

Fiskespisende storaure i en innsjø dominert av sik

Av Odd Terje Sandlund, Randi Saksgård og Tor F. Næsje

Odd Terje Sandlund er Dr. philos. i zoologi og seniorforsker i Norsk institutt for naturforskning (NINA). Randi Saksgård er Cand.scient. i zoologi og overingeniør i NINA. Tor F. Næsje er Dr. scient. i zoologi og forskningssjef i NINA (alle er ansatt ved NINAs hovedkontor i Trondheim)

Summary

Piscivorous ("ferox") brown trout in a whitefish-dominated lake. The ferox trout in Lake Femunden has a rectilinear but slow growth, reaching approx. 78 cm at age-15. They feed mainly on whitefish (69%) and Arctic charr (23%). Piscivory starts at trout body lengths below 20 cm, but the majority are fish eaters from 29 cm. Prey size increases with predator size, but the main size of fish eaten is between 5 and 20 cm. Because Arctic charr and the three ecomorphs of whitefish have different growth trajectories, this means that the prey species live within this "predation window" for different periods of time. While the shallow-water whitefish reach a length of 20 cm during their third summer, river whitefish and Arctic charr reach this length during their fourth summer, and deepwater whitefish outgrow the predation window only during their sixth summer. The presence of three ectomorphs of whitefish means that there always is juvenile whitefish available as trout prey.

Sammendrag

Storauren i Femunden oppnår en lengde på ca. 78 cm etter 15 år. Auren tar fisk allerede før den når 20 cm, men flertallet blir fiskespisere først ved 29 cm's lengde. Byttefisk er røye (23 %) og tre former av sik (69 %): djupsik, elvesik og grunnsik. Det er stor variasjon i størrelsen til sik og røye i auremagene, men det er få byttefisk

større enn 20 cm. Da de tre sikformene og røya har ulik veksthastighet betyr dette at de bruker ulik tid på å bli større enn 20 cm. Grunnsik er større enn 20 cm allerede tredje sommer, elvesik og røye når denne lengden i løpet av den fjerde sommeren, mens djupsik først når 20 cm i løpet av sjette vekstsesong. Tre former av sik med ulik veksthastighet bidrar til at det alltid er små sik til stede som er av passende størrelse som bytte for auren.

Innledning

Forvaltningen av de storvokste, fiskespisende aurebestandene i mange av våre større innsjøer byr på særskilte utfordringer, og det er stor enighet om at de fleste av bestandene har blitt sterkt svekket på grunn av menneskelig aktivitet i og ved vassdragene (Museth mfl. 2018). Temaet er tidligere behandlet gjennom utredninger og forslag til handlingsplaner (Dervo mfl. 1996, Garnås mfl. 1996), uten at det er utviklet noen kontinuerlig og målrettet forvaltning med sikte på bevaring og restaurering av dette viktige og truede elementet i det biologiske mangfoldet i norske vassdrag.

Auren (*Salmo trutta*) er en art som oppviser stor variasjon i livshistorie, fra stasjonær bekk-aure som blir gytemoden fra en lengde på 9-10 cm (f.eks. Jonsson & Sandlund 1979), via anadrom sjøaure, til storaure, der største registrerte aure i Mjøsa sies å ha vært omkring 20 kg

(Qvenild 2010, Qvenild mfl. 2009). Også innen samme innsjø viser auren stor variasjon, avhengig bl.a. av næringstilgang, gyteforhold og bestandstetthet (Jonsson & Jonsson 2011). I Norge har vi mange tusen innsjøbestander av aure, og i de fleste tilfeller betraktes bestanden som attraktiv for fiske dersom det er vanlig å få fisk på 30 cm eller 250-300 g (Klemetsen mfl. 2003). I de fleste innsjøbestander dukker det en sjelden gang opp individer som har slått over på fiske-diett og nådd vekter på én kilo eller mer (L'Abée-Lund mfl. 1992a, Klemetsen mfl. 2003). Disse individene er store aurer, men innsjøen de kommer fra har likevel ikke en storaurebestand. Betegnelsen storaure er forbeholdt aurebestander der god og vedvarende vekst fører til at en stor andel av gytefisk blir store (Forseth mfl. 2002). Museth mfl. (2018) foreslår følgende definisjon av storaure: *En storørretbestand er naturlig reproduserende med regulær forekomst av fiskespisende individer, og hvor overgangen til fiskediett gir A) vekstomslag eller B) utholdende vekst.*

Et vesentlig grunnlag for en god forvaltning av fiskebestander er god kunnskap om artens biologi og dens funksjon i fiskesamfunnet. Spesielt viktig er eventuelle flaskehalsar i bestandens livsløp, som f.eks. redusert tilgang til gode gyte- og oppvekstområder (Museth mfl. 2018). Videre er det en betingelse for utviklingen av storaure at fisken klarer overgangen fra en diett av bunndyr og andre små næringsorganismer til fisk. Sentrale spørsmål i denne forbindelsen er: Hvilke størrelser og arter av byttefisk er nødvendig for at auren skal gjennomføre dette skifte i diett? Og kan en aktiv forvaltning av de andre artene i fiskesamfunnet i innsjøen bidra til bedre forhold for en storaurebestand?

Vanligvis vil aure som bare har tilgang på bunndyr og andre invertebrater kjønnsmodnes og stagnere i vekst ved en lengde på 25-35 cm (L'Abée-Lund mfl. 1992a). Dette skyldes at fisk som nærmer seg denne størrelsen bruker så mye energi på å fange de små næringsdyra at det ikke blir energi til overs for videre vekst. Det «lønner seg» derfor å kjønnsmodnes. Dersom aurens vekst skal fortsette kreves det tilgang på

større byttedyr, dvs. økt energitilgang. Samtidig er auren begrenset av gapets størrelse når det gjelder hvor stort bytte den kan ta. En aure kan vanskelig fange og svelge en byttefisk som er mer enn 30-40 % av egen lengde (L'Abée-Lund mfl. 1992a). Vi kan derfor sette opp noen betingelser som trolig må oppfylles for at et betydelig antall aure i en innsjø skal kunne gjennomføre overgangen til en diett som består av eller i alle fall inneholder en vesentlig andel fisk. Først og fremst må det finnes fisk av riktig størrelse (<10 cm) i en rimelig tetthet. Denne potensielle byttefisken må oppholde seg i de habitatene i innsjøen der aure på ca. 25 cm beveger seg. Det er også viktig at den egnede byttefisken er tilgjengelig hele den isfrie perioden, som er aurens viktigste tid for fødeopptak. Ørekyt (*Phoxinus phoxinus*) er et eksempel på en småvokst fisk som ofte lever sammen med aure, men som sjelden er viktig i dietten. Ørekyta oppholder seg vanligvis på så grunt vann at auren ikke når den (Museth mfl. 2002). Auren er avhengig av synet i sin jakt på bytte, og den jakter derfor i de øverste vannlagene, i klarvannssjøer som regel ned til ca. 20 m dyp. Samtidig ser vi at aure større enn 25 cm sjelden beveger seg inn på svært grunt vann. En byttefisk som skal bli viktig for auren i en innsjø bør derfor finnes i riktig størrelse i vannmassene fra ca. 1 m dyp ved land ned til omkring 20 m langs bunnen, og i de åpne vannmassene fra overflata og ned til tilsvarende dyp. Og byttefisk i egnet størrelse må finnes gjennom hele sommerperioden hvert eneste år.

