

## Takvatnprosjektet – vellykket samarbeid mellom forskere og fiskeentusiaster

Av Per-Arne Amundsen, Rune Knudsen, Roar Kristoffersen, Eirik H. Henriksen, Aslak Smalås, Raul Primicerio, Karin Strand Johannessen, Cesilie Bye, Laina Dalsbø og Anders Klemetsen

*Per-Arne Amundsen* er professor emeritus ved Ferskvannøkologisk faggruppe, Institutt for arktisk og marin biologi, UiT Norges arktiske universitet.

*Rune Knudsen* er professor emeritus ved Ferskvannøkologisk faggruppe, Institutt for arktisk og marin biologi, UiT Norges arktiske universitet.

*Roar Kristoffersen* er pensjonert førsteamanuensis fra Ferskvannøkologisk faggruppe, Institutt for arktisk og marin biologi, UiT Norges arktiske universitet.

*Eirik H. Henriksen* er Ph.D i biologi og forsker i Akvaplan-niva.

*Aslak Smalås* er Ph.D i biologi og fagkoordinator i Skandinavisk naturovervåking.

*Raul Primicerio* er professor ved Ferskvannøkologisk faggruppe, Institutt for arktisk og marin biologi, UiT Norges arktiske universitet.

*Karin Strand Johannessen* er senioringeniør ved Ferskvannøkologisk faggruppe, Institutt for arktisk og marin biologi, UiT Norges arktiske universitet.

*Cesilie Bye* er overingeniør ved Ferskvannøkologisk faggruppe, Institutt for arktisk og marin biologi, UiT Norges arktiske universitet.

*Laina Dalsbø* er pensjonert overingeniør fra Ferskvannøkologisk faggruppe, Institutt for arktisk og marin biologi, UiT Norges arktiske universitet.

*Anders Klemetsen* er professor emeritus ved Ferskvannøkologisk faggruppe, Institutt for arktisk og marin biologi, UiT Norges arktiske universitet.

### Summary

*The Takvatn project – successful collaboration between researchers and fishing enthusiasts.* Populations of stunted, small fish are a big problem in many lakes. Most commonly seen in arctic charr, brown trout, perch and whitefish, the stunted fish are slow-growing, often harboring many parasites. As a potential rehabilitation measure, an extensive fish culling experiment was carried out in Lake Takvatn (15 km<sup>2</sup>) in the 1980's, removing 700.000 (31.3 tons) of stunted charr in a close collaboration between researchers, landowners and fishers. The charr density was reduced by approx. 80%. This resulted in

increased somatic growth and reduced parasite infection in charr and increased abundance of trout, including also the appearance of large-sized piscivores that are important in fish density regulations. Our long-term ecological studies reveal that the improved conditions in the fish community are maintained over several decades, demonstrating that it is possible to rehabilitate a stunted charr population by intensive fish culling even in a large lake.

### Sammendrag

Overbefolkta fiskebestander er et stort problem i mange innsjøer, særlig for røye, ørret, abbor og sik.

Kjennetegnet er småvokst og mager fisk, gjerne med høy infeksjon av parasitter. Som et potensielt botemiddel ble et storstilt uttynningsfiske med teiner iverksatt i Takvatn (15 km<sup>2</sup>), Troms, på 1980-tallet. I nært samarbeid mellom forskere, grunneiere og fiskere ble 700.000 smårøye (31.3 tonn) tatt ut. Effekten var en reduksjon av røyetettheten med rundt 80%. Dette ga bedre næringsforhold og økt vekst, og parasittinfeksjonen gikk sterkt tilbake. Ørretbestanden tok seg også kraftig opp. De siste 15-20 årene har det vært en god balanse mellom røye og ørret av god kvalitet, inkludert storvokste fiskepisere som regulerer tettheten av småfisk og derfor ikke må overbeskattes gjennom selektivt fiske. Uttynningsfisket og langtidstudiene i Takvatn viser at det er mulig å kultivere en overbefolket fiskebestand selv i en stor innsjø, og at de positive effektene kan opprettholdes over tid.

## Innledning

Utnyttelse av ferskvannsfisk har lange tradisjoner i Norge, både for matauk og rekreasjon (Borgstrøm 2000). Dessverre er overbefolkte fiskebestander et stort problem i mange av våre innsjøer, særlig for arter som røye (*Salvelinus alpinus*), ørret (*Salmo trutta*), abbor (*Perca fluviatilis*) og sik (*Coregonus lavaretus*) (Alm 1946; Langeland & Jonsson 1990; Amundsen et al. 1993, 2002; Ylikarjula et al. 1999). Utfordringen er paradoksalt nok at slike vatn har for mange fisk som fører til at konkurransen om ressursene blir stor og næringstilgangen for den enkelte fisk blir dårlig. De vokser dermed sakte og er magre og av dårlig kvalitet. Det typiske kjennetegnet er en stor tetthet av gammel, småvokst og mager fisk, gjerne med en høy infeksjon av parasitter (Amundsen et al. 1993; Klemetsen et al. 2002; Henriksen et al. 2019). Mange innsjøer ligger derfor brakke. Hardt uttynningsfiske er foreslått som et mulig botemiddel (e.g. Langeland & Jonsson 1990), men på tross av mange forsøk på å komme problemet til livs, er det få som har lyktes (Ugedal et al. 2007).

Et viktig unntak er det mangeårige prosjektet som har pågått i Takvatn (15 km<sup>2</sup>), Troms. Her har man gjennom et unikt samarbeid mellom

forskere, grunneiere og lokale fiskere gjennomført et storstilt kultiverings- og forvaltnings tiltak i en overbefolket røyebestand (Grotnes & Klemetsen 1989; Amundsen et al. 1993; Klemetsen et al. 2002). Målet var å øke røyas tilvekst og størrelse og redusere parasittinfeksjonen ved å forbedre leveforholdene gjennom en omfattende tetthetsreduksjon av bestanden. I tillegg var det håp om at ørreten, den eneste opprinnelige fiskearten i vatnet, ville ta seg opp igjen når røyebestanden ble redusert. Den storvokste ørretbestanden var nesten blitt borte etter overbeskatning og utsettinger av røye og tre-pigget stingsild (*Gasterosteus aculeatus*). Selve kultiveringstiltaket bestod i et storstilt uttynningsfiske med teiner som ble gjennomført over en seksårsperiode i siste halvdel av 1980-tallet, med et uttak av nærmere 700.000 smårøye med en samlet vekt på over 30 tonn. I forkant av dette ble det gjort omfattende økologiske studier for å dokumentere situasjonen i fiskebestanden og fremskaffe god bakgrunnskunnskap for ei effektiv kultivering og forvaltning (Grotnes & Klemetsen 1989). Dette dannet også grunnlaget for langtidstudier av utviklingen av fiskebestandene i vatnet, noe som nå har pågått i fire tiår og har resultert i en grundig dokumentasjon av de langsiktige effektene av uttynningsfisket (Amundsen et al. 2015, 2019). Særlig to spørsmål har vært sentrale i gjennomføringen av dette omfattende prosjektet: Er det mulig å kultivere den overbefolkede fiskebestanden i en så stor innsjø som Takvatn? Og vil eventuelle positive effekter opprettholdes over tid?

