse av stingsild (Knudsen et al., 2008; Kuhn et al., 2016).

Høyere infeksjon hos ørret som hadde beitet på stingsild kan forklares med at stingsild gjerne har høy infeksjon av parasitter (Kuhn et al., 2015) og som nevnt tidligere kan plerocercoidene re-etablere seg i fiskespisende fisk (Vik, 1957; Henriksen et al., 2016; Amundsen et al., 2019). Kuhn et al. (2015) fant at gjennomsnittlig antall parasitter per stingsild var 56 i Takvatnet. Prevalens av *Dibothriocephalus* spp. i stingsild har blitt målt til 75,4 % (Kuhn et al., 2016). Stingsild var infisert av *D. ditremus* i større grad enn av *D. dendriticus*, men begge artene var til stede i stingsild (Kuhn, 2015). I denne studien var omtrent 80 % av stingsildbeitende ørret infisert av *Dibothriocephalus* spp. Resultatene støtter Kuhn et al. (2016) og Amundsen et al. (2019) sin omtale av stingsild som midtpunkt for overføring av næringsoverførte parasitter til både fugl og fisk.

Det kan virke som om ørret har stingsild i dietten tidligere enn de har røye i dietten. Det kan være flere årsaker til dette. For det første kan det være færre røyer enn stingsild av passende byttestørrelse i habitatet, littoralsonen. I tillegg kan stingsild være et lettere bytte å fange og som den derfor foretrekker (Kuhn et al., 2016). Ørreten er en predator spesialisert på fiskespising, og vil etter hvert som den vokser få et større gap. Dette gjør ørreten bedre tilpasset for å spise større bytter. På grunn av dette kan det være at den går over til å spise røye fordi stingsild vokser bare til en viss størrelse. Likevel foretrekker ørret helst fiskebytter < 10 cm og dette gjør stingsild (>8cm) innenfor den prefererte størrelsen hele sin livssyklus (Kuhn et al., 2016). Forskjellene i infeksjon hos stingsildspisere og de med annet næringsvalg avtok hos større ørreter. Siden vi vet at eldre og større ørreter også spiser røye (Knudsen et al., 2008; Kuhn et al., 2016), kan årsaken til en utjevnet forskjell i infeksjon av *Dibothriocephalus*-artene være at omtrent all stor ørret er piscivore.

Fiskespising forekommer sannsynligvis i høyere grad om vinteren enn vår, sommer og høst (Knudsen et al., 2008) Prati et al. (2020) fant derimot ikke noen vesentlige forskjeller i diett gjennom de ulike årstidene. Siden samplingen var utført i august og oktober, kan beiting på stingsild av ørret ha vært lavere enn om undersøkelsen ble gjort i januar. Likevel var det mye *Dibothriocephalus* spp. hos stor fisk som er en god markør på fiskespising. Røyer er kjent for å gjøre et habitatskifte fra profundal til littoral på høsten og på den måten det vil være et

overføringsvindu av *Dibothriocephalus* spp. til ørret i denne perioden (Knudsen et al., 2008). Analysen av mageinnholdet sier kun noe om hva fisken har beitet på de siste dagene, og av den grunn er det knyttet usikkerhet rundt omfanget av stingsildbeiting hos enkeltindivider. Det var høyere infeksjoner av begge *Dibothriocephalus*-arter hos stingsildpisere enn de med annet næringsvalg, men hos større ørret var infeksjonen relativt lik. Dette skyldes at plerocercoider i stingsild re-etableres hos ny fiskevert og at ørret sannsynligvis starter med å spise stingsild når de går over til fiskespising.

Resultatene fra de 20 siste årene i Takvatnet viste tendens til en svak nedgang i prevalens av begge *Dibothriocephalus*-artene hos ørret. Videre var det en signifikant økning i abundans og intensitet av *D. dendriticus*, mens disse parameterne endret seg lite for *D. ditremus*. Dermed støtter ikke resultatene hypotesen om en generell nedgang i infeksjonene over tid. Dette står i kontrast til tidlige studier utført rett i etterkant av uttynningsfisket i Takvatn fra 1984 – 1989 (Klemetsen et al., 2002; Amundsen et al., 2015; Henriksen et al., 2019). Som nevnt i innledningen var de viktigste effektene av uttynningsfisket en økt ørretbestand, økt vekst hos både ørret og røye, og lavere parasittinfeksjon av blant annet *Dibothriocephalus* spp. hos røye (Henriksen et al., 2019). Dette som følge av en redusert røyepopulasjon, bedre størrelsesfordeling av røyer i littoralsonen og endret diett fra hoppekreps til en større andel bunndyr (Klemetsen et al., 2002; Amundsen et al., 2019). Uttynningen ble imidlertid utført langt tilbake i tid slik at effektene av den trolig har liten betydning for å forklare resultatene i denne studien. Ved andre studier, hvor tetthet av verter for parasittene har blitt endret, har dette også medført en endring i infeksjonen av *Dibothriocephalus* spp fiskevert (Amundsen et al., 2019). En studie fra 1969 og periodevis frem til 2017 i Øvre Heimdalsvatn, viste en økning i infeksjon av *D. ditremus* hos ørret (Borgstrøm et al., 2017). En økning i antall sluttverter var sannsynligvis årsaken til dette (Borgstrøm et al., 2017). I Ånøya i Trøndelag fant Vik (1965) en nedgang i infeksjon av *D. dendriticus* hos ørret etter en uttynning av parasittens sluttvert, fiskemåke (*Larus canus*).

