

466

OPPDRAKSMELDING

Spredning av parasitter ved innvandring og/eller introduksjon av nye fiskearter: spredning av ørekyt (*Phoxinus phoxinus*) til ørretvassdrag

Rita Hartvigsen



NINA • NIKU

NINA Norsk institutt for naturforskning

Spredning av parasitter ved innvandring
og/eller introduksjon av nye fiskearter:
spredning av ørekyt (*Phoxinus
phoxinus*) til ørretvassdrag

Rita Hartvigsen

NINA•NIKUs publikasjoner

NINA•NIKU utgir følgende faste publikasjoner:

NINA Fagrapport

NIKU Fagrapport

Her publiseres resultater av NINAs og NIKUs eget forskningsarbeid, problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, og litteraturstudier. Rapporter utgis også som et alternativ eller et supplement til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig.

Opplag: Normalt 300-500

NINA Oppdragsmelding

NIKU Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA og NIKU gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. I tillegg til de emner som dekkes av fagrapportene, vil oppdragsmeldingene også omfatte befæringsrapporter, seminar- og konferanseforedrag, årsrapporter fra overvåkningsprogrammer, o.a.

Opplaget er begrenset. (Normalt 50-100)

NINA•NIKU Project Report

Serien presenterer resultater fra begge instituttenes prosjekter når resultatene må gjøres tilgjengelig på engelsk. Serien omfatter original egenforskning, litteraturstudier, analyser av spesielle problemer eller tema, etc.

Opplaget varierer avhengig av behov og målgrupper.

Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov bl.a. for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "almenheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmennenes miljøvern-avdelinger, turist- og friluftlivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn ovennevnte publikasjoner.

Opplag: Varierer

Fakta-ark

Hensikten med disse er å gjøre de viktigste resultatene av NINA og NIKUs faglige virksomhet, og som er publisert andre steder, tilgjengelig for et større publikum (presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivåer, politikere og interesserte enkeltpersoner).

Opplag: 1200-1800

I tillegg publiserer NINA og NIKU-ansatte sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Hartvigsen, R. 1997. Spredning av parasitter ved innvandring og/eller introduksjon av nye fiskearter: spredning av ørekyt (*Phoxinus phoxinus*) til ørretvassdrag. - NINA Oppdragsmelding 466: 1-14.

Trondheim, mars 1997

ISSN 0802-4103

ISBN 82-426-0788-5

Forvaltningsområde:

Bevaring av naturens mangfold

Conservation of biodiversity

Rettighetshaver ©:

Stiftelsen for naturforskning og kulturminneforskning

NINA•NIKU

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Redaksjon:

Tor G. Heggberget

NINA•NIKU, Trondheim

Design og layout:

Synnøve Vanvik

Sats: NINA•NIKU

Kopiering: Norservice

Opplag: 100

Kontaktadresse:

NINA

Tungasletta 2

7005 Trondheim

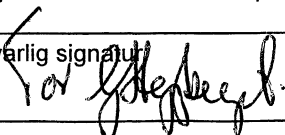
Tel: 73 58 05 00

Fax: 3 91 54 33

Tilgjengelighet: Åpen

Prosjekt nr.: 13221 Parasittspredning

Ansvarlig signatur



Oppdragsgiver:

Direktoratet for naturforvaltning

Referat

Hartvigsen, R. 1997. Spredning av parasitter ved innvandring og/eller introduksjon av nye fiskearter: spredning av ørekyt (*Phoxinus phoxinus*) til ørretvassdrag. - NINA Oppdragsmelding 466: 1-14.

Ørekyt (*Phoxinus phoxinus*) ble undersøkt for parasitter i et område hvor den er blitt introdusert i løpet av de siste 70 år. Undersøkelsen ble gjennomført i Vågå kommune, Oppland fylke sommeren 1996. Målsetningen med undersøkelsen var å beskrive forekomst og utbredelse til parasitter hos ørekyt i et område hvor denne fiskeartene er blitt introdusert på forskjellig tidspunkt. Videre var målsetningen å beskrive forekomst og utbredelse til parasitter hos ørret (*Salmo trutta*) innenfor det samme området, og undersøke om parasitter fra ørekyt smittet over på ørret over tid. Resultatene viste at ørekyten bringer med seg nye parasittarter der den blir introdusert. Disse parasittene infiserer ikke ørreten, men de infiserer andre organismer i innsjøen (snegl, muslinger, insekter, fiskespisende fugl). Det var vanskelig å finne en sammenheng mellom livssyklus, overføring og hvilke parasitter ørekyten var infisert med, noe som viser at kvalitative betraktninger om enkel/komplisert livssyklus og direkte/indirekte overføring ikke gir gode prediksjoner for hvilke parasittarter som vil bli introdusert med en vertsart. Resultatene tydet videre på at antall parasittarter og deres forekomst hos ørekyt økte med tiden som er gått siden introduksjonen. Dette kan være et resultat av gjentatte introduksjoner av ørekyt i kombinasjon med økning i populasjonstettheten hos ørekyt over tid i hver innsjø.

Emneord: Ørekyt - parasitter - introduksjon - ørret.

Rita Hartvigsen, Norsk institutt for naturforskning, Tunga-sletta 2, 7005 Trondheim.

Abstract

Hartvigsen, R. 1997. Dissemination of parasites through introduction of freshwater fish species: introduction of minnow (*Phoxinus phoxinus*) parasites to high altitude lakes with brown trout (*Salmo trutta*). - NINA Oppdragsmelding 466: 1-14.

Minnow (*Phoxinus phoxinus*) were examined for parasites from four lakes in an area where this fish species was introduced over the last 70 years. The project was carried out in Vågå, Oppland county, Southern Norway. The aim of the present study was to describe and quantify the occurrence of minnow parasites in a set of lakes which differed with regard to time since introduction of minnows, and to examine the overlap in parasite fauna between minnows and brown trout (*Salmo trutta*) within the same lakes. The results showed that minnows introduced new parasite species. These parasites did not infect trout, but they infect other organisms in the lakes (snails, mussels, insects, fish-eating birds). It was difficult to find a clear relationship between parasite lifecycles, transmission routes and the parasites that infected minnows. This indicates that qualitative evaluations of simple/complex lifecycle and direct/indirect transmission do not give a good basis for predictions about introductions of parasites. The results indicated that number of parasite species in minnows increased with time after introduction. This could be a result of repeated introductions of minnows, and/or an effect of increased population density of minnow in each lake.

Key words: Minnow - parasites - introduction - brown trout.

Rita Hartvigsen, Norwegian Institute for Nature Research, Tungaletta 2, N-7005 Trondheim, Norway.

Forord

I løpet av de siste årene er det blitt fokusert stadig sterkere på problemstillinger knyttet til bevaring av naturens mangfold. I tilknytning til dette arbeidet har det blitt en øket interesse for betydningen av spredning av ferskvannsorganismer. Vanligvis regnes en introduksjon for å være en prosess hvori gjennom en eksotisk art blir innført til landet vårt. Men introduksjoner kan også forekomme innenfor landegrensene ved at arter øker sitt utbredelsesområde. Ofte skjer dette gjennom menneskelig aktivitet, noe som ekspansjonen til ørekyt er et eksempel på. Kunnskapen om hvilke effekter introduserte arter har er fortsatt mangelfull, men mange teorier diskuteres. En effekt som ofte diskuteres er hvorvidt eksotiske arter introduserer parasitter og sykdommer. På verdensbasis finnes det noen opplysninger, mens på nasjonalt nivå i Norge er dette lite undersøkt. NINA fikk i oppdrag fra Direktoratet for Naturforvaltning (DN-kontrakt 644-06/96) å undersøke om ørekyt bringer med seg nye parasittarter der den blir introdusert. Undersøkelsen ble gjennomført i Sjødalsvassdraget i Vågå kommune i Oppland, sommeren 1996.

