



Effekter av predasjon på laks



Temarapport nr 8

Effekter av predasjon på laks

RAPPORTEN REFERERES SOM

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning 2022. Effekter av predasjon på laks.
Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 8, 92 s.

Trondheim mai 2022

ISSN: 1891-5302

ISBN: 978-82-93038-33-7

RETTIGHETSHAVER

©Vitenskapelig råd for lakseforvaltning

www.vitenskapsradet.no

REDAKSJON

Morten Falkegård, Eva B. Thorstad & Torbjørn Forseth

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

NØKKEWORD

Laks, *Salmo salar*

Predasjon

Predatorarter

Livshistorie

Dødelighet

Predasjonshull

Allee-effekt

Gjenoppbygging

Predatorkontroll

Kort sammendrag

I denne rapporten oppsummerer vi kunnskap om predasjon på laks, og vurderer hvilke effekter predasjon kan ha på laksebestander. Hovedkonklusjonene er at:

- I laksebestander som når gytebestandsmålene er det usannsynlig at predasjon fra en vanlig samlevende predator vil drive bestandene til svært lave nivåer eller utryddelse.
- I en laksebestand som er sterkt redusert på grunn av stor ekstra dødelighet, for eksempel ved overbeskatning eller stor dødelighet fra lakselus, kan predasjon ytterligere redusere laksebestanden og gjøre gjenoppbygging av bestanden svært vanskelig.
- Predatorkontroll er svært vanskelig, og det finnes få eksempler på gode resultater – i alle fall over tid.
- En laksebestand kan raskt reduseres til lav tetthet gjennom overfiske og andre menneskeskapt påvirkninger, men når laksebestanden først har blitt redusert kan økt naturlig dødelighet fra predasjon gjøre det mye mer krevende å bygge opp laksebestanden enn det var å redusere den. Det er stor risiko for at bestander som er sterkt redusert forblir ved et svært lavt nivå blant annet på grunn av effekter av naturlig predasjon. Selv når årsaken til at de gikk tilbake blir redusert eller fjernet, så har svært reduserte bestander vist seg vanskelige å gjenoppbygge. Vi gir derfor følgende føre var baserte råd til forvaltningen:
 - La ikke laksebestander reduseres til lave nivå, og fjern årsakene til at bestandene blir redusert så tidlig som mulig.
 - Det bør gjøres tidlige og relativt små forvaltningstiltak som har som mål å holde laksen i vassdraget trygt over mulige vippepunkt, heller enn å måtte gjøre store og kostbare tiltak senere.

Sammendrag

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning 2022. Effekter av predasjon på laks. Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 8, 92 s.

Laks utsettes for predasjon både i ferskvann og i havet, og i løpet av alle livsstadier fra de er rogn til gytefisk. Predasjon vil si at et dyr (byttedyret), blir spist av et annet dyr (predatoren). Predasjon er en naturlig og grunnleggende mekanisme i naturen, som bidrar til stabilitet i økosystemene, der antallet tilgjengelige byttedyr regulerer antallet predatorer, og omvendt. Laks kan være byttedyr for andre fisk, fugler og pattedyr. Fisk som spiser laks kan for eksempel være ørret, røye, gjedde, lake, gjørs, ulker, ål, torskefisk, andre marine fisk, eller til og med andre laks. Fugler som spiser laks kan for eksempel være fiskender, skarv, gråhegre, mens pattedyr som spiser laks kan være mink, oter, sel og hval. I denne rapporten oppsummerer vi kunnskap om predasjon på laks, og vurderer hvilke effekter predasjon kan ha på laksebestander.