Den observerte stabiliteten i prevalens av *Dibothriocephalus* spp. og økningen i abundans og intensitet av *D. dendriticus* kan skyldes flere forhold som følge av parasittens kompliserte livssyklus og dynamiske endringer i over tid (Vik, 1957). Både abiotiske og biotiske faktorer har stor betydning. Med hensyn til sistnevnte, har særlig forekomsten av *Dibothriocephalus* spp. sine verter, fugl og hoppekreps, stor betydning i tillegg til fiskevertenes tetthet og

beitemønstre (Vik, 1957; Amundsen et al., 2015; Amundsen et al., 2019). Endret antall sluttverteter fugl i innsjøer, har vist seg å ha stor betydning for transmisjon av *Dibothriocephalus* spp. til fiskeverter. Dette henger sammen med at fugl beiter på infisert fisk og vil spre parasittegg i innsjøen sammen med fekalier (Vik, 1957, 1965). En av sluttvertene til *D. ditremus*, siland (*Mergus serrator*), var den fuglen med høyest antall hekkende par i Takvatnet i 2012, men det har likevel vært en nedgang siden 2003. Et høyt antall siland i forhold til andre fugler kan være en av grunnene til at *D. ditremus* hadde høyere prevalens enn *D. ditremus* samtlige år, unntatt ett. Fugl predaterer på stingsild, som er antatt til å ha sykluser med høy tetthet hvert 6 – 7 år (Klemetsen et al., 2002). Den svake nedgangen i antall hekkede fugl kan skyldes den relativt lave tetthet av stingsild rundt ca. 2010, ettersom stingsild er det viktigste fiskebyttet for fugl ved Takvatnet (Klemetsen & Knudsen, 2013). En sluttvert for *D. dendriticus*, fiskemåke (*Larus canus*), hadde også en nedgang i antall hekkende par i 2012 (Klemetsen & Knudsen, 2013). Dette kan også komme av den relativt lave tettheten av stingsild denne perioden. En mulig forklaring på økt abundans og intensitet av *D. dendriticus* hos ørret, kan være økt antall tetthet av sluttvert som følge av økt tetthet av stingsild i Takvatnet, men dette er vanskelig å vurdere pga. lite data.

Hoppekreps er første mellomvert for *Dibothriocephalus* spp. og et bytte for stingsild, røye og ørret. Et høyere antall infiserte hoppekreps i innsjøen vil naturligvis kunne økte transmisjonen av parasittene til fisk. Som nevnt tidligere spiser ørret lite hoppekreps (Amundsen et al., 2015; Prati et al., 2020), men ørretens bytter, røye og spesielt stingsild, spiser hoppekreps i større grad (Knudsen et al., 2004). På denne måten kan ørret bli indirekte påvirket av et økt antall infiserte hoppekreps i innsjøen. Fra 1999 til 2010 var det en viss økning i dyreplankton i røye sin diett (Amundsen et al., 2015), men det har trolig ikke vært økt hoppekreps i røye de senere år. Det kan derimot ha vært en økning av hoppekreps i stingsild. Siden det er manglende data på relativ tetthet av hoppekreps i stingsild i Takvatn over tid, kan ikke et høyere antall infiserte hoppekreps utelukkes helt som årsak til en økt infeksjon av *D. dendriticus* hos ørret de senere år. En økt vanntemperatur vil muligens kunne føre til en økt utvikling av hoppekreps, som beskrives senere i oppgaven. På denne måten vil tettheten av hoppekreps ha hatt en viss økning de senere årene.

