



UiT Norges arktiske universitet

Fakultet for biovitenskap, fiskeri og økonomi

Institutt for arktisk og marin biologi

**Livshistoriestrategier hos sjørøye (*Salvelinus alpinus* (L.)) i Laksvatn,
Nord-Norge**

Linda Nilsen Opheim

BIO-3907 Masteroppgave i biologi, lektorutdanning 8-13

Juni 2022

Forord

Jeg har alltid vært fascinert av livet i vannet, antakelig fordi det er så mye uoppdaget der. Og underveis i studiene har jeg fått en spesiell interesse for de salmonide artene. Derfor var det ingen tvil hos meg da tiden var inne for å velge hva jeg ønsket å fordype meg i – jeg ville ha et prosjekt innen «brakkvannsbiologi». Og det fikk jeg!

Jeg vil rette en stor takk til mine veiledere fra Universitet, Rune Knudsen og Gabrielle Grenier, for masse hjelp til masteren. Rune, din grundige feedback har holdt meg strukturert i skriveprosessen, og har motivert meg til å alltid ville gjøre det bedre. Gabrielle, din faglige ekspertise og diskusjonene underveis har hjulpet meg til å skjønne og bli bedre. Tusen takk for all hjelpen begge to og for kunnskapen dere har delt med meg, og ikke minst for å alltid være tilgjengelig til å svare meg på alle mine mange spørsmål. Å skrive master med dere som veiledere har vært en fin og lærerik opplevelse. Dåkker e sjef!

Jeg vil også takke alle som har vært med på dette prosjektet, både i felt og på lab. Takk til prosjektleder, Hallvard Jensen fra Nibio, for all hans tid og innsats som er lagt ned i prosjektet. Jeg ønsker også å takke andre involverte, både fra ferskvannsgruppen og Nibio, som har hatt mindre og større roller i forbindelse med prosjektet. Deres bidrag har vært uunnværlig!

Ikke minst vil jeg takke min kjæreste samboer, Petter, for støtten og oppmuntringen, de påtvungne pausene og alle kaffekoppene på disse sene kveldene. Tenk at du har holdt ut med meg i alle disse årene på utdanningen. Forhåpentligvis har jeg bedre tid til alt nå som jeg har levert «masterpiecen»!

Linda

Faglig relevans til skolen

Jeg har tatt til meg mye lærdom underveis i prosjektet som kan videreføres til lærerprofesjonen og elevene, og jeg ser flere relevanser til skolen i denne masteroppgaven, både når det gjelder elevkursjoner, veiledning av elever og biologi generelt.

Feltarbeid har gitt meg mer erfaring i hvordan naturen kan brukes som læringsarena i forbindelse med elevkursjoner. I de nye læreplanene har utforskende arbeidsmetoder en sentral plass, og elevkursjoner kan være en måte å nå enkelte kompetansemål på, blant annet ved å utforske det biologiske mangfoldet i nærområdet. Feltarbeid er derfor relevant både for naturfagene og for programfagene i biologi.

Veiledningen jeg har fått har gitt meg innsikt i hvordan jeg kan utføre veilederrollen jeg snart selv skal innta, når jeg skal veilede fremtidige elever i deres forskningsprosjekter. Dette har vært nyttig erfaring. Mest fordi jeg har opplevd at det ikke alltid er enkelt å innta rollen som veileder og motivator i utforskende arbeid, slik lærerens rolle er ment å være i slike arbeidsmetoder.

Innenfor biologi har oppgaven blant annet tatt for seg temaer som økologi og evolusjon, miljøtilpasninger og samspeilet mellom organismer i et økosystem. Klimaendringer og hvordan dette påvirker økosystemer og organismene som lever i det, er også blitt drøftet. Blant annet hvordan global oppvarming kan føre til tap av biologisk mangfold og utbredelse av arter. Eksemplene over er alle relevante i flere kompetansemål, både i naturfagene og programfagene i biologi. Også ved å knytte teori og praksis (eks. feltarbeid) kan elevene få bedre forståelse for biologien og verden rundt oss.

Jeg har i løpet av denne perioden fått nye erfaringer som er nyttige i lærerrollen. Jeg har fått brukt både teori og praksis, og opparbeidet en større forståelse og kunnskap om forskning og biologi som jeg kan dele med elevene og lærerkollegiet.

Innhold

Forord	i
Faglig relevans til skolen	ii
Sammendrag	v
1. Introduksjon	1
2. Material og metode	6
2.1 Område	6
<i>Laksvatn</i>	6
2.2 Feltarbeid og prøvetaking	8
<i>Vandringsfellen</i>	8
<i>Prøvetaking og merking</i>	8
<i>Førstegangsmigranter/postsmolt</i>	10
2.3 Forsøksfiske	10
<i>Garn og prøvetaking</i>	10
2.4 Laboratorium	11
<i>Disseksjon</i>	11
<i>Otolitter</i>	11
<i>Analyse av mageinnhold</i>	12
2.5 Statistiske analyser og kalkulering	13
<i>Kondisjon</i>	13
<i>Fyllingsgrad</i>	13
3. Resultat	14
3.1 Migrasjon	14
<i>Oppgangsfelle</i>	14
<i>K-faktor</i>	16
<i>Sjøopphold 2021</i>	17

3.2 Prøvetatt fisk	19
<i>Oppgangsfelle</i>	19
<i>Forsøksfiske</i>	20
<i>Aldersfordeling og kjønnsstadium hos prøvetatt røye</i>	20
3.3 Analyse av mageinnhold	22
<i>Marin diett</i>	22
<i>Ferskvannsdiett</i>	22
4. Diskusjon	24
4.1 Migrasjonsadferd	24
4.2 Næringsvandring	28
4.3 Foringsstrategier	30
<i>Ferskvannsdiett</i>	30
<i>Marin diett</i>	32
<i>Diettanalyser og videre arbeid</i>	33
4.4 Framtiden til sjørøya	34
5. Konklusjon	36
Referanser	37
Appendiks	49

Sammendrag

Sjørøye (*Salvelinus alpinus*) er en laksefiskart som kan ha flere ulike livshistorietrekk – og strategier. En strategi er anadromi hvor individer tar næringsvandring til et rikere habitat (sjøen) for å optimalisere individuell vekst og fitness. Dette studiet ser nærmere på migrasjonsadferd, trofisk nisje og vekstmønster hos sjørøye i Laksvatn ved å bruke data fra to år (2020-21). En vandringsfelle ble plassert i elven mellom Laksvatnet og Balsfjorden for registrering av migrerende individer (n=2741) for å kartlegge migrasjonsmønster og vekst, samt generell prøvetaking (n=68) og analyser på laboratorium. I løpet av toårsperioden ble totalt 2389 individer Floy-merket. Forsøksfiske i Laksvatn på høsten begge årene ble også utført. I dette studiet viste sjørøyene et tydelig migrasjonsmønster hvor de største røyene (veteranene) migrerte først til sjøen og returnerte først til ferskvann. Utvandring i mai-juni, og sjøfasen varte i omtrent 6 uker. Sjørøyene opplevde en fordobling i vekt i løpet av sjøoppholdet. Førstegangsvandrerne (smoltene) hadde høyest vektøkning i prosent, mens veteranene hadde høyest vektøkning i gram. Diett hos prøvetatte sjørøye fra oppgangsfellen indikerte at marin fisk er en viktig næringsressurs, og diettoverlappet mellom disse to årene var høyt (87,1%). Diett i sjøen har medvirket til de høye vektøkningene under sjøoppholdet. Dette studiet antyder at anadrom livshistorie for sjørøye kan være truet av klimaendringer.

1. Introduksjon

Livshistorieteori forklarer hvordan evolusjon har påvirket livshistorietrekk hos individer gjennom genetisk variasjon og naturlig seleksjon, og hjelper å forstå mekanismene bak disse (Stearns, 1992; Stearns, 2000; Winemiller, 2005). Teorien beskriver ulike faser i organismens livssyklus som vekstrate, kjønnsmoden alder, levealder, antall reproduksjoner og avkom (Stearns, 1992). Videre tar ulike trekk ved livshistorie for seg ulike faktorer innen reproduksjon og overlevelse, som blant annet størrelse ved fødsel, vekstmønster, alder og størrelse ved modning, suksess og investering ved reproduksjon, samt levetid (Stearns, 1992; Stearns, 2000). Måten organismen kombinerer disse trekkene vil påvirke organismens fitness (Stearns, 1992). Fitness er et sentralt begrep i livshistorie, og retter seg mot individets reproduktive suksess (Stearns, 1976; Stearns, 1992). Med dette så menes det hvor mange avkom et individ får, og dermed også hvor mange gener fra individet som videreføres i fremtidige generasjoner (Stearns, 1976). Fitness hos et individ blir målt mot andre individer i samme populasjon (Stearns, 1976; Hendry et al., 2004). Ulike variasjoner i fitness er med på å drive naturlig seleksjon (Stearns, 1992). Også diett og foringsstrategier er med på å forme et individs livshistorie, og har betydning for organismens vekst og utvikling gjennom livet (Young et al., 2021).

I livshistorieteori er ulike avveininger (trade-off) sentrale, hvor økning i en faktor fører til en reduksjon i en annen (Stearns, 1992). Disse avveiningene skjer når to livshistorietrekk i individet konkurrer om ressurser, hvorpå det ene trekket blir begrenset av det andre (Stearns, 1992). Eksempler på slike avveininger er vekst vs. reproduksjon, og alder vs. kjønnsmodning (Stearns, 1992; Stearns, 2000). Individer som investerer i vekst framfor reproduksjon, vil kunne oppnå høyere fekunditet på et senere tidspunkt (hvis individene ikke har en fiksert voksen størrelse), produsere flere avkom og øke sin fremtidige reproduksjonssuksess og fitness (Thorpe et al., 1984; Stearns, 1992; Jonsson & Jonsson, 1993; Klemetsen et al., 2003; Loewen et al., 2010) Individer kan både framskynde og utsette kjønnsmodningen (Stearns, 1992; Forseth et al., 1994). Enten ved å bruke energi og ressurser på gonadeutvikling framfor vekst (tidlig kjønnsmodning) eller ved å investere i somatisk vekst framfor gonadeutvikling (sen kjønnsmodning) (Stearns, 1992). I begge tilfeller vil dette gi fitnessfordeler på ulike måter (Stearns, 1992; Forseth et al., 1994; Stearns, 2000).

Individer kan øke deres fitness ved å kombinere livshistorietrekk gjennom ulike typer livshistoriestrategier (Stearns, 1976; Stearns, 1992). En strategi er migrasjon, som er vanlig hos flere dyregrupper, blant annet fugl, pattedyr og fisk (Roff, 1988; Jonsson & Jonsson, 1993; Boyle, 2011; Cagnacci et al., 2011; Chapman et al., 2012). Fisk tar sesongmessige migrasjoner til rikere habitat for å optimalisere individuell vekst (Gross, 1987). Hos fisk kan disse migrasjonene være knyttet til diadromi, som er et migrasjonsmønster hvor individene veksler mellom ulike salt – og ferskvannshabitater (Myers, 1949; Gross et al., 1988). En type diadromi er anadrom livssyklus. Anadrom livssyklus innebærer at individer blir født og gyter i ferskvann, og tar næringsvandring til sjøen for å optimalisere individuell vekst og utvikling (Myers, 1949; Gross, 1987). Anadromi er en fakultativ adferd (Gross, 1987), som vil si at fiskene ikke trenger å foreta seg dette, men at det er et alternativ. Denne livssyklusen er mer vanlig hos individer som lever i tempererte breddegrader (Gross et al., 1988). Dette fordi ferskvannsystemer i tempererte områder ofte er relativt næringsfattige, og produksjonen av næring er større i sjøen enn i ferskvann (Gross et al., 1988). Individer som migrerer kan av denne grunnen oppleve at vekstpotensialet er større i sjøen enn i ferskvannshabitatet (Gross et al., 1988; Jonsson & Jonsson, 1993; Hendry et al., 2004). Dermed kan næringsfattige innsjøsystemer fremme deres valg om å bli anadrome (Gross, 1987). Byttedyrene (eks. flere små fiskearter) kan også være på et høyere trofisk nivå i sjøen enn i ferskvann, som igjen resulterer i mer energi og høyere vekst (Grønvik & Klemetsen, 1987). Det er forventet at anadromi blir mindre favorisert blant individer dersom produktiviteten i ferskvann øker (Hendry et al., 2004; Finstad & Hein, 2012).

Det er både kostnader og fordeler med migrasjon, og næringsvandring til sjøen blir lønnsomt for individene når disse fordelene overgår kostnadene (Gross, 1987; Jonsson & Jonsson, 1993; Hendry et al., 2004). Anadromi er en strategi for å øke sitt vekstpotensial (Gross et al., 1988; Jonsson & Jonsson, 1993), og størrelser hos modne individer kan relateres til bedre reprodutiv suksess og dermed også høyere fitness (Gross, 1987; Stearns, 1992). Særlig for hunnene er kroppsstørrelse viktig for fekunditet og fitness (Thorpe et al., 1984; Jonsson & Jonsson, 1993; Klemetsen et al., 2003; Loewen et al., 2010). Også hanner oppnår fordeler med disse næringsvandringene, men disse er ikke like tydelige som hos hunnene (Klemetsen et al., 2003). Hannenes somatiske størrelser er mindre relatert til deres reprodutive suksess, men antall egg de befrukter under gyting (Klemetsen et al., 2003; Hendry et al., 2004). Overlevelsessjansene hos begge kjønn vil også øke med større kropp,

på grunn av blant annet bedre sjøvannstoleranse og mindre predasjonspress (Klemetsen et al., 2003; Hendry et al., 2004).

Det er flere kostnader og risikoer knyttet til migrering (Gross et al., 1988; Jonsson & Jonsson, 1993). Blant annet er smoltifisering både risikabel og energikrevende for fisken, men er en nødvendig prosess for tilpasning til sjøvann (Klemetsen et al., 2003; Jørgensen & Johnsen, 2014). Hos individer hvor prosessen ikke er fullt utviklet, kan dødeligheten være høy første gang de vandrer til sjøen (Jonsson & Jonsson, 1993; Arnesen et al., 1995; Jensen et al., 2019). I tillegg er migrasjon energikrevende, og svømming over lange distanser og oppstrøm i elver er utmattende for fisken (Jonsson & Jonsson, 1993; Klemetsen et al., 2003; Hendry et al., 2004). Redusert sjøvannstoleranse, predasjon og sykdommer er faktorer til at dødeligheten er høyere i sjøen enn i ferskvann (Gross et al., 1988; Jonsson & Jonsson, 1993; Jørgensen & Johnsen, 2014). Dødeligheten er høyest hos førstegangsmigranter, men blir lavere etter hvert som fiskene vokser (Schmitz, 1995; Klemetsen et al., 2003; Jensen et al., 2018; 2019; 2020).

Sjørøye (*Salvelinus alpinus*) og ørret (*Salmo trutta*) er anadrome salmonider som foretar næringsvandring til fjorder og kystnære områder (Klemetsen et al., 2003). Ofte lever disse artene i sympatri med hverandre i ferskvannshabitatet, hvor de deler på ressursene (Jensen et al., 2012). Røye og ørret har tilnærmet like livshistorier og migrasjonsmønster (Nordeng, 1983). Både kjønnsmodne og ikke-kjønnsmodne individer av røye og ørret vandrer mellom habitatene, og oppholder seg i kystnære områder under migrasjonen (Nordeng, 1983; Klemetsen et al., 2003; Jensen et al., 2020; Attencio et al., 2021). Varigheten på sjøfasen er noe ulikt mellom røya og ørret. Røya returnerer til ferskvann etter 1-2 måneder i sjøen, mens ørret bruker 3-4 måneder på sjøfasen (Berg & Berg, 1989; 1993; Rikardsen et al., 2000). Begge returnerer til ferskvannshabitatet før vinteren for å gyte og/eller overvintre, mens ørret kan også foreta sjømigreringer på vinterstid (Nordeng, 1983; Rikardsen et al., 2000; Klemetsen et al., 2003). Begge artene gyter på høsten (Jensen et al., 2012).

Dette studiet tar et nærmere blick på sjørøya og dens livshistorietrekk – og strategier. Sjørøya er en sirkumpolar fisk med utbredelse over hele den nordlige halvkulen, noe som gjør den til verdens nordligste, anadrome ferskvannsfisk (Klemetsen et al., 2003). Sjørøya er kjent for å ha en kompleks og variert livshistorie, og ulike populasjoner kan ha ulike livshistoriestrategier (Nordeng, 1983; Rikardsen et al., 2004). Populasjoner av sjørøye kan være delvis migrerende, som vil si at det er både anadrome og stasjonære røye innenfor

samme ferskvannsystem (Jonsson & Jonsson, 1993; Klemetsen et al., 2003), og kan tilhøre samme genpool (Nordeng, 1983; Santaquiteria et al., 2016). Røya er kjent for å være opportunist i ferskvann, og utnytter byttedyrressursene som er tilgjengelige, fortrinnsvis plankton og mindre krepsdyr (Grønvik & Klemetsen, 1987; Klemetsen et al., 2003). Også i sjøen er dietten noe variert, hvor røya spiser en del små fiskearter og større marine krepsdyr (eks. gammarus) (Rikardsen et al., 2000; Davidsen et al., 2020).

Sjørøya forbereder seg til det marine miljøet ved å gjennomgå smoltifisering på våren i forkant av sjøvandring (Aas-Hansen et al., 2005; Jørgensen & Johnsen, 2014). Tidlig kjønnsmodning kan føre til at smoltifisering aldri blir igangsatt (Jonsson & Jonsson, 1993; Klemetsen et al., 2003). Som regel er smoltene umodne ved første sjøvandring, og veteraner kjønnsmodnes etter 2-4 migreringer (Nordeng, 1977; 1983; Jensen et al., 2020). Røya kan vekse mellom kjønnsmoden og ikke-kjønnsmoden fase gjennom livet (Dutil, 1986; Jørgensen et al., 1997), som sier noe om kompleksiteten i deres livshistorie (Stearns, 1992).

Migrasjonsadferd hos røye avhenger av kjønn, størrelse og vanntemperaturer (Finstad et al., 1988; Klemetsen et al., 2003; Jensen et al., 2020). Hunner dominerer den anadrome populasjonen (Jonsson & Jonsson, 1993; Klemetsen et al., 2003). De tilbringer også kortere tid i sjøen enn hannene (Berg & Berg, 1993). Størrelse har betydning for utvandring. Det er som regel de største individene som vandrer ut først, og er de første til å returnere til ferskvannshabitatet (Jonsson et al., 1990; Klemetsen et al., 2003; Jensen et al., 2020). Vekststagnering, kjønnsmodning og forberedelse til gyting er faktorer som påvirker tidlig retur hos de største røyene (Rikardsen et al., 2000; Klemetsen et al., 2003). De umodne individene vender også tilbake omtrent på samme tid som de gyteklare (Rikardsen et al., 2000). Sjøtemperaturer har også betydning for migrasjonsmønsteret og vekst (Berg & Berg, 1993; Finstad et al., 2011). Røya har evnen til å vokse mye ved lave vanntemperaturer, men opplever vekststagnering ved høyere vanntemperaturer (Berg & Berg, 1989; 1992; Finstad et al., 2011). Sjøtemperaturer har også innvirkning på sjøvannstoleransen hos salmonider, og for lave sjøtemperaturer medfører redusert evne til å osmoregulere (Finstad et al., 1988; Sigholt & Finstad, 1990). På grunn av røyas preferanse for kalde vanntemperaturer, er det antatt at sjørøye har lengre opphold i kalde sjøområder enn i områder hvor sjøtemperaturen er høyere (Berg & Berg, 1993).

Hensikten til dette studiet er å undersøke livshistorietrekk – og strategier hos sjørøyepopulasjonen i Laksvatn ved å se nærmere på migrasjonsadferd, trofisk nisje og vekstmønster. Laksvatn er en subarktisk, oligotrof innsjø i Nord-Norge, og majoriteten av

røyene tilhører den anadrome populasjonen. Basert på generell livshistorieteori og andre studier, er det forventet at størrelse påvirker migrasjonsmønster hos røye, samt at næringsvandring til fjord øker vekstpotensialet hos migrerende røye. Diett og foringsstrategier er også med på å forme livshistorie hos røye, og har betydning for individets vekst. Nærmere bestemt har kroppsstørrelse og vekst, tid for ned – og oppvandring og mageinnhold blitt analysert for å teste følgende hypoteser: (a) de største røyene migrerer først til fjorden og vender først tilbake til ferskvann, (b) tilbakevandrende røye har spist marine byttedyr, fortrinnsvis marin fisk, og (c) migrerende røye har fordoblet vekten sin i løpet av sjøoppholdet.