Jeg takker med dette Trygve Hesthagen, NINA, for hjelp under planleggingen av undersøkelsen og gjennomlesing av rapportutkast.

Feltarbeidet i Vågå ble muliggjort gjennom utstrakt hjelp fra Geir Stadeløkken, Vågå Fjellstyre. Han takkes for lån av båt, transport, hjelp til fising og hjelp til å finne gode lokaliteter. Videre vil jeg takke Vågå Jeger- og Fiskeforening for lån av ruser. Marc Daverdin takkes for hjelp til feltarbeidet, og Synnøve Vanvik takkes for ferdigstilling av rapport.

Trondheim, mars 1997
Rita Hartvigsen
prosjektleder

Innhold

Referat.....	3
Abstract	3
Forord	4
1 Innledning	5
1.1 Ørekytens utbredelse	5
1.2 Introduksjoner av parasitter	5
1.3 Ulike faktorer bestemmer hvilke parasitter som etablerer seg.	6
2 Materiale og metoder	7
2.1 Beskrivelse av lokaliteter	7
2.2 Innsamling av fisk og prøvetaking	7
2.3 Beskrivelse av infeksjonen	8
2.4 Statistiske analyser	8
3 Resultater.....	9
3.1 Parasitter hos ørekyt	9
3.2 Parasitter hos ørret.....	10
3.3 Overlapp i parasittfaunaen mellom ørret og ørekyt	10
4 Diskusjon	12
4.1 Introduksjon av parasitter	12
4.2 Hva bestemmer parasittfaunaens sammensetning?	13
5 Referanser	13

1 Innledning

1.1 Ørekytens utbredelse

Ørekyt (*Phoxinus phoxinus*) er sannsynligvis den av karpefiskene som har den videste geografisk utbredelsen. Dens utbredelsesområde omfatter nesten hele Europa inkludert arktiske strøk, og den finnes utbredt i Nord-Asia (Mills 1988). I Norge var den naturlige utbredelsen trolig begrenset til lavereliggende strøk av Østlandet og enkelte steder i Troms og Finnmark (Huifeldt-Kaas 1918). I Sør-Norge har trolig ørekyten innvandret fra øst, mens i Troms og Finnmark har den vandret inn fra sør via finske vassdrag. Det samme kan være tilfellet i enkelte områder i Trøndelag.

Siden århundreskiftet har ørekytens utbredelse i Norge økt kraftig, og den finnes idag utbredt over store deler av Sør- og Midt-Norge. Særlig i løpet av de siste 30 år har ørekyten spredt seg raskt på Østlandet. I denne perioden har den spredt seg til åtte fylker hvor den tidligere ikke fantes (Hesthagen og Sandlund 1997).

Årsakene til denne raske spredningen er mange og sammensatte. Viktigste er sannsynligvis bruken av ørekyt som levende agn. I tillegg er det flere tilfeller hvor ørekyt er blitt forvekslet med ørret (*Salmo trutta*), og satt ut i nye vassdrag i den tro at det var ørret. I andre tilfeller har ørekyt vært blandet inn i settefisk av ørret, og i noen tilfeller er den blitt satt ut som fôr-fisk. Åpningen av nye vannveier ved kraftutbygging har også vært nevnt som en mulig forklaring på den raske spredningen i enkelte områder (Hesthagen 1995).

Ørekyten er en svært tilpasningsdyktig art som har en uvanlig stor variasjon i livshistorie (Mills 1988). Den kan gyte en eller flere ganger i løpet av en sesong, og det har også vist seg at den kan oppnå en betydelig alder i enkelte innsjøer. I Norge finnes den i elver og vatn fra kysten til høyfjellet. Den ser ut til å greie seg bra i regulerte innsjøer (Hesthagen og Sandlund 1997). Ørekyten er imidlertid konkurransesvak slik at den blir utkonkurrert av andre karpefiskarter og også røye (*Salvelinus alpinus*) på grunt vann (Saltveit og Brabrand 1991). I konkurranse med ørret på elv (oppvekstområdene) vinner den imidlertid ofte. Det hersker derfor stor bekymring for utviklingen i mange ørretvassdrag hvor ørekyt blir introdusert. Det er rapportert om tilbakegang i mange innsjølevende ørretbestander etter introduksjon av ørekyt. Borgstrøm et al. (1995) påpekte at i vassdrag der det i utgangspunktet er liten rekruttering til ørretbestanden på grunn av små oppvekstarealer kan etablering av ørekyt få katastrofale følger for ørretbestanden. De viste at bestanden av ørret i Øvre Heimdalsvann var sterkt påvirket av tettheten av ørekyt gjennom redusert rekruttering. Ørretens vekst var den samme, men årsklassestyrken var betydelig dårligere etter at ørekyt hadde etablert en bestand. Hittil er nedgangen i bestandene av ørret der hvor ørekyt etablerer seg vært relatert kun til konkurranse om næring og plass. Noen undersøkelser tyder imidlertid på at utfallet av en

interaksjon mellom ørret og ørekyt ikke alltid ensidig er til ørekytens fordel (Hesthagen og Sandlund 1997). Aass (1995) viste at der det finnes et variert makrohabitat er det lite sannsynlig at ørekyt vil kunne utkonkurrere ørret.

Ofte er det et samspill av faktorer som bestemmer utfallet av en interspesifikk konkurranse, hvor bl.a. parasitter kan spille en rolle (Begon et al. 1990). Det er mulig at ørekyt i tillegg til å konkurrere med ørret om næring og plass introduserer parasitter som overføres til ørreten. Hvis ørreten er mottakelig for ørekyt-parasittene kan disse gi en overdødelighet hos ørret som igjen vil gi seg utslag i redusert årsklassestyrke. Første steg på veien til å svare på en slik problemstilling vil være å beskrive parasittfaunaen hos begge fiskearter langs enten en gradient av økende tetthet av ørekyt eller langs en tidsgradient med økende tid siden introduksjonen av ørekyt. Det er den siste typen undersøkelse som blir rapportert her.

Hesthagen (1995) diskuterte flere tiltak for å fjerne ørekyten eller redusere dens spredning. Blant mulighetene er partiell rotenonbehandling, utfisking med ruser og vandringshindre samt en rekke forebyggende tiltak. Viktig er også lovgivningen som ligger til grunn å hindre spredning av ørekyt i dag. For å hindre bruk av ørekyt som levende agn benyttes i dag dyrevernloven, men fiskesykdomsloven kan gi grunnlag for enda strengere tiltak for å forhindre spredning av ørekyt. Dette krever imidlertid god kunnskap om hvilke parasitter ørekyten er infisert

1.2 Introduksjoner av parasitter

Når en art blir introdusert til et nytt område kan den enten miste sin parasittfauna og ta opp lokale parasittarter, eller den kan ta med seg sine egne parasitter som den overfører til andre verter i det nye området (Dobson & May 1986). Det finnes eksempler på begge scenariene. Regnbueørret (*Oncorhynchus mykiss*) har i stor grad mistet sine parasittarter etter at den ble overført til Europa, men den blir infisert med parasitter som er vanlig hos de fiskeartene som finnes der den blir satt ut (Kennedy & Bush 1994). Dette er ett eksempel på det første scenariet. Ett eksempel på det andre scenariet er introduksjonen av haptormarken *Nitschia sturionis* med grå stør (*Acipenser stellatus*) fra Kaspiahavet til Aralsjøen. Denne parasitten ga høy dødelighet hos den lokale størarten (*Acipenser nudiventris*) og forårsaket en sterk tilbakegang hos den arten (Dobson & May 1986). Hvilken betydning spredningen av ørekyt har hatt for spredningen av dens parasitter har ikke vært undersøkt i Norge tidligere.