Tetthet av mellomvertene ørret, røye og stingsild vil kunne påvirke transmisjonsraten av *Dibothriocephalus* spp ved at de beiter på mellomverter infisert med parasittenes larver. I



løpet av denne studiens 20 år har relativ tettheten av ørret økt, og det har de siste årene vært en antallsmessig fordeling på omtrent 50/50 av røye og ørret i littorale garnfangster i Takvatn (Amundsen et al. 2015). Relativ tetthet av røye har vært stabil, med kun mindre variasjoner fra starten av 2000-tallet til 2014 (Amundsen et al., 2015). Ørretens predasjon på smårøye er med på å regulere tettheten av røyepopulasjonen i Takvatn (Klemetsen et al., 2002; Amundsen et al., 2015). Endringene i relative tettheter av henholdsvis ørret og røye vil trolig ikke forklare økningen i abundans og intensitet av *D. dendriticus* med årene.

Det er foreslått at stingsild i Takvatnet har variasjoner i tetthet med topper på 6 – 7 år (Klemetsen et al., 2002). Denne studien viste at abundans, intensitet og til en viss grad prevalens av *Dibothriocephalus* spp. økte etter perioden 2009 – 2012, og dette kan være et resultat av en økning i tetthetene av, og dermed også beiting på, stingsild. Kuhn et al (2015) anslo at tettheten av stingsild i en periode med lavt nivå rundt 2010 (Kuhn et al., 2015). De senere år har det vært observert et høyt antall stingsild i littoralsonen (Eirik Henriksen, pers. meddl.). Dermed kan en antagelse være at økt tetthet av stingsild, sammen med mer fiskebeiting, har ført til en høyere forekomst av *D. dendriticus* hos ørret.

Dietten til ørret vil som nevnt i stor grad påvirke hvilke næringsoverførte parasitter den kan infiseres av (Knudsen et al., 2008; Henriksen et al., 2019). Planktivor røye har stor sannsynlighet for å bli infisert av *Dibothriocephalus* spp. via hoppekreps, i motsetning til ørret (Knudsen et al., 2004). Som studien viser, har ørreten likevel høy abundans og intensitet av *D. dendriticus*, og som diskutert tidligere kan dette knyttes til fiskebeiting (Knudsen et al., 2008). En økt abundans og intensitet av *D. dendriticus* hos ørret kan skyldes at ørret har spist samme mengde røye og stingsild, men at infeksjonen av *Dibothriocephalus* spp. i disse fiskevertene har økt. En annen mulig forklaring er at infeksjon av *Dibothriocephalus* spp. i røye og stingsild har vært stabil og at ørret har økt inntaket av røye og stingsild, eller bare en av dem. Infeksjonen av *Dibothriocephalus* spp. hos røye har hatt en nedgang siden 2001 og vært stabil de senere år (Henriksen et al., 2019). Det er imidlertid ingen data på hvordan infeksjonen av *Dibothriocephalus* spp. hos stingsild har variert gjennom årene i Takvatnet. Det er også funnet en økt andel fisk i dietten til ørret i løpet av perioden (Amundsen et al., 2015; Prati et al., 2020). Årsaken til økt infeksjon av *D. dendriticus* hos ørret kan være en kombinasjon av de overnevnte faktorene. Den store forskjellen i infeksjonsmønsteret av *D. ditremus* og *D. dendriticus* over tid, hvor særlig intensiteten av den sistnevnte har økt

betydelig, kan forsterke påstanden om økt fiskebeiting hos ørret, siden vi vet at *D. dendriticus* er best til å re-etablere seg i fiskespisende fisk (Knudsen et al., 2008).

Av abiotiske faktorer er spesielt temperatur viktig som en mulig årsak til de observerte endringene i infeksjonen av *Dibothriocephalus* spp. hos ørret over tid. Dette ettersom temperatur kan påvirke flere stadier i transmisjon av parasitter til fiskevert (Kristoffersen, 1986). Vanntemperaturen i Takvatnet har økt noe over tid (Kotowych et al., 2021, innsendt manuskript, Appendix fig. 2). Dette gir et lengere tidsvindu for tilføring av parasittegg med sluttvertenes fekalier som følge av en lengere isfri periode. En høyere temperatur vil også trolig stimulere tidligere klekking av parasittegg, og raskere utvikling av procercoïd i mellomverten hoppekreps (Kristoffersen, 1986; Primicerio, 2000). Hoppekreps vil også få en raskere utvikling og populasjonsvekst som følge av økt vanntemperatur (Pi. *D. dendriticus* er avhengig av høyere temperaturer enn *D. ditremus* (Kristoffersen, 1986). Abundans og intensitet av *D. ditremus* var relativt stabil med årene, men det var en økning av *D. dendriticus*, noe som gjør at temperatur kan være en av flere faktorer til økt abundans og intensitet av *D. dendriticus*. Likevel er økning i vanntemperatur i Takvatnet relativt liten, og vil alene ikke kunne forklare den økte infeksjonen (Henriksen, pers. meddl).