For de lokale aktørene var det praktiske hovedmålet å få til ei kultivering av den overbefolkte fiskebestanden i Takvatn. Fra en forskningsmessig side representerte uttynningsfisket et fullskala økologisk eksperiment der ulike faglige problemstillinger kunne testes ut i praksis i et naturlig økosystem. Samtidig ville dette fremskaffe generell kunnskap om kultivering og forvaltning av overbefolkte fiskebestander med overføringsverdi til andre systemer. Her tar vi for oss de viktigste forvaltningsmessige effektene av uttynningsfisket av røye med tanke på fisketetthet, artssammensetning, vekst, størrelse

og kondisjon, samt infeksjonen av de to viktige fiskeparasittene måse- og fiskandmark (*Dibothriocephalus dendriticus* og *D. ditremus*; tidligere *Diphyllobothrium dendriticum* og *D. ditremum*). Disse parasittene er et stort problem for utnyttelsen av laksefisk som mat i mange av våre innsjøer (Kristoffersen et al. 2017). Den langsiktige utviklingen av fiskebestanden i Takvatn over de fire tiårene fra 1980 til 2020, dvs. før, under og etter uttynningsfisket, dokumenteres og presenteres sammen med viktig kunnskap som kan trekkes ut av dette arbeidet med tanke på å forbedre forvaltningen av våre rike ressurser av innlandsfisk.

## Takvatnets fiskehistorie og gjennomføringen av uttynningsfisket

Takvatn (15 km<sup>2</sup>; 69°07' N, 19°05' Ø) er en næringsfattig innsjø som ligger 215 m over havet i Balsfjord og Målselv kommuner i Troms fylke. Innsjøen består av to hovedbasseng som er over 80 m dype med et maksdyp på 88 m. Nedslagsfeltet er på ca. 59 km<sup>2</sup>, og landskapet rundt er dominert av fjellområder og bjørkeskog ispedd noe furu, samt noen områder med gårdsbruk og dyrket mark og en god del hyttebebyggelse. Innsjøen er vanligvis isdekket fra månedsskiftet november-desember til mai-juni, mens maksimum vanntemperatur om sommeren er ca. 14 °C. Gjennomsnittlig lufttemperatur i området er -10 °C i januar og 13.2 °C i juli (Kotowych et al. 2023).

Takvatn var opprinnelig et reint ørretvatn med en bestand som var storvokst og kjent for sin gode kvalitet (Soot-Ryen 1937). På 1920-tallet ble ørreten kraftig overbeskattet etter at det kom vei forbi vatnet, mange hytter ble bygd og stormaska garn ble tatt hyppig i bruk. Kombinert med en begrenset tilgang på gode gytebekker ble dette svært ødeleggende for ørretbestanden som mot slutten av 1920-tallet var sterkt nedfiska. For å bøte på dette ble 30-40 røye fra en nærliggende innsjø satt ut i 1930 (Svenning 1989), og i en periode var det angivelig fine fangster av både storvokst ørret og røye. Etter hvert økte imidlertid tettheten av røye svært

raskt pga. gode gytemuligheter samtidig som ørretbestanden gikk ytterligere tilbake. Økt tetthet av røye gjorde at konkurransen om næring ble stor, tilveksten ble dårlig og røya begynte å gyte ved små størrelser. Som et avbøtende tiltak ble det i 1950 gjort en ny utsetting av fisk ved at tre-pigget stingsild ble innført fra en annen nærliggende innsjø, trolig i håp om at røya og ørreten skulle få en ny byttefisk å beite på og dermed vokse bedre. Dessverre slo ikke dette til som planlagt. Stingsilda ble i stedet en næringskonkurrent for ungfisk av røya (Klemetsen et al. 2002). Beiting på stingsild bidro trolig også til økt infeksjon av måse- og fiskandmark hos røye og ørret (Kuhn et al. 2016a). Disse to bendelmarkene har et larvestadium hos laksefisk der de sitter i cyster på magevegg og innvoller og tidvis i selve fiskekjøttet og kan dermed gi et svært uappetittlig inntrykk, særlig ved kraftige infeksjoner (Kristoffersen et al. 2017). De er nært beslektet med menneskets brede bendelmark (*Dibothriocephalus latus*; tidligere *Diphyllobothrium latum*), og måsemark kan også infisere mennesker.

Frem mot 1970-tallet var Takvatn blitt totalt dominert av en overbefolket røyebestand med småvokst og sterkt parasittinfisert fisk, mens ørreten nærmest var borte. Flere utsettingsforsøk med ørretengel av de fiskespisende Tunhovd- og Tinnsjø-stammene ga ikke noe synbart resultat. Vatnet lå dermed brakt, og man måtte konstatere at feilbeskatning med stormaska garn og uheldige innføringer av nye fiskearter hadde ødelagt et godt fiskevatn. Med utgangspunkt i denne situasjonen ble det på slutten av 1970-tallet tatt et lokalt initiativ gjennom en forespørsel til forskere ved Universitet i Tromsø (UiT). Ønsket var å få til et samarbeid for å øke kunnskapen om Takvatn og problematikken rundt den overbefolkte røyebestanden der og på bakgrunn av dette meisle ut en god kultiverings- og forvaltningsstrategi. Dette ble starten på Takvatnprosjektet og et langsiktig samarbeid mellom forskere fra UiT og lokale grunneiere, fiskeentusiaster og forvaltere.

De biologiske undersøkelsene i Takvatn startet opp med full tyngde i 1980. De første

årene var innsatsen rettet mot å bygge opp basiskunnskap om den økologiske situasjonen i vatnet og særlig om tilstanden i den overbefolkte røyebestanden. Studiene bekreftet at næringsmangel på grunn av stor fisketetthet var den viktigste årsaken til den dårlige veksten og tilstanden i røyebestanden (Amundsen et al. 1993, 2007), inkludert en stor infeksjon av parasitter som måse- og fiskandmark (Kristoffersen 1989; Henriksen et al. 2019). Det var rett og slett for mye fisk i forhold til næringsgrunnlaget i vatnet. En sterk uttynning av røyebestanden fremsto derfor som det meste aktuelle kultiveringstiltaket (Grotnes & Klemetsen 1989).

Dette arbeidet ble igangsatt i 1984 med ei intensiv utfisking av røye ved hjelp av førede teiner i regi av Takvatn grunneierlag, Statskog Troms og tre lokale jeger- og fiskeforeninger. Innsatsen var svært effektiv, og over seksårsperioden fra 1984 til 1989 ble det årlig tatt ut i overkant av 100.000 røye med en total fangst på 666.000 fisk eller 31,3 tonn (Tabell 1). Dette tilsvarer et gjennomsnittlig årlig uttak på ca. 3,5 kg eller 75 fisk per hektar. Et mindre tilleggfsiske ble gjort i 1990 og 1991, med en fangst på ca. 25.000 røye hvert år. Parallelt med- og i etterkant av uttynningsfisket ble det også innført ei streng regulering av garnfisket i vatnet. Først ble det innført et totalt garnforbud gjennom selve kultiveringsperioden og de påfølgende fem årene, og deretter et begrenset garnfiske kun med småmaskede garn (maksimum 22 mm maskevidde). Hensikten var å unngå overbeskatning av stor fisk (Amundsen et al. 2015).