Mange av våre mest kjente storaurebestander forekommer i sørøst-norske innsjøer der det også finnes bestander av den småvokste fiskearten krøkle (*Osmerus eperlanus*). Dette gjelder f.eks. Mjøsa, Randsfjorden og Tyrifjorden (Sandlund og Næsje 1984, Taugbøl mfl. 1989, Taugbøl 1995, Johnsen & Rustadbakken 2005, Qvenild mfl. 1983). Krøkla har en biologi og livshistorie som oppfyller alle betingelsene nevnt ovenfor (Sandlund mfl. 2005, 2017). Den voksne fisken blir normalt ikke mer enn 12-13 cm lang, og det skjer vanligvis god rekruttering til bestanden hvert år. Resultatet er at det finnes byttefisk fra 3-4 cm opp til 12-13 cm, dvs.

tilgjengelig bytte selv for relativt små aure. Vi finner imidlertid også storaurebestander i innsjøer der sik (*Coregonus lavaretus*) og røye (*Salvelinus alpinus*) er tilgjengelige byttefiskarter for auren, som f.eks. i Femunden (Sandlund mfl. 2012a) og Fyresvatnet (Jensen mfl. 2012). Den fiskespisende storauren på de britiske øyer, som har fått navnet «ferox trout», forekommer i relativt store og dype innsjøer med røye (Campbell 1979, Greer 1995, Hughes mfl. 2016). Både sik og røye når vanligvis opp til lengder på over 20-25 cm. Dette betyr at dersom de skal danne grunnlag for storaurebestander må det skje årlig rekruttering slik at det alltid er et stort antall ungfisk på 5-15 cm til stede i innsjøen.

Fiskespisende aure er på toppen av næringskjeden i innsjøene, og er dermed per definisjon relativt fåtallig. Det er derfor vanskelig og tidkrevende å skaffe et tilstrekkelig stort materiale av storaure til å gjennomføre gode analyser av næringsvalg og andre egenskaper ved bestanden. Gjennom langvarig forskningsaktivitet og samarbeid med lokale aktører har vi samlet data om både storaure og om fiskesamfunnet generelt i Femunden fra 1980-tallet fram til i dag. Deler av dette materialet er tidligere publisert i ulike vitenskapelige og populære artikler, men i forbindelse med fornyet innsats for å bevare og restaurere storaurebestander i Norge (jf. Museth mfl. 2018) vil vi i denne artikkelen gi en samlet framstilling av kunnskapen om aurebestandens næringsvalg og overgang fra invertebrater til fisk som føde i en innsjø der sik dominerer fiskesamfunnet. Dette er kunnskap som vil komme til nytte når tiltak planlegges i andre innsjøer.

Studieområde, materiale og metoder

Femunden (204 km²) er Norges nest største naturlige innsjø, og ligger 664 moh. Innsjøen er uregulert og drenerer til Trysil-elva og videre til Klarälven i Sverige. Ved at det ble bygd en kanal for fløting av tømmer i nordenden av innsjøen på 1700-tallet føres det også et begrenset vannvolum til Feragen og Glommavassdraget. Femundens største dyp er 140 m og middeldyp er 30 m. Ca. 50 % av innsjøarealet er grunnere

enn 20 m. Innsjøen er næringsfattig og har god økologisk tilstand (Lyche Solheim mfl. 2017), og både tilløpselvene og innsjøen er lite påvirket av menneskelig aktivitet. Ettersom Femunden ligger øverst i vassdragets nedbørfelt er imidlertid de potensielle gyteelvne for aure relativt små (Sandlund mfl. 2012a, Museth mfl. 2018).

Fiskesamfunnet omfatter åtte arter: aure, røye, sik, harr (*Thymallus thymallus*), abbor (*Perca fluviatilis*), gjedde (*Esox lucius*), lake (*Lota lota*) og ørekyt. Sikbestanden omfatter fire genetisk ulike former med ulike gyteplasser og ulik økologi (Østbye mfl. 2005). Når vi bare har informasjon om utseende og andre bygningstrekk, kan vi på grunnlag av antall gjellestaver og gytetypen størrelse skille tre ulike former av sik fra hverandre. Dette er djupsik, elvesik og grunnsik (Næsje mfl. 2004).

Vi har samlet materiale av sik, og av aure fanget som bifangst i det kommersielle sikfisket drevet av Femund fiskerlag AL, fra 1982 til 2007 (Sandlund mfl. 2004). I tillegg har vi gjennomført prøvofiske i 1982-84, 1990, 1991 og 1994. Siden 2012 er det med hjelp fra Engerdal fjellstyre samlet skjellprøver av aure fanget i den årlige fiskekonkurransen «Femunddraget». Deler av resultatene er tidligere publisert i ulike vitenskapelige artikler. Når det gjelder aure, se særlig Næsje mfl. (1996, 1998), Jonsson mfl. (1999), Saksgård mfl. (2002) og Sandlund mfl. (2012a).

All fisk fanget i prøvofisket ble lengdemålt (nærmeste mm) og veid (nærmeste g). Aure fanget i sikfisket og i fiskekonkurranser er lengdemålt til nærmeste cm, og de fleste fiskene er veid til nærmeste 10 g. Alder hos aure er bestemt ved skjell eller otolitter, og hos røye og sik ved avlesing av otolitter. Den generelle vekstkurven er beregnet med en modifisert versjon av van Bertalanfys vekstmodell:

$$L_x = L_\infty * (1 - (\exp(-k * A_x)))$$

der L_x er lengde ved alder x (A_x), L_∞ er asymptotisk (eller største teoretiske) lengde, og k er vekstparameteren som viser hvor raskt veksten avtar mot null når fisken blir eldre.

For analyse av mageinnhold ble magesekken tatt ut og innholdet bestemt til enten inverte-

brater (bunndyr, overflateinsekter, zooplankton) eller fisk. Fiskerester i magene ble, hvis mulig, bestemt til art og byttelengden estimert. Alle aurer med mager som inneholdt fiskerester er klassifisert som fiskespisende. Den lengden da mer enn 50 % sjanse for at individet er fiskespisende er beregnet ved logistisk regresjon. I modellen inngår aurens lengde samt nærvær (1) eller fravær (0) av fisk i mageprøven. Modellberegninger er utført i SPSS versjon 25.

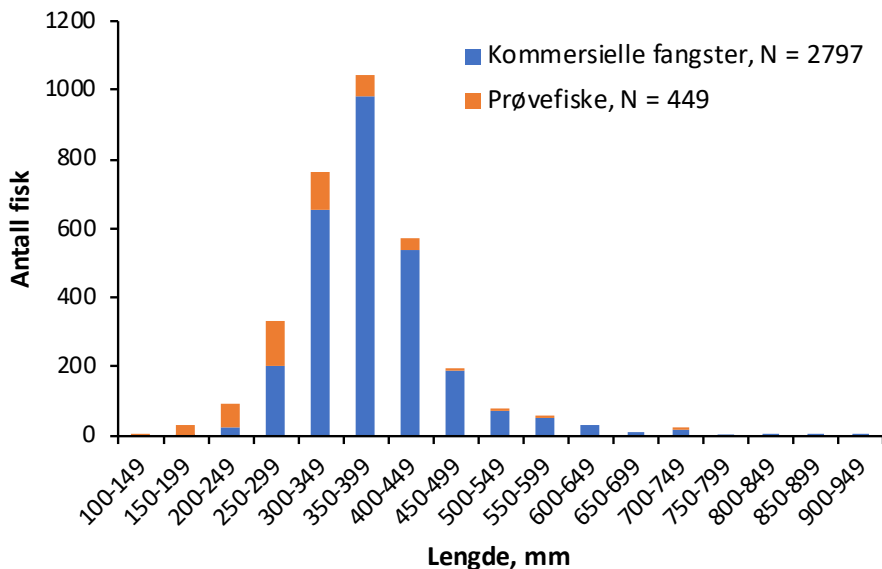
Resultater

Auren i Femunden vokser relativt langsomt, men har vedvarende vekst fram til 12-15 års alder (Sandlund mfl. 2012a). Basert på alder og lengde hos 3002 fisk i aldersgruppene 2-15 år er største teoretiske lengde beregnet til 781 mm

