

Næringsøkologi til fiskepisende ørret og gjedde i Pasvikvassdraget (Vaggatem)

Martin Skog

BIO-3950 Mastergradsoppgave i biologi

August 2011

Innhold

Sammendrag	i
Innledning.....	1
Områdebeskrivelse.....	5
Pasvikdalen og vassdraget.....	5
Fiskesamfunnet	6
Ruskebukta	7
Tjærebukta	7
Material og metode.....	9
Stengselet	9
Innsamling av fiskemateriale.....	9
Mageprøver	10
Prøver til stabile isotoper	11
Alder	13
Dataanalyse	13
Resultater	14
Byttedyrfordeling i diett	14
Diettoverlapp.....	16
Fyllingsgrad og andel tomme mager	16
Predator- og byttefisklengde.....	18
Stabile isotoper	19
Alders sammensetning og vekst hos gjedde	21
Diskusjon	23
Referanseliste.....	32
Vedlegg.....	41
Takk til	42

Sammendrag

Pasvikvassdraget ble tidlig på 1990-tallet utsatt for en invasjon av lagesild fra Enaresjøen i Finland. Tidligere undersøkelser har foreslått at økt utsetting av fiskespisende ørret kan ha en regulerende effekt på lagesildbestanden. I 2009 ble det gjennomført et eksperiment med utsetting av 1500 ørret i Ruskebukta i øvre del av vassdraget, for å undersøke ørretens egnethet til biokontroll av den invaderende lagesilda. Dette studiet ble gjort i forbindelse med biokontrolleksperimentet, og undersøkte næringshabitatet til fiskespisende ørret og gjedde. For at biokontroll med fiskespisende ørret skal være vellykket er det viktig å ha god kjennskap til økosystemet de settes ut i. Gjeddene er en potensiell predator på ørret og i Pasvik er den tidligere også observert i pelagialsonen, som er den fiskespisende ørretens hovedhabitat.

Både ørret og gjedde var fiskespisere, men de hadde forskjellig næringshabitat. Dietten hos ørret i øvre del av Pasvikvassdraget var dominert av pelagisk lagesild. Gjeddens diett omfattet alle de vanligste fiskeartene i området, men littorale arter som sik, abbor og andre gjedder var viktigst. Gjeddens diett så ut til å være styrt av en kombinasjon av sesongmessig tilgang og en preferanse for arter med et minimum av antipredatortrekk. Både ørret og gjedde inkluderte lagesild i dietten, men diettoverlappet var generelt lavt. Ørret og gjedde hadde også ulike preferanser på byttedyrstørrelse. Ørreten foretrakk små lagesild, mens gjeddene inkluderte et bredt størrelsesspekter av byttefisk i dietten. Gjeddene utgjorde en betydelig trussel for nyutsatt ørret, men utover en omfattende predasjon på de nyutsatte fiskene fantes det ingen indikasjon på at gjeddene er en viktig predator på ørret. Dette er trolig en effekt av at fiskespisende ørret er pelagiale jegere, mens større gjedde hovedsakelig har en littoral diett. Større ørret unngår dermed predasjon fra gjeddene i større grad enn små ørret, ved at de raskere kan ta i bruk den pelagiale lagesild-ressursen.

Innledning

Spredning av fremmede arter anses som en av de største truslene mot biologisk mangfold på global skala (Gido & Brown 1999; Williamson 1999; Davis 2003). Det er derfor et stadig økende fokus på bekjempelse av slike innførte arter, blant annet gjennom biologisk kontroll. For å sikre at biologisk kontroll av innførte arter er vellykket, er det en forutsetning at man har god kjennskap til forholdene og artene i økosystemet.

Biologisk kontroll vil si at man benytter levende organismer til å bekjempe en uønsket art. Dette kan gjøres ved å introdusere en predator, parasitt eller patogen, eller ved å øke/minske tettheten av arter som allerede er tilstede i økosystemet (DeBach & Rosen 1991; Eilenberg m.fl. 2001; Van Driesche m.fl. 2010). I innsjøer dreier slik biokontroll seg ofte om å sette ut eller øke bestanden av topp-predatorer for å kontrollere en bestand av planktivor fisk, som igjen kan gi effekt nedover til dyreplankton og planteplankton. En slik respons over flere ledd nedover i næringskjeden kalles en trofisk kaskade (Carpenter m.fl. 1985). Når økosystemer er strukturert av topp-predatorer på denne måten kalles dette topp-ned kontroll. Generelt er effekten av topp-ned kontroll sterkest i de øverste trofiske nivåene, og utsetting av predatorer kan ha dramatisk effekt på byttedefiskbestanden (Benndorf m.fl. 1984; McQueen m.fl. 1986; McQueen m.fl. 1989; Benndorf 1990). Topp-ned manipulering av innsjøer har blant annet vært benyttet i de store amerikanske innsjøene for å få bukt med en invaderende art, alewife (*Alosa pseudoharengus*). Der ble ulike arter av fiskepisende laks satt ut for å beite ned alewifebestanden, og samtidig gi en økonomisk gunstig bestand av laks (Stewart m.fl. 1981; Kitchell & Crowder 1986). Manipulering av innsjøsystemer ved bruk av topp-ned kontroll kan dermed være et viktig verktøy i forvaltning av naturlige bestander, eller brukes i bekjempelse av introduserte arter.

I Pasvikvassdraget i Øst-Finnmark har det pågått en invasjon av lagesild (*Coregonus albula*) siden tidlig på 1990-tallet. Lagesilda er en liten laksefisk som ble introdusert til Enaresjøen i Finland ved at yngel rømte fra et klekkeri ved innsjøen, samt at det også ble satt ut yngel i et sidevassdrag til Enaresjøen (Reiestad & Karlsen 1991; Bøhn 1996). Enaresjøen renner til havet gjennom Pasvikvassdraget, og Kristoffersen (1984) påpekte muligheten for spredning av lagesild til den norske delen av vassdraget. Kaplanturbinene i kraftstasjonene og den lave fallhøyden nedover i vassdraget ble da ikke ansett som en hindring for spredningen av lagesilda. I 1989 ble forutsigelsen om spredning bekreftet (Amundsen m.fl. 1999), og

allerede på begynnelsen av 1990-tallet var arten godt etablert i øvre deler av vassdraget (Bøhn 1996; Amundsen m.fl. 1999; Bøhn & Amundsen 2001). Lagesilda er beskrevet som en meget effektiv planktonspesialist (Sandlund & Næsje 2000), og har siden invasjonen ført til en reduksjon på ca 90 % av den planktonspisende populasjonen av sik (*Coregonus lavaretus*) (Bøhn m.fl. 2008). Den resterende planktonsikpopulasjonen har blitt fortrent til profundal- og littoralsonen, hvor de utsettes for konkurranse fra bunnsik, samt predasjon fra gjedde (*Esox lucius*), abbor (*Perca fluviatilis*) og lake (*Lota lota*) (Bøhn m.fl. 2002; Amundsen m.fl. 2003; Bøhn & Amundsen 2004). Lagesilda er i dag utbredt i hele vassdraget.

Ørreten (*Salmo trutta*) er hovedsakelig en synspredator som er avhengig av lys for å jakte (Elliott 2011). Dette avgrenser områdene for næringsøk til de fotiske sonene i innsjøen; littoralen og den øvre del av pelagialen (Næsje m.fl. 1998). Habitatet til ørret overlapper dermed med habitatet til den pelagiske lagesilda. Ørret blir fiskespisere ved ca 20 cm, og foretrekker ofte byttedyr i størrelsesorden 8-13 cm, eller ca 1/3 av egen kroppstørrelse (L'Abée-Lund m.fl. 1992; Næsje m.fl. 1998; Kahilainen & Lehtonen 2001). Lagesilda i Pasvikvassdraget har en gjennomsnittlig størrelse på 10-12 cm (Amundsen m.fl. 1999; Amundsen & Bøhn 2003). Før invasjonen av lagesild, var sik den viktigste byttedyrarten for Pasvik-ørreten (Kristoffersen 1984). Tross en reduksjon på >90 % av planktonsik, ser ørreten i Pasvik ut til å nyte godt av lagesildas inntog. Lagesild er et ideelt bytte for en fiskespisende ørret, og utgjør nå hovedandelen av dietten til voksen ørret i vassdraget (Jensen m.fl. 2004; Jensen m.fl. 2006; Johannessen 2007; Jensen m.fl. 2008). Ørretens effektive predasjon av lagesild har gitt grunnlag for å forvente en mulig reduksjon i lagesildbestanden ved økt utsetting av fiskespisende ørret (Jensen m.fl. 2004; Jensen m.fl. 2006). I 2009 ble effekten av ørretens topp-ned kontroll av lagesild forsøkt undersøkt ved et større biokontrolleksperiment. Formålet med dette eksperimentet var å undersøke potensialet for biokontroll av den innførte lagesilda, ved å øke tettheten av stor fiskespisende ørret. De utsatte ørretene var oppvokst i anlegget til Pasvik Kraft, men var av lokal stamme og ble ansett som godt egnet til biokontroll.

Undersøkelser i Pasvikvassdraget viste en tendens til at gjenfangst av ørret økte med størrelsen på den utsatte fisken (Arnesen 1987). Basert på dette ble minstemålet på utsatt ørret hevet fra 20 cm til 25 cm fra og med 1990 (Jensen 2002). Arnesen (1987) fant ingen

ørret i undersøkte gjeddemager, men kunne ikke utelukke at predasjon var en av årsakene til lav gjenfangst av utsatt ørret.

Gjedde har en sirkumpolar utbredelse, og finnes i en rekke akvatiske systemer. Den er å finne i alt fra små bekker til elver, fra små tjern til store innsjøer og til og med i brakkvann (Jepsen m.fl. 2001). Omfanget av gjeddas utbredelse tilsier at den er svært tilpassningsdyktig både i bruk av habitat og diett. Gjedda er generelt beskrevet som en littoral predator (Diana 1979; Chapman & Mackay 1984), men i Pasvik er den også observert i pelagialen (Amundsen m.fl. 2003). Gjedda beskrives stort sett som en utpreget fiskepredator, men Chapman (1989) viste at også evertebrater kan spille en viktig rolle i gjeddas diett. Selv om stor gjedde er i stand til å ta større byttedyr, har enkelte forsøk vist at den prefererer mindre byttefiskstørrelser (Hart & Hamrin 1988). Det er også foreslått at valget av størrelsen på byttefisk hos gjedde er gapsbegrenset (Hart & Hamrin 1988; Nilsson & Brönmark 2000). Den store tilpassningsdyktigheten til gjedde, samt at gjedde tidligere har blitt observert i pelagiale garnfangster i Pasvik, gir mistanke om at gjedda også til en viss grad jakter lagesild i pelagialen, og dermed potensielt konkurrerer med ørreten.

Dietten til fiskespisende fisk som gjedde og ørret, kan være vanskelig å kartlegge presist ved hjelp av mageprøver, da en stor andel av magene ofte er tomme (Frost 1954; Diana 1979; Beaudoin m.fl. 1999; Arrington m.fl. 2002). Dette gjør at man ved tradisjonelle mageprøver kan overse viktige, men sjeldne byttedyr (Beaudoin m.fl. 1999). Diana (1979) fant blant annet at store, men sjeldne byttedyr hadde stor betydning for det totale kaloriinntaket for gjedde. I dette studiet er det derfor benyttet stabile isotop-analyser (SIA) i tillegg til mageprøveanalyser, for å få informasjon om dietten med både taksonomisk (mageprøver) og trofisk (SIA) oppløsning. Analysene av de stabile karbon- og nitrogenisotopene gir et langtidsintegreert bilde av fiskens habitat- og diettbruk og trofisk nivå (Peterson & Fry 1987), til forskjell fra mageprøveanalyser som kun gir et øyeblikksbilde av dietten i timer eller dager før fangstøyeblikket. Forholdet mellom tung og lett karbonisotop hos primærprodusenter varierer basert på en rekke fysiske og kjemiske forhold som påvirker karbonfikseringen (se Jardine 2003). Dette skaper distinkte isotopsignaturer for primærproduksjon fra de ulike sonene av innsjøene, og gjør det mulig å plassere konsumentene på en littoral-pelagisk-profundal gradient (Vander Zanden & Rasmussen 1999). Forholdet mellom de tunge og lette isotopene av karbon og nitrogen opptrer på en forutsigbar måte i næringskjedene, og kan

derfor benyttes for å beskrive forhold knyttet til næringshabitat og trofisk nivå. Forholdet mellom den tunge ^{13}C og lette ^{12}C isotopen ($\delta^{13}\text{C}$) endres lite oppover i næringskjeden (0-1‰ beriking). Ratioen av tung/lett karbonisotop hos en predator vil dermed være tilnærmet lik som ratioen i byttedyret dens, og tilnærmet lik som ratioen videre nedover i næringskjeden til primærprodusentene (DeNiro & Epstein 1978). På den måten kan man spore hvor den opprinnelige karbonproduksjonen i dietten hos en konsument stammer fra, og dermed også si noe om næringshabitatet til konsumenten. Den tunge nitrogenisotopen ^{15}N berikes derimot oppover i næringskjeden med ca 3,4‰ per trofisk nivå, på grunn av at organismene skiller ut den lettere ^{14}N isotopen i urin (Minagawa & Wada 1984; Peterson & Fry 1987). $\delta^{15}\text{N}$ (ratioen av tung/lett nitrogenisotop) kan derfor brukes som et mål på trofisk posisjon, basert på diett assimilert over lengre tid (Minagawa & Wada 1984; Peterson & Fry 1987; Hesslein m.fl. 1991; Cabana & Rasmussen 1996).

Denne undersøkelsen ble gjort i tilknytning til biokontrolleksperimentet i 2009, og tar for seg næringsøkologien til fiskespisende ørret og gjedde i Pasvikvassdraget. Ved å sammenligne diett og næringshabitat hos de to artene kan man belyse hvilke roller de to predatorene har i økosystemet. Basert på tidligere diettstudier (Jensen m.fl. 2004; Jensen m.fl. 2006; Johannessen 2007), antas ørreten å være velegnet til biologisk kontroll av lagesild, men gjeddass rolle i forbindelse med ørretutsettingene er mindre kjent. Interaksjonene mellom disse to predatorartene er viktige å forstå for å forsikre at ørretutsettingene er mest mulig vellykket. Fra Pasvik er det tidligere rapportert en høyere gjenfangst på større utsatt ørret (Arnesen 1987), men det er ikke kjent i hvor stor grad dette skyldes predasjon fra gjedde.

Følgende hypoteser ble undersøkt:

- Det er forskjeller i dietten hos ørret og gjedde i Pasvikvassdraget, men begge er hovedsakelig fiskespisere.
- Næringshabitatet til gjedda er hovedsakelig littoralt, mens ørreten er en pelagial predator.
- Det forventes at gjedda predaterer på ørret i liten grad, på grunn av forskjeller i næringshabitat og størrelsen på utsatt ørret.
- Gjedde og ørret prefererer ulike byttedyrstørrelser.

I tillegg til de økologiske sammenhengene knyttet til utsatt ørret og gjedde, vil denne undersøkelsen også kort ta for seg metoden som ble brukt i utsettingen, og foreslå forbedringer av metoden.