## Metoder og materiale

Langtidsundersøkelsene av røye og ørret i Takvatn har vært gjennomført med standardiserte fiskeribiologiske metoder som i stor grad har vært holdt konstante gjennom hele undersøkelsesperioden fra 1980 og frem til nå. Innsamlingen av fisk har i hovedsak skjedd årlig i august med bruk av multigarn (maskevidder fra 10-55 mm) med 1,5 m dype bunn garn i strandsona (<15 m dyp) og dypområdene (>25 m), og 6 m dype flytegarn i de åpne vannmassene. Den innsamlede fisken er artsbestemt, veid og lengdemålt (gaffellengde), kjønn og modningsgrad er registrert, otolitter er benyttet for aldersbestemmelse, og fiskeparasitter har blitt identifisert og kvantifisert. Fiskematerialet som er inngår i langtidsstudiet fra 1980 til 2020, består av 6515 røye og 1733 ørret, hvorav henholdsvis 5367 og 1502 fisk er aldersbestemt. Den relative tettheten av fisk er kvantifisert som fangst pr. innsatsenhet (FPI), og er definert som gjennomsnittlig antall fisk fanget pr 100 m<sup>2</sup> garn pr natt (Klemetsen et al. 2002). Her fokuseres det på tettheten og artssammensetningen av fisk i strandsona som er det viktigste næringshabitatet for både røye og ørret i Takvatn. Endringer i vekst og størrelsessammensetning av røye illustreres videre gjennom sammenligninger av vekst- og lengdedata fra fem to-årsperioder over den totale tidsperioden fra 1980 til 2020 (1980-81, 1989-90, 1999-2000, 2009-10 og 2019-20). Røyas kondisjon gjennom studieperioden sammenlignes ved bruk av Fultons K-faktor som er en indikator på fiskens kvalitetstilstand (Bagenal 1978) og regnes ut med ligningen:

Tabell 1. Oversikt over teinefangstene av røye gjennom uttynningsfisket i Takvatnet i perioden 1984 til 1989.

År	Antall fisk	Vekt (tonn)
1984	126.000	7,7
1985	104.000	7,0
1986	112.000	3,9
1987	129.000	4,5
1988	95.000	3,9
1989	100.000	4,3
<b>Totalt</b>	<b>666.000</b>	<b>31,3</b>

$$K = 100 \times V / L^3,$$

der V er fiskens vekt i g, og L er lengden i cm. Til slutt adresseres røyas infeksjon av bendelmarklarver ved sammenligning av gjennomsnittlig antall måse- og fiskandmark pr 100 g fisk gjennom hele studieperioden.

I tillegg til de standardiserte langtidsundersøkelsene har det vært gjort en rekke andre studier med mer spesifikke økologiske og parasittologiske problemstillinger (se f.eks. Amundsen et al. 2007, 2009, 2013, 2019; Persson et al. 2007; Knudsen et al. 2008; Klemetsen & Elliott 2010; Klemetsen & Knudsen 2013; Kuhn et al. 2015, 2016a,b; Braicovich et al. 2016; Frainer et al. 2016; Soldanova et al. 2017; Born-Torrijos et al. 2020, 2021; Klemetsen et al. 2020; Shaw et al. 2020; Prati et al. 2020a,b, 2021; Sánchez-Hernández et al. 2022; Moore et al. 2024). Disse studiene har bidratt til å øke den generelle økologisk kunnskapen om innsjøene våre og særlig forståelsen av Takvatn som økosystem og fiskevatn. Resultatene inngår som viktig grunnlagskunnskap for langtidsstudiene i innsjøen, men her vektlegges de forvaltningsrelaterte langtidsendringene i fiskebestandene etter gjennomføringen av uttynningsfisket.

## Resultater

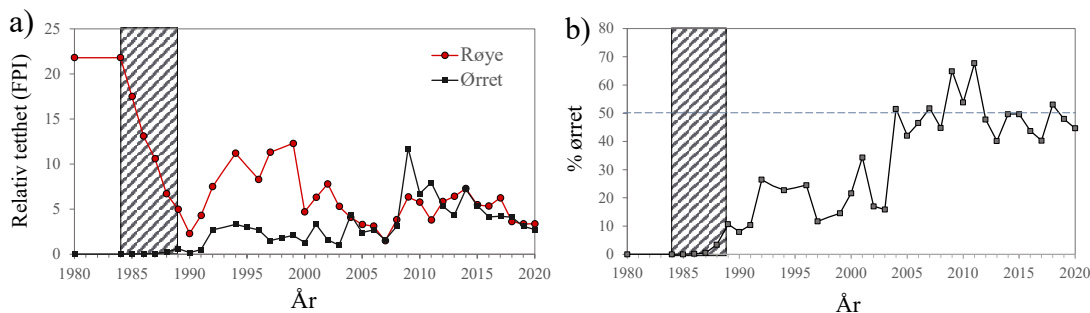
### Fisketetthet og artssammensetning

Det store uttaket av fisk gjennom uttynningsfisket fra 1984-89 førte til en umiddelbar og kraftig nedgang i tettheten av røye i strandsona. Rundt 1990 var den nede i omlag 20 % av den

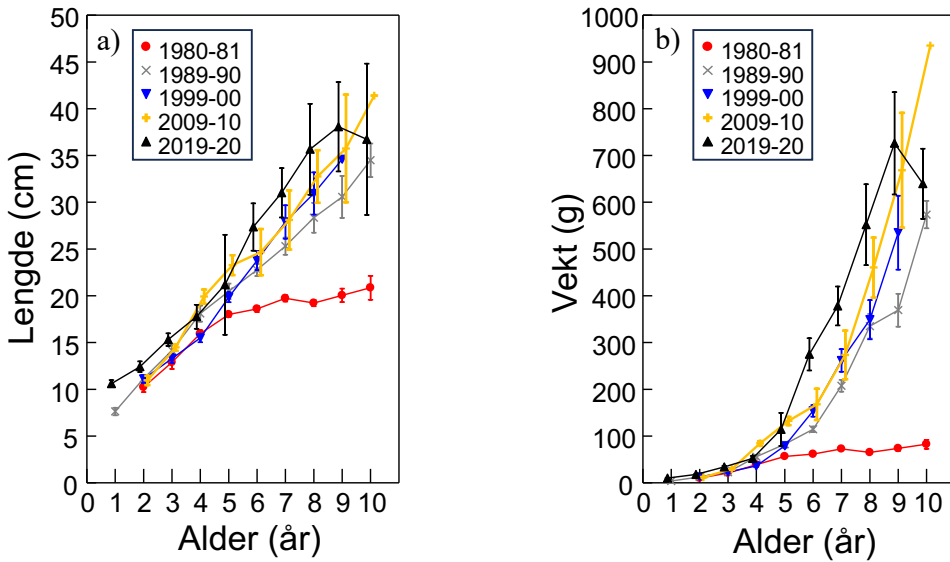
opprinnelige i den overbefolkta bestanden målt i fangst pr. innsatsenhet (FPI; Fig. 1a). Røyetettheten økte noe fram mot slutten av 1990-tallet, men avtok deretter igjen. Gjennom de to tiårene fra 2001-2020 holdt den seg stabilt lav med kun mindre fluktasjoner i størrelsesorden 20-30 % av tettheten før uttynningsfisket. Før kultiveringsarbeidet startet var ørret som nevnt nesten fraværende i fangstene, men etter at uttynningsfisket tok effekt begynte tettheten av ørret å ta seg opp. Etter hvert kom den opp på et likt nivå som for røya i strandsona. Dette illustreres særlig godt gjennom utviklingen i den relative sammensetninga av de to artene der det i perioden før og dels under uttynningsfisket var ubetydelig med ørret i fangstene etterfulgt av ei kontinuerlig økning av andelen frem mot 2005 (Fig. 1b). Ørretandelen har deretter fluktuert rundt 50 % av fangstene gjennom resten av undersøkelsesperioden frem til 2020. Tettheten av røye og ørret har dermed siden 2005 holdt seg noenlunde lik i strandsona.