(SE = 27,5) og vekstkoeffesient til $k = 0,09$ (tabell 1). Dette innebærer at auren i gjennomsnitt når 185 mm etter tre år og 236 mm etter fire år. Den lave verdien for vekstkoeffesienten (k) viser at lengdeveksten fortsetter opp i høy alder. Det er imidlertid viktig å huske at det er stor forskjell på vekst og alder hos gytebestandene i de ulike gyteelvene til Femunden; små elver har liten fisk og store elver har stor fisk (Forseth mfl. 1999). Dessuten er det stor individuell variasjon i vekst (Sandlund mfl. 2012a). Forholdet mellom lengde og vekt (K -faktor = $(vekt_g / lengde_{cm^3}) * 100$) var i gjennomsnitt omkring 1,0 for Femundaure mindre enn 40 cm, mens 79 fisk større enn 50 cm fanget mellom 1983 og 2005 hadde en gjennomsnittlig K -faktor på 1,22.

Tabell 1. Vekstparametere for van Bertallanfys vekstmodell for de tre formene av sik, for røye og for aure i Femunden.

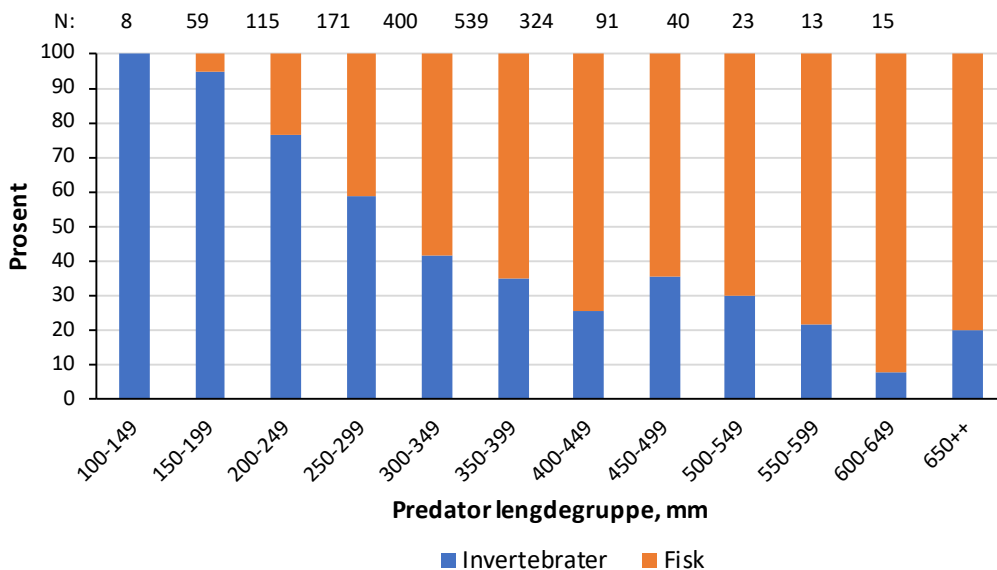
Fiskeart/-form	Største forventede lengde (L_{∞}), mm	Vekstkoeffesient, k
Djupsik	322	0,39
Elvesik	383	0,26
Grunnsik	405	0,26
Røye	309	0,32
Aure	781	0,09



Figur 1. Lengdefordeling hos aure fanget ved prøvegarnfisket og som bifangst i det kommersielle fisket etter sik i Femunden i perioden 1982-2005.

Tabell 2. Andel tomme mager hos ulike størrelsesgrupper av aure i Femunden.

Lengdegruppe, mm	Antall mager analysert	Antall tomme mager	Prosent tomme mager
200-299	196	52	26,5
300-399	1404	365	26,0
400-499	649	175	27,0
500-599	110	48	43,6
600-699	66	31	47,0



Figur 2. Andel mageprøver med kun invertebrater og med fisk hos ulike størrelsesgrupper av aure. N er antall analyserte mageprøver med innhold i hver størrelsesgruppe. Omtegnet og utvidet etter Næsje mfl. (2002).

Lengdefordelingen er ulik hos aure fanget i prøvefisket og ved det kommersielle sikfisket (figur 1). Dette skyldes særlig at man i det kommersielle fisket brukte relativt stormaskete garn (35 mm og større, Ugedal mfl. 2002) mens prøvefisket ble utført med garnserier med mange maskevidder (8-52 mm) eller med nordiske oversiktsgarn (5-55 mm) (Saksgård mfl. 2002).

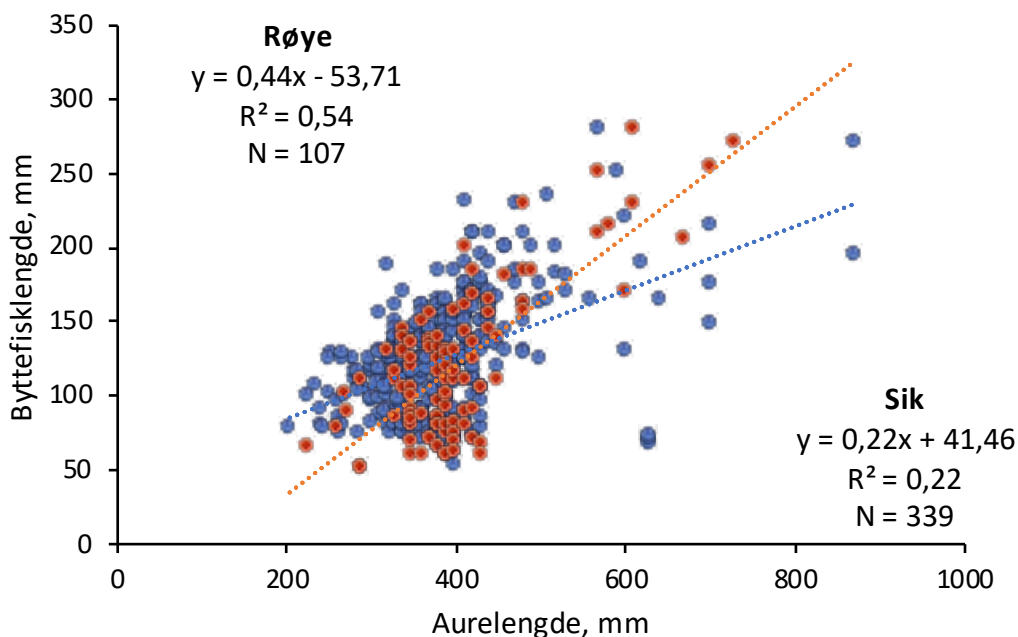
Ved undersøkelse av mageinnhold hos fisk er det vanlig at en viss andel av magene ikke har noe innhold. Hos auren i Femunden var magene tomme hos ca. 26 % av fisk mellom 20 og 50 cm, og andel tomme mager økte til mellom 40 og 50 % hos fisk større enn 50 cm (tabell 2).