Områdebeskrivelse

Pasvikdalen og vassdraget

Pasvik har vært arena for omfattende naturvitenskapelige undersøkelser helt siden den kjente ornitologen og jegeren Hans Tho. L. Schaanning flyttet til området i 1900. Schaanning satte Pasvik på kartet i den vitenskapelige verden, og siden den tid har det blitt foretatt både arkeologiske, geologiske og biologiske undersøkelser i området. Pasvik er i dag en av de best dokumenterte områdene i Nord-Norge når det gjelder naturvitenskapelige forhold (Wikan m.fl. 1994).

Fisket i Pasvikvassdraget har historiske røtter, og det er funnet bosettinger i området fra fem-seks tusen år tilbake (Wikan m.fl. 1994). I moderne tid er sportsfiske av den berømte stor-ørreten fra Pasvik et viktig punkt i forvaltningen av vassdragsressursene. Det bedrives også et tradisjonsrikt husholdningsfiske i området, men dette har avtatt over de siste tiårene. I 1982 ble det opprettet et fiskemottak ved Vaggatem som base for et kommersielt fiske etter spesielt sik, abbor og gjedde. Fiskemottaket er i dag nedlagt.

Pasvikdalen ligger i Sør-Varanger kommune, helt øst i Finnmark, med Finland i vest og Russland i øst. Denne nordøstlige beliggenheten gjør at Pasvik har et variert og mangfoldig dyre- og planteliv, med innslag av både vestlige og østlige arter (Wikan m.fl. 1994). Området er i norsk sammenheng unikt ved at det er en blanding av arktisk tundra og en del av den sibirske taigaen. Landskapet rundt vassdraget er preget av furuskog og myrer, samt bjørk. Klimaet er relativt tørt, med ca 358 mm nedbør per år (Fiskebeck 1983). Berggrunnen er dominert av fattige bergarter som gneis og granitt, og er i store deler dekket av morenemasser og breelvavsetninger (Abildsnes & Lutnæs 2009).

Pasvikvassdraget opprinner fra Enaresjøen (1102 km²) i Finland og renner nordøstover inn i Russland og definerer deretter den norsk-russiske grensen over en strekning på ca 120 km. Totalt strekker elva seg 147 km fra den finske delen, gjennom det norsk-russiske området, før det til slutt munner ut i Bøkfjorden øst for Kirkenes. På denne strekningen, fra Enare til

havet, har elva et fall på 119 m (Wikan m.fl. 1994). Den norsk-russiske delen av vassdraget har et totalareal på 142 km², et nedbørsfelt på 18,404 km², og en gjennomsnittlig vannføring på 175m³/s (Fiskebeck 1983; Kristoffersen 1984). Isen legger seg i oktober/november og ligger til mai/juni. Vanntemperaturen i den isfrie sesongen har et gjennomsnitt på 12 °C, og overstiger sjeldent 17-18 °C (Jensen m.fl. 2004). På 50-70 tallet ble det bygget totalt sju kraftstasjoner i vassdraget, to norske og fem russiske. På grunn av vassdragsreguleringene fremstår området i dag som en serie av innsjøer og reservoarer, og mange av de naturlige fossene og strykene er borte. Bredden varierer fra noen hundre meter til flere kilometer. Overgangen til et sakteflytende innsjømagasin har endret artssammensetningen til fordel for innsjølevende arter som sik, gjedde og abbor, mens mer strømlevende arter som harr (*Thymallus thymallus*) og ørret har gått tilbake (Christiansen & Mikkelsen 1997). For å kompensere for tapt rekruttering i ørretbestanden som følge av manglende gyte- og oppveksthabitat, setter Pasvik Kraft ut 5000 ørret over 25 cm årlig. Disse utsettingene har foregått siden 1979 (Arnesen 1987). Utsettingene ansees som viktig for å opprettholde ørretbestanden og sportsfisket knyttet til den, selv om utbyttet i ren biomasse er relativt lite (Reiestad & Karlsen 1991). Den utsatte ørreten dominerer nå den voksne delen av bestanden (Amundsen m.fl. 2005; Jensen m.fl. 2008)

Fiskesamfunnet

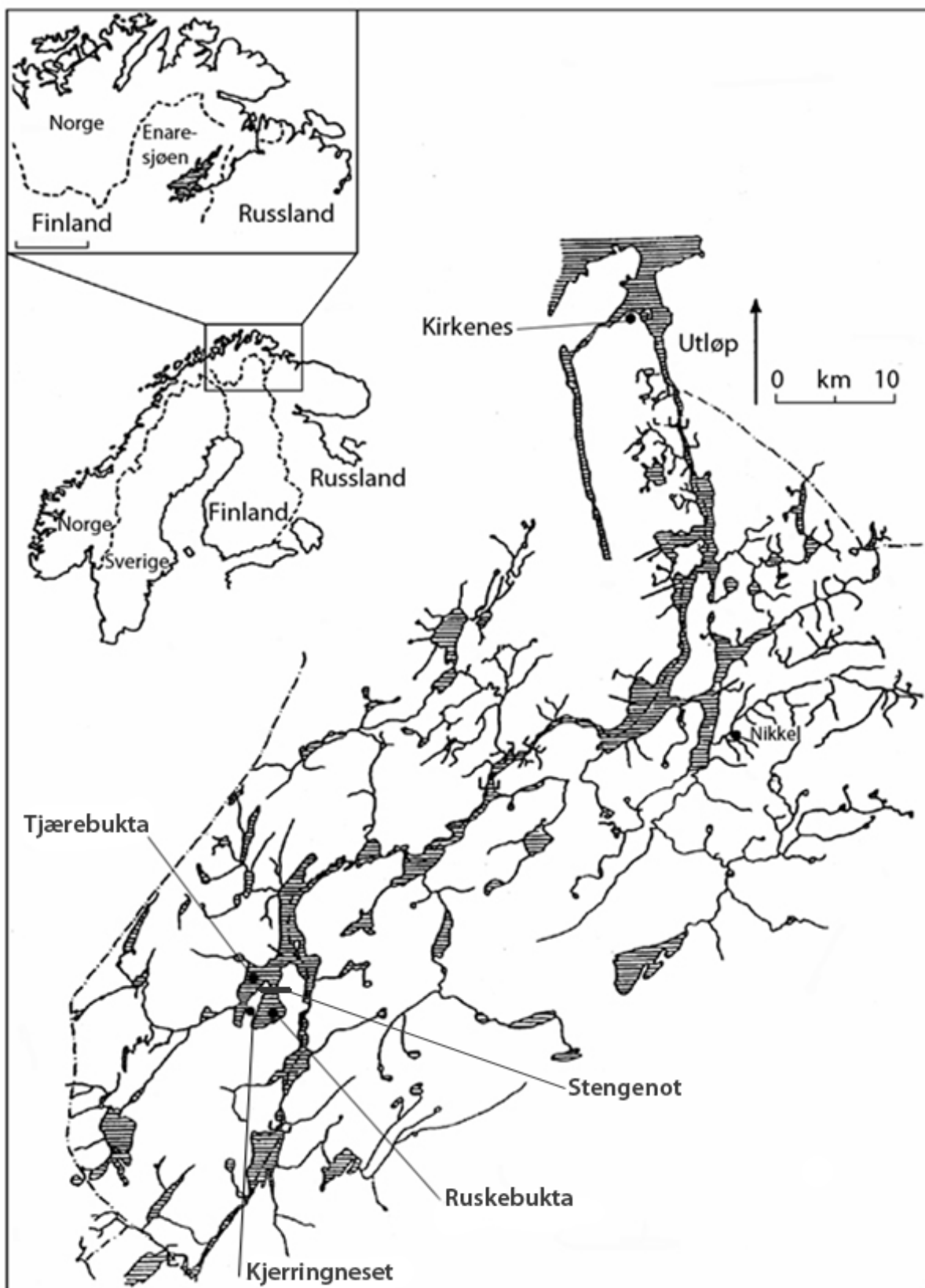
Pasvikvassdraget er med sine 15 registrerte fiskearter et av de mest artsrike vassdragene i nordnorsk sammenheng (Reiestad & Karlsen 1991). De vanligste artene er sik, lagesild, abbor, gjedde, lake og ørret. I tillegg er det registret: Laks (*Salmo salar*), røye (*Salvelinus alpinus*), harr, ørekyte (*Phoxinus phoxinus*), ni-pigget stingsild (*Pungitius pungitius*), trepigget stingsild (*Gasterosteus aculeatus*), pukkellaks (*Oncorhynchus gorbuscha*), elveniøye (*Lampetra fluviatilis*) og ål (*Anguilla anguilla*) (Reiestad & Karlsen 1991). Siken opptre som to økologiske morfer, planktonsik og bunnsik. Planktonsiken har mange, tettsittende og lange gjellegitterstaver (gjennomsnittlig antall 33,0) og lever av plankton i pelagialen. Bunnsiken har få og kortere gjellegitterstaver (gjennomsnittlig antall 23,1) og er en bunndyrspiser (Amundsen m.fl. 1999; Amundsen m.fl. 2004).

Ruskebukta

Ruskebukta (69°13' N 29°15' Ø, 52 m.o.h), eller Ruskvann som det kalles lokalt, er et 5,3 km² stort basseng med tilknytning til hovedvassdraget via en grunn og smal kanal (ca 250 m bred). Ruskebukta har store gruntvannsområder, og ca 3/4 av innsjøen er grunnere enn 3 meter dypt, maks dyp er 15 meter (Gjelland 2003; Gjelland m.fl. 2007). Den store littoralsonen i Ruskebukta gjør at den er relativt næringsrik i forhold til resten av vassdraget (Jensvoll 2004), og gir gode vilkår for littorale arter som gjedde og abbor. Den dominerende pelagiske arten i Ruskebukta er lagesild (Gjelland 2003). Siktedypet varierer gjennom den isfrie sesongen fra 1,5-3,5 m og vannet har en gulbrun farge (Jensvoll 2004; Siwertsson 2004). Det lave siktedypet skyldes trolig humuspåvirkning (Kristoffersen 1984).

Tjærebukta

Tjærebukta (69°13N 29°10E; 5,1 km²) ligger i åpen tilknytning til resten av Vaggetem, men er adskilt fra Ruskebukta med det langstrakte Ruskeneset (Figur 1). Disse parallelle, men likevel avgrensede vannmassene gjorde lokalitetene godt egnet til en sammenligning. Tjærebukta ble derfor valgt som referanseområde for undersøkelsen i Ruskebukta. Tjærebukta er dypere enn Ruskebukta med et gjennomsnittlig dyp på 6 m og maks dybde på 26 m (Liso 2010).



Figur 1: Kart over Pasvikvassdraget. Ruskebukta og Tjærebukta er markert som punkt.

Material og metode

Feltarbeidet i forbindelse med denne undersøkelsen foregikk fra juni til oktober 2009, med totalt 5 feltrunder. Feltrunden juni/juli foregikk fra 22.06.09 til 03.07.09, august fra 05.08.09 til 15.08.09, september fra 04.09.09 til 12.09.09 og oktober fra 12.10.09 til 18.10.09. I tillegg ble det gjort en runde med merking av fisk på anlegget til Pasvik Kraft 08.06.09 til 14.06.09. Feltrundene bestod av innsamling av fiskeprøver, enkel opparbeiding av vekt og lengdedata på feltlaboratoriet, samt frysing av materialet for videre analyse på laboratoriet ved Universitetet i Tromsø. I juni og oktober ble det i tillegg satt av mye tid til montering/demontering og røkting av stengenota som adskilte Ruskebukta fra resten av vassdraget. I tillegg ble det foretatt registreringer ved hjelp av ekkolodd og akustisk telemetri. Data fra telemetristudiet og ekkolodding blir ikke fremstilt i denne undersøkelsen.

Stengselet

Det trange sundet mellom Ruskeneset og Kjerringneset som avgrensner Ruskebukta fra resten av Vaggatem, ble avstengt med en not i forbindelse med biokontrolleksperimentet. Sundet er ca 250 m bredt og 2,5 m på det dypeste. Tidlige forsøk på å stenge av sundet involverte en presenning, og ble mislykket grunnet uforutsette vannstrømninger. Sannsynligvis skyldtes disse strømningene stående bølger, såkalt indre seicher, i vannmassene (Wetzel 2001). En av årsakene til at dette skjedde her, er trolig at Russiske kraftverk produserer ulik mengde strøm gjennom døgnet og dermed skaper døgnvariasjoner i vannstands nivået (Pers.med. Tor Beddari Pasvik Kraft). Stengingen ble til slutt gjennomført med bruk av en not (30 mm maskevidde). Nota ble montert ved å spenne en wire over sundet, som toppelna på nota ble festet til. Bunnrelna løp langs et blytau, og var i tillegg forankret med dregger ca hver 5 m. De første dagene etter montering fanget stengenota mye fisk; inkludert 28 av våre egne utsatte ørret. Etter noen dager med begroing minket notas fangstevne, og ved siste feltrunder var fangbarheten svært lav.

Innsamling av fiskemateriale

Innsamling av fiskematerialet ble gjort med garn, og i noen grad fiskestang. Predatorartene gjedde og ørret ble hovedsakelig fanget med standardgarn i maskevidde: 43, 52 og 63 mm, satt i littoralen og sublittoralen (0-6 m). Pelagiale fiskearter ble fanget med garn med varierende maskevidde (8, 10, 12.5, 15, 18.5, 22, 26, 35 og 45 mm), satt i etasjer. Det ble fisket på henholdsvis 0-6 m og 6-12 m i Ruskebukta, og 0-6 m, 6-12 m og 18-24 m i

Tjærebukta. Garnene ble satt klokken seks på kvelden, og dratt klokken seks på morgenen. En del fiskeprøver fra Ruskebukta og Tjærebukta ble i tillegg kjøpt fra lokale fiskere. Fiskerne leverte inn hodet og innvoller i poser med et utfylt fangstskjema (se Vedlegg 1) i en fryseboks som var satt opp til formålet. I det innleverte materialet var det to ørreter fanget i november, og 11 ørreter og to gjedder fanget i desember. Disse ble i analysene slått sammen med prøvene fra oktober. På grunn av høy dødelighet på de utsatte ørretene og manglende fangster utover sommeren og høsten, ble det også inkludert ørretedata fra 2005 og 2008 i denne undersøkelsen. Også disse prøvene er levert av lokale fiskere. Ørretdataene fra 2005 og 2008 ble slått sammen med dataene fra 2009.

Mageprøver

For å kunne undersøke dietten til ørret og gjedde ble mageprøvene opparbeidet på laboratoriet ved å klippe opp fra spiserøret og ned til pylorusregionen. Mengdeinnholdet ble subjektivt anslått fra 0 til 100 % fyllingsgrad (volumetrisk), hvor 0 er tom mage og 100% er full mage. Mageinnholdet ble så artsbestemt, veid og lengdemålt så langt det lot seg gjøre, avhengig av fordøyelsesgraden. Fisk med tomme mager inngår ikke i beregningene av vektprosent, hyppighet eller fyllingsgrad. Vektforholdet mellom de ulike byttedyrartene i hver mageprøve blir fremstilt som vektprosent (V) (Amundsen m.fl. 1996):

$$V = 100 (\sum V_i / \sum V_t)$$

hvor V_i er vekta av byttedyrart i , og V_t er den totale vekta av mageinnholdet i hver mageprøve.

Hyppighet (H) beregnes som:

$$H = 100 (N_i / N)$$

hvor N_i er antall predatorer som har spist byttedyrart i , og N er det totale antallet predatorer med mat i magen (Amundsen m.fl. 1996).