Det finnes noen sparsomme opplysninger om forekomst av parasitter hos ørekyt. Lien (1981) undersøkte 74 ørekyt fanget i tiden juni til oktober 1975 fra Øvre Heimdalsvann, men han fant ingen parasitter. Han fant imidlertid fire *Ligula intestinalis* i 1000 ørekyt som ble undersøkt for andre formål i 1975, og tre *L. intestinalis* i 2 500 ørekyt som ble undersøkt i 1977. Hansen (1988) rapporterte om undersøkelser

av bukhole og mage-tarm fra 391 ørekyt fra 1985 fra samme lokalitet. Hun fant tre parasittarter: *Cyathocephalus truncatus*, *Allocreadium isoporum* og *Ligula intestinalis*. Infeksjonen med *L. intestinalis* var mye høyere enn det som ble funnet 10 år tidligere. Den førstnevnte parasitten er vanlig hos ørret, mens de to sistnevnte er vanlig hos karpfisk (Bykhovskaya-Pavlovskaya 1964). Berg (1983) fant tre parasittarter på ørekyt i Hjalletjern, Gol kommune: *Allocreadium isoporum*, *Pomporhynchus laevis* og *Ligula intestinalis*.

Undersøkelsen til Hansen (1988) er interessant av to grunner: a) den påviste flere parasittarter enn det som ble funnet 10 år tidligere, og b) den viste at parasitter som er vanlige hos ørret også kan infisere ørekyt. Dette kan tyde på at parasittfaunaen bygges opp over tid, og at en av mekanismene bak dette kan være utveksling av parasitter mellom vertarter i innsjøen.

1.3 Ulike faktorer bestemmer hvilke parasitter som etablerer seg

For å beskrive epidemiologien hos invaderende parasitter er det viktig først å skille mellom de to hovedgruppene av parasittiske organismer, hvor skillet mellom de to gruppene er basert på populasjonsdynamikk og ikke på taksonomi (Dobson & May 1986). **Mikroparasitter** omfatter virus, bakterier og protozoer. De har det til felles at de reproducerer direkte i eller på verten. Eksempler på mikroparasitter er furunkulose-bakterien hos laksefisk (*Aeromonas salmonicida*) og protozoen som gir dreiesyke hos ørret (*Myxobolus cerebralis*). **Makroparasitter** inkluderer alle flercellede parasitter, dvs. helminther og parasittiske krepsdyr. De har det til felles at de ikke reproducerer direkte i verten. I sluttverten produserer de egg eller larver som infiserer nye verter (mellomverter og/eller sluttverter). Eksempler på slike parasitter er måsemark (*Diphyllobothrium dendriticum*) og stingsildmark (*Schistocephalus solidus*).

Videre er det nødvendig å skille mellom de to hovedgruppene av overføringsstrategier: direkte overføring og indirekte overføring. Med **direkte overføring** menes at parasitten har et spredningsstadium som oppsøker verten aktivt og infiserer den. Et eksempel på en slik parasitt-gruppe er alle haptormarkene (f.eks. *Gyrodactylus salaris*), og de parasittiske krepsdyrene (f.eks. *Lepeoptheirus salmonis*). Med **indirekte overføring** menes at parasitten finnes i en mellomvert som må bli spist av neste vert i livssyklusen. Eksempler på slike parasitter er måsemark (*Diphyllobothrium dendriticum*) og fiskeandmark (*D. ditremum*) hvor parasitten overføres til ørret og røye når de beiter på infiserte copepoder.

Etablering og opprettholdelse av en infeksjon er relatert til vertstetthet (Anderson 1993). For at en parasittart skal kunne etablere seg i en vertspopulasjon må tettheten av verter være over et visst nivå (terskelverdi). Denne terskel-

verdien avhenger av parasittens virulens (hvor mange parasitter som må til for å drepe verten), og hvor raskt verten kvitter seg med parasitten. For at **direkte overførte mikroparasitter** skal etablere seg trengs ofte en relativt høy vertstetthet. Slike tettheter finnes derfor oftest hos arter som har kolonidannelse eller stimdannelse (Dobson & May 1986). For at **direkte overførte makroparasitter** skal etablere seg trengs mye lavere vertstetthet fordi overføringen er enklere og virulensen er lavere (dvs at parasittene lever lenger i verten) (Dobson & May 1986). For disse er det et lineært forhold mellom tetthet av infektive stadier og infeksjonen (Anderson 1993). For at **indirekte overførte makroparasitter** skal etablere seg er tilstedeværelse og tettheten av mellomvert av betydning, men også raten for vertens næringsopptak. For denne gruppen parasitter er det en kurvelineær sammenheng mellom tetthet av infiserte mellomverter og infeksjon (Anderson 1993).

Ut fra disse vurderingene forventes det at makroparasitter oftere enn mikroparasitter vil invadere og etablere seg i vertspopulasjoner med lav tetthet (Dobson & May 1986). For introduksjon og etablering av indirekte overførte parasitter må den eller de rette mellomverte være tilstede i lokaliteten. Dobson & May (1986) hevdet at slike parasitter sjelden etablerer seg når de blir introdusert med sluttverten. Bli de derimot introdusert med en mellomvert etablerer de seg ofte (Gibson et al. 1972, Elton 1958). Etableringen vil være avhengig av tettheten av mellomvert i forhold til tettheten av sluttvert, vanligvis er det snakk om den romlige dynamikken og populasjonsdynamikken hos to til tre vertorganismer. Dobson & May (1986) foretok en enkel analyse av livssyklusstrategi hos parasitter og kjente introduksjoner verden over. De fant at 48 arter av protozoer og helminther hos fisk har blitt introdusert og etablert seg på nye kontinent som et resultat av innførsel av levende fisk. Av disse 48 artene var 36 arter direkte overførte parasitter, mens bare 9 arter var indirekte overførte arter (3 arter kunne høre til i begge gruppene). Altså tyder litteraturen på at direkte overførte mikroparasitter er de mest velykkede kolonistene.

Noen parasitter hos ferskvannsfisk har fugl som sluttvert, mens fisken er mellomvert. Esch et al. (1988) hevdet at parasitter med fugl som sluttvert (allogene arter) ville ha et større spredningspotensiale enn parasitter med fisk som sluttvert (autogene arter). Vi kan derfor forvente at indirekte overførte makroparasitter med fisk som mellomvert og fugl som sluttvert vil være i stand til å kolonisere sammen med vertsfisken.

Målsetningen med dette prosjektet var å beskrive og kvantifisere forekomsten av parasitter hos ørekyt langs en tidsgradient m.h.t. introduksjonstidspunkt. En tidsgradient ble valgt fordi det ble antatt at ørekytbestanden bygger seg opp over tid slik at tidlig etter introduksjonen antas ørekytbestanden å være tynn, mens senere vil tettheten øke. I tillegg beskrives og kvantifiseres forekomst og utbredelse til parasitter hos ørret innenfor det samme området for å klarlegge om parasitter fra ørekyt smittet over på ørret, og om dette kunne relateres til tettheten av ørekyt.

