



Norges miljø- og
biovitenskapelige
universitet

Masteroppgave 2017 60 stp

Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning

Ørekyt (*Phoxinus phoxinus*) i Øvre Heimdalsvatn: Bestandsdynamikk og habitatbruk etter om lag femti års sameksistens med ørret (*Salmo trutta*)

European minnow (*Phoxinus phoxinus*) in the lake
Øvre Heimdalsvatn; population dynamics and
habitat use after about fifty years in coexistence
with brown trout (*Salmo trutta*)

Mathea Sætre Liberg

Master i naturforvaltning

Fakultet for miljøvitenskap og naturforvaltning

FORORD

Dette er en masteroppgave ved fakultetet for miljøvitenskap og naturforvaltning ved Norges miljø- og biovitenskapelige universitet. Denne oppgaven er avslutningen på mine fem år som student ved naturforvalterlinja.

Idéen til oppgaven kom fra professor emeritus Reidar Borgstrøm som også har vært veileder for denne oppgaven sammen med professor Thronn Oddvar Haugen. Jeg ønsker å takke dem begge for hjelp og veiledning under oppgavearbeidet.

En takk til John Edward Brittain som var med under feltarbeidet i Heimdalen og en takk også til Naturhistorisk museum for bruken av forskningsstasjonen ved Øvre Heimdalsvatn.

Jeg vil også takke mamma, pappa og Åste som var med i to perioder under feltarbeidet i Øvre Heimdalsvatn. I tillegg ønsker jeg å takke den gjengen som begynte på økologi og naturforvaltning høsten 2013 for minnerike stunder. En stor takk til Raja som har vært en utholdende samboer i disse fem årene. Falk og Zico fortjener også en stor takk for alle turer i skog og mark. Nå blir det mer tid til jakt!

Ås, 15.05.2018

Mathea Sætre Liberg

SAMMENDRAG

I den subalpine innsjøen Øvre Heimdalsvatn var ørret (*Salmo trutta*) opprinnelig eneste fiskeart, men i 1969 ble ørekyt (*Phoxinus phoxinus*) oppdaget. Det har vært gjennomført omfattende studier på ørret i Øvre Heimdalsvatn helt fra 1957 frem til i dag. I flere arbeider er det påpekt at etableringen av ørekyt i vannet kan ha ført til store endringer i bunndyrs sammensetningen, diett hos ørret, og rekruttering til ørretbestanden. Det har skjedd store endringer i beskatningen av ørret i vannet, med svært liten beskatning i senere år. Siden 1970-tallet er det kun utført bestandsestimering av ørekyt i 1999 og 2000. Målet med min studie har vært å gjennomføre et nytt bestandsestimat av ørekyt for å se om endringer i ørretbestanden og eventuelt klimafaktorer kan ha påvirket ørekytbestanden. I denne sammenheng er det også lagt vekt på årsklasseforskjeller og individuell vekst hos ørekyt, habitatbruk og interaksjoner mellom de to fiskeartene, for å se om det er noen endringer siden 1999.

For å studere habitatbruken til de to artene ble nordiske oversiktsgarn satt på 1,5, 3 og 6 meters dyp. I tillegg ble det benyttet vanlige flytegarn og settegarn for å få et materiale av ørret som skulle inngå i registrering av fiskepredasjon og predasjon på ørekyt. Ifølge fangstene på de nordiske garna oppholdt ørekyta seg i hovedsak i sjiktet mellom bunn og 25 cm opp i vannsøyla. Ørreten sto i all hovedsak 30 cm eller høyere fra bunnen. Ørekyta benyttet seg av samme habitat som i 1999, hvor den også sto nær bunnen og hovedsakelig på de grunneste områdene i litoralen.

Bestandsestimeringen av ørekyt ble gjort for fisk ≥ 55 mm, det vil si for fisk med alder ≥ 4 vintere. For å estimere ørekytbestanden for 2017 ble det tatt utgangspunkt i fangst per innsatsenhet for 1999 og 2017 og den estimerte bestandsstørrelsen i 1999, ut fra følgende sammenheng:

$$N_{2017} = \frac{CPUE_{2017} * N_{1999}}{CPUE_{1999}}$$

Hvor:

N_{2017} = estimert antall i lengdeintervallet i 2017,

$CPUE_{2017}$ = fangst per innsatsenhet for lengdeintervallet i 2017,

N_{1999} = estimert antall i lengdeintervallet i 1999,

$CPUE_{1999}$ = fangst per innsatsenhet for lengdeintervallet i 1999.

Under forutsetningen av at fangbarheten var den samme i juni 1999 og i juni 2017, gir dette et bestandsestimat på omlag 120 000 ørekyt ≥ 55 mm i juni 2017.

Alderen på 407 ørekyt ble bestemt ved hjelp av otolitter. Den varierte mellom 2 til 12 år, men med en alderssammensetning som antyder store årsklassevariasjoner. Disse kan knyttes til forskjeller i sommertemperaturen det året fisken ble klekket. Den individuelle veksten hos ørekyt har ikke endret seg siden 1999, og sammenlignet med andre bestander må veksten karakteriseres som lav. Ut fra mine funn ser det ikke ut til at variasjoner i ørretbestandens, størrelse og årsklassesammensetning har ført til særlige endringer hos ørekytbestanden, hverken når det gjelder populasjonsstørrelse, individuell vekst eller habitatbruk.

SUMMARY

Brown trout (*Salmo trutta*) was originally the only fish species present in the subalpine lake Øvre Heimdalsvatn until 1969 when the European minnow (*Phoxinus phoxinus*) was discovered for the first time. Studies of the brown trout have been performed since 1957 until today. In several studies it has been pointed out that the establishment of minnow has resulted in changes in the benthic fauna, the trout diet and recruitment to the trout population. It has been a decline in the fishing intensity of brown trout the last years. Since the 1970s the minnow population has only been estimated in 1999 and 2000. The purpose of my study is to estimate the population of minnow and analyse if changes in the trout population and climatic factors may have affected the minnow population. In this context I have also analysed the year-class strength, the individual length growth in minnows, and the habitat use and interactions between the two fish species.

The recording of habitat use by the minnows was done by using Nordic gillnets set at the depths 1.5, 3 and 6 meters. Additional sampling of brown trout from both the littoral and the pelagic zone of the lake was performed mainly to study the piscivory of trout, especially on minnow. According to the Nordic gillnet catches, the minnows used mainly the water volume 0–25 cm from the bottom while brown trout seemed to occupy the water volume above 30 cm from the bottom. The result indicates that there has been no change in the habitat use of minnow compared to 1999-2000.

The estimation of the minnow population was done for fish with length ≥ 55 mm, corresponding to the age-classes ≥ 4 winters. The method used to estimate the population was catch per unit effort (CPUE) in 1999 and 2017, together with the estimated population from 1999 (N), under the assumption of constant gillnet catchability. The following formula was used:

$$N_{2017} = \frac{CPUE_{2017} * N_{1999}}{CPUE_{1999}}$$

The estimated population in 2017 was ca. 120 000 minnows ≥ 55 mm. The age of 407 minnows was studied, by reading otoliths, which gave an age distribution between 2 to 12 years (winters). The year-class strength varied considerably. This variation in year-class strength may be correlated to the variation in summer temperature of the year the fish was hatched. The minnows' individual growth has not changed since 1999, and compared with

other populations, the growth is characterized as low. Based on my study it does not seem likely that variation in the population and year-class composition of brown trout have led to any marked changes in the minnow population with regard to habitat use, individual growth rate, and population size.

INNHOOLD

1. INNLEDNING	1
2. OMRÅDEBESKRIVELSE.....	4
3. METODE	8
3.1 Habitatbruk	8
3.2 Prøvetaking	9
3.3 Fangst per innsatsenhet og estimering av ørekytbestanden.....	10
3.4 Statistiske analyser	11
4. RESULTATER	12
4.1 Fangst per innsatsenhet for ørekyt	12
4.2 Lengde- og aldersfordeling av ørekyt og ørret	13
4.3 Habitatbruk	19
4.4 Bestandsestimat.....	27
4.5 Fiskepredasjon	27
5. DISKUSJON	29
5.1 Bestandsstørrelse.....	29
5.2 Habitatbruk	30
5.3 Påvirkninger på fangsten	33
6. KONKLUSJON.....	35
7. REFERANSELISTE.....	36

1. INNLEDNING

Ørekyt (*Phoxinus phoxinus*) har fått utvidet sitt utbredelsesareal i Europa, mye ved menneskelig hjelp (Frost 1943). Arten er svært tilpasningsdyktig og kan etablere bestander fra lavlands- til høyfjellslokaliteter (Mills 1988). Den opprinnelige utbredelsen til ørekyt i Norge var i lavlandet i sørøst og i noen vann i Troms, Finnmark og Nord-Trøndelag (Huitfeldt-Kaas 1918). Utbredelsesarealet økte kraftig i Norge på slutten av 1800-tallet, men spredningen hadde antagelig begynt tidligere (Huitfeldt-Kaas 1918). Den siste halvdel av 1900-tallet var ørekyta spredd også til mange vann på høyfjellet, der det stort sett var ørret (*Salmo trutta*) som hadde vært den eneste fiskearten (Museth et al. 2007). I dag finnes ørekyt i alle fylker i Norge (Hesthagen & Sandlund 1997). En av hovedårsakene til at ørekyt har økt utbredelsen såpass kraftig er mest sannsynlig fordi den er blitt brukt som levende agn (Huitfeldt-Kaas 1918; Museth et al. 2003). Ørekyt har i tillegg blitt satt ut i noen vann som mat til ørret og kanskje også andre fiskearter, og den kan ha spredd seg i forbindelse med noen vassdragsreguleringer, for eksempel der vann er blitt overført fra et vassdrag til et annet (Hesthagen et al. 2006).

I Øvre Heimdalsvatn ble ørekyt observert for første gang i 1969, der ørret frem til da hadde vært den eneste fiskearten i vannet (Jensen 1977; Lien 1981). Ørekyta kom til Øvre Heimdalsvatn mest sannsynlig ved at den har vært brukt som levende agn eller etter utsetting sammen med ørretunger i det høyere liggende Brurskardtjern i den tro at det var ørretunger (Lien 1981). I 1977 var antall individer ≥ 65 mmi Øvre Heimdalsvatn estimert til 14 550, men året etter var gytebestanden ca. 23 000 (Lien 1981). I 1999 ble ørekytbestanden i vannet estimert til 108 000 individ ≥ 55 mm, mens den i 2000 ble estimert til å være ca. 57 000 individer (Museth et al. 2002). Det ser med andre ord ut til at bestandsstørrelsen økte over tid, men at den kan veksle mye fra et år til det neste.

I høyfjellsvann er ørekyt ofte den eneste fiskearten sammen med ørret (Hesthagen et al. 1992), men her blir den ansett som en trusselfaktor (Hesthagen et al. 2006), i første rekke på grunn av predasjon og nedbeiting av viktige næringsdyr for ørret (Næstad & Brittain 2010). Ørekyt er derfor antatt å være en sterk konkurrent til ørretunger, både i rennende vann og i litoralsonen i Øvre Heimdalsvatn (Lien 1981; Borgstrøm et al. 1996; Museth et al. 2010). Også andre studier har antydnet at ørekyt er en viktig konkurrent til ørret (Frost 1943; Borgstrøm et al. 1985; Hesthagen et al. 1992). Skjoldkreps (*Lepidurus arcticus*) var i perioden

1969–1972 dominerende i ørretens diett på sensommeren (Lien 1978), men ørekyt kan spise de unge stadiene av skjoldkreps (Borgstrøm et al. 1985), og når det er stor tetthet av ørekyt kan det bety at skjoldkrepsen blir sterkt nedbeitet. Etter bestandsoppgangen av ørekyt har det vært svært lite skjoldkreps å finne i ørretmager i Øvre Heimdalsvatn (Bilstad & Bilstad 2006; Borgstrøm et al. 2010). I 2014 derimot utgjorde skjoldkreps en større del av dietten igjen (Trømborg 2014), noe som kan tyde på at predasjonstrykket på skjoldkreps var redusert.

På slutten av 1950-tallet var ørretbestanden i Øvre Heimdalsvatn overtett, men etter årlig hard beskatning fra 1958 til midt på sekstitallet ble biomassen mer enn halvert, og det medførte at individuell vekstrate økte betydelig (Jensen 1977). Ørretbiomassen har vært på samme nivå i perioden 1993–2006 som den var på 1960-tallet (Borgstrøm et al. 2010). Mens det i starten var svært få fisk som oppnådde lengder over 30 cm (Jensen 1977; Borgstrøm et al. 2010), tok den årlige tilveksten hos ørret seg opp fra 1960-tallet frem til 1970 (Borgstrøm et al. 2010). Utover på syttitallet gikk beskatningen ned, og særlig i de senere årene kan det se ut til at det er svært lav beskatning av ørreten i vannet, også indikert ved mye gammel fisk i bestanden (Knutsdatter Strand 2017). Likevel har bestanden i de senere årene bestått av relativt mange fisk med lengder fra 35 cm og oppover mot 50 cm og kvaliteten har vært god (Knutsdatter Strand 2017). Mye tyder på at rekrutteringen til ørretbestanden har vært langt lavere i de siste tiårene enn i perioden på 1960-tallet, før ørekyt var blitt skikkelig etablert (Borgstrøm et al. 2010).

På bakgrunn av at ørekyt ser ut til å påvirke ørretbestanden på flere måter, samtidig med at bestandsstørrelsen har vist store fluktuasjoner, kan det tenkes at den gode kvaliteten på ørreten i de senere årene har en sammenheng med at ørekytbestanden har vært i tilbakegang. Jeg ønsker derfor å få et mål på bestandsstørrelsen ut fra fangst per innsatsenhet for å kunne sammenlikne med tilsvarende data fra 1999–2000 da bestanden ble estimert direkte ved merke-gjenfangst (Herberg & Naalsund 2000; Museth et al. 2002).

Ørekyt foretrekker grunne områder gjennom hele året, gjerne områder med vegetasjon og grovt bunnsstrat (Frost 1943), men i sameksistens med ørret ser det ut til at ørekyta oppholder seg i hovedsak nær bunn (Hesthagen et al. 1992). Det samme fant Museth et al. (2002) i Øvre Heimdalsvatn, hvor over 99 % av ørekyta som ble fanget i garn, stod på de nederste 50 cm av garnet, det vil si nær bunn. Ørekytas habitatbruk er mest sannsynlig et resultat av antipredasjonsatferd (Magurran & Pitcher 1987; Museth et al. 2002), og en

eventuell endring i habitatbruk vil kunne reflektere endringer i predasjonsrisiko, det vil si et resultat av bestandsendringer hos i første rekke ørret.

Årsklassestyrken hos ørekyt ser ut til å kunne variere (Herberg & Naalsund 2000). Det kan være ulike årsaker til at en årsklasse blir svakere enn andre, men snømengde og sommertemperatur kan tenkes å påvirke vekst og overlevelse hos de sommergamle ungene, på samme måte som hos ørret i høyfjellet (Borgstrøm 2000; 2001; Borgstrøm & Museth 2005). Lave sommertemperaturer ser i alle fall ut til å ha en negativ effekt på ørekytbestanden (Mills 1988).

På bakgrunn av dette kan følgende hypoteser settes opp:

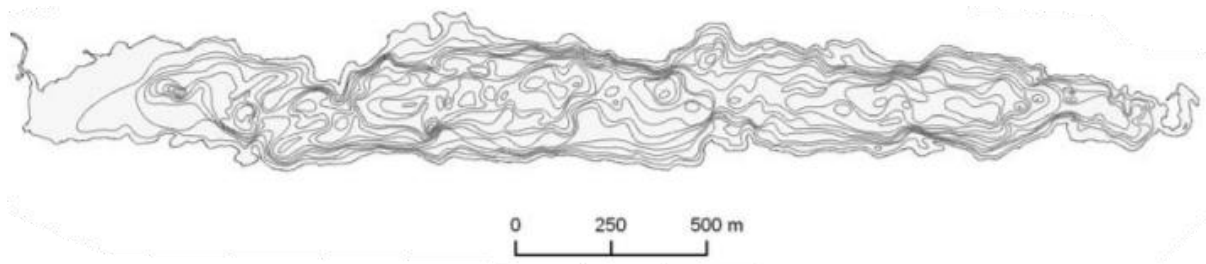
- Ørekytbestanden har gått tilbake sammenliknet med bestandsstørrelsen rundt tusenårsskiftet.
- Om bestanden har gått tilbake, kan det skyldes redusert rekruttering i ett eller flere år, noe som skulle manifestere seg i svake årsklasser.
- Siden ørretbestanden har om lag samme biomasse som i årene rundt tusenårsskiftet, er det lite sannsynlig at ørekytas habitatbruk har endret seg.

2. OMRÅDEBESKRIVELSE

Øvre Heimdalsvatn (figur 2.1) ligger i den sørøstlige delen av Jotunheimen, i Øystre Slidre kommune, i Oppland fylke (61°25'32", 8°52'10"). Innsjøen ligger 1090 m.o.h., arealet er på 0,775 km², maksimumslengden er på 3 km og maksimumsbredden på ca. 400 meter. På det dypeste er innsjøen 13 meter og gjennomsnittsdybden er 4,7 meter (figur 2.2; Grøterud & Kloster 1978; Vik 1978). Hovedinnløpet til innsjøen er Brurskardbekken som kommer fra det høyereliggende Brurskardtjern (1309 m.o.h.) og renner inn i vestenden av Øvre Heimdalsvatn. Fra østenden renner utløpselva Hinøgla ned i Nedre Heimdalsvatn (Vik 1978). Vannet er vanligvis dekket av is fra sent i oktober til begynnelsen av juni (Kvambekk & Melvold 2010).