Siken ble bestemt til morf hvis mulig, på bakgrunn av antallet og morfologien av gjellegitterstavene (se Amundsen m.fl. 2004). Coregonider som ikke var identifiserbare ble samlet i en gruppe, og annen uidentifisert fisk i en egen gruppe. Uidentifiserbare coregonider ble senere fordelt på sik og lagesild, og ukjente fisk ble fordelt på alle registrerte byttfisk kategorier. Fordelingen ble gjort etter forholdet de identifiserbare kategoriene

opprådte i. Identifisering av coregonide arter og morfer vanskeliggjordes ofte grunnet høy grad av fordøying.

Av de utsatte ørretene ble totalt 42 gjenfanget de første dagene etter utsetting, inkludert 14 ørret som ble funnet igjen i gjeddemager. Disse ørretene ble også tatt mageprøver av, for å undersøke om de hadde tatt til seg næring de første dagene etter utsetting. En oversikt over det totale antallet av undersøkte mageprøver fra ørret og gjedde er gitt i Tabell 1.

Tabell 1: Oversikt over totalt antall undersøkte mageprøver av ørret og gjedde

Art	Antall	Lengde
Ørret	207	290-630 mm
Gjedde	177	334-1210 mm

Prøver til stabile isotoper

Under prøvetakning i feltlaboratoriet ble det tatt prøver til stabile isotop analyser (SIA) av både dyreplankton, bunndyr og fisk (se Tabell 2 for detaljer om hvilke arter og hvor mange prøver som inngår i analysene av stabile isotoper). Av fiskene ble det tatt en muskelprøve som ble lagt på eppendorfrør og fryst. De mindre organismene ble sortert etter art eller gruppe og samlet sammen på eppendorfrør. Videre opparbeiding ble gjort på laboratoriet ved Universitetet i Tromsø. Her ble prøvene tørket i tørkeovn i ett til to døgn ved 60°C. De tørkede prøvene ble så pulverisert i morter, og kostet forsiktig tilbake i eppendorfrør. Små prøver, som enkelte bunndyrsprøver, ble knust direkte i eppendorfrøret for å minimere svinn. Ferdig tørket og knust prøvemateriale ble sendt til SINLAB (Stable Isotopes in Nature Laboratory, Canadian Rivers Institute. Department of Biology, University of New Brunswick), for videre analyse i massespektrometer.

Resultatene oppgis i delta (δ) verdi uttrykt som promilleavvik fra en standard referanse:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ eller } \delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{prøve}}/R_{\text{standard}})-1]1000$$

hvor R er forholdet mellom tung og lett isotop (^{13}C : ^{12}C og ^{15}N : ^{14}N) i prøven og standarden. Internasjonal standard for karbon er kalkstein, PeeDee Belemitt (PDB) (Craig 1953), og standard for nitrogen er atmosfærisk nitrogen.

Den utsatte ørreten var fôret opp på marint basert oppdrettsfôr, noe som gav utslag i resultatene. Ferskvannskonsumenter er generelt mindre beriket av $\delta^{13}\text{C}$ enn marine konsumenter (France & Peters 1997), slik at de ørretene med rester av marine isotop-signaturer vil være unaturlig høyt beriket i forhold til vill fisk, samt utsatt fisk som har levd som vill i lengre tid. All ørret < 450 mm ble derfor ekskludert i analysene av stabile isotoper (unntatt figur 9a), da det var signaturen fra den naturlige dietten til ørret som skulle undersøkes.

Tabell 2: Oversikt over totalt antall prøver sendt inn til analyse av stabile isotoper.

Art	Antall	Lengde
Ørret	69	300-690 mm
Gjedde	59	375-990 mm
Planktonsik	28	75-243 mm
Bunnsik	28	65-465 mm
Abbor	28	162-309 mm
Lagesild	30	69-197 mm
Profundale byttedyr	5	
Littorale byttedyr	7	

Alder

For å bestemme alder hos gjeddene ble det benyttet skulderbein (Cleithra). Skulderbeinene ble tatt av gjedda under disseksjonen på feltlaboratoriet (se Euchner 1988 for metodebeskrivelse), og fryst sammen med prøvene til SIA. Skulderbeinene ble videre opparbeidet ved å koke dem lett, for så å fjerne overflødig vev med tørkepapir og skrape. De rengjorte og tørkede skulderbeinene ble så avlest på lysbrett.

Dataanalyse

Databehandling og statistiske analyser ble utført i Microsoft Excel 2007.

Prosent diettoverlapp mellom ørret og gjedde ble beregnet med Schoener's index (Schoener 1970) :

$$D = 100(1 - 0,5 \sum_{i=1}^n |p_{x,i} - p_{y,i}|)$$

$$i = 1, 2, \dots, n$$

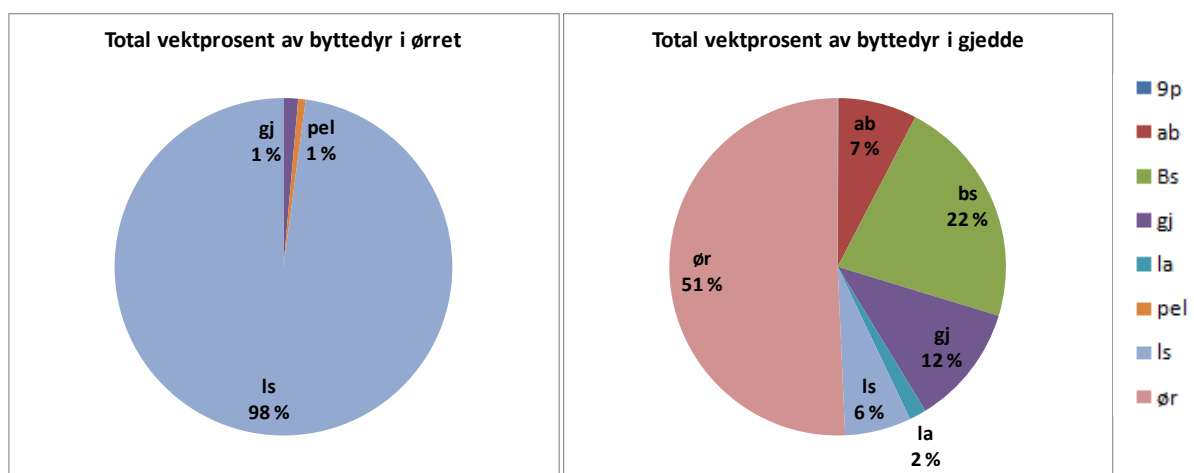
Hvor $p_{x,i}$ = gjennomsnittlig vektandel (0 – 1) av diettkategori i fra dietten til gjedde, og $p_{y,i}$ er det samme for ørret. n = antall byttedyrkatogrier. Totalt ble dietten delt inn i 8 ulike kategorier: nipigget stingsild, lagesild, lake, abbor, sik, gjedde, ørret og pelletsrester (invertebrater ble ikke påvist i noen av magene, og er dermed ikke med som diettkategori). D kan variere fra 0% (ingen overlapp) til 100% (fullstendig overlapp). Wallace (1981) angir en D på over 60 % som et biologisk signifikant overlapp.

Lineær regresjon ble benyttet for å undersøke forholdet mellom byttedyrstørrelse og predatorstørrelse, samt i analyse av stabile isotopdata for å undersøke forholdet mellom lengde på predator og $\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$. T -test ble benyttet for å undersøke forskjellen i gjennomsnittlig $\delta^{13}\text{C}$ mellom ørret og gjedde. Et signifikansnivå på 95% ble brukt i de statistiske testene.

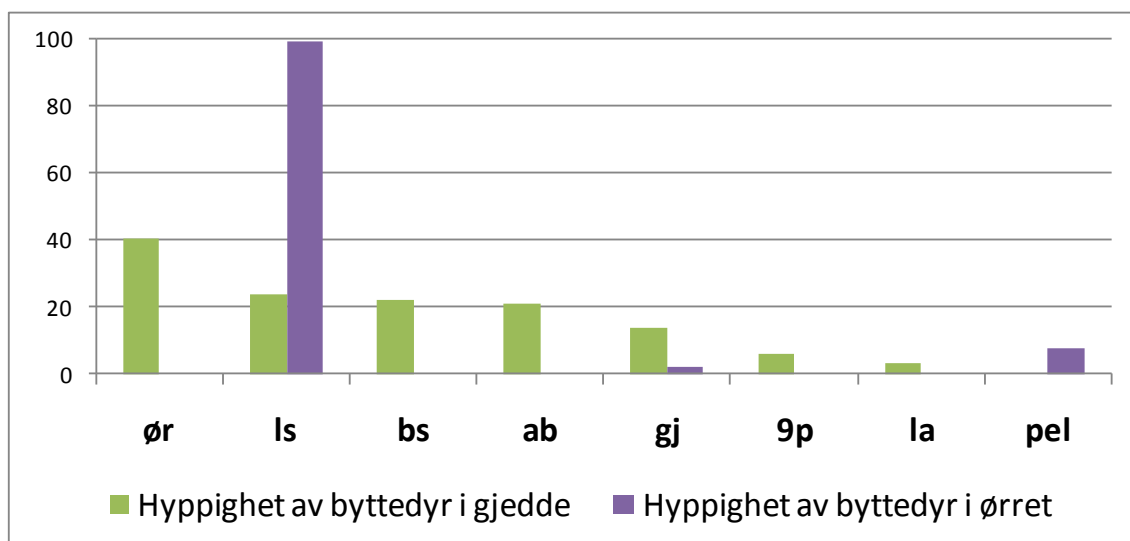
Resultater

Byttedyrfordeling i diett

Foruten om noen få utsatte ørret med pelletsrester i magen, var alle individer med mageinnhold av både ørret og gjedde utelukkende fiskespisere. For ørret var lagesild det dominerende byttedyret totalt, i både vektprosent (98%) og hyppighet (99%) (Figur 2 og 3). For gjedde utgjorde ørret mest i den totale dietten i både vektprosent (51%) og hyppighet (41%) (Figur 2 og 3). Dietten til gjedda bestod for øvrig hovedsakelig av sik, gjedde og abbor (Figur 2).



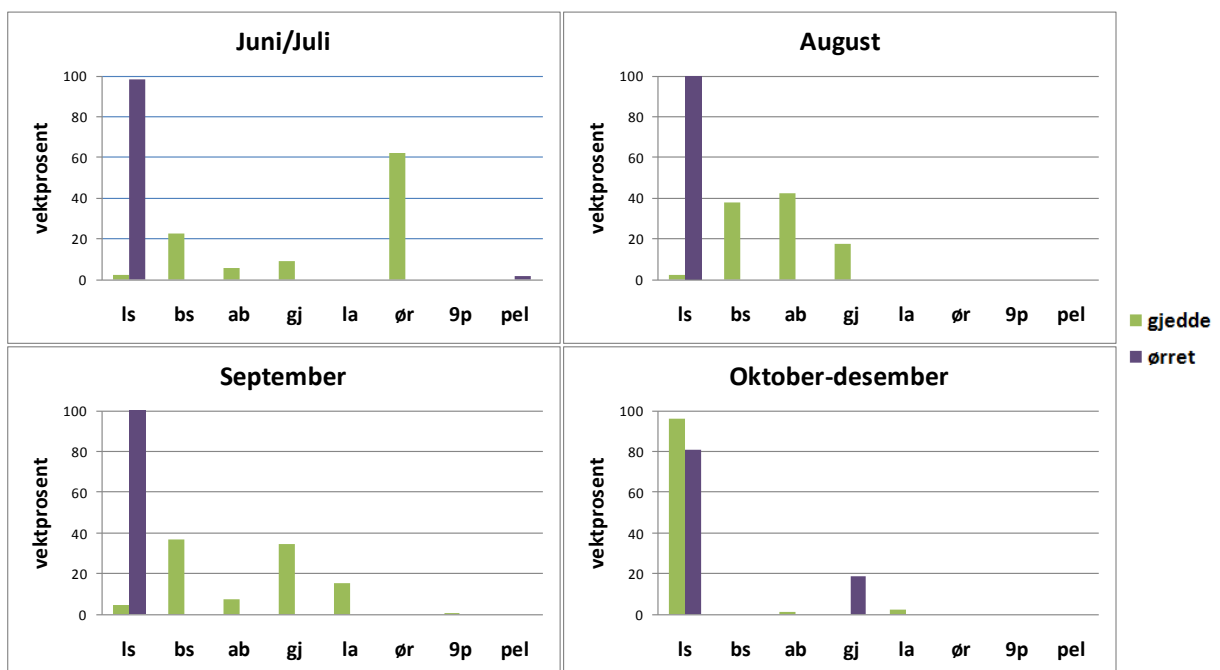
Figur 2: Total vektprosent av byttedyr i ørret (n = 57) og gjedde (n = 103). 9p = nipigget stingsild, ab = abbor, bs = bunnsik, gj = gjedde, la = lake, ls = lagesild, ør = ørret, pel = pelletsrester.



Figur 3: Total hyppighet av byttedyr i ørret (n = 57) og gjedde (n = 103). 9p = nipigget stingsild, ab = abbor, bs = bunnsik, gj = gjedde, la = lake, ls = lagesild, ør = ørret, pel = pelletsrester.

Ørret var det dominerende byttedyret for gjedde i juni/juli. Juni/juli var også det eneste tidsrommet det ble registrert ørret i gjeddemagene (Figur 4). Ørretene registrert i gjeddemager var utelukkende fisk som var utsatt i forbindelse med biokontrolleksperimentet. Det var et vesentlig innslag av bunnsik i dietten til gjedde i alle månedene foruten i oktober-desember, og i august og september utgjorde bunnsik ca 38% i dietten. Abbor opptrådte i gjeddemagene i alle månedene, og utgjorde 42% av dietten i august. Kannibalisme utgjorde også en viktig del av dietten til gjedde, med en vektprosent på 9-34% for alle månedene utenom oktober-desember. For ørreten var lagesild den viktigste byttearten i alle månedene, og utgjorde 80-100% av dietten (Figur 4).

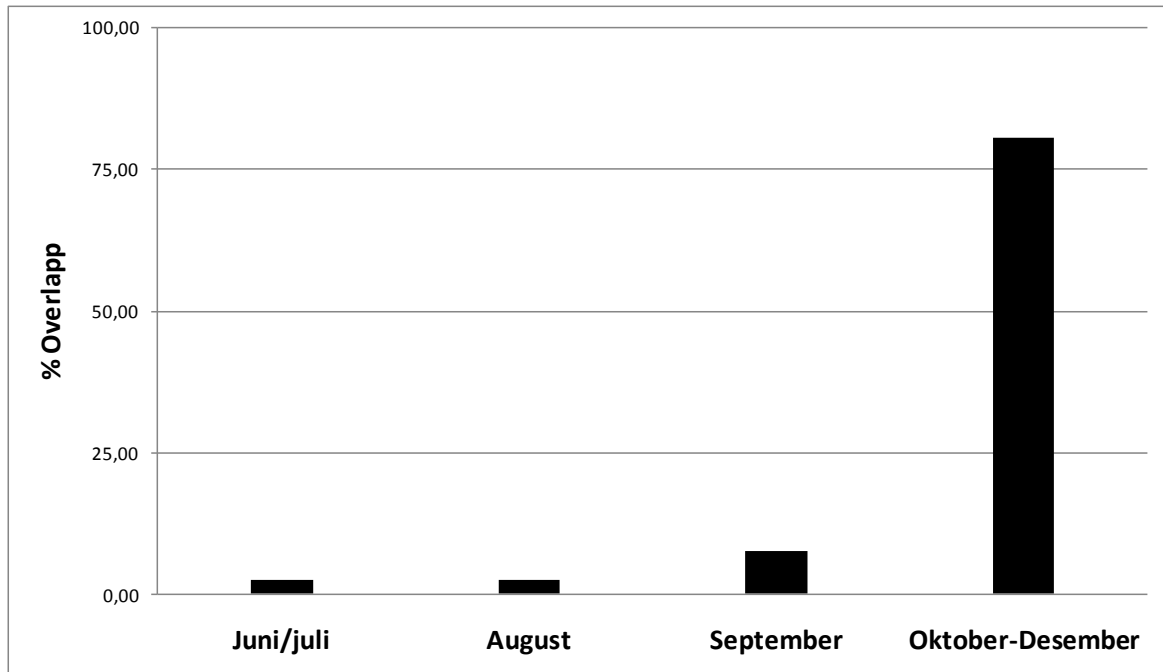
Av de utsatte ørretene ble 42 gjenfanget de første dagene etter utsettingen. Mageanalysene fra disse utsatte ørretene viste at ingen av dem hadde tatt til seg næring. Fire av de utsatte fiskene hadde fortsatt rester etter pellets i magen (Figur 4), og samtlige hadde svært mye fett rundt tarmene.