Prevalens var høyere for *D. ditremus* enn *D. dendriticus* hos ørret samtlige år, med ett unntak. Henriksen et al. (2016) fant også dette forholdet mellom *Dibothriocephalus*-artene hos røye og ørret. Dette kan skyldes at infeksjonspresset av de to er forskjellig som følge av en ujevn fordeling i innsjøens habitater og vannmasser (Knudsen et al., 1997). *D. ditremus* vil også ha en bedre fordeling i innsjøen grunnet flere antall sluttverter, og at sluttverten and og lom brer seg ut over et større område av Takvatnet.

Som diskutert tidligere, har alder og lengde hos ørret en betydning for transmisjonsraten av *Dibothriocephalus* spp. I denne studien var gjennomsnittlig alder hos ørret stabil, men det var en svak nedgang i gjennomsnittlig lengde og vekt hos ørret med årene. Nedgangen i gjennomsnittlig lengde kan utgjøre omtrent 1 år basert på gjennomsnittslengden i aldersgruppene (Appendix fig. 1), og ville kunne forklart en eventuell nedgang i infeksjonen av *Dibothriocephalus* spp. de senere år, da infeksjon øker med ørretens størrelse. Likevel var det ingen økning i gjennomsnittlig alder hos ørret, og lengdeforskjellen var relativt liten, noe

som gjør at ujevnheter i materialet trolig ikke påvirker resultatet i denne studien. Det er heller ikke ingen dokumentasjon på at lengde og vekt på ørretpopulasjonen i Takvatnet har gått ned.

Parasitter er kjent for å ha et klumpet fordelingsmønster i fiskeverter (Halvorsen & Andersen, 1984; Kristoffersen, 1993; Knudsen et al., 1996). Også i denne studien var klumpingsgrad  $>> 1$ , som tilsier en klumpete fordeling av plerocercoider i ørreten. Klumpingsgrad og varians var størst de to siste periodene av denne studien for *D. dendriticus* og i perioden 2014 – 2016 for *D. ditremus*. Også i disse periodene fant man den høyeste infeksjonen, maks antall plerocercoider i en ørret. Dette kan tyde på at økningen i abundans og intensitet skyldes at enkeltindivider med høy infeksjon av *Dibothriocephalus*-artene, drar opp snittet (Kristoffersen, 1986). Det er likevel et resultat i seg selv at de høyt parasitterte ørretene ble funnet i senere år av studien og en økt infeksjonsrate av *D. dendriticus* til ørret de senere år synes å være reell.

## Konklusjon

Denne studien har vist at infeksjonen av *Dibothriocephalus*-artene hos ørret økte med ørretens alder, som også vist i flere tidligere studier. Dette skyldes at parasittene har lang levetid og vil akkumuleres over tid i fiskeverten. Studien viste også at stingsildpisere hadde høyere infeksjon av begge *Dibothriocephalus*-artene enn ørreter med et annet næringsvalg, og at denne forskjellen var utjevnet hos større ørreter. Hovedårsaken til dette er muligens at stingsild har større infeksjon av *Dibothriocephalus*-artene enn røye og at ørret starter å beite på stingsild tidligere enn røye. Prevalens av begge *Dibothriocephalus*-artene hos ørret var relativt stabil, mens intensitet og abundans av *D. dendriticus* viste en økning gjennom 20 år i Takvatnet. En relativt stabil i prevalens kan skyldes at infeksjonspresset av *Dibothriocephalus*-artene i innsjøen har vært stabil, og at stor ørret hindrer plerocercoider i å fullføre sin livssyklus fordi den blir for stor for sluttverten fugl, å fange. Økningen i abundans og intensitet av *D. dendriticus* kan ha en mulig forklaring med at ørret har beitet mer på fisk, og spesielt på stingsild, ettersom tettheten av denne kan ha økt de senere årene. Denne langtidsstudien har gitt større kunnskap om infeksjonen av *D. ditremus* og *D. dendriticus* hos ørret i Takvatnet. Det er likevel behov for mer forskning på området.