Predasjon er en av mange faktorer som påvirker laks. Andre faktorer kan være mattilgang og arealer tilgjengelig for gyting og oppvekst av laksunger. Det kan virke enkelt å vurdere hvilken betydning en predator har på en laksebestand, fordi en predator tar livet av laks og fører til at færre lever videre. I praksis er det imidlertid vanskelig å tallfeste betydningen av predasjon på laksebestandene. Viktige spørsmål som er med på å bestemme hvordan en laksebestand påvirkes av predasjon er hvor mye predatoren spiser, hvilke livsstadier av laks som blir spist, hva forholdet er mellom predasjon og andre årsaker til dødelighet, og hva forholdet er mellom hvor mye laks som spises og laksebestandens status.

Predasjon av ulike livsstadier av laks

Rogn

Lakserogn som blir spist er stort sett rogn som uansett driver med strømmen, samt noe rogn nede i gytegrova i et kort tidsrom før hunnlaksen har dekt over gytegrova med grus. Rogn som driver med strømmen vil uansett ikke overleve. På grunn av den høye dødeligheten hos laksunger, særlig den første sommeren, vil rogn tapet som regel ikke vises som redusert antall smolt (det vil si antall laksunger som vandrer fra elva og ut i sjøen).

Laksunger

Predasjon står for en betydelig del av dødeligheten av laksunger i elver og innsjøer. Selv om laksunger er utsatt for å bli spist av en rekke forskjellige dyr, så er det ikke en klar sammenheng mellom hvor mange laksunger som blir spist og hvor mye dette reduserer antallet smolt som vandrer ut fra elva. Fra rogn til smolt skjer det en stor reduksjon i antall fisk, og første sommeren etter at yngelen har klekket kan så mye som 90 % av dem dø. En stor del av denne reduksjonen skyldes at hver elvestrekning bare har plass til en viss mengde ungfisk som vokser opp, uansett hvor mange egg som legges og yngel som klekkes, og en del av predasjonen foregår dermed på fisk som uansett ikke ville overlevd fram til å bli smolt. Når det blir færre laksunger, vil dette delvis veies opp av at de som overlever får bedre vilkår og lavere dødelighet. En slik dynamikk kalles tetthetsavhengighet, og gjelder først og fremst i laksens første og kanskje andre leveår, mens de tetthetsavhengige mekanismene blir svakere i senere år. Dødelighet fra predasjon i laksens første leveår har dermed mindre betydning for mengden smolt som produseres. Jo nærmere laksunge

er smoltstadiet når de utsettes for predasjon, jo større effekt kan predasjon ha på antallet smolt som produseres i elva.

Smolt og eldre laks

Laksesmolt er spesielt utsatt for predasjon under vandringen nedover elva, gjennom eventuelle innsjøer og under utvandringen til sjøen. Predasjon på smoltstadiet, og senere under vandringen i havet, vil i større grad kunne medføre at antallet voksen laks som kommer tilbake til elvene reduseres enn når det er yngre laksunger som spises. Dette er fordi de tetthetsavhengige prosessene som er med på å regulere mengden ungfisk i elvene ikke gjelder på samme måten senere i livet. Noen mekanismer som kan veie opp for dødelighet på grunn av predasjon gjelder imidlertid også for smolt. Noen undersøkelser tyder på at stor smolt overlever bedre enn små smolt, samtidig som for eksempel fuglepredatorer i større grad spiser små smolt enn store. Dersom predasjon er større på de minste smoltene, og disse uansett har lavere sjøoverlevelse, så vil en større andel av de som blir spist være smolt som uansett ville gått tapt. Laks vokser raskt etter utvandring fra elvene, og økt kroppsstørrelse gjør at de gradvis blir mindre utsatt for predasjon.

Predasjon: fra individer til bestand

Predasjon virker på tre nivå, med effekter på individer, bestander og hele økosystem. Det er viktig å skille mellom den direkte (proksimate) og den egentlige bakenforliggende (ultimate) årsaken til at en fisk døde. Et eksempel kan være en laksunge som ble spist av en gjedde, og som ble spist fordi den hadde mistet evnen til å unngå predatorer på grunn av en sykdom som den uansett hadde dødd av hvis den ikke hadde blitt spist. I dette eksemplet er det sykdommen som er den egentlige årsaken til dødeligheten og ikke predasjonen. Her ligger et vanlig problem med enkle undersøkelser der det bare blir kartlagt i hvilken grad laks blir spist av ulike predatorer; de handler bare om den direkte årsaken til død, og kan derfor i liten grad brukes til å vurdere effekten av predasjon på bestander.