Auren i Femunden vandrer fra gyte- og oppvekstelvne ut i innsjøen ved en størrelse på mellom 10 og 17 cm (Forseth mfl. 1999, Sand-

lund mfl. 2012a). Dietten hos den minste fisken består av bunndyr (insektlarver, snegler, etc.) og flygende insekter som fanges fra vannoverflata. Noen få fisk begynte å fange fisk som en del av dietten allerede ved lengder under 20 cm (figur 2). Den minste auren i vårt materiale som hadde rester av fisk i magen var 15,6 cm. Andelen aure med fisk i magen økte til vel 23 % i størrelsesgruppa 20,0-24,9 cm, og hos aure over 30 cm hadde mer enn halvparten spist fisk. Logistisk regresjon mellom aurelengde og forekomst eller fravær av fisk i mageprøvene viste at for auren i Femunden er det mer enn 50 % sjans for at den er fiskespisende ved en lengde på 29,4 cm. Det ser ut til at auren sjelden spiser invertebrater og fisk samtidig, da bare ca. 7 % av totalmaterialet av mager med innhold inneholdt både inverte-

Tabell 3. Fordeling på art av identifiserte byttefisk hos aure i Femunden. Det analyserte materialet omfatter også 764 auremager med fiskerester som ikke kunne identifiseres til art.

Art av byttefisk	Antall	Prosent	Andel <20 cm
Sik (Whitefish)	463	69,0	95 %
Røye (Arctic charr)	152	22,7	91 %
Aure (Brown trout)	8	1,2	100 %
Lake (Burbot)	42	6,3	100 %
Gjedde (Pike)	3	0,4	100 %
Abbor (Perch)	2	0,3	100 %
Harr (Grayling)	1	0,1	100 %
Total	671		



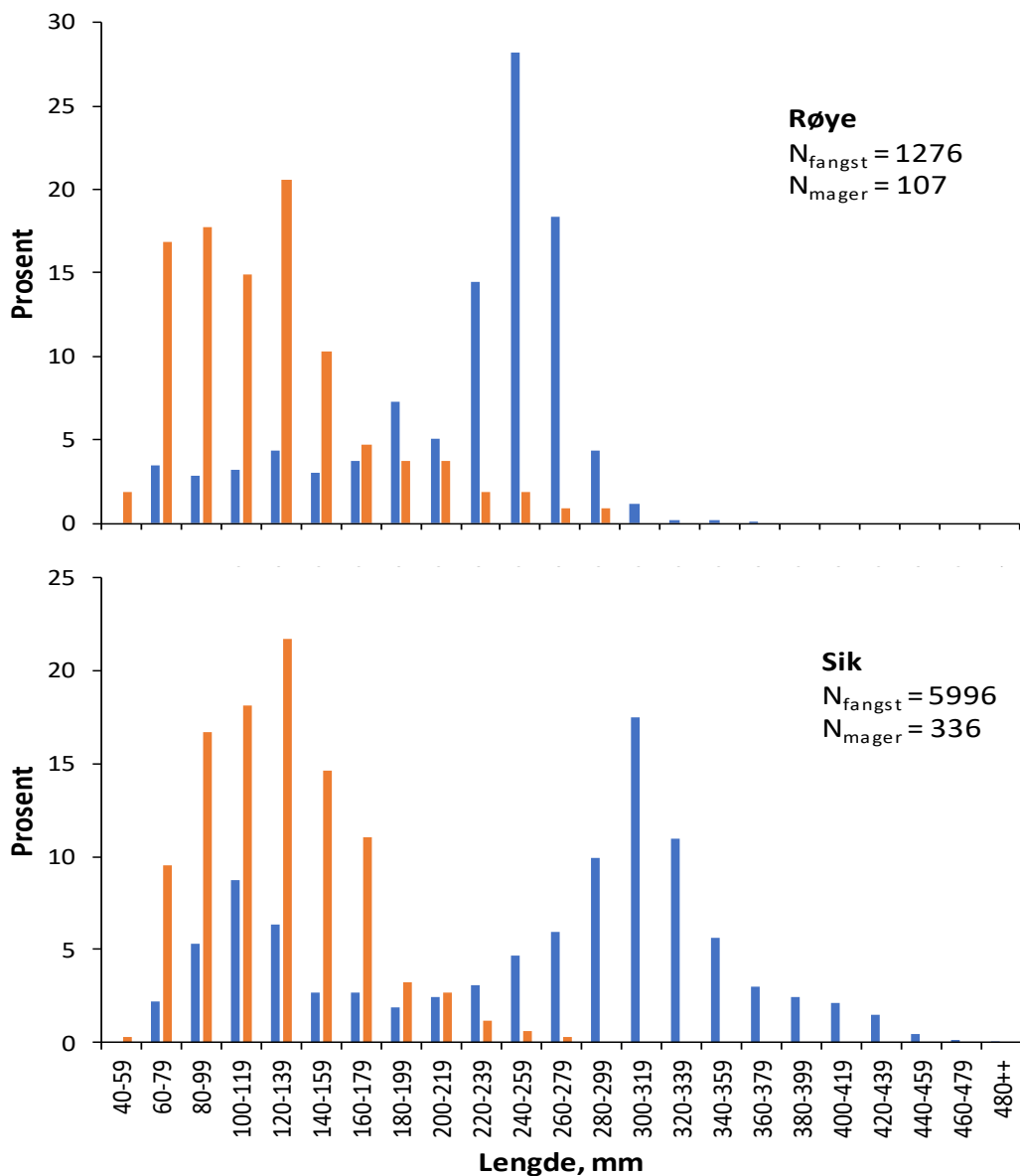
Figur 3. Forholdet mellom kroppslengden til auren og lengden til sik (blå) og røye (rød) i mageprøver fra aure. N er antall lengdemålte byttefisk.

brater og fisk. Noen av disse invertebratene kan også stamme fra byttefiskens mageinnhold. Endringen i energiinntak ved at auren skifter fra å spise invertebrater til fisk kan illustreres ved at invertebrater i magene veide mellom 2 og 10 mg, mens de minste byttefiskene i magene veide opp mot 10 g, dvs. at minste byttefisk veide mer enn tusen ganger mer enn invertebratene i dietten (Sandlund mfl. 1997).

Som ventet var sik den vanligste byttefisken for auren i Femunden (tabell 3). Ca. 70 % av de

byttefiskene som kunne identifiseres var sik, mens ca. 22 % var røye, og 6 % var lake. Auren er også i noen grad kannibal, da vel én prosent av byttefiskene var mindre aure. I tillegg var også gjedde, abbor og harr representert blant byttefiskene.