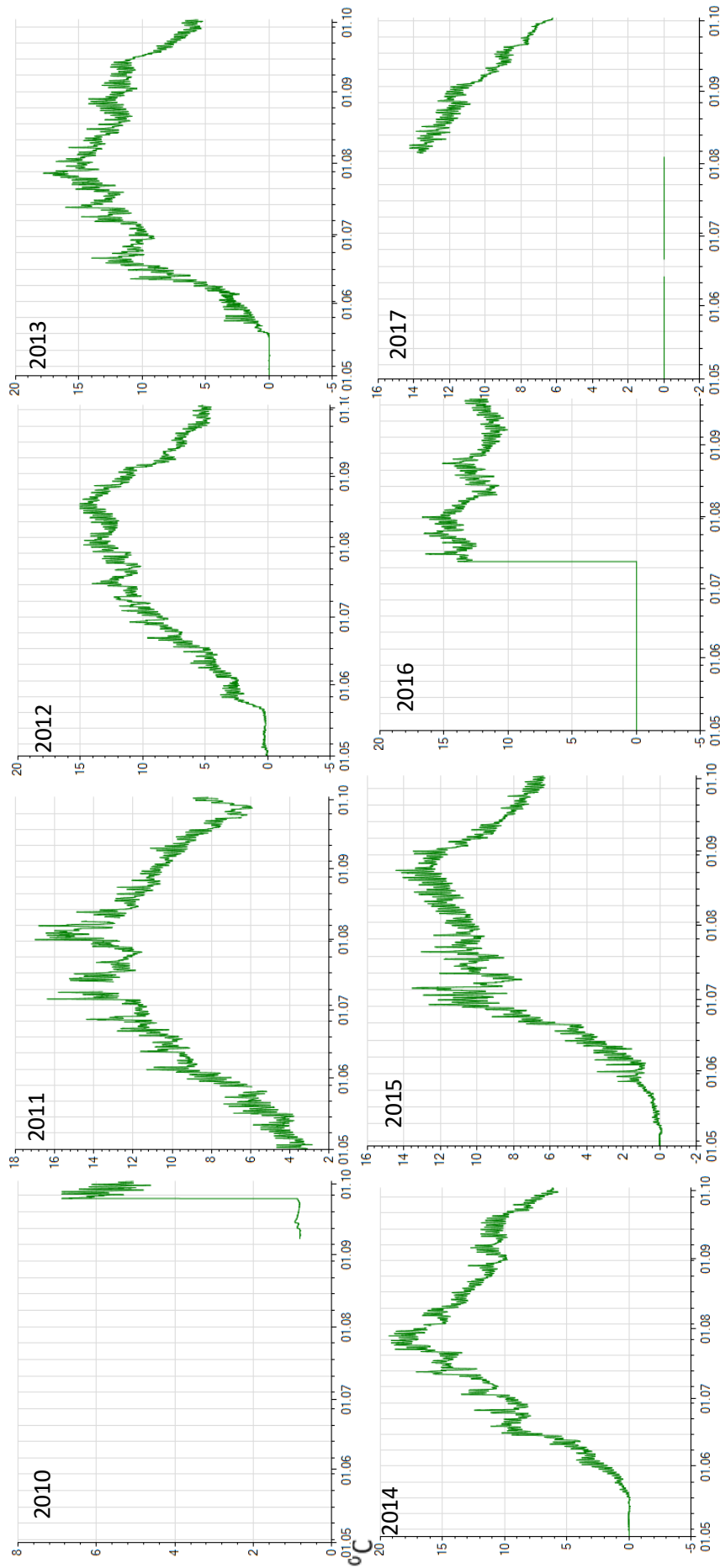


Figur 2.1. Kart over Øvre Heimdalsvatn hentet fra norgeskart.no. Bekken som renner inn fra vest heter Brurskardbekken, og utløpselva som renner ut i østenden heter Hinøgla.

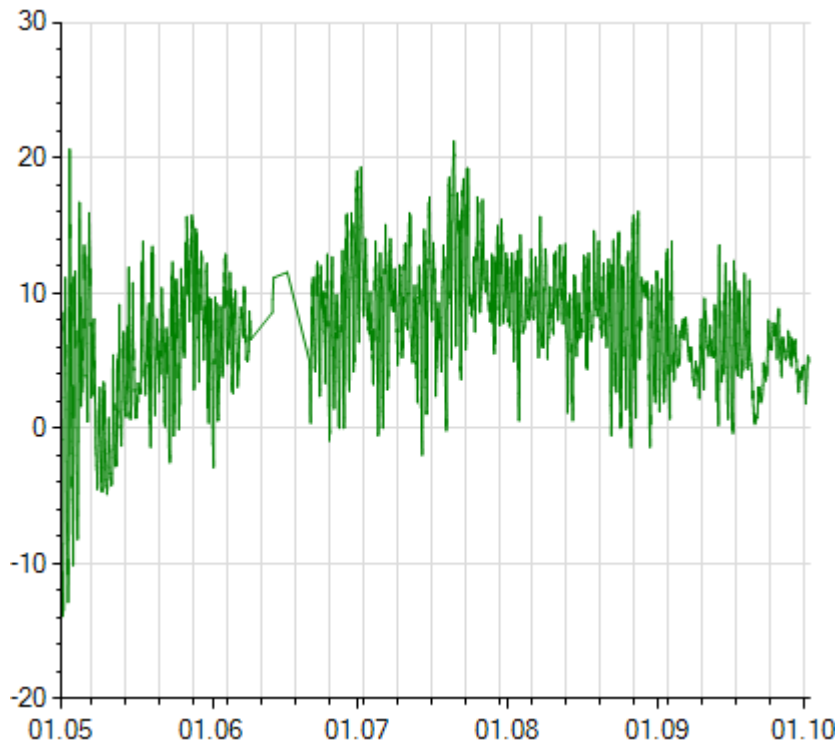


Figur 2.2. Dybdekart for Øvre Heimdalsvatn. Konturer med 1 meters intervall, maksimumsdypet er på 13 meter. Hentet fra Brittain & Borgstrøm (2010).

Gjennomsnittlig vanntemperatur i Øvre Heimdalsvatn kan variere mye fra år til år. I de senere årene var det særlig lav temperatur i 2012, og enda lavere temperatur i 2015 (figur 2.3). De samme svingningene gjelder for lufttemperaturen. Lufttemperaturen for 1. mai til 1. oktober for 2017 er tatt inn i oppgava, da det er mangler i datamaterialet for vanntemperaturen for denne perioden (figur 2.4). Lufttemperaturen ved Skåbu (Nord-Fron kommune) som ligger nordøst-øst for Øvre Heimdalsvatn har blitt brukt for å finne ut hvordan lufttemperatur korrelerer med vanntemperatur i Hinøgla og når isen går (Kvambekk & Melvold 2010). Lufttemperaturen korrelerer med vanntemperaturen i Hinnøgla for månedene; juli, august og september (Kvambekk & Melvold 2010). Isen i Øvre Heimdalsvatn pleier å gå enten første eller andre uka i juni (Larsson et al. 1978; Kvambekk & Melvold 2010) og den legger seg igjen sent i oktober eller tidlig i november (Kvambekk & Melvold 2010). Dette vil si at vekstsesongen for fisk i Øvre Heimdalsvatn varer i omtrent fire måneder.



Figur 2.3. Vanntemperatur i Øvre Heimdalsvatn fra 2010–2017. Temperaturdataene er fra 1. mai til 1. oktober. I noen år har ikke loggeren fungert og det mangler data. MERK: ulik skala på y-aksen. Hentet fra Norges vassdrags- og energidirektorat (2018).



Figur 2.4. Lufttemperaturen ved Øvre Heimdalsvatn fra 1. mai til 1. oktober 2017. Fordi det mangler data for vanntemperaturen i Øvre Heimdalsvatn sommeren 2017, kan lufttemperaturdata brukes for å gi et visst inntrykk av hvordan temperaturen i vannet svingte, særlig for månedene juli, august og september (Kvambekk & Melvold 2010). Hentet fra Norges vassdrags- og energidirektorat (2018).

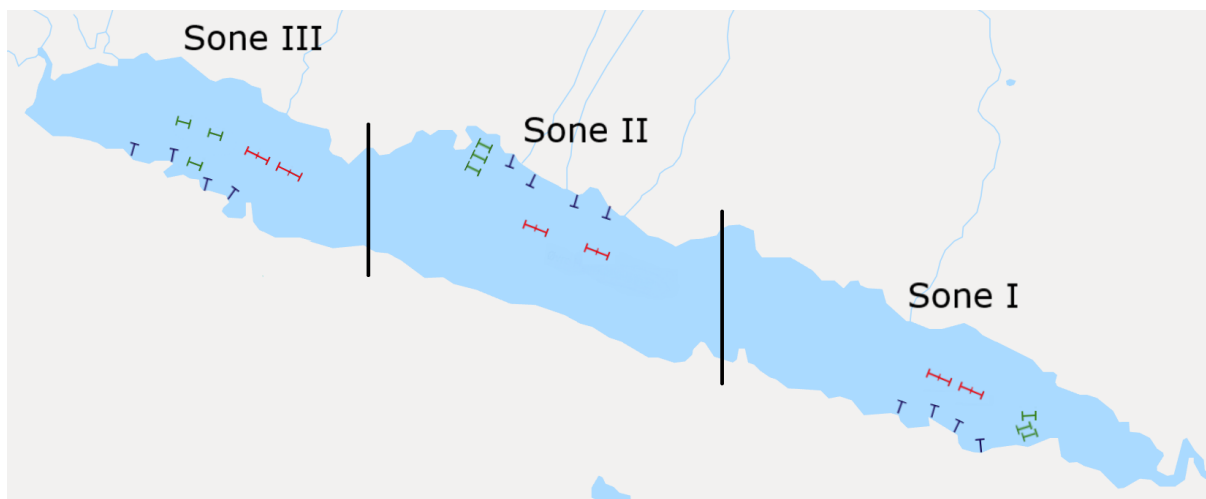
3. METODE

3.1 Habitatbruk

Garnfisket etter ørekyt og ørret ble gjennomført i tre perioder: 18.–21. juni, 1.–4. juli og 31. juli–3. august. Fangst av ørekyt ble i hovedsak gjort med nordiske oversiktsgarn (Appelberg et al. 1995) som besto av maskeviddene 5 - 6,25 - 8 - 10 - 12,5 - 15,5 - 19,5 - 24 - 29 - 35 - 43 - 55 mm, i panel på 2,5 meter. Garna var 1,5 meter høye og 30 meter lange, laget med monofilament nylontråd.

For å få registrert habitatbruken til ørekyt og ørret i litoralsonen, ble de nordiske garna satt parallelt med land på dybdene 1,5, 3 og 6 meter. For å bestemme hvor høyt over bunnen ørekyta og ørreten sto i garna, ble hvert garn delt opp i 15 like deler i høyden, og det ble notert innenfor hvilket desimeterpanel fra bunnen fisken satt. Garna ble satt ut ca. klokka 20 og tatt opp igjen ca. 08 dagen etter. Øvre Heimdalsvatn ble delt opp i tre soner, og garna ble plassert tilfeldig innenfor de tre sonene, men på samme sted i hver periode (figur 3.1).

I tillegg ble det satt ut lenker av flytegarn om lag midt i innsjøen og dessuten åtte settegarn (hvor to garn med samme maskevidde var knytt sammen) vinkelrett ut i fra land (figur 3.1). Dette var for å få et større ørretmateriale, blant annet for analyse av predasjon på ørekyt. Settegarna ble satt med om lag 50 meters mellomrom mellom hvert garnsett. Disse garna hadde maskeviddene 16,5, 22,5, 29 og 35 mm og ble satt ut i tilfeldig rekkefølge. Flytegarna hadde også maskeviddene 16,5, 22,5, 29 og 35 mm, og to og to garn ble knytt sammen. Settegarna var 1,5 meter høye, mens flytegarna var fire meter høye. Både sette- og flytegarna var 25 meter lange.



Figur 3.1. Soneinndeling og garnplassering for settegarn (blå), nordiske oversiktsgarn (grønn) og flytegarn (rød) i Øvre Heimdalsvatn for alle periodene i 2017.

3.2 Prøvetaking

Etter at det var registrert hvor i oversiktsgarna hver enkelt ørekyt stod, ble fisken tatt ut av garna. Ørekyta fra hvert garn ble holdt adskilt i separate poser, merket med dato og på hvilket dyp garnet hadde stått. Deretter ble ørekyta fraktet til Ås, der lengde ble målt og otolittene tatt ut under stereomikroskop. Ved aldersavlesningen ble otolittene lagt i glycerol og lest under stereomikroskop, med påfallende lys (figur 3.2). Det ble i alt lest alder på 407 ørekyt i lengdeintervallet 44–94 mm.

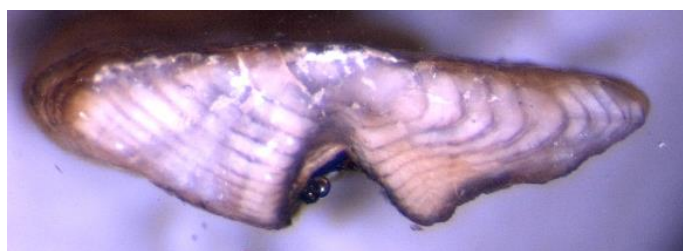
Før ørreten ble plukket ut av de nordiske oversiktsgarna ble det notert hvor i garnet hver enkelt ørret stod. Deretter ble ørretene lagt i ulike poser, merket med tilsvarende informasjon som for ørekyta. De ørretene som ble fanget i settegarn og flytegarn ble også lagt i ulike poser avhengig av hvilket garn de var blitt fanget i, og posene ble merket med dato, type garn og maskevidde. Etter dette ble noen av fiskene fryst ned og fraktet tilbake til Ås, resterende ble undersøkt på feltlaboratoriet ved Øvre Heimdalsvatn. Her ble otolittene plukket ut og det ble tatt skjellprøve langs sidelinja i bakre del av fisken. Skjell og otolitter fra hver enkelt fisk ble lagt i skjellkonvolutter der dato, type garn og maskevidde, lengde, vekt, kjøttfarge, kjønn og kjønnsstadium ble notert.

Otolitter fra ørret under 20 cm ble lagt i glycerol og lest hele i stereomikroskop, mens otolitter fra ørret over 20 cm ble knekt på tvers gjennom sentrum, og deretter ble én eller eventuelt to halvdelar brent over en spritflamme (Kristoffersen & Klemetsen 1991). Ved aldersbestemmelsen ble otolithalvdelen satt på høykant i en bit modelleire i glycerol med den

delte flaten opp og lest med påfallende lys under stereomikroskopet (figur 3.3). For de fiskene hvor begge otolittene var hyaline eller de ble ødelagt under knekking eller brenning, ble skjell brukt til å bestemme alderen. Skjellene ble da presset i celluloid og avtrykket lest i en mikrofilmleser. Det ble bestemt alder for 489 ørreter i lengdeintervallet 7,0–43,8 cm, hvorav 481 ble lest ved hjelp av otolitter, resten ble lest ved hjelp av skjell.



Figur 3.2. Otolitt fra tre vintere gammel ørekyt.



Figur 3.3. Ørret fanget 20.6.2017, lest alder er ti vintere.

3.3 Fangst per innsatsenhet og estimering av ørekytbestanden

For å estimere ørekytbestanden for 2017 ble det tatt utgangspunkt i fangst per innsatsenhet for 1999 og 2017 og den estimerte bestandsstørrelsen i 1999, med følgende sammenheng:

$$N_{2017} = \frac{CPUE_{2017} * N_{1999}}{CPUE_{1999}}$$

Hvor:

N_{2017} = estimert antall i lengdeintervallet i 2017.

$CPUE_{2017}$ = fangst per innsatsenhet for lengdeintervallet i 2017.

N_{1999} = estimert antall i lengdeintervallet i 1999.

$CPUE_{1999}$ = fangst per innsatsenhet for lengdeintervallet i 1999.

Det ble laget separate beregninger for de tre lengdeintervallene hos ørekyt; 55–69 mm, 70–84 mm og 85–104 mm. I tillegg ble det gjort utregning for fangst per innsats for hver måned og på hvert dyp. 2014-årsklassen i 2017-estimatet ble utelatt, da treåringene i 2017 var representert i mye større grad enn det treåringene var i 1999.