Figur 4: Månedlig oversikt over vektprosent av byttedyrkategorier i ørret og gjeddemager. 9p = nippiget stingsild, ab = abbor, bs = bunnsik, gj = gjedde, la = lake, ls = lagesild, ør = ørret, pel = pelletsrester. Juni/juli: Ørret n = 25 og gjedde n = 46. August: Ørret n = 8 og gjedde n = 14. September: Ørret n = 18 og gjedde n = 36. Oktober-Desember: Ørret n = 6 og gjedde n = 7.

Diettoverlapp

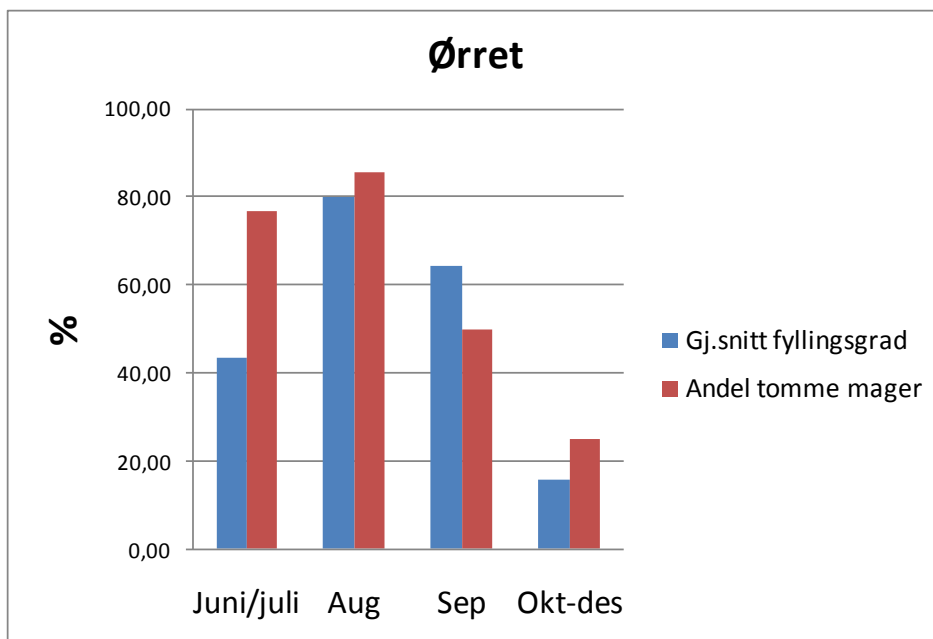
Diettoverlappet mellom ørret og gjedde var størst i oktober til desember (81 %), men kun 6 ørret og 7 gjedder inngikk i beregningen for denne perioden. Juni/juli var perioden med minst diettoverlapp (2,4 %), mens i periodene august og september var det henholdsvis 2,5 % og 7,5 % overlapp (Figur 5). Det store overlappet i oktober-desember skyldes at begge artene hovedsakelig hadde beitet på lagesild (se figur 4).



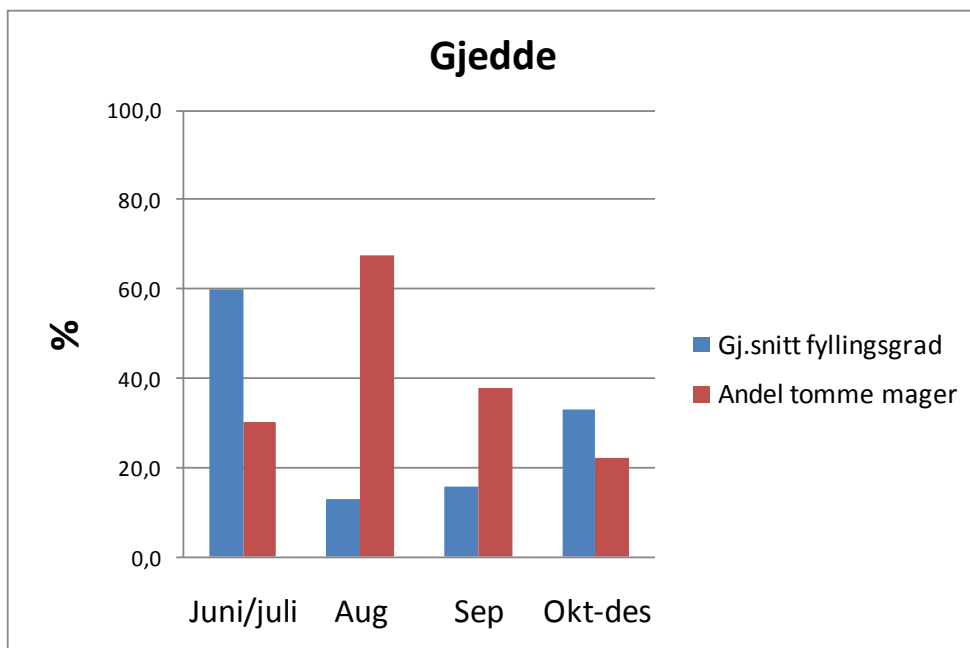
Figur 5: Diettoverlapp (Schoener's index) mellom gjedde og ørret gjennom sesongen. Juni/juli: Ørret n = 25 og gjedde n = 46. August: Ørret n = 8 og gjedde n = 14. September: Ørret n = 18 og gjedde n = 36. Oktober-Desember: Ørret n = 6 og gjedde n = 7.

Fyllingsgrad og andel tomme mager

Gjennomsnittlig fyllingsgrad hos ørret var stigende i løpet av sommersesongen med en topp i august på 80 %, for så å avta mot høsten og vinteren (Figur 6). Andelen tomme mager hos ørret varierte, men var generelt høy og høyest i august med 85 %. Gjennomsnittlig fyllingsgrad for gjedde var høyest (60 %) i juni/juli og falt deretter til et lavere nivå utover sesongen (13-33 %) (Figur 7). Andelen tomme mager hos gjedde varierte mellom 22 % og 67 %, med høyest andel tomme mager i august. Dersom man ser bort i fra de utsatte ørretene som ble funnet i gjeddemagene i juni/juli, blir andelen tomme mager 50 % og gjennomsnittlig fyllingsgrad 40 % for gjedde. Fisk med tomme mager ble ikke tatt med i beregningene av fyllingsgrad.



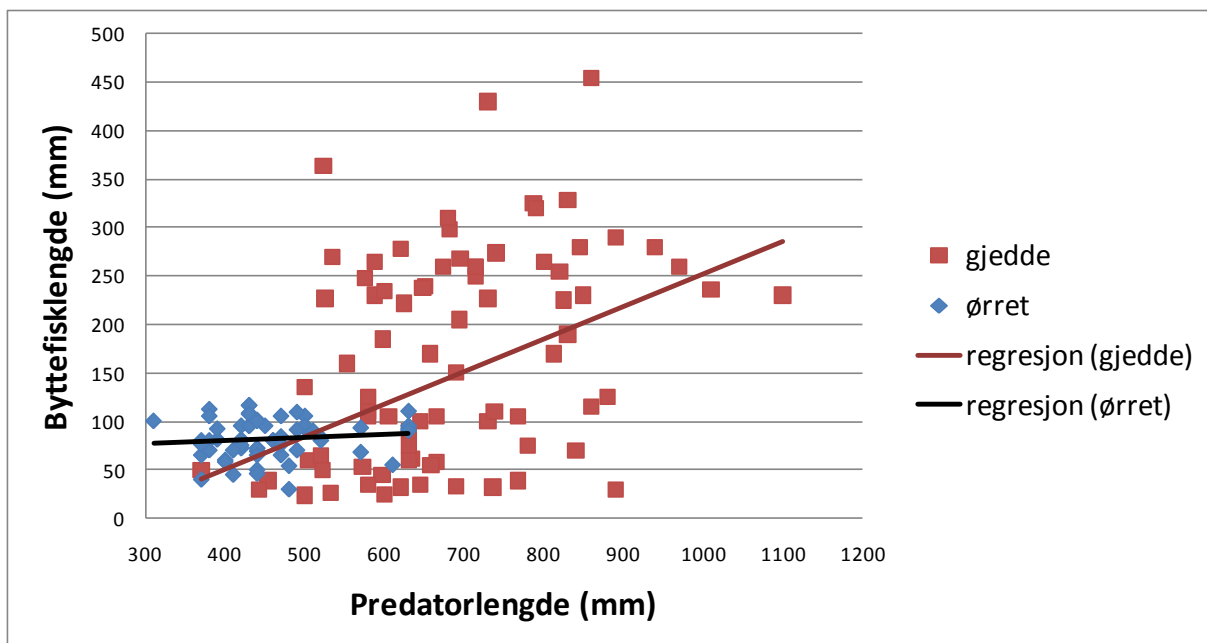
Figur 6: Gjennomsnittlig fyllingsgrad og andelen tomme mager hos ørret i fangstperiodene fra juni til desember. Juni/juli: Gj.snitt fyllingsgrad n = 25 og tomme mager n = 82. August: Gj.snitt fyllingsgrad n = 8 og tomme mager n = 48. September: Gj.snitt fyllingsgrad n = 18 og tomme mager n = 18. Oktober-Desember: Gj.snitt fyllingsgrad n = 6 og tomme mager n = 2.



Figur 7: Gjennomsnittlig fyllingsgrad og andelen tomme mager hos gjedde i fangstperiodene fra juni til desember. Juni/juli: Gj.snitt fyllingsgrad n = 46 og tomme mager n = 20. August: Gj.snitt fyllingsgrad n = 14 og tomme mager n = 29. September: Gj.snitt fyllingsgrad n = 36 og tomme mager n = 22. Oktober-Desember: Gj.snitt fyllingsgrad n = 7 og tomme mager n = 2.

Predator- og byttefisklengde

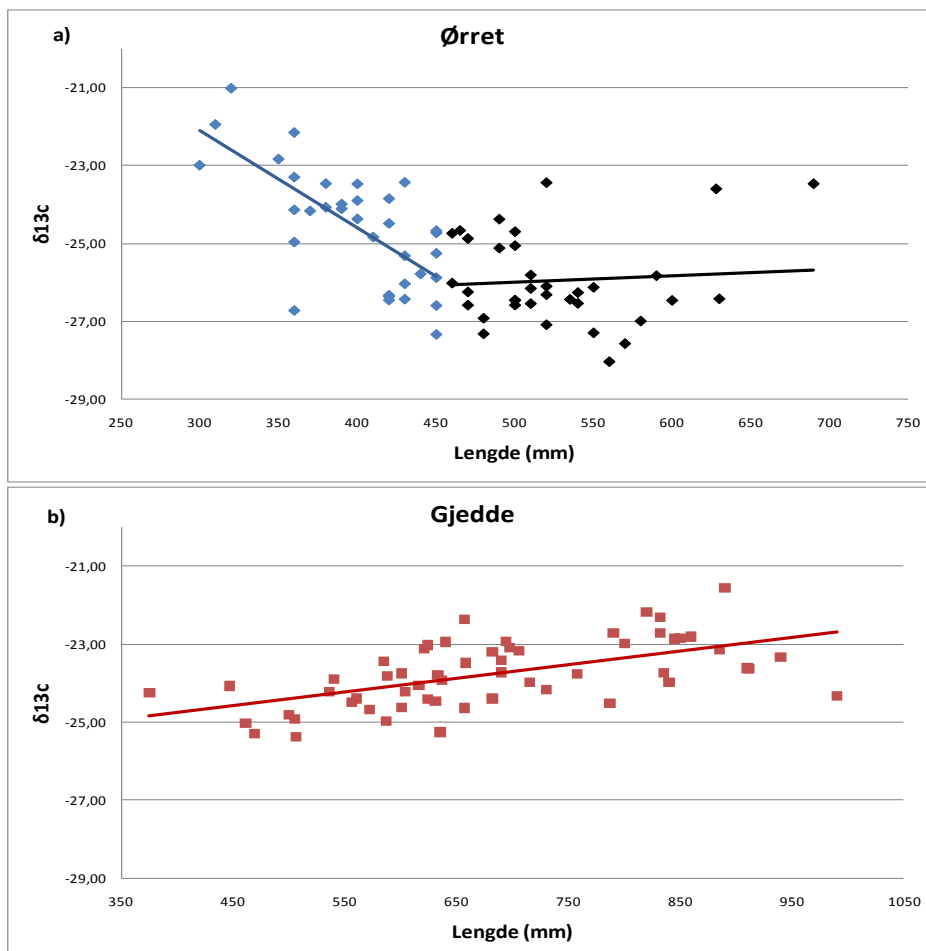
Ørret av alle målte lengder spiste hovedsakelig byttefisk fra samme størrelsesgruppe, 50-100 mm (Figur 8). For ørret var største byttedyr 32 % av predatorlengden, mens gjennomsnittet var 18%. Det var ingen signifikant korrelasjon mellom størrelsen på ørret og størrelsen på byttefisken den hadde spist (Figur 8: Lineær regresjon, sort linje, $p = 0,52$). Gjedda predaterte på byttedyr fra et større spekter av lengder, fra 32 mm til 454 mm. Stor gjedde inkluderte også små byttedyr i dietten. Av gjeddene var det største byttedyret 70 % av predatorens lengde, mens gjennomsnittet var 21 %. For gjedde var det en sterk positiv korrelasjon mellom størrelse på predatoren og byttedyrstørrelsen, selv om modellen hadde lav forklaringsverdi (Figur 8: Lineær regresjon, rød linje, $p < 0,001$, $r^2 = 0,16$). Ser man bort i fra de utsatte ørretene i gjeddemagene får regresjonen noe høyere forklaringsverdi ($p < 0,001$, $r^2 = 0,28$).



Figur 8: Lengdefordeling av byttefisk mot predatorfisk. Regresjon gjedde, $p < 0,001$, $r^2 = 0,16$. Regresjon ørret, $p = 0,52$, $r^2 < 0,01$.

