

Faktorer som påverkar abborrens (*Perca fluviatilis* L.) födoval
i olika sjöar

Lars Finnbäck

2020

Pro gradu-avhandling

Åbo Akademi

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik

Lars Finnbäck

Åbo Akademi

Miljö- och marinbiologi

Lars Finnbäck, 2020

Faktorer som påverkar abborrens (*Perca fluviatilis* L.) födoval i olika sjöar

Pro gradu-avhandling (M.Sc. Thesis), 40 s

Abstrakt

*Födovallet är grundläggande för förståelse av trofiska interaktioner och dynamiken bland populationer, samhällen och ekosystem. Abborrens (*Perca fluviatilis*) födoval studerades i fem sjöar (Dalkarby träsk, Lavsböle träsk, Långsjön, Östra Kyrksundet och Västra Kyrksundet) på Åland. För undersökning av vilka faktorer som kan orsaka skillnader i födovallet mellan sjöarna analyserades fisk- och bottenfaunasamhället, habitatkomplexiteten (täckningsgrad av makrofyter), sjöarnas morfometri, hydrografi och vattenkemi. Sjöarna provfiskades med översiktsnät. Abborren var den dominerande arten och mörtan (*Rutilus rutilus*) var den näst mest förekommande arten i alla sjöar. I Långsjön och Dalkarby träsk utgjorde abborren upp till 70 % av fiskpopulationen och ungefär hälften av fiskpopulationen i de övriga sjöarna. I Dalkarby träsk och i Lavsböle träsk bestod abborrens diet till största delen av djurplankton och bottendjur medan dieten i de övriga sjöarna bestod till största delen av djurplankton och fisk. Det förekom inte en tydligt påverkande faktor till skillnaderna i abborrens födoval i sjöarna men abborrens diet påverkades ofta direkt eller indirekt av olika kombinationer av faktorerna. De faktorer som bidrog mest till skillnaden i födovallet var inomarts- och mellanartskonkurrens, tätheten småfisk, nivån av eutrofiering samt abundansen av bottendjur i kombination med habitatkomplexiteten. Mängden bottendjur och habitatkomplexiteten samt mängden småfisk påverkade födans tillgänglighet i sjöarna och konkurrensen påverkade valet av födan. Eutrofiering kan ha påverkat födotillgängligheten i sjöarna och intensifierat konkurrensen med mört. Sammanfattningsvis kan konstateras att abborrens födoval varierar mellan sjöarna och påverkas av olika faktorer. Den här studien bidrar till kunskapen om abborren och dess roll i sjöar.*

Nyckelord: *Perca fluviatilis*, födoval, diet, sjöar, fisksamhälle, konkurrens, habitatkomplexitet, miljöförhållanden, Åland

Lars Finnbäck

Åbo Akademi University

Environmental and Marine Biology

Lars Finnbäck 2020

Factors that affect the diet of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in different lakes

M. Sc. Thesis, 40 pp.

Abstract

*Feeding ecology is fundamental in order to understand trophic interactions and dynamics between populations and ecosystems. The diet of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) was studied in five lakes (Dalkarby träsk, Lavsböle träsk, Långsjön, Östra Kyrksundet and Västra Kyrksundet) on the Åland islands. In order to investigate which factors may cause differences in food choices between lakes, the population of fish and macroinvertebrates, the habitat complexity (coverage of macrophytes), lake morphometry, hydrography and water chemistry was analyzed. The lakes were fished with multi-mesh gillnets. Perch and roach (*Rutilus rutilus*) were the most occurring fish in all lakes. In Dalkarby träsk and Långsjön, perch made up to 70 % of the total population of fish compared to about half of the population in the other lakes. Zooplankton and macroinvertebrates made up most of the diet in Dalkarby träsk and Lavsböle träsk, while the diet in the other lakes was mostly composed by zooplankton and fish. There was no factor that alone could explain the difference in the diet of perch between the lakes, but the different factors in combination affected the diet of perch both directly and indirectly. The factors that possibly had the greatest effects on the diet were inter- and intraspecific competition, the density of small fish, the level of eutrophication and the abundance of macroinvertebrates in combination with the habitat complexity. The abundance of macroinvertebrates, the habitat complexity (coverage of macrophytes) and the density of small fish affected the availability of food and competition affected the choice of food. The eutrophication may affect the availability of food and intensify the competition with roach. In conclusion, the diet of perch varies between lakes and can be affected by different factors. This study contributes to the knowledge of perch and its role in lakes.*

Keywords: *Perca fluviatilis*, diet, lake, fish community structure, competition, habitat complexity, environmental conditions, Åland islands

Innehållsförteckning

1. Inledning	1
1.1 Faktorer som påverkar abborrens diet.....	2
1.2 Målsättningar och frågeställningar.....	3
2. Material och metoder	4
2.1 Undersökningsområden	4
2.2 Vattenparametrar, makrofytt- och bottenfaunadata	6
2.3 Provfiske och fisksamhällen	6
2.3.1 Konditionsfaktor och morfologi.....	8
2.4 Födovalsanalys.....	8
2.5 Överlappsindex	9
2.6 Statistiska analyser.....	10
3. Resultat	10
3.1 Hydrografi.....	10
3.2 Bottenfauna och täckningsgrad.....	12
3.3 Provfiske och fisksamhällen	12
3.3.1 Abborrens längdfördelning i sjöarna.....	15
3.3.2 Konditionsfaktor och morfologi.....	15
3.4 Födoval	17
3.5 DistLM analysen och variabelernas relation till abborrens föda.	26
4. Diskussion.....	28
4.1 Miljöförhållandenas inverkan	28
4.2 Habitatkomplexiteten och andelen litoral	29
4.3 Bottenfaunasamhällets roll i födovalet	30
4.4 Inom- och mellanartskonkurrens	31
4.5 Framtida utsikter	32
4.6 Förbättringsförslag och förekommande problem.....	33
5. Slutsatser	34
Referenser	37

1. Inledning

Anskaffningen av föda är avgörande för överlevnaden för heterotrofa djur, födan förser djuret med energi för att växa, upprätthålla livsfunktioner och för reproduktion. Födovallet är även viktigt vid undersökning av födoväven, interaktioner mellan arter och konkurrens om födan. Därav är födovalsstudier grundläggande för förståelsen av trofiska interaktioner och dynamiken bland populationer och samhällen, samt för att kunna jämföra system med varandra (Amundsen & Sánchez 2019).

Abborren är tillsammans med mörten (*Rutilus rutilus*) de mest förekommande fiskarterna i de flesta sjöarna i södra Finland och de är allmänt utspridda över hela Europa (Horppila et al. 2000, Lappalainen et al. 2001). Abborren klarar av att leva i varierande habitat, allt från små sötvattenssjöar till Östersjön med bräckt vatten (Lappalainen et al. 2001). Abborren är en generalist och har en relativt bred diet under sin livstid. Det sker ontogenetiska förändringar i abborrens diet i takt med att fisken växer, det vill säga att dieten skiftar från djurplankton då fisken är som minst, till makrovertebrater då abborren är större och till slut äter abborren även fisk (Estlander et al. 2010). Fisken väljer bytesdjuret utgående från flera egenskaper vilka är bland annat storleken på bytet, bytets densitet, bytets aktivitet och utsatthet (Nurminen et al. 2018). Ontogenetiska dietförändringar är allmänt förekommande hos fiskar. Förändringen sker oftast i samband med att fisken växer och blir större, men förändringen kan också påverkas av yttre faktorer så som förekomst av makrovegetation, tillgänglighet av föda, mellan- och inomartskonkurrens, och predationsrisk (Diehl 1993, Linzmaier et al. 2018). Förändringen är även artspecifik och påverkas bland annat av beteende och anatomisk struktur (till exempel fiskens munstorlek). Storleken på fisken då dietförändringen sker kan därmed variera väsentligt mellan olika populationer beroende på förhållandena (Linzmaier et al. 2018). Skillnader i habitat kan också påverka förändringen i dieten. I sjöar utgör djurplankton föda för abborren en längre tid än i bräckt vatten, och kannibalism är vanligare i sjöar (Horppila et al. 2000, Estlander et al. 2010, Mustamäki et al. 2014). Abborren är även relativt flexibel i sitt födoval. Större abborre äter inte enbart fisk eller makrovertebrater, utan de kan vid behov ändra sin föda ifall sammansättningen av bytesdjur förändras (Schleuter & Eckmann 2008).

1.1 Faktorer som påverkar abborrens diet

Abborrpopulationen i sjöar kan påverkas av flera olika faktorer. Sjöns storlek och nivån av eutrofiering i sjön kan räknas som de viktigaste faktorerna som begränsar antalet fiskarter i sjöar (Olin et al. 2002). Mesotrofa sjöar har en större population av abborre i relation till karpfiskar, *Cyprinidae*, medan sjöar som är eutrofa har en mindre population av abborrar i relation till karpfiskar. Alla fiskarters abundans ökar med nivån av eutrofiering men mängden karpfiskar ökar mer än mängden abborre (Olin et al. 2002). Abborren jagar med hjälp av synen, vilket betyder att den klarar sig bäst i mesotrofa förhållanden där sikten är bättre. Abborrens förmåga att hitta föda påverkas starkt av förhållanden som försämrar sikten, till exempel påverkas jaktförmågan vid eutrofiering och i humusrika vatten (Schleuter & Eckmann 2008, Estlander et al. 2010). Därmed försämras abborrens förmåga att konkurrera med bland annat gärsen (*Gymnocephalus cernuus*) i sjöar med hög produktivitet (Bergman 1991).

Om förhållandena som abborren lever i är dåliga, till exempel i sjöar med en hög nivå av eutrofiering eller i sjöar där konkurrensen med andra arter är hård, kan abborren återgå till att äta djurplankton under vissa delar av året eller avstå från att byta diet över huvud taget då den växer (Schleuter & Eckmann 2008). Både abborren och mörten är generalister och de äter både djurplankton och makrovertebrater (Pekcan-Hekim et al. 2016), men mörten har ett större spektrum i sitt födoval än abborren och den äter vid behov även växtmaterial, cyanobakterier och detritus (Horppila et al. 2000). Då mört och abborre konkurrerar om djurplankton kan mörten tvinga abborren att byta till makrovertebrater vid ett tidigare skede än när abborren naturligt skulle byta föda. Den tidigarelagda förändringen i dieten hos abborren leder till en större inomartskonkurrens mellan årsklasser och en sämre tillväxt för abborren (Persson & Greenberg 1990a). Mörten påverkas däremot inte i lika stor grad av konkurrensen då den har ett större spektrum i sitt födoval (Persson 1987b). Pekcan-Hekim et al. (2016) visade även att abborrens diet påverkades indirekt av turbulenta förhållanden i vattnet. I turbulenta förhållanden skiftade mörstens diet från makrovertebrater till nästan enbart djurplankton, vilket ledde till att abborren tvingades skifta habitat och diet till nästan enbart makrovertebrater. Turbulenta förhållanden i sjöar kan bli allt vanligare i samband med en ökande mängd vindar och stormar, som en följd av klimatförändringen (Pekcan-Hekim et al. 2016).

Möjligheten för generalister att hitta föda och för att specialisera sig på enskilda delar av trofiska nivåer i sjöar kan påverkas av förekomsten och utbredningen av makrovegetation.

Förekomsten av makrovegetation bidrar till habitatkomplexitet, ökar habitatets produktivitet och försörjer mindre organismer med skydd mot predatorer. Detta bidrar bland annat till att abundansen, storleken och artsammansättningen av djurplankton, makrovertebrater och småfisk ökar och därmed påverkas dieten hos generalistiska fiskar (Vejříková et al. 2017). Då det finns en större mängd makrovertebrater till förfogande klarar sig abborren bättre då den konkurrerar med mörten (Persson 1987a, Diehl 1988). Utöver det är abborren också mer effektiv på att jaga djurplankton än mörten i habitat med mer struktur (Winfield 1986). Komplexa strukturer leder därmed till att abborren kan växa snabbare och kan snabbare genomgå de ontogenetiska dietskiftena (Persson 1993, Persson & Eklöv 1995). I habitat med mycket vegetation är abborrens förmåga att hitta föda en aning nedsatt, vilket möjligtvis leder till att abborren inte kan överutnyttja bestånden av makrovertebrater. Det här leder istället till en måttlig och konstant konsumtion av makrovertebrater (Diehl 1993). Vejříková et al. (2017) visade resultat som antydde att det sker mindre överlapp av nischer i sjöar med hög habitatkomplexitet och att det därmed sker mindre konkurrens mellan fiskarter i sjön. Sjöar som är eutrofierade har försämrade ljusförhållanden, vilket kan leda till att habitatkomplexiteten minskar. Både sämre ljusförhållanden och minskad habitatkomplexitet är bidragande faktorer till att mörten kan dominera över abborren i antal (Horppila et al. 2000).

Bottenfaunasamhällets struktur kan reflektera vilken grad av predationstryck det utsätts för. I allmänhet jagar abborren det bytet som har den tätaste populationen, men abborren väljer också bytet beroende på bytets storlek (Nurminen et al. 2018). Abborren har rapporterats ha en nyckelroll för makrovertebrater i akvatiska system som har ett få antal arter, till exempel i boreala sjöar (Nummi et al. 2012). Nurminen et al. (2018) visade att biomassan för stora makrovertebrater, speciellt Odonata, ökar i en sjö där abborre icke-selektivt fiskas bort medan biomassan för stora makrovertebrater minskar då stora (>16 cm) abborrar lämnas kvar i sjön. Därav kan abborrpopulationens struktur påverka det bentiska samhället och strukturen på det bentiska samhället kan reflektera hur samhället påverkas av predatorer. Till exempel om det förekommer en hög abundans av stora makrovertebrater, kan en orsak vara att det råder en brist på stora abborrar eller andra predatorer i sjön (Nurminen et al. 2018).

1.2 Målsättningar och frågeställningar

Abborrens födoval i sjöar är väl dokumenterat (Persson & Greenberg 1990a, Diehl 1993, Horppila et al. 2000, Schleuter & Eckmann 2008, Estlander et al. 2010). Målet med den här

avhandlingen var att jämföra födovalet och undersöka ifall det förekom en skillnad i födovalet hos abborrar i fem sjöar med olika egenskaper och vilka faktorer som troligtvis påverkar abborrens födoval. Avhandlingen tog i beaktande konkurrens, miljöförhållanden, bottenfaunasamhällets sammansättning och habitatkomplexitet.

Huvudhypotes: Abborrens födoval skiljer sig mellan de fem sjöarna.