### Vekst, størrelsessammensetning og ondisjon hos røya

På begynnelsen av 1980-tallet var tilveksten i den overbefolkede røyebestanden svært dårlig og gjennomsnittslengden flatet ut rundt 20 cm for de eldste aldersgruppene (Fig. 2a). Allerede mot avslutningen av uttynningsfisket i 1989-90 hadde det skjedd ei betraktelig økning i røyas vekst der 9-10 år gammel fisk oppnådde lengder på rundt 30 cm. Denne økte tilveksten er opprettholdt og dels også ytterligere forbedret over



Figur 1. a) Relativ tetthet (fangst pr innsatsenhet, FPI; antall fisk pr 100 m<sup>2</sup> garn pr natt) av røye og ørret i strandsona i Takvatn i perioden fra 1980 til 2020. b) Andel (%) av ørret i garnfangstene fra strandsona. Skravert boks angir tidsrommet for uttynningsfisket.

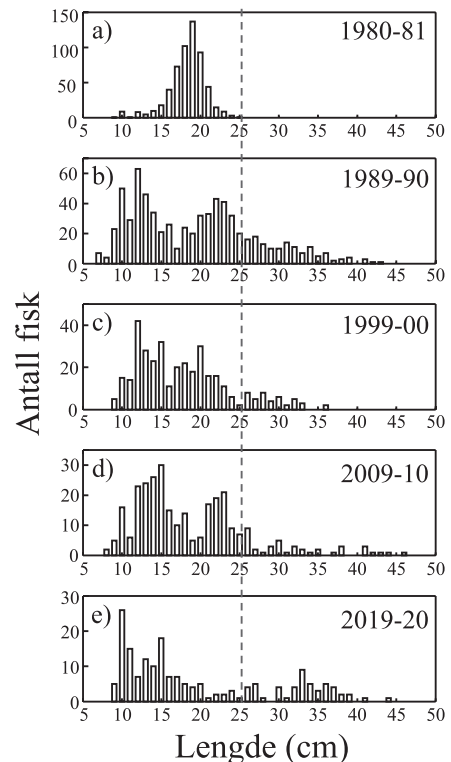


Figur 2. Tilvekst i form av gjennomsnitt av a) lengde ( $\pm$  95% konfidensintervall) og b) vekt ( $\pm$ SE) av røye i Takvatn i 1980-81, 1989-90, 1999-2000, 2009-10 og 2019-20.

de påfølgende tre tiårene frem mot 2020 (Fig. 2a). Den økte veksten sees særs tydelig i endringene i fiskens vekt (Fig. 2b). Før uttynningsfisket flatet vekta ut rundt 100 g, mens allerede i 1989-90 var snittvekta på de eldste aldersgruppene nærmere 500 g. Denne økninga har dels fortsatt gjennom de påfølgende tiårene med gjennomsnittsvekter fra 700-900 g for de eldste fiskene i 2009-10 og 2019-20.

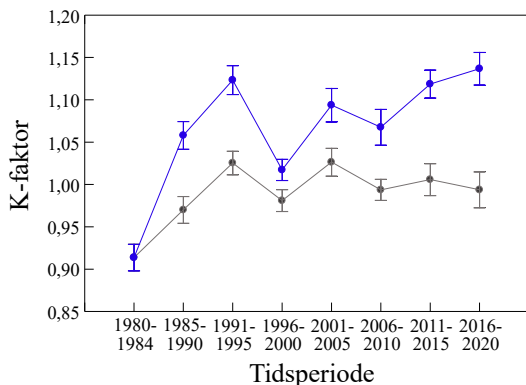
Den økte tilveksten hos røya ga seg videre utslag i ei markant økning i andelen individer > 25 cm etter uttynningsfisket (Fig. 3). Røye av denne størrelsen ble knapt registrert i den overbefolka bestanden (Fig. 3a). Innslaget av stor røye har opprettholdt seg gjennom hele den videre undersøkelsesperioden (Fig. 3c,d,e). I tillegg har det skjedd ei markant økning i innslaget av smårøye (<15 cm) i strandsona (Fig. 3b,c,d,e); størrelsesgrupper som nesten var fraværende i den overbefolka bestanden (Fig. 3a).

Også kondisjonen til røya økte vesentlig etter at uttynningsfisket var gjennomført (Fig. 4). I den overbefolka bestanden var gjennomsnittlig K-faktor for fisk >20 cm ca. 0.91. Etter at fiske-tettheten ble redusert skjedde det ei rask økning i K-faktor som med unntak av en dipp i perioden 1996-2000, har variert rundt et gjennom-



Figur 3. Lengdefordeling av røye i fangstene fra strandsona i a) 1980-81, b) 1989-90, c) 1999-2000, d) 2009-10 og e) 2019-20. Stiplet linje angir 25 cm størrelse.

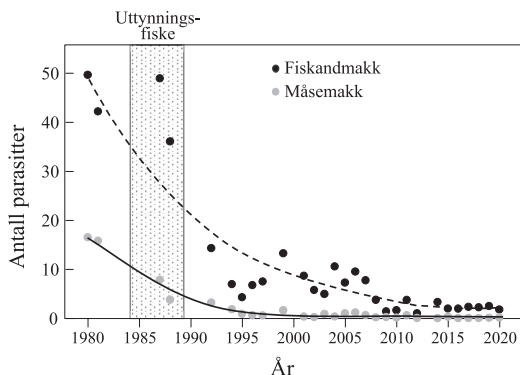
snitt på ca. 1.10 fra 1991 og til 2020. Denne kraftige økningen henger dels sammen med det økte innslaget av større fisk med en markant høyere K-faktor. Men selv om sammenligningen begrenses kun til røye mellom 20-25 cm, så var det ei signifikant økning i K-faktor fra før uttynningsfisket til hele perioden fra 1991 til 2020 (Fig. 4 - grå linje; ANOVA,  $p < 0.001$ ).