Stabile isotoper

Sammenhengen mellom lengde på ørret og gjedde og deres respektive $\delta^{15}\text{N}$ og $\delta^{13}\text{C}$, ble undersøkt ved lineær regresjon. Ørret opp til og med 450 mm avtar i $\delta^{13}\text{C}$ ved økende lengde (Figur 9a). Disse ørretene antas å fortsatt ha spor etter marint basert oppdrettsfôr i isotopsignaturen, og er derfor skilt ut i figur 9a (Figur 9a: blå linje, $p < 0,001$ $r^2 = 0,49$) og ekskludert fra de øvrige stabile isotop-analysene. Den større ørreten (>450 mm) viste ingen signifikant sammenheng mellom lengde og $\delta^{13}\text{C}$ (Figur 9a: sort linje, $p = 0,65$ $r^2 = 0,006$). For gjedde var det en signifikant positiv korrelasjon mellom lengden og $\delta^{13}\text{C}$ (Figur 9b: $p < 0,001$ $r^2 = 0,33$). Gjennomsnittlig $\delta^{13}\text{C}$ for ørret (-25,9) og gjedde (-23,8) var signifikant forskjellig (t -test: $p < 0,001$). Variasjonen i $\delta^{15}\text{N}$ var ganske stor for både ørret og gjedde, men gjennomsnittlig $\delta^{15}\text{N}$ var tilnærmet lik (ørret: 11,8 og gjedde 11,7). Det ble ikke funnet noen signifikant sammenheng mellom lengden på predatorerne og $\delta^{15}\text{N}$ ratio (Ørret: $p = 0,66$ $r^2 = 0,003$. Gjedde: $p = 0,2$ $r^2 = 0,03$).

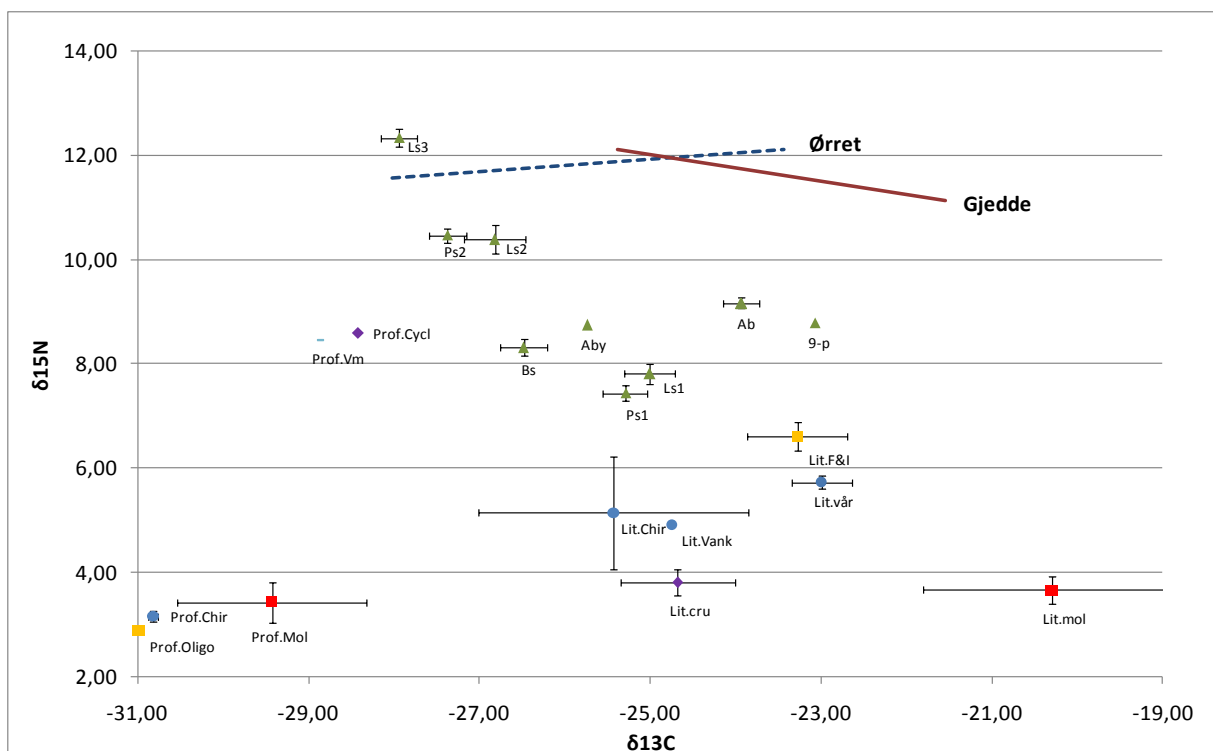


Figur 9: Scatterplot av lengde mot $\delta^{13}\text{C}$ for ørret a) og gjedde b). Linjene representerer regresjonslinjene: a) Ørret <450 mm, blå linje, $p < 0,001$ $r^2 = 0,49$. Ørret > 450 mm, sort linje, $p = 0,65$, $r^2 = 0,006$. b) Gjerdde, rød linje, $p < 0,001$, $r^2 = 0,33$.

Figur 10 viser en oversikt over $\delta^{13}\text{C}$ og $\delta^{15}\text{N}$ hos byttedyr og fisk fra øvre del av Passvikvassdraget. Byttedyr innsamlet i littoralsonen hadde en høyere $\delta^{13}\text{C}$ enn profundalt innsamlede byttedyr. Gjennomsnittlig $\delta^{13}\text{C}$ for de littorale bunndyrene strekker seg fra ca -20 til -26, men varierte en del innenfor dette. Pelagiale byttefisk som lagesild og planktonsik hadde en gjennomsnittlig $\delta^{13}\text{C}$ fra ca -25 til -28. Profundalt innsamlede bunndyr og krepsdyrplankton hadde en gjennomsnittlig $\delta^{13}\text{C}$ som strekker seg fra ca -28 til -31.

Predatorartene ørret og gjedde plasserte seg i det øverste trofiske nivået (Figur 10). $\delta^{15}\text{N}$ -verdiene til ørret og gjedde var fra henholdsvis 9,5 til 13,1 og 10,1 til 12,9. Med en gjennomsnittlig $\delta^{15}\text{N}$ på 12,3 befant også den største lengdegruppen av lagesild seg i det øverste trofiske nivået. I det trofiske nivået under, fra ca $\delta^{15}\text{N}$ 7 til 10, ligger byttefisk som mindre planktonsik og lagesild, bunnsik, abbor og nipigget stingsild, samt profundalt krepsdyrplankton. Bunndyrene ligger lavest trofisk, med $\delta^{15}\text{N}$ -verdier fra ca 3-7. Primærprodusenter ble ikke analysert i denne undersøkelsen.

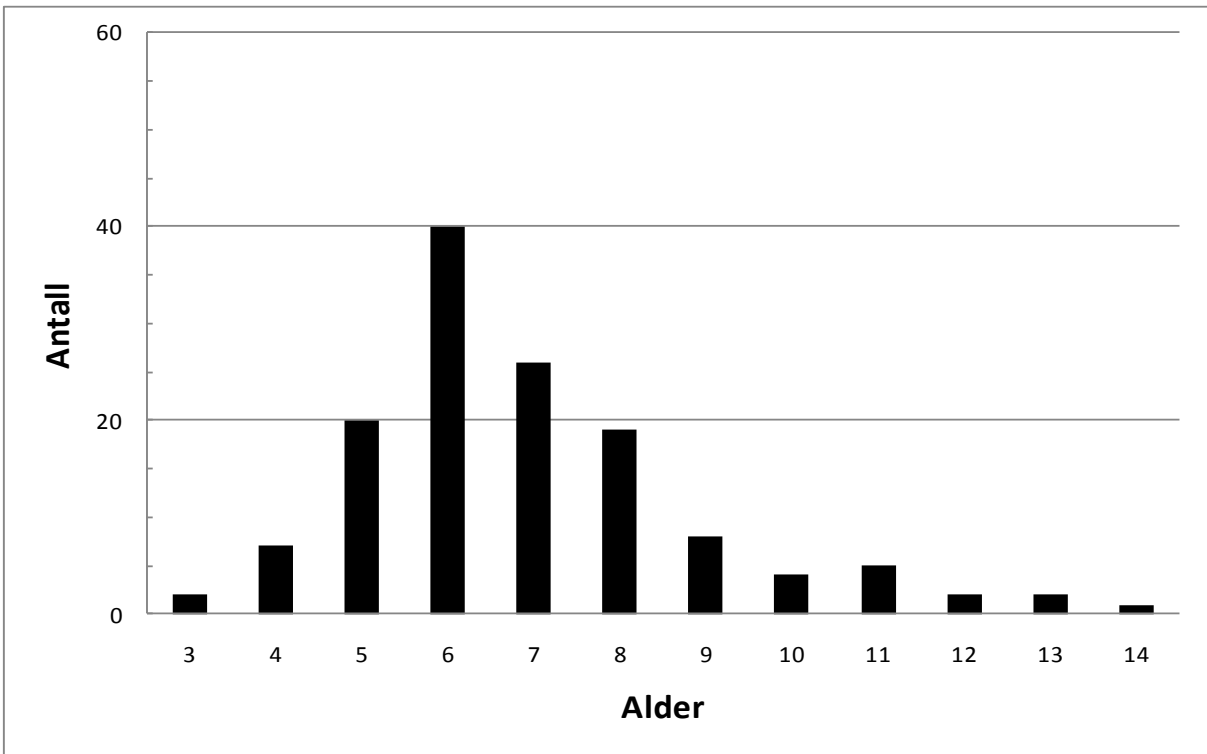
Regresjonen for ørret (Figur 10, stiplet blå linje, $p < 0,31$), viser at det ikke var noen korrelasjon mellom $\delta^{13}\text{C}$ og $\delta^{15}\text{N}$ for ørret større enn 450 mm. For gjedde var det en signifikant korrelasjon mellom $\delta^{13}\text{C}$ og $\delta^{15}\text{N}$ (Figur 10, rød solid linje, $p = 0.006$).



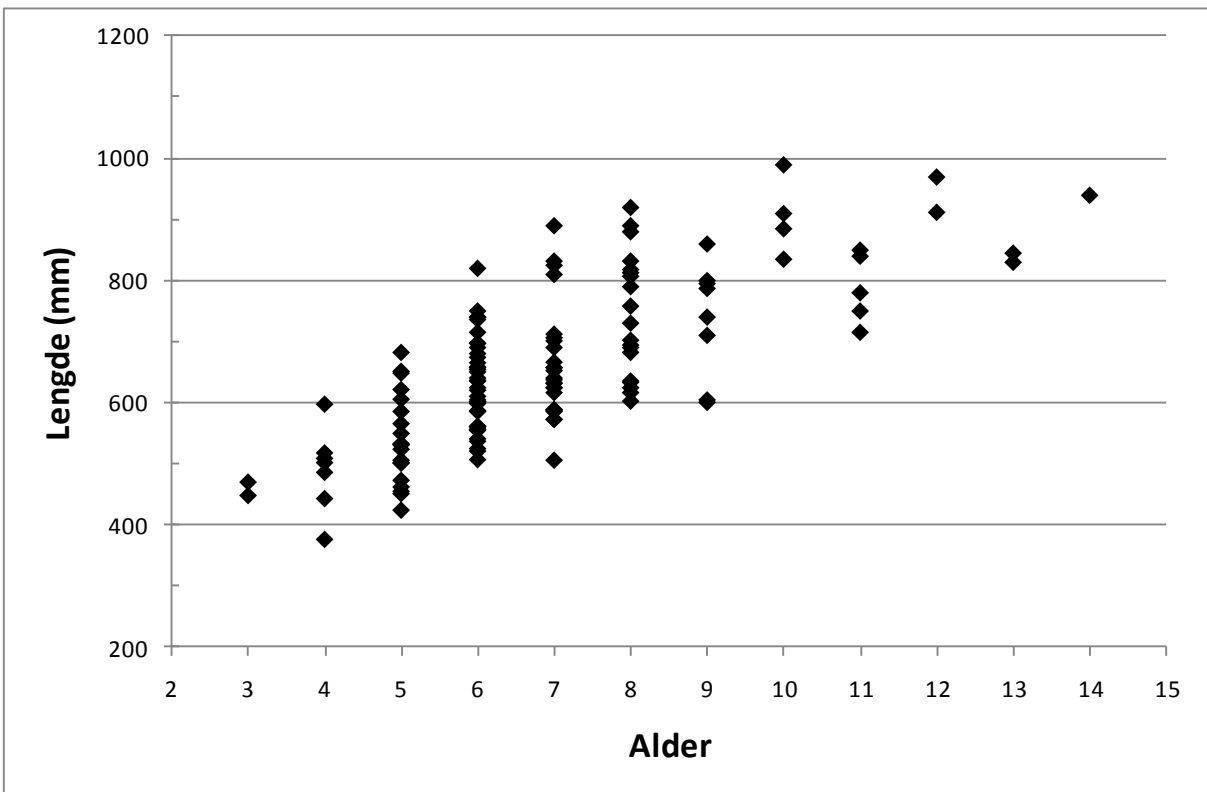
Figur 10: Plot av $\delta^{13}\text{C}$ og $\delta^{15}\text{N}$ signaturer (‰) for gjedde og ørret (>450 mm) samt potensielle byttedyr. For gjedde og ørret vises regresjonslinjen for de individuelle datapunktene. Lineær regresjon ørret, $p < 0,31$. Lineær regresjon gjedde, $p = 0,006$. Byttedyrene er presentert som gjennomsnitt (\pm SE). Prof = profundal, Lit= littoral. Oligo = Oligochaeta, Chir = Chironomider, Mol = Molluska, Vm = Vannmidd, Cycl = Cyclopoida, Vank = Vannkalv, Cru = Crustacea (linsekreps og Isopoda), Vår = Vårfluer, F&I = Flatorm og Igler, 9-p = nipigget stingsild, Ab = Abbor, Aby = Abbor yngel, Bs = Bunnsik, Ps1 = Planktonsik 78-89 mm, Ps2 = Planktonsik 109-243 mm, Ls1 = Lagesild 69-79 mm, Ls2 = Lagesild 105-114 mm, Ls3 = Lagesild 140-197 mm.

Alders sammensetning og vekst hos gjedde

Seks år gamle individer dominerte i gjeddefangsten (Figur 11). De yngste undersøkte individene var 3 år gamle, og de eldste var 14 år (Figur 11). Gjeddene økte i lengde opp til og med en alder på 8 år (Figur 12), hvorpå lengdeveksten (og datagrunnlaget) blir mer uregelmessig. Alderslesning av de aller eldste individene vanskeliggjordes på grunn av mange og tette soner.



Figur 11: Aldersdistribusjon hos gjedde fra Vaggatem, n=136.



Figur 12: Vekst hos gjedde fra Vaggatem, n = 136.

Diskusjon

Både ørret og gjedde fremsto som utpregede fiskespisere. Som forventet var det lagesild som var det prefererte byttedyret til ørret gjennom hele sesongen. Resultatene fra denne undersøkelsen støtter dermed opp om resultatene funnet i flere andre undersøkelser, om at ørreten i Pasvik hovedsakelig predaterer på den pelagiske lagesilda (Jensen 2002; Jensen m.fl. 2004; Jensen m.fl. 2006; Johannessen 2007). I motsetning til tidligere undersøkelser ble det ikke bekreftet funn av planktonsik i ørretmagene. Foruten lagesild ble det kun funnet én liten gjedde i én ørretmage. Grunnen til den ensidige dietten til ørreten er nok at lagesilda opptrer i så stort antall, og er i en passende størrelse som byttedyr for ørreten. I tillegg har lagesildas invasjon redusert planktonsikbestanden kraftig (Amundsen m.fl. 1999; Bøhn & Amundsen 2001; Bøhn m.fl. 2008), slik at den i mindre grad enn tidligere er tilgjengelig for ørreten. Den resterende planktonsikpopulasjonen har også blitt presset lengre ned i vannsøyla, og oppholder seg dermed ikke i den pelagiske ørretens hovedhabitat øverst i vannsøyla (Johannessen 2007; Solberg 2007). Mange av mageprøvene var også svært fordøyd slik at sikker bestemmelse av art ble vanskeliggjort. Et innslag av planktonsik i dietten kunne dermed ha blitt oversett, men lagesild var utvilsomt det dominerende bytterdyret for ørreten.