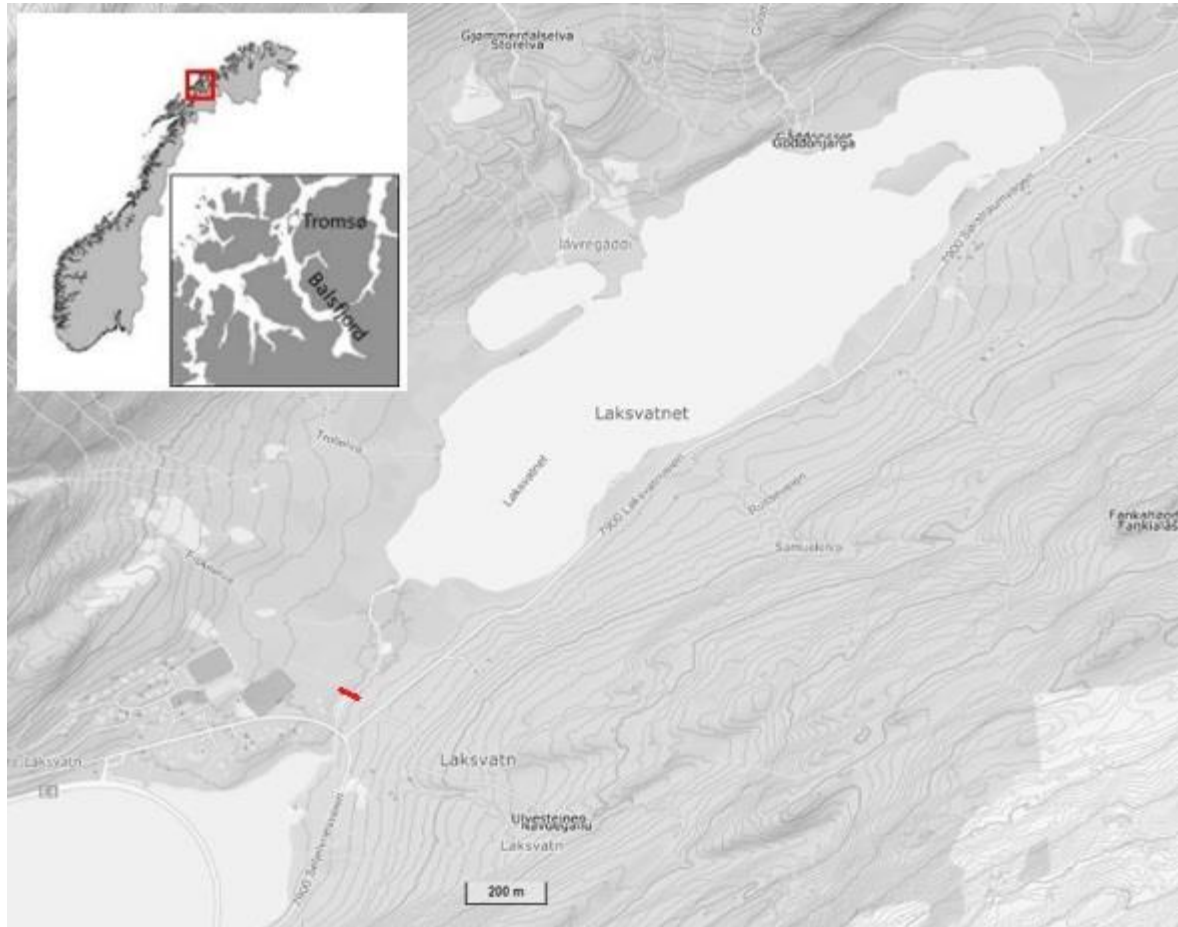
2. Material og metode

2.1 Område

Laksvatn

Laksvatnet (69.39 N' 19.39 E) er en oligotrof innsjø i Balsfjord kommune, i Tromsø og Finnmark fylke (Figur 1). Den er lokalisert 0.6 km fra Balsfjorden, og ligger 6 moh. Innsjøen er 0.8 km², og er en del av et nedslagsfelt på 13.3 km². Den har en gjennomsnittlig dybde på 6 m og maksimum dybde på 15 m (Vann-nett, 2022). I perioden november til mai er innsjøen vanligvis dekket med is. Laksvatnet er omringet av bjørkeskog, og i enkelte områder i litoralsonen er det tett vegetasjon med gress. Bunnen i innsjøen består av stein og sand. I munningen mellom Laksvatnet og Buktelva er det et område med tett, gressete vegetasjon, lik den som er beskrevet i litoralsonen. Langs elvekanten ned mot fjorden er det bjørketrær og vierkratt, og elvebunnen er steinete.

Laksvatnet er et av de viktige sjørøyevassdragene i fylket (Direktoratet for naturforvaltning, 2012), og det er antatt at det er en stor andel av anadrome individer i Laksvatn. Majoriteten av sjørøylene er antatt å migrere til havet i perioden mai-juni, og returnerer i månedene juli-september (Berg & Berg, 1989; Rikardsen et al., 1997; Jensen et al., 2020). Gytetid hos røye i Laksvatn er rundt oktober, og det er uvisst hvor gyte plassene deres er. I tillegg til sjørøye, har innsjøen anadrome populasjoner av ørret og laks (*Salmo salar*), samt trepigget stingsild (*Gasterosteus aculeatus*).



Figur 1. Område rundt Laksvatnet hvor prøvetaking og fangst har funnet sted. Plassering av vandringsfelle i elven er markert i rød på det store kartet. (Nordli, 2021; Norgeskart, 2022)

2.2 Feltarbeid og prøvetaking

Vandringsfellen

Vandringsfellen var et oppsamlingsbur for vandrende fisk, og var lokalisert i elven mellom Laksvatnet og Balsfjorden (Appendiks 1). Vanndybden hvor buret sto var inntil 70-80 cm ved høy sommervannføring, og vannhastigheten var målt til å være middels (0.3-0.7 m/s). Buret besto av en ramme av tre (LxBxH 147x104x90 cm) og nettingvegger (maskestørrelse 23x23 mm). Den var festet til elvebunnen med armeringsjern (16-19 mm), og på toppen ble det montert et avtakbart lokk. Nederst i buret var det en rektangulær åpning som førte vandrende fisk inn i fellen. To plenriver med taggene inn skjermet åpningen fra innsiden mot rømning. I bunnen av buret ble det lagt fire flate steiner for ytterligere stabilitet.

Oppsamlingsburet var plassert midt i elven med to ledegjerder som strakk seg ut fra hver side fra buret og inn mot land. Ledegjerdene var festet til bunnen med armeringsjern og belagt med samme type netting som buret. En liten åpning på endene av gjerdene gjorde at elven ikke var helt avstengt for gjennompassasje, og det var derfor mulig for utvandrende fisk å unngå fellen.

Prøvetaking og merking

Hensikten med prøvetaking var kartlegging av migrasjonsmønster og vekst hos røye under sjøvandring, og fellen var derfor operativ i perioden mai-september 2020 og 2021 (Tabell 1). Våren 2020 var ikke oppgangsfellen operativ for nedvandrende røye, og kun røye ved oppvandring ble målt og Floy-merket i 2020. I 2021 ble røye målt og merket både ved nedvandring og oppvandring. Fellen var stengt en periode på våren 2021 under vårtiningen, da høyt vannivå i elven gjorde det vanskelig å få hentet ut fisk fra fellen til prøvetaking. Fellen ble tømt daglig til varierende klokkeslett.

Under prøvetaking ble fiskene bedøvd med vandig løsning av Benzokain ($C_9H_{11}NO_2$), og målt til nærmeste mm (totallengde, L_T) og veid til nærmeste 0.1 g. Deretter ble de merket med

Floy like under ryggfinner (Appendiks 2) i henhold til Rikardsen (2000). Floy-merke er et ekstern merke som kan gi nyttig informasjon om blant annet individets migrasjon og vekst (Rikardsen, 2000), og består av en farget etikett med en plasttråd i enden. Etiketten har individuelle koder som gjør at hvert merke blir unikt for fisken som har det. Etter prøvetaking ble fiskene lagt i rent ferskvann for å komme seg etter bedøvelsen. I slutten av juni ble fellen snudd (Tabell 1), og tilbakevandrende fisk ble gjenfanget og bedøvd med benzoak, og L_T og vekt ble målt på nytt. Tilbakevandrende fisk som ikke var Floy-merket, ble merket ved retur. Utvalgte røye har blitt avlivet for videre analyse på laboratorium. Disse har blitt fryst ned samme dag de ble tatt opp fra fellen, og dissekert senere på høsten (Tabell 2).

Tabell 1. Oversikt over datoer da fellen var åpent for utvandrende og tilbakevandrende røye, antall Floy-merket og totale antall røye registrert hvert år, samt L_T , vekt og standardavvikler ($SD \pm$) til størrelsene.

	<i>Nedvandring</i>		<i>Oppvandring</i>	
	2021	2020	2021	2021
År				
Tidsrom	12.05-23.06	30.06-18.09	23.06– 18.09	
Stengt	03-06.06, 12-16.06	-	-	
Floy	97	990	1302	
n	98	1125	1518	
$L_T \pm SD$	356 \pm 99,4 mm	370.1 \pm 86.0 mm	354.2 \pm 85.9 mm	
L_T Range	228-650 mm	210-670 mm	210-650 mm	
n	98	1125	1506	
Vekt $\pm SD$	380.3 \pm 320.6 g	620.7 \pm 448.9 g	480.1 \pm 447.4 g	
Vekt range	79-1360 g	109-3200 mm	92-3210 g	
n	98	990	1506	

Tabell 2. Oversikt over perioder/datoer da fisk har blitt samlet inn, antall fisk som er avlivet og antall mageprøver og kategorier for diettanalyse.

	<i>Oppgangsfelle</i>		<i>Forsøksfiske</i>	
	2020	2021	2020	2021
År				
Dato	16.07-01.08	05.07-10.08	15.10	06.10
Antall	30	38	44	64
Mageprøver	27	38	40	64
Kategorier diett	Gammarus, insektlarve, pungreke, marin fisk, uidentifiserbar rest, krill og luftinsekter		Plankton, snegle, musling, luftinsekter, insektlarve, fiskerogn og uidentifiserbar rest	

Førstegangsmigranter/postsmolt

Siden laksefiskarter kan smoltifisere ved ulike størrelser og aldrer, var det ønskelig å finne den øvre lengdegrensen hos førstegangsmigranter (postsmolt) av røye i Laksvatn. Denne grensen ble standardisert ved å bruke lengdene på tilbakevandrende røye fra oppgangsfellen. Disse ble gruppert i størrelser på 10 mm pr. lengde (x-akse) mot antall røye (y-akse) i en graf (Appendiks 3). Dette ga en graf med multimodal lengdefordeling. Maksimal lengde på smolt i Laksvatn ble justert til å være ≤ 330 mm (oransje stolpe). Røyene lengre enn dette ble antatt å være veteraner.

2.3 Forsøksfiske

Garn og prøvetaking

Hensikten med forsøksfiske var prøvetaking av et utvalg av hele populasjonen i Laksvatnet. Forsøksfiske med fiskegarn ble utført i Laksvatnet i oktober 2020 og 2021 (Tabell 2). Tolv garn ble plassert i tre ulike vannsoner (litoral-, profundal – og pelagisk sone), og tatt opp neste dag. Maskeviddene på garnene (Nordic) var mellom 5-55 mm (5, 6.25, 8, 10, 12.5, 15.5, 19.5, 24, 29, 35, 43 og 55 mm), og maskene var distribuert på 2.5 m paneler på garnene. Garnene (LxB 30x1.5 m) i litoral – og profundal sonene var plassert ved dybdene 0-10 m og 10-16 m. Totalt var det seks garn i litoral, og fire i profundal. To flytegarn (6 m dype) ble plassert i øverste del av pelagisk sone, i nærheten av innsjøens dypeste område (12-16 m).

I innsjøen ble både merkede og umerkede røye fanget. Floy-merke gjorde det enklere å skille mellom stasjonære og anadrome røye, da Floy-merke ga en indikasjon på om fiskene hadde vært i havet. Ikke alle anadrome røye i bestanden var blitt merket under migrasjon (felle stengt, unngått felle etc.), og flere umerkede røye fra forsøksfiske ble gjenkjent som anadrome pga. ulike fysiske trekke (sølvfarget kropp, utseende, etc.). Fiskene ble fryst ned samme dag som ble garnene ble tatt opp i påvente av disseksjon (Tabell 2).

2.4 Laboratorium

Disseksjon

Fiskene ble dissekert i november samme år de ble fanget (2020 og 2021). Totallengde og vekt ble målt (nærmeste mm og 0.1 g). Otolittene ble fjernet fra de indre ørene, og lagt på beholdere med 96 % etanol for senere aldersbestemmelse. Deretter ble hodene fjernet, og fiskene ble skjært fra bryst til endetarmsåpning slik at mageregion ble åpnet. Gonadene ble analysert for bestemmelse av kjønn og modningsstadium. Magene ble tatt ut og lagt i individuelle fryseposer, for å senere bestemme fyllingsgrad og gi en diettanalyse. Innfrosne fisk hadde noe avvik i størrelser enn da de levde. Øvre grensen for førstegangsmigranter (smolt) hos dissekert fisk ble av denne grunnen satt ned til 320 mm.

Otolitter

Otolitter (ørestein) er et nyttig verktøy i aldersbestemmelse av fisk (Popper et al., 2005). De består av kalsiumkarbonat som danner nye soner for vekst hver sesong – sommersoner og vintersoner (Panella, 1971; Popper et al., 2005). I tempererte områder vokser fisk raskere under sommersesongen (Heimbrand et al., 2020). Dette gir hvite, lyse soner i otolittene (Panella, 1971). Motsatt har fisk i disse områdene en redusert vekst under vinteren (Heimbrand et al., 2020). Vintersesongen viser seg som tynne, mørke soner i otolittene (Panella, 1971). Det er disse ulike vekstsonene som blir avlest ved aldersbestemmelse, og ved å telle enten sommersonene eller vintersonene, kan alderen på fisk bli bestemt på nøyaktig måte.

Under avlesning under lupe ble otolittene tilsatt noen dråper glyserol for å gjøre vekstringene enklere å tyde. To personer avleste otolittene. Dette for å kontrollere at aldrene ble samstemte. Dersom det var tvil om alderen, ble endelige avgjørelse tatt av personen med lengst erfaring med otolitter. Totalt ble 166 av 176 fisk aldersbestemt ut fra otolitter. Hos 10 fisk manglet otolittprøvene. Disse fiskene ble gitt en alder ved å sammenligne deres kroppslengder med gjennomsnittslengder hos de ulike aldersgruppene i resten av materialet.

Analyse av mageinnhold

Analyse av mageinnhold ble utført for å undersøke diett hos røye, samt sammenligne mageinnhold og fyllingsgrad hos fisk fra innsjø og felle. Diettoverlapp ble også undersøkt. Magene ble åpnet, og fyllingsgrad (FG) med prosentskala fra tom (0 %) til full (100 %) ble visuelt estimert (Eloranta et al., 2013). Mageinnholdet ble deretter skrapet ut og identifisert under lupe, og byttedyr ble plassert i sju ulike hovedkategorier. Kategoriene for oppgangsfelle var (I) gammarus, (II) insektlarve, (III) pungreke, (IV) marin fisk, (V) uidentifiserbar rest, (VI) krill og (VII) luftinsekt. Kategoriene for forsøksfiske var (I) plankton, (II) snegle, (III) musling, (IV) luftinsekt, (V) insektlarve, (VI) fiskerogn og (VII) uidentifiserbar rest. Byttedyr som ikke kunne plasseres i de overnevnte kategoriene, ble plassert under «uidentifiserbar rest». Dette var tilfelle for mageinnhold som var blitt delvis fordøyd. Det ble anslått en prosentvis fordeling av forekomst til byttedyrene, slik at prosenten samsvarte med angitt fyllingsgrad (Jensen et al., 2017). Andel av fyllingsgrad av hver kategori av byttedyr ble kalkulert ved denne ligningen:

$$\% A = 100 \times (\sum F_i / \sum F_t)$$

hvor % A er prosent av mengden byttedyr, F_i er fyllingsgrad for diettkategori og F_t er mageprøvens totale fyllingsgrad (Jensen et al., 2017). Diettoverlapp mellom 2020 og 2021 ble undersøkt hos røyene som var prøvetatt fra samme habitat (ferskvann og marin). Denne ble kalkulert ved å bruke Schoeners indeks (Wallace, 1981):

$$\alpha = 1 - 0,5 (\sum_{i=1}^n | P_{xi} - P_{yi} |)$$

hvor α er diettoverlapp uttrykt i prosent mellom røye prøvetatt i 2020 og 2021, P_{xi} er andelen av byttedyr konsumert av x, P_{yi} er andelen av byttedyr konsumert av y, og n er antallet kategorier av byttedyr (Jensen et al., 2017). Diettoverlapp > 60 % er ansett som høy (Wallace, 1981). Innholdet i magene ble lagret i 96 % etanol i individuelle glassbeholdere. Totalt ble det analysert 65 mageprøver fra oppgangsfelle og 104 mageprøver fra forsøksfiske (Tabell 2).

2.5 Statistiske analyser og kalkulering

Statistiske analyser og kalkuleringer ble utført i Excel (datasorteringer, utregninger og tillaging av tabeller og grafer). Student t-test viser gjennomsnitt og varianser mellom testgruppene, og ble benyttet for å undersøke signifikante ulikheter i kondisjonsfaktorer og fyllingsgrader. Da kun et tilfeldig utvalg av populasjonen ble testet, er denne type t-test nyttig siden standardavvik for hele populasjonen er ukjent.

Kondisjon

Kondisjonsfaktor (k-faktor) hos fisk er relatert til vekt og lengde, og økning i kondisjon indikerer at fiskens kroppsvekt har økt raskere enn fiskens lengde (Tveiten et al., 1996). Fisk med god kondisjon har høy k-faktor. For røye ligger denne verdien rundt 1. K-faktor ble undersøkt hos migrerende røye, og ble regnet ut ved ligning:

$$\text{K-faktor} = 100 * \text{vekt (g)} / (\text{lengde (cm)})^3$$

K-faktor ble undersøkt hos Floy-merkede, gjenregistrerte røye ved tilbakevandring fra 2020 til 2021, samt Floy-merkede individer som ble registrert både ved nedvandring og oppvandring i 2021. Det ble utført ensidige t-tester for like varianser for å undersøke om det var signifikante forskjeller mellom Floy-merkede, gjenregistrerte individer og tilhørende k-faktorer. Paret t-test ble brukt både for å sammenligne k-faktor hos tilbakevandrende individer i 2021 med 2020, samt for sammenligning av k-faktorer hos migrerende individer i 2021.

Fyllingsgrad

Hos røye prøvetatt i ferskvann ble det undersøkt om det var en signifikant forskjell i fyllingsgrad mellom kjønnsmodne og ikke-kjønnsmodne individer, da det er forventet at modne, gyteklare individer spiser lite/ingenting ved gytetider (Tveiten et al., 1996; Rikardsen et al., 2003). Dette ble testet med uparet, ensidig t-test med ulike varianser.