Figur 4. Gjenomsnittlig K-faktor ( $\pm$  95 % konfidensintervall) i ulike tidsperioder i Takvatn fra 1980 til 2020. Blå linje og symbol – Røye >20cm; Grå – Røye 20-25 cm.

### Parasittinfeksjon i røye

Før uttynningsfisket ble gjennomført var det en høy infeksjon av bendelmarklarver hos røya med et gjennomsnitt på 40-50 fiskandmark og ca. 15 måsemark pr 100 g fisk (Fig. 5). Etter



Figur 5. Infeksjon av fiskandmark og måsemark (antall parasitter pr 100 g fisk) i røye fra Takvatn i perioden fra 1980 til 2020. Skravert boks angir tidsrommet for uttynningsfisket. Stiplet trendlinje – fiskandmark; heltrukket trendlinje – måsemark.

uttynningsfisket skjedde en rask nedgang i infeksjonene, og gjennomsnittet har etter hvert flatet ut godt under fem fiskandmark og nær null måsemark over de siste 10-15 årene.

### Diskusjon

Uttynningsfisket i Takvatn førte til en rask og dramatisk endring i fiskebestanden, i første rekke gjennom en sterk reduksjon i tettheten av røye samtidig som vekst, størrelse og kondisjon økte. Langtidsstudiene viser at disse endringene har opprettholdt og dels forsterket seg over tid. I tillegg har det skjedd en gradvis reduksjon i infeksjonen av måse- og fiskandmark som det seineste tiåret har vært på lave nivåer. En viktig effekt er også det økte innslaget av storvokst ørret. Ørrettettheten har gått fra ubetydelig til å være på nivå med røya i strandsona. Fiskebestanden i Takvatn har dermed endret seg fra å være overbefolket og dominert av småvokst og sterkt parasitert røye til å bli en attraktiv bestand med rask vekst og god kvalitet i tillegg til en god balanse mellom ørret og røye. Kultiveringsprosjektet har dermed gitt et svært vellykket resultat, og det har også vist seg at de positive effektene er opprettholdt over tid.

Uttynningsfisket viste seg å være svært effektivt, og nedgangen i tetthet av røye var betydelig. På kort sikt lyktes man dermed med å få til den ønskede reduksjonen av røyebestanden, men det var fortsatt usikkert hva som ville skje med bestandsstørrelsen når uttynningsfisket tok slutt. Den umiddelbare tetthetsøkninga av røye etter avsluttet fiske var derfor foruroligende, men fra starten av 2000-tallet avtok tettheten igjen og har holdt seg lav i de to påfølgende tiårene frem mot 2020. Tetthetsreduksjonen av røye må derfor kunne sies å være av stabil og langvarig art. Tetthetsøkninga de første årene etter avsluttet utfisking var resultatet av ei økt rekruttering av ungfisk som en naturlig respons på det store uttaket av eldre røye. En tilsvarende respons med økt rekruttering kan også forventes i andre systemer hvor det settes i gang et slikt kultiveringstiltak, noe som fort kan bli kritisk for en vellykket kultivering om man avslutter utfiskingen for tidlig.

To faktorer er sentrale for at reduksjonen av røyebestanden i Takvatn har blitt opprettholdt over tid. For det første økte røyas tilvekst mye slik at det etter hvert ble en god del stor fisk i bestanden. Dette førte til en økt grad av kannibalisme (Amundsen 1994), noe som trolig bidro til å holde rekrutteringa i sjakk (Klemetsen et al. 2002; Amundsen et al. 2019). En enda viktigere faktor er den markante framveksten av ørret. Den økte mengden av smårøye i strandsona etter uttynningsfisket, gav ørreten rik tilgang på passe små byttefisk og dermed et godt grunnlag for økt individvekst og videre bestandsekspansjon (Persson et al. 2007). Paradoksalt nok førte altså uttynningen av røyebestanden til at tilgangen på ung smårøye som byttefisk for ørreten økte. Årsaken var rett og slett at uttynningsfisket endret sammensetninga av røyebestanden fra dominans av gammel fisk til økt innslag av ungfisk. Denne oppblomstringa av ung smårøye kunne på sikt ha ført til at bestanden på ny ble overbefolka. Økningen av ørretbestanden og dens beiting på smårøye ble derfor sammen med røyas kannibalisme en helt sentral reguleringsfaktor for å holde tettheten av røya på et gunstig nivå (Amundsen 1994; Klemetsen 2019). Dette var nok også en viktig årsak til at tettheten av røye avtok igjen fra slutten av 1990-tallet, samtidig som ørretbestanden økte. Den storvokste ørreten har også en viktig rolle i å holde bestanden av tre-pigget stingsild i sjakk gjennom predasjon (Amundsen 1994; Amundsen et al. 2015, 2019).

Den store reduksjonen i røyetetthet i Takvatn førte også til ei kraftig økning i fiskens vekst. Dette henger sammen med at uttynningen gjorde næringsforholdene bedre for de gjenværende fiskene. Færre konkurrenter ga mer mat til hvert enkelt individ, og matinntaket økte dermed kraftig (Amundsen et al. 2007). Forbedra næringsforhold ga seg også utslag i at røyas kondisjon økte, samtidig som innslaget av større fisk økte markant. Resultatene bekrefter dermed at røya i den overbefolka bestanden led under ei kraftig næringsbegrensning på grunn av høy intraspesifikk konkurranse (Amundsen et al. 1993; Klemetsen et al. 2002). Resultatet var altså

dårlig vekst på grunn av et lavt næringsinntak samt at inntatt energi gikk til produksjon av gonader og ikke til somatisk vekst (Amundsen et al. 2007, 2019). En tilsvarende situasjon er påvist i svenske studier av en tett populasjon av abbor (Persson 1983, 1987). Fisk har typisk en svært fleksibel vekst og størrelse som kjønnsmoden voksen (Jobling 1994, Wootton 1998). De kan altså kompensere for næringsbegrensning og sult ved å redusere vekst og kroppstørrelse (e.g. van Dijk, Hardewig & Hölker 2005), i motsetning til f.eks. pattedyr og fugl der en slik situasjon vil føre til økt dødelighet (Camphuysen et al. 2002; Reid & Forcada 2005). Denne fleksibiliteten er årsaken til at bl.a. røye kan ha sterkt overbefolkede bestander dominert av småvokst fisk, men den betyr også at det kan oppnås store responser gjennom økt næringsinntak og vekst ved å redusere tettheten av fisk, slik som vist i Takvatn.