## Referanser

- Amundsen, P.-A., Klemetsen, A., & Grotnes, P. E. (1993). Rehabilitation of a stunted population of Arctic char by intensive fishing. *North American Journal of Fisheries Management*, 13(3), 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(1), 149-158.
- Amundsen, P.-A., Knudsen, R., & Klemetsen, A. (2008). Seasonal and ontogenetic variations in resource use by two sympatric Arctic charr morphs. *Environmental Biology of Fishes*, 83(1), 45-55.
- Amundsen, P.-A., Knudsen, R., Kuris, A. M., & Kristoffersen, R. (2003). Seasonal and ontogenetic dynamics in trophic transmission of parasites. *Oikos*, 102(2), 285-293.
- Amundsen, P.-A., Kristoffersen, R., Knudsen, R., & Klemetsen, A. (2002). Long-term effects of a stock depletion programme: the rise and fall of a rehabilitated whitefish population. *Ergebnisse der Limnologie*, 57, 577-588.
- Amundsen, P.-A., Lafferty, K. D., Knudsen, R., Primicerio, R., Klemetsen, A., & Kuris, A. M. (2009). Food web topology and parasites in the pelagic zone of a subarctic lake. *Journal of Animal Ecology*, 78(3), 563-572.
- Amundsen, P.-A., Lafferty, K. D., Knudsen, R., Primicerio, R., Kristoffersen, R., Klemetsen, A., & Kuris, A. M. (2013). New parasites and predators follow the introduction of two fish species to a subarctic lake: implications for food-web structure and functioning. *Oecologia*, 171(4), 993-1002.
- Amundsen, P.-A., Primicerio, R., Smålås, A., Henriksen, E. H., Knudsen, R., Kristoffersen, R., & Klemetsen, A. (2019). Long-term ecological studies in northern lakes—challenges, experiences, and accomplishments. *Limnology and Oceanography*, 64(S1), S11-S21.
- Amundsen, P.-A., Smålås, A., Kristoffersen, R., Knudsen, R., Siwertsson, A., & Klemetsen, A. (2015). Takvatnprosjektet-Forskning og kultivering av en overbefolka røyebestand. *Septentrio Reports*, (5).
- 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*, 58(1), 207-221.

- Frainer, A., Johansen, K. M. S., Siwertsson, A., Mousavi, S. A., Brittain, J. E., Klemetsen, A., & Amundsen, P.-A. (2016). Variation in functional trait composition of benthic invertebrates across depths and seasons in a subarctic lake. *Fundam. Appl. Limnol.* 188: 103–112.
- Halvorsen, O., & Andersen, K. (1984). The ecological interaction between arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), and the plerocercoid stage of *Diphyllbothrium ditremum*. *Journal of Fish Biology*, 25(3), 305-316.
- Halvorsen, O., & Wissler, K. (1973). Studies of the helminth fauna of Norway. XXVIII. An experimental study of the ability of *Diphyllbothrium latum* (L.), *D. dendriticum* (Nitzsch), and *D. ditremum* (Creplin) (Cestoda, Pseudophyllidea) to infect paratenic hosts. *Norw J Zool*, 21, 201-210.
- Henricson, J. (1977). The abundance and distribution of *Diphyllbothrium dendriticum* (Nitzsch) and *D. ditremum* (Creplin) in the char *Salvelinus alpinus* (L.) in Sweden. *Journal of Fish Biology*, 11(3), 231-248.
- Henriksen, E. H., Frainer, A., Knudsen, R., Kristoffersen, R., Kuris, A. M., Lafferty, K. D., & Amundsen P.-A. (2019). Fish culling reduces tapeworm burden in Arctic charr by increasing parasite mortality rather than by reducing density-dependent transmission. *Journal of Applied Ecology*, 56(6), 1482-1491.
- Henriksen, E. H., Knudsen, R., Kristoffersen, R., Kuris, A. M., Lafferty, K. D., Siwertsson, A., & Amundsen, P.-A. (2016). Ontogenetic dynamics of infection with *Diphyllbothrium* spp. cestodes in sympatric Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) and brown trout *Salmo trutta* L. *Hydrobiologia*, 783(1), 37-46.
- Klemetsen, A., & Knudsen, R. (2013). Diversity and abundance of water birds in a subarctic lake during three decades. *Fauna Nor*, 33, 21-27.
- 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*, 39-47. Springer, Dordrecht.
- Knudsen, R., & Klemetsen, A. (1994). Infections of *Diphyllbothrium dendriticum*, *D. ditremum* (Cestoda), and *Cystidicola farionis* (Nematoda) in a north Norwegian population of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) during winter. *Canadian Journal of Zoology*, 72(11), 1922-1930.