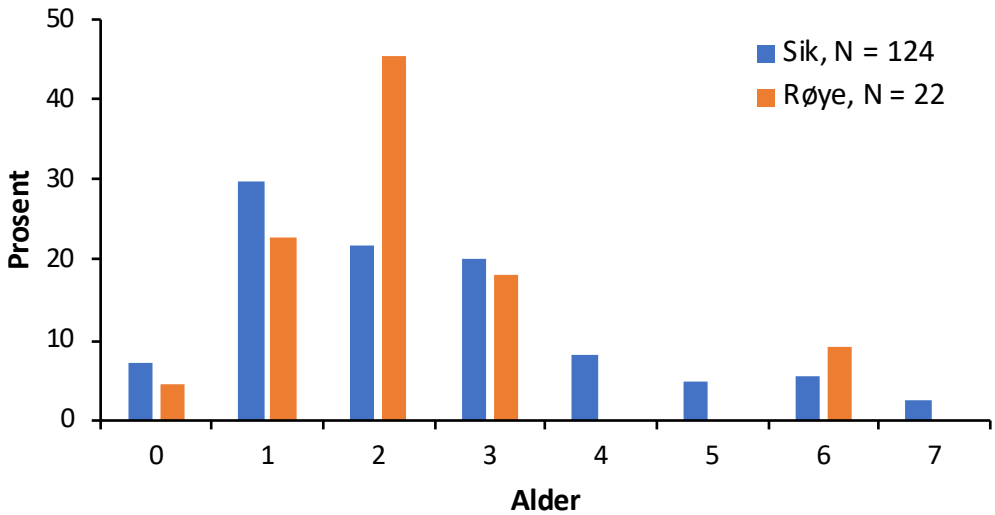
Forholdet mellom predatorstørrelse og byttefiskstørrelse viser en tendens til at større aure tar større byttefisk, uansett om byttet er sik eller røye (figur 3). Dataene preges imidlertid av at det er relativt få prøver av aure større enn 45 cm,



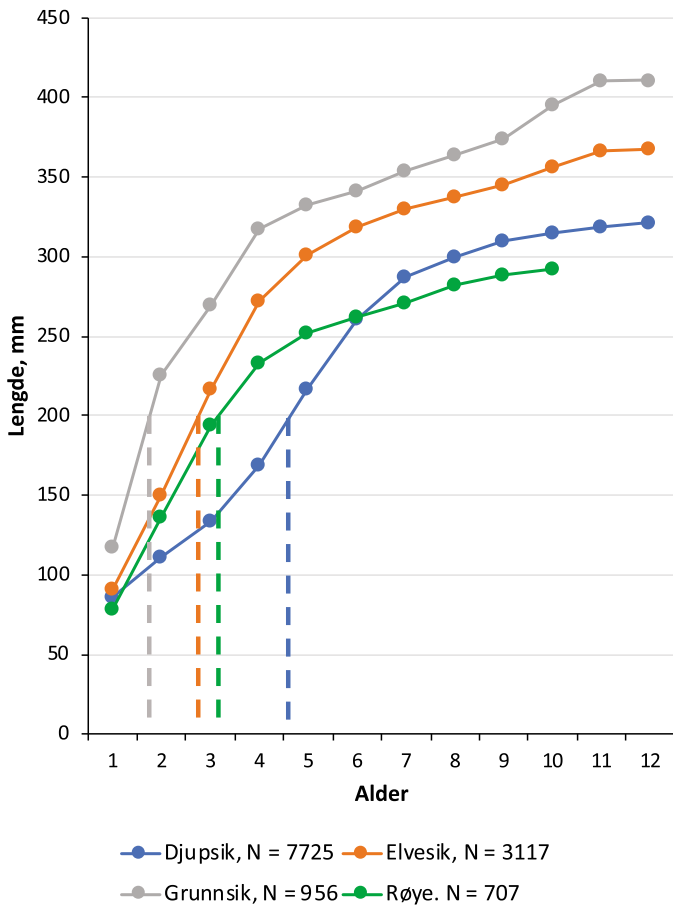
Figur 4. Lengdefordeling hos røye (øverst) og sik (nederst) i garnfangster og hos byttefisk i auremager fra Femunden.

og relativt få byttefisk over 20 cm (jf. tabell 3). Dette tyder på at «predasjonsvinduet», dvs. den størrelsen da byttefisken har stor risiko for å bli tatt, er mellom 5 og 20 cm, og risikostørrelsen er kanskje enda mer begrenset, da hhv. 85 og 84 % av sik og røye i auremagene var mindre enn 15 cm. Jo raskere byttefisken vokser, jo mindre risiko har den for å bli tatt av auren.

Både for sik og røye er predasjonen fra fiske-spisende aure rettet mot små og unge individer (figur 4, 5 og 6). Sikbestanden i Femunden inneholder en stor andel fisk under 20 cm, og auren tar hovedsakelig byttefisk fra denne gruppa. For røya tyder garnfangstene på at det er relativt sett en mindre andel fisk i denne størrelsesgruppa, men det er likevel alt overveiende små røye som



Figur 5. Aldersfordeling hos byttefisk av sik og røye basert på otolitter samlet fra auremager i Femunden. N er antall analyserte otolitter.



Figur 6. Vekstkurver for djupsik, elvesik, grunnsik, og røye basert på gjennomsnittlig lengde ved alder. Fisken er samlet ved prøvafiske og ved det kommersielle fisket etter sik. Stiplede linjer viser ved hvilken alder disse byttefiskene vokser forbi 20 cm, dvs. ut av «predasjonsvinduet», eller den størrelsen da de er mest utsatt for predasjon fra aure. Omtegnet og utvidet fra Næsje mfl. (1998).

blir tatt av auren. Sik- og røyeotolitter fra auremager viser at det for begge arter er mest ungfisk, dvs. aldersgruppe 1-3, som blir tatt, hhv. 72 % og 86 % (figur 6).

Selv om det bare er to arter som er viktige byttfisk for auren, nemlig sik og røye, har de tre formene av sik så ulikt vekstmønster og habitatbruk i innsjøen at deres tilgjengelighet som byttfisk er forskjellig (Næsje mfl. 1998). De ulike vekstforløpene hos djupsik, elvesik og grunnsik viser seg bl.a. gjennom ulik største forventete lengde (L_{∞}) og vekstkoeffisient (k) (tabell 1). Djupsiken har minst kroppslengde (ca. 32 cm) og har raskest avtakende vekst. Elvesik og grunnsik når begge lengder omkring 40 cm, og opprettholder bedre vekst enn djupsiken. Røyas forventete største lengde er bare ca. 31 cm, men den opprettholder bedre veksthastighet enn djupsiken opp til seks års alder. Vekstkurver basert på gjennomsnittlig lengde ved alder viser tydelig disse forskjellene (figur 6).

En vurdering av veksten til de viktige byttfiskene for storauren i Femunden opp mot hvilke størrelser av byttfisk auren tar, viser at de ulike byttfiskene tilbringer et ulikt antall sesonger i «risikostørrelsen» mht. å bli bytte for auren (risikosonen er definert som lengder mellom 5 og 20 cm; figur 6). Alle byttfiskene vil være utsatt for predasjon gjennom de to første vekstsesongene (ettårig fisk har levd to somre siden den ble klekket), men grunnsiken når 20 cm allerede mot slutten av tredje sommer. Elvesiken vokser også relativt fort, og vokser ut av predasjonsvinduet i løpet av fjerde sommer. Røya vokser nesten like fort som elvesiken de fire første somrene, men deretter avtar veksten kraftig. Djupsiken er derimot et attraktivt bytte i nesten seks somre, og denne sikformen bruker også mer enn fire somre på å nå en lengde over 15 cm.

Diskusjon

En betingelse for at man skal få en storaurebestand i innsjøen er at det finnes egnet og tilgjengelig byttfisk slik at auren kan skifte diett fra invertebrater (insekter etc.) til fisk. Auren i Femunden begynner så smått å spise fisk allerede fra en lengde på vel 15 cm, og modellen for for-

holdet mellom predatorlengde og byttfisklengde viser at en aure på 20 cm kan ta bytte på omkring 8,5 cm. Det er først ved en lengde på ca. 30 cm at det er mer enn 50 % sjanse for at en aure har spist fisk. I vårt materiale hadde så stor aure tatt byttfisk mellom 5 og 18 cm. Vi ser at de viktige byttfiskene (tre former av sik samt røye) har stor risiko for å bli tatt av predatorer mellom to og seks vekstsesonger. Den mest sentvoksende sikformen, djupsik, er også den mest tallrike i innsjøen (Sandlund & Næsje 1989). Til tross for at sikbestandene har variabel årsklassestyrke, vil det alltid være et visst antall djupsik i passende byttfiskstørrelse i innsjøen.