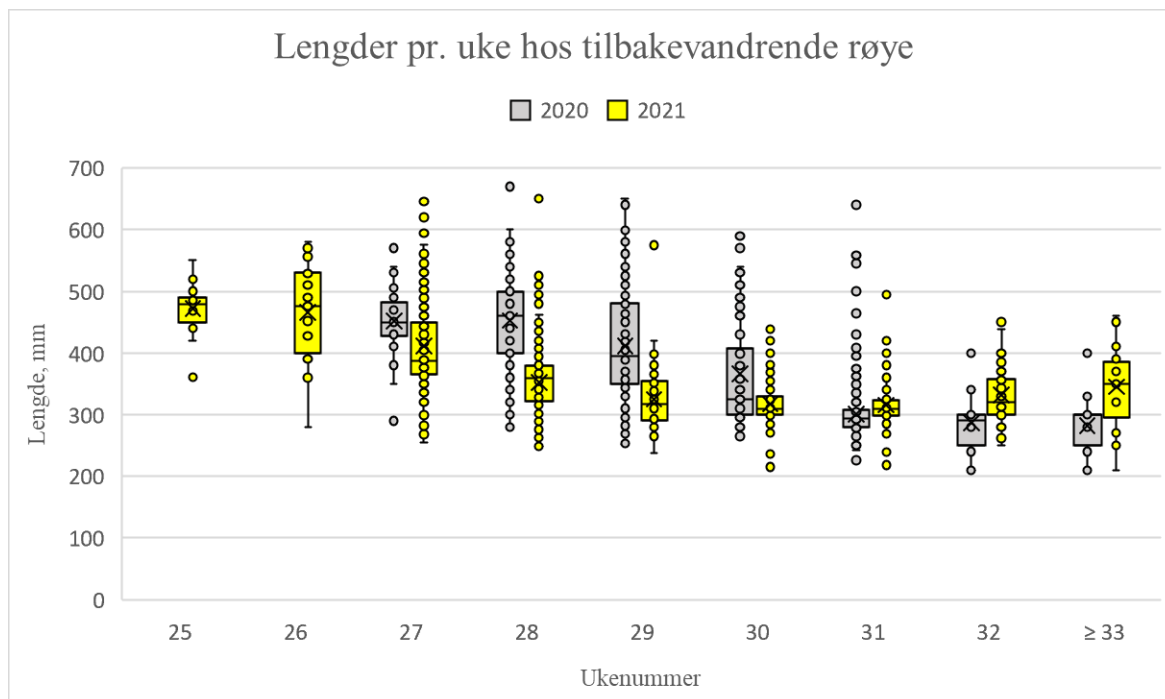
3. Resultat

3.1 Migrasjon

Oppgangsfelle

Det ble registrert 1125 røye ved oppvandring i 2020, og 990 av disse ble Floy-merket. Ved nedvandring i 2021 ble 98 røye registrert og 97 Floy-merket, og ved oppvandring ble 1518 registrert og 1302 Floy-merket. Totalt ble det registrert 2741 røye i vandringsfellen, hvorav 2389 ble merket med Floy. Total lengde (L_T) hos tilbakevandrende individer ($n=2631$) var mellom 210-670 mm (gjennomsnittslengde = 361 mm, $SD \pm 86$ mm) og kroppsvekt varierte mellom 92-3210 g (gjennomsnittsvekt = 536 g, $SD \pm 453$ g). Det ble registrert 1157 smolt ved tilbakevandring (kroppslengde ≤ 330 mm), hvorav 713 ble Floy-merket. Lengden (L_T) hos smolt var mellom 210-330 mm (snittlengde = 295 mm, $SD \pm 86$ mm), og vekten var mellom 92-662 g (snittvekt = 251 g, $SD \pm 478$ g). Det var 126 smolt som kun ble lengdemålt.

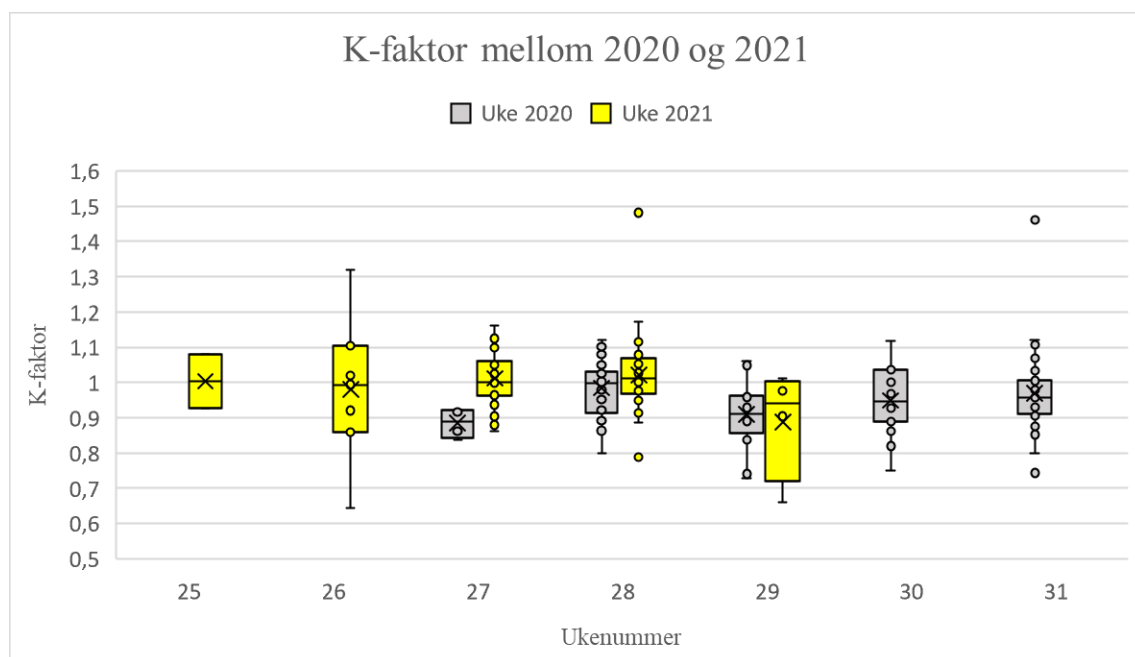
De største individene returnerte først til innsjø (Figur 2; Appendiks 4; 5). Dette er trenden både i 2020 og 2021. I 2020 avtar median og snittlengdene gradvis etter uke 28 (Figur 2). I 2021 ble de største individene registrert i uke 25 (høyest gjennomsnittslengde og median). Deretter flater lengdene gradvis ut frem til uke 31. Majoriteten av røyene returnerte til innsjø i juli begge årene (Appendiks 6; 7).



Figur 2. Median og gjennomsnitt av lengder pr. uke hos tilbakevandrende røye (2020 og 2021) pr. uke. Registreringene etter uke 33 ble plassert under uke ≥ 33 . Dette gjelder 16 røye i 2020 og 13 røye i 2021. Boksdiagrammet viser medianverdier (linjer i boksene), gjennomsnittsverdi (x i boksene), 1. og 3. kvartil (topp og bunn på boksene), minste og høyeste verdi («whiskers») og «outliers» (prikkene).

K-faktor

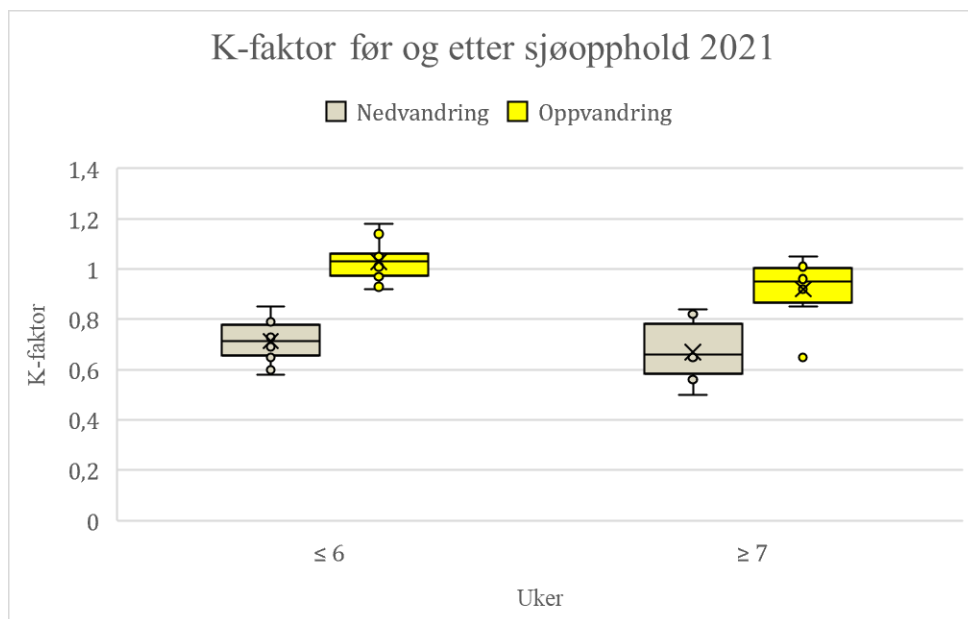
I 2020 ble 736 individer merket med Floy ved oppvandring, og året etter ble 112 av disse registrert igjen (Figur 3). Det var en signifikant økning i k-faktor i 2021 (gjennomsnitt = 1,01, SD \pm 0,10, n=112) sammenlignet med 2020 (gjennomsnitt = 0,96, SD \pm 0,10, n=112); t-test (111) = -3,8867, $p < 0,01$ (Figur 3). Av de gjenregistrerte røyene, hadde 70,3 % (n=78) høyere k-faktor ved tilbakevandring i 2021 sammenlignet med 2020. Samtlige røye hadde økning i størrelse ved tilbakevandring i 2021 sammenlignet med året før.



Figur 3. K-faktor hos røye (n=112) registrert ved oppvandring 2020 (grå) og gjenregistrert ved oppvandring i 2021 (gul). Boksdiagrammet viser medianverdier (linjer i boksene), gjennomsnittsverdi (x i boksene), 1. og 3. kvartil (topp og bunn på boksene), minste og høyeste verdi («whiskers») og «outliers» (prikkene).

K-faktor

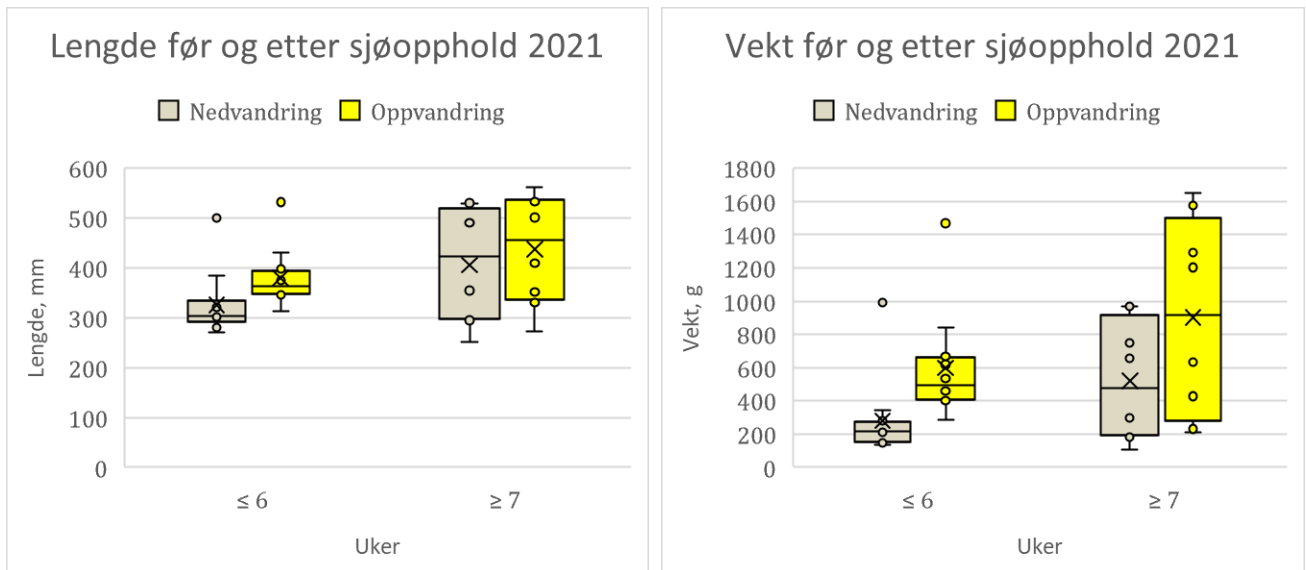
Av de 20 Floy-merkede røyene som ble registrert både ved nedvandring og oppvandring i 2021, var det en signifikant forskjell i k-faktor hos nedvandrende (k-faktor mellom 0,5-0,85, gjennomsnitt 0,70, SD \pm 0,10, n=20) og oppvandrende røye (k-faktor mellom 0,65-1,18, gjennomsnitt 0,99, SD \pm 0,11, n=20); t-test (19) = -10,4959, $p < 0,01$ (Figur 4). Varighet i marin fase utgjorde ingen tydelige forskjeller i endring i k-faktor, da økning i k-faktor var omtrent likt mellom de som brukte ≤ 6 og ≥ 7 uker på sjøoppholdet (Figur 4; Appendiks 8; 9). Alle røyene utenom en hadde økning i k-faktor etter sjøopphold (Appendiks 8). Samme røya brukte også lengst tid (71 dager) i sjøfasen.



Figur 4. K-faktor hos røye (n=20) registrert ved nedvandring (grå) og oppvandring (gul) i 2021. Uker indikerer varighet i sjøopphold (≤ 6 , n=12 og ≥ 7 , n=8). Boksdiagrammet viser medianverdier (linjer i boksene), gjennomsnittsverdi (x i boksene), 1. og 3. kvartil (topp og bunn på boksene), minste og høyeste verdi («whiskers») og «outliers» (prikkene).

Sjøvarighet og størrelser

Varighet i sjøvandring hos individmerket røye var 37-71 dager (gj. snitt 47,7 dager, SD \pm 8,0 dager) (Appendiks 9). De fleste fiskene hadde en fordobling i vekten sin i løpet av migrasjonen (gjennomsnittlig = 2,1 ganger økning, SD \pm 0,4). De største røyene (\geq 400 mm ved nedvandring, n=5) migrerte først til havet (16.mai). Disse brukte lengre tid i sjøfasen enn majoriteten av de minste røyene (\leq 400 mm ved nedvandring, n=14), som migrerte ned mellom 27. mai og 02. juni (Appendiks 9; 10; 11). Varighet i sjøopphold hos de største registrerte røyene var mellom 46-61 dager (snitt 53,0 dager, SD \pm 6,0 dager). Lengdene var mellom 490-530 mm (gj. snitt 508 mm, SD \pm 20 mm) ved nedvandring, og mellom 501-561 mm (snitt 533 mm, SD \pm 2,1 mm) ved oppvandring. Vekt hos de største røyene var mellom 658-990 g (snitt 867,8 g, SD \pm 153,2 g) ved nedvandring, og mellom 1203-1653 g (snitt 1438,2 g, SD \pm 188,6 g) ved oppvandring. Vektøkning hos de største røyene var mellom 1,3-2,2 (gjennomsnittlig = 1,7 ganger økning, SD \pm 0,3). Varigheten i sjøopphold hos de minste registrerte røyene var mellom 37-50 dager (snitt 44,1 dager, SD \pm 4,1 dager). Lengdene var mellom 252-385 mm (snitt 308 mm, SD \pm 35 mm) ved nedvandring, og ved oppvandring mellom 272-430 mm (snitt 361 mm, SD \pm 40 mm). Vekt hos de minste røyene var mellom 108-342 g (snitt 213,4 g, SD \pm 66,8 g) ved nedvandring, og mellom 211-843 g (snitt 499,4 g, SD \pm 167,8 g) ved oppvandring. Vektøkning hos de minste røyene var mellom 2,0-2,7 (gjennomsnittlig = 2,3 ganger økning, SD \pm 0,3) (Appendiks 9). Blant de minste individene var det en fisk som hadde oppholdt seg 71 dager i sjøfasen. Denne fisken ble ikke inkludert i dette resultatet, da den hadde så lang varighet i sjøen sammenlignet med de andre. Totalt sett har størrelsene hos sjøvandrende individer økt i løpet av noen uker (Figur 5; Appendiks 10; 11). Prosentvis vektøkning er størst hos de minste individene som registrert, men vektøkning i gram er størst hos de største registrerte (Appendiks 9).



Figur 5. Lengder (høyre) og vekt (venstre) hos røye (n=20) på ned – og oppvandring i 2021. Uker indikerer varighet i sjøopphold. Boksdiagrammet viser medianverdier (linjer i boksene), gjennomsnittsverdi (x i boksene), 1. og 3. kvartil (topp og bunn på boksene), minste og høyeste verdi («whiskers») og «outliers» (prikkene).

3.2 Prøvetatt fisk

Oppgangsfelle

Det ble tatt ut 68 røye fra oppgangsfellen for videre analyse på laboratorium (Appendiks 12). Totallengde (L_T) etter tining varierte mellom 163-495 mm (snittlengde = 306 mm, SD \pm 66 mm), og vekt var mellom 126-1283 g (snittvekt = 387g, SD \pm 263 g). Røyene var i alderen 3-11 år (snittalder 4.6 år, SD \pm 1,5 år) (Figur 6). Otolitter ble brukt til å aldersbestemme 62 røye, mens 6 røye ble aldersbestemt ved hjelp av kroppslengder. Ingen røye i oppgangsfellen var yngre enn 3 år (Figur 6). Kjønnfordeling var 44 hunner, 22 hanner og 2 uidentifiserte. Det var 17 kjønnsmodne, 49 (72%) umodne og 2 hadde ukjent kjønnsstadium. Blant de 68 røyene ble 45 klassifisert som smolt (lengde \leq 320 mm). L_T hos smolt var mellom 163-313 mm (snittlengde = 268 mm, SD \pm 26 mm), og vekt lå mellom 126-359 g (snittvekt = 235 g, SD \pm 49 g). Smoltene var i aldersgruppene 3-7 år (snittalder 4 år, SD \pm 0,9 år).

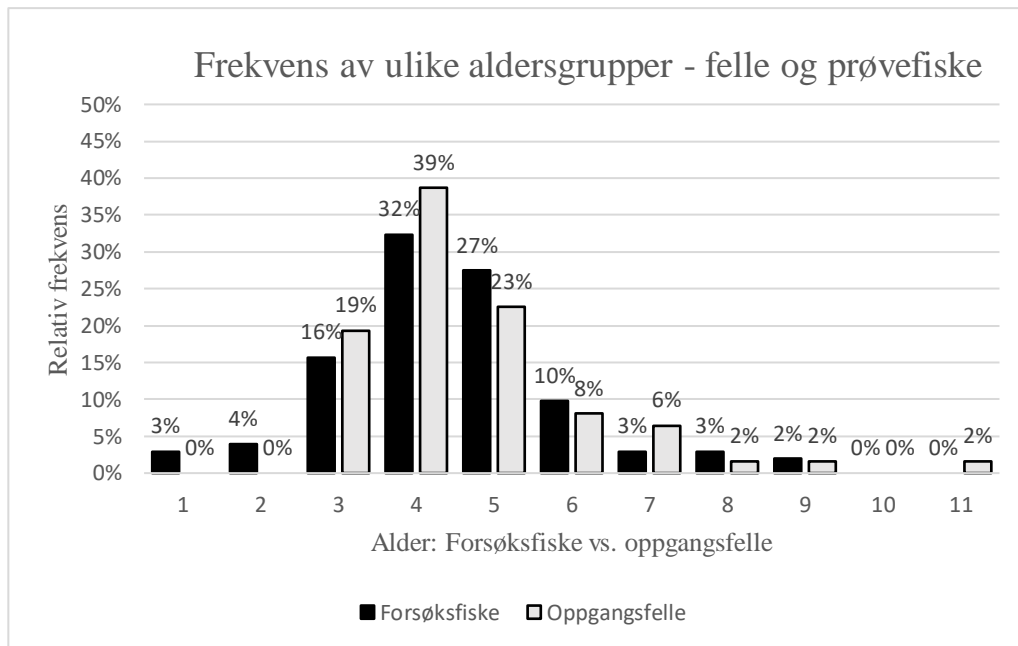
Kjønnsfordeling hos smolt var 30 hunner, 13 hanner og 2 uidentifiserte. Det var 2 kjønnsmodne smolt (begge hanner), 41 (91%) umodne og 2 hadde ukjent kjønnsstadium.