- Knudsen, R., Amundsen, P.-A., & Klemetsen, A. (2002). Parasite-induced host mortality: indirect evidence from a long-term study. *Environmental Biology of Fishes*, 64(1), 257-265.
- 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(1), 107-116.
- Knudsen, R., Curtis, M. A., & Kristoffersen, R. (2004). Aggregation of helminths: the role of feeding behavior of fish hosts. *Journal of Parasitology*, 90(1), 1-7.
- 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(6), 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(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(2), 259-268.
- Kristoffersen, R. (1986). Infeksjonstilvekst, fordeling og effekt av måsemakk (*Diphyllbothrium dendriticum* Nitzsch) og fiskeandmakk (*D. ditremum* Creplin) i en røypopulasjon. (Hovedoppgave, UiT Norges arktiske universitet).
- Kuhn, J. A., 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(11), 1313-1323.
- Kuhn, J. A., Kristoffersen, R., Knudsen, R., Jakobsen, J., Marcogliese, D. J., Locke, S. A., Primicerio, R., & Amundsen, P.-A. (2015). Parasite communities of two three-spined stickleback populations in subarctic Norway: Effects of a small spatial-scale host introduction. *Parasitology Research*, 114(4), 1327-1339.
- Persson, L., Amundsen, P.-A., De Roos, A. M., Klemetsen, A., Knudsen, R., & Primicerio, R. (2007). Culling prey promotes predator recovery—alternative states in a whole-lake experiment. *Science*, 316(5832), 1743-1746.
- Poppe, T. (Red.). (1999). *Fiskehelse og fisesykdommer*. Oslo: Universitetsforlaget.



- Prati, S. (2019). Seasonal and ontogenetic variation in the infection of intestinal parasites in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta*) in a subarctic lake (Hovedoppgave, UiT Norges arktiske universitet).
- Prati, S., Henriksen, E. H., Knudsen, R. & Amundsen, P.-A. (2020) Impacts of ontogenetic dietary shifts on the food-transmitted intestinal parasite communities of two lake salmonids. *IJP: Parasites and Wildlife* 12, 155-164.
- Primicerio, R. (2000). Seasonal changes in vertical distribution of zooplankton in an oligotrophic, subarctic lake (Lake Takvatn, Norway). *Limnologica*, 30(4), 301-310.
- Rasch, K. B. (2019). *Samfunn av tarmparasitter hos ørret (Salmo trutta) og røye (Salvelinus alpinus) i to innsjøer i Troms* (Hovedoppgave, UiT The Arctic University of Norway).
- Vik, R. (1957). Studies of the Helminth Fauna of Norway. I. Taxonomy and Ecology of *Diphyllobothrium norvegicum* n. sp. and the Plerocercoid of *Diphyllobothrium latum* (L.). *Nytt Mag. Zool*, 5, 25-93.
- Vik, R. (1964). The Genus *Diphyllobothrium*: An Example of the Inderdependence of Systematics and Experimental Biology. *Experimental Parasitology*, 15, 361-380.
- Vik, R. (1965). Studies of the Helminth Fauna of Norway. VI. An experiment in the control of *Diphyllobothrium* Infections in trout. *Nytt Mag. Zool*, 13, 76-78.

## Appendix

Appendix tabell 1 – Antall ørret for hver aldersgruppe samlet i perioden fra 2001 til 2020 i Takvatnet. Gjennomsnittlig antall plerocercoider av *D. ditremus* og *D. dendriticus*, varians, klumpingsgrad (abundans) og min - maks plerocercoider beregnet hos ørret i undersøkte aldersgrupper.

Aldersgruppe	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>n ørret</b>	90	202	235	126	62	28	15	7	7
<b><i>D. ditremus</i></b>									
<b>Gjennomsnitt</b>	0,2	1,5	4,9	3,3	14,3	35,6	25,9	22,4	14,9
<b>s<sup>2</sup></b>	0,5	25,3	463,7	46,7	1253,2	2772,5	2025,1	2740,0	751,8
<b>s<sup>2</sup> / <math>\bar{x}</math></b>	2,4	17,2	94,1	14,4	87,9	77,9	78,1	122,2	50,6
<b>Min - maks</b>	1 - 4	1 - 57	1 - 285	1 - 40	1 - 192	1 - 180	1 - 151	1 - 141	1 - 76
<b><i>D. dendriticus</i></b>									
<b>Gjennomsnitt</b>	0,1	0,4	4,2	1,4	25,3	98,7	57,9	52,7	84,0
<b>s<sup>2</sup></b>	0,3	4,8	590,4	12,8	5806,3	49702,7	11745,0	15131,9	32902,7
<b>s<sup>2</sup> / <math>\bar{x}</math></b>	2,4	11,2	139,6	9,0	229,2	503,7	203,0	287,1	391,7
<b>Min - maks</b>	1 - 3	1 - 28	1 - 315	1 - 23	1 - 386	1 - 1040	1 - 395	1 - 331	1 - 488

Appendix tabell 2 – Antall ørret samlet i periodene 2001 - 2004, 2005 - 2008, 2009 - 2012, 2014 - 2016 og 2017- 2020 i Takvatnet. Gjennomsnittlig antall plerocercoider, varians, klumpingsgrad (abundans) og min - maks plerocercoider for *D. ditremus* og *D. dendriticus* hos ørret.