I Fyresvatnet, Telemark, der sik og røye også er de viktigste byttfiskene for storauren, fant Jensen mfl. (2012) at det var mer enn 50 % sjanse for at auren var fiskespisende ved en lengde på 31,1 cm, dvs. svært nær den størrelsen vi fant i Femunden. I Mjøsa fant Taugbøl mfl. (1989) at alle de undersøkte aurene (26,0 – 84,5 cm) hadde spist fisk, og 87 % av byttfiskene var krøkle. I et materiale av Mjøsaure med mageinnhold som ble fanget i prøvegarn i 1978-79 hadde ingen av de 13 fiskene som var mindre enn 25 cm fisk i magene, mens alle de 43 fiskene over 25 cm hadde spist fisk (Sandlund & Næsje 1984). Ca. 95 % av byttfiskene var krøkle, derav flest årsyngel.

Byttfiskenes habitatbruk har stor betydning for hvor tilgjengelige de er som bytte for auren. Både grunnsik og røye gyter på grunt vann i Femunden, mens elvesik gyter i tilløpselver (Sandlund mfl. 2012b). Disse har alle relativt god vekst de første leveårene, noe som tyder på at de lever på grunt vann der næringstilgangen er best. Djupsiken gyter derimot på dypt vann og den langsomme lengdeveksten de første leveårene tyder på at ungfisken oppholder seg i dette habitatet i flere år. I prøvegarnfangstene var det flest små sik dypere enn 20 m (Saksgård mfl. 2002), og det var stort overlapp i habitatbruk mellom små sik og røye. Til tross for at det er relativt lite overlapp i habitatbruk mellom små sik og aure, er små sik og røye de viktigste byttfiskene. Det er sannsynlig at yngel og ungfisk av elvesik og grunnsik oppholder seg på grunt

vann, og dermed i noen grad deler habitat med auren, men de vokser raskere gjennom predasjonsvinduet.

Ulik habitatbruk hos predator og den mest tallrike byttefisken, unge aldersgrupper av djupsik, kan tyde på at det er en utfordring for auren å få lett tilgang på byttefisk (Saksgård mfl. 2002). Dette er også antatt å være årsaken til at ørektyt, som vanligvis lever på svært grunt vann langs land, ofte er av liten betydning som byttefisk for aure. Et unntak kan være i ørektytas gytetid, da atferden endres og fisken blir mer utsatt (Museth mfl. 2003). I enkelte tilfelle fungerer likevel ørektyta som et viktig bytte i starten på auren overgang til fiskespesing, slik som i Tunhovdfjorden (L'Abée-Lund mfl. 2000). Krøkle, som er den viktigste byttefisken for storaure i mange av lavlandssjøene våre, har derimot en atferd i innsjøene som gjør at den deler habitat med auren helt fra den klekkes (Sandlund mfl. 1985, 2004).

Mange bestander av sik er såkalte «forgubbede», dvs. at de er dominert av mange årsklasser av voksen fisk, som kan gyte opptil mer enn 20 ganger uten å bli nevneverdig større enn de var ved første gangs gyting (Sandlund & Næsje 2000, Ugedal mfl. 2002). I mange innsjøer med sik i Sør-Norge er vanlig gytemoden størrelse omkring 30 cm, og fisken lever i mange år etter første gyting (Linløkken & Sandlund 2015). I slike bestander skjer det ikke nyrekruttering til bestanden hvert år, noe som betyr at småsik mellom 5 og 20 cm bare forekommer med års mellomrom. Et hardt fiske etter siken vil vanligvis føre til at det skjer ny rekruttering i slike bestander (Amundsen 1988, Museth mfl. 2007). For at dette skal bli en varig effekt slik at auren har tilgang på passende byttefisk hvert år, må det harde fisket opprettholdes. Sikbestanden vender raskt tilbake til en forgubbet tilstand dersom fisket opphører (Amundsen mfl. 2002). De fire formene av sik i Femunden har ulik dynamikk når det gjelder rekruttering. Dette medfører at det bestandig er ungfisk av sik, dvs. potensiell byttefisk, til stede.

Overgangen fra invertebrater til fisk i dietten fører som oftest til at auren vokst øker (Jonsson et al. 1999). Generelt ser det ut til at fisk som slår

over på fiskeføde ofte kjønnsmodnes senere, lever lenger og dermed vokser seg større (Hughes mfl. 2018). På de britiske øyer kalles denne formen av aure for «ferox trout», og ser ut til å være begrenset til relativt store og djupe innsjøer hvor det også er røye (Hughes mfl. 2016). I Norge har vi også storaure i grunne sjøer, slik som f.eks. Isteren (nedstrøms fra Femunden; Sandlund mfl. 2012a), der det er to økologiske former av sik, «siksilda» og «normal-siken» (Joten 2014). Det samme er tilfelle i Langsjøen, oppstrøms Isteren (Museth mfl. 2018). Det er den småvokste siksilda, som blir gytemoden allerede ved ca. 13 cm, som er grunnlaget for storauren i Isteren og Langsjøen. Av 28 målbare sik i magene til 24 aure fra Isteren (36 - 78 cm), var 86 % mindre enn 20 cm (Sandlund, upubliserte data).

Det er et ubesvart spørsmål hvorvidt storauren livshistorie, med tidlig overgang til fiske-diett, økt vekst, sein kjønnsmodning og langt livsløp, er genetisk betinget, eller om enhver aurebestand inneholder mange individer som kan bli storaure dersom det er god tilgang på passende byttefisk. Flaskehalsen kommer når fiskens energibehov for fortsatt vekst krever overgang til større bytte enn insekter og krepsdyr. Eksperimenter med utsetting av stor aure tyder på at få individer blir fiskespesende (Sandlund & Forseth 1995), men sannsynligvis varierer dette mellom aurebestander. Flere studier tyder på genetiske forskjeller mellom småvokst bunndyrspisende aure og storvokst fiskespesende aure. Delvis kan dette kobles til at fisken gyter i forskjellige tilløpselver og -bekker (f.eks. Jacobs mfl. 2018), men det kan også være forskjeller innen samme gyteområde (Wollebæk mfl. 2017). Erfaringene fra Tunhovdfjorden tyder imidlertid på at aurebestander kan respondere på ny og bedre næringstilgang (L'Abée-Lund mfl. 2000). Auren i Tunhovdfjorden var ikke fiskespesende før en kraftig regulering reduserte tilgangen på bunndyr, og både ørektyt og røye ble introdusert i innsjøen. Auren gikk svært raskt over på ørektyt og røye, og ørektyta ser ut til å ha hatt en avvikende atferd, slik at også svært små aure ble i stand til å ta fisk. En

nedgang i ørekytbestanden har imidlertid ført til at færre aure var fiskespisere på 1990-tallet enn på 1950- og 1960-tallet. Tunhovdaure ble i en lang periode ansett som velegnet utsettingsmateriale fordi den hadde større tendens til å gå over på fiskeføde enn andre stammer (L'Abée-Lund mfl. 1992b, Aass & Wold 1999). Andre forsøk tyder imidlertid på små forskjeller (Sandlund & Forseth 1995). Et annet eksempel på aurens fleksibilitet er da krøkle ble introdusert i Storsjøen i Rendalen i 2007. Dette ga i løpet av få år en positiv effekt på aurens tilvekst (Eloranta mfl. 2018), og viser at bedre tilgang på passende byttefisk påvirker veksten til auren.