Forsøksfiske

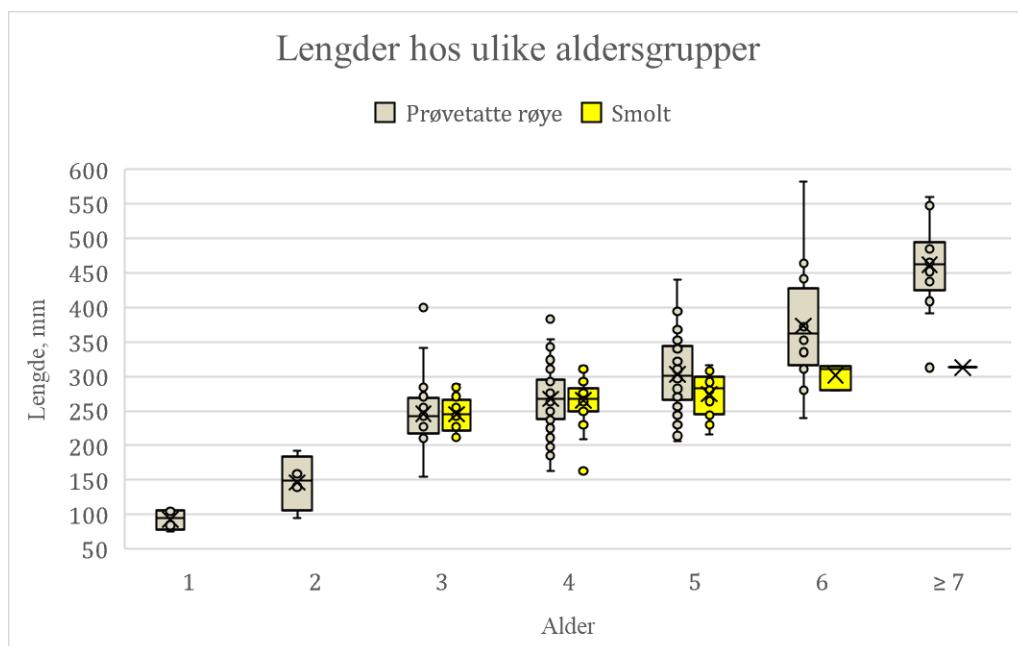
Det ble fanget 108 røye i innsjø under forsøksfiske på høsten (15.10.2020 og 06.10.2021) (Appendiks 13). Totallengde (L_T) etter tining var mellom 75-583 mm (snittlengde = 287 mm, $SD \pm 101$ mm), og vekt mellom 3,9-2083 g (snittvekt = 338 g, $SD \pm 376$ mm). Røyene var i aldersgruppene 1-9 år (snittalder 4,5 år, $SD \pm 1,5$ år) (Figur 6). Otolitter ble brukt til å aldersbestemme 104 røye, mens 4 røye ble aldersbestemt ved hjelp av kroppslengder. Kjønnsfordeling var 38 hunner, 69 hanner og 1 uidentifisert. Det var 48 kjønnsmodne, 59 umodne og 1 hadde ukjent kjønnsstadium. Av 108 røye ble 51 kategorisert som smolt. L_T etter tining hos smolt var 209-316 mm (snittlengde = 262 mm, $SD \pm 33$ mm), og vekt var mellom 82,2-375 g (snittvekt = 193 g, $SD \pm 76$ g). Smoltene var i aldersgruppene 3-6 år (snittalder 4,2 år, $SD \pm 0,8$ år). Det var 9 kjønnsmodne smolt (kun hanner) og 42 (82%) var umodne.

Aldersfordeling og kjønnsstadium hos prøvetatt røye

Røye i aldersgruppene 1 og 2 år ble kun registrert i innsjø under forsøksfiske (Figur 6). Dette var forventet, da de antakelig er for unge til å migrere. Både fra innsjø og oppgangsfelle var det høyest andel av 4-åringer, etterfulgt av 5-åringer. Det ble registrert få individer i aldersgruppene 7-11 år ($n=16$). Gjennomsnittslengder og median hos prøvetatte smolt økte for hver aldersgruppe, og tydet på at det var en sammenheng mellom størrelse og alder hos smolt (Figur 7). Det var størst økning i kroppslengder mellom aldrene 2 og 3 år (Figur 7; Appendiks 14). Kjønnsmodne røye var generelt lengre og hadde høyere kroppsmasse enn umodne individer. Dette var tilfelle både for prøvetatt røye fra oppgangsfelle og fra innsjø (Appendiks 15). Umodne individer hadde i snitt høyere k-faktorer enn modne. Dette gjaldt både for umodne individer fra felle og innsjø (Appendiks 15).



Figur 6. Frekvens av aldersgrupper, delt inn i forsøksfiske (svart, n=108) og oppgangsfelle (grå, n=68) for 2020 og 2021. Forsøksfiske og oppgangsfelle utgjør hver 100 %.



Figur 7. Median og gjennomsnitt av lengder hos alle prøvetatte røye (n=176) og smolt (n=96) fra 2020 og 2021. Aldersgruppen ≥ 7 år har alle individene i aldrene 7-11 år. Boksdiagrammet viser medianverdier (linjer i boksene), gjennomsnittsverdi (x i boksene), 1. og 3. kvartil (topp og bunn på boksene), minste og høyeste verdi («whiskers») og «outliers» (prikkene).

3.3 Analyse av mageinnhold

Totalt ble 169 mageprøver analysert, og fyllingsgrad (FG) ble estimert. Det var prøver både fra oppgangsfellen i (juli-august 2020 og 2021, n=65), og røye fanget i innsjø senere samme år (oktober 2020 og 2021, n=104).

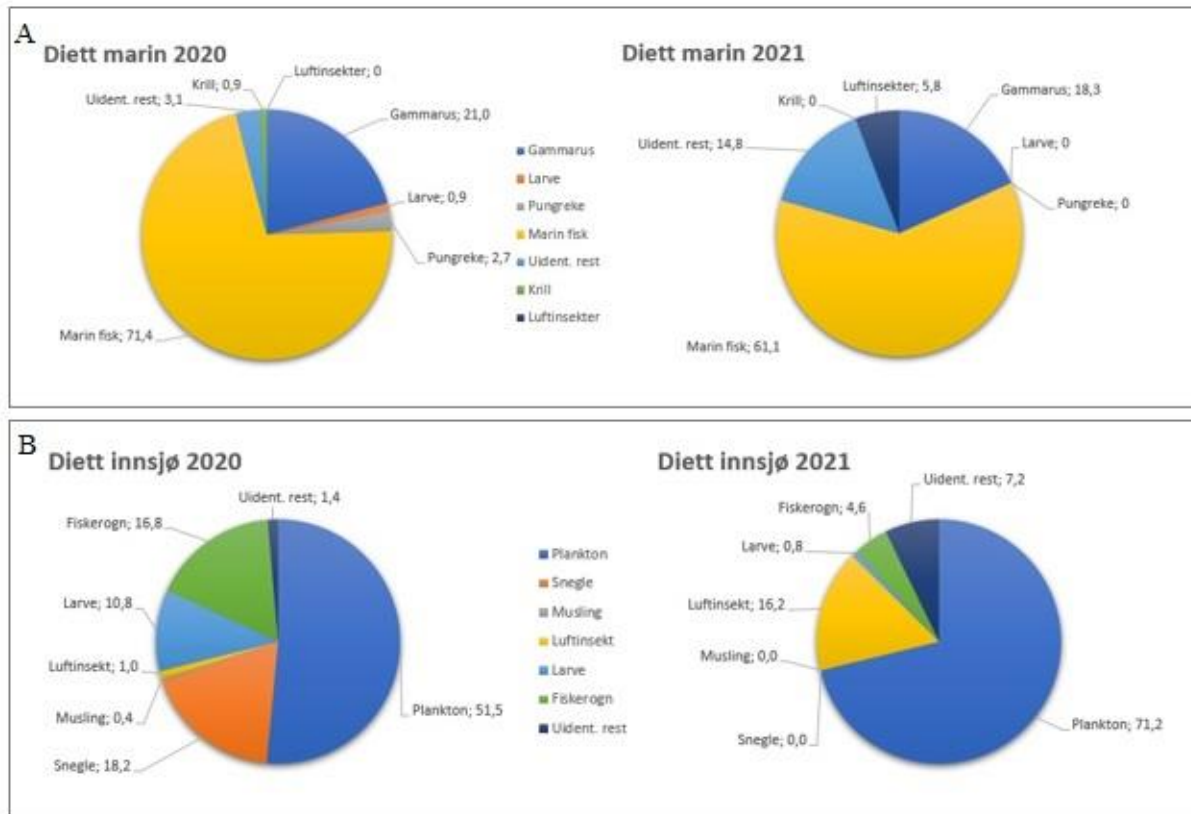
Marin diett

Fra oppgangsfellen ble det analysert 27 og 38 mageinnhold fra henholdsvis 2020 og 2021. I 2020 var det 59,3 % (n=16) prøver uten innhold (FG = 0 %), og i 2021 var det 65,8 % (n=25) prøver uten innhold. Prosentvis fyllingsgrad for hele 2021 er 6 ganger høyere enn for 2020 hos individene med mageinnhold, 62,9 % for 2021 mot 10,2 % for 2020. Selv om det var høy andel marin fisk i prøvene begge årene (Figur 8A), var den totale FG mye høyere i 2021. I 2021 hadde alle mageprøvene med innhold høyere individuelle fyllingsgrader sammenlignet med prøvene med FG > 0% i 2020. Blant annet ble det funnet fiskerester i 6 av 12 prøver i 2021, mens det var kun 2 av 11 prøver med marin fisk i 2020. Diettoverlapp mellom årene er høy, 87,1 %, som tyder på at dietten er konsistent.

Ferskvannsdiett

Fra innsjø ble det analysert 40 og 64 mageinnhold fra henholdsvis 2020 og 2021. I 2020 var det 50 % (n=20) prøver uten innhold (FG = 0 %), og i 2021 var det 18,8 % (n=12) prøver uten innhold. Prosentvis fyllingsgrad for hele 2021 var dobbelt så høy som i 2020 hos individene med mageinnhold, 60,2 % for 2021 mot 27,8 % for 2020. Plankton var det prefererte byttedyret begge årene med samlet fyllingsgrad på 51,5 % i 2020 og 71,2 % i 2021 (Figur 8B). Majoriteten av de analyserte mageprøvene hadde kun plankton, noe som tyder på at røyene har spist i de frie vannmassene. Noen røye hadde både plankton og bunndyr (eks. insektlarve), som indikerer at de har spist i ulike soner i innsjøen (pelagisk og bentisk). Diettoverlapp mellom årene var også høy for fisk i innsjø, 77,9 %.

Det var gytetid i innsjø da forsøksfiske ble utført (oktober 2020 og 2021). Det var en sammenheng mellom stadium på røyene og fyllingsgrad (t-test (101) = -4,7343, $p < 0,01$). I 2020 var samlet fyllingsgrad hos modne 27 %, mens hos umodne var den 73 %. I 2020 var fyllingsgrad hos kjønnsmodne 20,5 %, og hos umodne 79,5 %.



Figur 8. Prosentvis fordeling av ulike byttedyr hos tilbakevandrende røye tatt fra oppgangsfelle (A) og hos røye fanget i innsjø under forsøksfiske (B). Totalt sju ulike kategorier med byttedyr hos hver gruppe.

4. Diskusjon

Det var et tydelig migrasjonsmønster hos sjørøye, og det var variasjoner blant ulike størrelser og antall tidligere migrasjoner. De største individene med flere migrasjoner bak seg (veteranene) både migrerte og returnerte noe tidligere enn de minste individene (førstegangsmigrantene), og brukte som regel lengre tid i sjøfasen enn de minste. Individuer som tok næringsvandring til fjorden opplevde høy vekst under sjøoppholdet, og repeterende sjøvandringer økte vekstpotensialet ytterligere. Diettoverlapp mellom røyene prøvetatt i samme habitat var konsistente i de to årene som studiet varte. Mageprøvene hos tilbakevandrende røye fra oppgangsfellen var preget av relativt lite mageinnhold. Mageprøvene fra innsjø viste klare forskjeller i spiseadferd mellom kjønnsmodne og ikke-kjønnsmodne individer.

4.1 Migrasjonsadferd

Det ble registrert få røye på utvandring, da fellen ikke var operativ en periode på våren på grunn av høy vannstand under vårtiningen. Det er forventet at de fleste fiskene har vandret ned i denne perioden da høy vannstrøm har vist seg å være en initiativ til nedvandring, særlig for smoltene (Jensen et al., 2012). Vannstrøm relatert til migrasjon er derimot ikke like godt dokumentert hos sjørøya som hos sjørørret (Jensen et al., 2012; 2020). I tillegg har tid for nedvandring vist seg å være mindre spredd i tid enn tid for oppvandring (Berg & Berg, 1989). Dette underbygger også påstanden om at de fleste migrerte mot sjøen under vårtiningen da fellen var stengt. Migrerende røye mot sjøen i 2021 ble observert fra midten av mai og videre ut i juni. Lignende tidspunkt for utvandring er også funnet i andre studier av røye i nordnorske fjorder (Berg & Berg, 1989; Rikardsen et al., 1997; 2003; Jensen et al., 2020). De største migrantene i Laksvatn synes å være de første som vandret ut. Det var forventet at de største røyene (veteraner) vandret ut noe tidligere på våren enn de minste/smoltene, da lignende funn er rapportert i tidligere studier (Nordeng, 1977; Jonsson et al., 1990; Klemetsen et al., 2003; Rikardsen et al., 2003; Jensen et al., 2020). Ulikt migrasjonsmønster blant store og små individer har sammenheng med røyas sjøvannstoleranse (Klemetsen et al., 2003; Jørgensen et

al., 2007; Jensen et al., 2020). Sjøvannstoleransen er bedre utviklet hos større/eldre individer enn hos mindre/førstegangsmigranter (Arnesen et al., 1995; Schmitz, 1995; Klemetsen et al., 2003). Også siden veteranene har gjennomgått smoltifisering tidligere, igangsettes prosessen antakelig tidligere hos dem på våren enn hos smoltene. I tillegg blir osmoregulering redusert i lave sjøtemperaturer (Finstad et al., 1988; Sigholt & Finstad, 1990). Da sjøtemperaturene er lavere tidlig på våren enn sommer, og det at mindre individer ikke er fullt utviklet til å tåle sjøvann (Arnesen et al., 1995), favoriserer dette tidlig nedvandring hos de største individene. Utvandring hos de minste individene skjer når overlevelsessjansene er høyest (Jonsson et al., 1990), altså ved et senere tidspunkt på året når sjøtemperaturene er høyere.

Stabil migrasjonsadferd var også tydelig ved tilbakevandring, og de største individene returnerte som forventet først til ferskvann etter sjøopphold. Dette er konsistent med funn fra andre undersøkelser om anadrome salmonider og oppvandring (Jonsson et al., 1990; Jensen et al., 2020). De største røyene tilbrakte i snitt flere dager i sjøen enn de minste. Igjen er dette antakelig relatert til bedre sjøvannstoleranse hos de største røyene (Arnesen et al., 1995; Klemetsen et al., 2003), som åpner opp for lengre utholdenhet i saltvann. Varighet på sjøfasen var mellom 37-71 dager, og samsvarer med observasjoner fra andre studier om at røye bruker omtrent 1-2 måneder på et sjøopphold (Berg & Berg, 1993; Klemetsen et al., 2003; Jensen et al., 2020). Disse observasjonene antyder at størrelse har innvirkning på migrasjonsmønster hos røya, og det var tydelig at migrasjonsmønster og timing kan variere blant individer innen samme populasjon, slik andre studier hevder (Chapman et al., 2012; Jensen et al., 2020). Generelt ser tid for ned- og oppvandring hos røye i Laksvatn å stemme overens med hva som forventes av sjørøya i nordlige områder (Berg & Berg, 1989; Jonsson et al., 1990; Rikardsen et al., 1997, Rikardsen, 2000), og lignende tendenser om migrasjon og størrelser er funnet i andre studier (Dempson & Green, 1985; Berg & Berg, 1989; Jonsson et al., 1990; Rikardsen et al., 1997; 2003; Jensen et al., 2020). Det er derfor mulig å trekke samme slutninger om sjøvandringer og varighet relatert til størrelse for den anadrome røyepopulasjonen i Laksvatn.

Blant prøvetatte smolt fra oppgangsfellen var det som forventet hunnene som dominerte (66,7%). Dette står i kontrast med andre studier som har mer lik kjønnsfordeling av smolt blant sjørøye (Rikardsen et al., 1997; Jensen et al., 2012). Kjønn er en annen faktor som kan påvirke migrasjonsadferd hos sjørøye, og hunner dominerer ofte den anadrome populasjonen hos laksefiskarter (Jonsson & Jonsson, 1993; Klemetsen et al., 2003). Da migrasjoner ofte er forbundet med gode vekstmuligheter knyttet til mer ressurser i sjøen (Gross et al., 1988), har hunner ofte mer å tjene på å oppnå høy vekst enn hanner (Klemetsen

et al., 2003; Hendry et al., 2004). Hunner produserer som oftest flere egg dess større de er (Thorpe et al., 1984; Hendry et al., 2004), og høy eggproduksjon er relatert til bedre reprodutiv evne og flere avkom (Jonsson & Jonsson, 1993; Klemetsen et al., 2003). Større hunner har også fordeler under gyting i konkurranse med mindre hunner og er bedre til å forvare redet sitt mot predasjon (van den Berghe & Gross, 1989). Fordelene ved å migrere hos hanner er ikke like tydelige som hos hunnene (Klemetsen et al., 2003). Fitness hos salmonide hanner er relatert til størrelse og suksess av antall egg som befruktes (Klemetsen et al., 2003; Hendry et al., 2004). Under gytetider konkurrerer hannene med hverandre om å være nærmest redet når eggene blir gytt (Gross, 1985). Denne konkurransen er størrelsesavhengig, hvor både små og store hanner kan ta i bruk ulike taktikker for å nærme seg eggene (Gross, 1985). De største hannene kommer seg nær redet ved å slåss og jage bort andre gyttende konkurrenter, mens strategien forbeholdt de mindre hannene er sniking (Gross, 1985; Klemetsen et al., 2003; Hendry et al., 2004). Slik kan også de små hannene bidra i gytingen, men i en mindre skala enn de store hannene (Klemetsen et al., 2003; Hendry et al., 2004). Kjønn har også vist seg å ha betydning for tilbakevandring, men ulike studier er noe uenige om dette. Blant annet hevder Berg & Berg (1993) at hunner vender tilbake til ferskvann noe tidligere enn hanner, mens Jensen et al., (2020) fant ingen tydelige forskjeller blant kjønnene ved dato for tilbakevandring. Siden uttak fra oppgangsfellen hovedsakelig ble utført med hensyn på smolt, er det mangelfull informasjon om veteraner/kjønnsmodne individer i dette studiet. Det er derfor nødvendig med mer forskning for å kunne bekrefte dette med at kjønn har innvirkning på migrasjonsadferd også gjelder for den anadrome røyepopulasjonen i Laksvatn.

Av alle prøvetatte smolt (≤ 320 mm) fra oppgangsfellen var det en klar overvekt av umodne individer, og ingen smolt var yngre enn 3 år. Som forventet var førstegangsmigranter i liten grad kjønnsmodne, da sjørøyas første modning vanligvis inntreffer mellom 2-4 år etter første sjøvandring (Nordeng, 1977; 1983; Jensen et al., 2020). Ved å utsette modningen, kan individene bruke ressursene sine på å vokse og maksimere fitness, for så å kjønnsmodnes når ønsket størrelse er oppnådd (Jonsson et al., 1984; Stearns, 1992; Jonsson & Jonsson, 1993). For tidlig modning kan gå på bekostning av veksten, da kroppen heller setter ressursene på gonadeutvikling og reproduksjon (Jonsson & Jonsson, 1993). Fitness hos hunner er til en viss grad avhengig av god vekst (Thorpe et al., 1984; Klemetsen et al., 2003), da fekunditet og eggproduksjon er relatert til størrelse hos hunner (Loewen et al., 2010; Smalås et al., 2017). Store hunner produserer flere egg enn mindre hunner, men kan også produsere større, men

færre egg (Loewen et al., 2010; Smalås et al., 2017). I slike tilfeller blir det en avveining mellom antall egg og størrelse på eggene (Jonsson & Jonsson, 1999). Store egg gir større avkom (Loewen et al., 2010), som igjen kan øke overlevelse på avkom og dermed også gi høyere fitness (Stearns, 1992). Men i tilfeller hvor fekunditet er lav (eks. ved lav kroppsstørrelse eller energifattig næring), investerer hunner mindre i hvert avkom ved å produsere flere egg i mindre størrelser (Smalås et al., 2017). Dermed kan hunner fremdeles øke deres fekunditet også ved lav somatisk størrelse (Smalås, et al., 2017).