De positive endringene i vekst, størrelse og kondisjon hos røya i Takvatn hang også sammen med kvalitative endringer i dietten (Klemetsen et al. 2002; Amundsen et al. 2019). I den overbefolkede røyebestanden var små vannlopper (*Bosmina* spp.) og hoppekreps viktige byttedyr (Amundsen & Klemetsen 1988), mens større «matpakker» som store vannlopper (særlig *Daphnia* spp. og *Bythotrephes longimanus*) har økt i betydning etter uttynningsfisket (Klemetsen et al. 2002; Prati et al. 2021). I tillegg er dietten til den større røya dominert av bunndyr som snegl og dels marflo (Prati et al. 2021). Røya beitet også en god del på tre-pigget stingsild i den overbefolkede bestanden (Amundsen & Klemetsen 1988), men stingsilda har seinere vært et mer sjeldent byttedyr (Prati et al. 2021). Dette er i tråd med Adalsteinsson (1979), som konkluderte med at røya kun beiter på stingsild når det er liten tilgjengelighet av andre byttedyr.

Endringene i røyas diett og næringsinntak har også hatt betydning for infeksjonen av næringstransmitterte parasitter (Kuhn et al. 2016b, Henriksen et al. 2019). Dette er parasitter som infiserer fisken via larvestadier i næringsdyr (mellomverter) de spiser (Kristoffersen et al. 2017). For måse- og fiskandmark er hoppekreps



mellomverter, mens tre-pigget stingsild fungerer som såkalt transportvert. Det innebærer at også stingsild, i likhet med røye og ørret, blir infisert ved å spise hoppekreps. Men hvis stingsild (eller små røye) med mange parasittlarver igjen blir spist av røye og ørret, kan særlig måsemarm re-etablere seg hos disse. Dette er årsaken til at store fiskepisende individer av røye og særlig ørret kan ha svært høye infeksjoner selv om de har vokst fra å spise små hoppekreps (Henriksen et al. 2016).

Etter at uttynningsfisket ble gjennomført beiter røya mye mindre både på hoppekreps og stingsild, og det er nok en viktig faktor for at infeksjonen av måse- og fiskandmark har blitt sterkt redusert. Analyser av langtidsdataene på fisk og parasitter har i tillegg vist at den kraftige beskatningen av gammel og sterkt parasittinfisert røye gjennom uttynningsfisket samt den økte tettheten av ørret, også har hatt stor betydning for nedgangen (Henriksen et al. 2019). Gjennom den harde beskatningen av røye økte dødeligheten av disse parasittene ved at nærmere 30 millioner bendelmark ble fjernet sammen med fisken. Videre har dødeligheten økt gjennom den storvokste ørretens predasjon på infisert stingsild og smårøye på tross av at parasittene også kan infisere ørreten. Årsaken er knyttet til at fiskepisende fugl er sluttverter i parasittenes livssykluser, altså hvor de kjønnsmodner og produserer enorme mengder egg. Når et stort antall måse- og fiskandmark ender opp i storvokst ørret, så brytes parasittenes livssyklus ved at disse fiskene er alt for store til å bli spist av fugl (Henriksen et al. 2019). Parasittene dør dermed i eller med fiskeverten. Dette understreker betydningen av å beskytte storvokst ørret mot overbeskatning da de i tillegg til å holde smårøye og stingsild i sjakk også bidrar til å holde måse- og fiskandmakkinfeksjonen nede. Baksiden av medaljen er at mange av de store ørretene i Takvatn har en svært høy parasittinfeksjon (Henriksen et al. 2016, 2019) og dermed er lite attraktive som matfisk. Oppfordringen er derfor at om disse fanges, så bør de helst settes ut igjen da de gjør en viktig jobb som et blindspor i parasittenes livssyklus. I tillegg er

det viktig å grave ned eller brenne fiskeavfall slik at man unngår at parasitter spres til fugl eller andre sluttverter (Kristoffersen et al. 2017).

Uttynningsfisket i Takvatn krevde stor arbeidsinnsats, men god organisering og stor entusiasme og dugnadsånd fra de lokale aktørene gjorde prosjektet til en stor suksess. Under oppstarten krevde teinefisket en del prøving og feiling når det kom til bl.a. førtype, fiskedybde og tid på året, men det viste seg raskt å være en svært effektiv måte å redusere røyebestanden på (Svenning & Klemetsen 2001; Amundsen et al. 2015). Langtidsstudiene viser også at den reduserte fisketettheten kan opprettholdes over tid. Dette er ikke en selvfølge, særlig siden en fiskebestand normalt vil respondere på ei hard beskatning med å øke rekrutteringa. Skal man gå i gang med et slikt kultiveringsfiske er det derfor viktig at man er innstilt på arbeidet vil kreve stor innsats over flere år. God organisering og samarbeid er også en nødvendighet inkludert ei systematisk registrering av uttaket av fisk, oppfølging av effektene etter hvert som arbeidet skrider frem, og et godt regelverk for ei bærekraftig høsting etter kultivering. En nøkkel til suksessen i Takvatn har vært det nære samarbeidet mellom forskere og lokale interessenter, noe som var særlig viktig siden dette har vært et pionerprosjekt der det var nødvendig å bygge opp ny kunnskap og praktisk erfaring underveis. Gjennom langtidsundersøkelsene er disse erfaringene nå tilgjengelig som en basis kunnskap for andre tilsvarende kultiverings tiltak (Amundsen et al. 2015). Dermed vil slike nye tiltak forhåpentligvis ha et solid praktisk og kunnskapsmessig utgangspunkt for å kunne gjennomføres med suksess.

I sum har Takvatnprosjektet vist at det er mulig å gjennomføre ei kultivering av en overbefolket fiskebestand gjennom et intensivt uttynningsfiske, selv i en relativt stor innsjø. Langtidsstudiene viser også at de positive endringene vil kunne opprettholdes over tid. Den reduserte fisketettheten ga seg utslag i en sterk forbedring av vekst, størrelse og parasittinfeksjon i røyebestanden, samtidig som ørreten har tatt seg kraftig opp og har blitt en viktig

faktor for å opprettholde den nye situasjonen i vatnet. Disse endringene i artssammensetning og størrelsesstruktur har etablert en ny likevekt i fiskesamfunnet der røyebestanden nå holdes i sjakk gjennom predasjon fra ørret og intraspesifikk konkurranse fra stor røye. Tilstanden har dermed blitt stabilisert, og sjansen for at bestanden skal gå tilbake til overbefolkning er redusert. Denne stabiliteten må likevel anses som sårbar og vil kunne forskyves i favør av småfisk igjen om stor ørret og røye overbaskes, f.eks. ved selektivt fiske med stormaska garn. Dette kan forhåpentligvis unngås ved ei fortsatt fornuftig forvaltning av fiskebestanden i vatnet. Erfaringene så langt er altså svært positive, og den praktiske og økologiske kunnskapen fra Takvatnprosjektet representerer i så måte et godt modellsystem for forvaltningen av våre rike ressurser av innlandsfisk med stor og viktig overføringsverdi til andre innsjøsystemer. Studiene i Takvatn demonstrerer også nytteverdien av lange tidsserier (se også Borgstrøm 2020), der kombinasjonen av langsiktige vitenskapelige studier og overvåkning bidrar til å fremskaffe uvurderlig kunnskap både for forskning og forvaltning, særlig om dette arbeidet gjennomføres i tråd med prinsippene for adaptiv overvåkning og forvaltning (Holling 1978; Lindenmayer & Likens 2009). Studiene i Takvatn har nå pågått årlig i mer enn fire tiår. Forhåpentligvis vil det være mulig å fortsette disse undersøkelsene i mange år fremover da det fortsatt gjenstår mange ubesvarte spørsmål knyttet til økologien og forvaltningen av våre rike ferskvannsressurser.