Observasjonene i Femunden viser at auren trenger stabil tilgang på byttefisk i passende størrelse i de innsjøhabitatene som auren bruker når den når en størrelse på 20-30 cm. Ved den størrelsen vil innsjøauren stå overfor et valg: enten finne bytte som gir grunnlag for fortsatt og økt vekst og utsatt kjønnsmodning, eller bli kjønnsmoden og kanalisere den begrensede energien som er tilgjengelig inn i rogn og melke. Hvis det ikke er tilgang på annet bytte enn bunndyr, overflateinsekter og zooplankton, vil fiskens energibalanse utløse en utvikling mot kjønnsmodning og avtakende vekst (Jonsson & Jonsson 2011). I innsjøer med flere økologiske former av sik vil det ofte være gunstige næringsforhold slik at mange aurer kan begynne å spise fisk. I innsjøer med én økologisk form av sik vil det som regel være positivt med hard beskatning av siken for å oppnå årlig rekruttering og stabil forekomst av små sik. Samtidig kan et hardt garnfiske etter sik bety en betydelig bifangst av aure, slik at beskatningsmetodene for sik bør vurderes nøye. Fiske på gyteplassene og med storruse eller annen redskap som tillater at auren settes levende ut igjen kan redusere dette problemet.

Anerkjennelse

Vi vil rette en særlig takk til Femund fiskerlag AL for utmerket samarbeid gjennom mange år. Etter at fiskerlaget stoppet sitt arbeid har vi hatt hjelp fra Engerdal fjellstyre til innsamling av skjellprøver av storaure i Femunden. Vi har

gjennom disse årene også hatt hjelp av mange personer i felt og i analysearbeidet, ingen nevnt, ingen glemt.

Referanser

- Amundsen, P.-A., 1988: Effects of an intensive fishing programme on age structure, growth and parasite infection of stunted whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) in Lake Stuorajavri, northern Norway. – Finnish Fisheries Research 9: 425-434.
- Amundsen, P.-A., Kristoffersen, R., Knudsen, R. & Kle-metsen, A., 2002: Long-term effects of a stock depletion programme: the rise and fall of a rehabilitated whitefish population. – Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advanced Limnology 57: 577-588.
- Campbell, R.N. 1979. Ferox trout, *Salmo trutta* L., and charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Scottish lochs. – Journal of Fish Biology 14: 1-29.
- Dervo, B., Taugbøl, T. & Skurdal, J. 1996. Storørret i Norge - status, trusler og erfaringer med dagens forvaltning. – Rapport 10/1996. Østlandsforskning, Lillehammer.
- Eloranta, A.P., Johnsen, S.I., Power, M., Bærum, K.M., Sandlund, O.T., Finstad, A.G., Rognerud, S. & Museth, J. 2018. Introduced European smelt (*Osmerus eperlanus*) affects food web and fish community in a large Norwegian lake. – Biological Invasions. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1806-0>
- Forseth, T., Næsje, T.F., Jonsson, B. & Hårsaker, K. 1999. Juvenile migration in brown trout: a consequence of energetic state. – Journal of Animal Ecology 68: 783-793.
- Forseth, T., Ugedal, O., Næsje, T.F., Jonsson, N., Hårsaker, K., Saksgård, R., Jonsson, B. & Sandlund, O.T. 2002. Storørreten – vår mest attraktive innlandsfisk. – S. 32-34 i: H.Chr. Pedersen & B. Jonsson (red.) NINAs Strategiske Instituttprogrammer 1996 – 2000. Bærekraftig høsting av bestander Sluttrapport. NINA Temahefte 18.
- Garnås, E., Hegge, O., Kristensen, B., Næsje, T., Quenild, T., Skurdal, J., Veie-Rosvoll, B., Dervo, B., Fjeldseth, Ø. & Taugbøl, T. 1996. Forslag til forvaltningsplan for storørret. – Rapport 1997-2. Direktoratet for naturforvaltning.
- Greer, R. 1995. Ferox trout and Arctic charr. A predator, its pursuit and its prey. – Swan Hill Press, Shrewsbury, UK.
- Hughes, M.R., Dodd, J.A., Maitland, P.S. & Adams, C.E. 2016. Lake bathymetry and species occurrence predict the distribution of a lacustrine apex predator. – Journal of Fish Biology 88: 1648-1654.

- Hughes, M.R., Hooker, O.E., Van Leeuwen, T., Kettle-White, A., Thorne, A., Prodöhl, P. & Adams, C.E. 2018. Alternative routes to piscivory: contrasting growth trajectories in brown trout (*Salmo trutta*) ecotypes exhibiting contrasting life history strategies. – *Ecology of Freshwater Fish* 2018, 1-7. Doi: 10.1111/eff.12421
- Jacobs, A., Hughes, M.R., Robinson, P.C., Adams, C.E. & Elmer, K.R. 2018. The genetic architecture underlying the evolution of a rare piscivorous life history form in brown trout after secondary contact and strong introgression. – *Genes* 9, 280; doi:10.3390/genes9060280
- Jensen, H., Kiljunen, M. & Amundsen, P.-A. 2012. Dietary ontogeny and niche shift to piscivory in lacustrine brown trout *Salmo trutta* revealed by stomach content and stable isotope analyses. – *Journal of Fish Biology* 80:2448-2462.
- Johnsen, S. & Rustadbakken, A. 2005. Storørreten i Randsfjorden. – Fylkesmannen i Oppland, miljøvernvedlingen. Rapport nr. 5/05: 25 s.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2011. Ecology of Atlantic salmon and brown trout. Habitat as a template for life histories. – *Fish & Fisheries Series* 33. Springer, Dordrecht.
- Jonsson, B. & Sandlund, O.T. 1979. Environmental factors and life histories of isolated river stocks of brown trout (*Salmo trutta m. fario*) in Søre Osa river system, Norway. – *Environmental Biology of Fishes* 3: 4354.
- Jonsson, N., Næsje, T.F., Jonsson, B., Saksgård, R. & Sandlund, O.T. 1999. The influence of piscivory on life history traits of brown trout. – *Journal of Fish Biology* 55: 1129-1141.
- Joten, P.Å. 2014. Morfologi, livshistorie og forvaltningsmessige aspekter hos siken (*Coregonus lavaretus* L.) i Isteren. – BSc-oppgave, Høgskolen i Hedmark, Evenstad. 34 s.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F.O. & Mortensen, E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. – *Ecology of Freshwater Fish* 12: 1-59.
- L'Abée-Lund, J.H., Langeland, A. & Sægrov, H. 1992a. Piscivory by brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Norwegian lakes. – *Journal of Fish Biology* 41: 91-101.
- L'Abée-Lund, J.H., Sægrov, H. & Lura, H. 1992b. Resource partitioning and spatial segregation in native and stocked brown trout, *Salmo trutta* L., and Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in a hydroelectric reservoir. – *Aquaculture and Fisheries Management* 23: 623-632.
- L'Abée-Lund, J.H., Aass, P. & Sægrov, H. 2000. Tunhovdørreten – etablering av en storvokst, fiskepisende ørretbestand i et reguleringsmagasin. – NVE Rapport nr. 9, 26 s.
- Linløkken, A.N. & Sandlund, O.T. 2015. Recruitment of sympatric vendace (*Coregonus albula*) and whitefish (*C. lavaretus*) is affected by different environmental factors. – *Ecology of Freshwater Fish* <http://dx.doi.org/10.1111/eff.12243>
- Lyrche Solheim, A., Schartau, A.K., Bongard, T., Bækkelie, K.A.E., Edvardsen H., Fosholt Moe, T., Jensen, T.C., Mjelde, M., Persson, J., Sandlund, O.T., Skjelbred, B. & Walseng, B. 2017. ØKOSTOR: Økosystemovervåking av store innsjøer 2016. Utproving av metodikk for overvåking og klassifisering av økologisk tilstand iht vannforskriften. – Miljødirektoratet Rapport M-815 (NIVA-rapport 7182-2017), 197 s.
- Museth, J., Borgstrøm, R., Brittain, J.E., Herberg, I. & Naalsund, C. 2002. Introduction of the European minnow into a subalpine lake. – *Journal of Fish Biology* 60: 1308-1321.
- Museth, J., Borgstrøm, R., Hame, T. & Holen, L.A. 2003. Predation by brown trout: a major mortality factor for sexually mature European minnows. – *Journal of Fish Biology* 62: 692-705.
- Museth, J., Dervo, B., Brabrand, Å., Heggenes, J., Karlsson, S. & Kraabøl, M. 2018. Storørret i Norge – definisjon, påvirknings-faktorer og kunnskapsbehov. – NINA Rapport 1498. Norsk institutt for naturforskning.
- Museth, J., Sandlund, O.T. & Borgstrøm, R. 2007. Coexistence between introduced whitefish (*Coregonus lavaretus*) and native Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) depends on heavy whitefish exploitation. – In: Jankun, M., Brzuzan, P., Hliwa, P., Luczynski, M. (Eds.) *Biology and Management of Coregonid Fishes 2005*. *Advances in Limnology* 60: 343-350.
- Næsje, T.F., Forseth, T., Saksgård, R., Hårsaker, K. & Sandlund, O.T. 1996. Produksjon og forvaltning av storørret i Femund. Årsrapport 1995. – NINA Oppdragsmelding 436: 1-37.
- Næsje, T.F., Sandlund, O.T. & Saksgård, R. 1998. Selective predation of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*) on polymorphic whitefish (*Coregonus lavaretus*). – *Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advanced Limnology* 50: 283-294.
- Næsje, T.F., Vuorinen, J. & Sandlund, O.T. 2004. Genetic and morphometric differentiation among sympatric spawning stocks of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway. – *Journal of Limnology* 63: 233-243.