2 Materiale og metoder

2.1 Beskrivelse av lokaliteter

Undersøkelsen ble gjennomført i fire innsjøer i de øvre delene av Sjodalsvassdraget i Vågå kommune, Oppland (figur 1).

Nedre Leirungen: Denne innsjøen ligger øverst i Sjodalsvassdraget og er nærmeste nabo til Gjendevatn. Ørekyt ble innført til innsjøen ca. 1980 og har etablert en tett bestand delvis på utløpselva og delvis over et større grunt-område like ved utløpselva. Det fiskes hardt med ruser over sommersesongen i et forsøk på å kontrollere tettheten av ørekyt. Utløpselva er felles med de nedre deler av utløpselva fra Gjendevatn, men to fossefall like ved Gjendevatn hindrer oppgang av ørekyt til Gjendevatn.

Øvre Sjodalsvann: Denne innsjøen ligger nedstrøms fra N. Leirungen. Ørekyt ble første gang påvist i innsjøen på 1990-tallet. Bestanden av ørekyt regnes fortsatt som sparsom (G. Stadeløkken, pers.medd), men overvåkes med årlige prøvofiskingsrunder på høsten. Her ble det samtidig fanget ørekyt og ørret på de samme lokalitetene.

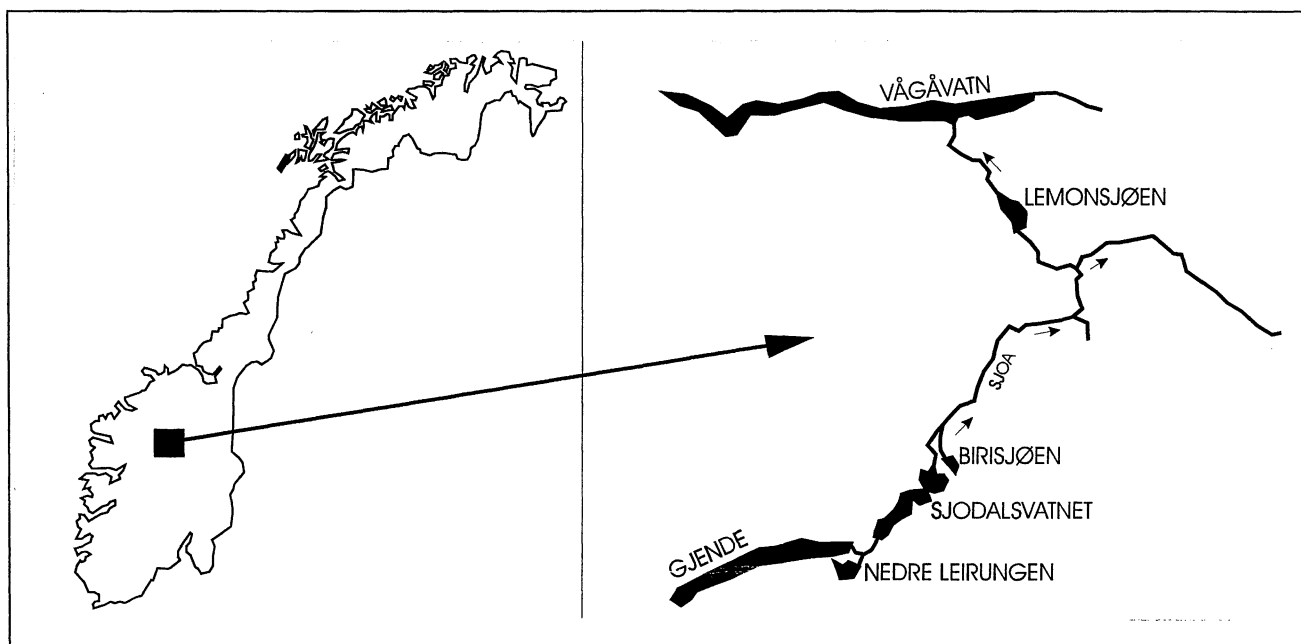
Birisjøen: Denne innsjøen er den minste i undersøkelsen, og den ligger litt isolert i et sidevassdrag til Sjoa like nedenfor Nedre Sjodalsvatn. Innsjøen har avløp til Sjoa gjennom en liten elv og noen mindre innsjøer. Innsjøen ble inkludert i undersøkelsen som en kontroll-lokalitet for ørret uten ørekyt, men en natts fiske påviste ørekyt i innsjøen.

Lemonsjøen: Denne innsjøen ligger lengre ned i vassdraget, men har også avrenning til Vågåvatn. Innsjøen ble inkludert fordi ørekyt ble innført der ca. 1920, og fordi den var av sammenlignbar størrelse med de andre innsjøene i undersøkelsen. Et omfattende fiske etter ørekyt har vært gjennomført i innsjøen, og bestanden av ørret styrkes med årlig utsettinger (G. Stadeløkken, pers. medd.).

2.2 Innsamling av fisk og prøvetaking

Ørekyt ble fanget ved hjelp av ruser agnet med brød, og garn med 10 mm maskevidde. Ørret ble fanget med garn med 10 mm maskevidde. I hver innsjø ble det satt 5 garn og 3 ruser. Garn og ruser ble satt om kvelden og fikk stå natten over (ca. 12 timer). Vi fanget ørekyt i alle innsjøene. Et kvantitativt materiale av ørret fikk vi bare i Øvre Sjodalsvatnet. Lengden på ørekyten varierte mellom 7,1 cm og 9,8 cm (tabell 1). Lengden på ørret varierte mellom 8,2 cm og 11,6 cm (gjennomsnitt 9,2 cm) (tabell 1).

Etter innsamling ble fisken pakket i hver sin pose og frosset. Det tok ikke mer enn 4 timer fra innsamling til fisken var frosset. Ved disseksjon ble alle fiskens indre organer undersøkt for parasitter i tillegg til hjerne, øyne, gjeller og hud. Alle makroparasitter ble tallet og samlet med unntak av *Diplostomum*-artene. Lengde, vekt og kjønn hos fisken ble registrert.



Figur 1. Skjematiske kart over Sjodalsvassdraget hvor ørekyt *Phoxinus phoxinus* og ørret *Salmo trutta* ble samlet inn.

Tabell 1. Areal og høyde over havet (h.o.h.) til innsjøene i Sjødalsvassdraget, Oppland, som er inkludert i undersøkelsen. - Antall undersøkte fisk av hver art fra hver lokalitet, samt vekt og lengde med standardavvik.