Amundsen m.fl (2003) fant at sik var det dominerende byttedyret for gjedde i Pasvikvassdraget. Også andre undersøkelser har funnet at gjedde prefererer sik som byttedyr dersom den er tilstede (Vøllestad m.fl. 1986). Flere undersøkelser har derimot ikke funnet noen slik preferanse for art og har indikert at gjedda ikke beiter selektivt, men at det er abundansen og sesongmessig tilgang på byttedyr som avgjør hvilke byttedyr som inngår i dietten (Hunt & Carbine 1951; Frost 1954; Chapman 1989). Mageprøvene fra denne undersøkelsen viste også at bunnsik var det dominerende byttedyret hos gjedde hvis man ser bort i fra de utsatte ørretene (Figur 2), men også abbor og andre gjedder var vanlige innslag i dietten. Sik prefereres muligens i større grad enn abbor fordi den mangler abbores typiske antipredatortrekk, som pigger og høy kroppsfasong (Eklöv & Hamrin 1989; Nilsson & Brönmark 2000). Totalt ble de fleste vanlige fiskeartene i systemet registrert i gjeddemagene, noe som viser at gjedda er en generalist i næringsvalget. Det store innslaget av utsatt ørret i magene fra juni og juli viser at gjeddass diett også er styrt av abundans og

sesongmessig tilgang på ulike byttfiskarter, og at den dermed også opptrer som en opportunistisk predator.

Oktober til desember var den eneste perioden hvor det var signifikant diettoverlapp mellom ørret og gjedde ($D > 60\%$), men denne beregningen var basert på få fisk (6 ørret og 7 gjedder). Overlappet i oktober-desember skyldes omfattende predasjon på lagesild fra begge artene (se figur 4). Overlappet i de øvrige periodene var lavt ($D < 10\%$) (Figur 5), noe som indikerer at diettoverlappet mellom ørret og gjedde i øvre del av Pasvikvassdraget generelt er svært lavt. Gjennomsnittlig $\delta^{13}\text{C}$ for ørret og gjedde var også signifikant forskjellig. Ørret hadde en gjennomsnittlig $\delta^{13}\text{C}$ -signatur som samsvarer med en diett fra pelagial produksjon, mens gjedda hadde en gjennomsnittlig $\delta^{13}\text{C}$ -signatur som samsvarer med en littoral diett. Dette resultatet stemmer bra med hypotesen om at gjedde hovedsakelig er en littoral predator og ørreten en pelagial predator.

Gjeddene hadde høyest grad av magefylling i juni/juli, noe som samsvarer godt med resultater funnet av Diana (1979). Det daglige næringsopptaket til gjedde i en Canadisk innsjø ble av Diana (1979) funnet til å være høyest fra mai til august, med en topp i juni (Diana 1979). En grunn til økningen i daglig næringsopptak i denne perioden var en kompensatorisk respons, som følge av faste i forbindelse med gytingen i slutten av april (Diana 1979). I Pasvik ser gjedda ut til å gyte i slutten av mai/ begynnelsen av juni. Biokontrolleksperimentet og utsettingen av 1500 ørret sammenfalt dermed med en periode hvor gjeddass næringsinntak sannsynligvis var sterkt stigende. Det er tidligere vist at oppdrettsfisk har lavere overlevelse ved utsetting en vill fisk på grunn av manglende antipredatoradferd (Olla & Davis 1989; Olla m.fl. 1994). For ørret er det vist at en slik manglende antipredatoradferd gjør seg gjeldende allerede for første generasjons oppdrettsfisk (Álvarez & Nicieza 2003). Og i denne undersøkelsen førte predasjonen av nyutsatt ørret til en økning i gjennomsnittlig fyllingsgrad på 20 % i juni/juli. Gjeddene hadde generelt høy grad av tomme mager (22-67 %), som er i samsvar med resultatene funnet av Diana (1979) hvor andelen tomme mager varierte 29-60 % mellom månedene. Tomme mager er et karakteristisk trekk for fiskespisende predatorer (Frost 1954; Arrington m.fl. 2002). Dette henger sammen med at fiskespisende predatorer tar til seg mye energi på kort tid, slik at tiden mellom måltider er lengre enn tiden det tar for byttet å passere mage og

tarmsystemet. For gjedde er magetømmingsraten (gastric evacuation rate) anslått til 48 timer på sommeren, og 12 dager på vinteren (Diana 1979).

Hos ørreten økte fyllingsgraden utover sommeren, for så å avta igjen på høsten. Dette kan ha sammenheng med at ørretens metabolisme øker ved økende vanntemperatur, slik at behovet for og inntaket av mat økes (Elliott & Hurley 2000). Ørretene hadde høy andel av tomme mager i alle månedene fra juni til september, og den aller høyeste andelen tomme mager i august. Det er vist at magetømmingsraten til ørret øker ved økende temperatur (Elliott 1991; He & Wurtsbaugh 1993). En slik sammenheng mellom fordøyelseshastighet og vanntemperatur passer også godt sammen med nedgangen av fisk med tomme mager i september og videre til oktober-desember når vanntemperaturen synker. En av de viktigste grunnene til at mange av de undersøkte fiskene hadde høy grad av tomme mager, er nok at næringssøkende fisk har høyere fangbarhet i garn enn mett fisk. Næringssøkende fisk antas å ha høyere grad av tomme mager enn mett fisk. For ørreten gir økt aktivitet i forbindelse med næringssøk en økt sjansen for å gå i garnene. I garnfangster med gjedde ble det ofte observert at gjedda satt fast i nærheten av en potensiell byttfisk. Byttfisk som står i garnet lokker dermed til seg næringssøkende gjedde, i større grad enn mett gjedde, slik at de går i garnet.

En positiv korrelasjon mellom byttedyrstørrelse og predatorstørrelse er beskrevet for mange predatorarter, både blant vertebrater og evertebrater (Warren & Lawton 1987), og også for ørret og gjedde (Diana 1979; L'Abée-Lund m.fl. 1992; Mittelbach & Persson 1998; Næsje m.fl. 1998; Amundsen m.fl. 2003). Større predatorer inkluderer et bredere spekter av byttedyrstørrelser i dietten enn mindre predatorer (Cohen m.fl. 1993). I denne undersøkelsen fantes det ingen korrelasjon mellom ørretens lengde og byttfisklengden. Tidligere studier i Pasvik har heller ikke funnet noen korrelasjon mellom lengden på byttfisk og lengden på ørretene i øvre del av vassdraget, og bare en svak korrelasjon i nedre del av vassdraget (Jensen 2002; Jensen m.fl. 2004; Johannessen 2007). Hovedgrunnen til at man ikke finner en positiv korrelasjon mellom byttfisklengde og ørretlengde i øvre del av Pasvik er nok at tilgangen på større pelagiske byttedyr er liten, slik at den store ørreten må fortsette å inkludere små byttedyr i dietten. Lagesilda i Pasvik har en gjennomsnittlig størrelse på 10-12 cm, og blir sjelden større enn 15 cm (Amundsen m.fl. 1999; Amundsen & Bøhn 2003). De fiskespisende ørretene i denne undersøkelsen var fra 310-630 mm og

dermed er hele størrelsesspekteret av lagesild godt egnet som mat for ørret, som vanligvis blir fiskepisere ved ca 20 cm lengde (L'Abée-Lund m.fl. 1992; Næsje m.fl. 1998; Jonsson m.fl. 1999; Kahilainen & Lehtonen 2001). Etter hver som gjedda vokser, gjennomgår den ontogenetiske skifter fra små til større byttedyr (Hunt & Carbine 1951; Frost 1954; Diana 1979; Chapman 1989; Amundsen m.fl. 2003). Også i denne undersøkelsen ble det funnet en positiv korrelasjon mellom lengden på byttefisk og lengden på gjeddene. Men korrelasjonen hadde lav forklaringsverdi, noe som skyldes at stor gjedde også inkluderte små byttedyr i dietten. Den høye andelen av utsatt ørret i gjeddemagene i juni/juli medvirket også til den lave forklaringsverdien på regresjonen.

L'Abée-Lund m.fl (1992) oppgav gjennomsnittlig byttedyrlengde for ørret til å være ca 33 % av predatorlengden, mens Nursall (1973) foreslo en byttedyrlengde på 1/4 til 1/3 av predatorlengden som det optimale for gjedde. Ørreten og gjedda i øvre del av Pasvik hadde begge et noe lavere gjennomsnitt på forholdet mellom byttedyrlengde og predatorlengde, med henholdsvis 18 % og 21 %. En årsak til dette er nok innslaget av den relativt småvokste, men tallrike lagesilda i dietten. Både gjedde og ørret har i tidligere studier blitt observert å inkludere mindre byttedyr, selv om større og mer energirike byttedyr har vært til stede (Hart & Hamrin 1988; L'Abée-Lund m.fl. 1992; Jensen m.fl. 2004). I følge optimal beite teori vil det være energetisk gunstig å slå over på mindre byttedyr dersom de opptrer i tilstrekkelig stort antall (MacArthur & Pianka 1966; Pyke m.fl. 1977). Mindre byttedyr krever kortere håndteringstid, og gir dermed mindre sjanse for at angrepet mislykkes.

Den høye andelen av tomme mager er en av vanskelighetene ved å undersøke dietten til predatorfisk. Det kan derfor være gunstig å komplimentere slike studier med analyser av stabile isotoper, som gir et langtidsintegret bilde av diett og habitatbruk. De gjennomsnittlige verdiene for $\delta^{15}\text{N}$ og $\delta^{13}\text{C}$ gav et bilde av de to predatorartene som passet godt med hvordan artene er beskrevet i litteraturen ellers, med gjedda som en littoral fiskepisere og Pasvik-ørreten som en pelagial jeger (Diana 1979; Chapman & Mackay 1984; Amundsen m.fl. 2003; Jensen m.fl. 2004; Vehanen m.fl. 2006; Jensen m.fl. 2008). Selv om gjennomsnittene passet godt med forventningene, var det til dels store variasjoner i dataene. Spesielt stor variasjon var det hos ørret, som spenner over ett trofisk nivå (forskjell i $\delta^{15}\text{N} > 3,4\text{‰}$), og hadde $\delta^{13}\text{C}$ -signaturer som ser ut til å stamme fra både pelagial- og littoralsonen, og muligens noe fra profundalen. En slik variasjon kan forventes for fisk som

gjennomgår ontogenetiske skift fra bunndyrspisere til fiskespisere, men ut i fra magedatanalysene var alle fiskene i denne undersøkelsen utelukkende fiskespisere. Mye av variasjonen i ørretens $\delta^{13}\text{C}$ kan skyldes forskjeller i lagesildas $\delta^{13}\text{C}$, men en lagesilddiett kan ikke forklare de ørretene med høyest $\delta^{13}\text{C}$. Ørretene som hadde høyest $\delta^{13}\text{C}$ lå også for høyt i $\delta^{15}\text{N}$ til at dietten kunne bestå av bare littorale bunndyr, og de aktuelle byttfiskene nipigget stingsild og abboryngel ble ikke påvist i noen av mageprøvene. Muskelvev er en type vev som har treg omsetningsrate med tanke på ratio av stabile isotoper (Hobson & Clark 1992). Det kan derfor være en mulighet at noen av ørretene fortsatt har spor etter det marine fôret i isotop-signaturen, selv om all ørret <450 mm ble ekskludert fra analysene. En annen forklaring kan være at byttedyrene kun ble samlet inn i Ruskebukta, mens ørretene ble samlet inn fra hele Vaggatem. Det er derfor en mulighet at denne undersøkelsen ikke omfatter alle de aktuelle byttedyrene.

De fem ørretene med lavest $\delta^{15}\text{N}$ hadde et gjennomsnitt på 9,64, noe som plasserer dem i kategorien omnivore (generalisert kategorisering, Jardine 2003). Ut i fra SIA kan ikke disse individene beskrives som rene fiskespisere, da de potensielle byttfiskene lagesild og planktonsik ligger for nært i $\delta^{15}\text{N}$ (Figur 10). Magedataanalysene av de aktuelle fiskene avslørte allikevel at to av disse ørretene hadde spist fisk (uidentifiserte coregonider). Tiden det tar før en ny diett kan detekteres i en predator varierer med vekst og utskiftning av vev (Jardine m.fl. 2003), og Persson & Hansson (1999) fant at 3 måneder var tilstrekkelig for flere arter av ferskvannsfisk. Muligens hadde disse individene akkurat skiftet til en fiskediett, slik at mageprøvene avslørte et øyeblikksbilde som ikke de langtidsintegreerte isotop-analysene fanger opp.

Foruten noen få individer som så ut til å inkludere bunndyr i dietten (basert på SIA), støttet SIA resultatene opp om magedatanalysene og viste at små lagesild utgjorde hoveddelen av dietten hos ørret i øvre del av Pasvikvassdraget. Små planktonsik kan ikke utelukkes som en del av dietten hos ørreten på grunn av svært sammenfallende isotopsignaturer, selv om den ikke ble observert i mageprøvene. Den største lengdegruppen av lagesild (Figur 10: Is3 140-197 mm) hadde en høyere gjennomsnittsverdi for $\delta^{15}\text{N}$ enn både ørret og gjedde. Så store lagesild er sjeldne i Pasvikvassdraget, og ut i fra at $\delta^{15}\text{N}$ -verdien er høyere enn de to predatorartene er det lite sannsynlig at de inngår i dietten til ørret og gjedde. Grunnen til at

disse lagesildene ligger på et så høyt trofisk nivå kan være at stor lagesild inkluderer fisk i dietten (Liso 2011).

Gjeddene hadde en noe snevrere spennvidde i både $\delta^{13}\text{C}$ og $\delta^{15}\text{N}$ i forhold til ørreten, og kan ut i fra SIA-dataene kategoriseres som rene fiskespisere med diett fra både pelagial og littoral produksjon. Mageprøvene bekreftet dette i og med at alle de vanligste artene av potensielle byttefisk ble funnet i gjeddemager, samt at dietten utlukkende besto av fisk. Det var en signifikant korrelasjon mellom lengden på gjeddene og $\delta^{13}\text{C}$ (Figur 9b), hvor de minste gjeddene lå lavest i $\delta^{13}\text{C}$. Dette kan tyde på at mindre gjedder benytter pelagialen oftere i næringsøk enn større gjedder. De større individene hadde en høyere $\delta^{13}\text{C}$ som tyder på en diett bestående av littorale byttefisk (Figur 9b og figur 10). Det var også en signifikant korrelasjon mellom $\delta^{13}\text{C}$ og $\delta^{15}\text{N}$ for gjedde, som viser at gjedder med et littoralt næringshabitat ligger noe lavere i $\delta^{15}\text{N}$ enn gjedder som hadde et mer pelagialt næringshabitat (Figur 10). Dette er som forventet ut i fra isotop-ratioene til de ulike byttedyrene, hvor pelagial planktonisk og lagesild ligger høyere i $\delta^{15}\text{N}$ enn littorale byttedyrarter som abbor og bunnsik. Det ble ikke funnet noen signifikant sammenheng mellom predatorlengde og $\delta^{15}\text{N}$ for verken ørret eller gjedde. Dette er trolig et resultat av at alle fiskene var fiskespisere, slik at alle de undersøkte lengdene av predatorfisk spiste byttefisk fra samme trofiske nivå.