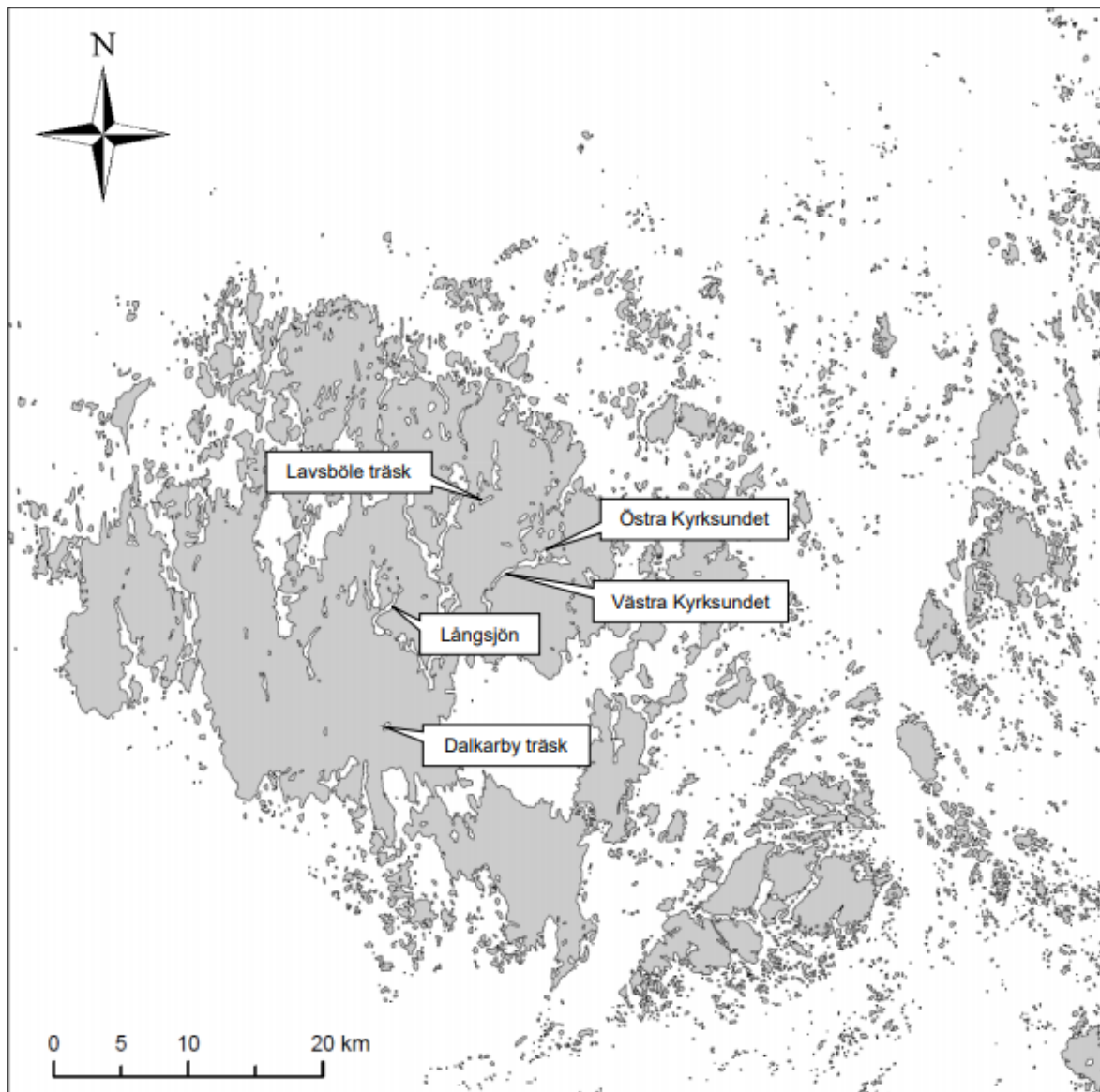
De fem sjöarna skiljer sig i storlek (ytareal) och djup, i grad av eutrofiering, fisksamhällets struktur (Ålands landskapsregering 2015), bottenfaunasamhällets struktur (Ljungman 2015, Ljungman 2016, Blomqvist 2017) och nivå av habitatkomplexitet (ÅLR 2015). Huvudhypotesen baserar sig på att sjöarna skiljer sig från varandra och att abborrens födoval påverkas till olika grad av de rådande förhållandena i sjöarna. För att testa huvudhypotesen undersöktes följande frågeställningar:

- 1) *Har de rådande miljöförhållandena en inverkan på abborrens val av föda?*
- 2) *Har habitatkomplexiteten en inverkan på abborrens födoval?*
- 3) *Har bottenfaunasamhällets abundans och diversitet en inverkan på abborrens födoval?*
- 4) *Har mört- och abborrbeståndens abundans en inverkan på abborrens val av föda?*

2. Material och metoder

2.1 Undersökningsområden

Sjöarna som undersöktes var Dalkarby träsk, Lavsböle träsk, Långsjön, Östra Kyrksundet och Västra Kyrksundet. Samtliga sjöar är belägna på Åland i sydvästra Finland (Figur 1). Insamlingen av abborrar för födovalsanalys skedde i samband med ett provfiske av sjöarna, som utförs regelbundet av Ålands landskapsregering. Provfisket utfördes år 2019 under månaderna juni, juli och augusti.



Figur 1. De undersökta sjöarna på Åland i sydvästra Finland (efter Gren 2013).

Enligt ÅLR (2015) varierade sjöarnas ekologiska status och fysikalisk/kemiska status mellan åren 2006 och 2012. Bedömningen var gjord på en skala med fem olika nivåer av status: hög, god, måttlig, otillfredsställande och dålig status. Den ekologiska statusen baserar sig på olika gränsvärden som räknats ihop på basen av tillståndet av växtplankton, vattenväxter, bottendjur och fisk i sjöarna. Den fysikaliska/kemiska statusen baserar sig på abiotiska faktorer, som till exempel mängden fosfor och kväve i sjöarna (ÅLR 2015). Av de fem sjöarna hade Långsjön den sämsta ekologiska statusen och även den enda sjön med måttlig fysikalisk/kemisk status. Västra Kyrksundet hade bäst status överlag med god ekologisk status och god fysikalisk/kemisk status. Östra Kyrksundet, Lavsböle träsk och Dalkarby träsk hade alla måttlig ekologisk status och god fysikalisk/kemisk status (ÅLR 2015).

2.2 Vattenparametrar, makrofytt- och bottenfaunadata

I samband med provfisket noterades följande vattenparametrar i sjöarna: vattentemperatur, pH, salinitet, siktdjup och syrehalt. Vid varje nät mättes temperatur (°C), pH och salinitet (ppt) en meter under vattenytan och en meter ovanför botten. Temperatur, pH och salinitet mättes med en YSI Professional Plus mätare. Siktdjupet och syrehalterna mättes en gång per sjö vid den djupaste punkten i sjön. Siktdjupet mättes med en Secchiskiva och syrehalten mättes med en YSI Professional ODO-mätare. Syrehalten registrerades med en meters mellanrum från ytan till en meter ovanför botten. För total nivå av fosfor, kväve och klorofyll-a användes mätresultaten för åren 2006–2012 (ÅLR 2015)

För beräkning av bottenfaunasamhällets struktur användes data från tidigare års provtagningar av Ålands Landskapsregering (Ljungman 2015, Ljungman 2016, Blomqvist 2017). Närmare bestämt beräknades bottenfaunasamhällets totala abundans, totala antalet arter (S), Shannon-Wieners diversitetsindex (H') (Shannon & Weaver 1949) och Pielou's jämnhetsindex (J). Med diversitetsindexet är det möjligt att jämföra biodiversiteten mellan bottenfaunasamhällen och jämnhetsindexet är ett mått på hur jämnt fördelat samhället är gällande abundans och om det förekommer dominerande arter i samhället.

Utgående från makrofyttdata från tidigare sjökarteringar (år 2018 och 2019) användes medeltalet av den totala täckningsgraden av makrofyter i sjöarna som ett mått på sjöarnas habitatkomplexitet. Ett mått på andelen litoral i sjöarna räknades genom att dela sjöns ytareal med medeldjupet. Habitatkomplexiteten och andelen litoral användes för att relatera andelen förekommande habitat till abborrens diet.

2.3 Provfiske och fisksamhällen

Provfisket utfördes i utgående från den europeiska standarden för provtagning av fisk i sjöar med översiktsnät. Översiktsnäten är 30 meter långa, 1,5 meter höga, de har 12 paneler med maskor som varierar i storlek (5, 6,25, 8, 10, 12,5, 15,5, 19,5, 24, 29, 35, 43, 55) (European Standard SFS-EN 14757:2015). Med de varierande storlekarna på maskorna kan fisk av olika storlek fångas. Näten lades ut på kvällen mellan klockan 18.00 och 20.00 och vittjades följande morgon mellan klockan 06.00 och 08.00, då näten hade varit 12 timmar i vattnet. Lavsböle

träsk och Dalkarby träsk fiskades under juni månad, Långsjön och Östra Kyrksundet under juli månad och Västra Kyrksundet under augusti månad.

Fångsten från provfisket analyserades på Husö biologiska station, och omfattade identifiering av art, mätning av längd (0,1 cm noggrannhet) och vikt (0,1 g noggrannhet) och beräkning av total fångst per art. För att kunna bestämma abborrens morfologi mättes även höjden (0,1 cm noggrannhet) för alla individer. Antalet individer per fångstansträngning (catch per unit effort, CPUE) per ytareal, antalet abborre per CPUE per ytareal, antalet mört per CPUE per ytareal och antalet småfisk (fisk mindre än 10 cm) samt den relativa mängden mörtfiskar av antalet fisk och biomassa per sjö räknades för bedömning och jämförelse av sjöarnas fisksamhällen. CPUE per ytareal mättes eftersom antalet nätansträngningar var det samma även om sjöarnas ytareal skiljde sig.

Magsäckar från abborrindivider samlades in med målet att få en representativ bild av alla längdklasser, alltså minst 30 magsäckar per längdklass. Magsäckar som samlades in sparades i etanol (70 %) för födoanalysen. Ur Dalkarby träsk samlades det in 120 magsäckar, ur Lavsböle träsk 181 magsäckar, Långsjön 200 magsäckar, Östra Kyrksundet 203 magsäckar och Västra Kyrksundet 199 magsäckar. Målet var att samla in 200 magsäckar från varje sjö, men Dalkarby träsk och Lavsböle träsk hade för få abborrindivider i de större längdklasserna för att målet skulle kunna uppnås. För att noggrannare analysera skillnader i abborrens föda mellan sjöar delades abborrindividerna in i längdklasser enligt följande längder: A: 4,0–6,9 cm, B: 7,0–9,9 cm, C: 10,0–12,9 cm, D: 13,0–15,9 cm, E: 16,0–19,9 cm, och F: 20,0+ cm.

I Långsjön och Östra Kyrksundet utfördes totalt 25 nätansträngningar, i Västra Kyrksundet utfördes 20 nätansträngningar, i Lavsböle träsk utfördes 15 nätansträngningar och i Dalkarby träsk utfördes 8 nätansträngningar (Tabell 1). Dock var det inte möjligt att under tre månaders tid utföra lika många nätansträngningar som den europeiska standarden rekommenderar, därav förekom det en skillnad i den totala mängden nätansträngningar och det rekommenderade antalet nätansträngningar.

Tabell 1. Sjöarnas ytareal, medel- och maxdjup, samt antalet nätansträngningar utförda och den europeiska rekommendationen på antalet nätansträngningar.

Sjö	Ytareal (ha)	Medeldjup (m)	Maxdjup (m)	Antal nät	Nätantal enligt EN 14757, 2015*
Dalkarby träsk	16,7	2,4	5	8	8
Lavsböle träsk	27,3	5,1	8,5	15	16
Långsjön	138,3	6,3	18	25	35
Östra Kyrksundet	197,5	8,6	22	25	44
Västra Kyrksundet	56,2	8,9	17	20	27

*European Standard SFS-EN 14757:2015

2.3.1 Konditionsfaktor och morfologi

För jämförelse av eventuella skillnader i abborrarnas kondition och morfologi beräknades *Fulton's K* konditionsfaktor och det relativa kroppsdjupet för varje individ (Froese 2006). Konditionsfaktorn beräknades med ekvationen:

$$K = 100 * W/L^3$$

där W är fiskens våtvikt och L är fiskens totala längd. Abborrens relativa kroppsdjup och morfologi (RBD) beräknades med ekvationen:

$$RBD = \frac{D}{L}$$

där D är fiskens höjd (cm) och L är fiskens totala längd (cm). Konditionsfaktorn och morfologin beräknades för alla abborrar men för att kunna relatera indexen till födoalet, analyserades bara de abborrar vars magsäckar hade analyserats.

2.4 Födovalsanalys

Abborrarna valdes slumpmässigt ut till födovalsanalysen, så att det förekom ungefär lika många individer i varje längdklass. Det förekom relativt få abborrar i de största längdklasserna (E och F), vilket ledde till att nästan alla fångade abborrar i de längdklasserna analyserades. Födoalet hos abborre analyserades enligt olika födokategoriernas förekomst i magsäckarna och födokategoriernas våtvikt (Hyslop 1980). Våtvikten vägdes med 0,001 grams noggrannhet.

Maginnehållet artidentifierades med mikroskop till lägsta möjliga taxonomiska nivå där det var möjligt och kategoriserades i födogrupperna djurplankton, bottenjur, fisk, kräfta och oidentifierbart innehåll. Till det oidentifierbara innehållet tillhörde allt som inte gick att identifiera till någon annan födogrupp men också sten och allt växtmaterial. Magsäckar som var tomma noterades men de beaktades inte i fortsatta analyser av födoalet. För att identifiera fiskarter på basen av ben användes datorprogrammet "Bone Base Baltic Sea" (von Busekist 2004). Den relativa vikten P bestämdes för varje födogrupp med formeln:

$$P_{gi} = \left(\frac{g_i}{t_i} \right)$$

där g_i är födogruppens våtvikt och t_i är hela maginnehållets våtvikt. Medelproportionen av varje födogrupp för varje längdklass beräknades med formeln:

$$MedelP_f = \frac{\sum_i^{n_l} P_{gi}}{n_l}$$

Där n_l är antalet individer i längdgrupp l .

2.5 Överlappsindex

Schoeners index (S) (Schoener 1970) beräknades mellan längdklasserna i sjöarna, både mellan längdklasserna inom samma sjö och mellan motsvarande längdklasser i de olika sjöarna. Indexet indikerar ifall det finns ett signifikant överlapp av födoalet mellan längdklasserna om index-värdet är större eller lika med 0,60. Indexet varierar mellan 1 (fullständigt överlapp) och 0 (inget överlapp) och det beräknas med ekvationen:

$$S = 1 - 0.5 * \left(\sum |A_{xi} - A_{yi}| \right)$$

A i ekvationen är den relativa födoabundansen för födotyp i , för abborre i området x och y eller för abborre i längdklass x och längdklass y .

2.6 Statistiska analyser

Parametriska test utfördes ifall antagandena för homogenitet och normaldistribution uppfylldes. Vid behov utfördes log-transformering eller kvadratrotstransformering. Ifall data inte uppfyllde antaganden för parametriska test efter transformation utfördes icke-parametriska test. Alla multivariata analyser utfördes i Primer (version 6.1.16) och testerna för normaldistribution och homogenitet av data, samt variansanalyserna utfördes i R (version 3.6.2).

En multivariat-analys (PERMANOVA) utfördes för att analysera ifall det förekom skillnader i födans våtvikt med sjöar och längdklasser som fixerade faktorer. Spridningen av födans våtvikt per längdklass visualiserades med en multidimensionell skalning (MDS) och längdklassernas likhet analyserades med en klusteranalys. Alla likhetsmatriser var av typ Bray-Curtis och alla analyser baserades på 999 permutationer. För att analysera vilka arter och grupper i födan bidrog till skillnader och likheter mellan längdklasserna och mellan sjöarna analyserades data med en SIMPER-analys, BIOENV-analys och DistLM-analyser utfördes för att undersöka hur miljövariablerna (pH, temperatur, total N, total P, Secchi), fisksamhället densitet (abborre/CPUE/ytareal, mört/CPUE/ytareal, fisk <10 cm/CPUE/ytareal), bottenfaunasamhället (total abundans, antal arter, Shannon's H, Pielou's J), habitatkomplexiteten (makrofyternas medeltäckningsgrad) och sjöarnas morfometri (ytareal, maxdjup, medeldjup, andel litoral) var relaterade till massan i abborrens diet.