Lokalitet	Areal (km ²)	H.o.h.	Første påvisning av ørekyt	Antall ørekyt	Antall ørret	Vekt (s.d.)	Lengde (s.d.)
Nedre Leirungen	0,9	983	ca. 1980	50		4,6 (1,6)	8,1 (0,7)
Nedre Leirungen *				50		2,7 (1,2)	7,1 (0,9)
Øvre Sjødalsvann	4	953	ca. 1990	43		6,2 (2,1)	8,6 (0,8)
Øvre Sjødalsvann **					42	8,0 (1,9)	9,2 (0,7)
Birisjøen	0,4	934		20		9,7 (2,3)	9,8 (0,6)
Lemonsjøen	3	862	ca. 1920	20		6,1 (1,3)	8,5 (0,5)

* 50 ørekyt ble undersøkt for infeksjon med hjerneparasitten *Diplostomum phoxini*

** ørret fanget samtidig som ørekyt på de samme lokalitetene

2.3 Beskrivelse av infeksjonen

Forekomsten av hver parasittart blir beskrevet ved hjelp av termene **prevalens** (antall infiserte fisk i prosent av antall fisk undersøkt), **abundans** (gjennomsnittlig antall parasitter pr. undersøkt fisk (inkluderer fisk uten parasitten)) og **intensitet** (gjennomsnittlig antall parasitter pr. infisert fisk (inkluderer fisk uten parasitten)) (Margolis et al. 1982). Disse tre termene beskriver forskjellige trekk ved infeksjonen, og endring i ett mål henger ikke nødvendigvis sammen med endring i ett av de andre målene. Grunnen til dette er at målene er knyttet til frekvensfordelingen av antall parasitter pr. vert, som i de fleste tilfeller følger en negativ binomial fordeling (Shaw & Dobson 1995). Det mest komplette målet for en infeksjon er abundans fordi både prevalens og intensitet er kombinert i ett tall. Prevalens er det mest benyttede målet for en infeksjon, men fanger ikke opp endringer i intensitet. Intensitet brukes i de tilfellene man ønsker å sammenligne mellom verter innenfor en populasjon, eller der man ønsker å undersøke effekten av en parasitt på verten.

2.4 Statistiske analyser

Forskjeller i forekomst av hver parasittart mellom lokalitetene ble testet med Mann-Whitney test. En Mann-Whitney test tester om fordelingen er forskjellig i en parvis sammenligning (SPSS 1993). For å redusere sjansen for å godta en forskjell som er oppstått ved tilfeldighet ble Bonferroni korreksjon av p-verdien foretatt (Rice 1989). Testen ble utført på prøver av lik størrelse (n = 20).

Overlapp i artssammensetning kan beskrives ved hjelp av forskjellige indekser (Magurran 1988). Kvalitativt overlapp betyr et mål for hvor mange arter som er felles mellom to prøver, og den mest brukte indeksen for dette er Jaccard's index (Magurran 1988). Kvantitativt overlapp betyr et mål for hvor mange arter som er felles og deres forekomst i hver

av prøvene. En av de mest robuste indeksene for kvantitativt overlapp er Bray-Curtis index (Krebs 1989). denne undersøkelsen har jeg brukt komplementet av Bray-Curtis indeks (1-B) fordi økende verdi av indeksen betyr økende grad av likhet mellom de prøvene som sammenlignes. For å fjerne effekten av ulik prøvestørrelse (antall fisk fra hver lokalitet) ble indeksene beregnet for en prøvestørrelse på 20 ørekyt fra hver lokalitet. Sammenligningen av ørekyt og ørret ble foretatt på full prøvestørrelse fordi prøvene var like store.

3 Resultater

3.1 Parasitter hos ørekyt

Ørekyten var infisert med mellom to og seks parasittarter i de ulike innsjøene (**tabell 2**). Tre parasitt-arter forekom i alle innsjøene: *Diplostomum* sp. 1 (H) og *Diplostomum phoxini* og *Raphidascaaris acus*.

Diplostomum sp. 1 (H) sitter i fiskens øyne, mens *D. phoxini* sitter i fiskens hjerner. *D. phoxini* finnes bare hos ørekyt. Disse parasittene er ikter og har ørekyt som andre mellomvert og fiskespisende fugl som sluttvert. De har snegl eller muslinger som første mellomvert. Begge artene overføres til fisken gjennom et fritt svømmende larvestadium (cercarie), og blir dermed direkte overført til fisken.

R. acus ble funnet inne kapslet på innvollene. Denne parasitten er en rundorm som har ørekyt som mellomvert og kan ha ørret som sluttvert. Den overføres til fisken gjennom næringen og første mellomvert kan være chironomider og/eller insekter.

Den nest vanligste arten var *Allocreadium isoporum* (den ble funnet i tre lokaliteter (**tabell 2**)). Dette er en liten ikke som finnes i ørekytens mage-tarm kanal. Denne parasitten

har ørekyten som sluttvert, og overføres til fisken med næringen (insekter) og er altså indirekte overført. Første mellomvert er snegl eller muslinger. Denne arten er vanlig hos karpefisk.

Dactylogyrus sp. ble også funnet i tre lokaliteter (**tabell 2**). Dette er en eller flere arter av haptormark som er vanlige hos karpefisk. Disse parasittene har kun en vert i sin livs-syklus og de overføres mellom fisk ved et fritt svømmende larvestadium (miracidium), de er altså direkte overført mellom fisk.

Ligula intestinalis er en stor bendelmark (på norsk kalt remorm) som finnes i bukholen hos ørekyt. Denne parasitten ble påvist i to lokaliteter (**tabell 2**). Den har krepsdyr som første mellomvert, karpefisk som andre mellomvert og fiskespisende fugl som sluttvert. Den overføres til ørekyt gjennom næringen, altså er den indirekte overført.

Prevalens, abundans og intensitet til parasitter hos ørekyt er vist i **tabell 2**. Flest parasitt-arter ble funnet på ørekyten i Nedre Leirungen og Lemonsjøen (seks arter i hver lokalitet). Ørekyten i Øvre Sjødalsvann hadde fem parasittarter, men abundans av hver art er lavere enn i Nedre Leirungen og Lemonsjøen. Ørekyten i Birisjøen hadde tre parasittarter, og abundans av disse parasittene var sammenlignbar med abundans i Øvre Sjødalsvann.

Tabell 2. Prevalens (%), abundans (A) og intensitet (I) av parasitter funnet hos ørekyt (*Phoxinus phoxinus*) i Sjødalsvassdraget i Vågå kommune, Oppland

Parasittart		Lokaliteter			
		Nedre Leirungen n = 50	Øvre Sjødalsvann n = 43	Birisjøen n = 20	Lemonsjøen n = 20
<i>Monogenea</i>					
<i>Dactylogyrus</i> sp.	%	52	16,3		30
	A	0,8	0,2		0,6
	I	1,6	1,4		1,8
<i>Digenea</i>					
<i>Diplostomum phoxini</i>	%	100	97,2	100	100
	A	506,0	28,5	92,8	1695,1
	I	506,0	29,3	92,8	1695,1
<i>Diplostomum</i> sp. 1(H)	%	98,0	25,6	40,0	70
	A	21,4	0,5	1,2	3
	I	21,9	1,9	3,0	4,3
<i>Allocreadium isoporum</i>	%	54,0	62,8		45
	A	1,8	1,7		1,7
	I	3,4	2,8		3,7
<i>Cestoda</i>					
<i>Ligula intestinalis</i>	%	32,0			15
	A	0,4			0,2
	I	1,1			1
<i>Nematoda</i>					
<i>Raphidascaaris acus</i>	%	4,0	2,3	10,0	10,0
	A	0,04	0,02	0,4	0,1
	I	1,0	1,0	4,0	1,0

Den mest vanlige parasittarten var *D. phoxini*. Den ble funnet i alle innsjøene på all fisk som ble undersøkt, og den forekom med høy abundans i Nedre Leirungen og Lemonsjøen. *Diplostomum* sp. 1 (H) ble også funnet på ørekyt i alle innsjøene, og med høyest abundans i Nedre Leirungen. De andre artene som ble funnet forekom i relativt lave abundanser i de undersøkte innsjøene.