Det ble registrert et par modne hanner blant smoltene, som begge var estimert å være 3 år. Av hensyn til kroppslengder, ble det konkludert med at disse ikke var veteraner. Men det er en mulighet at disse to er små andregangsmigranter, da første sjøvandring kan skje allerede ved 2-årsalderen (Dempson & Green, 1985; Jensen et al., 2012). Hanner hos laksefiskarter modnes generelt også før hunner (Nordeng, 1983), som da kan være tilfelle her. I et fitnessperspektiv har disse hannene en fordel, da tidlig kjønnsmodning kan øke deres fitness (Stearns, 1992; Forseth et al., 1994). På grunn av tidlig kjønnsmodning har de mulighet til å få flere generasjoner enn de som utsetter modningen, og får dermed også maksimert sin reproduksjonssuksess (Stearns, 1992; Forseth et al., 1994). Siden de er hanner, er heller ikke somatisk størrelse det viktigste i reproduksjon, men suksessen av antall egg de klarer å befrukte (Gross, 1985; Klemetsen et al., 2003; Hendry et al., 2004). Motsatt kan individer som utsetter kjønnsmodningen oppnå høyere fitness, ved å bruke mer tid og ressurser på å vokse slik at de kan konkurrere om de største hunnene som investerer i høyest eggproduksjonen (Stearns, 1992). Dette kan igjen bidra til at økt størrelse vil øke den totale fitness hos begge kjønn (Stearns, 1992; Loewen et al., 2010).

Postsmolt hos sjørøye fra Laksvatn ser ut til å være minimum 210 mm ved tilbakevandring begge årene, som er noe større sammenlignet med studier fra andre vassdrag (Dempson & Green, 1985; Rikardsen et al., 2000; 2003). Siden oppgangsfellen var designet til å fange fisk over en viss størrelse (maskevidde 23x23 mm), kan dette forklare hvorfor ingen røye under 210 mm ble registrert i fellen. Dermed kan fellens konstruksjon ha medvirket til at smoltstørrelse i Laksvatn virker tilsynelatende større sammenlignet med andre vassdrag (Dempson & Green, 1985; Rikardsen, 2000; Rikardsen et al., 2003). Samtidig er det også mangelfull informasjon om størrelse hos nedvandrende røye i Laksvatn, og det er derfor ikke mulig å trekke endelige konklusjoner om smoltstørrelse hos røyepopulasjonen i Laksvatn.

4.2 Næringsvandring

Næringsvandring til fjorden resulterte i høy vekst hos migrerende individer, og flere hadde som forventet mer en fordobling i vekten sin under sjøoppholdet som varte mellom 37-71 dager. En slik høy vektøkning er vanlig hos røye i løpet av 5-6 uker i sjøen (Rikardsen, 2000), og er med på å vise hvordan habitatskifte har positiv innvirkning på sjørøyas potensielle fitness. Også blant de gjenregistrerte røyene (n=112) fra årene 2020 til 2021 var det økning i størrelser ved oppvandring, og viser at repeterende sjøvandring øker vekstpotensialet ytterligere hos migrerende individer. Dette stemmer med hva Jensen et al., (2020) konkluderte om at kroppsmasser øker i takt med gjentagende sjøvandring. De høyeste prosentvise vektøkningene ble registrert blant individene som var minst ved nedvandring i 2021. Dette kan komme av at vekstpotensialet i form av prosentvis vektøkning er størst blant de minste individene enn hos de større, da store/eldre individer antakelig er nærmere sin asymptotiske størrelse (Hendry et al., 2004). Høyest vektøkning i gram er funnet hos de største registrerte som vandret ut først i sesongen. Dette tyder på at individene med størst økning i kroppsmasse også hadde den høyeste veksten, som Jensen et al., (2020) også har konkludert med i sitt studiet. Høyere vekst hos individer som migrerte tidlig kan kobles til at røyene opplever bedre vekst i lave sjøtemperaturer (mellom 5°C-15°C) (Berg & Berg, 1989; Finstad et al., 2011), da sjøtemperaturene er lavest tidlig på våren enn utover sommeren.

Det var en signifikant forskjell i kondisjonsfaktor blant de gjenregistrerte røyene (n=112) i 2021 sammenlignet med 2020, og 3 av 4 røye hadde økt sin k-faktor ved tilbakevandring i 2021 sammenlignet med året før. Høy k-faktor er viktig i sammenheng med reproduksjon, særlig hos hunnene (Koops et al., 2004; Loewen et al., 2010). Dette siden k-faktor er størrelsesrelatert (Tveiten et al., 1996), og det at hunner produserer mer egg dess større de er, kan da også maksimere deres fitness (Thorpe et al., 1984; Hendry et al., 2004; Loewen et al., 2010). Det var ikke noe tydelige forskjeller i k-faktorer blant modne og umodne røye fra oppgangsfelle. Dette står i kontrast til resultatene i et annet studie som hevdet at modne individer har høyere kondisjonsfaktor enn umodne (Tveiten et al., 1996). Det var derimot forskjeller i kroppsstørrelser blant modne og umodne individer blant prøvetatte røye fra oppgangsfelle. Dette kan ha sammenheng med at modne individer spiser (og da også vokser mer) enn umodne tidligere på året (Tveiten et al., 1996). En årsak til at kjønnsmodne inntar mer næring er at de trenger energi til å utvikle gonadene til reproduksjon (Roff, 1984;

Tveiten et al., 1996). Samtidig er det viktig å understreke at k-faktor og gonadevekst ikke er direkte relatert med hverandre, da økning i k-faktor skjer før gonadene er ferdig utviklet (Aksnes et al., 1986). Det var tydelig fra Laksvatn at årlige sjøvandringer har positiv innvirkning på kondisjon og vekst hos migrerende individer. Dette kan videre føre til flere egg, da eggproduksjon er relatert til størrelse på fisk (Thorpe et al., 1984; Loewen et al., 2010), og dermed høyere fitness (Stearns, 1992; Jonsson & Jonsson, 1993; Klemetsen et al., 2003).

Omtrent 80 % av røyene som ble registrert i oppgangsfellen returnerte til innsjøen i juli begge årene (2020-21). At majoriteten returnerer i juli er dokumentert i flere andre studier av sjørøya i nordområder (Berg & Berg, 1993; Jensen et al., 2020). Bedre beite - og vekstmuligheter i fjorden enn i ferskvannshabitatet er hovedgrunnen til at sjørøya foretar næringsvandringer til sjøen, og er essensielt det som styrer anadrom livsstil (Gross et al., 1988; Jonsson & Jonsson, 1993). Derfor er det interessant at majoriteten av røyene vender tilbake såpass tidlig i sesongen når det fremdeles er gode beitemuligheter i sjøen (Rikardsen et al., 2000). Det er flere grunner til at sjørøya har et kortere sjøopphold under migrasjon sammenlignet med andre anadrome laksefiskarter (Jensen et al., 2012; 2019). En faktor er gyting, og gyteklare røye vender tilbake til innsjø i god tid før gytesesongen starter (Klemetsen et al., 2003; Jensen et al., 2015). Tveiten et al., (1996) foreslår at modne individer både øker vekstraten og oppnår maksvekt tidligere enn umodne individer. For de fleste røyene var returdatoene relativt like blant de store og de mindre/umodne individene. Blant annet var en stor andel av førstegangsmigrantene som forventet ikke kjønnsmodne, slik andre studier også har konkludert (Nordeng, 1977; Jensen et al., 2020). Også det at de minste registrerte individene opplevde høyere prosentvis vektøkning i sjøfasen sammenlignet med de større, burde favorisere et lengere sjøopphold hos de minste, da de har muligheten til å vokse mye. Det er derfor andre årsaker til at førstegangsmigranter/mindre individer forlater sjøen midt i sesongen.

En årsak til tidlig retur hos de minste kan være relatert til redusert osmoregulering, da det er de små røyene som merker først til reduksjon av denne osmoreguleringen (Arnesen et al., 1995; Klemetsen et al., 2003). Under smoltifisering skjer det flere fysiologiske endringer hos de anadrome artene, og siden prosessen ofte er underutviklet hos smoltene (Arnesen et al., 1995), kan det medføre at sjøvannstoleransen avtar etter kort tid i sjøen. Dette kan igjen trigge tidligere tilbaketrekking mot ferskvann hos de minste individene (Klemetsen et al., 2003; Jørgensen et al., 2007; Jensen et al., 2020). Også veteranene opplever redusert toleranse for

sjøvann utover sommeren (Schmitz, 1995). Vekststagnering og økte sjøtemperaturer utover sommeren er også faktorer til at røya returnerer tidlig til ferskvann (Rikardsen et al., 2000; Finstad et al., 2011). I begynnelsen av sjøoppholdet er vekstfremgangen høy (Rikardsen et al., 2000; Jensen et al., 2020), for så å stagnere etter 5-6 uker (Rikardsen et al., 2000). Vekst hos røya er også temperaturavhengig, og vokser best i kaldere temperaturer (≤ 15 °C) (Berg & Berg, 1989; Finstad et al., 2011). Da økt vekst er hele målet med migrasjon (Jonsson & Jonsson, 1993; Klemetsen et al., 2003), er det ikke lenger lønnsomt å bli i sjøen etter at veksten har stoppet (Jonsson & Jonsson, 1993; Rikardsen et al., 2000). Ved å returnere til ferskvann når veksten har stagnert, kan røya øke både overlevelsessjansene (eks. mindre predasjon i ferskvann), og dermed sin totale fitness (Rikardsen et al., 2000).

4.3 Foringsstrategier

Ferskvannsdiett

Oppportunistisk beiteadferd hos røya kom til syne i de ulike byttedyrene som ble registrert i mageprøvene fra ferskvann, da flere røye hadde utnyttet ulike soner i innsjøen. For eksempel var det forekomst av både zoobenthos (insektlarver, snegler etc.) og pelagiske byttedyr (ulike plankton) i samme mager. Zooplankton var byttedyret med høyest forekomst (45,2 %) hos røyene prøvetatt i oktober. Dette støttes av Jensen et al., (2017), hvor røye også hadde fortært mye zooplankton. Siden Laksvatn er en næringsfattig innsjø, er det ikke like stort tilgang på ressurser. Røya har vist seg å utnytte tilgjengelige byttedyr (Grønvik & Klemetsen, 1987), selv om de ikke alltid gir det beste grunnlaget for energi og vekst. Også når røye deler habitat med ørret, slik som i Laksvatn, pleier artene å utnytte ulike soner og ressurser (Langeland et al., 1991). Denne inndelingen er antakelig grunnen til at røye har spist en del plankton i pelagisk sone, da ørret mest sannsynlig jakter i det bentiske habitatet (Eloranta et al., 2013).

I dette studiet var 32,4 % av magene fra ferskvann tomme, og 80 % av disse tomme magene ble antatt å være fra anadrome/mulige anadrome røye. Tomme eller delvis tomme mageprøver fra ferskvann støttes av tidligere studier som hevder at anadrome røye som har

returnert til ferskvann spiser lite eller ingenting mens de overvintrer (Boivin & Power, 1990; Rikardsen et al., 2003). Dette henger sammen med at anadrome individer er større med mer fettreserver enn individer som ikke har migrert (Hendry et al., 2004), og dermed er det mer å fortære på kroppen utover høst/vinter (Jørgensen et al., 1997). Røye som hadde foretatt næringsvandring til fjorden opplevde høy vekst i løpet av migrasjonen, og dermed også økning i k-faktor. Tveiten et al., (1996) foreslår også at reduksjon i matinntak er relatert til k-faktor, og fisk spiste mindre når optimal k-faktor var nådd, rundt 1,4-1,5. Da k-faktor er størrelsesrelatert, indikerer høy k-faktor at fisk har fylt opp reservelagrene sine (Tveiten et al., 1996; Loewen et al., 2010), og bruker heller energi på andre områder (eks. gyting) framfor å bruke energi på å lete etter mat i et næringsfattig habitat. Resultatene kan indikere at antakelsen om spising etter sjøvandring stemmer, men samtidig er det viktig å se på spiseadferd sammen med kjønnsmodning/reproduksjon, da dette er en medvirkende årsak til at røye ikke spiser på senhøsten (Tveiten et al., 1996).

I Laksvatn var det en signifikant forskjell i fyllingsgrad mellom kjønnsmoden og ikke-kjønnsmoden røye, som kan indikere at gyteklare individer ikke aktivt inntar næring under gytetider. Inntak av næring hjelper modne fisk å fullføre utviklingen av gonadene, og det blir foreslått at modne individene slutter og spiser når denne utviklingen er ferdig og bruker da heller ressurser på reproduksjon (Tveiten et al., 1996), framfor å aktivt søke etter mat. Samtidig er ca. 20 % av prøvetatte røye med mageinnhold ($FG > 0\%$) kjønnsmodne, som tyder på at ikke alle modne røye slutter å spise. Derimot hadde disse kjønnsmodne individene ikke like høy fyllingsgrad som de umodne. Disse funnene tyder på at ikke alle modne røye slutter å spise rundt gytetider som andre studier påstår (Jobling et al., 1995; Kadri et al., 1995; Tveiten et al., 1996), men søker nødvendigvis ikke aktivt etter mat. Det tyder heller på at de spiser byttedyr som er lett tilgjengelige, da røya er opportunist i matveien (Klemetsen et al., 2003). I Laksvatn i oktober var samlet fyllingsgrad hos røye med mageinnhold høy, og majoriteten av disse røyene var umodne individer. Det er derfor tydelig at umodne røye spiser mer enn modne røye i ferskvann.

Marin diett

Marin diett hos smolt i 2020-21 besto hovedsakelig av marin småfisk. At sjørøya er fiskepiser i sjøen er også funnet i andre studier fra nordnorske fjorder (Grønvik & Klemetsen, 1987; Rikardsen et al., 2000). Diettanalyse av smolt viser også bunndyr (eks. gammarus), hvor de da har utnyttet bentiske soner i søket etter byttedyr, samt også insektrester, som tyder på at smolt har oppholdt seg nær vannoverflaten. Disse diettanalysene av smolt stemmer godt med Nordlis (2021) konklusjoner om at smolt fra Laksvatn holder seg mer nær vannoverflaten i kystnære, litorale soner. Dette er også sannsynlig at siden smolt er små i størrelser, er det enklere å holde seg skjult fra predatorer dersom de holder seg nærmere land, samt nært bunnen mellom steiner.

Antagelsen om at tilbakevandrende røye hadde høyt mageinnhold stemte ikke, ettersom de fleste magene var tomme (66%) eller nesten tomme. Lignende tendenser er også funnet i andre studier (Grønvik & Klemetsen, 1987; Rikardsen et al., 2000). Dette kan indikere at røye i mindre grad fyller magene når de skal bevege seg langt, eller svømme opp elver. Begge delene er anstrengende i seg selv (Jonsson & Jonsson, 1993), og svømming kan oppleves som mer krevende dersom kroppene i tillegg skal fordøye masse mat. Oppgangsfellen ble tømt en gang daglig, og enkelte røye kan ha blitt værende i fellen opptil et døgn før de ble tatt opp. Det er derfor mulig at fisk kan ha fordøyd mageinnholdet i mellomtiden ettersom byttedyrene i magene var en del fordøyde. Det hadde også vært interessant og undersøkt eventuelle byttedyr tarmene hos prøvetatt fisk. I et annet studiet hvor tomme mager hos postsmolt dominerte, ble det funnet høy andel av fordøyd mat i tarmene (Rikardsen et al., 2000). Det er derfor grunn til å tro at prøvetatte røye i dette studiet også har rester i tarmene. Det er også blitt hevdet at postsmolt har høyere metabolisme under migrasjon (Higgins, 1985), og fisken fordøyer dermed maten raskere i sjøen enn i ferskvann (Rikardsen et al., 2000). Tilbakevandrende smolt har da antakelig fremdeles høy forbrenning da de gikk i fellen, som også kan forklare tomme mager med prøvetaking. Inntak av sjøvann kan også øke vanninnholdet som kan påvirke fordøyelsen til å jobbe raskere (Usher et al., 1990). Hvis dette er tilfelle, vil analyse av mageinnhold basert på fyllingsgrad være en mindre egnet metode på postsmolt (Rikardsen et al., 2000).

Diettanalyser og videre arbeid

Majoriteten av de analyserte mageprøvene fra ferskvann (44,2 %) hadde spor etter plankton. Til sammenligning var det ingen røye fra oppgangsfellen som hadde spist plankton, men flere (postsmolt) hadde beitet lenger opp i næringskjeden (eks. fisk). Dette kan forklares med at røya velger heller å spise byttedyr på høyere trofisk nivå når de har muligheten (større utvalg i sjøen) (Grønvik & Klemetsen, 1987). Men i Laksvatn, hvor utvalget av byttedyr er magrere, utnytter røya byttedyr på lavere trofisk nivå (Grønvik & Klemetsen, 1987). Rikardsen et al., (2000) fastslår det motsatte om marin diett hos postsmolt. Studiet deres konkluderte med at postsmolt spiser mer plankton enn fisk under sjøoppholdet, og fisk som byttedyr er mer forbeholdt større migranter (Rikardsen et al., 2000). Postsmoltene i Rikardsen et al., (2000) var noe mindre enn smoltene i Laksvatn, som kan forklare at de prefererte mindre byttedyr.

Mageinnholdene i dette studiet gir en beskrivelse av diett hos røye, og det var høyt diettoverlapp mellom årene (2020-21), både av marin diett (87,1%) og ferskvannsdiett (77,9%). Blant annet har flere røye spist marin fisk, og indikerer at fisk er en viktig næringsressurs for sjørøylene. Dette funnet samsvarer med Davidsen et al., (2020) sin konklusjon om sjørøye og marin fisk som byttedyr. Analyse av mageinnhold (SCA) gir et øyeblikksbilde over hva fisken nylig har spist (Jensen et al., 2017), gitt at prøvefiskene har mat i magene ved prøvetaking. For å få bedre oversikt av diett over lengre tid, er analyse av stabile isotoper (SIA) et bedre verktøy. Stabile isotoper kan støtte mageanalyser ytterligere (Jensen et al., 2017). Disse er samlet inn fra Laksvatn, men er enda ikke analysert.

4.4 Framtiden til sjørøya

Anadromi som livshistoriestrategi kan i fremtiden avta blant røyene i nord som følge av klimaendringer (Finstad & Hein, 2012, Reist et al., 2013), og flere studier er enige om at røya er svært sårbar overfor abiotiske og biotiske endringer i økosystemet (Elliot & Elliot, 2010; Davidsen et al., 2020; Svenning et al., 2021). Varmere klima vil øke primærproduksjonen i ferskvann, som på sikt kan gjøre anadrom adferd mindre favorisert blant røyene (Finstad & Hein, 2012; Hayden et al., 2017). Mer produktivitet i ferskvann vil nødvendigvis ikke tilføre høyere vekst hos røya, da røyas somatiske størrelse hos ikke-migrerende individer er kjent for å være lav sammenlignet med anadrome individer (Gross, 1987; Hendry et al., 2004). Dette fordi næringsressursene som migrantene konsumerer tilfører kroppen mer energi og vekst, sammenlignet med ressursene røyene inntar i ferskvann (Grønvik & Klemetsen, 1987; Davidsen et al., 2020). Det er derfor grunn til å anta at dersom anadromi som livshistoriestrategi vil bli mindre vanlig blant sjørøyene i nord, vil også vekstpotensialet reduseres (Davidsen et al., 2020). Det kan også tenkes at mindre anadromi skaper høyere populasjonstetthet blant røyene i ferskvann (Finstad & Hein, 2012), siden flere forblir i ferskvannet og den høye dødeligheten knyttet til migrering (se Jensen et al., 2019) uteblir. Høy populasjonstetthet kan åpne opp for mer intraspesifikk konkurranse på grunn av færre næringsressurser pr. individ, og kan videre medføre lavere individuell vekst blant røyene i den tette bestanden (Amundsen et al., 2007; Hayden et al., 2017). Også den interspesifikke konkurransen mellom ørret og røye kan øke som følge av varmere klima (Finstad et al., 2011; Svenning et al., 2016). Siden ørret og røya har svært like trofiske nisjer (Langeland et al., 1991), kan økt populasjonstetthet hos ørret som følge av økte vanntemperaturer være en medvirkende årsak til mer konkurranse mellom artene (Dalbak, 2020). I tillegg er ørret mer aggressiv enn røya (Jonsson & Jonsson, 2011), og det er derfor grunn til å anta at økt interspesifikk konkurranse vil påvirke røya mer negativt enn ørret (Finstad et al., 2011).