## Takk

Stor takk til Takvatn grunneierlag for et langvarig og godt samarbeid. Takk også til grunneierlaget, Statskog Troms, og medlemmer fra Øverbygd, Målselv og Balsfjord jeger- og fiskeforeninger for organisering og gjennomføring av uttynningsfisket i Takvatn. Uten deres store entusiasme og dugnadsinnsats ville dette kultiveringsprosjektet ikke ha vært mulig å gjennomføre. Vi ønsker også å takke ei lang rekke av studenter og nasjonale og internasjonale sam-

arbeidspartnere som har gitt viktige bidrag til de økologiske og parasittologiske studiene i vatnet. UiT Norges arktiske universitet og Norges forskningsråd (prosjekt nr. 213610) har gitt økonomisk støtte til langtidundersøkelsene i Takvatn.

## Referanser

- Alm, G. 1946. Reasons for the occurrence of stunted fish populations with special reference to the perch. Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm 25: 1–146.
- Amundsen, P.-A. 1994. Piscivory and cannibalism in Arctic charr. *Journal of Fish Biology* 45 (Suppl. A): 181-190.
- Amundsen, P.-A. & Klemetsen, A. 1988. Diet, gastric evacuation rates and food consumption in a stunted population of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) in Takvatn, northern Norway. *Journal of Fish Biology* 33: 697-709.
- Amundsen, P.-A., Klemetsen, A. & Grotnes, P. 1993. Rehabilitation of a stunted population of Arctic charr by intensive fishing. *North American Journal of Fisheries Management* 13: 483-491.
- Amundsen, P.-A., Kristoffersen, R., Knudsen R., & Klemetsen, A. 2002. Long-term effects of a stock depletion programme: the rise and fall of a rehabilitated whitefish population. *Advances in Limnology* 57: 577-588.
- Amundsen, P.-A., Knudsen, R. & Klemetsen, A. 2007. Intraspecific competition and density dependence of food consumption and growth in Arctic charr. *Journal of Animal Ecology* 76: 149-158.
- Amundsen, P.-A., Lafferty K, Knudsen R, Primicerio R, Klemetsen A & Kuris A.M. 2009. Foodweb and parasites in the pelagia of a subarctic lake. *Journal of Animal Ecology* 78: 563-572.
- Amundsen, P.-A., Lafferty, K.D., Knudsen, R., Primicerio, R., Kristoffersen, R., Klemetsen, A. & Kuris, A.M. 2013. New parasites and predators follow the introduction of two fish species to a subarctic lake: implications for foodweb structure and functioning. *Oecologia* 171: 993-1002.
- Amundsen, P.-A., Smalås, A., Knudsen, R., Kristoffersen, R., Siwertsson, A. & Klemetsen, A. 2015. Takvatnprosjektet – forskning og kultivering av en overbefolkta røyebestand. *Septentrio Reports* 5-2015, 53 s. DOI: <http://dx.doi.org/10.7557/7.3420>
- Amundsen, P.-A., Primicerio, R., Smalås, A., Henriksen, E.H., Knudsen, R., Kristoffersen, R. & Klemetsen, A.

2019. Long-term ecological studies in northern lakes – challenges, experiences and accomplishments. *Limnology & Oceanography* 64: S11–S21.
- Bagenal, T. B. 1978. *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*. (3rd ed.), Handbook No: 3, Blackwell Scientific Publication, Oxford, 365 s.
- Borgström, R. 2000. Ferskvannsfisk - en viktig ressurs i fortid og nåtid, s. 11-20 i: *Fisk i Ferskvann. Et samspill mellom bestander, miljø og forvaltning* (Borgström, R. & Hansen, L.P., red.). Landbruksforlaget, Oslo.
- Borgström, R. 2020. Bladet fra munnen: Sikring av lange tidsserier i vassdrag. VANN 04-2020: 259-261.
- Born-Torrijos, A., Paterson, R.A., van Beest, G.S., Schwelm, J., Vyhliđalová, T., Henriksen, E.H., Knudsen, R., Kristoffersen, R., Amundsen, P.-A. & Soldánová, M. 2020. Temperature does not influence functional response of amphipods consuming different trematode prey. *Parasitology Research* 119: 4271–4276.
- Born-Torrijos, A., Paterson, R.A., van Beest, G.S., Vyhliđalová, T., Henriksen, E.H., Knudsen, R., Kristoffersen, R., Amundsen, P.-A., & Soldánová, M. 2021. Cercarial behaviour alters consumer functional response of three-spined sticklebacks. *Journal of Animal Ecology* 90: 978-988.
- Braicovich, P.E., Kuhn, J.A., Amundsen, P.-A. & Marcogliese, D.J. 2016. Three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*, as a possible paratenic host for salmonid nematodes in a subarctic lake. *Parasitological Research* 115: 1335-1338.
- Camphuysen, C.J., Berrevoets, C.M., Cremers, H.J.W.M., Dekinga, A., Dekker, R., Ens, B.J., van der Have, T.M., Kats, R.K.H., Kuiken, T., Leopold, M.F., van der Meer, J. & Piersma, T. 2002. Mass mortality of common eiders (*Somateria mollissima*) in the Dutch Wadden Sea, winter 1999/2000: starvation in a commercially exploited wetland of international importance. *Biological Conservation* 106: 303–317.
- Frainer, A., Johansen, K.S., Siwertsson, A., Mousavi, S.K., Brittain, J.E., Klemetsen, A., Knudsen, R. & Amundsen, P.A. 2016. Variation in functional trait composition of benthic invertebrates across depths and seasons in a subarctic lake. *Fundamental and Applied Limnology* 188: 103-112.
- Grotnes, P. & Klemetsen, A. 1989. Et storstilt økologisk eksperiment. *Ottar* 176: 42-50.
- Henriksen, E., Knudsen, R., Kristoffersen, R., Kuris, A.M., Lafferty, K.D., Siwertsson, A. & Amundsen, P.-A. 2016. Ontogenetic dynamics of *Diphyllbothrium* infections in sympatric Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) and brown trout *Salmo trutta* L. *Hydrobiologia* 783: 37-46.
- Henriksen, E.H., Frainer, A., Knudsen, R., Kristoffersen, R., Kuris, A.M., Lafferty, K.D. & Amundsen, P.-A. 2019. Experimental fishing reduces tapeworms in Arctic charr by increasing parasite mortality rather than by reducing density-dependent transmission. *Journal of Applied Ecology* 56: 1482–1491.
- Holling, C.S. 1978. *Adaptive environmental assessment and management*. John Wiley & Sons.
- Jobling, M. 1994. *Fish Bioenergetics*. Chapman & Hall, London.
- Klemetsen, A. & Elliott, J. M. 2010. Spatial distribution and diversity of macroinvertebrates on the stony shore of a subarctic lake. *International Review of Hydrobiology* 95: 190–206.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Grotnes, P.E., Knudsen, R., Kristoffersen, R. & Svenning, M.-A. 2002. Takvatn through 20 years: long-term effects of an experimental mass removal of charr *Salvelinus alpinus* from a large subarctic lake. *Environmental Biology of Fishes* 64: 39-47.
- Klemetsen, A., Aase, B. M. & Amundsen, P.-A. 2020. Density, abundance, and life histories of littoral chydorids (Cladocera: Chydoridae) in a subarctic, European lake. *Journal of Crustacean Biology* 40: 534-543.
- Knudsen, R., Amundsen, P.-A., Nilsen, R. Kristoffersen, R. & Klemetsen, A. 2008. Food borne parasites as indicators of trophic segregation between Arctic charr and brown trout. *Environmental Biology of Fishes* 83: 107-116.
- Kotowych, N., Smalås, A., Amundsen, P.-A. & Primicerio, R. 2023. Climate warming accelerates somatic growth of an Arctic fish species in high-latitude lakes. *Scientific Reports* 13:16749.
- Kristoffersen, R. 1989. Parasittene hos Takvassroya. *Ottar* 176: 31-37.
- Kristoffersen, R., Knudsen, R. & Amundsen, P.-A. 2017. Bendelmark i örret og roye. *Jakt og Fiske*: 2017, nr. 9, 60-63.
- Kuhn, J.A., Kristoffersen, R., Knudsen, R., Jakobsen, J., Marcogliese, D.K.J., Locke, S.A., Primicerio, R. & Amundsen, P.-A. 2015. Parasite communities of two three-spined stickleback populations in subarctic Norway - effects of a small spatial-scale host introduction. *Parasitological Research* 114: 1327–1339.