Dataene som er brukt i utregningen fra 1999 er hentet fra Herberg & Naalsund (2000) og Museth et al. (2002) som hadde felles datagrunnlag for sine respektive avhandlinger. Jeg

fisket i en tolv-timers periode fra ca. klokka 20 til 08 dagen etter, mens Herberg & Naalsund (2000) og Museth et al. (2002) fisket i seks-timers perioder gjennom hele døgnet i juni. For at jeg skal kunne sammenligne mine data med deres har jeg kun brukt de dataene de samlet inn mellom klokka 18 og 06. Til sammen hadde de fire perioder med fiske i disse intervallene. Jeg hadde tilgang til råfila til Herberg & Naalsund (2000), og hadde således mulighet til å finne ut hvor mange ørekyt de hadde fanget i de ulike lengdeklassene på de nordiske oversiktsgarna i juni, uavhengig av hvilket dyp og hvilken av de fire periodene fangsten var gjort i. Deretter satte jeg opp regnestykket C/f for de respektive lengdeklassene og dividerte slik at fangsttinsatsen ble på seks timer. Den estimerte bestanden for 1999 for de ulike lengdeklassene ble hentet fra Museth et al. (2002). Til slutt satte jeg opp formelen som vist ovenfor, til å regne ut bestandsestimatet for 2017. Kun juni-resultatene er benyttet, siden bestandsestimatet til Museth et al. (2002) er for juni måned 1999.

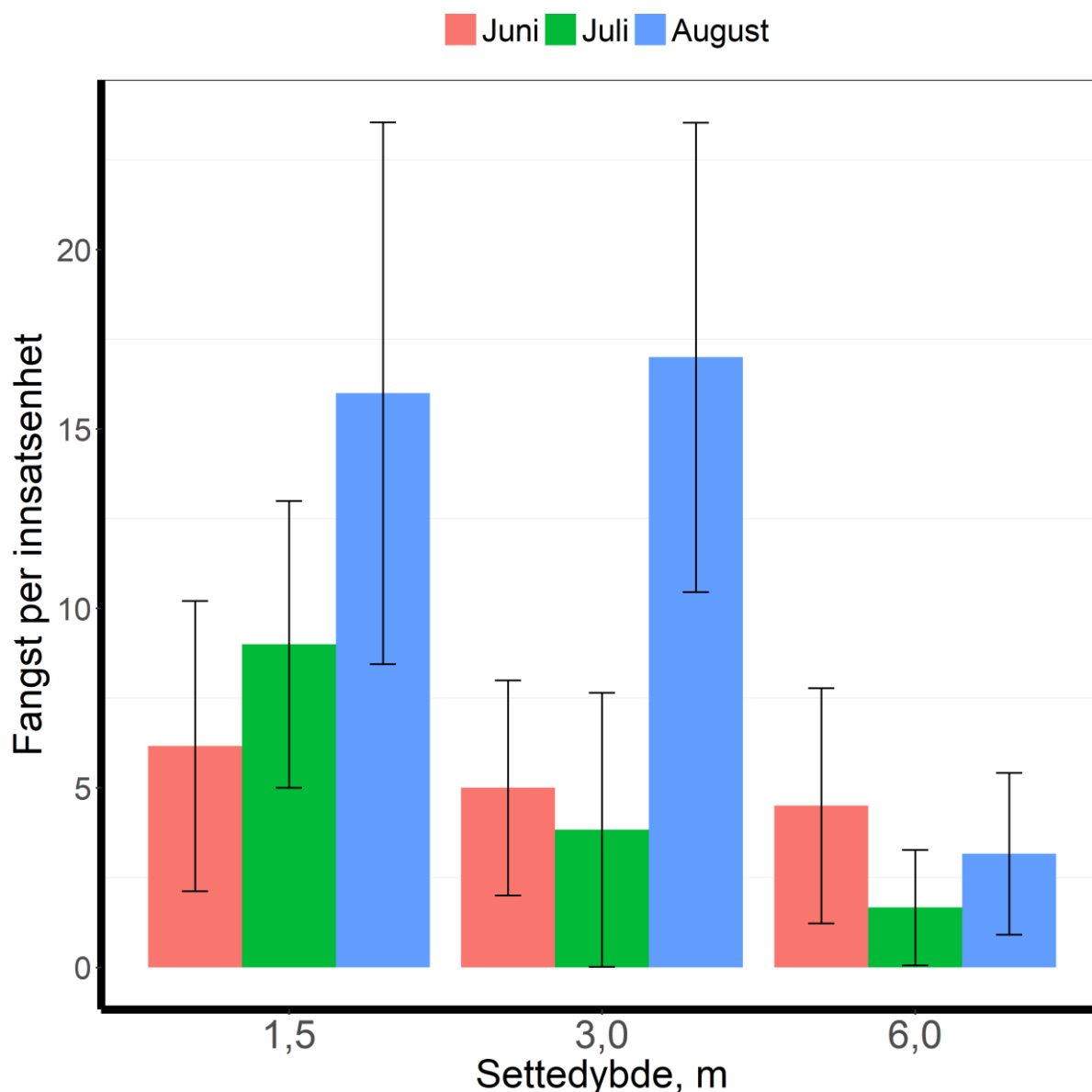
3.4 Statistiske analyser

For statistisk analyse av dybdebruken til ørret og ørekyt ble programvaren RStudio (versjon 1.1.383) brukt. Dybdebruken ble analysert ved å sette opp ulike modeller hvor Gaussian-fordeling ble brukt. Ulike kandidatmodeller for hva som har effekt på dybdebruk ble tilpasset og modellseleksjon ble basert på AICc (Anderson 2008). Deretter ble en ANOVA-test kjørt for å se i hvilken grad ulike faktorer påvirket modellen.

4. RESULTATER

4.1 Fangst per innsatsenhet for ørekyt

Totalt ble det fanget 388 ørekyt med nordiske oversiktsgarn, fordelt på henholdsvis 84 ørekyt i juni, 87 i juli og 217 i august. Fangst per innsatsenhet for ørekyt var totalt sett (lagt sammen for juni, juli og august) høyest for 1,5 meter med en totalsum på 93,5. For 3 meters dyp var tilsvarende fangst per innsatsenhet 77,5, mens den for 6 meters dyp var på 28,0. Totalsummen for fangst per innsatsenhet i hver måned (lagt sammen for 1,5, 3 og 6 meters dyp), ga i juni 47,0, juli 43,5 og august 108,5. Generelt for hele fangstperioden skilte august seg ut på dypene 1,5 og 3 meter, med den høyeste fangsten per innsatsenhet (figur 4.1). På 3 meters dyp var fangsten i august signifikant høyere enn den var for juni og juli.

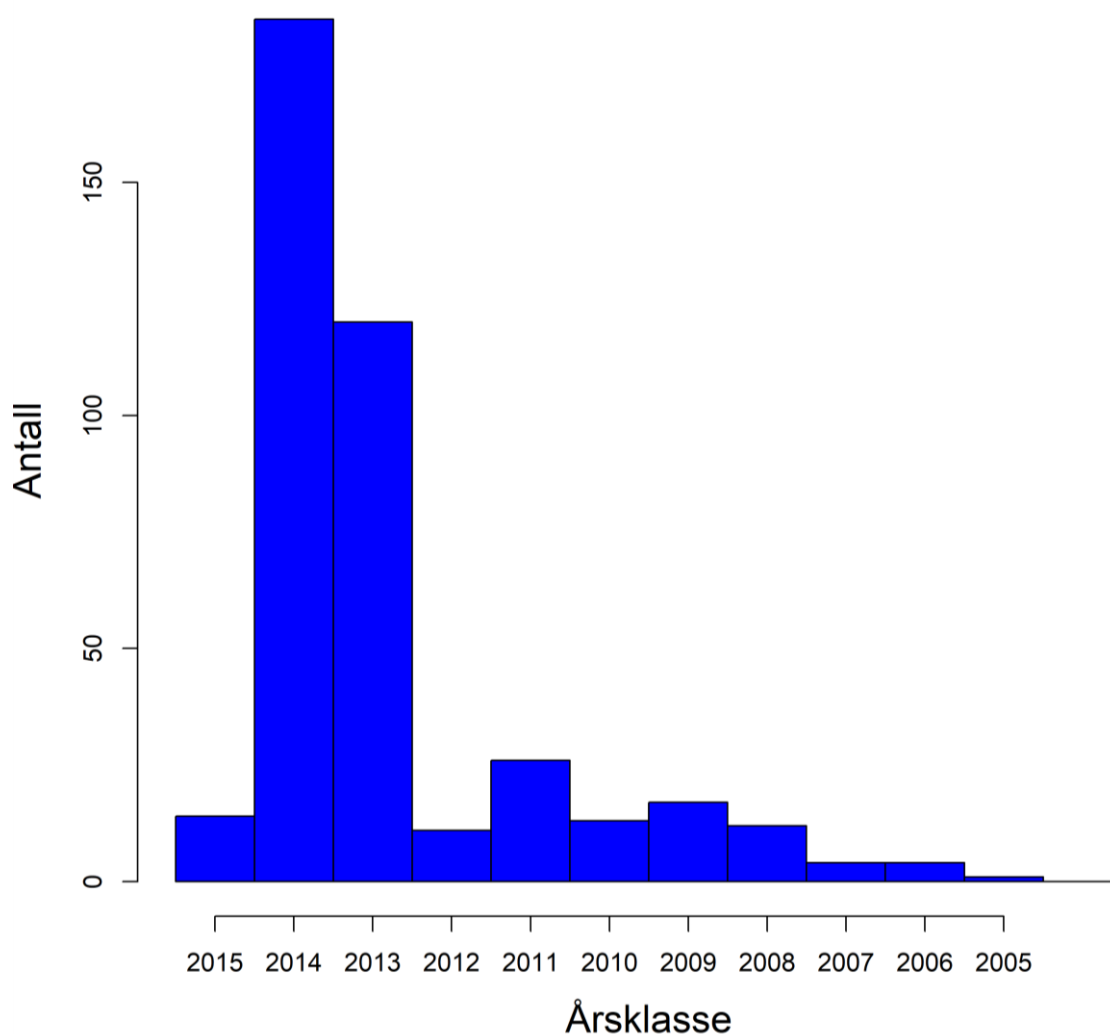


Figur 4.1. Fangst per innsatsenhet (per seks timers fiske) \pm S.D. for nordiske oversiktsgarn satt på 1,5, 3 og 6 meters dybde i juni (blå), juli (grønn) og august (rød) i Øvre Heimdalsvatn i 2017.

4.2 Lengde- og aldersfordeling av ørekyt og ørret

Ørekyt

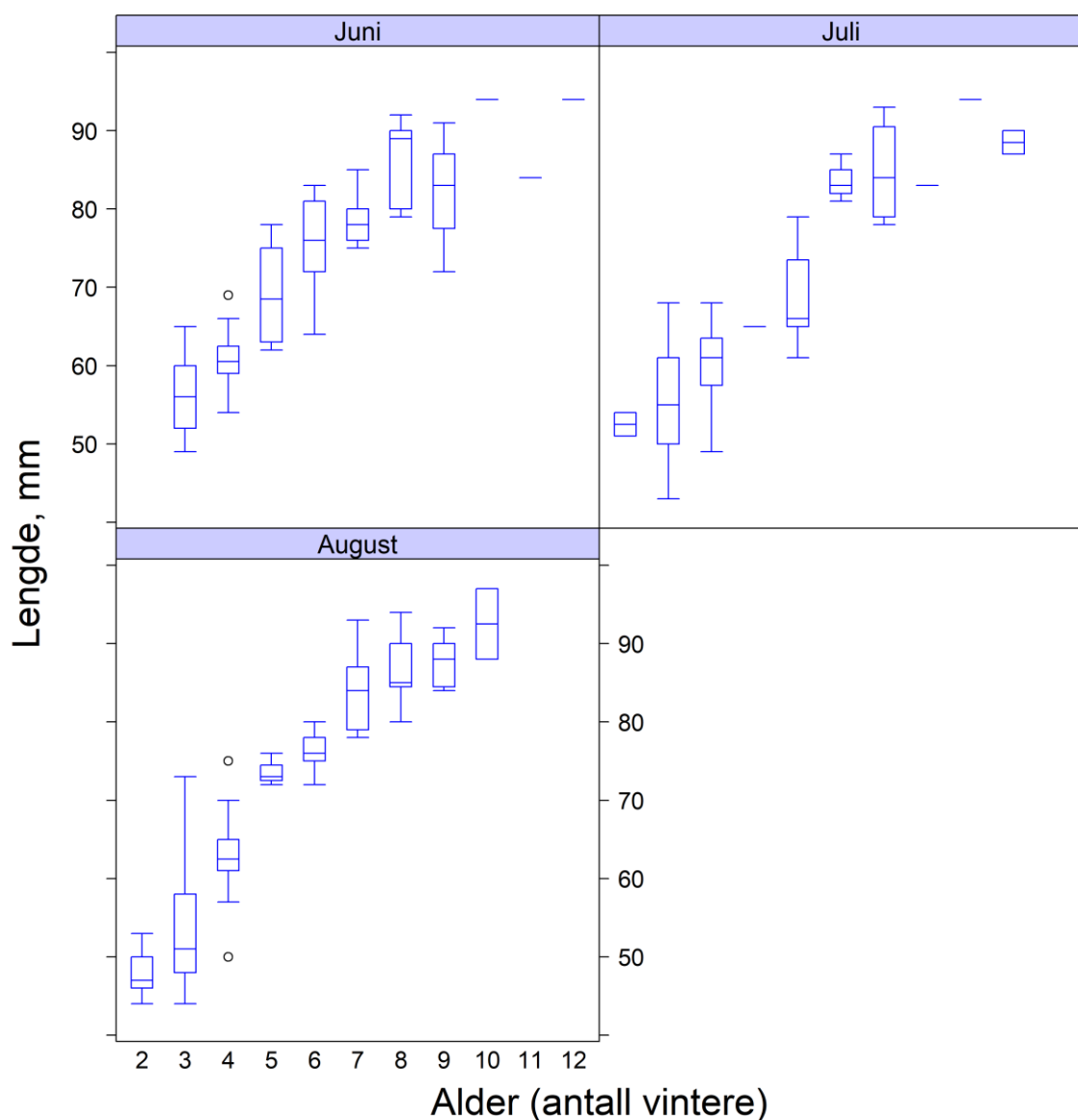
Ørekyt i årsklassene 2015 til 2005 var representert i fangstene, men totalt sett var det en betydelig overvekt av årsklassene 2013 og 2014. De utgjorde ca. 75 % av den totale fangsten. Årsklasse 2012 var svakere representert enn flere av de eldre årsklassene (2011–2008; figur 4.2). Den eldste ørekyta som ble fanget var tolv år, og det ble fanget ni ørekyt som var ti år eller eldre.



Figur 4.2. Samlet årsklasseinndeling på aldersbestemt ørekyt fanget i Øvre Heimdalsvatn i 2017.

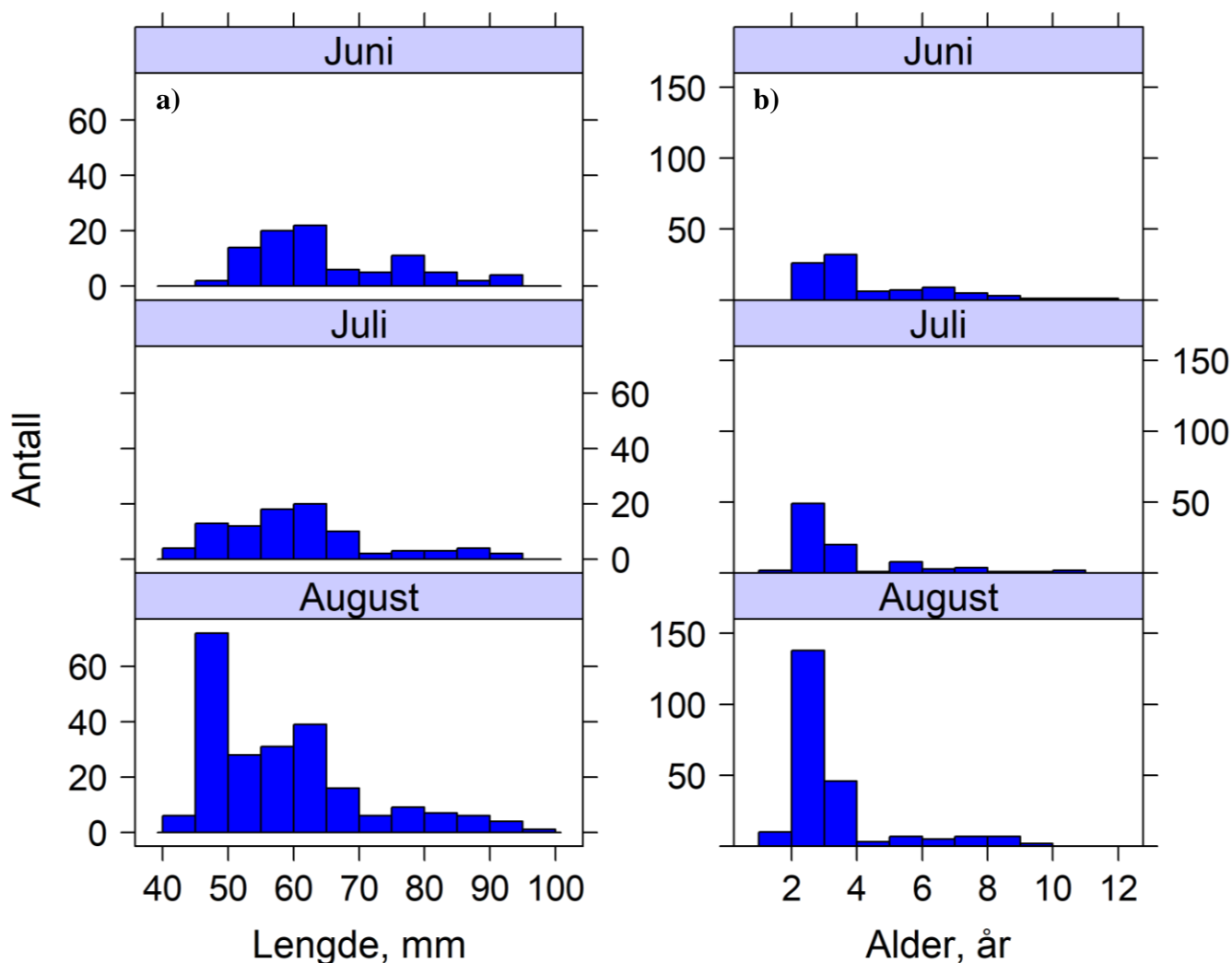
Ørekyt fanget i 2017 som var fem år eller eldre, hadde alle en lengde på over 60 mm ved fangst (figur 4.3). Det var få individer over 80 mm (N=38). For juni var medianlengden for treåringer 56 mm (\pm S.D. 5 mm) og for fireåringer var medianen 61 mm (\pm S.D. 3 mm). Fra

alder to år til åtte år økte medianlengden for juni, juli og august, etter 8 års alder var det for få individer til å si noe sikkert om veksten stagnerer.