För att undersöka skillnader i födans medelvåtvikt per sjö och medelvåtvikten mellan motsvarande längdklasser per sjö, samt för att undersöka abborrens morfologi och abborrens konditionsfaktor mellan sjöar analyserades data med envägs-variensanalys (ANOVA) eller med det icke-parametriska motsvarande Kruskal-Wallis testet. Ifall variansanalyserna var signifikanta användes antingen Tukey's post hoc test eller Dunn's test för att testa mellan vilka sjöar det förekom en skillnad.

3. Resultat

3.1 Hydrografi

Flera av de hydrografiska parametrarna varierade med ökande djup (Tabell 2). Temperaturen i ytvattnet hölls relativt konstant utan större fluktuationer i sjöarna. Dalkarby träsk, som var den

grundaste, hade en liten skillnad mellan botten- och yttemperaturerna medan de övriga sjöarna hade en tydlig skillnad mellan bottenens temperatur och ytans temperatur. I alla sjöar hade pH en minskande trend med djupet, förutom i Dalkarby träsk där pH var ungefär det samma både vid ytan och vid botten. Saliniteten var låg i alla sjöar och det förekom små skillnader i saliniteten mellan sjöarna men inom sjöarna var den konstant på alla mätpunkter. Syremängden minskade med djup i alla sjöar utom Dalkarby träsk.

Tabell 2. Temperatur, pH, salinitet, syremängd vid ytan och botten, uppmätta under provfiske i sjöarna. Standardfel (\pm) inom parentes.

Sjö	Yta °C	Botten °C	Yta pH	Botten pH	Salinitet (ppt)	Syre (mg/l)
Dalkarby träsk	19,91 (0,29)	19,42 (0,38)	7,76 (0,05)	7,79 (0,04)	0,15	5,90 (0,03)
Lavsböle träsk	20,84 (0,21)	17,50 (1,20)	7,32 (0,07)	6,98 (0,13)	0,06	5,42 (1,43)
Långsjön	18,88 (0,11)	16,14 (0,82)	8,36 (0,04)	7,88 (0,10)	0,18	4,24 (0,94)
Östra Kyrksundet	21,55 (0,38)	14,16 (1,49)	8,46 (0,04)	7,70 (0,16)	0,10	4,54 (0,55)
Västra Kyrksundet	19,82 (0,15)	14,42 (1,38)	8,43 (0,05)	7,72 (0,20)	0,10	4,65 (1,03)

Andelen litoral per sjö varierade mellan sjöarna och Långsjön och Östra Kyrksundet hade en hög andel litoral i relation till de andra sjöarna (Tabell 3). Andelen litoral i Västra Kyrksundet var på samma nivå som i Dalkarby träsk, alltså en relativt låg andel litoral då Västra Kyrksundet är en stor sjö i relation till Dalkarby träsk. Siktdjupet var högre i de sjöarna där klorofyll-a nivåerna var lägre. Långsjön hade de högsta nivåerna av kväve och fosfor och hög nivå av klorofyll-a, vilket tyder på att Långsjön var den mest eutrofierade av sjöarna. Lavsböle träsk hade den högsta nivån av klorofyll-a, vilket tyder på en hög produktivitet i sjön.

Tabell 3. Litoral area, totala mängden kväve, fosfor och klorofyll-a för åren 2006–2012 (ÅLR 2015) och siktdjupet per sjö under provfisket.

Sjö	Litoral area (ytareal/medeldjup)	TotN ($\mu\text{g/l}$)	TotP ($\mu\text{g/l}$)	Klorofyll-a ($\mu\text{g/l}$)	Siktdjup (m)
Dalkarby träsk	6,95	688	13	7,6	3,4
Lavsböle träsk	5,35	655	17	10	2,36
Långsjön	21,96	808,5	40	8,3	2,2
Östra Kyrksundet	22,97	590	20	7,2	3,81
Västra Kyrksundet	6,32	546	19	6,3	3,77

3.2 Bottenfauna och täckningsgrad.

Bottenfaunan varierade mellan alla sjöar i antal arter och i den totala abundansen av individer, och därmed även i diversitet och jämnhet (Tabell 4). Östra Kyrksundet och Dalkarby träsk hade de artrikaste bottenfaunasamhällena, medan Lavsböle hade det artfattigaste bottenfaunasamhället. I Långsjön var den totala abundansen av bottendjur högre än i de andra sjöarna, men jämnheten var låg, det vill säga att några arter i bottendjursamhället var mer dominerande än andra i Långsjön. Täckningsgraden av makrofyter varierade mellan sjöarna. De tre större sjöarna hade högre täckningsgrad av makrofyter än Dalkarby träsk och Lavsböle träsk.

Tabell 4. Den totala abundansen, antalet arter, diversitetsindexet och jämnhetsindexet för bottendjuren samt makrofyternas medeltäckningsgrad i sjöarna. Standardfel (\pm) inom parentes.

Sjö	Total abundans	Antal arter	Shannons H'	Pielou J	Täckningsgrad (%)
Dalkarby träsk	256 (9,76)	20	2,04	0,68	26,54
Lavsböle träsk	252 (5,31)	8	1,31	0,63	21,65
Långsjön	588 (6,27)	14	0,89	0,34	49,30
Östra Kyrksundet	218 (5,57)	21	2,38	0,78	47,68
Västra Kyrksundet	248 (4,26)	17	1,95	0,69	40,53

*Bottenfaunan karterad år 2015, 2016 och 2017 (Ljungman 2015, Ljungman 2016, Blomqvist 2017)

**Makrofyternas täckningsgrad karterad år 2018 och 2019 (Husö, opublicerat data)

3.3 Provfiske och fisksamhällen

Totalt fångades 4 503 fiskar i sjöarna. I Dalkarby träsk fångades minst antal fiskar och i Långsjön fångades mest, med 278 och 1 590 fiskar i respektive sjö (Tabell 5, 6). I Lavsböle träsk, Östra Kyrksundet och Västra Kyrksundet fångades 353, 1 290 och 1 014 fiskar i respektive sjö. Antalet fiskarter var högst i Östra Kyrksundet med 10 identifierade arter. I Långsjön och i Västra Kyrksundet identifierades åtta arter, och i Lavsböle träsk och i Dalkarby träsk identifierades fem arter i vardera sjö. Abborren utgjorde över 50 % av abundansen i Lavsböle träsk, Långsjön och Östra Kyrksundet medan den utgjorde över 70 % i Dalkarby träsk och i Långsjön. Mörten var näst mest förekommande i alla sjöar och utgjorde omkring 35 % av abundansen i Lavsböle träsk, Östra Kyrksundet och Västra Kyrksundet och omkring 17 % av abundansen i Dalkarby träsk och Långsjön. Långsjön var avvikande i och med att där förekom gös (*Sander lucioperca*) och löja (*Alburnus alburnus*). Östra Kyrksundet och Västra Kyrksundet skiljde sig från de andra i och med att det förekom sarv (*Scardinius*

erythrophthalmus) och sutare (*Tinca tinca*) och i Östra Kyrksundet förekom det även nors (*Osmerus eperlanus*).

Tabell 5. Fiskarter som förekom i Dalkarby träsk och Lavsböle träsk, samt antal individer och relativa andel per art.

Sjö Art	Dalkarby träsk		Lavsböle träsk	
	Antal	%	Antal	%
Abborre (<i>Perca fluviatilis</i>)	197	76,65	193	54,67
Braxen (<i>Abramis brama</i>)	0	0	10	2,83
Gädda (<i>Esox lucius</i>)	2	0,78	1	0,28
Gärs (<i>Gymnocephalus ceneus</i>)	12	4,67	18	5,10
Mört (<i>Rutilus rutilus</i>)	45	17,51	131	37,11
Ruda (<i>Carassius carassius</i>)	1	0,39	0	0
Totalt	257	100	353	100

Tabell 6. Fiskarter som förekom i Långsjön, Östra Kyrksundet och Västra Kyrksundet, samt antal individer och relativa andel per art.

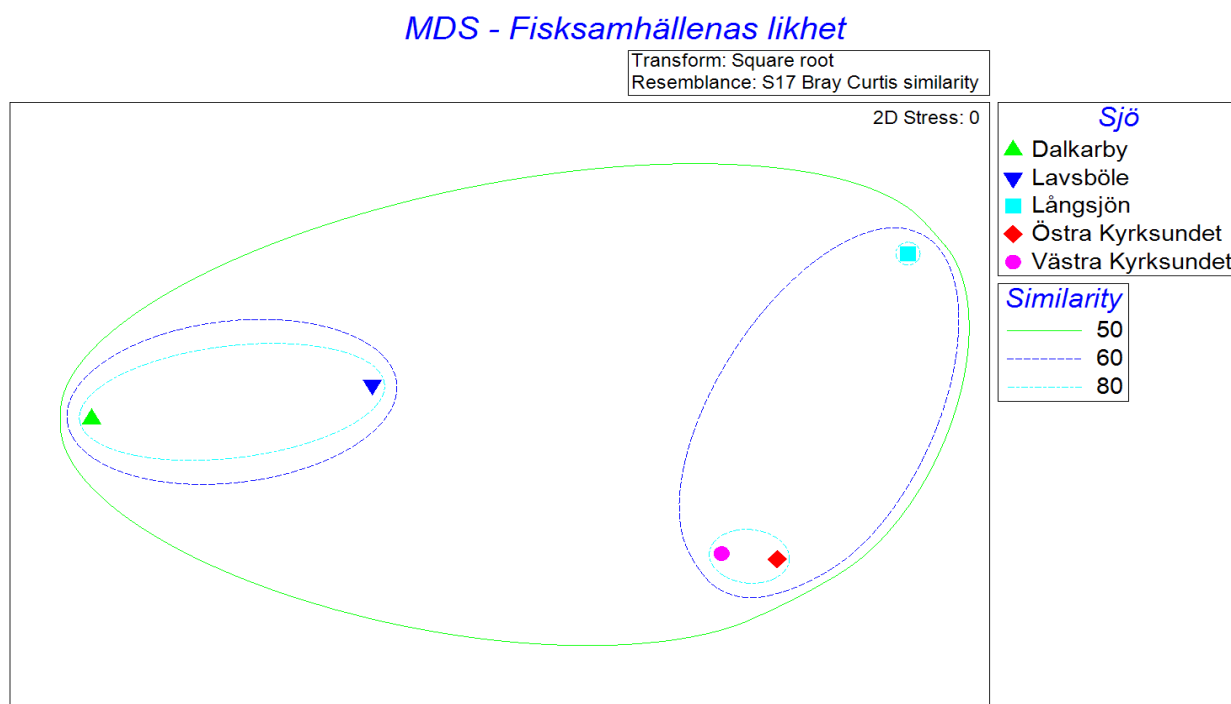
Sjö Art	Långsjön		Östra Kyrksundet		Västra Kyrksundet	
	Antal	%	Antal	%	Antal	%
Abborre (<i>Perca fluviatilis</i>)	1146	72,08	691	53,57	577	56,96
Björkna (<i>Blicca bjoerkna</i>)	96	6,04	59	4,57	54	5,33
Braxen (<i>Abramis brama</i>)	5	0,31	15	1,16	1	0,10
Gädda (<i>Esox lucius</i>)	1	0,06	2	0,16	0	0
Gärs (<i>Gymnocephalus cernuus</i>)	23	1,45	37	2,87	40	3,95
Gös (<i>Sander lucioperca</i>)	12	0,75	0	0	0	0
Löja (<i>Alburnus alburnus</i>)	35	2,20	1	0,08	0	0
Mört (<i>Rutilus rutilus</i>)	272	17,11	467	36,20	335	33,07
Nors (<i>Osmerus eperlanus</i>)	0	0	16	1,24	3	0,30
Sarv (<i>Scardinius erythrophthalmus</i>)	0	0	1	0,08	2	0,20
Sutare (<i>Tinca tinca</i>)	0	0	1	0,08	1	0,10
Totalt	1590	100	1290	100	1013	100

Tätheten fisk per ytareal var överlag negativt korrelerat med sjöarnas ytareal, förutom i Västra Kyrksundet där det förekom en relativt hög CPUE per ytareal (Tabell 7). Tätheten småfisk var även högst i Västra Kyrksundet. Dalkarby träsk hade den högsta tätheten fisk men lägre täthet småfisk än de andra sjöarna. Andelen mörtfisk av abundansen och biomassan varierade mellan sjöarna. Dalkarby träsk hade en hög biomassa av mörtfisk även om andelen av abundansen var låg, medan det i Östra Kyrksundet förekom en hög andel mörtfisk av abundansen och en relativt låg andel mörtfisk av biomassan. Alltså förekom det få mörtfiskar med hög biomassa i Dalkarby träsk, medan det motsatta gällde i Östra Kyrksundet.

Fisksamhällenas struktur i de olika sjöarna var varierande. En MDS- och klusteranalys (Figur 2) samt individantalet per nätansträngning per ytareal och andelen mörtfisk indikerade att det finns skillnader mellan alla sjöar, men fisksamhällena i Dalkarby träsk och Lavsböle träsk samt mellan Östra och Västra Kyrksundet hade åtminstone 80 % likhet. Långsjön skiljde sig från resten av sjöarna, men var närmast Östra och Västra Kyrksundet med 60 % likhet. Överlag fanns det en 50 % likhet mellan alla sjöars fisksamhällen.

Tabell 7. Totala antalet fiskar, antalet abborre, antalet mört, samt antalet småfisk (fisk <10 cm) per fångstansträngning (CPUE) per ytareal och mörtfiskens andel av abundansen och biomassan.

	Dalkarby träsk	Lavsböle träsk	Långsjön	Östra Kyrksundet	Västra Kyrksundet
Fisk/CPUE/Ytareal	2,08	0,86	0,46	0,26	0,90
<i>Perca fluviatilis</i> /CPUE/Ytareal	1,47	0,47	0,33	0,14	0,51
<i>Rutilus rutilus</i> /CPUE/Ytareal	0,34	0,32	0,08	0,09	0,30
Fisk <10 cm/CPUE/Ytareal	0,04	0,12	0,12	0,10	0,34
Andel mörtfisk av abundansen (%)	17,90	39,94	25,66	42,17	38,80
Andel mörtfisk av biomassa (%)	48,44	48,23	24,17	20,12	32,38



Figur 2. MDS och klusteranalys på fisksamhällenas likhet. Similarity är likheten mellan fiskarternas abundans i sjöarna.

3.3.1 Abborrens längdfördelning i sjöarna

Abborrens längdfördelning i sjöarna var ojämn. Överlag fångades få abborrar i längdklass A och flest abborrar i längdklasserna B och C i alla sjöar (Tabell 8). Abborrar i längdklass C utgjorde upp till hälften av populationen i Långsjön och 70 % av populationen i Dalkarby träsk. Abborrar i de större längdklasserna sjönk i abundans successivt efter längdklass C. Dalkarby träsk avvek från resten eftersom det förekom få individer i alla längdklasser förutom längdklasserna C och D. Östra Kyrksundet hade ett högt antal stora individer jämfört med de andra sjöarna.