Kommer dødeligheten fra predasjon i tillegg til annen dødelighet (additiv) eller blir den veid opp av at dødelighet av andre årsaker går ned (kompensatorisk)?

Dødelighet på grunn av predasjon kan plasseres på en skala fra additiv til kompensatorisk dødelighet. Kompensatorisk dødelighet er når en økning i dødelighet veies opp (blir kompensert) ved at dødelighet av andre årsaker går ned. Dette kan for eksempel skje på grunn av tetthetsavhengig dødelighet hos laksunger, eller selektiv predasjon, ved at for eksempel byttedyr av bestemte størrelser velges. Additiv dødelighet er når dødelighet fra predasjon kommer i tillegg til annen dødelighet, og den totale dødeligheten i bestanden øker. Det er slik dødelighet som kan redusere en laksebestand ved at bestandsstørrelsen blir mindre enn hva det ville vært uten denne predasjonen.

Tetthetsavhengig dødelighet – laksebestander vokser ikke til ubegrensede størrelser

En faktor er tetthetsavhengig hvis graden av påvirkning på laksen endrer seg med tettheten av laks. I utgangspunktet vil flere gytelaks gi flere avkom (for eksempel målt som antall smolt), men på et visst nivå så flater dette ut, og det blir ikke flere smolt selv om antallet gytelaks øker. Dette er fordi det er begrenset hvor mye plass og mat det er tilgjengelig for laksunger i ei elv, og laksunger konkurrerer om begrensede ressurser. Dersom tetthet av laksunger blir lavere på grunn av predasjon blir det mindre konkurranse, noe som kan føre til bedre overlevelse og bedre vekst slik at den økte dødeligheten blir kompensert for. Dødelighet fra predasjon som er kompensatorisk,

blir altså til en viss grad kompensert for gjennom redusert konkurranse om ressurser blant de som overlever. Spørsmålet blir dermed i hvilken grad predasjon erstatter andre årsaker til dødelighet, eller kan legges til den totale dødeligheten i bestandene.

Sammenhenger mellom predatorenes reaksjon på ulike tettheter av byttedyr

Predatorenes reaksjon på ulike tettheter av byttedyr er viktig når betydningen av predasjon skal vurderes. En predator kan reagere på mengde byttedyr på tre måter:

1. En predator kan endre hvor mye de spiser av en gitt type byttedyr i forhold til mengden av dette byttedyret. Dette kalles en funksjonell respons, som er en beskrivelse av sammenhengen mellom hvor mange byttedyr en predator spiser per tidsenhet (for eksempel per minutt) i forhold til hvor store mengder som finnes av byttedyret (få eller mange).
2. Predatorer kan bevege seg til og samle seg i områder der det er høy tilgang til et byttedyr, som for eksempel gjedde under smoltutvandringen.
3. Størrelsen på en predatorbestand kan endre seg i takt med endringer i mengde byttedyr.

De to første punktene foregår på individnivå, mens den siste foregår på bestandsnivå og skjer saktere. De ulike reaksjonene, særlig det første punktet, har betydning for hvilken påvirkning predatorer har på byttedyr, særlig i reduserte laksebestander. Den funksjonelle responsen kan deles inn i tre typer:

Type I: Når en predator bare kan håndtere et visst antall byttedyr i løpet av et gitt tidsrom, og predasjonen dermed ikke øker selv om mengde av byttedyret øker over en viss grense.

Type II: Når mengden byttedyr spist av predator blir påvirket av tiden predatoren bruker på å fange, spise og fordøye hvert enkelt byttedyr.