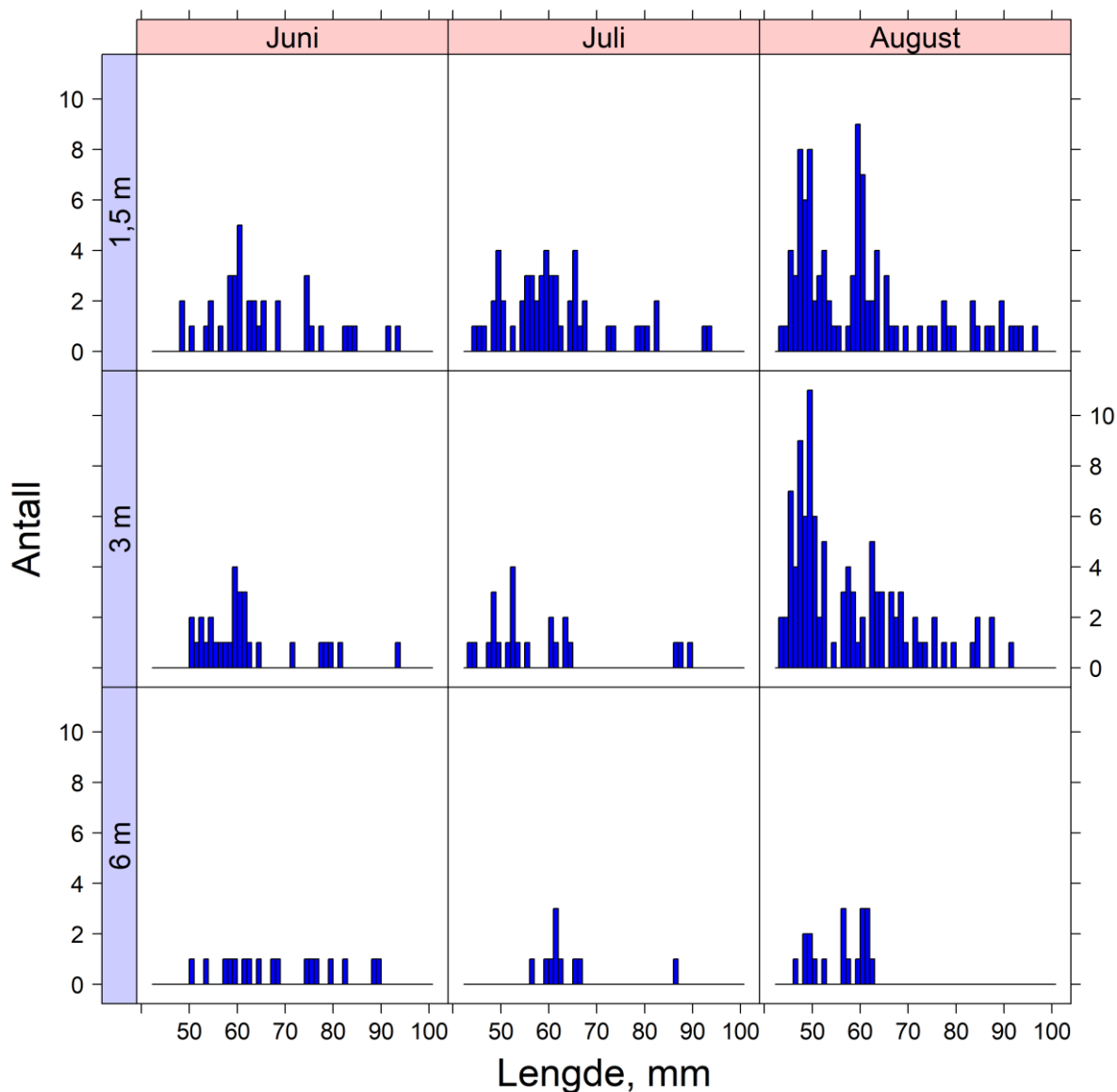
Figur 4.3. Medianverdier for alder ved lengde for ørekyt med kvartiler, største og minste verdi utenom uteliggere (åpne sirkler) for aldersgruppe 2–12 år i juni, juli og august 2017 i Øvre Heimdalsvatn.

Lengdene til den fangete ørekyta varierte fra 43–97 mm (figur 4.4a). Det var en klar forskyvning av tyngdepunktet i lengdefordelingen mot venstre fra juni til august, med et langt større innslag av individer under 50 mm i juli og særlig i august, sammenliknet med juni. Aldersfordelingen til ørekyta viste også en klar tendens til at det kom inn flere tre- og fireåringer i fangsten i august, i forhold til hvor mange som ble fanget i juni (figur 4.4b). De toåringene som ble fanget kom også hovedsakelig inn i fangsten i august.



Figur 4.4. Lengde (a) og alder (b) av ørekyt fanget med nordiske oversiktsgarn, i juni, juli og august 2017 i Øvre Heimdalsvatn. Alder avleses til høyre for søylen.

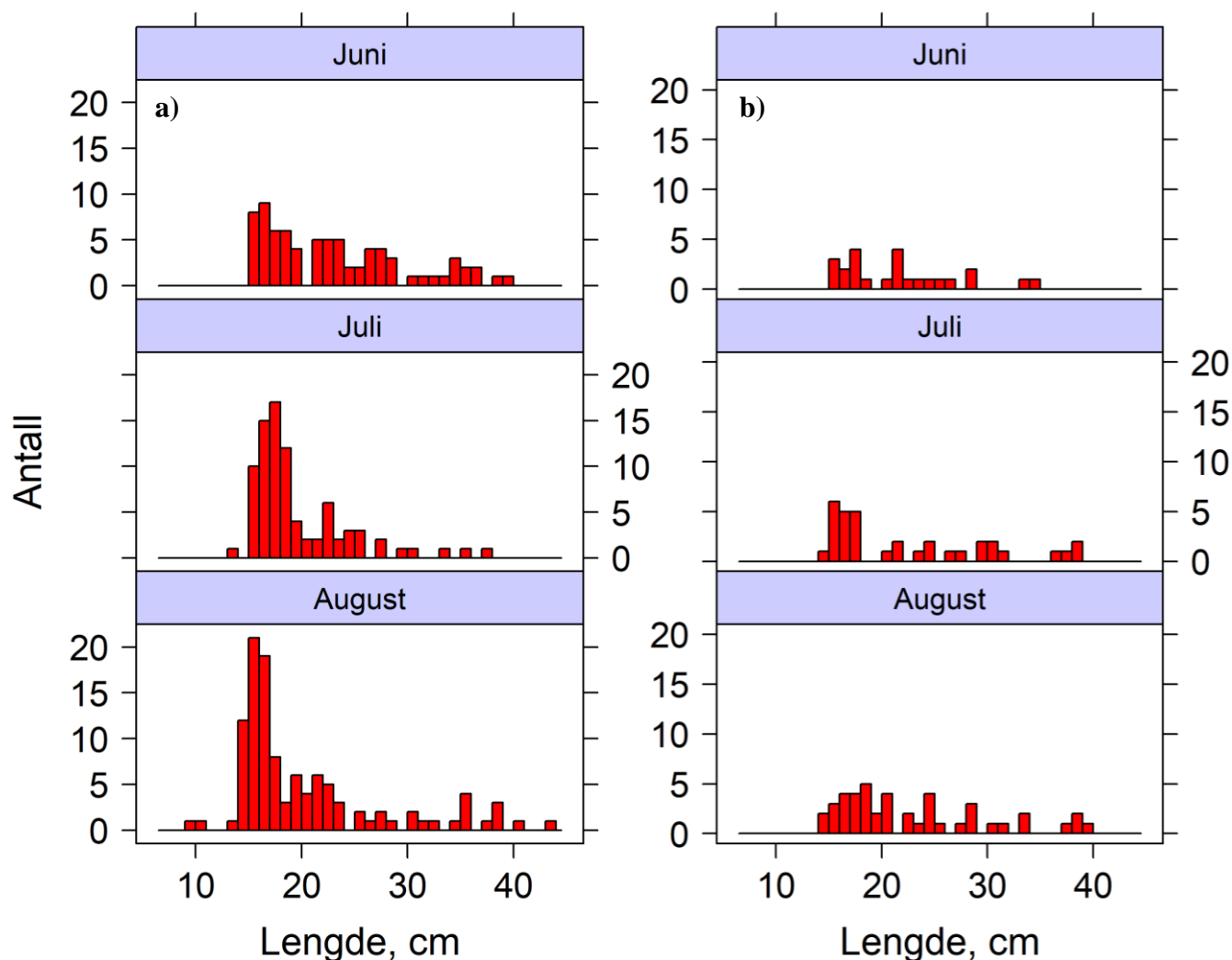
Lengdefordelingen til ørekyta i juni, juli og august varierte for dybdene 1,5, 3 og 6 meter. I juni og juli var det noe høyere fangst for 1,5 meter enn for 3 meter. For juni, juli og august var fangsten lavest for 6 meter. Det var et noe høyere innslag av mindre ørekyt i juli enn det var i juni (figur 4.5). I august var det helt klart to topper i lengdefordelingen av fangstene fra 1,5 og 3 meter. Den ene toppen var på ca. 50 mm, og den andre på rundt 60 mm. Disse to toppene representerte i hovedsak årsklassene 2014 og 2013. Det kom flere mindre ørekyt inn i fangsten i august. Dette var i stor grad tre år gamle fisk, men også de fire år gamle ørekytene kom i større grad inn i fangsten i august i forhold til i juni.



Figur 4.5. Lengdefordeling av ørekyt fanget på nordiske oversiktsgarn på dybdene 1,5, 3 og 6 meter for månedene juni, juli og august 2017 i Øvre Heimdalsvatn.

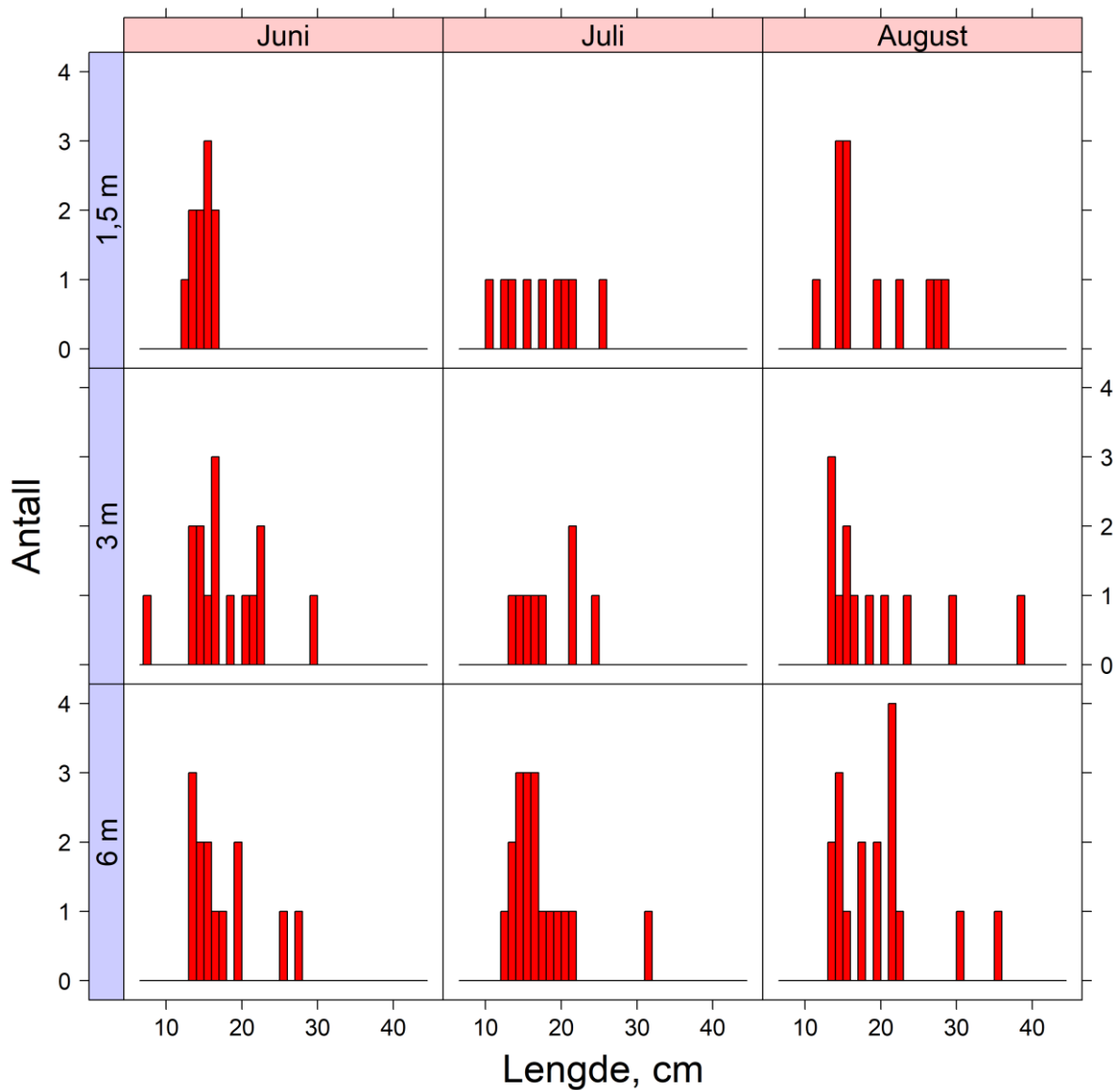
Ørret

Lengdefordelingen til ørret var nokså lik for både settegarn og flytegarn (4.6a-b). Den delen av bestanden som var mest representert i fangsten var fisk i lengdeintervallet 15,0–20,0 cm, som i stor grad besto av fisk i årsklassene 2014 og 2013. Det var også en klar trend at en større andel av den fangete ørreten ble tatt på bunngarn og ikke på flytegarn. Til sammen ble det fanget 271 ørreter på settegarn og 102 på flytegarn.



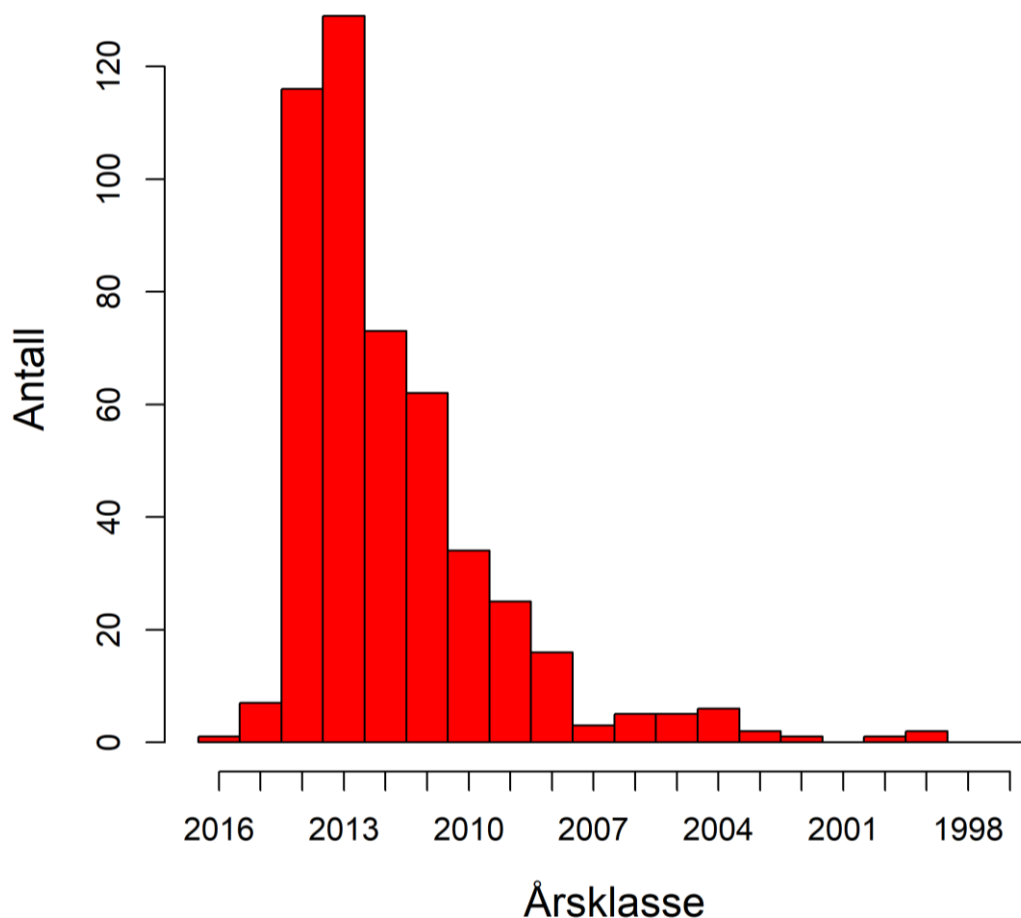
Figur 4.6. Lengdefordeling av ørret i settegarn (a) og flytegarn (b) for juni, juli og august 2017 i Øvre Heimdalsvatn.