<i>D. ditremus</i>					
	2001 - 2004	2005 - 2008	2009 - 2012	2014 - 2016	2017 - 2020
<b><i>n</i> ørret</b>	89	130	186	142	276
<b>Gjennomsnitt</b>	5,8	6,3	4,3	8,4	5,8
<b>Varians</b>	922,0	455,2	287,0	1510,0	453,2
<b><math>s^2 / \bar{x}</math></b>	158,0	71,7	67,0	180,0	78,0
<b>Min - maks</b>	1 - 285	1 - 192	1 - 141	1 - 411	1 - 180
<i>D. dendriticus</i>					
	2001 - 2004	2005 - 2008	2009 - 2012	2014 - 2016	2017 - 2020
<b><i>n</i> ørret</b>	89	130	186	142	276
<b>Gjennomsnitt</b>	6,2	9,2	8,5	10,9	12,9
<b><math>s^2</math></b>	1153,0	1559,0	1976,0	6554,0	6583,4
<b><math>s^2 / \bar{x}</math></b>	185,0	168,7	234,0	604,0	511,0
<b>Min - maks</b>	1 - 315	2 - 330	1 - 356	1 - 870	1 - 1040

Appendix tabell 3 – Estimat, standardfeil, T - verdi og P - verdi for abundans hos ørret fra Takvatn, testet med generalized linear model (GLM). R – square for analysen var 0,61.

	Estimat	Standardfeil	T - verdi	P - verdi
<b>År</b>	1.228	0.455	2.699	0.031
<b>Art</b>	-3.800	1.287	-2.953	0.021

Appendix tabell 4 – Antall infisert ørret samlet i periodene 2001 - 2004, 2005 - 2008, 2009 - 2012, 2014 - 2016 og 2017- 2020 i Takvatnet. Gjennomsnittlig antall plerococoider, varians, klumpingsgrad (intensitet) og min - maks plerococoider for *D. ditremus* og *D. dendriticus* hos ørret

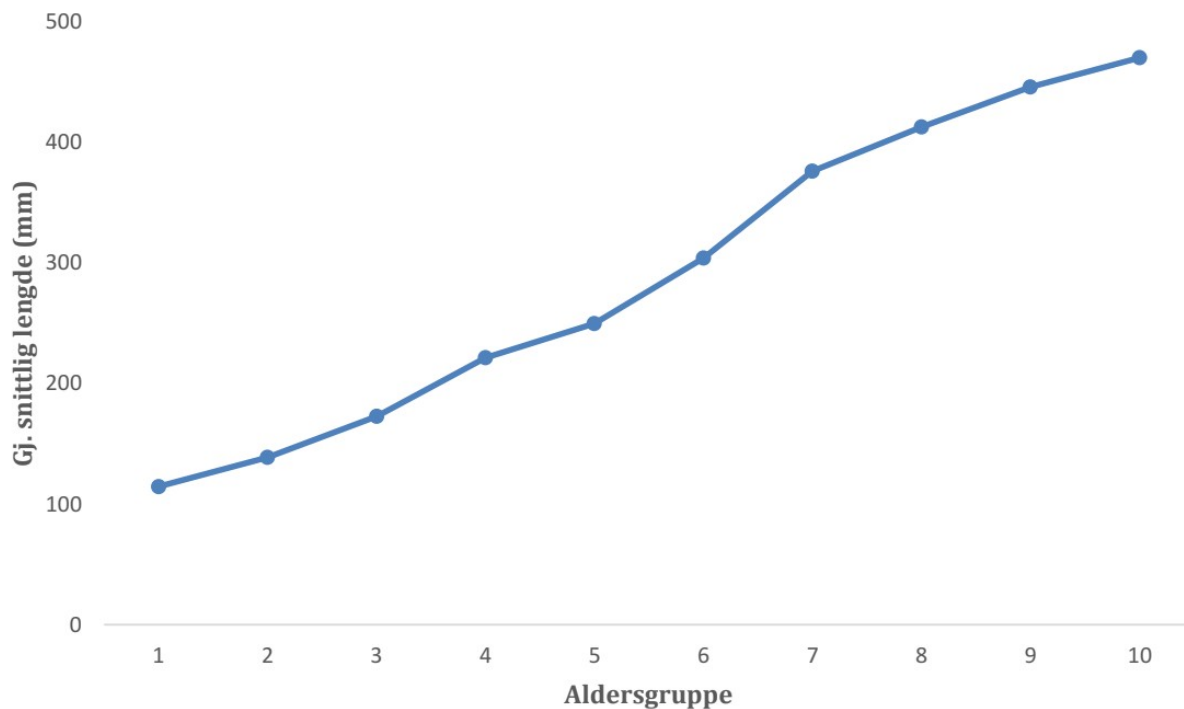
<b><i>D. ditremus</i></b>					
	<b>2001 - 2004</b>	<b>2005 - 2008</b>	<b>2009 - 2012</b>	<b>2014 - 2016</b>	<b>2017 - 2020</b>
<b><i>n</i> ørret</b>	41	63	57	67	109
<b>Gjennomsnitt</b>	12,7	13,1	14,0	17,8	14,7
$s^2$	1940,7	857,2	810,3	3055,1	1022,7
$s^2 / \bar{x}$	153,3	65,5	58,0	171,6	69,8
<b>Min-maks</b>	1 - 285	1 - 192	1 - 141	1 - 411	1 - 180
<b><i>D. dendriticus</i></b>					
	<b>2001 - 2004</b>	<b>2005 - 2008</b>	<b>2009 - 2012</b>	<b>2014 - 2016</b>	<b>2017 - 2020</b>
<b><i>n</i> ørret</b>	34	49	38	32	59
<b>Gjennomsnitt</b>	16,4	24,5	41,4	48,2	60,3
$s^2$	2904,1	3809,0	8482,3	27956,7	28310,5
$s^2 / \bar{x}$	177,6	155,4	205,0	580,5	469,9
<b>Min-maks</b>	1 - 315	1 - 330	1 - 356	1 - 870	1 - 1040