Ørret er også bedre tilpasset varmere vanntemperaturer enn røye (Elliot & Elliot, 2010), og ørret kan av den grunn bli mer vanlig i områder hvor vannet er blitt varmere (Svenning et al., 2021). Dette er allerede tydelig i flere ferskvannssystemer at strukturen i fiskepopulasjoner har endret seg som følge av klimaendringer (Hayden et al., 2017; Dalbak, 2020; Svenning et al., 2021). Blant annet har det vært nedgang i sjørøyebestander og i enkelte områder er de nesten forsvunnet helt, mens ørret har blitt mer dominerende i de nordligste ferskvannssystemene hvor den lever sympatriske med røya (Dalbak, 2020; Svenning et al.,

2021). Det er også forventet at røyebestander i fremtiden vil kun forekomme i de nordligste, kaldeste områdene, og at røyepopulasjoner i fremtiden ikke lenger er å finne i subarktiske innsjøer (Svenning et al., 2021).

Røya er poikiloterm, og deres kroppstemperatur blir regulert gjennom temperaturen i vannet som omgir dem (Siikavuopio et al, 2014). At røya er best tilpasset kalde ferskvannssystemer (Klemetsen et al., 2003), gjør den også mer sensitiv til endringer i vanntemperaturer enn andre salmonider (Elliot & Elliot, 2010). Særlig har økende vanntemperaturer vist seg å ha en negativ effekt på røyas metabolisme (Elliot & Elliot, 2010; Finstad et al., 2011). Blant annet i ferskvann kan høye temperaturer (> 23 °C) skape stressreaksjoner hos røya, og det er de små fiskene som merker til dette først (Elliot & Elliot, 2010). En strategi hos røya for å unngå de varmeste områdene i innsjø er å trekke mot de dypeste sonene (Langeland et al., 1991; Siikavuopio et al., 2014), hvor det er kaldest. En annen årsak til at røya holder seg mest i dypet kan være økende konkurranse med ørret på grunn av varmere vann, og røya blir dermed drevet bort fra de andre sonene som ørreten bruker som habitat (Elliot & Elliot, 2010; Dalbak, 2020; Svenning et al., 2021). Uansett er de dype sonene ikke like beriket med byttedyr eller byttedyrene er ikke like energifull (Langeland et al., 1991), som igjen kan resulterer i lavere, individuell vekst hos røya. Høye temperaturer i ferskvann kan derimot øke sannsynligheten for at røya vil opprettholde anadrom adferd slik at den kan skifte til et kaldere vannhabitat (Finstad & Hein, 2012), da sjøvann vanligvis er kaldere enn ferskvann.

Global oppvarming kan også medføre endringer i sjøfasen. Blant annet vil høyere sjøtemperaturer medføre mer energi til metabolisme (Svenning et al., 2016), og dermed mindre energi til vekst. Røya må derfor spise mer/oftere for å kunne opprettholde stabil vekst under migrasjonen. I tillegg er det gjort observasjoner av reduksjon i byttedyrpopulasjonene i sjøen som følge av klimaendringer, som igjen kan påvirke røyebestandene negativt (Davidsen et al., 2017; 2020). Stigende vanntemperaturer, endringer i produktivitet i ferskvann og byttedyrpopulasjoner i saltvann, samt endring i populasjonstetthet – og struktur er bare noen eksempler på hva som kan skje med røya i et fremtidsscenario. Dette kan på sikt medføre færre anadrome røyepopulasjoner, eller potensielt føre til at sjørøya forsvinner helt fra subarktiske strøk, som for eksempel Laksvatn.

5. Konklusjon

Som antatt påvirket størrelse migrasjonsadferden hos sjørøyene, og de største individene (veteranene) migrerte til sjøen og returnerte til ferskvann før de minste (smoltene).

Majoriteten av røyene migrerte tilbake til ferskvannshabitatet i juli for gyting og/eller overvintring. Årlige sjøvandringer har også som antatt en positiv innvirkning på kondisjon og vekst hos migrerende individer. Migrasjonen varte i snitt 6 uker, og individene opplevde høy vekst under sjøvandringen. De minste individene (smoltene) hadde høyest vektøkning i prosent, mens de største (veteraner) hadde høyest vektøkning i gram. Høy vekst er særlig positivt for hunnene, da somatisk størrelse og eggproduksjon er positivt relaterte. Videre kan dette øke hunnenes reproduktive evne, og dermed også gi høyere fitness.

Førstegangsmigrantene (smolt) var ikke kjønnsmodne. Dette var forventet da utsettelse av kjønnsmodning kan gi fordeler i form av høyere vekst og fitness.

Dietten blant røyene prøvetatt i samme habitat (ferskvann eller sjø) var konsistent mellom disse to årene, da diettoverlapp var høyt. Marin fisk var det vanligste byttedyret hos røye prøvetatt fra oppgangsfellen, mens plankton var hyppigst forekommet hos røye prøvetatt fra innsjø. Anadrom røye konsumerte tydelig mer energirik mat i sjøen, som også forklarer røyenes vektøkning under sjøopphold. Postsmolt dominerte mageanalyser fra oppgangsfelle, og lite mageinnhold var typisk for smoltene. Hos prøvetatte røye fra innsjø var det forskjell blant kjønnsmodne og ikke-kjønnsmodne individer, og støttet opp antagelsen om at gyteklare individer inntar lite/ingen næring før og under gytetiden. Blant anadrome røye prøvetatt i ferskvann var det overvekt av tomme mager. Dette tydet på at røye som har fullført næringsvandring til fjorden har bygget opp fettlageret sitt til vinteren, og bruker lite energi på å lete etter næring i et mindre næringsrikt miljø.

Varmere klima kan true anadrom livshistorie, og endre populasjonsstrukturen til sjørøyebestander. Dette kan på sikt medføre at anadromi som livshistoriestrategi vil avta blant røyene i nord.

Referanser

Aas-Hansen, Ø., Vijayan, M. M., Johnsen, H. K., Cameron, C., & Jørgensen, E. H. (2005). Resmoltification in wild, anadromous Arctic char (*Salvelinus alpinus*): a survey of osmoregulatory, metabolic, and endocrine changes preceding annual seawater migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(1), 195–204. <https://doi.org/10.1139/f04-186>

Aksnes, A., Gjerde, B., & Roald, S. O. (1986). Biological, chemical and organoleptic changes during maturation of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Aquaculture*, 53(1), 7–20. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(86\)90295-4](https://doi.org/10.1016/0044-8486(86)90295-4)

Amundsen, P.-A., Knudsen, R., & Klemetsen, A. (2007). Intraspecific competition and density dependence of food consumption and growth in Arctic charr. *The Journal of Animal Ecology*, 76(1), 149–158. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01179.x>

Arnesen, A. M., Lysfjord, G., & Damsgård, B. (1995). Smolt characteristics of small first-time migrant, and resident Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), from a river system in northern Norway. *Aquaculture Research*, 26(11), 809–818. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1995.tb00874.x>

Atencio, B. J., Thorstad, E. B., Rikardsen, A. H., & Jensen, J. L. A. (2021). Keeping close to the river, shore and surface: the first marine migration of brown trout (*Salmo trutta*) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) post-smolts. *Journal of Fish Biology*, 99(2), 462–471. <https://doi.org/10.1111/jfb.14737>

Berg, O. K., & Berg, M. (1989). Sea growth and time of migration of anadromous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from the Vardnes River, in northern Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(6), 955-960. <https://doi.org/10.1139/f89-123>

Berg, O. K., & Berg, M. (1993). Duration of sea and freshwater residence of Arctic char (*Salvelinus alpinus*), from the Vardnes River in northern Norway. *Aquaculture*, *110*(2), 129–140. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(93\)90267-3](https://doi.org/10.1016/0044-8486(93)90267-3)

van der Berghe, E. P., & Gross, M. R. (1989). Natural Selection Resulting from Female Breeding Competition in a Pacific Salmon (Coho: *Oncorhynchus kisutch*). *Evolution*, *43*(1), 125–140. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1989.tb04212.x>

Boivin, T. G., & Power, G. (1990). Winter condition and proximate composition of anadromous arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in eastern Ungava Bay, Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, *68*(11), 2284–2289. <https://doi.org/10.1139/z90-319>

Boyle, A. W. (2011). Short-distance partial migration of Neotropical birds: a community-level test of the foraging limitation hypothesis. *Oikos*, *120*(12), 1803-1816. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19432.x>

Cagnaggi, F., Focardi, S., Heurich, M., Stache, A., Hewison, A. J. M., Morellet, N., Kjellander, P., Linnell, J. D. C., Mysterud, A., Neteler, M., Delucchi, L., Ossi, F., & Urbano, F. (2011). Partial migration in roe deer: migratory and resident tactics are end points of a behavioural gradient: determined by ecological factors. *Oikos*, *120*(12), 1790-1802. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19441.x>

Chapman, B. B., Skov, C., Hulthén, K., Brodersen, J., Nilsson, P. A., Hansson, L.-A., & Brönmark, C. (2012). Partial migration in fishes: definitions, methodologies and taxonomic distribution. *Journal of Fish Biology*, *81*(2), 479–499. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03349.x>

Dalbak, K. (2020). The effect of climate change on the fish community in Lille Rostavatn, northern Norway. UiT Norges arktiske universitet.

Davidsen, J. G., Knudsen, R., Power, M., Sjørnsen, A. D., Rønning, L., Hårsaker, K., Næsje, T. F., & Arnekleiv, J. V. (2017). Trophic niche similarity among sea trout *Salmo trutta* in central Norway investigated using different time-integrated trophic tracers. *Aquatic Biology*, 26, 217–227. <https://doi.org/10.3354/ab00689>

Davidsen, J. G., Power, M., Knudsen, R., Sjørnsen, A. D., Kjørstad, G., Rønning, L., & Arnekleiv, J. V. (2020). Marine trophic niche use and life history diversity among Arctic charr *Salvelinus alpinus* in southwestern Greenland. *Journal of Fish Biology*, 96(3), 681–692. <https://doi.org/10.1111/jfb.14261>

Dempson, J. B., & Green, J. M. (1985). Life history of anadromous arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in the Fraser River, northern Labrador. *Canadian Journal of Zoology*, 63(2), 315–324. <https://doi.org/10.1139/z85-048>

Direktoratet for naturforvaltning. (2012). Sjørøyevassdragene i Nord-Norge; 100 av 400 mulige. En zoogeografisk analyse av de aktuelle vassdragene. https://www.miljodirektoratet.no/globalassets/publikasjoner/dirnat2/attachment/2856/dn-utredning-1-2012_net.pdf

Dutil, J.-D. (1986). Energetic Constraints and Spawning Interval in the Anadromous Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*). *Copeia*, 1986(4), 945–955. <https://doi.org/10.2307/1445291>

Elliott, J. M., & Elliott, J. A. (2010). Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change. *Journal of Fish Biology*, 77(8), 1793–1817. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02762.x>

Eloranta, A., Knudsen, R., & Amundsen, P.-A. (2013). Niche segregation of coexisting Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta*) constrains food web coupling in subarctic lakes. *Freshwater Biology*, 58(1), 207–221. <https://doi.org/10.1111/fwb.12052>

Finstad, A. G., Forseth, T., Jonsson, B., Bellier, E., Hesthagen, T., Jensen, A. J., Hessen, D. O., & Foldvik, A. (2011). Competitive exclusion along climate gradients: energy efficiency influences the distribution of two salmonid fishes. *Global Change Biology*, 17(4), 1703–1711. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02335.x>

Finstad, A. G., & Hein, C. L. (2012). Migrate or stay: terrestrial primary productivity and climate drive anadromy in Arctic char. *Global Change Biology*, 18(8), 2487–2497. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02717.x>

Finstad, B., Staurnes, M., & Reite, O. B. (1988). Effect of low temperature on sea-water tolerance in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Aquaculture*, 72(3), 319–328. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(88\)90220-7](https://doi.org/10.1016/0044-8486(88)90220-7)

Forseth, T., Ugedal, O., & Jonsson, B. (1994). The Energy Budget, Niche Shift, Reproduction and Growth in a Population of Arctic Charr, *Salvelinus alpinus*. *The Journal of Animal Ecology*, 63(1), 116–126. <https://doi.org/10.2307/5588>

Gross, M. R. (1985). Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature (London)*, 313(5997), 47–48. <https://doi.org/10.1038/313047a0>

Gross, M. R. (1987). Evolution of diadromy in fishes. *American Fisheries Society Symposium*, 1, 14-25.

Gross, M. R., Coleman, R. M., & McDowall, R. M. (1988). Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science*, 239(4846), 1291–1293. <https://doi.org/10.1126/science.239.4845.1291>

Grønvik, S., & Klemetsen, A. (1987). Marine food and diet overlap of co-occurring arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.), brown trout *Salmo trutta* L. and Atlantic Salmon *S. salar* L. off Senja, N. Norway. *Polar Biology*, 7(3), 173–177. <https://doi.org/10.1007/BF00259205>

Hayden, B., Myllykangas, J.-K., Rolls, R. J., & Kahilainen, K. K. (2017). Climate and productivity shape fish and invertebrate community structure in subarctic lakes. *Freshwater Biology*, 62(6), 990–1003. <https://doi.org/10.1111/fwb.12919>

Heimbrand, Y., Limburg, K. E., Hüsey, K., Casini, M., Sjöberg, R., Palmén Bratt, A., Levinsky, S., Karpushevskaja, A., Radtke, K., & Öhlund, J. (2020). Seeking the true time: Exploring otolith chemistry as an age-determination tool. *Journal of Fish Biology*, 97(2), 552–565. <https://doi.org/10.1111/jfb.14422>

Hendry, A. P., Bohlin, T., Jonsson, B., & Berg, O. K. (2004). To sea or not to sea? Anadromy versus non-anadromy in salmonids. In Hendry, A. P. & S. C. Stearns (eds), *Evolution Illuminated: Salmon and Their Relatives*. Oxford University Press, New York: 92–125.

Higgins, P. J. (1985). Metabolic differences between Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and smolt. *Aquaculture*, 45, 33-53. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(85\)90256-X](https://doi.org/10.1016/0044-8486(85)90256-X)

Jensen, A. J., Diserud, O. H., Finstad, B., Fiske, P., & Rikardsen, A. H. (2015). Between-watershed movements of two anadromous salmonids in the Arctic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 72(6), 855–863. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0015>

Jensen, A. J., Finstad, B., & Fiske, P. (2019). The cost of anadromy: marine and freshwater mortality rates in anadromous Arctic char and brown trout in the Arctic region of Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76(12), 2408–2417. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0428>

Jensen, A. J., Finstad, B., Fiske, P., Diserud, O. H., & Thorstad, E. B. (2020). Repeatable individual variation in migration timing in two anadromous salmonids and ecological consequences. *Ecology and Evolution*, *10*(20), 11727–11738.

<https://doi.org/10.1002/ece3.6808>

Jensen, A. J., Finstad, B., Fiske, P., Forseth, T., Rikardsen, A. H., & Ugedal, O. (2018). Relationship between marine growth and sea survival of two anadromous salmonid fish species. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *75*(4), 621–628.

<https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0408>

Jensen, A. J., Finstad, B., Fiske, P., Hvidsten, N. A., Rikardsen, A. H., & Saksgård, L. (2012). Timing of smolt migration in sympatric populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*) and Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *69*(4), 711. <https://doi.org/10.1139/F2012-005>

Jensen, H., Kiljunen, M., Knudsen, R., & Amundsen, P.-A. (2017). Resource Partitioning in Food, Space and Time between Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*), Brown Trout (*Salmo trutta*) and European Whitefish (*Coregonus lavaretus*) at the Southern Edge of Their Continuous Coexistence. *PloS One*, *12*(1), e0170582–e0170582.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170582>

Jensen, J. L. A., & Rikardsen, A. H. (2008). Do northern riverine anadromous Arctic charr *Salvelinus alpinus* and sea trout *Salmo trutta* overwinter in estuarine and marine waters? *Journal of Fish Biology*, *73*(7), 1810–1818. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02042.x>

Jonsson, B., Hindar, K., & Northcote, T. G. (1984). Optimal Age at Sexual Maturity of Sympatric and Experimentally Allopatric Cutthroat Trout and Dolly Varden Charr. *Oecologia*, *61*(3), 319–325. <https://doi.org/10.1007/BF00379628>

Jonsson, B. & Jonsson, N. (1993). Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 3(4), 348–365.

<https://doi.org/10.1007/BF00043384>

Jonsson, N., & Jonsson, B. (1999). Trade-off between egg mass and egg number in brown trout. *Journal of Fish Biology*, 55(4), 767–783. [https://doi.org/10.1111/j.1095-](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00716.x)

[8649.1999.tb00716.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00716.x)

Jonsson, B., & Jonsson, N. (2011). *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout: Habitat as a Template for Life Histories*. Springer Netherlands: Imprint: Springer.

Jonsson, N., Jonsson, B., & Hansen, L. P. (1990). Partial segregation in the timing of migration of Atlantic salmon of different ages. *Animal Behaviour*, 40(2), 313–321.

[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80926-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80926-1)

Jørgensen, E. H., Aas-Hansen, Ø., Moriyama, S., Iwata, M., & Strand, J. E. T. (2007). The parr–smolt transformation of Arctic charr is comparable to that of Atlantic salmon. *Aquaculture*, 273(2-3), 227–234. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.10.004>

Jørgensen, E. H., Johansen, S. J. S., & Jobling, M. (1997). Seasonal patterns of growth, lipid deposition and lipid depletion in anadromous Arctic charr. *Journal of Fish Biology*, 51(2), 312–326. <https://doi.org/10.1006/jfbi.1997.0436>

Jørgensen, E. H., & Johnsen, H. K. (2014). Rhythmic life of the Arctic charr: Adaptations to life at the edge. *Marine Genomics*, 14, 71–81. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2013.10.005>

Kadri, S., Metcalfe, N. B., Huntingford, F. A., & Thorpe, J. E. (1995). What Controls the Onset of Anorexia in Maturing Adult Female Atlantic Salmon? *Functional Ecology*, 9(5), 790–797. <https://doi.org/10.2307/2390254>

Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F., & 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), 1–59. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x>

Koops, M. A., Hutchings, J. A., & McIntyre, T. M. (2004). Testing hypotheses about fecundity, body size and maternal condition in fishes. *Fish and Fisheries (Oxford, England)*, 5(2), 120–130. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2004.00149.x>

Langeland, A., L'Abée-lund, J. H., Jonsson, B., & Jonsson, N. (1991). Resource Partitioning and Niche Shift in Arctic Charr *Salvelinus alpinus* and Brown Trout *Salmo trutta*. *The Journal of Animal Ecology*, 60(3), 895–912. <https://doi.org/10.2307/5420>

Loewen, T. N., Gillis, D., & Tallman, R. F. (2010). Maturation, growth and fecundity of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), life-history variants of co-existing in lake systems of Southern Baffin Island, Nunavut, Canada. *Hydrobiologia*, 650(1), 193-202. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0242-7>

Myers, G. S. (1949). Usage of Anadromous, Catadromous and Allied Terms for Migratory Fishes. *Copeia*, 1949(2), 89–97. <https://doi.org/10.2307/1438482>

Nordeng, H. (1977). A Pheromone Hypothesis for Homeward Migration in Anadromous Salmonids. *Oikos*, 28(2/3), 155–159. <https://doi.org/10.2307/3543965>

Nordeng, H. (1983). Solution to the «Char problem» based on Arctic Char (*Salvelinus alpinus*) in Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40(9), 1372-1387. <https://doi.org/10.1139/f83-159>

Nordli, E. (2021). The behaviour of anadromous Arctic charr during their first marine migration. UiT Norges arktiske universitet.