Sammenligning av forekomsten av hver av parasittene mellom innsjøene viste at forekomsten av *D. phoxini* varierte signifikant mellom alle lokalitetene (Mann-Whitney U-test, **tabell 3**). Forekomsten av *Diplostomum* sp.1 (H) var signifikant forskjellig mellom Nedre Leirungen og de tre andre innsjøene, og mellom Øvre Sjødalsvann og Lemonsjøen. For de andre parasittartene var forskjellene i forekomst ikke signifikante.

Tabell 4 viser kvalitativ (Jaccard's index) og kvantitativ (Bray-Curtis index) overlapp i parasittfauna mellom de fire lokalitetene med ørekyt. Kvalitativ overlapp var høyest mellom Nedre Leirungen og Lemonsjøen ($C_j = 1,0$ betyr helt lik artssammensetning). Nest høyest var overlappet mellom Øvre Sjødalsvann og Nedre Leirungen, og mellom Øvre Sjødalsvann og Lemonsjøen. Når det gjelder kvantitativ overlapp i parasittfauna var den høyest mellom Nedre Leirungen og Lemonsjøen. Nest høyest kvantitativt over-

lapp var det mellom Øvre Sjødalsvann og Birisjøen. Laveste kvantitative overlapp var det mellom Øvre Sjødalsvatnet og Lemonsjøen.

3.2 Parasitter hos ørret

Tabell 5 viser prevalens, abundans og intensitet til parasitter funnet hos ørret i Øvre Sjødalsvann. Ørret var infisert med fem parasittarter (*Diplostomum* sp. 1 (H) *Crepidostomum metoecus*, *C. farionis*, *Cyathocephalus truncatus*, *Proteocephalus* sp.). En parasittart er (sannsynligvis) felles med ørekyt (se ovenfor). De fire andre ble kun funnet hos ørret. De er alle vanlige arter hos laksefisk. Med unntak av den førstnevnte blir alle artene som er påvist hos ørret overført med næringen.

3.3 Overlapp i parasittfauna mellom ørret og ørekyt

Som det fremgår av **tabell 2** og **5** var det kun en parasittart som er felles mellom ørekyt og ørret. Det lave overlappet er reflektert i resultatene i **tabell 6** hvor kvalitativt (Jaccard's index) og kvantitativt (Bray-Curtis index) overlapp er angitt. Begge indeksene viste lavt overlapp.

Tabell 3. Resultater fra Mann-Whitney U-test for forskjeller i forekomst av parasitter hos ørekyt (*Phoxinus phoxinus*) mellom 4 innsjøer i Sjødalsvassdraget, Vågå kommune, Oppland. $N = 20$ for alle lokaliteter. Bonferroni korrigeret p -nivå = 0,008.

Parasittart	Lokaliteter	Asymp. sign.	Sign./Ikke sign.
Dactylogyrus sp.	N. Leirungen vs. Øvre Sjødalsvann	0,019	Ikke sign.
	N. Leirungen vs. Lemonsjøen	0,255	Ikke sign.
	Øvre Sjødalsvann vs. Lemonsjøen	0,236	Ikke sign.
Diplostomum sp. 1 (H)	N. Leirungen vs. Øvre Sjødalsvann	0,0001	Sign.
	N. Leirungen vs. Birisjøen	0,0001	Sign.
	N. Leirungen vs. Lemonsjøen	0,0001	Sign.
	Øvre Sjødalsvann vs. Birisjøen	0,372	Ikke sign.
	Øvre Sjødalsvann vs. Lemonsjøen	0,006	Sign.
	Birisjøen vs. Lemonsjøen	0,071	Ikke sign.
Diplostomum phoxini	N. Leirungen vs. Øvre Sjødalsvann	0,0001	Sign.
	N. Leirungen vs. Birisjøen	0,0001	Sign.
	N. Leirungen vs. Lemonsjøen	0,0001	Sign.
	Øvre Sjødalsvann vs. Birisjøen	0,0001	Sign.
	Øvre Sjødalsvann vs. Lemonsjøen	0,0001	Sign.
	Birisjøen vs. Lemonsjøen	0,0001	Sign.
Allocreadium isoporum	N. Leirungen vs. Øvre Sjødalsvann	0,309	Ikke sign.
	N. Leirungen vs. Lemonsjøen	0,907	Ikke sign.
	Øvre Sjødalsvann vs. Lemonsjøen	0,221	Ikke sign.
Ligula intestinalis	N. Leirungen vs. Lemonsjøen	0,149	Ikke sign.
Raphidascaris acus	Birisjøen vs. Lemonsjøen	0,959	Ikke sign.

Tabell 4. Kvalitativ (A) og kvantitativt (B) overlapp i parasittfaunaen mellom ørekyt (*Phoxinus phoxinus*) i tre lokaliteter i Sjødalsvassdraget, Vågå kommune, Oppland.

A: Kvalitativt overlapp (Jaccard's index)

	N. Leirungen	Ø. Sjødalsvann	Birisjøen
N. Leirungen			
Ø. Sjødalsvann	0,8		
Birisjøen	0,5	0,6	
Lemonsjøen	1,0	0,8	0,5

B: Kvantitativt overlapp (Bray-Curtis index)

	N. Leirungen	Ø. Sjødalsvann	Birisjøen
N. Leirungen			
Ø. Sjødalsvann	0,08		
Birisjøen	0,3	0,4	
Lemonsjøen	0,5	0,03	0,1

Tabell 5. Prevalens (%), abundans (A) og intensitet (I) til parasitter funnet hos ørret (*Salmo trutta*) i Øvre Sjødalsvann, Vågå kommune, Oppland.

Parasittart		Øvre Sjødalsvann (n = 42)
Diplostomum sp. 1(H)	Prev. %	45,2
	Abund.	2,1
	Inten.	4,5
Crepidostomum metoecus	Prev. %	95,2
	Abund.	11
	Inten.	11,6
Crepidostomum farionis	Prev. %	7,1
	Abund.	0,2
	Inten.	3
Cyathocephalus truncatus	Prev. %	28,6
	Abund.	0,4
	Inten.	1,3
Proteocephalus sp.	Prev. %	47,6
	Abund.	3,3
	Inten.	6,9

Tabell 6. Kvalitativt og kvantitativt overlapp mellom parasittfaunaen hos ørekyt (*Phoxinus phoxinus*) og ørret (*Salmo trutta*) i Øvre sjødalsvann, Vågå kommune, Oppland.