Lengdefordeling av ørret fanget på de nordiske oversiktsgarna har den samme trenden som for settegarn, det var flest fisk mellom 15,0–20,0 cm (figur 4.7). I tillegg ble det fanget få fisk med lengder over 30,0 cm, uavhengig av dyp og måned. Det var dog en liten overvekt av større fisk ved 3 og 6 meter i forhold til fangsten ved 1,5 meter. Til sammen ble det fanget 31 ørreter på 1,5 meters dyp, 35 ved 3 meters dyp og 48 ved 6 meters dyp.



Figur 4.7. Lengdefordeling av ørret fanget på nordiske oversiktsgarn ved de ulike dybdene 1,5, 3 og 6 meter for juni, juli og august 2017 i Øvre Heimdalsvatn.

Aldersfordeling til ørret i totalmaterialet varierte fra 1–18 år (figur 4.8). Det ble fanget flest ørreter i årsklassene 2014 (N=116) og 2013 (N=129), og disse sto for til sammen 50 % av den totale fangsten.



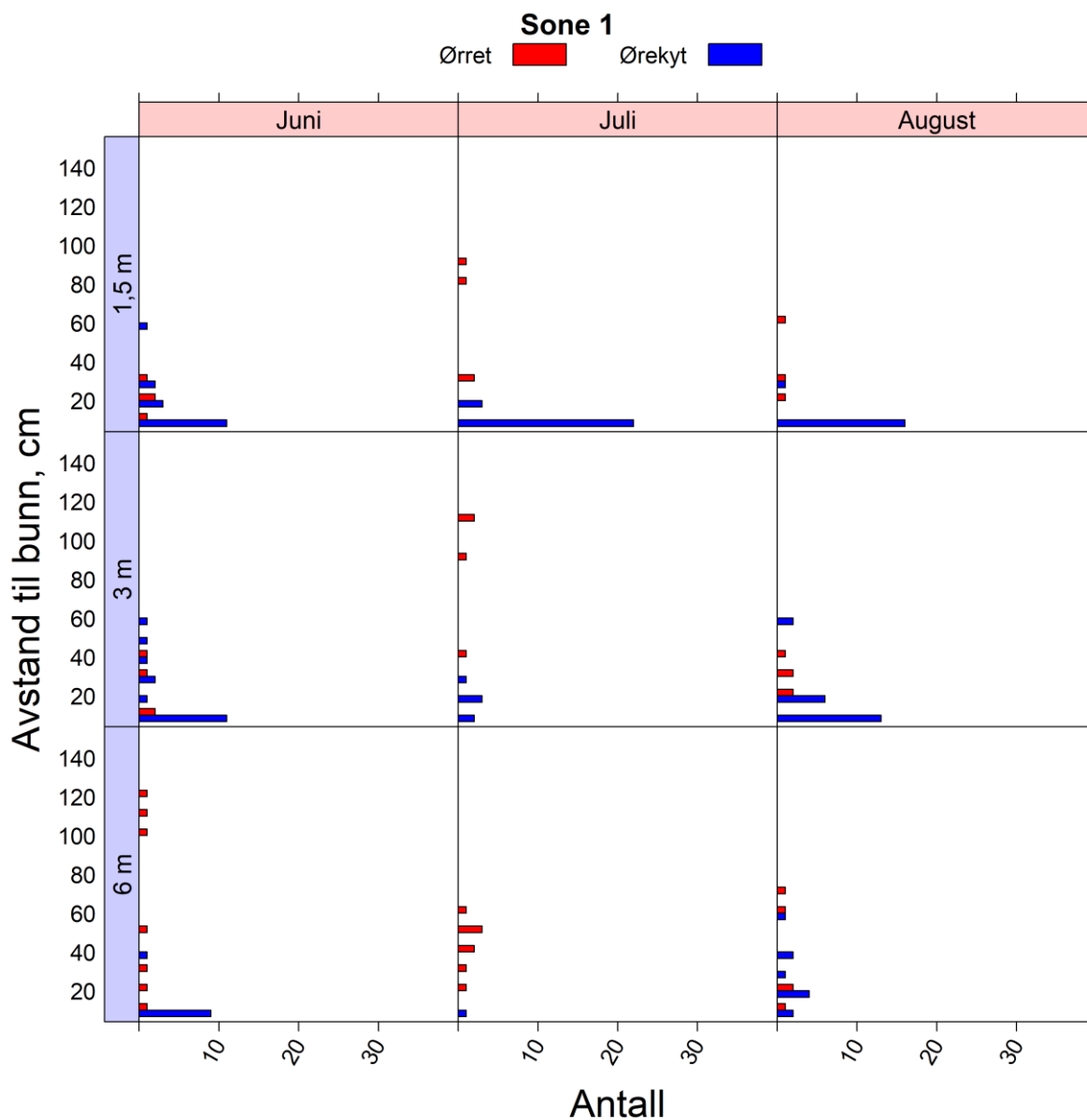
Figur 4.8. Samlet årsklasseinndeling for aldersbestemt ørret innsamlet i juni, juli og august 2017 i Øvre Heimdalsvatn i 2017, med flytegarn, nordiske oversiktsgarn og settegarn.

4.3 Habitatbruk

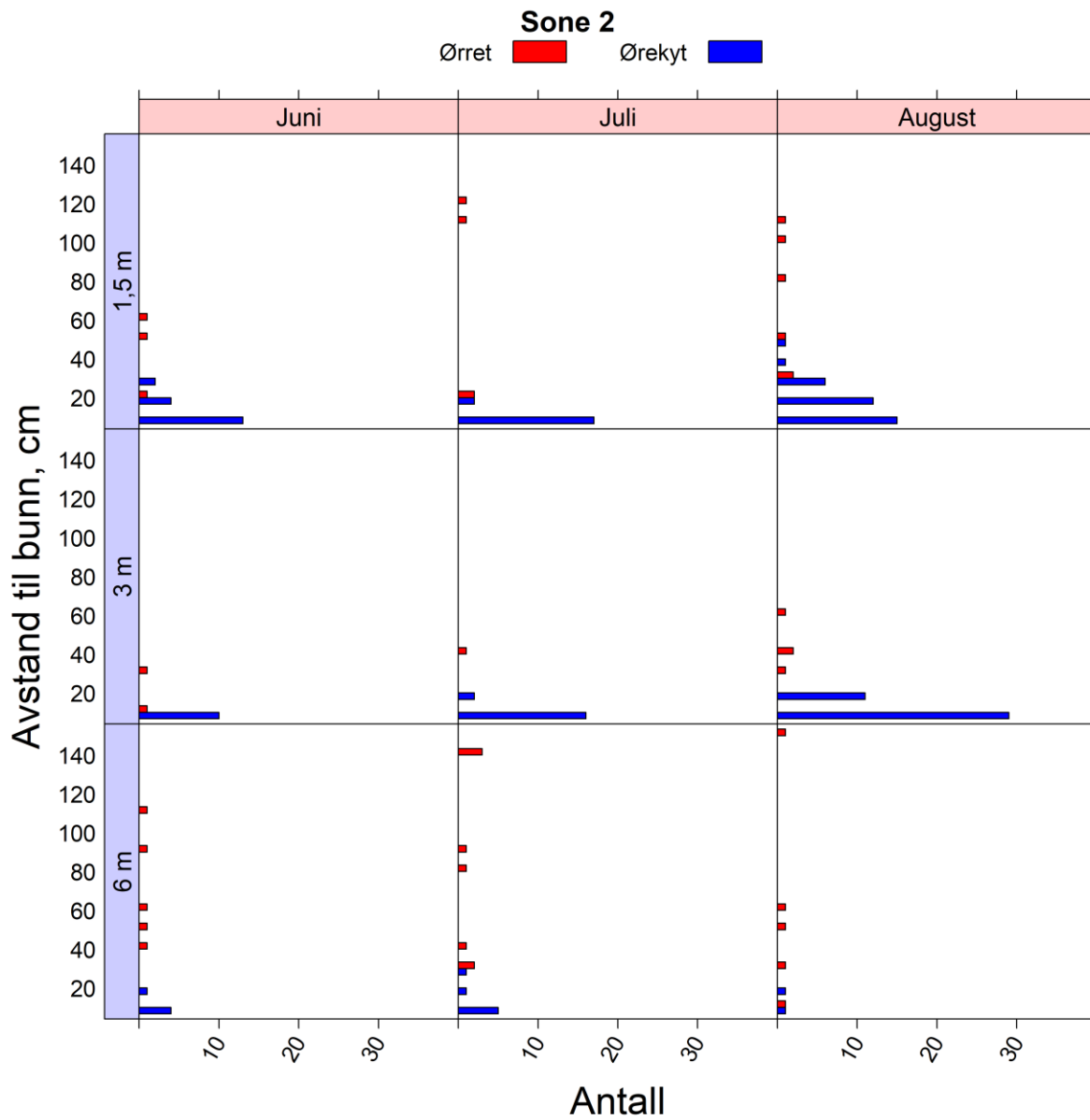
Det høyeste antallet av ørekyt i Øvre Heimdalsvatn i 2017 ble fanget på 1,5 (N=190) og 3 (N=161) meters dyp for alle månedene i alle sonene (figur 4.9–12). August skilte seg ut med den i antall høyeste fangsten av ørekyt, samlet for alle dyp og soner, med over 50 % av den fangete ørekyta (N=225). For juni og juli ble fangsten 91 ørekyt i hver av månedene. Den laveste fangsten var ved 6 meter, der det i alt ble fanget 50 ørekyt. Mesteparten av ørekyta ble fanget fra 0–25 cm fra bunnen, uavhengig av måned, sone eller dyp, med i alt 386 individ av en samlet fangst på 407 ørekyt.

Ørreten var jevnere fordelt på de ulike dypene, i alle måneder og soner (figur 4.9-12). Totalt ble det fanget 49 ørret på 6 meters dyp, 33 på 3 meters dyp og 31 på 1,5 meters dyp. Ørreten

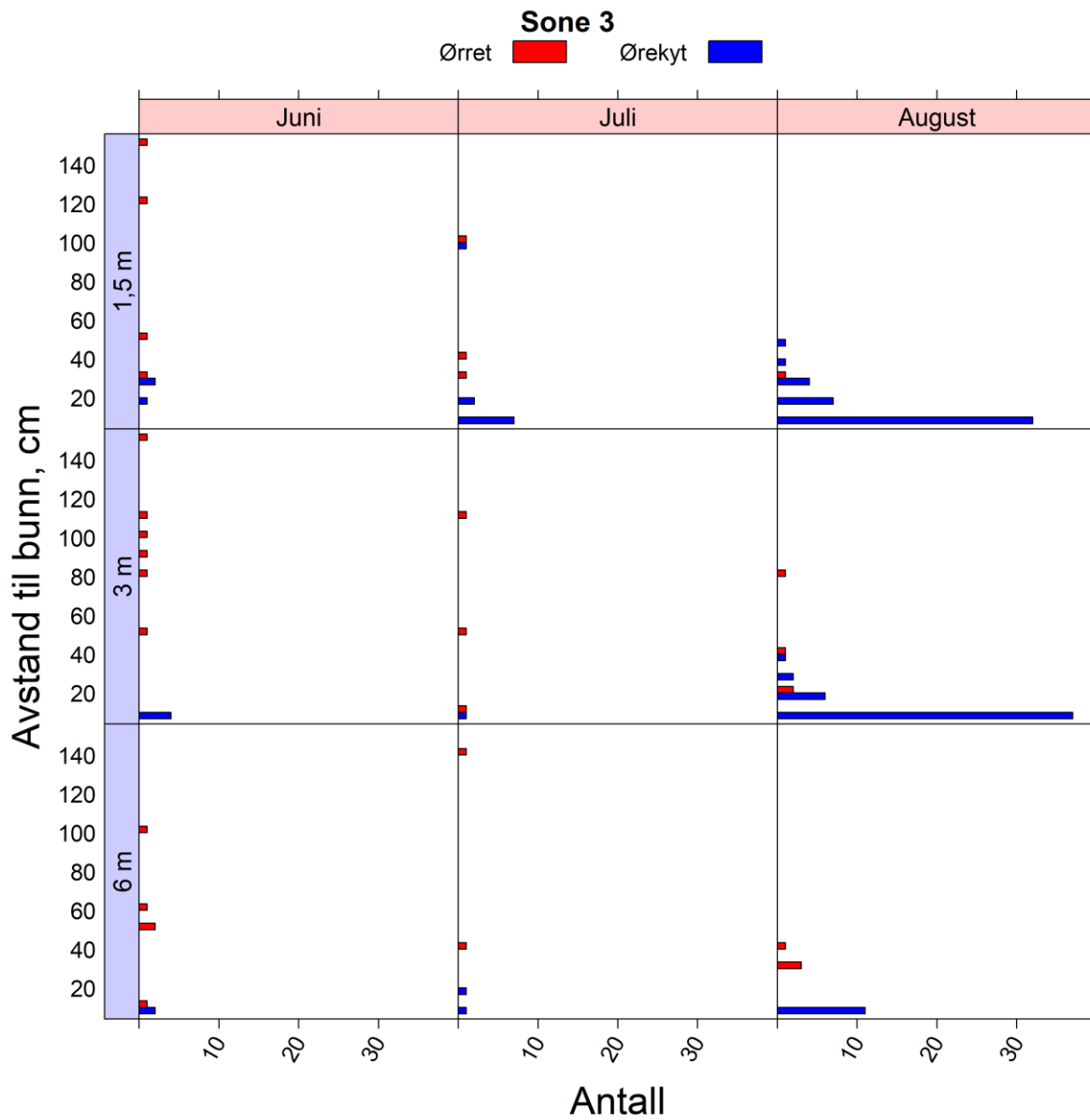
ble også jevnt over fanget høyere opp fra bunnen enn det ørekyta ble. Det ble fanget flest ørreter midt i garnet, det vil si ikke nær bunn.



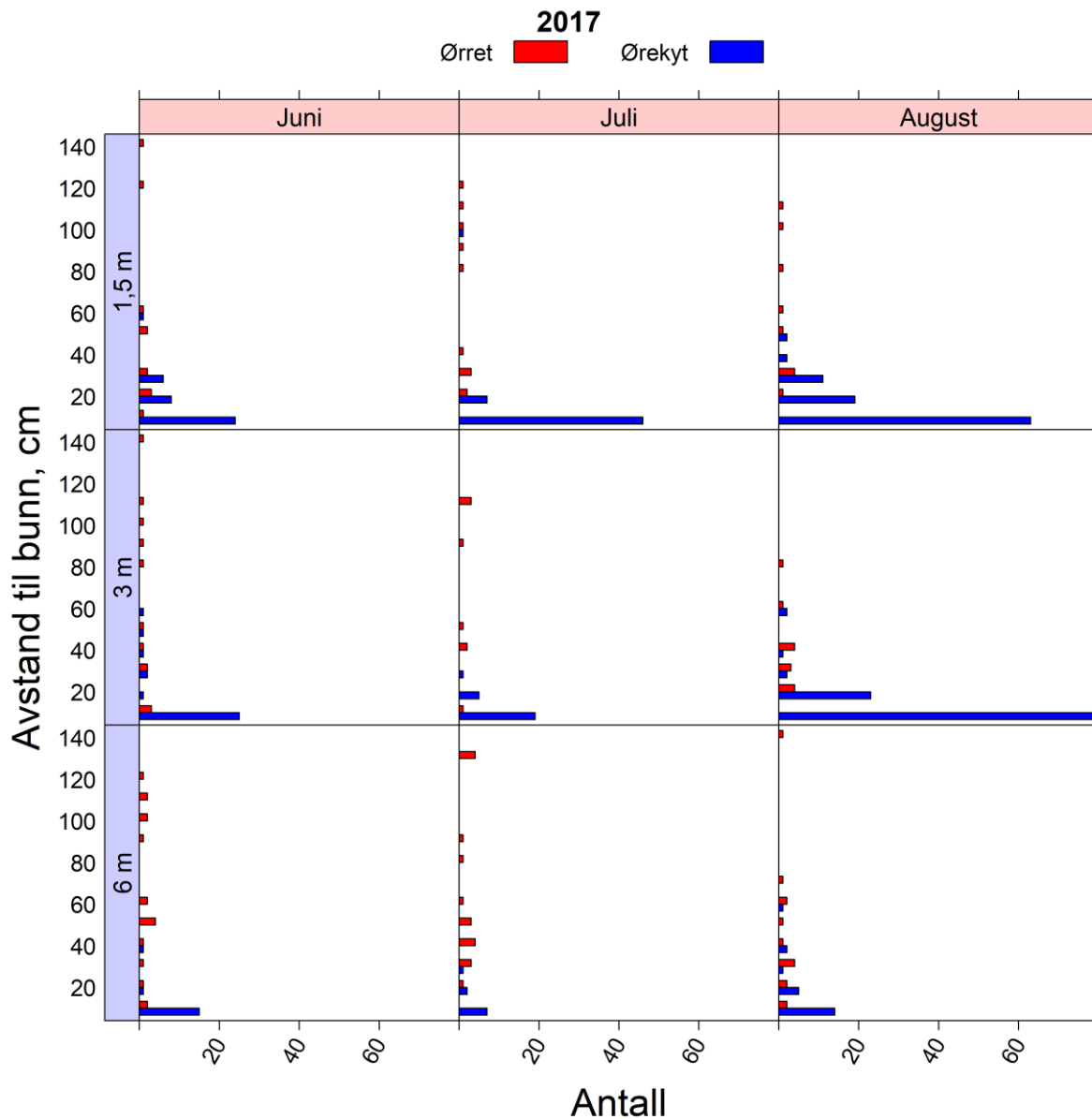
Figur 4.9. Vertikalfordeling av ørekyt og ørret fordelt på 10 cm seksjoner fra bunn til topp i de nordiske oversiktsgarna for sone 1 i Øvre Heimdalsvatn tre netter hver i juni, juli og august 2017 for de tre dybdene 1,5, 3 og 6 meter.