- Qvenild, T. 2010. Fiske i Hedmark. – Tun forlag AS, Oslo. 400 s.
- Qvenild, T., Kraabøl, M. & Rustadbakken, A. 2009. Storørret – men hvor stor? – Jakt & Fiske nr. 1-2/2009, side 68-71.
- Qvenild, T., Skurdal, J. & Kildal, T. 1983. Populasjonsbiologi for ørretbestanden i Tyrifjorden. – Tyrifjordutvalget, Oslo. 81 s
- Saksgård, R., Næsje, T.F., Sandlund, O.T. & Ugedal, O. 2002. The effect of fish predators on whitefish (*Coregonus lavaretus*) habitat use in Lake Femund, a deep Norwegian Lake. – Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advanced Limnology 57: 537-552.
- Sandlund, O.T., Berge, E., Flø, B.E., Næsje, T.F., Saksgård, R. & Ugedal, O. 2004. Whitefish fisheries: Abundant resources, but scarce fishermen. – Mountain Research and Development 24: 67-74.
- Sandlund, O.T., Diserud, O.H. & Næsje, T.F. 2012b. Lessons to learn from 123 years of catch data from a small scale whitefish fishery. – Advances in Limnology 63: 371-382.
- Sandlund, O.T. & Forseth, T. 1995. Bare få ørreter kan bli fiskeetere. – S. 78-86 i: R. Borgstrøm, B. Jonsson & J.H. L'Abée-Lund (red.) Ferskvannsfisk. Økologi, kultivering og utnytting. Norges forskningsråd, Oslo.
- Sandlund, O.T., Grøndahl, F.A., Kjellberg, G. & Næsje, T.F. 2017. Variabel livshistorie hos krøkle (*Osmerus eperlanus*) i Mjøsa og Randsfjorden. – VANN 01-2017: 81-92.
- Sandlund, O.T., Museth, J., Næsje, T.F., Qvenild, T., Saksgård, R. & Ugedal, O. 2012a. Storauren i Femund og Isteren. Utvikling i bestandene over de siste 30 år. – NINA Rapport 853. 54 s. + vedlegg.
- Sandlund, O.T. & T.F. Næsje 1984. Mjøsauren: Alder, vekst og ernæring hos fisk fanget med garn i Mjøsa. – Selskapet for Norges vel, mimeogr. 7 pp.
- Sandlund, O.T. & T.F. Næsje 1989. Impact of a pelagic gillnet fishery on the polymorphic whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) population in Lake Femund, Norway. – Fisheries Research 7: 85-97.
- Sandlund, O.T. & Næsje, T.F. 2000. Komplekse, laksefisk-dominerte fiskesamfunn på Østlandet. – I: R. Borgstrøm & L.P. Hansen (red.) Fisk i ferskvann. Landbruksforlaget, Oslo.
- Sandlund, O.T., T.F. Næsje, T. Forseth, J. Breistein & R. Saksgård 1997. Aure som predator. – S. 14-20 i: A. Lange-land & B. Jonsson (red.) NINAs Strategiske Instituttprogrammer 1991-95. Innsjøers produktivitet, NINA Temahefte 6.
- Sandlund, O.T., Næsje, T., Klyve, L. & Lindem, T. 1985. The vertical distribution of fish species in Lake Mjøsa, Norway, as shown by gill-net catches and echo sounder. – Report Institute of Freshwater Research, Drottningholm 62: 136 -149.
- Sandlund, O.T., Stang, Y.G., Kjellberg, G., Næsje, T.F. & Hambo, M.U. 2005. European smelt (*Osmerus eperlanus*) eats all; eaten by all: Is it a key species in lakes? – Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie 29: 432-436.
- Taugbøl, T. 1995. Operasjon Mjøsørret – sluttrapport. – Fylkesmannen i Oppland. Miljøvernnavdelingen. Rapport nr. 9. 55 s.
- Taugbøl, T., Hegge, O., Qvenild, T. & Skurdal J. 1989. Mjøsørretens ernæring. – Fylkesmannen i Oppland. Miljøvernnavdelingen. Rapport 15, 1989.
- Ugedal, O., Næsje, T.F., Saksgård, R., Sandlund, O.T. & Østbye, K. 2002. Do commercial gill-net fisheries impact polymorphic European whitefish in Lake Femund, Norway? – Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advanced Limnology 57: 563-576.
- Wollebæk, J., Heggnes, J. & Rød, K.H. 2017. Life histories and ecotype conservation in an adaptive vertebrate: genetic constitution of piscivorous brown trout covaries with habitat stability. – Ecology and Evolution 2018: 1-17. doi:10.1002/ece3.3828
- Østbye, K., Næsje, T.F., Bernatchez, L., Sandlund, O.T. & Hindar, K. 2005. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway. – Journal of Evolutionary Biology 18: 683-702.
- Aass, P. & Wold, H.E. 1999. Røyutfisking og ørret-utsetting i Silsetvann, Romsdalshalvøya. – Laboratorium for ferskvannsökologi og innlandsfiske, Zoologisk museum Oslo. Rapport 187, 21 s.