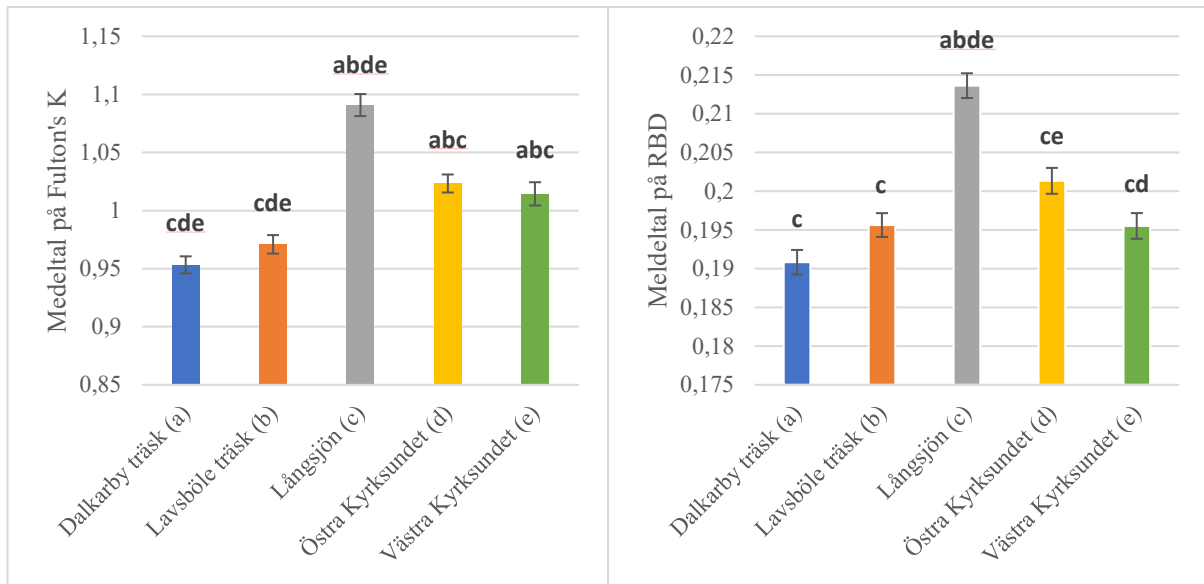
Tabell 8. Mängden abborrar och den relativa abundansen av abborrar per längdklass och sjö.

Längdklass	Dalkarby träsk		Lavsböle träsk		Långsjön		Östra Kyrksundet		Västra Kyrksundet	
	Antal	%	Antal	%	Antal	%	Antal	%	Antal	%
A (4,0–7,9)	0	0	0	0	2	0,20	9	1,38	13	2,45
B (7,0–9,9)	1	0,51	37	19,47	368	36,15	226	34,61	241	45,39
C (10,0–12,9)	138	70,05	69	36,32	507	49,80	160	24,50	175	32,96
D (13,0–15,9)	56	28,43	49	25,79	58	5,70	86	13,17	52	9,79
E (16,0–19,9)	1	0,51	25	13,16	51	5,01	70	10,72	16	3,01
F (20,0+)	1	0,51	10	5,26	32	3,14	102	15,62	34	6,40
Totalt	197	100	190	100	1018	100	653	100	531	100

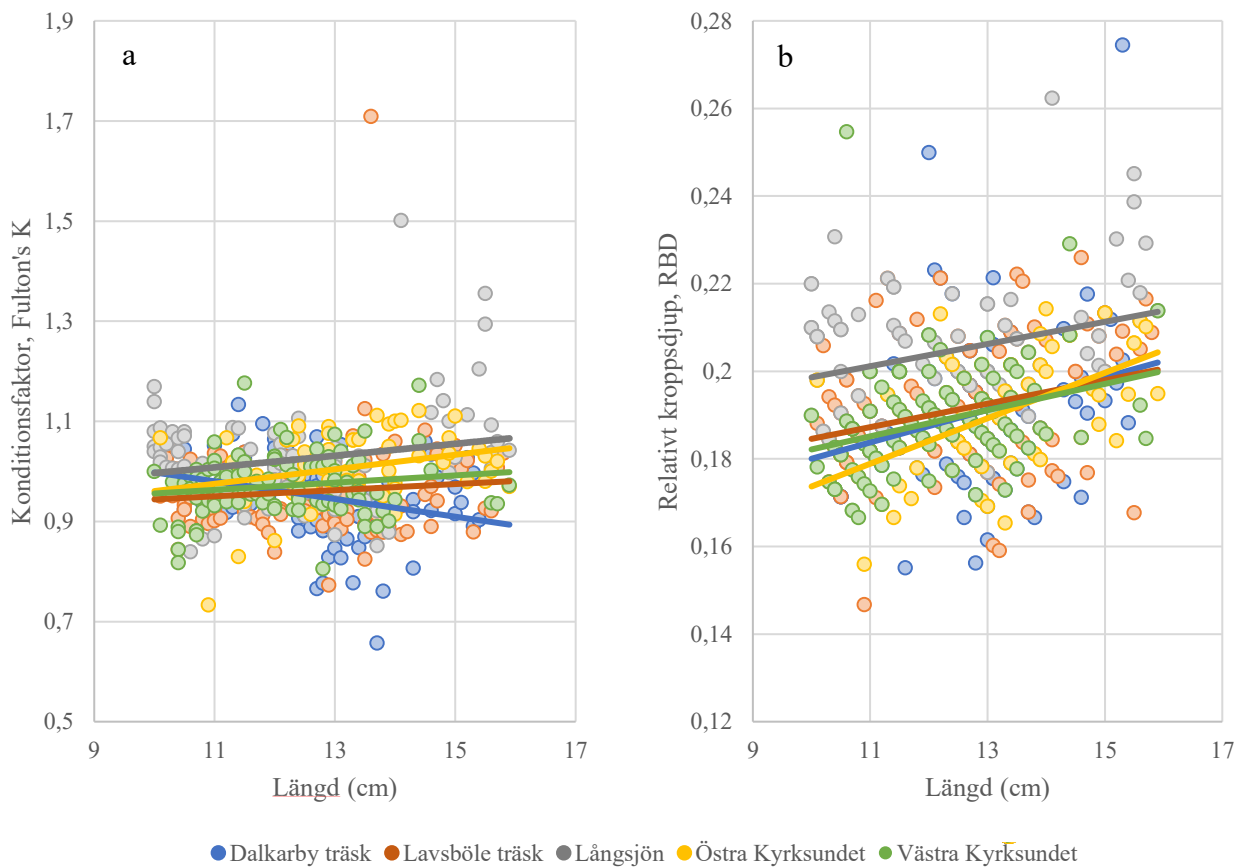
3.3.2 Konditionsfaktor och morfologi

I jämförelsen av abborrens konditionsfaktor (Fulton's K) mellan sjöarna förekom det statistiskt signifikanta skillnader (Kruskal-Wallis chi-squared = 158,51, $p < 0,001$) (Figur 3). I Långsjön hade abborren högre konditionsfaktor än i alla andra sjöar och abborren i Östra Kyrksundet och i Västra Kyrksundet hade högre konditionsfaktor än abborren i Dalkarby träsk och i Lavsböle träsk. I abborrens morfologi (RBD) förekom även signifikanta skillnader mellan sjöarna (Kruskal-Wallis chi-squared 122,76, $p < 0,001$). Skillnader förekom mellan abborren i Långsjön och alla andra sjöar samt mellan abborren i Västra Kyrksundet och Östra Kyrksundet.

Både konditionsfaktorn och det relativa kroppsdjupet tenderade att öka i takt med fiskens längd (Figur 4). Abborren i Östra Kyrksundet hade högst ökning av både konditionsfaktor och relativt kroppsdjup med en stigande längd, medan abborren i Dalkarby träsk hade en sjunkande trend för konditionsfaktorn. Eftersom det inte förekom abborrar i Dalkarby träsk i andra längdklasser än C och D (10,0–15,9 cm) har endast det längdintervallet jämförts mellan sjöarna.



Figur 3. Fultons konditionsfaktor (till vänster) och det relativa kroppsdjupet (till höger) angett med standardfel (\pm). Statistiskt signifikanta skillnader med andra sjöar är utmärkt med sjöns bokstavskod ovanför stapeln. Alla signifikansnivåer är $p < 0,001$. Notera skillnader i y-axelns skalor.



Figur 4. Konditionsfaktor och relativt kroppsdjup. (a) Fulton's konditionsfaktor (K) och (b) relativt kroppsdjup (RBD) med trendlinjer för abborren i samtliga sjöar. Figuren inkluderar endast det längdintervallet (10,0–15,9 cm) där det förekom abborrar i alla sjöar. Notera skillnader y-axelns skalor.

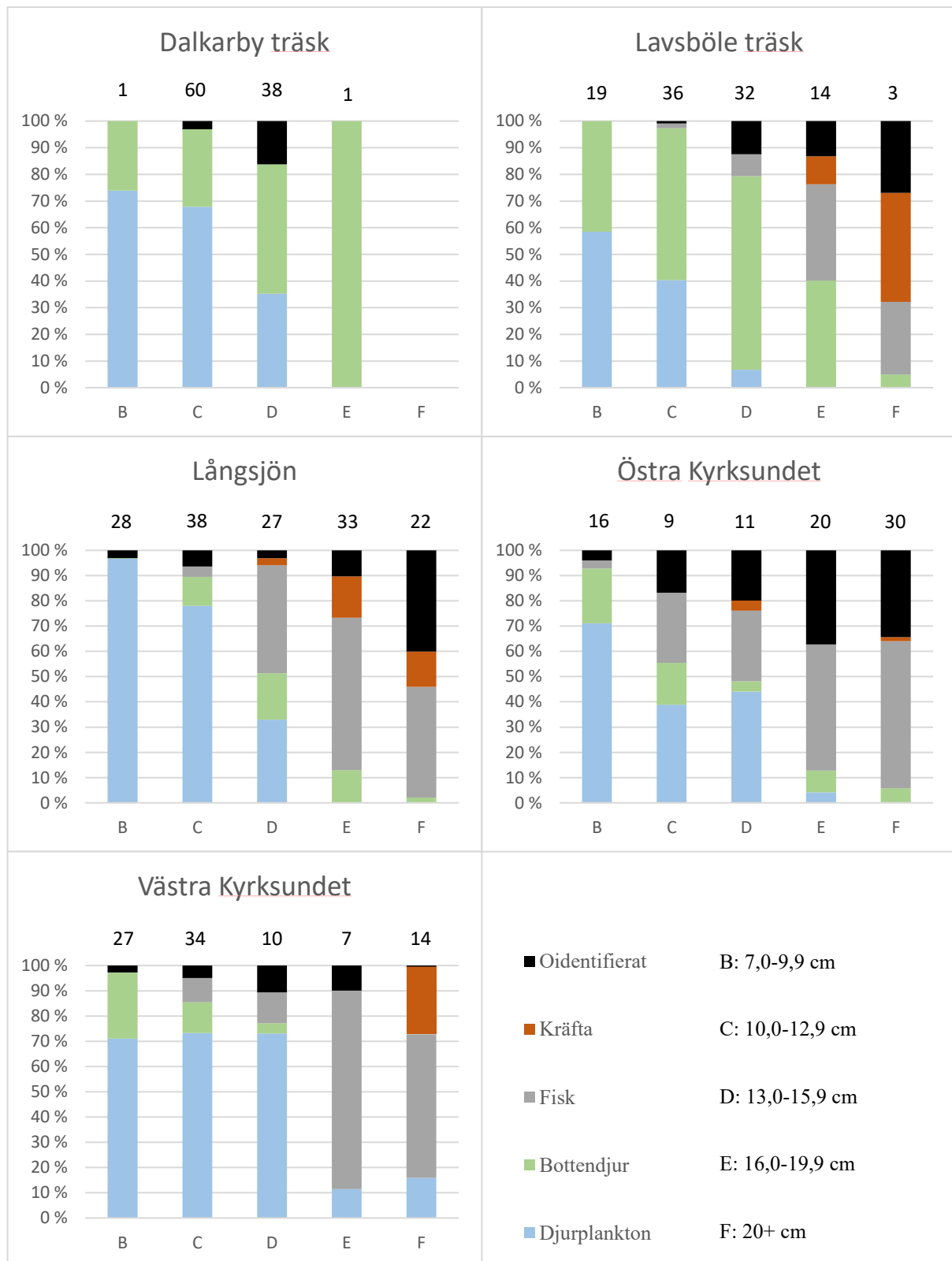
3.4 Födoval

Abborren i Långsjön och Lavsböle träsk hade den mest mångsidiga födan, det vill säga i form av flest olika födoobjekt, medan abborren i Östra Kyrksundet hade den minst mångsidiga dieten (Tabell 9). Dalkarby träsk och Lavsböle träsk hade en högre förekomst av bottendjur i dieten medan Långsjön, Östra Kyrksundet och Västra Kyrksundet hade en högre förekomst av fisk i dieten. Kannibalism förekom i alla sjöar, men i Långsjön förekom flera gånger fler fall av kannibalism än i de andra sjöarna. I Långsjön var även kräfta en mer ofta förekommande del av dieten än i de andra sjöarna. Av det totala antalet insamlade magsäckar var totalt 173 magsäckar tomma och flest tomma magsäckar förekom i Östra Kyrksundet.

Den relativa abundansen av födogrupper följde ett liknande mönster i sjöarna (Figur 4). Trenden var att i de minsta längdklasserna hade abborren överlag ätit en större proportion djurplankton än bottendjur och fisk, men proportionerna av bottendjur och fisk ökade i takt med att abborren ökade i längd. Proportionerna av djurplankton och bottendjur minskade eller förekom inte alls i de större längdklasserna medan fisk utgjorde en större proportion av födan och i de största längdklasserna utgjorde även kräftor en del av födan. Alltså fanns det tecken på ett ontogenetiskt dietskifte i samtliga sjöar. Abborrens föda i Västra Kyrksundet visade avvikande mönster i och med att alla längdklasser hade djurplankton i dieten. Dalkarby träsk var överlag avvikande från de andra sjöarna då det inte förekom fiskar eller kräftor i abborrens föda överhuvudtaget. I Dalkarby träsk hade de minsta längdklasserna (B och C) en stor proportion djurplankton i sin föda medan den största längdklassen (E) hade endast bottendjur i dieten.

Tabell 9. Arter och födogrupper i abborrens diet samt hur många gånger de påträffades i magsäckarna och andelen magsäckar de påträffades i av den totala mängden magsäckar.