Figur 4.10. Vertikalfordeling av ørekyt og ørret fordelt på 10 cm seksjoner fra bunn til topp i de nordiske oversiktsgarna for sone 2 i Øvre Heimdalsvatn tre netter hver i juni, juli og august 2017 for de tre dybdene 1,5, 3 og 6 meter.

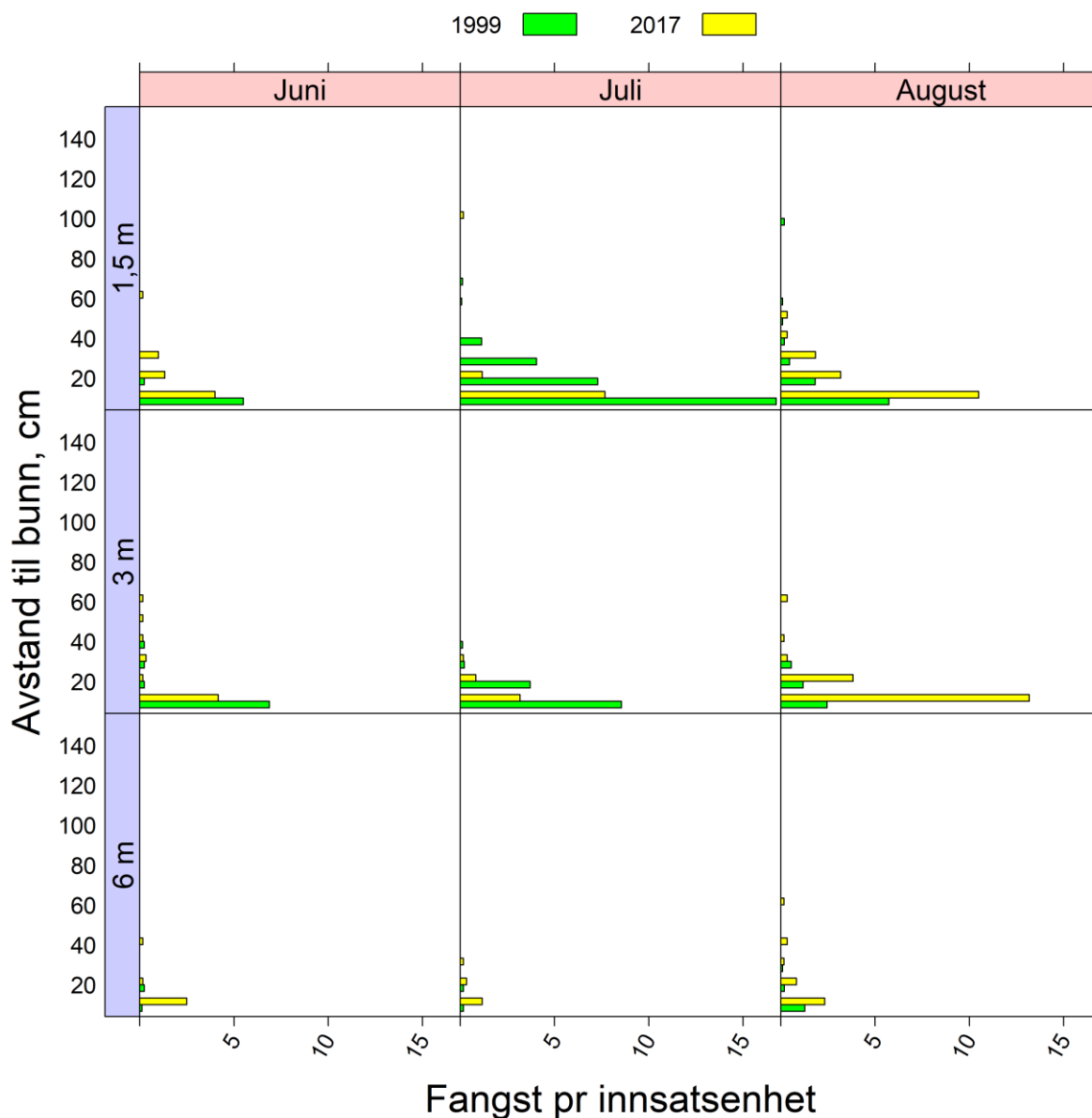


Figur 4.11. Vertikalfordeling av ørekyt og ørret fordelt på 10 cm seksjoner fra bunn til topp i de nordiske oversiktsgarna for sone 3 i Øvre Heimdalsvatn tre netter hver i juni, juli og august 2017 for de tre dybdene 1,5, 3 og 6 meter.



Figur 4.12. Samlefigur for vertikalfordeling av ørekyt og ørret fordelt på 10 cm seksjoner fra bunn til topp i de nordiske oversiktsgarna satt på dybdene 1,5, 3 og 6 meter i tre soner i Øvre Heimdalsvatn, med tre netters fiske i hver av månedene juni, juli og august 2017.

Vertikalfordelingen av ørekyt for 1999 og 2017 har mange likheter, da ørekyt sto hovedsakelig nær bunn i begge årene, i tillegg ble det fanget flest ørekyt per innsatsenhet på dybdene 1,5 og 3 meter (figur 4.13). Den største ulikheten er at det ble fanget flest ørekyt per innsatsenhet i juli i 1999, mens det i 2017 ble fanget flest ørekyt per innsatsenhet i august.



Figur 4.13. Vertikalfordeling av ørekyt fordelt på 10 cm seksjoner fra bunn til topp av garnet, basert på fangstene på nordisk oversiktsgarn ved 1,5, 3 og 6 meter i sone 1 og 2, i juni, juli og august, og fiskeinnsats seks timer i 1999 (grønn) og 2017 (gul), i Øvre Heimdalsvatn.

For å kunne lage en modell som predikerte den prefererte avstanden til bunn for ørret og ørekyt, ble det satt opp ulike parametere som kunne tenkes å ha påvirkning på fiskens dybdebruk. De brukte parameterne var fiskeart, sone, år, dybde og måned. Deretter ble de ti modellene med mest AICc-støtte valgt ut. Den forklaringsmodellen med mest støtte hadde faktorene art, sone og år som parametere (tabell 4.1). Art var den faktoren som hadde mest å si for hvor høyt over bunnen fisken sto, deretter fulgte sone og år, mens måned hadde mindre betydning (tabell 4.2).

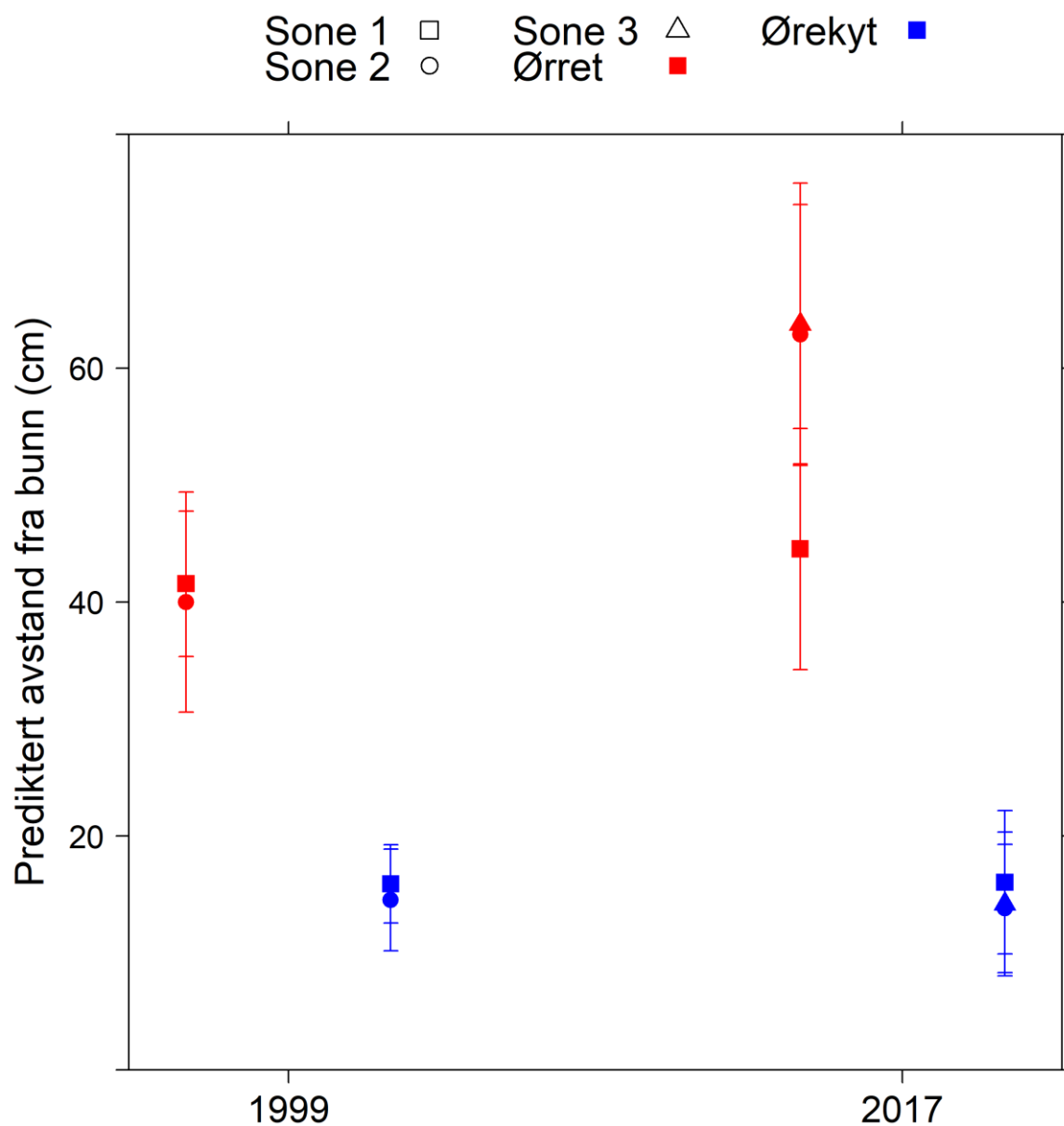
Tabell 4.1. AICc verdier for de ti mest støttede modellene for prediksjon av dybdebruk hos ørret og ørekyt, sammen med delta AICc verdier. K = antall estimerte parametere, ModelLik = modell likelihood, AICcWt = aic vekt, LL = log likelihood.

Modnames	K	AICc	Delta_AICc	ModelLik	AICcWt	LL	Cum.Wt
Art*Sone*År	9	1496.836	0.000	1.000	0.583	-739.129	0.583
Dybde+Art*Sone*År	11	1500.175	3.339	0.188	0.110	-738.661	0.693
Måned*Art*År	13	1500.286	3.450	0.178	0.104	-736.550	0.797
Måned*Art	7	1501.006	4.170	0.124	0.072	-743.324	0.869
Dybde+Art*Sone+År	8	1501.009	4.173	0.124	0.072	-742.274	0.941
Art	3	1503.776	6.940	0.031	0.018	-748.850	0.960
Art+År	4	1504.094	7.258	0.027	0.015	-747.983	0.975
Måned+Art	5	1505.873	9.037	0.011	0.006	-747.841	0.981
Art+Sone*År	6	1507.581	10.745	0.005	0.003	-747.657	0.984
Måned+Dybde+Art+År	8	1507.588	10.752	0.005	0.003	-745.563	0.987
Måned+Art+Sone*År	8	1507.698	10.862	0.004	0.003	-745.618	0.989
Måned*Art+Dybde*År	12	1507.812	10.976	0.004	0.002	-741.400	0.992
Dybde*Art+År	8	1508.320	11.483	0.003	0.002	-745.929	0.994
Måned+Dybde+Art	7	1508.580	11.744	0.003	0.002	-747.111	0.995

Tabell 4.2. Parameterestimer og tilhørende ANOVA-teststatistikk for den modellen med mest støtte som ble tilpasset for å predikere avstand til bunn hos ørret og ørekyt.

Term	Parameterestimat		Effekt	ANOVA			
	Estimate	SE		SS	DF	F	p
Intercept	1.5914	0.1710	Art	2296	1	188.7841	<0.0001
Art[Ørret]	2.5657	0.3602	Sone	3.5	2	0.1437	0.8662
Sone[2]	-0.1379	0.2801	År	12.2	1	1.0008	0.3179
Sone[3]	-0.1855	0.4429	Art*Sone	44.5	2	1.8303	0.1621
År[2017]	0.0135	0.3568	Art*År	57.7	1	4.7443	0.0302
Art[Ørret]*Sone[2]	-0.0191	0.6391	Sone*År	8	1	0.6564	0.4185
Art[Ørret]*Sone[3]	2.1059	0.9234	Art*Sone*År	44.5	1	3.6557	0.0568
Art[Ørret]*År[2017]	0.2840	0.7101					
Sone[2]*År[2017]	-0.0863	0.5050					
Art[Ørret]*Sone[2]*År[2017]	2.0782	1.0870					

Den modellen som passet dataene best forklarte 40 % av variasjonen i dybdebrukdataene, og den viser også at ørekyta står signifikant nærmere bunnen enn det ørreten gjør (figur 4.14). Modellen viste også at det er noe ulikhet i sonebruk hos ørret, men at det ikke er noen signifikant forskjell mellom årene 1999 og 2017.



Figur 4.14. Modellpredikasjon for avstand til bunn for ørret og ørekyt fanget på nordiske oversiktsgarn i Øvre Heimdalsvatn i 1999 (to soner) og 2017 (tre soner). MERK: Det ble kun utført fiske med nordiske oversiktsgarn på forskjellige dybder i sone 1 og 2 i 1999, mens det i 2017 ble utført for alle tre sonene.

4.4 Bestandsestimat

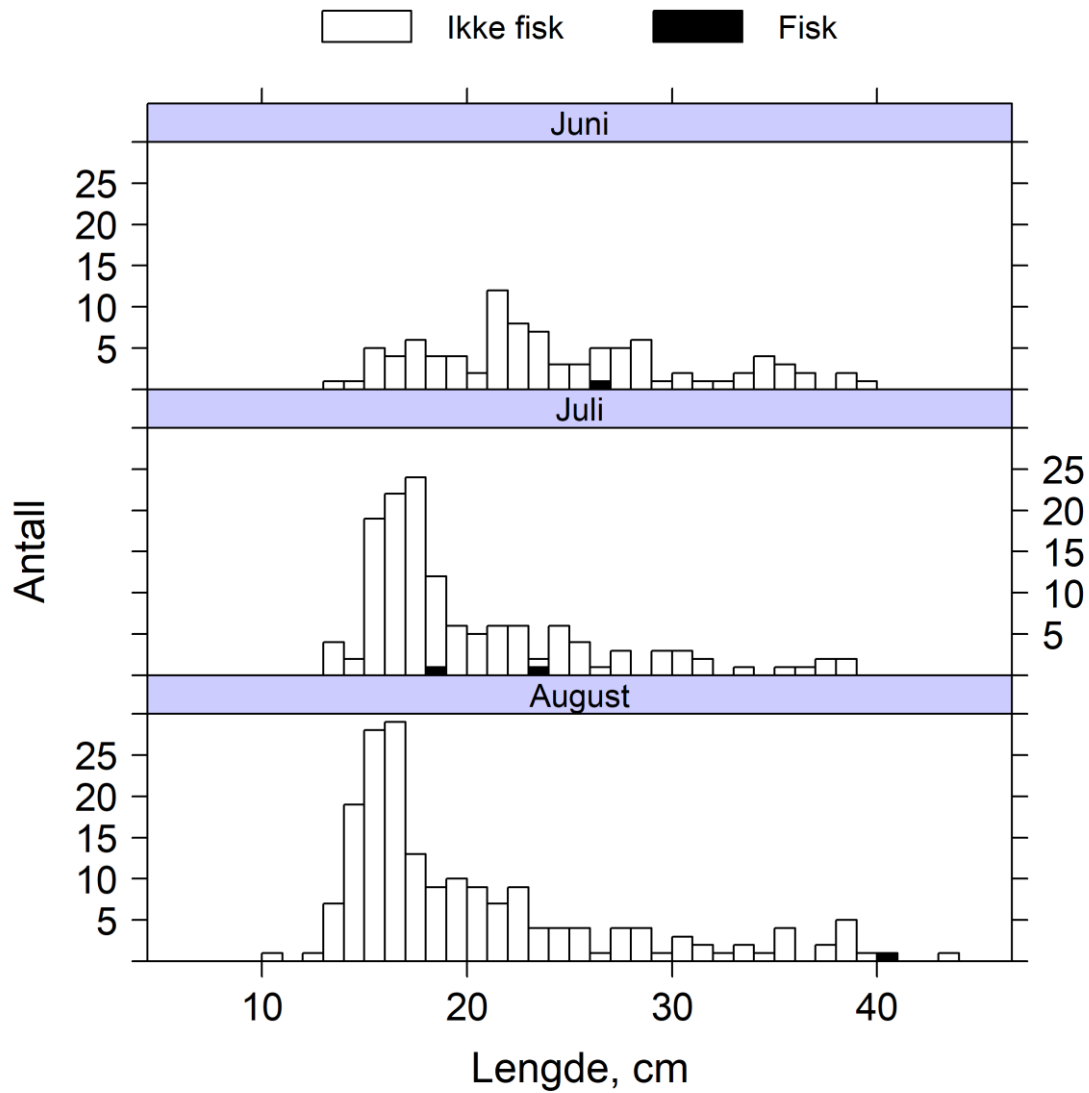
Bestandsestimatet for ørekyt i Øvre Heimdalsvatn for 2017 indikerer at det er en tydelig økning i individantall med lengde 59–69 mm sammenlignet med 1999 (tabell 4.3). Estimaten for lengdeklasse 55–69 mm var en god del høyere i 2017 enn det som ble funnet i 1999. Estimaten for lengdeklasse 70–84 mm i 2017 var derimot på samme nivå som i 1999 (tabell 4.3). For lengdeklassen 85–109 mm var antall i 2017 estimert til å være ca. halvparten av antallet i 1999 (tabell 4.3). Samlet antall for de ulike lengdeklassene gir et totalestimat for bestanden ≥ 55 mm på 120 433 i 2017, mens det samme antallet for 1999 ble 119 503.