Appendix tabell 5 – Estimat, standardfeil, T - verdi og P - verdi for intensitet hos ørret fra Takvatn, testet med generalised linear model (GLM). Interaksjon (år\*art) mellom *Dibothriocephalus*-artene gjør det vanskelig å kommentere på andre verdier. R – square var 0,92.

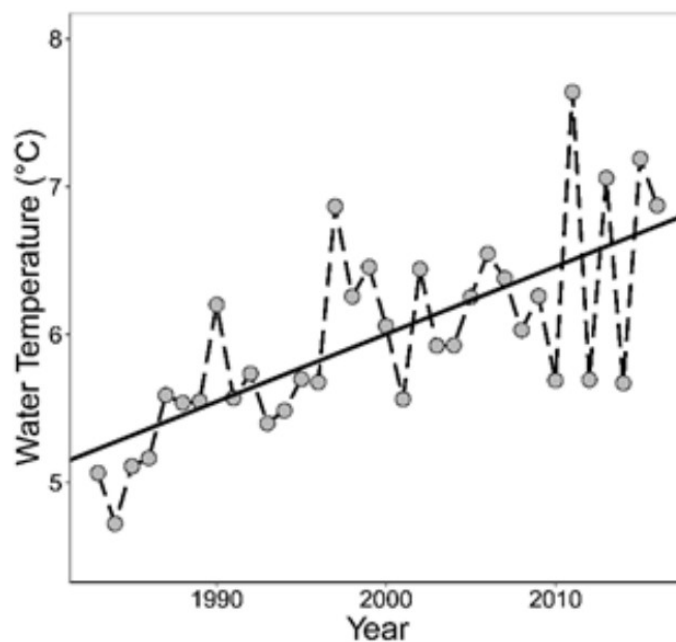
	Estimat	Standardfeil	T - verdi	P - verdi
År	16.753	2.240	7.479	0.0003
Art	13.946	10.507	1.327	0.233
År*art	-15.084	3.168	-4.761	<b>0.003</b>

Appendix tabell 6 – Estimat, standardfeil, T - verdi og P - verdi for abundans av *D. ditremus* og *D. dendriticus* mot lengde og stingsildbeiting hos ørret fra Takvatn, testet med generalised linear model (GLM). GLM var utført på lengdegrupper opp til 350 mm. R-square for GLM analysen var 0.8727 for *D. ditremus* og 0.8887 for *D. dendriticus*

<i>D. ditremus</i>				
Variabel	Estimat	Standardfeil	T - verdi	P - verdi
Lengde	0.015012	0.002252	6.666	0.000286
Stingsildbeiting	-1.3978	0.318485	-4.389	0.003200
<i>D. dendriticus</i>				
Variabel	Estimat	Standardfeil	T - verdi	P - verdi
Lengde	0.021164	0.002827	7.486	0.000139
Stingsildbeiting	-1.68699	0.399800	-4.220	0.003939



Appendix figur 1 – Gjennomsnittlig lengde i ulike aldersgrupper hos ørret (n = 823) fra Takvatn i perioden 2001-2020.



Appendix figur 2 – Vanntemperatur i Takvatn fra omtrent 1980 til 2020. Hentet fra Nicholas Kotowych, Aslak Smalås, Per-Arne Amundsen, Raul Primicerio, innsendt manuskript, 2021.