Art/grupp	Dalkarby träsk	Lavsböle träsk	Långsjön	Östra Kyrksundet	Västra Kyrksundet
Djurplankton	63 (52,9 %)	53 (29,4 %)	81 (40,9 %)	44 (22,3 %)	106 (54,4 %)
<i>Cladocera</i>	63	53	81	44	106
Bottendjur	70 (58,8 %)	113 (62,8 %)	47 (23,7 %)	20 (10,2 %)	27 (13,8 %)
<i>Asellus aquaticus</i>	3	6	-	-	-
<i>Argulus foliaceus</i>	-	-	2	-	-
<i>Caenis sp.</i>	3	-	-	-	-
<i>Chaoborus sp.</i>	1	37	-	-	-
<i>Chironomidae sp.</i>	2	22	16	-	1
<i>Ephemeridae</i>	3	-	-	1	2
<i>Insecta</i>	40	16	17	13	18
<i>Nematocera</i>	14	10	5	-	-
<i>Odonata sp.</i>	1	19	7	6	6
<i>Trichoptera</i>	1	3	-	-	-
<i>Zygoptera sp.</i>	2	-	-	-	-
Fisk	1 (0,8 %)	18 (10,0 %)	42 (21,2 %)	54 (27,4 %)	35 (17,9 %)
<i>Blicca bjoerkna</i>	-	-	1	-	-
<i>Cyprinidae</i>	-	-	1	3	3
<i>Gymnocephalus cernua</i>	-	2	1	-	1
<i>Pisces</i>	1	9	13	40	19
<i>Perca fluviatilis</i>	-	5	21	5	7
<i>Rutilus rutilus</i>	-	2	5	6	5
Kräfta	-	3 (1,7 %)	16 (8,1 %)	2 (1,0 %)	6 (3,1 %)
<i>Astacus astacus</i>	-	3	16	2	6
Oidentifierbart	27 (22,7 %)	17 (9,4 %)	35 (17,7 %)	38 (19,3 %)	16 (8,2 %)
Växtmaterial	12	6	5	5	11
Övrigt	15	11	30	33	5
Tom	17 (14,3 %)	27 (15,0 %)	34 (17,2 %)	52 (26,4 %)	42 (21,5 %)
Antal arter/grupper	13	14	14	10	12
Antal analyserade magsäckar	119	180	198	197	195

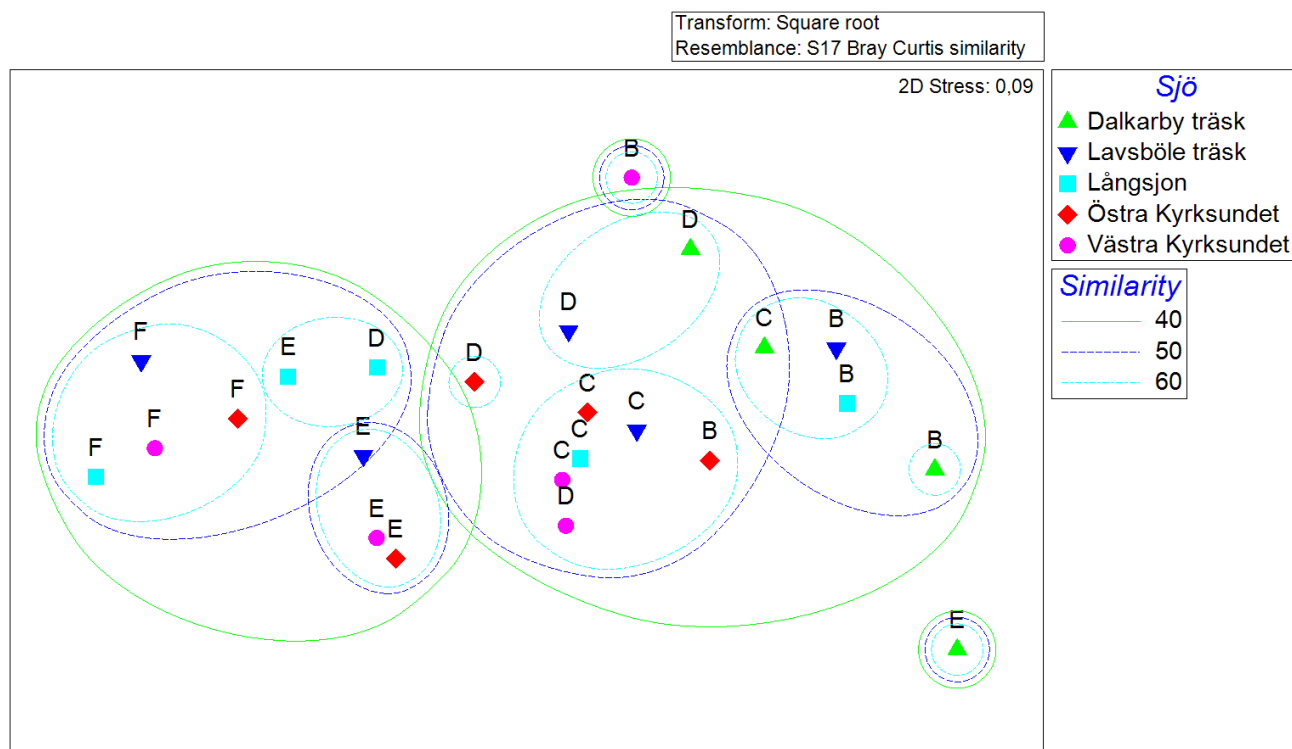


Figur 4. Den relativa abundansen av födo gruppernas andel i abborrens diet per längdklass i varje sjö (B: 7,0–9,9, C: 10,0–12,9, D: 13,0–15,9, E: 16,0–19,9, F: 20,0+). Antalet analyserade magsäckar per längdklass är utmärkt ovanför staplarna.

Resultatet från PERMANOVA-analysen (Tabell 10) visade att det finns statistiskt signifikanta skillnader i massan i abborrens diet mellan sjöarna, mellan längdklasserna och i interaktionen av sjöar och längdklasser. MDS-analysen visade att längdklasserna skiljer sig åt från varandra men motsvarande längdklasser i de olika sjöarna var relativt nära varandra, förutom för några undantag (Figur 5). Längdklasserna D och E i Långsjön hade mer likhet med F klassen i Långsjön och i de övriga sjöarna. Längdklass B i Östra Kyrksundet hade mer likhet med längdklass C i de övriga sjöarna. I Dalkarby träsk var endast längdklassen B nära de motsvarande längdklasserna medan de andra längdklasserna avviker från mönstret. Längdklass B och D i Västra Kyrksundet avviker även från det allmänna mönstret, där längdklass B inte var lik någon annan längdklass medan längdklass D hade mer likhet med längdklasserna C i de andra sjöarna.

Tabell 10. PERMANOVA-analys för jämförelse av abborrens diet mellan sjöar och längdklasser.

Källa	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unika permutationer
Sjö	4	1,09E+08	27144	8,35	0,001	999
Längdklass	4	72768	18192	5,59	0,001	998
Sjö X Längdklass	14	98065	7004,7	2,15	0,001	994
Residualer	642	2,09E+06	3252,5			
Totalt	664	2,62E+06				



Figur 5. Resultatet av MDS-analysen baserat på födogruppernas medelvikt per längdklass. Bokstavskoden anger vilken längdklass som representeras (B: 7,0–9,9 cm, C: 10,0–12,9 cm, D: 13,0–15,9 cm, E: 16,0–19,9 cm, F: 20,0+ cm). Similarity är likheten mellan längdklasserna.

SIMPER-analysen då sjöarna jämfördes parvis visade att hinnkräftor (*Cladocera*) var den mest förekommande födan som bidrog till den största olikheten i dieten i de flesta fall då sjöarna jämfördes parvis (Tabell 11). Insekter (*Insecta*) bidrog ofta till olikheten efter hinnkräftor mellan Dalkarby träsk och de övriga sjöarna, medan det var vanligast att fisk var den näst mest bidragande faktor till olikheter mellan de övriga sjöarna. Däremot var medelolikheten högst mellan Långsjön och Östra Kyrksundet där fisk överlag (*Pisces*) och abborre bidrog till de största olikheterna i födan.

Tabell 11. SIMPER-analys med parvisa jämförelser mellan sjöarna med de artgrupper som bidrar med över 15 % till olikheten i abborrens diet.

Medelolikhet: 79,68 %	Dalkarby träsk	Lavsböle träsk			
Artgrupper	Medelvåtvikt	Medelvåtvikt	Medelolikhet	Olikhet/SD	Bidragande %
<i>Cladocera</i>	0,11	0,08	33,1	1,17	41,62
<i>Insecta</i>	0,07	0,01	12,1	0,56	15,18
Medelolikhet: 74,90 %	Dalkarby träsk	Långsjön			
Artgrupper	Medelvåtvikt	Medelvåtvikt	Medelolikhet	Olikhet/SD	Bidragande %
<i>Cladocera</i>	0,11	0,05	32,31	1,18	43,13
<i>Insecta</i>	0,07	0,01	14,53	0,67	19,4
Medelolikhet: 81,98 %	Lavsböle träsk	Långsjön			
Artgrupper	Medelvåtvikt	Medelvåtvikt	Medelolikhet	Olikhet/SD	Bidragande %
<i>Cladocera</i>	0,08	0,05	23,92	0,85	29,18
<i>Abborre</i>	0,03	0,16	13,02	0,46	15,88
Medelolikhet: 82,32 %	Dalkarby träsk	Östra Kyrksundet			
Artgrupper	Medelvåtvikt	Medelvåtvikt	Medelolikhet	Olikhet/SD	Bidragande %
<i>Cladocera</i>	0,11	0,04	31,9	1,17	38,75
<i>Pisces</i>	0	0,21	18,89	0,61	22,95
<i>Insecta</i>	0,07	0,01	16,2	0,66	19,67
Medelolikhet: 76,60 %	Lavsböle träsk	Östra Kyrksundet			
Artgrupper	Medelvåtvikt	Medelvåtvikt	Medelolikhet	Olikhet/SD	Bidragande %
<i>Cladocera</i>	0,08	0,04	29,11	1,04	38,01
<i>Pisces</i>	0,01	0,21	12,4	0,49	16,19
Medelolikhet: 88,18 %	Långsjön	Östra Kyrksundet			
Artgrupper	Medelvåtvikt	Medelvåtvikt	Medelolikhet	Olikhet/SD	Bidragande %
<i>Pisces</i>	0,04	0,21	21,43	0,72	24,3
<i>Abborre</i>	0,16	0,05	15,9	0,51	18,03
<i>Kräfta</i>	0,34	0,01	14,45	0,49	16,39

Tabell 11. Fortsättning.

Medelolikhet: 71,17 %	Dalkarby träsk	Västra Kyrksundet			
Artgrupper	Medelvåtvikt	Medelvåtvikt	Medelolikhet	Olikhet/SD	Bidragande %
<i>Cladocera</i>	0,11	0,05	36,77	1,39	51,66
<i>Insecta</i>	0,07	0,01	12,98	0,56	18,23
Medelolikhet: 76,05 %	Lavsböle träsk	Västra Kyrksundet			
Artgrupper	Medelvåtvikt	Medelvåtvikt	Medelolikhet	Olikhet/SD	Bidragande %
<i>Cladocera</i>	0,08	0,05	36,18	1,31	47,58
<i>Chaoborus sp.</i>	0,04	0	9,26	0,39	12,18
Medelolikhet: 75,34 %	Långsjön	Västra Kyrksundet			
Artgrupper	Medelvåtvikt	Medelvåtvikt	Medelolikhet	Olikhet/SD	Bidragande %
<i>Cladocera</i>	0,05	0,05	25,19	0,93	33,44
<i>Pisces</i>	0,04	0,1	11,55	0,47	15,33
<i>Abborre</i>	0,16	0,1	11,5	0,42	15,27
Medelolikhet: 74,46 %	Östra Kyrksundet	Västra Kyrksundet			
Artgrupper	Medelvåtvikt	Medelvåtvikt	Medelolikhet	Olikhet/SD	Bidragande %
<i>Cladocera</i>	0,04	0,05	24,42	0,94	32,79
<i>Pisces</i>	0,21	0,1	18,7	0,59	25,11

Schoener's födoöverlappsindex (Tabell 12) visade att abborren i samtliga sjöar hade ett födoöverlapp i de flesta fall med de närliggande längdklasserna, och i alla sjöar förutom Långsjön förekom det ett överlapp mellan längdklasserna B och D. I Långsjön, Västra Kyrksundet och i Dalkarby träsk förekom det inget överlapp mellan längdklasserna E och D. Dock är resultatet för längdklasserna B och E i Dalkarby träsk inte representativt då dieten baseras på en individ per längdklass.

I jämförelsen av motsvarande längdklasser mellan sjöar var dietöverlappen signifikanta i största delen av fallen (Tabell 13), det vill säga de motsvarande längdklasserna i sjöarna hade en liknande diet. Undantaget var längdklass E i Dalkarby träsk och längdklass D i Lavsböle träsk, där de i båda fallen avviker från resten av sjöarna. Dalkarby träsk och Lavsböle träsk hade lägre överlapp med de övriga sjöarna

Tabell 12. Resultatet av Schoener's överlappsindex mellan längdklasserna inom sjöarna. De signifikanta värdena ($x \geq 0,60$) är svärtade.

Lavsböle träsk						
Dalkarby träsk	B: 7,0–9,9		0,85	0,60	0,53	0,30
	C: 10,0–12,9	0,93		0,76	0,56	0,33
	D: 13,0–15,9	0,71	0,78		0,66	0,43
	E: 16,0–19,9	0,26	0,33	0,55		0,72
	F: 20,0+	-	-	-	-	
Längdklass (cm)		B: 7,0–9,9	C: 10,0–12,9	D: 13,0–15,9	E: 16,0–19,9	F: 20,0+
Östra Kyrksundet						
Långsjön	B: 7,0–9,9		0,74	0,71	0,52	0,45
	C: 10,0–12,9	0,88		0,89	0,78	0,71
	D: 13,0–15,9	0,48	0,60		0,74	0,70
	E: 16,0–19,9	0,25	0,37	0,72		0,93
	F: 20,0+	0,40	0,44	0,71	0,85	
Längdklass (cm)		B: 7,0–9,9	C: 10,0–12,9	D: 13,0–15,9	E: 16,0–19,9	F: 20,0+
Västra Kyrksundet						
-	B: 7,0–9,9		0,89	0,78	0,26	0,33
	C: 10,0–12,9	-		0,89	0,38	0,44
	D: 13,0–15,9	-	-		0,48	0,55
	E: 16,0–19,9	-	-	-		0,74
	F: 20,0+	-	-	-	-	
Längdklass (cm)		B: 7,0–9,9	C: 10,0–12,9	D: 13,0–15,9	E: 16,0–19,9	F: 20,0+

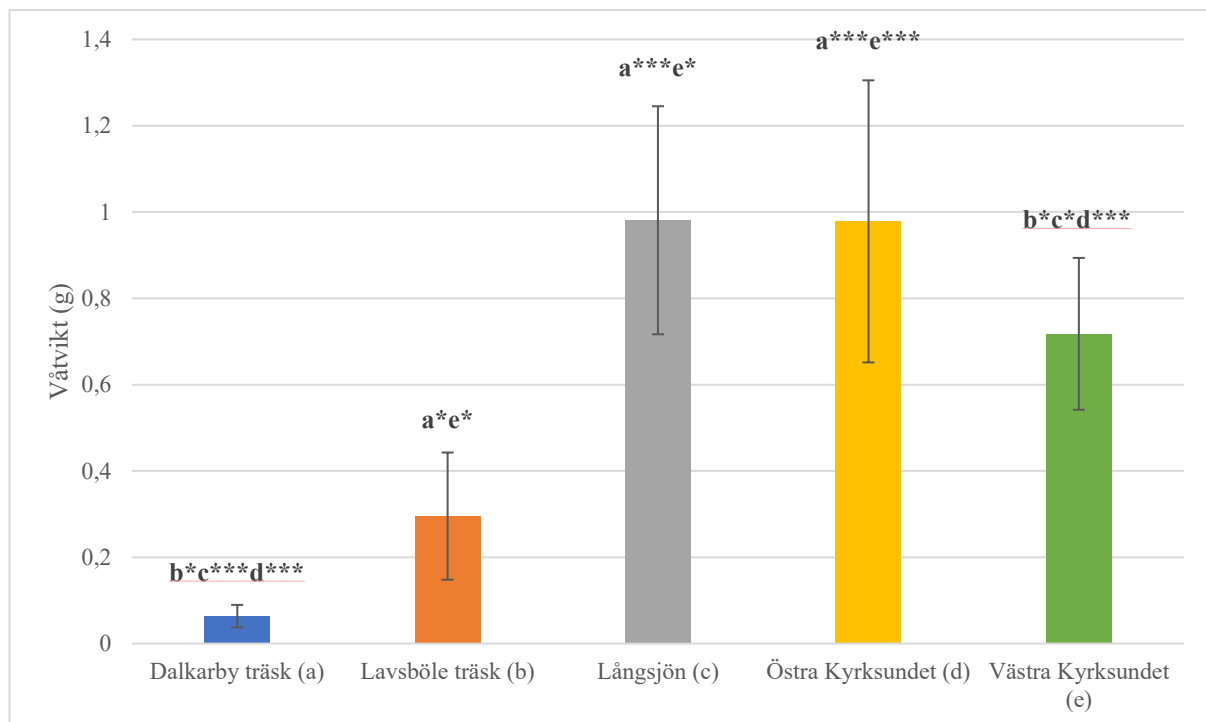
Tabell 13. Schoener's överlappsindex mellan motsvarande längdklasser i sjöarna. De signifikanta värdena är svärtade.