Kvalitativt overlapp (Jaccards index)

Cj=0,1

Kvantitativt overlapp (Bray-Curtis index)

1-B=0,02

4 Diskusjon

4.1 Introduksjon av parasitter

Ørekyten har brakt med seg parasitter til de nye lokalitetene. Fire av de seks parasittartene som ble påvist hos ørekyt kan regnes som vertsspesifikke enten bare hos ørekyt (*D. phoxini*) eller hos karpfisk (*Dactylogyrus* sp., *A. isoporum*, *L. intestinalis*). *Diplostomum* sp. 1 (H), kan være den samme arten som finnes på ørret. Dette er en art som sannsynligvis er mindre vertsspesifikk, men hvor taksonomien fortsatt er uklar (Chappell et al. 1994). *R. acus* har ørekyt som mellomvert, og i innsjøene i denne undersøkelsen er ørret sluttvert. Denne parasitten blir kjønnsmoden i predatorfisk som gjedde (*Esox lucius*), men i fravær av gjedde vil den benytte andre arter som sluttvert f.eks. ørret (Anderson 1992). En undersøkelse av fiskepisende ørret vil kunne bekrefte dette. Av de artene som er funnet i dette studiet er *D. phoxini*, *Diplostomum* sp. 1 (H), *Dactylogyrus* sp. og *R. acus* nye påvisninger hos ørekyt i introduksjons-sammenheng. Lien (1981) fant kun *L. intestinalis* i Øvre Heimdalsvann; Berg (1983) fant *A. isoporum*, *L. intestinalis* og *Pomphorhynchus laevis* i Hjalletjern, mens Hansen (1988) i en senere undersøkelse fra Øvre Heimdalsvann påviste *Cyathocephalus truncatus* og *A. isoporum* i tillegg til *L. intestinalis* i ørekyt. Forskjellen i påviste arter kan tilskrives forskjellig undersøkelsesmetodikk. Lien (1981), Berg (1983) og Hansen (1988) undersøkte bare bukhole og mage-tarm. I denne undersøkelsen ble hjerne, øyne og gjeller undersøkt i tillegg. De tre parasittartene som er påvist i tillegg til mage-tarm og bukhole-parasittene ble funnet i hjernen (*D. phoxini*), øynene (*Diplostomum* sp. 1(H)) og på gjellene (*Dactylogyrus* sp.). Altså kan ikke forskjellene tilskrives forskjeller mellom lokalitetene. På den annen side er det interessant at *L. intestinalis* ble funnet i alle studiene i tillegg til *A. isoporum*. Det samlede inntrykket bekrefter derfor at ørekyt introduserer nye parasittarter til nye lokaliteter. Lien (1981) diskuterte hvorvidt ørekyt hadde introdusert parasitter til Øvre Heimdalsvann og konkluderte med at *L. intestinalis* mest sannsynlig ble introdusert med sluttverten fugl. Videre mente han at andre parasittarter sannsynligvis ikke ville kunne klare å kolonisere innsjøen. Resultatene til Hansen (1988) viste imidlertid at denne konklusjonen ikke var riktig. Undersøkelsene fra Øvre Heimdalsvann, Hjalletjern og denne undersøkelsen viser at parasitter blir introdusert til nye lokaliteter ved flytting og utsetting av ørekyt.

Dobson & May (1986) gjorde en analyse av kjente introduksjoner av parasitter hos ferskvannsfisk og både teori og empiri viste at parasitter med direkte overføring var overrepresentert sammenlignet med indirekte overførte parasitter. Denne analysen antydte også at direkte overførte makroparasitter ville være de som var hyppigst representert. Grunnen til dette var enkel livssyklus og enkel overføring kombinert med et lavt terskelnivå for vertstetthet. Resultatene fra Sjødalsvassdraget er ikke i samsvar med disse resultatene. Det er parasitter med flere vertsskifter,

riktignok med direkte overføring, som var de mest abundante og som fantes i alle lokaliteter som ble undersøkt. Den parasittarten som hadde enkel livssyklus og direkte overføring kombinert med lavt terskelnivå for vertstetthet (*Dactylogyrus* sp.) ble funnet i tre lokaliteter hvor den forekom med lav abundans. Denne parasittarten var sammenlignbar i forekomst med en annen art som har komplisert livssyklus og indirekte overføring (*A. isoporum*), en art som skulle ha et lavt koloniseringspotensiale. Resultatene fra Sjødalsvassdraget indikerer at andre mekanismer enn overføring og vertsskifte har betydning. De parasittene som fantes i alle innsjøene i relativt høy abundans hadde alle ørekyt som mellomvert og fiskepisende fugl som sluttvert (*D. phoxini* og *Diplostomum* sp. 1 (H)). Dette er på linje med resultatene til Esch et al. (1986) som fant at parasitter med fugl som sluttvert hadde et større spredningspotensiale enn parasitter med fisk som sluttvert. Men også akkumulering i fisken over tid er en faktor her. Begge de vanligste artene kan leve i fisken opptil flere år (Chappell et al. 1994, Dönges 1969) og vil dermed akkumuleres. I tillegg er de direkte overført til fisken, og de infiserer fisk hovedsakelig i strandsonen fordi de har snegl som første mellomvert. Disse faktorene bidrar også til at disse to parasittartene var de mest vanlige.

For å kunne vurdere hvorvidt de parasittartene som har kolonisert Sjødalsvassdraget utgjør et spesielt utsnitt av parasittfaunaen hos ørekyt må det undersøkes ørekyt fra dens naturlige utbredelsesområde i Norge. Bare en slik undersøkelse vil kunne gi grunnlag for en vurdering av livssyklus-strategier i forhold til kolonisering med fiskeverten, og danne grunnlag for risikovurderinger av utsettinger av ferskvannsfisk.

Denne undersøkelsen viste også at det ikke var noen utveksling av makroparasitter mellom ørret og ørekyt selv om de to fiskeartene fantes innenfor samme område i innsjøen. I den grad det var overlapp i parasittfaunaen var dette begrenset til en art, *Diplostomum* sp. 1 (H), som antakelig er lite vertsspesifikk (se ovenfor). Dette indikerer en fylogenetisk komponent i vert-makroparasitt forholdet som også er funnet i andre undersøkelser (Dubois et al. 1996, Kennedy og Pojmanska 1996). Halvorsen (1971) mente at forholdet mellom vert og makroparasitt var konstant i den forstand at verten ville ha den samme parasittfaunaen uavhengig av limnologiske eller zoogeografiske forskjeller. Andre har imidlertid vist at det utveksles parasitter mellom arter av ferskvannsfisk (Leong og Holmes 1981, Curtis 1988). Hansen (1988) viste da også at ørekyt i Øvre Heimdalsvann var infisert med *Cyathocephalus truncatus* som er en ørret-parasitt. Det var derfor rimelig å anta at det ville forekomme utveksling av parasitter mellom ørret og ørekyt selv om de ikke er nært beslektede arter. Våre resultater viste at dette ikke var tilfellet, noe som er i overensstemmelse med Halvorsen's (1971) hypotese.

4.2 Hva bestemmer parasittfaunaens sammensetning?

Resultatene kan tyde på at parasittfaunaen hos ørekyt bygges opp over tid. Flest parasittarter ble funnet i Lemon-sjøen (ørekyt introdusert ca. 1920) og i Nedre Leirungen (ørekyt introdusert ca. 1980), mens færrest parasittarter ble påvist i Birisjøen (ørekyt første gang påvist i 1996). Både kvalitativt og kvantitativt overlapp var høyt mellom Lemon-sjøen og Nedre Leirungen. Antall arter er egentlig for lavt for en meningsfull diskusjon av kvalitativt overlapp, men resultatene tyder på at sammensetningen av parasitter hos ørekyt i disse innsjøene blir mer og mer lik over tid. Dette kan være et resultat av gjentatte introduksjoner av ørekyt, eller et resultat av en økning i populasjonstettheten til ørekyt. Det er ikke stor tidsforskjell mellom introduksjonstidspunktet for de tre innsjøene Nedre Leirungen, Øvre Sjødalsvann og Birisjøen, noe som betyr at man må se etter alternative forklaringer.