Norgeskart. (2022, 17, mai). Norgeskart.

<https://www.norgeskart.no/#!?project=seeiendom&layers=1004,1013,1014,1015&zoom=12&lat=7703855.17&lon=672958.25&markerLat=7703855.167943467&markerLon=672958.2503453091&p=searchOptionsPanel&showSelection=false&sok=G%C3%A5ddoneset>

Panella, G. (1971). Fish Otoliths: Daily Growth Layers and Periodical Patterns. *Science (American Association for the Advancement of Science)*, 173(4002), 1124–1127.

<https://doi.org/10.1126/science.173.4002.1124>

Popper, A. N., Ramcharitar, J., & Campana, S. E. (2005). Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology. *Marine and Freshwater Research*, 56(5), 497–504.

<https://doi.org/10.1071/MF04267>

Reist, J. D., Power, M., Dempson, J. B. (2013). Arctic charr (*Salvelinus alpinus*): A case study of the importance of understanding biodiversity and taxonomic issues in northern fishes. *Biodiversity (Nepean)*, 14(1), 45-56. <https://doi.org/10.1080/14888386.2012.725338>

Rikardsen, A. H. (2000). Effects of Floy and Soft Vialpha Tags on Growth and Survival of Juvenile Arctic Char. *North American Journal of Fisheries Management*, 20(3), 720–729.

[https://doi.org/10.1577/1548-8675\(2000\)020<0720:EOFASV>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8675(2000)020<0720:EOFASV>2.3.CO;2)

Rikardsen, A. H., Amundsen, P.-A., Bjorn, P. A., & Johansen, M. (2000). Comparison of growth, diet and food consumption of sea-run and lake-dwelling Arctic charr. *Journal of Fish Biology.*, 57(5), 1172–1188. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb00479.x>

Rikardsen, A. H., Amundsen, P.-A., & Bodin, P. J. (2003). Growth and diet of anadromous Arctic charr after their return to freshwater. *Ecology of Freshwater Fish*, 12(1), 74–80. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00001.x>

Rikardsen, A. H., Svenning, M.-A., & Klemetsen, A. (1997). The relationships between anadromy, sex ratio and parr growth of Arctic charr in a lake in North Norway. *Journal of Fish Biology*, 51(3), 447–461. <https://doi.org/10.1006/jfbi.1997.0440>

Rikardsen, A. H., Thorpe, J. E., & Dempson, J. B. (2004). Modelling the life-history variation of Arctic charr. *Ecology of Freshwater Fish*, 13(4), 305–311. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2004.00070.x>

Roff, D. A. (1984). The Evolution of Life History Parameters in Teleosts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(6), 989–1000. <https://doi/10.1139/f84-114>

Roff, D. A. (1988). The evolution of migration and some life-history parameters in marine fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 22(2), 133–146. <https://doi.org/10.1007/BF00001543>

Santaquiteria, A., Svenning, M.-A., & Præbel, K. (2016). Contrasting levels of strays and contemporary gene flow among anadromous populations of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in northern Norway. *Hydrobiologia*, 783(1), 269–281. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2905-5>

Schmitz, M. (1995). Seasonal changes in hypoosmoregulatory ability in landlocked and anadromous populations of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, and Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Environmental Biology of Fishes*, 42(4), 401–412. <https://doi.org/10.1007/BF00001471>

Sigholt, T., & Finstad, B. (1990). Effect of low temperature on seawater tolerance in Atlantic Salmon (*Salmo salar*) Smolts. *Aquaculture*, 84(2), 167–172. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(90\)90346-O](https://doi.org/10.1016/0044-8486(90)90346-O)

Siikavuopio, S. I., Sæther, B.-S., Johnsen, H., Evensen, T., & Knudsen, R. (2014). Temperature preference of juvenile Arctic charr originating from different thermal environments. *Aquatic Ecology*, 48(3), 313–320. <https://doi.org/10.1007/s10452-014-9485-0>

Smalås, A., Amundsen, P.-A., & Knudsen, R. (2017). The trade-off between fecundity and egg size in a polymorphic population of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) in Skogsfjordvatn, subarctic Norway. *Ecology and Evolution*, 7(7), 2018–2024. <https://doi.org/10.1002/ece3.2669>

Stearns, S. C. (1976). Life-History Tactics: A Review of the Ideas. *The Quarterly Review of Biology*, 51(1), 3–47. <https://doi.org/10.1086/409052>

Stearns, S. C. (1992). The evolution of life histories. Oxford University Press, New York, USA.

Svenning, M.-A., Falkegård, M., Dempson, J. B., Power, M., Bårdsen, B.-J., Guðbergsson, G., & Fauchald, P. (2021). Temporal changes in the relative abundance of anadromous Arctic charr, brown trout, and Atlantic salmon in northern Europe: Do they reflect changing climates? *Freshwater Biology*, 67(1), 64–77. <https://doi.org/10.1111/fwb.13693>

Svenning, M.-A., Sandem, K., Halvorsen, M., Kanstad-Hanssen, Ø., Falkegård, M., & Borgstrøm, R. (2016). Change in relative abundance of Atlantic salmon and Arctic charr in Veidnes River, Northern Norway: a possible effect of climate change? *Hydrobiologia*, 783(1), 145–158. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2690-1>

Thorpe, J. E., Miles, M. S., & Keay, D. S. (1984). Developmental rate, fecundity and egg size in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture*, 43(1), 289–305.

[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(84\)90030-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(84)90030-9)

Tveiten, H., Johnsen, H. K. & Jobling, M. (1996). Influence of maturity status on the annual cycles of feeding and growth in Arctic charr reared a constant temperature. *Journal of Fish Biology*, 48(5), 910-924. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01486.x>

Ulrich, K. L., & Tallman, R. F. (2021). The Capelin invasion: evidence from a trophic shift in Arctic Char population from the Cumberland Sound region, Nunavut, Canada. *Arctic Science*, 7(2), 413-435. <https://doi.org/10.1139/as-2020-0001>

Usher, M. L., Talbot, C., & Eddy, F. B. (1988). Drinking in Atlantic salmon smolts transferred to seawater and the relationship between drinking and feeding. *Aquaculture*, 73(1), 237–246. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(88\)90058-0](https://doi.org/10.1016/0044-8486(88)90058-0)

Vann-nett. (2022, 04, juni). Vann-nett portal. <https://www.vann-nett.no/portal/#/waterbody/198-51539-L>

Wallace, R. K. (1981). An assessment of Diet-Overlap Indexes. *Transaction of the American Fisheries Society*, 110(1), 72-76. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1981\)110<72:AAODI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1981)110<72:AAODI>2.0.CO;2)

Winemiller, K. O. (2005). Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(4), 872–885. <https://doi.org/10.1139/f05-040>

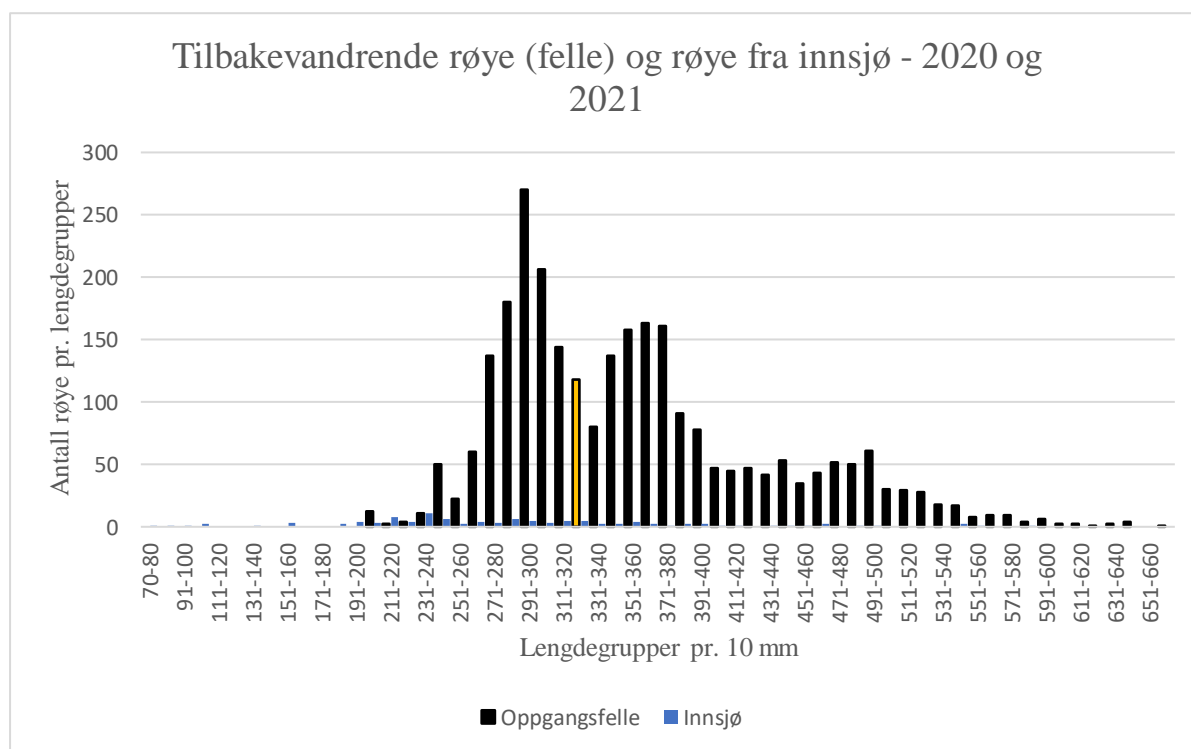
Young, A. L., Tallman, R. F., & Ogle, D. H. (2021). Life history variation in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and the effects of diet and migration on the growth, condition, and body morphology of two Arctic charr populations in Cumberland Sound, Nunavut, Canada. *Arctic Science*, 7(2), 436–453. <https://doi.org/10.1139/as-2019-0036>

Appendiks

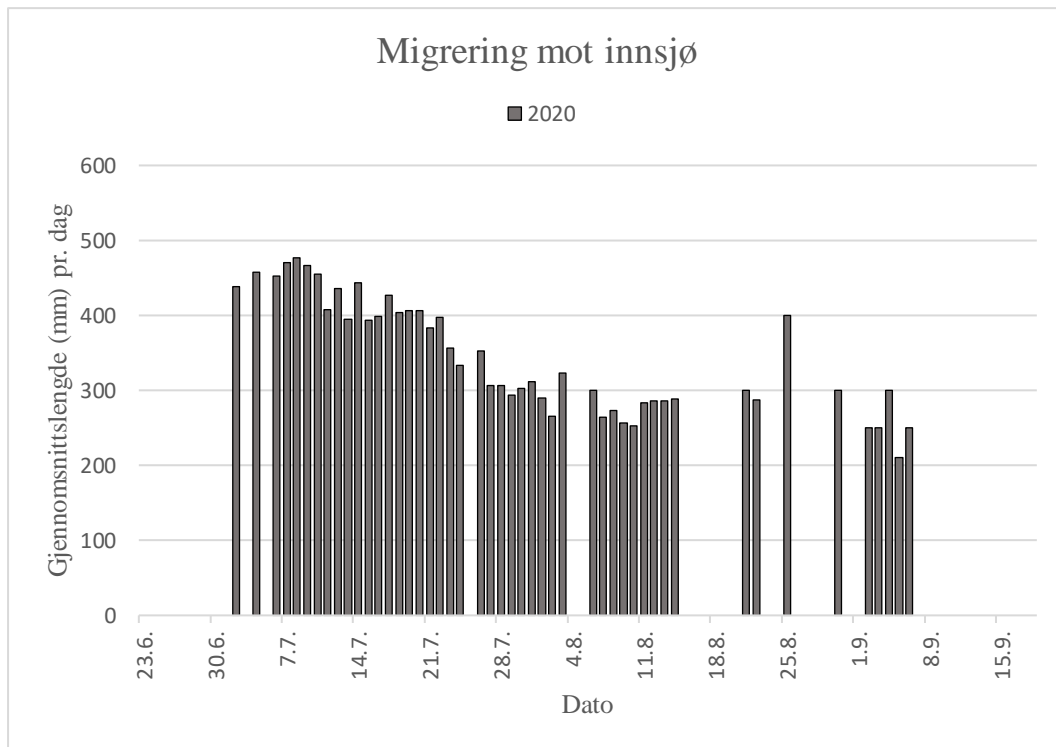


Appendiks 1. Vandringsfellen.

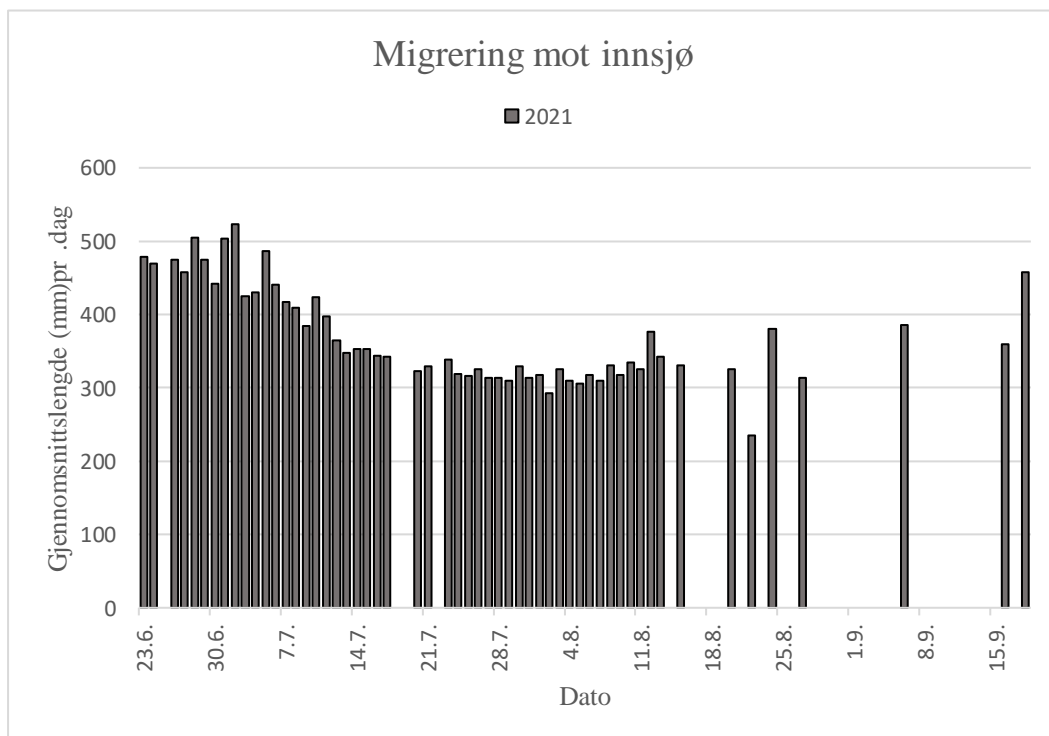
Appendiks 2. Floy-merking av røye.



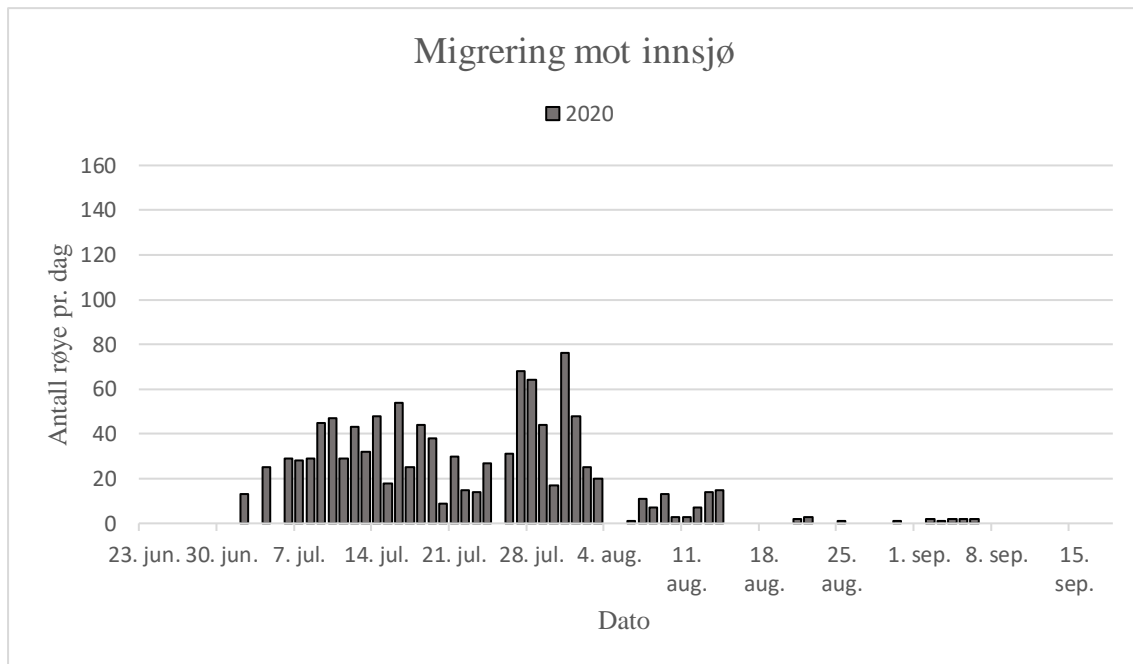
Appendiks 3. Tilbakevandrende røye (svart) og røye fra forsøksfiske (blå) fra 2020 og 2021. Stolpe ved 321-330 mm (oransje) er satt som smoltgrense. Størrelsene på røyene registrert i oppgangsfelle var mellom 210-670 mm, og størrelsene fra innsjø var mellom 75-583 mm. Det ble registrert 2643 røye i oppgangsfelle og 108 røye fra innsjø (totalt 2751).



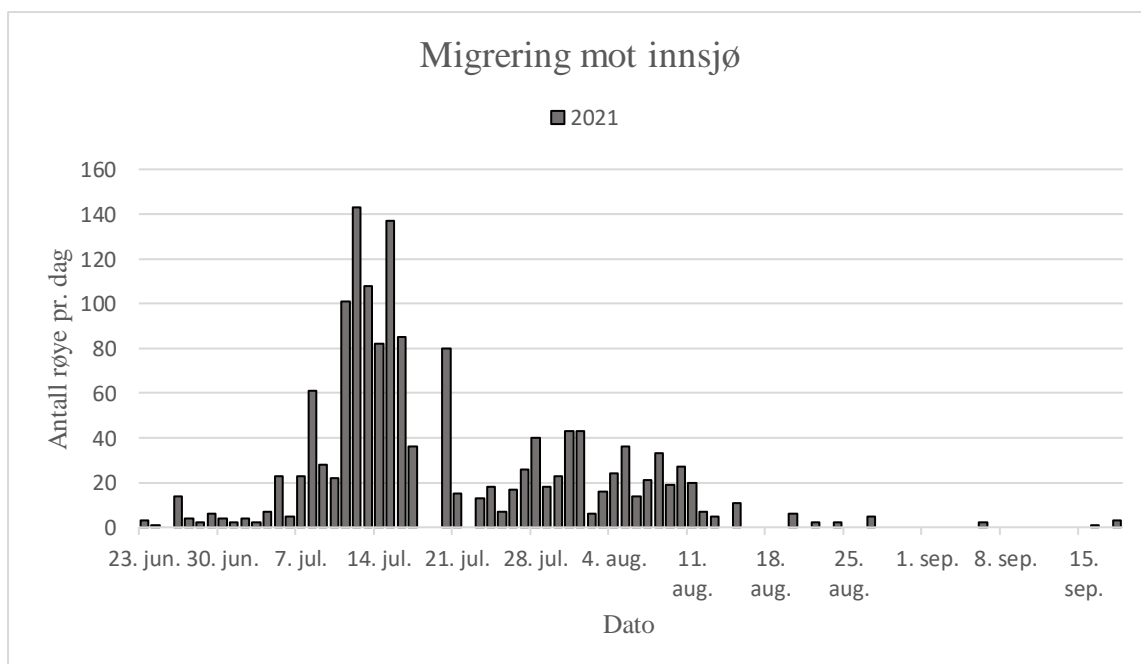
Appendiks 4. Daglig gjennomsnittslengde hos røye som har blitt registrert i oppgangsfellen ved oppvandring i 2020. Totalt ble 1125 røye målt ved tilbakevandring i 2020.