Sjöar	Längdklass (cm):	B:	C:	D:	E:	F:
		7,0–9,9	10,0–12,9	13,0–15,9	16,0–19,9	20,0+
Dalkarby träsk - Lavsböle träsk		0,835	0,746	0,726	0,475	-
Dalkarby träsk - Långsjön		0,854	0,871	0,683	0,244	-
Dalkarby träsk - Östra Kyrksundet		0,847	0,655	0,677	0,334	-
Dalkarby träsk - Västra Kyrksundet		0,927	0,879	0,693	0,0818	-
Lavsböle träsk - Långsjön		0,689	0,632	0,482	0,768	0,827
Lavsböle träsk - Östra Kyrksundet		0,871	0,673	0,475	0,779	0,727
Lavsböle träsk - Västra Kyrksundet		0,878	0,643	0,492	0,526	0,756
Långsjön - Östra Kyrksundet		0,793	0,715	0,828	0,837	0,874
Långsjön - Västra Kyrksundet		0,811	0,945	0,685	0,707	0,830
Östra Kyrksundet - Västra Kyrksundet		0,921	0,770	0,851	0,748	0,814

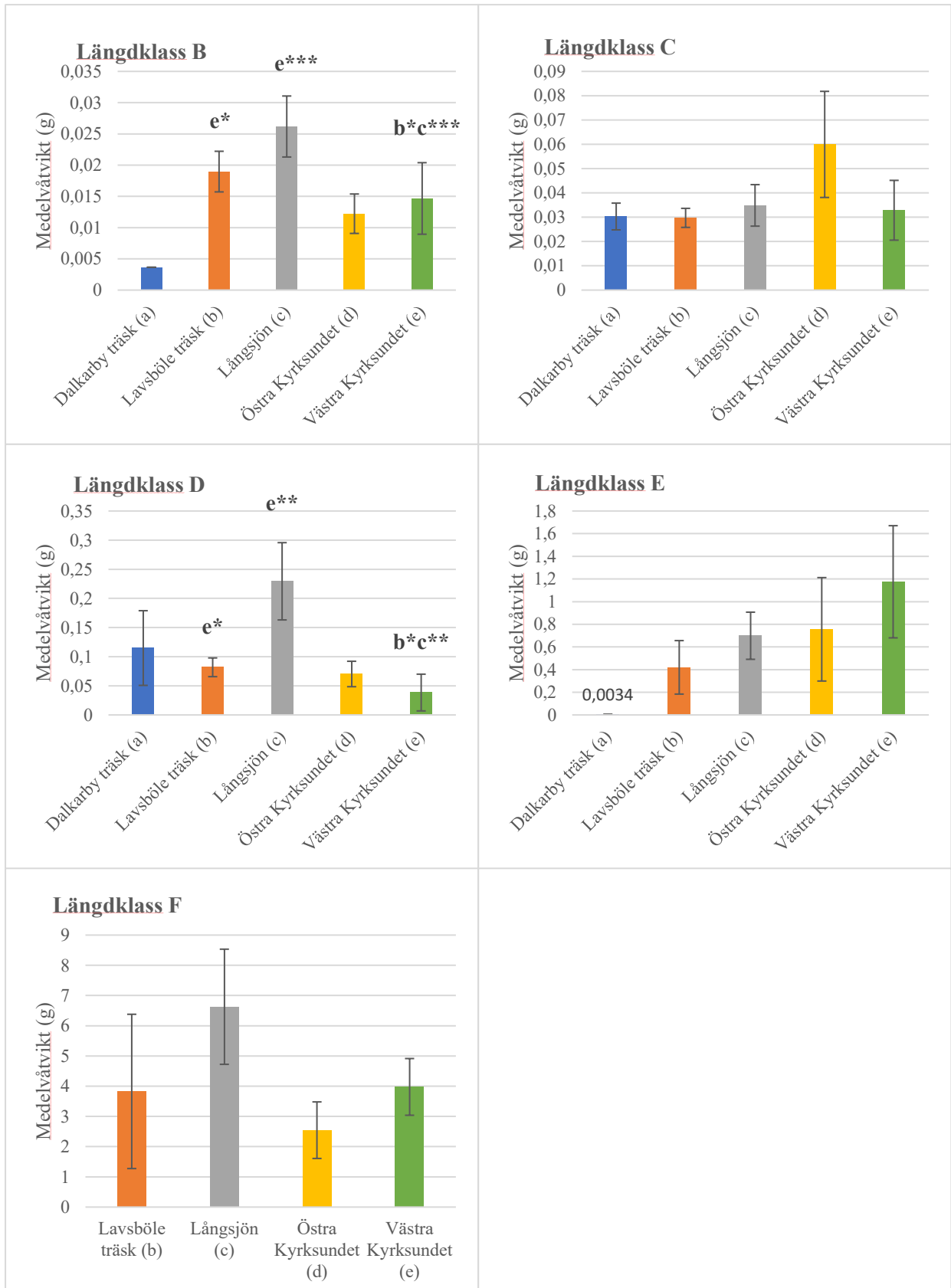
I variansanalysen av födans medelvåtvikt för alla längdklasser (Figur 6) förekom det statistiskt signifikanta skillnader (Kruskal-Wallis chi-squared = 31,78, $p < 0,001$) mellan Dalkarby träsk och alla de övriga sjöarna förutom Västra Kyrksundet, samt skillnad mellan Västra Kyrksundet och alla de övriga sjöarna förutom Dalkarby träsk. I Dalkarby träsk förekom den lägsta

medelvåtvikten, följt av Lavsböle träsk och Västra Kyrksundet. I Östra Kyrksundet och Långsjön förekom de högsta medelvåtvikterna.

Det förekom signifikanta skillnader i födans våtvikt i längdklass B (Kruskal-Wallis chi-squared = 22,363, $p < 0,001$) och i längdklass D (Kruskal-Wallis chi-squared = 16,564, $p < 0,001$). Både i längdklass B och i längdklass D förekom de signifikanta skillnaderna mellan Västra Kyrksundet och Långsjön, samt mellan Västra Kyrksundet och Lavsböle träsk och i båda fallen hade Västra Kyrksundet lägst våtvikt av föda (Figur 7).



Figur 6. Födans medelvåtvikt för varje sjö angett med standardfel (\pm). Signifikanta skillnader med andra sjöar är utmärkt med sjöns bokstavskod ovanför stapeln och anges enligt; * ($p < 0,05$), *** ($p < 0,001$).



Figur 7. Medelvåtvikt per längdklass anggett med standardfel (\pm). Längdklassernas längder är B: 7,0–9,9 cm, C: 10,0–12,9 cm, D: 13,0–15,9 cm, E: 16,0–19,9 cm och F: 20,0+ cm. Signifikanta skillnader med andra sjöar är utmärkt med sjöns bokstavskod ovanför stapeln och anges enligt; * ($p < 0,05$), ** ($p < 0,01$), *** ($p < 0,001$). Notera skillnader i skalorna.

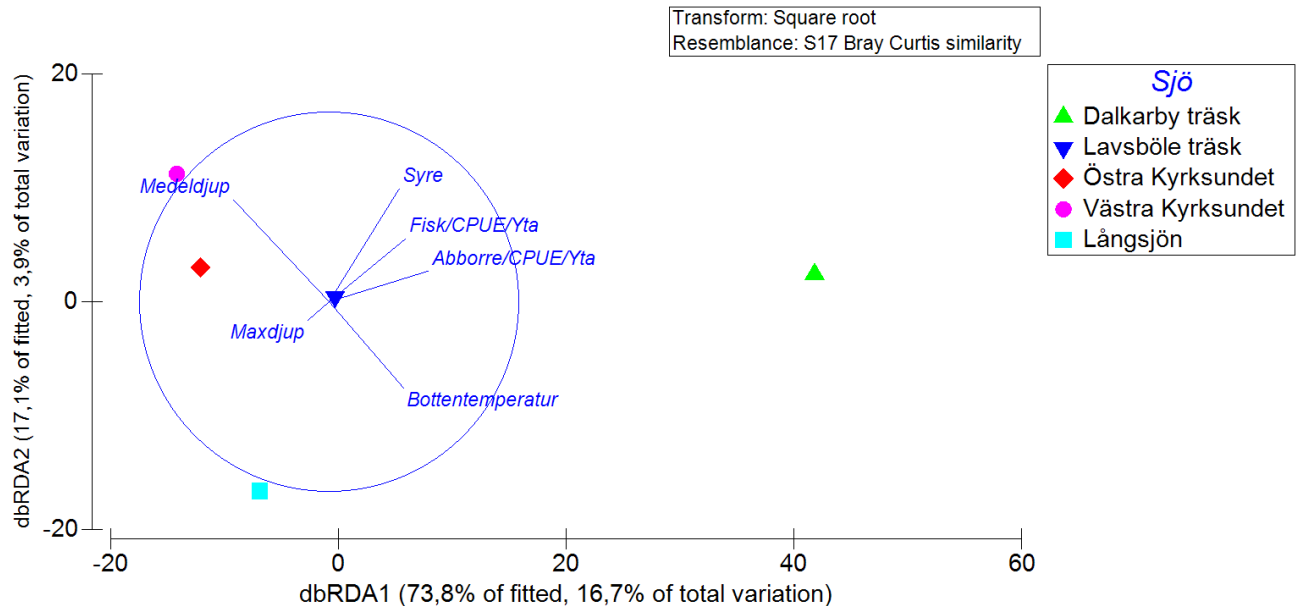
3.5 DistLM analysen och variablernas relation till abborrens föda.

BIOENV-analysen gav inte signifikanta resultat, alltså förekom det inte en korrelation mellan miljövariablerna, habitatkomplexiteten, bottenfaunan eller abundansen av mört eller abborre och abborrens födoval. DistLM-analysen visade att maxdjupet, medeldjupet, bottentemperaturen, syrenivån, CPUE fisk per ytareal och CPUE abborre per yta var mest korrelerade till dietens biomassa (Tabell 14). I dbRDA-modellen där alla signifikanta variabler tvingades med i modellen kunde huvudaxeln i dbRDA-modellen förklara 16,7 % av den totala variationen och 73,8 % av den anpassade variationen i DistLM-analysens linjära modell (Figur 8). Den sekundära axeln förklarade 3,9 % av den totala variationen och 17,1 % av den anpassade variationen. Maxdjup hade den kortaste vektorn i dbRDA-analysen, vilket antyder att maxdjupet inte var starkt korrelerat till biomassan av abborrens diet. Däremot hade medeldjupet, bottentemperaturen och syrenivån de längsta vektorerna i analysen, vilket tyder på att biomassan i abborrens diet var mer korrelerat till de variablerna. Medeldjupet var även negativt korrelerat till bottentemperaturen. Fiskens CPUE per ytareal och abborrens CPUE per ytareal hade lägre korrelation till dietens massa än syrenivån, medeldjupet och bottentemperaturen men högre än maxdjupet. CPUE fisk per ytareal, CPUE abborre per ytareal och syrenivån samvarierade och de var alla negativt korrelerade med maxdjupet.

Tabell 14. Variablernas relation till födans våtvikt i DistLM-analysen. De signifikanta värdena är svärtade.

Variabel	SS(trace)	Pseudo-F	P
Sjöns storlek	3172,5	1,38	0,224
Maxdjup	6147,6	2,85	0,034
Medeldjup	7637,4	3,66	0,015
Täckningsgrad	3728,1	1,65	0,174
Andel littoral	2202,3	0,94	0,401
pH vid yta	3009,9	1,31	0,213
pH vid bottnen	934,62	0,39	0,85
°C vid ytan	1052,7	0,44	0,8
°C vid bottnen	7370,7	3,51	0,024
Total N	2324,6	1,00	0,375
Total P	3086,1	1,34	0,231
Secchi	1530,3	0,65	0,599
Syrenivå	6569,9	3,07	0,029
Total CPUE	7563,8	3,62	0,008
Abborre CPUE	8038,1	3,88	0,007
Mört CPUE	3126,9	1,36	0,235
Fisk <10 cm	4449,7	1,99	0,108
Total abundans bottendjur	1964,1	0,84	0,5
Shannon's H (bottendjur)	1457,2	0,62	0,633
Antal arter (bottendjur)	1001,3	0,42	0,801
Pielou's J (bottendjur)	1723,9	0,73	0,58

AICc	R ²	Rss	Antal valda
192,22	0,23	41432	6



Figur 8. DistLM-analysens dbRDA-figur med DistLM-analysens signifikanta variabler tvingade med i modellen.

4. Diskussion

Huvudhypotesen kan bekräftas, det vill säga att det fanns en skillnad i abborrens födoval mellan de jämförda sjöarna. Sjöarna varierade i storlek, djup, andel litoral, habitatkomplexitet, hydrografi och fisksamhällets art- och storleksstruktur. Abborrens diet påverkades troligtvis till olika grad av de olika variablerna i sjöarna och dieten varierade i födogruppernas antal och biomassa, både mellan sjöarna och mellan längdklasser inom sjöarna.

Överlag var födoval i sjöarna som förväntat, resultatet stämde överens med abborrens födoval i tidigare studier (Rask 1986, Horppila et al. 2000). I samtliga sjöar fanns det ett tydligt ontogenetiskt skifte i abborrens diet som var relaterat till abborrens längd. Alltså förekom det en tydlig skillnad i abborrens diet mellan de olika längdklasserna inom sjöarna. Skiftet skedde gradvis från djurplankton till bottendjur och slutligen till fisk, vilket har visats i tidigare studier (Lappalainen et al. 2001, Mustamäki et al. 2014). Horppila et al. (2000) visade liknande resultat för födogruppernas relativa abundans i abborrens diet, där djurplankton utgjorde en relativt stor andel av födan för abborrar som var under 15 cm långa, varefter andelen fisk i födan ökade. Andelen bottendjur i abborrens föda var relativt liten i de tre större sjöarna, vilket stöder resultaten i Horppila et al. (2000). En liten mängd bottendjur i födan är vanligare för abborren i sjöar, jämfört med abborren i kustvatten, vilket kan bero på bättre tillgänglighet av bottendjur i kustvatten jämfört med sjöar (Mustamäki et al. 2014) eller möjligtvis bättre tillgänglighet till djurplankton i sjöar. Däremot utgjorde bottendjuren en stor andel av dieten i Lavsböle träsk och i Dalkarby träsk och abborren började vid ett senare skede eller inte alls inkludera fisk i dieten.