Variasjonen i intensitet av de enkelte parasittartene mellom de ulike innsjøene er vanskelig å forklare. Müller (1995) viste at antall *D. phoxini* var positivt korrelert med fiskens lengde. Hvis fiskens lengde alene hadde størst betydning skulle ørekyten i Birisjøen ha hatt de største infeksjonene med denne parasittarten, men det var ikke tilfelle. De signifikante forskjellene i intensitet av *D. phoxini* mellom alle innsjøene kan derfor ikke forklares med forskjeller i størrelse hos fisken som ble undersøkt. Vertstettheten har betydning for forekomsten av parasitter (Anderson 1993), og med de resultatene som foreligger her kan det ikke entydig avgjøres hva som har størst betydning av introduksjonstidspunkt og vertstetthet. For å belyse dette vil det være nødvendig å gjennomføre en undersøkelse hvor parasittfaunaen blir kartlagt først og deretter blir ørekytens populasjonstetthet redusert gjennom kraftig utfisking over flere år. Ved å følge utviklingen i forekomsten av parasitter parallelt med nedgangen i tetthet av ørekyt kan man avgjøre hvilken faktor som har størst betydning.

5 Referanser

- Anderson, R.C. 1992. Nematode parasites of Vertebrates. - C.A.B. International.
- Anderson, R.M. 1993. Epidemiology. - S. 75-117 i Cox, F.E.G., red. Modern Parasitology, Blackwell Scientific Publications.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1990. Ecology. Individuals, populations and communities. - Blackwell Scientific Publications.
- Berg, B. 1983. Ørekyt (*Phoxinus phoxinus* (L.)) i Hjalletjern, Gol kommune, med spesiell vekt på årstidsvariasjoner i døgnrytmikk og næringsvalg. - Hovedfagsoppgave i zoologi, Universitetet i Trondheim.
- Borgstrøm, R., Brittain, J.E., Hasle, K. & Skjølås, S. 1995. Reduserer ørekyt rekrutteringen til aurebestander? I: Direktoratet for Naturforvaltning: Spredning av ferskvannsorganismer. - Seminarreferat. DN-notat 1995-4, s. 139-146
- Bykhovskaya-Pavlovskaya, I.E. et al. 1964. Key to parasites of freshwater fish in the USSR. - Israeli Program for Scientific translations, Jerusalem.
- Chappell, L.H., Hardie, L.J. & Secombes, C.J. 1994. Diplostomiasis: the disease and host-parasite interactions. S. 59-87 i Pike, A.W. & Lewis, J.W., red. Parasitic diseases of fish. Samara Publishing Ltd.
- Curtis, M.A. 1988. Determinants in the formation of parasite communities in coregonids. - Finn. Fish. Res. 9: 303-312
- Dobson, A.P. & May, R.M. 1986. Patterns in invasions by pathogens and parasites. - S. 58-76 i Mooney, H.A. & Drake, J.A., red. Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Ecol. Stud. vol 58. Springer Verlag.
- Dubois, N., Marcogliese, D.J. og Magnan, P. 1996. Effects of the introduction of white sucker, *Catostomus commersoni*, on the parasite fauna of brook trout, *Salvelinus fontinalis*. - Can. J. Zool. 74: 1304-1312
- Dönges, J. 1969. *Diplostomum phoxini* (Faust 1918) (Trematoda): Morphologie des Miracidiums sowie beobachtungen an weiteren entwicklungsstadien. - Z. Parasitenk. 32: 120-127
- Elton, C.S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. - Methuen and Company, London
- Esch, G.W., Kennedy, C.R., Bush, A.O. & Aho, J. M. 1988. Patterns in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization. - J. Fish Biol. 34: 281-297
- Gibson, G.G., Broughton, E. & Choquette, L.P.E. 1972. Waterfowl mortality caused by *Cyathocotyle bushiensis* Khan 1962 (Trematoda: Cyathocotyle) St. Lawrence River, Quebec. - Can. J. Zool. 50: 1351-1356
- Halvorsen, O. 1971. Studies of the helminth fauna of Norway XVIII: On the composition of the parasite fauna of coarse fish in the River Glomma, South-Eastern Norway. - Norw. J. Zoology 19: 181-192
- Hansen, H. 1988. Ernæring hos ørekyt, *Phoxinus phoxinus* (L.) i Øvre Heimdalsvann, mulige forandringer i zooplanktonsamfunnet som følge av introduksjon av

- ørekyt. - Cand. scient oppgave i spesiell zoologi, Universitetet i Oslo.
- Hesthagen, T. 1995. Årsaker til spredning av ørekyt og mulige tiltak for å begrense utbredelsen. I: Direktoratet for Naturforvaltning: Spredning av ferskvannsansorganismer. - Seminarreferat. DN-notat 1995-4, s. 133-139
- Hesthagen, T. & Sandlund, O.T. 1977. Endringer i utbredelse av ørekyt i Norge: Årsaker og effekter. - NINA Fagrapport 13 (i trykk).
- Huitfeldt-Kaas, H. 1918. Ferskvandsfiskenes utbredelse og innvandring i Norge med et tillæg om krebsen. Centraltrykkeriet, Kristiania.
- Kennedy, C.R. & Bush, A.O. 1994. The relationship between patterns and scale in parasite communities: a stranger in a strange land. - *Parasitology* 109: 187-196
- Kennedy, C.R. & Pojmanska, T. 1996. Richness and diversity of helminth parasite communities in the common carp and in three more recently introduced carp species. - *J. Fish Biol.* 48: 89-100
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. HarperCollins Publishing.
- Leong, T.S. & Holmes, J.C. 1981. Communities of metazoan parasites in open water fishes of Cold Lake, Alberta. - *J. Fish Biol.* 18: 693-713
- Lien, L. 1981. Biology of the minnow *Phoxinus phoxinus* and its interactions with brown trout *Salmo trutta* in Øvre Heimdalsvann, Norway. - *Holarctic ecology* 4: 191-200
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm Ltd.
- Margolis, L., Esch, G.W., Holmes, J.C., Kuris, A.M. & Schad, A. 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). - *J. Parasitol.* 68: 131-133
- Mills, C.A. 1988. The effect of extreme northerly climatic conditions on the life history of the minnow *Phoxinus phoxinus* (L.). - *J. Fish Biol.* 33: 545-561
- Müller, G. 1995: Prevalence and abundance of two trematode parasites, *Diplostomum phoxini* and *Macrolecithus papilliger*, in European minnow (*Phoxinus phoxinus*) in an artificial Swiss alpine lake. - *Aq. Sci.* 57/2: 119-126
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. - *Evolution* 43: 223-225
- Saltveit, S.J. & Brabrand, Å. 1991. Ørekyt: En litteratur-oversikt om økologi og utbredelse i Norge. - *Rapp. Lab. Ferskv. Økol. Innlandsfiske* 130, 21 s
- Shaw, D.J. & Dobson, A.P. 1995. Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review. - *Parasitology* 111: 111-133
- SPSS 1993: *SPSS for Windows. Base system User's Guide*. Release 6.0. - SPSS Inc., USA
- Aass, H. 1995. Habitatsegregering mellom ørret og ørekyt i rennende vann. I: Direktoratet for Naturforvaltning: Spredning av ferskvannsansorganismer. - Seminarreferat. DN-notat 1995-4, s. 149-157

ISSN 0802-4103
ISBN 82-426-0788-5

466

**NINA
OPPDRAGS-
MELDING**

NINA Hovedkontor
Tungasletta 2
7005 TRONDHEIM
Telefon: 73 58 05 00
Telefax: 73 91 54 33

**NINA
Norsk institutt
for naturforskning**