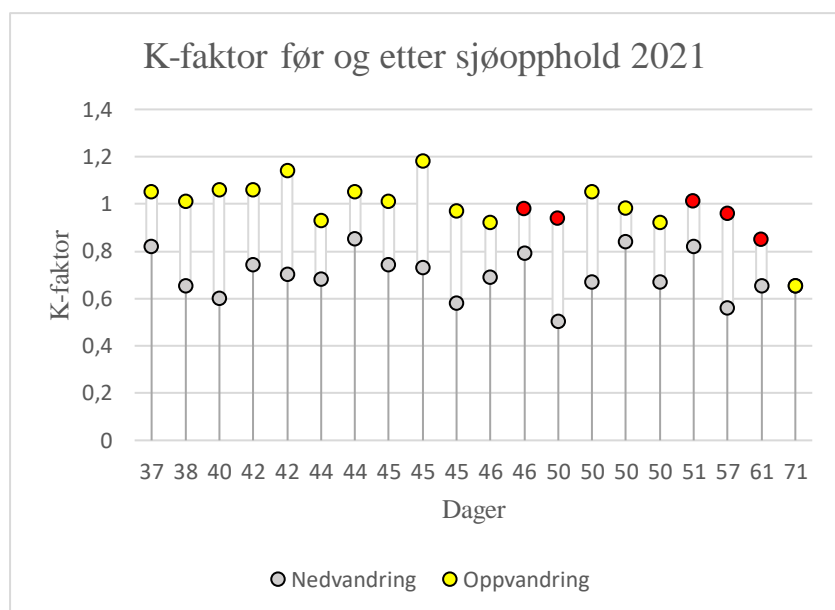
Appendiks 5. Daglig gjennomsnittslengde hos røye som har blitt registrert i oppgangsfellen ved oppvandring i 2021. Totalt ble 1506 målt ved tilbakevandring i 2021.



Appendiks 6. Antall røye som har blitt registrert i oppgangsfellen daglig ved oppvandring i 2020. Fellen åpen for oppvandring 30.06-18.09.2020. Totalt ble 1125 røye registrert ved tilbakevandring i 2020.



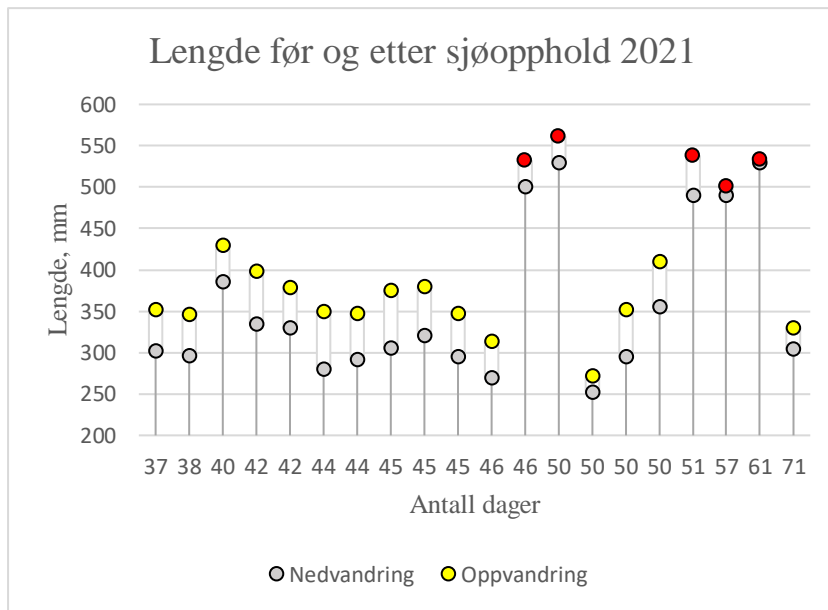
Appendiks 7. Antall røye som har blitt registrert i oppgangsfellen daglig ved oppvandring i 2021. Fellen åpen for oppvandring 23.06-18.09.2021. Totalt ble 1518 røye registrert ved tilbakevandring i 2021.



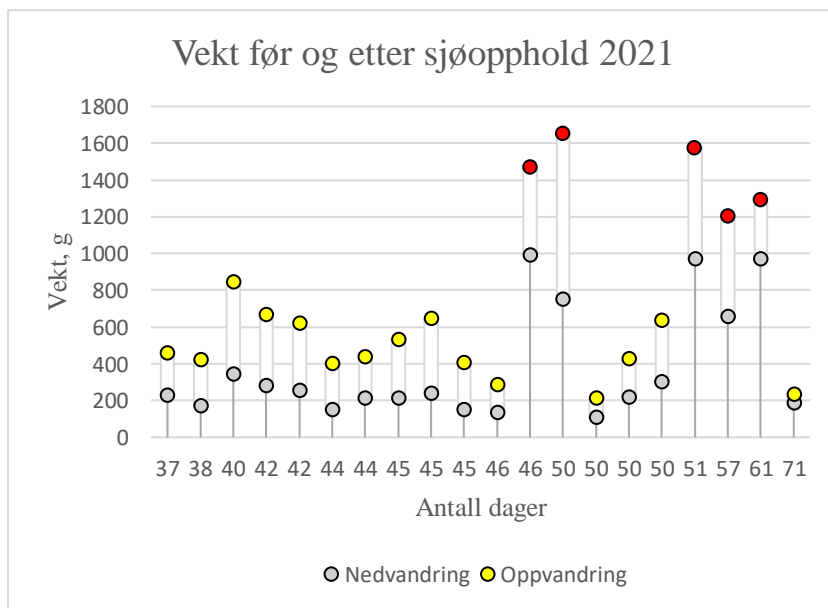
Appendiks 8. K-faktor hos røye ($n=20$) før (grå) og etter (gul) sjøopphold 2021. Hver topp viser røye på individnivå, og dager angir varighet i sjøopphold hos hvert individ. Rødt merke viser individene som migrerte ned først (16.mai 2021), og var også de største registrerte blant disse 20 røyene ved nedvandring (lengde mellom 490-530 mm). De andre røyene migrerte ned mellom 27.05-02.06.21.

Varighet	Dato, ned	Dato, opp	Vekt g, ned	Vekt g, opp	Vektøkning	Lengde mm, ned	Lengde mm, opp	K-faktor, ned	K-faktor, opp
37	02.jun	08.jul	226	458	2	302	352	0,82	1,05
38	01.jun	08.jul	169	419	2,5	296	346	0,65	1,01
40	27.mai	06.jul	342	843	2,5	385	430	0,6	1,06
42	01.jun	12.jul	279	669	2,4	335	398	0,74	1,06
42	01.jun	12.jul	253	619	2,4	330	379	0,7	1,14
44	01.jun	14.jul	150	400	2,7	280	350	0,68	0,93
44	02.jun	15.jul	211	439	2,1	292	347	0,85	1,05
45	01.jun	15.jul	210	533	2,5	305	375	0,74	1,01
45	02.jun	16.jul	240	647	2,7	321	380	0,73	1,18
45	02.jun	16.jul	149	406	2,7	295	347	0,58	0,97
46	01.jun	16.jul	135	286	2,1	270	314	0,69	0,92
46	16.mai	08.jul	990	1469	1,5	500	532	0,79	0,98
50	16.mai	05.jul	750	1653	2,2	530	561	0,5	0,94
50	01.jun	20.jul	108	211	2	252	272	0,67	1,05
50	01.jun	20.jul	216	428	2	295	352	0,84	0,98
50	01.jun	20.jul	299	633	2,1	355	410	0,67	0,92
51	16.mai	06.jul	970	1574	1,6	490	538	0,82	1,01
57	16.mai	12.jul	658	1203	1,8	490	501	0,56	0,96
61	16.mai	16.jul	971	1292	1,3	530	533	0,65	0,85
71	02.jun	11.aug	184	232	1,3	304	330	0,65	0,65

Appendiks 9. Oversikt over røye ($n=20$) som er registrert ved ned- og oppvandring i 2021. Varighet (antall dager i sjøfasen), dato for ned – og oppvandring, vekt og lengde før og etter sjøopphold, samt k-faktor før og etter.



Appendiks 10. Lengder hos røye ($n=20$) før (grå) og etter (gul) sjøopphold 2021. Hver topp viser røye på individnivå, og dager angir varighet i sjøopphold hos hvert individ. Rødt merke viser individene som migrerte ned først (16.mai 2021), og var også de største registrerte blant disse 20 røyene ved nedvandring (lengde mellom 490-530 mm). De andre røyene migrerte ned mellom 27.05-02.06.21.



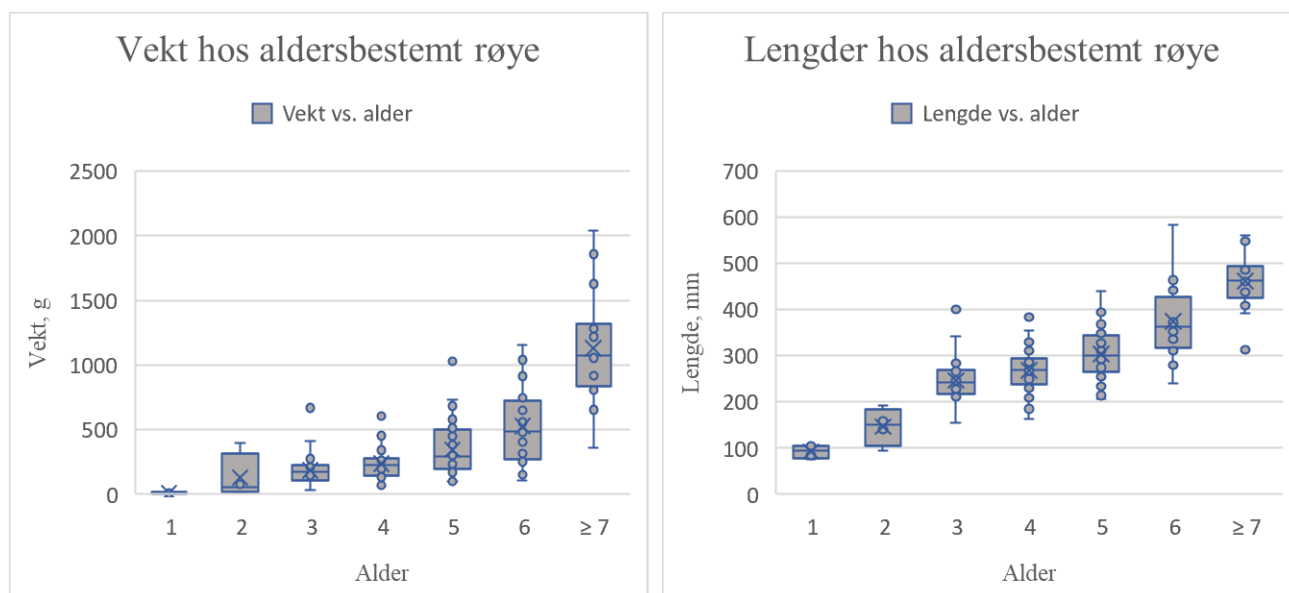
Appendiks 11. Vekt hos røye ($n=20$) før (grå) og etter (gul) sjøopphold 2021. Hver topp viser røye på individnivå, og dager angir varighet i sjøopphold hos hvert individ. Rødt merke viser individene som migrerte ned først (16.mai 2021), og var også de største registrerte blant disse 20 røyene ved nedvandring (vekt mellom 658-990 g). De andre røyene migrerte ned mellom 27.05-02.06.21.

Appendiks 12. Oversikt over aldrene, snittlengder, snittvekt, og standardavvik til lengder og vekt hos kjønnsstadium (moden/umoden), samt kjønn hos dissekerte røye fra 2020 og 2021 som ble prøvetatt fra oppgangsfellen, samt status (smolt/veteraner) i hver aldersgruppe. Totalt 68 røye fra oppgangsfellen.

Alder	Lengde mm		Vekt g		Stadium			Kjønn			Status	
	Snitt	±	Snitt	±	M	U	X	♀	♂	X	S	V
3	254,3	71,2	204,3	281,8	2	10	1	5	7	1	13	-
4	280,4	69,4	282,9	275,3	3	22	-			-	21	4
5	316,0	65,9	401,8	264,3	5	12	1	13	4	1	9	9
6	358,8	69,1	607,6	275,4	1	4	-	5	-	-	1	5
7	420,5	73,2	859,2	292,8	4	-	-	3	1	-	1	3
8	438,0	-	918,0	-	1	-	-	-	1	.	-	1
9	391,0	-	653,0	-	1	-	-	-	1	-	-	1
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	495,0	-	1283,0	-	1	-	-	1	-	-	0	1

Appendiks 13. Oversikt over aldrene, snittlengder, snittvekt, og standardavvik til lengder og vekt hos kjønnsstadium (moden/umoden), samt kjønn hos dissekerte røye fra 2020 og 2021 som ble prøvetatt fra innsjø, samt status (smolt/veteraner/resident) i hver aldersgruppe. Totalt 108 røye fra forsøksfiske.

Alder	Lengde mm		Vekt g		Stadium			Kjønn			Status		
	Snitt	±	Snitt	±	M	U	X	♀	♂	X	S	V	R
1	92,2	124,4	8,6	359,7	-	4	-	3	1	-	-	-	4
2	146,2	105,7	128,1	349,3	-	4	-	2	2	-	-	-	4
3	239,1	98,4	167,6	355,8	3	13	-	7	9	-	10	2	4
4	258,0	97,0	200,7	350,3	13	21	-	15	19	-	22	4	8
5	295,6	96,0	310,1	342,6	15	15	-	9	21	-	17	10	3
6	380,3	97,8	489,6	353,4	9	2	-	2	9	-	2	8	1
7	499,0	101,2	1452,2	376,6	3	-	1	-	3	1	-	4	-
8	427,0	81,0	809,3	323,0	3	-	-	-	3	-	-	3	-
9	554,0	97,4	1742,0	377,0	2	-	-	-	2	-	-	2	-



Appendiks 14. Gjennomsnittsstørrelse og median av lengder og vekt i de ulike aldersgruppene hos prøvetatt røye (felle og innsjø) fra 2020 og 2021. Aldersgruppene over 7 år ble plassert sammen med 7-åringene. Boksdiagrammene viser medianverdier (linjer i boksene), gjennomsnittsverdi (x i boksene), 1. og 3. kvartil (topp og bunn på boksene), minste og høyeste verdi («whiskers») og «outliers» (prikkene).

Appendiks 15. Oversikt over antall modne og umodne individer fra felle og forsøksfiske i 2020 og 2021, og gjennomsnittsverdier på størrelser og k-faktor, samt standardavvik til størrelsene og k-faktor.

Prøvetaking	Oppgangsfelle		Forsøksfiske	
	Moden	Umoden	Moden	Umoden
Stadium				
Snittlengde, mm	381,1	281,7	344,5	236,6
Standardavvik, mm	± 65,9	± 66,0	± 101,4	± 99,7
Snittvekt, g	691,7 g	287,3	522,5	170,4
Standardavvik, g	± 264,3	± 264,2	± 377,3	± 367,7
Snitt, k-faktor	1,17	1,27	1,04	1,19
Standardavvik, k-faktor	± 0,15	± 0,51	± 0,19	± 1,17
Antall	17	49	48	59
All prøvetatt røye				
	Moden		Umoden	
Snittlengde, mm	354,1		257,1	
Standardavvik, mm	± 89,7		± 89,2	
Snittvekt, g	566,8		223,4	
Standardavvik, g	± 338,2		± 336,5	
Snitt, k-faktor	1,08		1,23	
Standardavvik, k-faktor	± 0,19		± 0,93	
Antall	65		108	

Appendiks 16. Oversikt over aldrene og stadium (moden/umoden) hos prøvetatte røye fra 2020 og 2021.

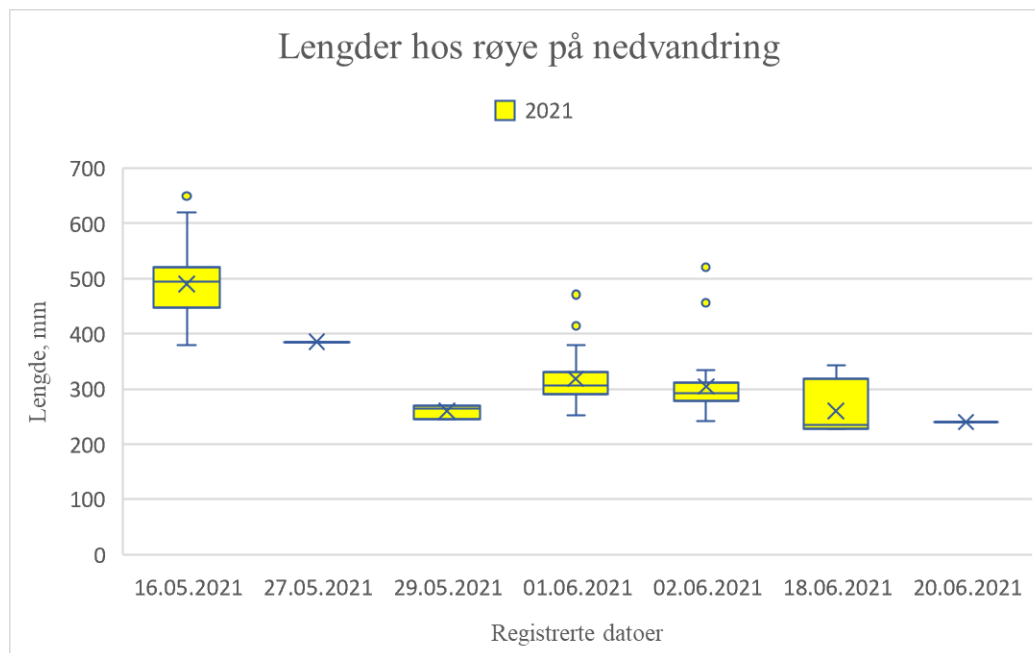
Alder	Moden	Umodne	Ukjent	Antall
1	0	4		4
2	0	4		4
3	5	23	1	29
4	16	43		59
5	20	27	1	48
6	10	6		16
≥ 7	14	1	1	16
Antall	65	108	3	176

Appendiks 17. Tabell over alder, snittvekt, snittlengde, og standardavvik til lengde og vekt hos alle dissekerte røye fra 2020 og 2021. Røyene i aldrene 8-11 år ble plassert med 7-åringene.

Alder	Antall	Snittvekt, g	St. avvik (vekt)	Snittlengde, mm	St. avvik (lengde)
1	4	8,9	4,79	92,25	15,20
2	4	128,2	180,20	146,25	40,93
3	29	184,0	123,57	245,90	47,66
4	59	235,6	112,55	267,51	44,30
5	48	344,5	197,14	303,27	52,15
6	16	526,5	310,82	373,56	84,56
≥ 7	16	1125,8	441,92	461,94	63,31

Appendiks 18. Oversikt over snittlengder, aldrer og kjønnsmodning hos smolt og veteraner fra oppgangsfellen 2020 og 2021. Det var 2 smolt med uidentifisert kjønn og kjønnsmodning, disse er utelatt fra tabellen.

Alder	Snittlengder, mm (\pm SD mm)										
	Smolt				Veteraner						
	n	moden		n	umoden		n	Moden		n	Umoden
3	2	269,5 (\pm 11,6)		10	254,6 (\pm 75,2)		-	-		-	-
4	-	-		21	268,0 (\pm 69,4)		3	333,3 (\pm 70,9)		1	383
5	-	-		8	279,9 (\pm 70,7)		5	354,4 (\pm 65,9)		4	344 (\pm 41)
6	-	-		1	280		1	475		3	346.3 (\pm 19,8)
7	-	-		1	313		3	456,3 (\pm 78,9)		-	-
8	-	-		-	-		1	438		-	-
9	-	-		-	-		1	391		-	-
11	-	-		-	-		1	495		-	-



Appendiks 19. Lengder registrert hos røye ($n=98$) ved nedvandring i 2021. Boksdiagrammene viser medianverdier (linjer i boksene), gjennomsnittsverdi (x i boksene), 1. og 3. kvartil (topp og bunn på boksene), minste og høyeste verdi («whiskers») og «outliers» (prikkene).