4.1 Miljöförhållandenas inverkan

Enligt resultaten i studien, påverkar miljöförhållandena i sjöarna både direkt och indirekt abborrens diet. DistLM-analysen indikerade att bottentemperaturen i sjöarna var relaterad till dietens massa. Dalkarby träsk är en grund sjö och där förekom den högsta bottentemperaturen. Dalkarby träsk var avvikande även i och med att sjön var för grund för att ett tydligt språngskikt skulle bildas och bottentemperaturen skiljde sig knappt från ytans temperatur. Avsaknaden av ett språngskikt var troligtvis även en orsak till att syrenivåerna var genomgående jämna i Dalkarby träsk. Vilometabolismen ökar hos fisk i takt med att temperaturen ökar (Clarke & Fraser 2004), vilket leder till att fiskar i högre vattentemperaturer kräver mer föda än fiskar i

kallare temperaturer och de förbrukar en större mängd syre för att upprätthålla sina kroppsfunktioner (Clarke & Johnston 1999, Lehtonen 1996). Mellanartskonkurrensen med mört ökar med ökande vattentemperatur och mörten har en konkurrensfördel vid temperaturer över 18 °C (Persson 1986). Det här kan möjligtvis tyda på att abborren i Dalkarby träsk var mer utsatt för mellanartskonkurrens än i de övriga sjöarna, speciellt eftersom det inte förekom fisk i abborrens diet utan endast födoobjekt som även mört konkurrerar om. Det förekom heller inte en skillnad i mängden föda i längdklasserna C och D mellan Dalkarby träsk och de övriga sjöarna, vilket kan vara relaterat till den sjunkande trenden i abborrens kondition och kan tyda på att det inte finns tillräckligt med föda för abborren i Dalkarby träsk.

Eutrofieringen i sjöarna kan indirekt påverka abborrens diet genom att påverka tillgängligheten av födoresurser, till exempel abundansen av djurplankton (Claps et al. 2004). I längdklass B utgjorde djurplankton den största andelen av dieten i alla sjöar. I Långsjön var medelvåtvikten högre än i de övriga sjöarna, vilket kan vara relaterat till en högre förekomst av djurplankton på grund av den relativt höga primärproduktionen och den relativt höga täckningsgraden av makrofyter (Vejříková et al. 2017). Andelen fiskätande fiskar har visats vara negativt korrelerad med primärproduktionen (Schleuter & Eckmann 2008), vilket stöds av att Lavsböle träsk hade en mindre andel fisk i födan samt av att abborren inkluderade fisk i dieten vid en större storlek senare än i Långsjön, Östra Kyrksundet och Västra Kyrksundet. Den relativt låga biomassan föda i Lavsböle träsk i längdklass D kan vara relaterad både till den låga andelen fisk i dieten samt till att bottendjurens storlek har visats vara mindre i storlek och därmed mindre energirika i eutrofierade sjöar (Hayward & Margraf 1987). Storleken på bottendjur i dieten kunde inte verifieras eftersom de inte mättes i den här undersökningen.

4.2 Habitatkomplexiteten och andelen litoral

Makrofyternas täckningsgrad, som ett mått på habitatkomplexitet, kunde inte förklara variationen i abborrens diet i sjöarna, men täckningsgraden kan påverka abborrens diet indirekt genom en ökad abundans av djurplankton, makrovertebrater och småfisk (Beckett et al. 1992, Vejříková et al. 2017). Makrofyternas diversitet har visats vara relaterad till sjöns storlek (Søndergaard et al. 2005), vilket kan förklara en lägre habitatkomplexitet i Dalkarby träsk och i Lavsböle träsk. Den lägre habitatkomplexiteten i Dalkarby träsk och Lavsböle träsk kan vara en bidragande orsak till att abborren hade konsumerat större mängder bottendjur i de sjöarna där bottendjuren inte har lika mycket skyddande vegetation till förfogande (Diehl 1993). Det

motsatta kan även gälla för de tre större sjöarna, där makrofyternas täckningsgrad var högre och abborrens konsumtion av bottendjur var lägre. En lägre habitatskomplexitet i Lavsböle träsk kan också vara en bidragande faktor till att det förekom ett lågt antal arter av bottendjur i Lavsböle träsk (Beckett et al. 1992, Vejříková et al. 2017).

DistLM-analysen indikerade att medeldjupet i sjöarna kan vara relaterat till biomassan av abborrens diet i sjöarna och medeldjupet är även relaterat till andelen litoral i sjöarna. Abborrens morfologi har tidigare påvisats vara relaterad till abborrens diet, habitat och mängden konkurrerande fisk (Hjelm et al. 2000, Svanbäck & Eklöv 2002, Mustamäki et al. 2014). Svanbäck & Eklöv (2002, 2003) noterade att abborre som påträffades i litoralen hade djupare kroppar i relation till längden och födan bestod till större delen av makrovertebrater och fisk, medan abborren i pelagiska habitat främst åt djurplankton och fisk och hade slankare kroppar. Det här kan stöda resultatet att abborren i Långsjön och i Östra Kyrksundet, där det förekom en stor andel litoral, hade djupare kropp i relation till längden än abborren i de övriga sjöarna. Det stöds även av att abborren i Lavsböle träsk och Västra Kyrksundet hade samma nivå av relativ kroppsdjup. Dalkarby träsk hade även samma nivå av litoral som Västra Kyrksundet och Lavsböle träsk men skillnaden i morfologi där kan vara relaterat till en korrelation mellan konditionen och morfologin (Mustamäki et al. 2014). Abborrens kondition kan i sin tur vara korrelerad till abborrens diet, speciellt till andelen fisk i dieten. Konditionen var lägst i Dalkarby träsk och Lavsböle träsk, där abborren hade större andel bottendjur i födan och låg andel fiskföda.

4.3 Bottenfaunasamhällets roll i födovalet

Sambanden mellan bottenfaunasamhällets abundans och diversitet och abborrens diet i sjöarna var inte lika tydliga som för de övriga variablerna. Dalkarby träsk och Lavsböle träsk hade en stor andel bottendjur i dieten och insekter bidrog i flera fall till olikheter mellan sjöarna då dessa jämfördes med övriga sjöar. Bottendjurens andel i dieten kan vara relaterat till täckningsgraden i sjöarna. Bottendjurens abundans i sjöarna skiljer sig inte nämnvärt, bortsett från Långsjön. Den lägre täckningsgraden i Dalkarby träsk och Lavsböle träsk kan indikera att bottendjuren har mindre skydd till förfogande än i de större sjöarna och därmed mer utsatta för predation i Dalkarby träsk och Lavsböle träsk.

Mängden bottendjur i dieten i de olika sjöarna kan delvis ha påverkats av tidpunkten då sjöarna fiskades. Dalkarby träsk och Lavsböle träsk fiskades under juni månad medan Långsjön, Östra Kyrksundet och Västra Kyrksundet fiskades under juli och augusti. Rask (1986) visade att biomassan av bottendjur i sjöar, till exempel vattengråsugga (*Asellus aquaticus*), minskade efter juni och att biomassan av djurplankton ökade under månaderna augusti och september. Bottendjuren minskade troligtvis på grund av ökat predationstryck av fiskar då vattnen blev uppvärmda (Rask 1986). Att andelen djurplankton ökar i slutet av sommaren kan även vara en orsak till att djurplanktonen hade en större relativ andel av dieten i Västra Kyrksundet i flera längdklasser och även att de största längdklasserna (E och F) hade en del djurplankton i dieten. Det har även tidigare visats att abborre kan återgå till att äta mer djurplankton senare på hösten (Schleuter & Eckmann 2008).

4.4 Inom- och mellanartskonkurrens

Frågeställningen om mört- och abborrbeståndets abundans påverkade abborrens diet kan styrkas och speciellt abborrens täthet i sjöarna var relaterad till dieten. Den låga andelen småfisk och abborrens längdfördelning i Dalkarby träsk var troligtvis de största orsakerna till att där inte förekom fisk i abborrens föda. Den höga tätheten av abborre i Dalkarby träsk kan indikera att där förekommer högre inomartskonkurrens och att abborren hade sämre tillväxt där (Persson & Greenberg 1990a). Födoöverlappet mellan abborrens längdklasser i Dalkarby träsk var även högt, vilket kan tyda på att abborren hade för lite föda till förfogande (Persson 1983c). Avsaknaden av fisk i födan kan även vara relaterat till den nedåtgående trenden i kondition i Dalkarby träsk och att större abborre endast hade mindre energirika djurplankton och bottendjur till förfogande istället för fisk (Hayward & Margraf 1987, Schleuter & Eckmann 2008). Abborrpopulationer med få längdklasser har även visats vara vanligare i mindre, mer homogena sjöar (Persson 1983a).

Det förekom även liknande drag av inomartskonkurrens i Västra Kyrksundet med en stor abundans av små abborrar, högt överlapp av födan mellan de lägsta längdklasserna och en stor del av dieten som bestod av djurplankton. Den relativt höga konsumtionen av djurplankton och den låga konsumtionen av bottendjur tyder på en lägre konkurrens med mört (Persson 1987a). Däremot var det möjligt att abborren också utsätts för mellanartskonkurrens i Västra Kyrksundet. Den relativt höga förekomsten av mört kan hämma abborrens tillväxt men en konkurrens med en tredje art, till exempel gärs, kan hindra att abborren började inkludera mer

makrovertebrater i födan (Bergman 1991). Den höga inom- och mellanartskonkurrensen kan även ha bidragit till den relativt tvära förändringen till fiskdominerad diet i längdklass E i Västra Kyrksundet.

De största längdklassernas likhet i Långsjön beror antagligen delvis på att abborrens föda i Långsjön bestod till en stor del av abborre. Det vill säga, abborren i Långsjön var mer kannibalistisk jämfört med de andra sjöarna. Kannibalism är vanligare i sjöar, i jämförelse med marina habitat, eftersom det finns överlag färre fiskarter i sjöar och sjöar utgör ett slutet system (Pereira et al. 2017). Mustamäki et al. (2014) observerade endast fyra fall av kannibalism hos abborre i Lumparn, vilket tyder på att kannibalism är vanligare i Långsjön än i kustvatten. Däremot observerades kannibalism i liten utsträckning i de övriga sjöarna. Fisksamhällets sammansättning och storleksstruktur kan vara en orsak till den höga förekomsten av kannibalism i Långsjön. Eftersom det förekom en hög abundans av mindre abborrar i Långsjön, är det troligt att det var större sannolikhet för kannibalism där. Den höga nivån av kannibalism kan även ha bidragit till abborrens höga kondition i Långsjön; genom att äta fisk av samma art får abborren alla essentiella näringsämnen i rätt proportion för att kunna växa (Meffe & Crump 1987). Genom att äta fiskar av samma art kan abborren även minska på nivån av inomartskonkurrens (Persson et al. 2000).

Lavsböle träsk hade en förhållandevis hög täthet av mört i relation till täthet av abborre och den totala tätheten i sjön, vilket är vanligt i eutrofierade sjöar (Olin et al. 2002). Abundansen av mört kan vara en bidragande orsak till att abborren i Lavsböle träsk hade en förhållandevis stor andel bottendjur i dieten, eftersom mört klarar av att mer effektivt jaga djurplankton än abborren och mört har en konkurrensfördel i eutrofierade vatten (Persson & Greenberg 1990a). Tätheten av mört var relativt hög även i Östra Kyrksundet, men den relativt höga tätheten av småfisk och lägre tillgängligheten till bottendjur kan ha orsakat att abborren började direkt konsumera mer fisk istället för bottendjur. Däremot, i Långsjön kan den relativt låga tätheten och förekomsten av mört och mörtfisk bidragit till att längdklass B hade en relativt stor mängd djurplankton i sin diet, samt att det förekom ett starkt bestånd av små abborre (Persson 1983c).

4.5 Framtida utsikter

Klimatförändringen kan påverka sjöar och fisksamhällen i sjöar, till exempel via förändrade ekologiska interaktioner och rumslig distribution av fisk (Jeppesen et al. 2010). Högre

temperaturer i sjöarna kan direkt och indirekt påverka abborrens födoval; direkt genom att förändra fiskens metabolism (Clarke & Johnston 1999, Clarke & Johnston 2004) och indirekt genom ökad konkurrens med bland annat mört, som har en konkurrensfördel vid högre temperaturer (Persson 1986). Högre temperaturer kan bidra till en ökning av mängden små abborre (<10 cm) och braxen i sjöar, vilket är vanligt i södra Europa (Jeppesen et al. 2010). Större andel av fisk i mindre storlek är också vanligare i sjöar med varmare vatten i tropiska och subtropiska områden (Meerhoff et al. 2007a, Teixeira-de Mello et al. 2009). Med färre stora, fiskätande fisk, ökar mängden fisk som äter makroeveretebrater och djurplankton, vilket i sin tur kan leda till färre organismer som betar och därmed kan leda till en ökad mängd växtplankton i sjöarna. Alltså, kan varmare vatten som följd av klimatförändring intensifiera en eventuellt pågående eutrofiering i sjöar (Jeppesen et al. 2010), som i sin tur kan påverka fisksamhället och abborrens födoval (Olin et al. 2002). Det har även påvisats att kortare vinterperiod kan påverka fiskars reproduktionsförmåga. Varmare vatten under vintern kan leda till att honorna producerar mindre ägg, äggen har lägre innehåll av lipider, samt att ynglen är mindre i storlek när de kläcks (Farmer et al. 2015). Mindre yngel är mer utsatta för predation, vilket kan leda till högre mortalitet bland ynglen (Lehtonen 1996).

4.6 Förbättringsförslag och förekommande problem

Födovalsanalyser är ett arbetsdrygt arbete och vid analyser av magsäckar förekommer det flera problem och utmaningar som kan påverka resultatet. Bland annat kan det vara svårt att separera födogrupper från varandra, svårt att separera föda från slem och magsäckshinna, och det kan vara svårt att räkna exakta antal födoföremål. Nedbrytningen av födan kan även påverka räkningen av födoföremål negativt och försvåra identifieringen av födoföremålet. En del födoföremål kan även underskattas i dieten på grund av att de bryts snabbare ner än andra (Amundsen & Sánchez-Hernández 2019).

Flera av de nämnda problemen har även förekommit under arbetet med den här avhandlingen och kan ha påverkat resultatet. Framst påverkades arbetet av tidspress, vilket kan ha lett till att analyserna inte blev optimalt utförda då det var ett högt antal insamlade magsäckar som skulle analyseras på kort tid. Bland annat användes födans våtvikt istället för torrsvikt för att spara tid. Våtvikten är mindre exakt än torrsvikten och kan leda till en överskattning av födans verkliga vikt. En annan aspekt som kunde ha analyserats är antalet födo-objekt i magsäckarna, men på grund av det ibland höga antalet djurplankton i magsäckarna skulle räknande av varje födo-

objekt kräva enormt mycket mer tid. Då födoalet analyserades i fem olika sjöar och abborrarna delades in i sex längdklasser blev mängden magsäckar per längdklass sist och slutligen relativt låg per längdklass, och speciellt de större längdklasserna blev ofta underrepresenterade. Alltså skulle det ha varit mer representativt att ha samma mängd magsäckar, men att jämföra färre sjöar. Då skulle det varit möjligt att analysera fler magsäckar per längdklass och erhålla starkare statistiska jämförelser.

Ett annat problem som ytterligare kan ha påverkat resultatet i den här avhandlingen är ordningen som sjöarna som blev analyserade enligt. Analyserna av magsäckar utfördes i tur och ordning per sjö i ordningen: Västra Kyrksundet, Östra Kyrksundet, Långsjön, Lavsböle träsk och Dalkarby träsk. Ju längre analyserna pågick, desto mer exakt blev identifieringen av födo-objekten, på grund av inlärningsprocessen under arbetet och av att erfarenheten blev större. Detta kan ha påverkat att mängden identifierade arter, speciellt fiskarter och insekter, i dieten var högre i Lavsböle träsk och i Dalkarby träsk jämfört med Västra och Östra Kyrksundet. Resultaten i Västra Kyrksundet påverkades antagligen även av inkonsekvent metodik i vägningsprocessen, vilket kan ha lett till att djurplanktonens våtvikt underskattats. Ett bättre resultat kunde möjligtvis ha uppnåtts ifall magsäckarna skulle ha analyserats slumpmässigt ur alla sjöar.