Mageprøvene viste at bunnsik var den viktigste byttefisken for gjedde gjennom sommersesongen, mens abbor og mindre gjedder også spilte en viktig rolle. Resultatene fra stabile isotop-analysene støttet opp om at abbor var et byttedyr som konsekvent inngikk i dietten hos gjedde, ved at både $\delta^{15}\text{N}$ og $\delta^{13}\text{C}$ sammenfaller med gjeddass (Figur 10). Bunnsikens $\delta^{15}\text{N}$ -signatur plasserte den godt i forhold til å inngå i gjeddass diett, men den hadde en gjennomsnittlig $\delta^{13}\text{C}$ -signatur som var lavere enn gjeddass (Figur 9b og figur 10). Dette kan forklares ved at bunnsiken søker ned i profundalen og beiter profundale chironomider og mollusker ved høye vanntemperaturer om sommeren (Pers.med. Gunnar Kalliainen og Karl Øystein Gjelland), slik at den lave $\delta^{13}\text{C}$ til bunnsiken sannsynligvis var en intermediær verdi mellom littorale næringsdyr og produndale chironomider og mollusker.

Ørret ble ikke funnet i noen av mageprøvene utover prøvene fra gjeddene som ble fanget rett etter utsettingen, og gjennomsnittlig $\delta^{15}\text{N}$ for ørret og gjedde var tilnærmet lik. Gjeddass

predasjon på ørret i øvre del av Pasvikvassdraget ser dermed ut til å være svært lav, dersom man ser bort i fra de første ukene etter utsettingen av ørret. En av grunnene til at det ble funnet så få ørret i gjeddemagene i Ruskebukta, er nok at Ruskebukta ikke har noen veletablert pelagial sone og dermed ikke er noe ideelt habitat for ørreten. Det ble heller ikke fanget ørret i garnfangstene fra Ruskebukta foruten i perioden rett etter utsetting. I tillegg er ørreten en rask svømmer, og i følge optimal beiteteori vil en slik sjelden byttedyrgruppe med høy sjanse for å unnsnippe et angrep bli ekskludert i gjeddens diett til fordel for mer tallrike og energetisk profitable byttedyr (MacArthur & Pianka 1966; Pyke m.fl. 1977). De nylig utsatte ørretene er åpenbart mer utsatt for gjeddepredasjon, og utgjorde 62 % av byttefiskvekten i gjeddemager i juni/juli. Ørreten som årlig settes ut av Pasvik Kraft har en størrelse på >25 cm, blant annet for å minimere predasjon fra gjedde. Aass (1993) fant også at størrelsen ved utsett var den viktigste faktoren for overlevelse og gjenfangst hos utsatt ørret. Et studie fra Finland viste at tre år gammel utsatt fisk med tilnærmet lik størrelse som de utsatte fiskene i Pasvik var svært utsatt for gjeddepredasjon, mens ørret som var fire år (355-387mm) ved utsetting opplevde et nesten absolutt størrelsesrefugie fra gjeddepredasjon (Hyvärinen & Vehanen 2004).

Denne undersøkelsen viste at størrelsen på den utsatte fisken i Pasvik ikke var begrensende for predasjon fra gjedde. Flere gjedder fanget i dagene etter ørretutsettingen hadde både to og tre utsatte ørreter i magen. Det innsamlede gjeddematerialet fra Pasvik var dominert av seks år gammel gjedde, med en lengde på ca 500-900 mm (Figur 11 og 12). Gjeddene ble påvist å kunne ta byttedyr som var 70 % av egen lengde, noe som tilsier at gjedde på ca 360 mm teoretisk kan predatere på den utsatte ørreten. Men utsatt ørret på > 25 cm har en fordel i at de raskt kan gå over på en pelagial fiskediett. Fiskespising er forbundet med god vekst (Elliott & Hurley 2000), og ørreten i Pasvik vokser 7-8 cm per år (Jensen m.fl. 2006) og tredobler vekta i løpet av de første fire månedene etter utsetting (Johannessen 2007). Den raske overgangen til et pelagialt habitat gjør dermed at ørreten unngår predasjon fra gjedde og i tillegg vokser raskere ut av en størrelse som gjør dem sårbare for predasjon fra gjedde. Størrelsen på de utsatte ørretene kan nok med fordel økes, men trolig er minstemålet på 25 cm tilstrekkelig dersom ørreten settes ut i velegnede områder uten stor tilstedeværelse av gjedde.

Den høye dødeligheten på de utsatte ørretene i denne undersøkelsen skyldtes nok hovedsakelig at fisken ble satt ut i en grunn littoralsone med mye vegetasjon, som er det området hvor større fiskepisende gjedde typisk oppholder seg (Chapman & Mackay 1984). Den utsatte fisken virket i tillegg desorientert og rett etter utsetting kunne det observeres fisk som svømte vertikalt og stakk hodet over vannflata. Ruskebukta har heller ingen stor pelagialsoner med 3/4 av innsjøen under 3 m dyp og et maks dyp på 15 m (Gjelland m.fl. 2007). Det gjør Ruskebukta til en dårlig lokalitet for utsetting av pelagial fisk. Bunntopografien i Ruskebukta var kjent før denne undersøkelsen, og en viss grad av predasjon fra gjedde var forventet. Omfanget av gjeddass predasjon på de utsatte ørretene ble allikevel større enn antatt. Grunnen til at biokontrolleksperimentet ble foretatt i Ruskebukta var at området hadde gode muligheter for avsperring fra det øvrige vassdraget, samt at Tjærebukta var en nærliggende og velegnet referanselokalitet.

For videre utsetting av ørret i Pasvik anbefales det å sette ut fisken i områder med nær tilknytning til større pelagialsoner, enten ved å sette fisken ut fra båt, eller ved et dypere parti langs land. Dette er en strategi som allerede brukes for det meste av ørretutsettingene som foretas i Pasvikvassdraget. Og den utsatte ørreten dominerer ørretpopulasjonen i vassdraget, noe som vitner om at utsettingene stort sett fungerer bra. Mageprøvene av de utsatte ørretene viste at noen individer fortsatt hadde rester av pellets i magene, og alle individene hadde veldig mye tarmfett. Dette tyder på at ørretene ikke sultes før de transporteres og settes ut, noe som også ble bekreftet av representanter fra Pasvik Kraft. Når fisk transporteres i tanker, samles avfallsproduktene opp i tanken og fører til økt stress. Ammoniakk er det viktigste metabolske avfallsproduktet hos fisk i denne sammenhengen, og er toksisk for fisken ved høye konsentrasjoner (Piper m.fl. 1986). I tillegg fører den økte metabolismen i forbindelse med fordøying av mat til et høyere oksygenforbruk. Ved å sulte fisken før transport kan man redusere avfallsprodukter og oksygenbehovet, og dermed minimere stress (Berka 1986; Lekang 2007). Piper m.fl (1986) oppgir at fisk over 20 cm lengde bør sultes i 72 timer før transport. For de videre utsettingene av ørret i Pasvik anbefales det derfor at fisken sultes i minimum 72 timer før transport. Videre undersøkelser bør gjennomføres for å belyse om de store fettreservene til de utsatte ørretene påvirker habitatbruken, og potensielt fører til at ørreten oppholder seg i littoralsonen lengre enn om den hadde vært sultet over en lengre periode før utsetting.

For å oppsummere, så var alle de undersøkte ørretene og gjeddene fiskespisere. Basert på SIA så allikevel noen få ørret ut til å inkludere bunndyr i dietten. Dietten hos ørret i øvre del av Pasvikvassdraget var dominert av lagesild. Gjeddass diett bestod av alle de vanligste fiskeartene i området, men sik, abbor og mindre gjedder var viktigst. Preferansen for byttedyrstørrelse var ulik for gjedde og ørret. Ørreten foretrakk den småvokste lagesilda, mens gjedda predaterte på et bredere størrelsesspekter av byttefisk. Gjeddass diett så ut til å være styrt av en kombinasjon av sesongmessig tilgang og en preferanse for arter med et minimum av antipredatortrekk. Både gjedde og ørret inkluderte lagesild i dietten, men det var liten grad av diettoverlapp mellom de to artene i sommermånedene. Signifikante forskjeller i gjennomsnittlig $\delta^{15}\text{C}$ viste også at ørreten og gjedda hadde ulikt næringshabitat. Små gjedder hadde en lavere $\delta^{13}\text{C}$ enn større gjedder, noe som kan tyde på at det er de mindre gjeddene som i størst grad predaterte på de pelagiske byttefiskene. De større gjeddene hadde derimot en $\delta^{13}\text{C}$ -signatur som samsvarte med en diett bestående av littorale byttefisk. Gjedda utgjorde en betydelig trussel for nyutsatt ørret, og dette så i hovedsak ut til å være en effekt av overlappende habitat like etter utsettingen. Dersom den utsatte ørreten settes ut i områder med nær tilknytning til pelagialsonen, forventes det liten grad av predasjon fra gjedda. Analyser av stabile isotoper viste seg å være en god metode for å komplimentere magedata i studier av diett og habitatbruk. Metoden er spesielt godt egnet for undersøkelser av predatorfisk som ofte har en høy grad av tomme mager. Resultatene fra begge metodene gav viktig informasjon til det helhetlige bildet av næringsnett, og de to metodene samsvarte i stor grad med hverandre.

Referanseliste

Aass, P. (1993). "Stocking strategy for the rehabilitation of a regulated brown trout (*Salmo Trutta* L.) river." Regulated Rivers: Research & Management **8**(1-2): 135-144.

Abildsnes, J. & G. Lutnæs (2009). Forvaltningsplan for Øvre Pasvik nasjonalpark og Øvre Pasvik landskapsvernområde. Fylkesmannen i Finnmark, Miljøvernavdelinga. **Rapport: 46.**

Álvarez, D. & A. G. Nicieza (2003). "Predator avoidance behaviour in wild and hatchery-reared brown trout: the role of experience and domestication." Journal of Fish Biology **63**(6): 1565-1577.

Amundsen, P.-A. & T. Bøhn (2003). Fisk i Pasvikvassdraget og effektene av lagesildas invasjon. Norges fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø. **Populærvitenskaplig rapport: 30.**

Amundsen, P.-A., T. Bøhn, O. A. Popova, F. J. Staldvik, Y. S. Reshetnikov, N. A. Kashulin & A. A. Lukin (2003). "Ontogenetic niche shifts and resource partitioning in a subarctic piscivore fish guild." Hydrobiologia **497**(1): 109-119.

Amundsen, P.-A., N. A. Kashulin, K. Ø. Gjelland, S. S. Sandimirov, H. Jensen, V. A. Shirokov, L. P. Kudrevtcheva, T. Bøhn & P. E. Aspholm (2005). Ørreten i Pasvikvassdraget: Populasjonsstatus samt muligheter og begrensninger for rekruttering, produksjon og forvaltning. Norges Fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø & Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre. **Rapport: 37.**

Amundsen, P.-A., F. J. Staldvik, Y. S. Reshetnikov, N. Kashulin, A. Lukin, T. Bøhn, O. T. Sandlund & O. A. Popova (1999). "Invasion of vendace *Coregonus albula* in a subarctic watercourse." Biological Conservation **88**(3): 405-413.

Amundsen, P. A., T. Bøhn & G. H. Våga (2004). "Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric morphs of European whitefish (*Coregonus lavaretus*)." Annales Zoologici Fennici **41**(1): 291.

Amundsen, P. A., H. M. Gabler & F. J. Staldvik (1996). "A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method." Journal of Fish Biology **48**(4): 607-614.

Arnesen, A. M. (1987). Utsettinger av ørret i Pasvikelva 1979-1986. Fylkesmannen i Finnmark, Miljøvernavdelingen. **Rapport nr. 26: 22.**

Arrington, D. A., K. O. Winemiller, W. F. Loftus & S. Akin (2002). "How often do fishes "run on empty"?" Ecology **83**(8): 2145-2151.

Beaudoin, C. P., W. M. Tonn, E. E. Prepas & L. I. Wassenaar (1999). "Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*): an isotope and dietary analysis." Oecologia **120**(3): 386-396.

Benndorf, J. (1990). "Conditions for effective biomanipulation; conclusions derived from whole-lake experiments in Europe." Hydrobiologia **200-201**(1): 187-203.

Benndorf, J., H. Kneschke, K. Kossatz & E. Penz (1984). "Manipulation of the Pelagic Food Web by Stocking with Predacious Fishes." Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie **69**(3): 407-428.

Berka, R. (1986). The transport of live fish A review. European Inland Fisheries Advisory Commission (EIFAC). **Technical paper 48**: 49.

Bøhn, T. (1996). Næringsinteraksjoner mellom planktonsik (*Coregonus lavaretus*) og nyinnvandert lagesild (*Coregonus albula*) i Pasvikvassdraget. Norges Fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø. **Cand. Scient**: 61.

Bøhn, T. & P.-A. Amundsen (2001). "The Competitive Edge of an Invading Specialist." Ecology **82**(8): 2150-2163.

Bøhn, T., P.-A. Amundsen & A. Sparrow (2008). "Competitive exclusion after invasion?" Biological Invasions **10**(3): 359-368.

Bøhn, T. & P. A. Amundsen (2004). "Invasion-mediated changes in the population biology of a dimorphic whitefish *Coregonus lavaretus* population." Annales zoologici Fennici **41**(1): 125.

Bøhn, T., P. A. Amundsen, O. A. Popova, Y. S. Reshetnikov & F. J. Staldvik (2002). "Predator avoidance by coregonids: Can habitat choice be explained by size-related prey vulnerability?" Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advanced Limnology **57**: 183-197.

Cabana, G. & J. B. Rasmussen (1996). "Comparison of Aquatic Food Chains Using Nitrogen Isotopes." Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **93**(20): 10844-10847.

Carpenter, S. R., J. F. Kitchell & J. R. Hodgson (1985). "Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity." BioScience **35**(10): 634-639.

Chapman, C. A. & W. C. Mackay (1984). "Direct Observation of Habitat Utilization by Northern Pike." Copeia **1984**(1): 255-258.

Chapman, L. J. (1989). "Feeding flexibility in northern pike (*Esox lucius*): fish versus invertebrate prey." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **46**(4): 666.

Christiansen, B. & E. I. Mikkelsen (1997). Flerbruksplan for Pasvikvassdraget. Fylkesmannen i Finnmark. **Rapport 1-1997**: 98.

Cohen, J. E., S. L. Pimm, P. Yodzis & J. Saldaña (1993). "Body Sizes of Animal Predators and Animal Prey in Food Webs." Journal of Animal Ecology **62**(1): 67-78.

Craig, H. (1953). "The geochemistry of the stable carbon isotopes." Geochimica et Cosmochimica Acta **3**(2-3): 53.

Davis, M. A. (2003). "Biotic Globalization: Does Competition from Introduced Species Threaten Biodiversity?" BioScience **53**(5): 481-489.