Tabell 4.3. Fangst per innsatsenhet (CPUE) og estimert antall ørekyt i tre lengdeklasser i Øvre Heimdalsvatn, juni 2017, basert på egne fangstdata og data fra Museth et al. (2002) sine data fra 1999.

Lengdeklasser	CPUE 1999	CPUE 2017	Estimert bestand 1999	Estimert bestand 2017
55-69	3,63	8,67	57 011	70 772
70-84	3,75	3,33	46 596	41 419
85-109	2,25	1,17	15 896	8 242

4.5 Fiskepredasjon

Av i alt 414 kontrollerte ørret i lengdeintervallet 10,9–43,8 cm var det fire som hadde spist fisk. Av de fire ørretene var det en som hadde spist ørekyt i juni, to som hadde spist ørekyt i juli og en som hadde spist en fisk av ubestemt art i august. Ørretene som hadde spist fisk hadde lengdene 18,1 cm, 23,2 cm, 26,3 cm og 40,5 cm (figur 4.15). Det vil si at det var 0,4 % av de fangete individene $\leq 19,9$ cm som hadde spist fisk, 1 % i lengdeintervallet 20,0–29,9 cm og 2 % ≥ 30 cm.



Figur 4.15. Lengdefordeling av undersøkt ørret fanget på nordiske oversiktsgarn, settegarn og flytegarn i Øvre Heimdalsvatn i 2017. Ørret med fisk i mageinnholdet er markert med svart.

5. DISKUSJON

5.1 Bestandsstørrelse

Fangst av ørekyt per innsatsenhet med nordiske garn i juni 1999 og 2017, sammen med bestandsestimatet fra juni 1999, antyder at bestanden av ørekyt ≥ 65 mm i juni 2017 var anslagsvis 70 000 individer. Det vil si omtrent på samme nivå som i 1999, da estimatet for samme lengdegruppe var 89 000 ifølge Museth et al. (2002). Med andre ord er det en mulighet for at individtallet av større ørekyt var på samme nivå som i 1999–2000. De tidligere ørekytestimatene fra Øvre Heimdalsvatn tyder på at bestanden kan vise store endringer fra et år til neste, både på grunn av varierende rekruttering og predasjonstrykk (Museth et al. 2002). Dette er også noe resultatene fra 2017 indikerer, da det er store variasjoner i fangst per innsatsenhet for de ulike årsklassene.

Fangst per innsatsenhet i juni 2017 var høyest for årsklassene 2013 og 2014, og det tyder på at dette er to årsklasser som også var tallrike som sommergamle unger. Den svært lave fangsten per innsatsenhet for årsklasse 2012 (femåringer), kan ha sammenheng med de lave temperaturene sommeren 2012. Dette understøttes av Mills (1988) som angir at lengdevæksten er sterkt temperaturavhengig, noe som også er vist å gjelde for andre fiskearter (Elliot 1976; Fonds et al. 1992; Borgstrøm 2016; Thaulow et al. 2017). Liten størrelse på de sommergamle ungene kan gi økt dødelighet (Sogard 1997), og dermed en svak årsklasse. Derimot kan høye sommertemperaturer gi god vekst for de sommergamle ungene, og føre til en sterk årsklasse (Mills & Mann 1985; Grenouillet et al. 2001; Borgstrøm 2016). Fravær av en eller flere eldre årsklasser kan gi bedre oppvekstsvilkår for den påfølgende årsklassen, som vist for ørret på høyfjellet (Borgstrøm & Museth 2005). For bestanden av ørekyt i Øvre Heimdalsvatn, som etter all sannsynlighet er tetthetsavhengig (Museth et al. 2002), vil dette også være tilfelle.

Metoden som er brukt til å estimere bestanden for 2017 er usikker på grunn av få garnnetter, både for fisket i 1999 og i 2017. Fiske med garn kan gi høyst varierende fangster fra en natt til den neste fordi vind, månefase, skyforhold, osv. vil kunne påvirke fangsteffektiviteten (Jensen 1972). Herberg & Naalsund (2000) fikk for eksempel ingen fangst i én av sine sekstimers fiskeperioder i juni, og siden dette fisket er inkludert i fangst per innsatsestimatet, vil bestandsestimatet for 2017 antagelig være overestimert. Videre er også de minste ørekytene utelatt fra bestandsestimatet i 2017, det vil si årsklasser etter 2013. Dette er fordi disse var for små til å stå på de maskeviddene som inngår i garnserien (Iversen 2011).

I 2017 var gjennomsnittslengden for tre og fire år gamle ørekyt respektive 56 mm (49–65 mm) og 61 mm (54–69 mm) i juni, det vil si at for fireåringene var gjennomsnittslengden tilsvarende som i 1999 og 2000, mens treåringene var noe lengre (Museth et al. 2002). Lien (1981) fant at treårig ørekyt lå i intervallet 58–80 mm og fireårig ørekyt var 70–90 mm i 1978, men da var bestanden vesentlig mindre enn i 1999–2000 og 2017. Ørekyta i Øvre Heimdalsvatn i 2017 viste en lavere individuell vekst i forhold til andre ørekytpopulasjoner (Frost 1943; Mills & Eloranta 1985), men langt nord i Finland er det funnet ørekytbestander som vokser like sakte som den i Øvre Heimdalsvatn (Mills 1988). De bestandene Frost (1943) og Mills & Eloranta (1985) undersøkte var i lavereliggende innsjøer som hadde helt andre oppvekstvilkår enn Øvre Heimdalsvatn, som blant annet har en kortere vekstsesong (Borgstrøm 2001; Borgstrøm & Museth 2005). Den store nedgangen i individuell vekst fra 1970-tallet og frem til år 2000 kommer høyst trolig av den økte tettheten (Museth et al. 2002), og den individuelle veksten hos ørekyt i Øvre Heimdalsvatn er mest sannsynlig fortsatt tetthetsavhengig. Siden treåringene var seks ganger så høyt representert i 2017 som i 1999, ble de utelatt fra bestandsestimatet. I 2017 var en gjennomsnittlig treåring 6 mm lengre enn i 1999. Dette førte til at de hadde høyere fangbarhet, og var derfor langt bedre representert i fangsten i 2017 enn i 1999. Dermed vil det å beholde treåringene fra 2017 i estimatet føre til en overestimering av individene i lengdeintervallet 55–69 mm.

Et lite antall ørekyt med alder over ni vintere ble funnet både ved min innsamling i 2017 og ved studiet i 1999–2000 (Museth et al. 2002). Det er ikke uvanlig at ørekyt blir over ti år i populasjoner som vokser sakte, i motsetning til i bestander som er preget av høy årlig individuell vekst (Mills 1988). Dette er også vist for andre fiskearter som lever i høg fjellet og i arktiske områder (Donald & Alger 1986; Wootton 1990; Borgstrøm 2000). På 1970-tallet observerte Lien (1981) få individer eldre enn seks år. Dette var mest sannsynlig på grunn av at ørekyta da var i en etableringsfase, og dermed var det ingen individer som hadde oppnådd så høy alder (Museth et al. 2002).

5.2 Habitatbruk

Ofte er det tre hovedfaktorer som trekkes frem for å forklare habitatbruk og strukturering i en fiskebestand. Disse tre er habitat, predasjon og konkurranse, som vist blant annet i Werner et al. (1983). Det er mulig at habitat og predasjon i større grad strukturerer et fiskesamfunn i en innsjø enn det konkurranse gjør (Jackson et al. 1992). For Øvre Heimdalsvatn kan det se ut til

at habitat og predasjon til sammen danner en struktur i fiskesamfunnet der ørekyt (Museth et al. 2002; Iversen 2011) og ørretunger (Hasselvold & Røstad 1997) står nær bunnen for å unngå predasjon. De større ørretene kan indirekte gjennom sin tilstedeværelse påvirke ørekytas valg av habitat, og dermed være en årsak til at ørekytas habitatbruk i stor grad begrenses til litoralen og bunnen (Museth et al. 2002). Noe som også gjelder for byttefisk i andre fiskesamfunn (Eklöv & Diehl 1994; Sandlund & Forseth 1995; Byström et al. 2003). Det er tidligere vist at større ørret er en potensiell predator på mindre ørret (Jonsson & Gravem 1985), men antagelig ikke i stor grad (L'Abée Lund et al. 1992). Det ble ikke funnet ørretunger i dietten til eldre ørret før introduksjonen av ørekyt i Øvre Heimdalsvatn (Lien 1981). Etter ørekytas etablering er det derimot funnet ørretunger i dietten (Hasle & Skjølås 1995). Dette kan være resultatet av en næringskonkurranse mellom ørretunger og ørekyt i litoralen i dette vannet (Museth et al. 2010), der ørekyta utkonkurrerer ørretungene slik at de må trekke høyere opp fra bunnen eller eventuelt ut på dypere vann, og dermed øker sjansene for at de blir spist (Borgstrøm & Brabrand 1996).

Ørekyt fanget i nordiske oversiktsgarn ved 1,5, 3 og 6 meters dyp i Øvre Heimdalsvatn i 2017 sto i hovedsak svært nær bunnen. Alle tidligere studier av habitatbruken til ørekyt her har også vist at majoriteten står mellom 0-50 cm fra bunnen (Hasselvold & Røstad 1997; Museth et al. 2002; Iversen 2011). Det samme er funnet i en annen innsjø, beliggende rett under tregrensa sør i Norge, der ørekyt og ørret var de to eneste fiskeartene (Hesthagen et al. 1992). Årsaken til at ørekyta står nær bunnen kan være en antipredatorstrategi som foreslått av Museth et al. (2002).

Både i 1999–2000 (Museth et al. 2002) og ved min studie i 2017 var fangst per innsatsenhet størst på garn som var satt på 1,5 og 3 meters dyp, og fangsten var klart lavere på seks meters dyp. Ørekytas bruk av litoralen i august 2017 viste en tendens til at den i større grad benyttet dybder ned mot tre meter enn det tidligere studier har vist (Museth et al. 2002; Iversen 2011). Både i 1999 (Herberg & Naalsund 2000) og i min undersøkelse fra 2017 var ørekytfangsten størst på garn som stod på 1,5 meters dybde, men det ble samlet sett fanget en større andel på tre meters dyp i 2017 enn i 1999. Det var hovedsakelig i august at fangsten på tre meter i 2017 var stor, og betraktelig større enn i 1999. En årsak til dette kan være at ørekyt i større grad tok i bruk dypere deler av litoralen dersom tettheten på grunnere områder var for høy, slik Herberg & Naalsund (2000) har foreslått. Dette viser seg først i august da tre- og fireåringer har vokst seg inn i fangbar størrelse. Selv om ørekyta finnes ned til i hvert fall seks meters

dyp, er mengden her ut fra garnfangstene lav. Likevel står trolig mesteparten av ørekyta enda grunnere enn på 1,5 meters dybde, som vist av blant andre Museth et al. (2002) og Iversen (2011).

Habitatsegregering er typisk noe som oppstår mellom nærstående arter, men det kan også skje mellom arter som er lengre fra hverandre rent taksonomisk (Nilsson 1967). Ørret og ørekyt brukte ulike deler av vannsøyla i Øvre Heimdalsvatn og ørreten sto høyere over bunn enn ørekyta gjorde. Mange av ørretungene er vesentlig større enn ørekyta, og dermed har antagelig mange av ørretungene passert de lengdene som er mest utsatt for predasjon (L'Abée Lund et al. 1992), og kan dermed bruke en større del av vannvolumet i litoralen. Lignende habitatbruk hos ørreten er også tidligere funnet i Øvre Heimdalsvatn, der ørretunger i hovedsak brukte litoralen mens den større ørreten også tar i bruk den frie vannmassen (Hasselvold & Røstad 1997; Iversen 2011) på samme måte som i andre innsjøer (Haraldstad & Jonsson 1983; Hegge et al. 1993; Borgstrøm 2000).

Museth et al. (2003) fant at ørret reduserte den totale biomassen av ørekyt ≥ 4 år med 60 % i Øvre Heimdalsvatn fra 1999 til 2000 på grunn av predasjon. I 2017 ble det også funnet ørret som hadde spist ørekyt, dog i mindre grad enn det som ble funnet i 2003 (Museth et al. 2003; Hagen 2003), men på samme nivå som funn i 1999 (Herberg & Naalsund 2000). Det er i tidligere studier vist at flest ørekyt blir predatert under gytevandringene (Lien 1981; Hasle & Skjølås 1995; Markhus & Meland 1997; Museth et al. 2002) som finner sted i juni og først i juli (Lien 1981), avhengig av når isen går (Museth et al. 2002; 2003). I denne perioden eksponerer ørekyta seg mer enn i resten av året (Museth et al. 2002). Utenom gyteperioden til ørekyt er det funnet at det er de mellomstore ørretene rundt 20 cm som konsumerer flest ørekyt (Hagen 2003). Som Hagen (2003) tidligere har påpekt stemmer dette godt overens med habitatbruken til ørreten, da det var denne lengdeklassen som i hovedsak gikk i settegarna satt fra land og utover. Siden det har vært lav beskatning av ørret i de siste årene, er mengden av stor ørret høy (Knutsdatter Strand 2017), og det kan bety at det er mange potensielle predatorer på ørekyt (og små ørret).

Fangst per innsatsenhet varierte betydelig mellom fangstlokalitetene i Øvre Heimdalsvatn i 2017. Mest sannsynlig kom dette som et resultat av ulik tetthet som følge av for eksempel habitatvariasjoner med ulike tilbud av skjul- og gyteområder, men som før nevnt også fangstforholdene i de ulike nettene kan ha variert. Ørekyt gyter i områder langs land og i flere

av bekkene, og gyteområdene er typisk å finne ved bekkeutløp (Lien 1981). Den lavere fangsten i vestenden av vannet i juni og juli i forhold til i august, kan være et resultat av at det er mindre av det foretrukne habitatet med stein og grus i denne delen av innsjøen; her er det i større grad mer finkornet bunn med sand og grus (Aarefjord et al. 1978). Likevel ble det i august fanget like mange ørekyt i sone 3 som i sone 1 og 2, og forhold knyttet til for eksempel habitatbruken i gytetida kan også ha spilt inn

Som vist i denne studien og tidligere studier bruker ørekyta i hovedsak den øvre delen av litoralsonen (Hesthagen et al. 1992; Museth et al. 2002; Iversen 2011). Litoralsonen er også et yndet område for viktige næringsdyr som marflo (*Gammarus lacustris*) og skjoldkreps. Disse artene har hatt en bestandsnedgang etter at ørekyta etablerte seg i vannet (Borgstrøm et al. 2010; Næstad & Brittain 2010). Tidligere var disse artene en stor del av dietten til ørreten her (Lien 1981), men etter etableringen av ørekyt forsvant skjoldkreps i en periode ut av dietten, mens marflo ble redusert i dietten (Borgstrøm et al. 2010). I senere tid derimot har bestandene av både marflo og skjoldkreps mest sannsynligvis tatt seg opp, da de i større grad er tilstede i dietten til ørret (Iversen 2011; Trømborg 2014). Dette kan tyde på at det har vært svingninger i ørekytbestanden, og at den i en periode har vært mindre slik at skjoldkrepsbestanden har økt.