Ytterligare studier krävs för att utreda mer exakt abborrens diet i sjöarna. Eftersom det har konstaterats att abborrens diet kan variera under en sommar (Rask 1986) kunde det vara intressant att analysera födan i samma sjö under olika tidsperioder eller att jämföra födoalet i olika sjöar under samma tidsperiod.

5. Slutsatser

Denna avhandling redogjorde för abborrens födoval i fem sjöar på Åland. För att klargöra vilka faktorer som kan påverkat skillnaderna i abborrens födoval undersöktes fisksamhällets struktur, miljöförhållanden, bottendjurens abundans och diversitet samt habitatkomplexiteten i sjöarna. Abborrens födoval skiljer sig mellan sjöarna både i födogruppernas relativa proportioner och i mängden våtvikt konsumerad. De största skillnaderna i dieten förekom mellan de två mindre sjöarna (Dalkarby träsk och Lavsböle träsk) och de tre större sjöarna (Långsjön, Östra Kyrksundet och Västra Kyrksundet) främst i proportionen av bottendjur och

fisk i födan. Det förekom klara abiotiska och biotiska skillnader mellan sjöarna, så som storleken på sjöarna, graden av eutrofiering, andelen av litoral och makrofyternas täckningsgrad, samt fisksamhällets struktur, men det förekom inte någon klar enskild faktor som påverkade abborrens födoval i sjöarna. Däremot kan flera av de undersökta variablerna indirekt och i kombination med varandra ha haft en inverkan på abborrens diet i de olika sjöarna och alla frågeställningarna kan mer eller mindre styrkas.

I Dalkarby träsk var dieten relativt enformig och bestod enbart av djurplankton och bottendjur. En hög botten temperatur i kombination med en hög täthet av abborre och låg täthet av småfisk kan resultera i att tillgängligheten av föda inte är tillräcklig för att uppehålla konditionen hos abborren i Dalkarby träsk. En hög abundans av bottendjur i relation till täckningsgraden av makrofyter i Dalkarby träsk kan leda till att bottendjur var mindre skyddade och mer tillgängliga för fisk än i Långsjön, Östra Kyrksundet och Västra Kyrksundet.

I Lavsböle träsk förekom det även en stor andel bottendjur i födan, som kan vara relaterad till en högre mellanartskonkurrens med mört på grund av en högre eutrofiering samt till att det förekom en hög abundans av bottendjur i relation till makrofyternas täckningsgrad och kan leda till att bottendjuren hade mindre skyddande struktur och var mer tillgängliga för fisk, liksom i Dalkarby träsk.

I Långsjön kan abborrens diet ha påverkats av att sjön var eutrofierad med följd av att där kan ha förekommit en större mängd djurplankton. En hög täthet av abborre och speciellt liten abborre kan ha orsakat hög förekomst av kannibalism i Långsjön. Den höga förekomsten av fisk i abborrens föda kan vara en bidragande orsak till att abborren i Långsjön hade den djupaste kroppen i relation till längden och den högsta konditionen av sjöarna. Den höga förekomsten av abborre och djurplankton, samt låga förekomsten av bottendjur i abborrens diet kan indikera att abborren inte utsätts för mellanartskonkurrens med mört till samma grad i Långsjön som i de övriga sjöarna.

I Östra Kyrksundet och Västra Kyrksundet påverkades abborrens diet av relativt liknande faktorer. Abundansen av bottendjur i relation till makrofyternas täckningsgrad var lägre än i Dalkarby träsk och Lavsböle träsk, vilket kan ha bidragit till att andelen bottendjur i abborrens diet var låg. Tätheten av mört var relativt stor i både Östra och Västra Kyrksundet vilket kan indikera en högre mellanartskonkurrens med mört och bidra till att abborren snabbare börjar

konsumera fisk i Östra Kyrksundet. I Västra Kyrksundet var andelen småfisk hög och den höga förekomsten av djurplankton i abborrens diet, samt ett tvärt byte till fisk i dieten kan tyda på att abborren i Västra Kyrksundet utsätts för både inomartskonkurrens och mellanartskonkurrens med mört och möjligtvis andra fiskarter.

Abborrens diet har inte tidigare undersökts i sjöar på Åland, men som förväntat var skilljer sig abborrens diet inte anmärkningsvärt mellan Åland och övriga sjöar i Norden och i Europa. Framtida studier kunde undersöka ifall det förekommer någon preferens i abborrens födoval mellan längdklasserna och mellan sjöarna samt ifall det förekommer en skillnad i abborrens födoval beroende på årstid. Informationen ur denna avhandling kan tillämpas för att bedöma abborrens tillstånd i sjöar, vilken roll abborren har i sjöar, samt vilka faktorer som kan påverka abborrens diet och därmed abborrens population i sjöar.

Tillkännagivanden

Jag vill tacka min handledare Martin Snickars för handledningen och stödet genom hela arbetet med Pro gradu-avhandlingen. Tack till Ålands vatten AB samt Bocknäs Vatten för lånet av båtar vid sjöarna och ett stort tack till Anton Lehtinen och personalen vid Husö biologiska station för all praktisk hjälp under fältarbetet. Ett speciellt tack vill jag rikta till Jenny för det oändliga stödet och uppmuntran under arbetets gång och då det behövdes som mest.

Referenser

- Amundsen, P. & Sanches-Hernandez, J. (2019). Feeding studies take guts – critical review and recommendations of methods for stomach contents analysis in fish. *Journal of Fish Biology*, 95, 1364-1373.
- Beckett, D. C., Aartila, T. P., & Miller, A. C. (1992). Contrasts in Density of Benthic Invertebrates Between Macrophyte Beds and Open Littoral Patches in Eau Galle Lake, Wisconsin. *The American Midland Naturalist*, 127, 77-90.
- Bergman, E. (1991). Effects of roach *Rutilus rutilus* on two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernua*: importance of species interactions for diet shifts. *Oikos*, 57, 241–249.
- Blomqvist, P. (2017). Västra och Östra Kyrksundet samt Vargsundet 2017 – en undersökning av sublitoral och profundal bottenfauna på fem stationer. Medins Havs och Vattenkonsulter AB. 26 s.
- Claps, M. C., Gabellone, N. A., & Benítez, H. H. (2004). Zooplankton biomass in an eutrophic shallow lake (Buenos Aires, Argentina): spatio-temporal variations. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, 40, 201-210.
- Clarke, A., & Johnston, N. M. (1999). Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *Journal of Animal Ecology*, 68, 893-905.
- Clarke, A., & Fraser, K. P. P. (2004). Why does metabolism scale with temperature? *Functional Ecology*, 18, 243-251.
- Diehl, S. (1988). Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *OIKOS*, 53, 207-214.
- Diehl, S. (1993). Effects of habitat structure on resource availability, diet and growth of benthivorous perch, *Perca fluviatilis*. *OIKOS*, 67, 403–414.
- Estlander, S., Nurminen, L., Olin, M., Vinni, M., Immonen, S., Rask, M., Ruuhijärvi, J., Horppila, J., & Lehtonen, H. (2010). Diet shifts and food selection of perch *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus* in humic lakes of varying water color. *Journal of Fish Biology*, 77, 241–256.
- European standard SFS-EN 14757, 2015. Water Quality – Sampling of Fish with Multimesh Gillnets CEN TC 230.
- Farmer, T. M., Marschall, E. A., Dabrowski, K., & Ludsin, S. A. (2015). Short winters threaten temperate fish populations. *Nature Communications*, 6, 7724.
- Freese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22, 241-253.
- Gren, M. (2013). Provfiske i Långsjön, Östra Kyrksundet, Västra Kyrksundet, Dalkarby träsk och Lavsböle träsk 2013. *Forskningsrapporter från Husö biologiska station*, 137, 66 s.
- Hayward, R. S., & Margraf, F. J. (1987). Eutrophication Effects on Prey Size and Food Available to Yellow Perch in Lake Erie. *Transactions of the American Fisheries Society*, 116, 210-223..

Hjelm, J., Persson, L., & Christensen, B. (2000). Growth, morphological variation and ontogenetic niche shifts in perch (*Perca fluviatilis*) in relation to resource availability. *Oecologia*, 122, 190-199.

Horppila, J., Ruuhijärvi, J., Rask, M., Karppinen, C., Nyberg, K., & Olin, M. (2000). Seasonal changes in the diets and relative abundances of perch and roach in the littoral and pelagic zones of a large lake. *Journal of Fish Biology*, 56, 51-72.

Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17, 411–429.

Jeppesen, E., Meerhof, M., Holmgren, K., González-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerck, S. A. J., De Meester, L., Søndergaard, M., Lauridsen, T. L., Bjerring, R., Conde-Porcuna, J. M., Mazzeo, N., Iglesias, C.,

Reizenstein, M., Malmquist, H. J., Liu, Z., Balayla, D., & Lazzaro, X. (2010). Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia*, 646, 73-90.

Lappalainen, A., Rask, M., Koponen, H., & Vesala, S. (2001). Relative abundance, diet and growth of perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) at Tvärminne, northern Baltic Sea in 1975 and 1997: response to eutrophication? *Boreal environment research*, 6, 107-118.

Lehtonen, H. (1996). Potential effects of global warming on northern European freshwater fish and fisheries. *Fisheries Management and Ecology*, 3, 59-71.

Linzmaier, S. M., Twardochleb, L. A., Olden, J. O., Mehner, T., & Arlinghaus, R. (2018). Size-dependent foraging niches of European Perch *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) and North American Yellow Perch *Perca flavescens* (Mitchill, 1814). *Environmental Biology of Fishes*, 101, 23–37.

Ljungman, M. (2015). Bottenfauna i Långsjön och Markusbölefjärden 2015. Medins Havs- och Vattenkonsulter AB, 20 s.

Ljungman, M. (2016). Bottenfaunan i Dalkarbyträsk och Lavsböleträsk 2016. Medins Havs- och Vattenkonsulter AB, 19 s.

Meerhoff, M., Clemente, J. M., Teixeira-de Mello, F., Iglesias, C., Pedersen, A. R., & Jeppesen E (2007a). Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes? *Global Change Biology*, 13, 1888-1897.

Meffe, G.K., & Crump, M. L. (1987). Possible growth and reproductive benefits of cannibalism in the mosquitofish. *American Naturalist*, 129, 203-212.

Mustamäki, N., Cederberg, T., & Mattila, J. (2014). Diet, stable isotopes and morphology of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) in littoral and pelagic habitats in the northern Baltic Proper. *Environmental Biology of Fishes*, 97, 675-689.

Nummi, P., Väänänen, V-M., Rask, M., Nyberg, K., & Taskinen, K. (2012). Competitive effects of fish in structurally simple habitats: perch, invertebrates, and goldeneye in small boreal lakes. *Aquatic Sciences*, 74, 343–50.

Nurminen, L., Hellén, N., Olin, M., Tiainen, J., Vinni, M., Grönroos, M., Estlander, S., Horppila, J., Rask, M., & Lehtonen, H. (2018). Fishing-induced changes in predation pressure by perch (*Perca fluviatilis*) regulate littoral benthic macroinvertebrate biomass, density, and community structure. *Aquatic Ecology*, 52, 1-16.

Olin, M., Rask, M., Ruuhijärvi, J., Kurkilahti, M., Ala-Opas, P., & Ylönen, O. (2002). Fish community structure in mesotrophic and eutrophic lakes of southern Finland: the relative abundances of percids and cyprinids along a trophic gradient. *Journal of Fish Biology*, *60*, 593-612.

Pekcan-Hekim, Z., Hellén, N., Härkönen, L., Nilsson, P. A., Nurminen, L., & Horppila, J. (2016). Bridge under troubled water: Turbulence and niche partitioning in fish foraging. *Ecology and evolution*, *6*, 8919-8930.

Pereira, L. S., Keppeler, F. W., Agostinho, A. A., & Winemiller, K. O. (2017). Is There a Relationship between Fish Cannibalism and Latitude or Species Richness? *PLoS ONE*, *12*, e0169813

Persson, L. (1983a). Food consumption and competition between age classes in a perch *Perca fluviatilis* population in a shallow eutrophic lake. *OIKOS*, *40*-197-207.

Persson, L. (1983c). Effects of intra- and interspecific competition on dynamics and size structure of a perch *Perca fluviatilis* and a roach *Rutilus rutilus* population. *OIKOS*, *41*, 126-132.

Persson, L. (1986). Temperature-induced shift in foraging ability in two fish species, roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*): Implications for coexistence between poikilotherms. *Journal of Animal Ecology*, *55*, 829-839.

Persson, L. (1987a). Competition-induced switch in young of the year perch, *Perca fluviatilis*: an experimental test of resource limitation. *Environmental Biology of Fishes*, *19*, 235-239.

Persson, L. (1987b). Effects of habitat and season on competitive interactions between roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*). *Oecologia*, *73*, 170-177.

Persson, L. (1993). Predator-mediated competition in prey refuges: the importance of habitat dependent prey resources. *OIKOS*, *68*, 12-22.

Persson, L., Greenberg, L. A. (1990a). Juvenile competitive bottlenecks: the perch (*Perca fluviatilis*)-roach (*Rutilus rutilus*) interaction. *Ecology*, *71*, 44-56.

Persson, L., Eklöv, P. (1995). Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach. *Ecology*, *76*, 70-81.

Persson, L., Bystrom, P., & Wahlstrom, E. (2000). Cannibalism and competition in Eurasian perch: population dynamics of an ontogenetic omnivore. *Ecology*, *81*, 1058-1071.

Rask, M. (1986). The diet and diel feeding activity of perch, *Perca fluviatilis* L., in a small lake in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici*, *23*, 49-56.

Schleuter, D., & Eckmann, R. (2008). Generalist versus specialist: the performances of perch and ruffe in a lake of low productivity. *Ecology of freshwater fish*, *17*, 86-99.

Schoener, T. (1970). Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, *51*, 408-418.

Shannon, C. E., Weaver, W. (1949). The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana, USA, 115 s.

Svanbäck, R., & Eklöv, P. (2002). Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch. *Oecologia*, *131*, 61-70.

Svanbäck, R., & Eklövs, P. (2003). Morphology dependent foraging efficiency in perch: a trade-off for ecological specialization? *OIKOS*, *102*, 273-284.

Søndergaard, M., Jeppesen, E., & Jensen, J. P. (2005). Pond or lake: Does it make any difference? *Archiv für Hydrobiologie*, *162*, 143-165.

Teixeira-de Mello, F., Meerhoff, M., Pekcan-Hekim, Z., & Jeppesen, E. (2009). Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology*, *54*, 1202-1205.

Vejříková, I., Eloranta, A. P., Vejřík, L., Šmejkal, M., Čech, M., Sajdlová, Z., Frouzová, J., Kiljunen, M., Peterka, J. (2017). Macrophytes shape trophic niche variation among generalist fishes. *PLoS ONE*, *12*, e0177114

von Busekist, J. (2004). "Bone Base Baltic Sea" a computer supported identification system for fish bones. Version 1.0 for MS-Windows CD-ROM. <http://bioarchiv.de>, Rostocks universitet, Tyskland.

Winfield, I. J. (1986). The influence of simulated aquatic macrophytes on the zooplankton consumption rate of juvenile roach, *Rutilus rutilus*, rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, and perch, *Perca fluviatilis*. *Journal of Fish Biology*, *29*, 37-48.

Ålands landskapsregering (ÅLR), 2015. Förvaltningsplan för avrinningsdistriktet Åland, år 2016-2021, 238 s.