DeBach, P. & D. Rosen (1991). Biological control by natural enemies. Cambridge, Cambridge University Press.

DeNiro, M. J. & S. Epstein (1978). "Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals." Geochimica et Cosmochimica Acta **42**(5): 495-506.

Diana, J. S. (1979). "The feeding pattern and daily ration of a top carnivore, the northern pike (*Esox lucius*)." Canadian Journal of Zoology **57**(11): 2121-2127.

Eilenberg, J., A. Hajek & C. Lomer (2001). "Suggestions for unifying the terminology in biological control." BioControl **46**(4): 387-400.

Eklöv, P. & S. F. Hamrin (1989). "Predatory Efficiency and Prey Selection: Interactions between Pike *Esox lucius*, Perch *Perca fluviatilis* and Rudd *Scardinius erythrophthalmus*." Oikos **56**(2): 149-156.

Elliott, J. M. (1991). "Rates of gastric evacuation in piscivorous brown trout, *Salmo trutta*." Freshwater Biology **25**(2): 297-305.

Elliott, J. M. (2011). "A comparative study of the relationship between light intensity and feeding ability in brown trout (*Salmo trutta*) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*)." Freshwater Biology: 11.

Elliott, J. M. & M. A. Hurley (2000). "Daily energy intake and growth of piscivorous brown trout, *Salmo trutta*." Freshwater Biology **44**(2): 237-245.

Euchner, R. B. (1988). Collection, preparation and use of northern pike (*Esox lucius*) cleithra for age determination. Recreational Fisheries Branch, Fort St. John. **Report No. PCE 20**: 12.

Fiskebeck, P.-E. (1983). Vannforurensningssituasjonen i Pasvikelva, Sør-Varanger kommune, 1983. Fylkesmannen i Finnmark, Miljøvern avdelingen. **Rapport nr 4**: 14.

France, R. L. & R. H. Peters (1997). "Ecosystem differences in the trophic enrichment of [13]C in aquatic food webs." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **54**(6): 1255-1258.

Frost, W. E. (1954). "The Food of Pike, *Esox lucius* L., in Windermere." Journal of Animal Ecology **23**(2): 339-360.

Gido, K. B. & J. H. Brown (1999). "Invasion of North American drainages by alien fish species." Freshwater Biology **42**(2): 387.

Gjelland, K. Ø. (2003). Light-related distribution and activity of pelagic coregonids in a subarctic watercourse. Department of Aquatic BioSciences, University of Tromsø. **Cand. Scient.:** 68.

Gjelland, K. Ø., T. Bøhn & P. A. Amundsen (2007). "Is coexistence mediated by microhabitat segregation? An in-depth exploration of a fish invasion." Journal of Fish Biology **71**: 196-209.

Hart, P. & S. F. Hamrin (1988). "Pike as a Selective Predator. Effects of Prey Size, Availability, Cover and Pike Jaw Dimensions." Oikos **51**(2): 220-226.

He, E. & W. A. Wurtsbaugh (1993). "An Empirical Model of Gastric Evacuation Rates for Fish and an Analysis of Digestion in Piscivorous Brown Trout." Transactions of the American Fisheries Society **122**(5): 717 - 730.

Hesslein, R. H., M. J. Capel, D. E. Fox & K. A. Hallard (1991). "Stable isotopes of sulfur, carbon, and nitrogen as indicators of trophic level and fish migration in the lower Mackenzie river basin, Canada." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **48**(11): 2258-2265.

Hobson, K. A. & R. G. Clark (1992). "Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes I: Turnover of ^{13}C in Tissues." The Condor **94**(1): 181-188.

Hunt, B. P. & W. F. Carbine (1951). "Food of Young Pike, *Esox Lucius* L., and Associated Fishes in Peterson's Ditches, Houghton Lake, Michigan." Transactions of the American Fisheries Society **80**(1): 67 - 83.

Hyvärinen, P. & T. Vehanen (2004). "Effect of brown trout size on post-stocking survival and pike predation." Ecology of Freshwater Fish **13**(2): 77.

Jardine, T. D., S. A. McGeachy, C. M. Paton, M. Savoie & R. A. Cunjak (2003). Stable isotopes in aquatic systems: Sample preparation, analysis and interpretation. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences. **No. 2656**: 39.

Jensen, H. (2002). Diett og kvantitativ næringsinntak i en fiskespisende bestand av ørret (*Salmo trutta* L.) i Pasvikvassdraget. Institutt for Marin- og Ferskvannsbibliologi, Norges Fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø. **Cand. scient**: 55.

Jensen, H., P. A. Amundsen, J. M. Elliott, T. Bøhn & P. E. Aspholm (2006). "Prey consumption rates and growth of piscivorous brown trout in a subarctic watercourse." Journal of Fish Biology **68**(3): 838-848.

Jensen, H., T. Bøhn & P. A. Amundsen (2004). "Feeding ecology of piscivorous brown trout (*Salmo trutta* L.) in a subarctic watercourse." Annales Zoologici Fennici **41**(1): 319.

Jensen, H., K. Kahilainen, P. A. Amundsen, K. Ø. Gjelland, A. Tuomaala, T. Malinen & T. Bøhn (2008). "Predation by brown trout (*Salmo trutta*) along a diversifying prey community gradient." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **65**: 1831-1841.

Jensvoll, I. (2004). Invasjon av lagesild (*Coregonus albula* L.) i Pasvikvassdraget: Effekter av økt predasjon i to zooplanktonsamfunn med ulik invasjonshistorie. Institutt for Akvatisk Biologi, Norges Fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø. **Cand. Scient**: 48.

Jepsen, N., S. Beck, C. Skov & A. Koed (2001). "Behavior of pike (*Esox lucius* L.) >50 cm in a turbid reservoir and in a clearwater lake." Ecology of Freshwater Fish **10**(1): 26-34.

Johannessen, K. S. (2007). Vertikalt habitatbruk, næringsvalg og vekst hos en innsjølevende bestand av ørret (*Salmo trutta* L.) i Pasvikvassdraget. Institutt for Akvatisk Biologi, Norges Fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø. **Masteroppgave**: 44.

Jonsson, N., T. F. Næsje, B. Jonsson, R. Saksgård & O. T. Sandlund (1999). "The influence of piscivory on life history traits of brown trout." Journal of Fish Biology **55**(6): 1129-1141.

Kahilainen, K. & H. Lehtonen (2001). "Resource use of native and stocked brown trout *Salmo trutta* L., in a subarctic lake." Fisheries Management and Ecology **8**(1): 83-94.

Kitchell, J. & L. Crowder (1986). "Predator-prey interactions in Lake Michigan: model predictions and recent dynamics." Environmental Biology of Fishes **16**(1): 205-211.

Kristoffersen, K. (1984). Fiskeribiologiske registreringer i Pasvikvassdraget sommeren 1982. Fylkesmannen i Finnmark, Miljøvernavdelingen. **Rapport nr. 5**: 67.

L'Abée-Lund, J. H., A. Langeland & H. Sægvov (1992). "Piscivory by brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Norwegian lakes." Journal of Fish Biology **41**(1): 91-101.

Lekang, O.-I. (2007). Transport of Live Fish. Aquaculture Engineering. Oxford, Blackwell Publishing Ltd: 256-265.

Liso, S. (2010). Vertical distribution and diet of pelagic coregonids in a subarctic watercourse after a biological invasion. Department of Arctic and Marine Biology, Faculty for BioSciences, Fisheries and Economics, University of Tromsø. **Diploma thesis**: 56.

Liso, S. (2011). "A planktivorous specialist turns rapacious: piscivory in invading vendace *Coregonus albula*." Journal of Fish Biology **78**: 332-337.

MacArthur, R. H. & E. R. Pianka (1966). "On Optimal Use of a Patchy Environment." The American Naturalist **100**(916): 603-609.

McQueen, D. J., M. R. S. Johannes, J. R. Post, T. J. Stewart & D. R. S. Lean (1989). "Bottom-Up and Top-Down Impacts on Freshwater Pelagic Community Structure." Ecological Monographs **59**(3): 289-309.

McQueen, D. J., J. R. Post & E. D. Mills (1986). "Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **43**(157): 1571-1581.

Minagawa, M. & E. Wada (1984). "Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $[\delta^{15}\text{N}]$ and animal age." Geochimica et Cosmochimica Acta **48**(5): 1135-1140.

Mittelbach, G. G. & L. Persson (1998). "The ontogeny of piscivory and its ecological consequences." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **55**(6): 1454-1465.

Nilsson, P. A. & C. Brönmark (2000). "Prey vulnerability to a gape-size limited predator: behavioural and morphological impacts on northern pike piscivory." Oikos **88**(3): 539-546.

Nursall, J. R. (1973). "Some Behavioral Interactions of Spottail Shiners (*Notropis hudsonius*), Yellow Perch (*Perca flavescens*), and Northern Pike (*Esox lucius*)." Journal of the Fisheries Research Board of Canada **30**(8): 1161-1178.

Næsje, T. F., O. T. Sandlund & R. Saksgård (1998). "Selective predation of piscivorous brown trout (*Salmo trutta* L.) on polymorphic whitefish (*Coregonus lavaretus* L.)." Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advanced Limnology **50**: 283-294.

Olla, B. L. & M. W. Davis (1989). "The role of learning and stress in predator avoidance of hatchery-reared coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) juveniles." Aquaculture **76**(3-4): 209-214.

Olla, B. L., M. W. Davis & C. H. Ryer (1994). "Behavioral deficits in hatchery-reared fish - potential effects on survival following release." Aquaculture and Fisheries Management **25**: 19-34.

Persson, A. & L.-A. Hansson (1999). "Diet shift in fish following competitive release." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **56**(1): 70.

Peterson, B. J. & B. Fry (1987). "Stable Isotopes in Ecosystem Studies." Annual Review of Ecology and Systematics **18**: 293-320.

Piper, R. G., I. B. McElwain, L. E. Orme, J. P. McCraren, L. G. Fowler & J. R. Leonard (1986). Fish hatchery management. Washington, D.C., U.S. Dept. of the Interior, Fish and Wildlife Service.

Pyke, G. H., H. R. Pulliam & E. L. Charnov (1977). "Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests." The Quarterly Review of Biology **52**(2): 137-154.

Reiestad, H. & L. R. Karlsen (1991). Prøvefiske i Pasvikelva, Sør-Varanger kommune, sommeren 1990. Fylkesmannen i Finnmark, Miljøvernavdelingen. **Rapport nr. 3**: 50.

Sandlund, O. T. & T. F. Næsje (2000). Komplekse, laksefiskdominerte fiskesamfunn på Østlandet. Fisk i ferskvann. Et samspill mellom bestander, miljø og forvaltning. R. Borgstrøm & L. P. Hansen. Oslo, Landbruksforlaget: 109-129.

Schoener, T. W. (1970). "Nonsynchronous Spatial Overlap of Lizards in Patchy Habitats." Ecology **51**(3): 408-418.

Siwertsson, A. (2004). Long-Term Responses of Zooplankton to a Planktivorous Fish Invasion. Department of Aquatic BioSciences, Norwegian College of Fishery Science, University of Tromsø. **Cand. Scient. oppgave: 41.**

Solberg, K. G. (2007). Habitatsegregering og vertikalmigrasjon i pelagialsonen hos sik og lagesild i Skrukkebukta, Pasvikvassdraget. Institutt for Akvatisk Biologi, Norges Fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø. **Masteroppgave: 42.**

Stewart, D. J., J. F. Kitchell & L. B. Crowder (1981). "Forage Fishes and Their Salmonid Predators in Lake Michigan." Transactions of the American Fisheries Society **110**(6): 751 - 763.

Van Driesche, R. G., R. I. Carruthers, T. Center, M. S. Hoddle, J. Hough-Goldstein, L. Morin, L. Smith, D. L. Wagner, B. Blossey, V. Brancatini, R. Casagrande, C. E. Causton, J. A. Coetzee, J. Cuda, J. Ding, S. V. Fowler, J. H. Frank, R. Fuester, J. Goolsby, M. Grodowitz, T. A. Heard, M. P. Hill, J. H. Hoffmann, J. Huber, M. Julien, M. T. K. Kairo, M. Kenis, P. Mason, J. Medal, R. Messing, R. Miller, A. Moore, P. Neuenschwander, R. Newman, H. Norambuena, W. A. Palmer, R. Pemberton, A. Perez Panduro, P. D. Pratt, M. Rayamajhi, S. Salom, D. Sands, S. Schooler, M. Schwarzländer, A. Sheppard, R. Shaw, P. W. Tipping & R. D. van Klinken (2010). "Classical biological control for the protection of natural ecosystems." Biological Control **54**(Supplement 1): 2-33.

Vander Zanden, M. J. & J. B. Rasmussen (1999). "Primary Consumer δ 13C and δ 15N and the Trophic Position of Aquatic Consumers." Ecology **80**(4): 1395-1404.

Vehanen, T., P. Hyvärinen, K. Johansson & T. Laaksonen (2006). "Patterns of movement of adult northern pike (*Esox lucius* L.) in a regulated river." Ecology of Freshwater Fish **15**(2): 154.

Vøllestad, L. A., J. Skurdal & T. Qvendil (1986). "Habitat use, growth and feeding of pike (*Esox lucius* L.) in four Norwegian lakes." Archiv für Hydrobiologie **108**: 107-117.

Wallace, R. K. (1981). "An Assessment of Diet-Overlap Indexes." Transactions of the American Fisheries Society **110**(1): 72 - 76.

Warren, P. H. & J. H. Lawton (1987). "Invertebrate predator-prey body size relationships: an explanation for upper triangular food webs and patterns in food web structure?" Oecologia **74**(2): 231-235.

Wetzel, R. G. (2001). Limnology: lake and river ecosystems. San Diego, Academic Press.

Wikan, S., O. Makarova & T. Aarseth (1994). Pasvik. Norsk-russisk naturreservat. Oslo, Grøndahl og Dreyers Forlag AS.

Williamson, M. (1999). "Invasions." Ecography **22**(1): 5-12.

Vedlegg

Vedlegg 1: Fangstskjema benyttet av fiskere i forbindelse med innlevering av prøver

Ørretprøver – hode og innvoller			
Materiale til undersøkelse ved Norges fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø.			
Kontaktpersoner: Per-Arne Amundsen / Karl Øystein Gjelland			
Adresse: Norges fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø, 9037 Tromsø			
Tlf: 77 64 45 39 Fax: 77 64 60 20 epost: pera@nfh.uit.no			
Sted for fangst:		Dato:	
Fiskeredskap:		Villfisk eller utsatt:	
Fiskens lengde:		Er fisken merket?	
Fiskens vekt:		Nr. på merket*?	
Kommentarer:			
Fiskerens navn:			
Adresse:		Tlf:	

NB! Merket legges ved i posen

Takk til

Veileder Per-Arne Amundsen for raske og ærlige tilbakemeldinger.

Veileder Karl-Øystein Gjelland for samarbeid og hjelp i felt, samt hjelp og tålmodighet gjennom alle faser av prosessen.

Medstudentene som har vært med på å gjøre tiden i Tromsø til et minne for livet!

Familien for all støtte og oppmuntring!

Pasvik Kraft for samarbeid i forbindelse med biokontrolleksperimentet.

Lokale fiskere for levering av ørretrøver.

Svend og Edith Randa for gjestfriheten under feltarbeidet ved Vaggatem.

Gunnar Kalliainen for utlån av feltlaboratoriet og teknisk hjelp underveis.