- Kuhn, J.A., Frainer, A., Knudsen, R., Kristoffersen, R. & Amundsen, P.-A. 2016a. Effects of fish species composition on *Diphyllbothrium* spp. infections in subarctic brown trout - is three-spined stickleback a key species? *Journal of Fish Diseases* 39: 1313-1323.
- Kuhn, J.A., Knudsen, R., Kristoffersen, R. & Amundsen, P.-A. 2016b. Temporal changes and between-host variation in the intestinal parasite community of Arctic charr in a subarctic lake. *Hydrobiologia* 783: 79-91.
- Langeland, A. & Jonsson, B. 1990. Management of stunted populations of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta*) in Norway. s. 396-405 i: *Management of Freshwater Fisheries* (eds W.L.T. van Densen, B. Steinmetz & R.H. Hughes), Pudoc, Wageningen.
- Lindenmayer, D.B. & Likens, G.E. 2009. Adaptive monitoring: A new paradigm for long-term research and monitoring. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 482-486.
- Moore, S.E., Siwertsson, A., Lafferty, K.D., Kuris, A.M., Soldánová, M., Morton, D., Primicerio, R. & Amundsen, P.-A. 2024. Parasites alter food-web topology of a subarctic lake food web and its pelagic and benthic compartments. *Oecologia* 204: 257-277.
- Persson, L. 1983. Food consumption and competition between age classes in a perch *Perca fluviatilis* population in a shallow eutrophic lake. *Oikos* 40: 197-207.
- Persson, L. 1987. The effects of resource availability and distribution on size class interactions in perch, *Perca fluviatilis*. *Oikos* 48: 197-207.
- Persson, L., Amundsen, P.-A., De Roos, A.M., Klemetsen, A., Knudsen, R. & Primicerio, R. 2007. Culling prey promotes predator recovery - alternative states in a whole-lake experiment. *Science* 316: 1743-1746.
- Prati, S., Henriksen, E.H., Knudsen, R. & Amundsen, P.-A. 2020a. Impacts of ontogenetic dietary shifts on the food-transmitted intestinal parasite communities of two lake salmonids. *International Journal of Parasitology: Parasites and Wildlife* 12: 155-164.
- Prati, S., Henriksen, E.H., Knudsen, R. & Amundsen, P.-A. 2020b. Seasonal dietary shifts enhance parasite transmission to lake salmonids during ice cover. *Ecology and Evolution* 10: 4031-4043.
- Prati, S., Henriksen, E.H., Smalås, A., Knudsen, R., Klemetsen, A., Sánchez-Hernández, J., & Amundsen, P.-A. 2021. The effect of inter-and intraspecific competition on individual and population niche widths - a four-decade study on two interacting salmonids. *Oikos* 130: 1679-1691.
- Reid, K. & Forcada, J. 2005. Causes of offspring mortality in the Antarctic fur seal, *Arctocephalus gazella*: the interaction of density dependence and ecosystem variability. *Canadian Journal of Zoology* 83: 604-609.
- Sánchez-Hernández, J., Prati, S., Henriksen, E.H., Smalås, A., Knudsen, R., Klemetsen, A., & Amundsen, P.-A. 2022. Exploring temporal patterns in feeding ecology: Are ontogenetic dietary shifts stable over time? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 32: 1141-1155.
- Shaw, J.C., Henriksen, E.H., Knudsen, R., Kuhn, J.A., Kuris, A.M., Lafferty, K.D., Siwertsson, A., Soldánová, M., & Amundsen, P.-A. 2020. High parasite diversity in the amphipod *Gammarus lacustris* in a subarctic lake. *Ecology and Evolution* 10: 12385-12394.
- Soldánová, M., Georgieva, S., Roháčová, J., Knudsen, R., Kuhn, J.A., Henriksen, E.H., Siwertsson, A., Shaw, J.C., Kuris, A.M., Amundsen, P.-A., Scholz, T., Lafferty, K.D. & Kostadinova, A. 2017. Molecular analyses reveal high cryptic diversity of trematodes in a sub-Arctic lake. *International Journal of Parasitology* 47: 327-345.
- Soot-Ryen, T. 1937. Takvannet i Troms fylke. Særtrykk av N.J.&F.F.s tidsskrift, 1937.
- Svenning, M.-A. 1989. Fiskehistoria om Takvatnet. *Ottar* 176: 8-15.
- Svenning, M.-A. & Klemetsen, A. 2001. Overbefolkede røyevatn i Nord-Norge (ORN). Veiledning i teinefiske. Sluttrapport fra ORN-prosjektet. Tromsø, Norsk institutt for naturforvaltning og Norges fiskerihøgskole. 47 s.
- Ugedal, O., Dervo, B. K. & Museth, J. 2007. Erfaringer med tynningsfiske i innsjøbestander i Norge. NINA rapport 282. 64 s.
- van Dijk, P.L.M., Hardewig, I. & Hölker, F. 2005. Energy reserves during food deprivation and compensatory growth in juvenile roach: the importance of season and temperature. *Journal of Fish Biology* 66: 167-181.
- Wootton, R. J. 1998. *Ecology of teleost fishes*. Chapman & Hall, London.
- Ylikarjula, J., Heino, M. & Dieckmann, U. 1999. Ecology and adaptation of stunted growth in fish. *Evolutionary Ecology* 13: 433-453.