Tilbakekomsten av skjoldkreps i dietten til ørret noen år etter 2010 (Trømborg 2014), i tillegg til at fem- og seksårig ørekyt i 2017 var en mye mindre del av bestanden enn de var i 1999 (Museth et al. 2002), indikerer at ørekytbestanden var lavere i samme periode. Lav sommertemperatur, blant annet i 2012, er nevnt som forklaring. En annen årsak kan være at det er flere eldre ørreter, og dermed potensielle predatorer på ørekyt i 2017 enn det var i 1999 (Borgstrøm et al. 2010; Knutsdatter Strand 2017).

5.3 Påvirkninger på fangsten

Ørekyta har trolig høyere aktivitetsnivå ved høye vanntemperaturer (Herberg & Naalsund 2000). Jeg manglet vanntemperaturdata for Øvre Heimdalsvatn i 2017 siden termometeren har vært ute av drift, men lufttemperaturdata gir en indikasjon på at vanntemperaturen var på det høyeste i slutten av juli, siden lufttemperaturen korrelerer med vanntemperaturen i utløpselva i juli og august, men ikke i juni på grunn av issmeltingen (Kvambekk & Melvold 2010). De dataene jeg har fra juli er fra 1.–4. juli, altså før den høyest målte lufttemperaturen. Fangstene i august er gjort ikke lenge etter den perioden med høyest temperatur. Dermed er det som forventet at fangsten var større i august enn i juli, men større

fangster i august kan også ha sammenheng med at flere ørekyt kom opp i fangbar størrelse. Museth et al. (2002) hadde de definitivt største fangstene i juli (17.–24.), og lufttemperaturen i 1999 var også høyere da enn den var for deres innsamlingsperiode i august (27.–28; Norges vassdrags- og energidirektorat 2018). Et annet moment er bestandsstørrelse og hvilke deler av bestanden som til enhver tid er fangbar. En større del av bestanden i 2017 var mest sannsynlig ikke fangbar i juni og juli, årsklassene 2015, 2014 og til dels 2013 kom hovedsakelig inn i fangsten i august. I 1999 var ikke årsklassen klekket i 1996 fullt ut fangbare (Museth et al. 2002), og dermed kom ikke treåringene i 1999 inn i fangsten i samme grad som i 2017.

6. KONKLUSJON

Det er nå 50 år siden ørekyt ble registrert og deretter etablerte seg i Øvre Heimdalsvatn. Bestanden av ørekyt i Øvre Heimdalsvatn ser ut til å holde seg på samme nivå som den gjorde i 1999, men lave fangster i årsklassene 2012 og eldre kan tyde på at bestanden har vært lavere i enkelte år etter 2010. Habitatbruken til ørekyta ser ikke ut til å ha endret seg, og ut fra fangstene bruker den i hovedsak grunne deler av litoralen og bare vannvolumet nær bunnen. Både habitatbruk og bestandsestimat indikerer at det ikke har skjedd store endringer i ørekytbestanden, og trolig heller ikke i ørretbestanden i Øvre Heimdalsvatn de siste tiårene. Større vekslinger i årsklassestyrke hos ørekyt ser likevel ut til å forekomme, og det kan gi vekslinger i konkurranseforhold mellom ørekyt og ørretunger

7. REFERANSELISTE

- Aarefjord, F., Brittain, J. E. & Lillehammer, A. (1978). The Benthos of Øvre Heimdalsvatn: Introduction. *Holarctic Ecology*, 1 (2-3): 219-220.
- Anderson, D. R. (2008). *Model-based inference in the life sciences: a primer on evidence*. New York: Springer Verlag
- Appelberg, M., Berger, H.-M., Hesthagen, T., Kleiven, E., Kurkilahti, M., Raitaniemi, J. & Rask, M. (1995). Development and intercalibration of methods in Nordic freshwater fish monitoring. *Water, Air, & Soil Pollution*, 85 (2): 401-406.
- Bilstad, A. & Bilstad, B. (2006). *Bestandsdynamikk hos ørret (Salmo trutta) i Øvre Heimdalsvatn 36 år etter etablering av ørekyt (Phoxinus phoxinus)*. Masteroppgave. Ås: Universitetet for miljø- og biovitenskap.
- Borgstrøm, R., Garnås E. & Saltveit, S. J. (1985). Interactions between brown trout, *Salmo trutta* L., and minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.) for their common prey, *Lepidurus arcticus* (Pallas). *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 22: 2548–2552.
- Borgstrøm, R. & Brabrand, A. (1996). Spredning av fiskearter; Mindre geografisk variasjon og endret artsdominans. *Fagnytt naturforvaltning*, 3 (5): 1-4.
- Borgstrøm, R., Brittain, J. E., Hasle, K., Skjølås, S. & Dokk, J. G. (1996). Reduced recruitment in brown trout *Salmo trutta*, the role of interactions with the minnow *Phoxinus phoxinus*. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 72: 30-38.
- Borgstrøm, R. (2000). Fiskesamfunn i sørnorske høyfjellssjøer. I: Borgstrøm, R. & Hansen, L. P. (red.) Fisk i ferskvann – Et samspill mellom bestander, miljø og forvaltning 2. utgave, s. 74-82. Ås/ Oslo.
- Borgstrøm, R. (2001). Relationship between spring snow depth and growth of brown trout, *Salmo trutta*, in an alpine lake: predicting consequences of climate change. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 33 (4): 476-480.
- Borgstrøm, R. & Museth, J. (2005). Accumulated snow and summer temperature – critical factors for recruitment to high mountain populations of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish*, 14 (4): 375-384.
- Borgstrøm, R., Museth, J. & Brittain, J. (2010). The brown trout (*Salmo trutta*) in the lake, Øvre Heimdalsvatn: long-term changes in population dynamics due to exploitation and the invasive species, European minnow (*Phoxinus phoxinus*). *Hydrobiologia*, 642 (1): 81-91.
- Borgstrøm, R. (2016). Auren på Hardangervidda er sterkt påverka av klimatilhøve. *Naturen*, 140 (4): 147-155.
- Brittain, J. E. & Borgstrøm, R. (2010). The Norwegian reference lake ecosystem, Øvre Heimdalsvatn. *Hydrobiologia*, 642 (1): 5-12.

- Byström, P., Persson, L., Wahlström, E. & Westman, E. (2003). Size- and density-dependent habitat use in predators: consequences for habitat shifts in young fish. *Journal of Animal Ecology*, 72 (1): 156-168.
- Donald, D. & Alger, D. (1986). Stunted lake trout (*Salvelinus namaycush*) from the Rocky mountains. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43 (3): 608-612.
- Eklöv, P. & Diehl, S. (1994). Piscivore efficiency and refuging prey: the importance of predator search mode. *Oecologia*, 98 (3-4): 344-353.
- Elliott, J. (1976). The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta L.*) in relation to body weight, water temperature and ration size. *The Journal of Animal Ecology*, 45 (3): 923-948.
- Fonds, M., Cronie, R., Vethaak, A. & Van der Puyl, P. (1992). Metabolism, food consumption and growth of plaice (*Pleuronectes platessa*) and flounder (*Platichthys flesus*) in relation to fish size and temperature. *Netherlands Journal of Sea Research*, 29 (1-3): 127-143.
- Frost, W. E. (1943). The natural history of the minnow, *Phoxinus phoxinus*. *Journal of Animal Ecology*, 12 (2): 139-162.
- Grenouillet, G., Hugueny, B., Carrel, G., Olivier, J. & Pont, D. (2001). Large-scale synchrony and inter-annual variability in roach recruitment in the Rhone river: The relative role of climatic factors and density-dependent processes. *Freshwater Biology*, 46 (1): 11-26.
- Grøterud, O. & Kloster, A. E. (1978). Hypsography, meteorology and hydrology of the Øvre Heimdalen catchment. *Holarctic Ecology*, 1 (2-3): 111-116.
- Hagen, E. (2003). *Fiskeetende ørret (Salmo trutta) i høyfjellsvannet Øvre Heimdalsvatn; kannibalisme og predasjon på ørekyt (Phoxinus phoxinus)*. *Candidatum scientiarum*. Ås: Norges Landbrukshøgskole.
- Haraldstad, Ø. & Jonsson, B. (1983). Age and sex segregation in habitat utilization by brown trout in a Norwegian lake. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112 (1): 27-37.
- Hasle, K. & Skjølås, S. (1995). *Ørret (Salmo trutta) i Øvre Heimdalsvatn: dynamikk og endringer i bestanden etter etablering av ørekyt (Phoxinus phoxinus)*. Hovedoppgave. Ås: Norges Landbrukshøgskole.
- Hasselvold, A. & Røstad, M. (1997). *Habitatbruk og ernæring hos ung ørret (Salmo trutta) og ørekyt (Phoxinus phoxinus) i et høyfjellsvann: betydningen av interaksjoner mellom artene*. Hovedoppgave. Ås: Norges Landbrukshøgskole.
- Hegge, O., Hesthagen, T. & Skurdal, J. (1993). Vertical distribution and substrate preference of brown trout in a littoral zone. *Environmental Biology of Fishes*, 36 (1): 17-24.
- Herberg, I. & Naalsund, C. (2000). *Ørekyt (Phoxinus phoxinus) i Øvre Heimdalsvatn; bestandsstørrelse, ressursbruk og interaksjon med ung ørret (Salmo trutta)*. Hovedoppgave. Ås: Norges Landbrukshøgskole.

- Hesthagen, T., Hegge, O. & Skurdal, J. (1992). Food choice and vertical distribution of European minnow, *Phoxinus phoxinus*, and young native and stocked brown trout, *Salmo trutta*, in the littoral zone of a subalpine lake. *Nordic journal of Freshwater Research*, 67: 72-76.
- Hesthagen, T. & Sandlund, O. T. (1997). Endringer i utbredelse av ørekyte i Norge: årsaker og effekter. Fagrapport fra Norsk institutt for naturforskning. Tilgjengelig fra: <https://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/fagrapport/013.pdf> (lest 25.04.2018).
- Hesthagen, T., Sandlund, O. T. & Museth, J. (2006). Faktaark: ørekyt (*Phoxinus phoxinus*). Faktaark fra Artsdatabanken nr. 28. Tilgjengelig fra: <http://www2.artsdatabanken.no/faktaark/Faktaark28.pdf> (lest 25.04.2018).
- Huitfeldt-Kaas, H. (1918). *Ferskvandsfiskenes utbredelse og invandring i Norge, med et tillæg om krebsen*. Kristiania: Centraltrykkeriet.
- Iversen, E. (2011). *Interactions between European minnow (Phoxinus phoxinus) and brown trout (Salmo trutta) in a subalpine lake 40 years after the minnow establishment*. Masteroppgave. Ås: Universitetet for miljø- og biovitenskap. Tilgjengelig fra: <https://brage.bibsys.no/xmlui/handle/11250/186758> (lest 25.04.2018).
- Jensen, K. W. (1972). Drift av fiskevann. Fisk og Fiskestell, småskrifter utgitt av Direktoratet for jakt, viltstell og ferskvannsfiske, 5: 1-61.
- Jensen, K. W. (1977). On the dynamics and exploitation of the population of brown trout, *Salmo trutta* L., in Lake Øvre Heimdalsvatn, Southern Norway. *Report from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm*, 48: 18-69.
- Jonsson, B. & Gravem, F. R. (1985). Use of space and food by resident and migrant brown trout, *Salmo trutta*. *Environmental Biology of Fishes*, 14 (4): 281-293.
- Knutsdatter Strand, M. (2017). *Angler impact on the Brown trout Salmo trutta population size and structure in the lake, Øvre Heimdalsvatn*. Masteroppgave. Ås: Norges miljø- og biovitenskapelige universitet. Tilgjengelig fra: <https://brage.bibsys.no/xmlui/handle/11250/2467095> (lest 25.04.2018).
- Kristoffersen, K. & Klemetsen, A. (1991). Age determination of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from surface and cross section of otoliths related to otolith growth. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 66: 98-107.
- Kvambekk, Å. S. & Melvold, K. (2010). Long-term trends in water temperature and ice cover in the subalpine lake, Øvre Heimdalsvatn, and nearby lakes and rivers. *Hydrobiologia*, 642 (1): 47-60.
- L'Abée-Lund, J., Langeland, A. & Sægvog, H. (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.
- Larsson, P., Brittain, J. E., Lien, L., Lillehammer, A. & Tangen, K. (1978). The lake ecosystem of Øvre Heimdalsvatn. *Holarctic Ecology*, 1 (2-3): 304-320.

- Lien, L. (1978). The energy budget of the brown trout population of Øvre Heimdalsvatn. *Holarctic Ecology*, 1 (2-3): 279-300.
- Lien, L. (1981). Biology of the minnow *Phoxinus phoxinus* and its interactions with brown trout *Salmo trutta* in Øvre Heimdalsvatn, Norway. *Holarctic Ecology*, 4 (3): 191-200.
- Magurran, A. E. & Pitcher, T. J. (1987). Provenance, shoal size and the sociobiology of predator-evasion behaviour in minnow shoals. *Proceedings of the Royal Society of London*, 229 (1257): 439-465.
- Markhus, J. & Meland, V. (1997). *Dynamikk og avkastningspotensiale hos ørret Salmo trutta L. i et høyfjellsvann: effekter av interaksjoner med ørekyt Phoxinus phoxinus (L.)*. Hovedoppgave. Ås: Norges Landbrukshøgskole.
- Mills, C. A. & Eloranta, A. (1985). The biology of *Phoxinus phoxinus* (L.) and other littoral zone fishes in Lake Konnevesi, central Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 22 (1): 1-12.
- Mills, C. A. & Mann, R. (1985). Environmentally-induced fluctuations in year-class strength and their implications for management. *Journal of Fish Biology*, 27 (sA): 209-226.
- Mills, C. A. (1988). The effect of extreme northerly climatic conditions on the life history of the minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.). *Journal of Fish Biology*, 33 (4): 545-561.
- Museth, J., Borgstrøm, R., Brittain, J., Herberg, I. & Naalsund, C. (2002). Introduction of the European minnow into a subalpine lake: habitat use and long-term changes in population dynamics. *Journal of Fish Biology*, 60 (5): 1308-1321.
- Museth, J., Borgstrøm, R., Hame, T. & Holen, L. Å. (2003). Predation by brown trout: a major mortality factor for sexually mature European minnows. *Journal of Fish Biology*, 62 (3): 692-705.
- Museth, J., Hesthagen, T., Sandlund, O., Thorstad, E. & Ugedal, O. (2007). The history of the minnow *Phoxinus phoxinus* (L.) in Norway: from harmless species to pest. *Journal of Fish Biology*, 71 (sd): 184-195.
- Museth, J., Borgstrøm, R. & Brittain, J. (2010). Diet overlap between introduced European minnow (*Phoxinus phoxinus*) and young brown trout (*Salmo trutta*) in the lake, Øvre Heimdalsvatn: a result of abundant resources or forced niche overlap? *Hydrobiologia*, 642 (1): 93-100.
- Nilsson, N.-A. (1967). Interactive segregation between fish species: Gerking, S. D. (red.) *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*, s. 295-313. Oxford, Blackwell.
- Norges vassdrags- og energidirektorat (NVE). (2018). *Hydrologiske målestasjoner og måledata i Norge*. Tilgjengelig fra: <http://sildre.nve.no/Sildre/Station/2.36.0> (lest 06.05.2018)
- Næstad, F. & Brittain, J. E. (2010). Long-term changes in the littoral benthos of a Norwegian subalpine lake following the introduction of the European minnow (*Phoxinus phoxinus*). *Hydrobiologia*, 642 (1): 71-79.

- Sandlund, O. & Forseth, T. (1995). Bare få ørreter kan bli fiskeetere. I: Borgstrøm, R., Jonsson, B. & L'Abée-Lund, J. H. (red.) *Ferskvannsfisk Økologi, kultivering og utnytting*, s. 78-85. Oslo: Norwegian Research Council.
- Sogard, S. M. (1997). Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *Bulletin of marine science*, 60 (3): 1129-1157.
- Thaulow, J., Haugen, T. O. & Borgstrøm, R. (2017). Parallelism in thermal growth response in otoliths and scales of brown trout (*Salmo trutta* L.) from alpine lakes independent of genetic background. *Ecology of Freshwater Fish*, 26 (1): 53-65.
- Trømborg, J. (2014). *Infection of Diphyllbothrium ditremum in brown trout, Salmo trutta, in Lake Øvre Heimdalsvatn, analysed in relation to diet, trophic status and mercury concentration*. Masteroppgave. Ås: Norges miljø- og biovitenskapelige universitet. Tilgjengelig fra: <https://brage.bibsys.no/xmlui/handle/11250/227012> (lest 25.04.2018).
- Vik, R. (1978). The Lake Øvre Heimdalsvatn-a subalpine freshwater ecosystem: Introduction. *Holarctic Ecology*, 1 (2-3): 84-88.
- Werner, E. E., Gilliam, J. F., Hall, D. J. & Mittelbach, G. G. (1983). An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, 64 (6): 1540-1548.
- Wootton, R. J. (1990). *Ecology of teleost fishes*. Springer, Dordrecht.



Norges miljø- og biovitenskapelige universitet
Noregs miljø- og biovitenskapelige universitet
Norwegian University of Life Sciences

Postboks 5003
NO-1432 Ås
Norway