Type III: Når predasjonen er lav når det er få byttedyr, men over et visst nivå av byttedyr øker predasjonen raskt opp mot en øvre grense. Dette skjer for eksempel hvis en predator overser et byttedyr når det er sjeldent, men begynner å spise dem når de blir vanlige (over et visst nivå).

Slike responser har stor betydning for hvordan dødelighet på grunn av predasjon virker på laksebestander. Predatorenes respons påvirker blant annet stabilitet i fiskesamfunnene som laksen er en del av. En Type III vil virke stabiliserende fordi dødelighet på grunn av predasjon reduseres når bestandsstørrelsen til laksen går ned, og redusert dødelighet gir laksebestanden mulighet til å vokse igjen. Dette i motsetning til Type I og II, som kan være destabiliserende ved at de kan gi så høy dødelighet av laks i reduserte bestander at laksebestanden reduseres ytterligere.

Predasjonshull

Dersom en predator er sterkt spesialisert på ett byttedyr så vil antallet predatorer og byttedyr være påvirket av hverandre og gjerne svinge syklisk opp og ned over tid. Dersom predatoren derimot er en generalist med variert diett så vil en nedgang i antall av én byttedyrart i liten grad føre til endring i antallet predatorer. Slike predatorer vil ha større mulighet å holde laksebestander nede på et lavt nivå enn de predatorene som blir færre i antall når det er få laks. En generalistpredator kan dermed, avhengig av hvordan predasjonstrykket endrer seg med tetthet av laks, ende med å holde en laksebestand nede i et såkalt predasjonshull. Vi kaller dette et hull fordi dødeligheten fra predasjon ved lav tetthet av laks kan være høy nok til å holde laksebestanden nede på et lavt likevektsnivå.

Når blir predasjon et problem?

Laksen har siden den kom til vassdragene etter siste istid levd sammen med predatorer og er tilpasset et liv med høy risiko for å bli spist. Det er derfor ingen motsetning mellom det å ha flere predatorer i et vassdrag og samtidig ha en stor og livskraftig laksebestand med et betydelig høstbart overskudd for fiske. Samtidig er det også slik at mange predatorer vil føre til lavere produksjon av laks. I praksis er det fire situasjoner der predasjon på laks kan få spesielt stor betydning for bestandsstørrelsen: 1) i vassdrag hvor laksebestanden, av ulike grunner, har få gytelaks og er langt unna å nå gytebestandsmålet, 2) når det gjøres fysiske endringer, for eksempel vassdragsregulering og andre habitatendringer, som skaper økt predasjon, 3) ved introduksjon av nye predatorer som er fremmede arter i vassdraget, og 4) når klimaendring påvirker predasjon.

1 Predasjon i vassdrag der det av andre årsaker har blitt lite laks

Klassisk økologisk kunnskap tilsier at når tettheten av individer i et område går ned så vil hvert individ få det bedre, for eksempel ved at de slipper konkurranse med hverandre om mat og plass (som beskrevet over). Alt for lave tettheter av fisk kan imidlertid ha motsatt effekt, altså negative effekter på bestandsveksten (hvert individ gjør det dårligere når de er få), og dette kalles en Allee-effekt. Negative effekter av at det blir for få fisk av en art i et område er knyttet til at det kan være ulike typer kostnader ved det å være fåtallige. Eksempler er høyere dødelighet på grunn av fiske, høyere dødelighet på grunn av predasjon, innavl, problemer med å finne en gytepartner, og over tid dårligere kvalitet på gyte plassene, som for eksempel gjensilting når få hunnlaks graver i grusen. Ved slike effekter kan bestandsnedgangen øke når tettheten av individer blir lav, og dermed øke sannsynlighet for at bestanden til slutt går tapt.

Etter hvert som det blir mindre laks, kan predasjon føre til økt laksedødelighet. Et enkelt eksempel kan vise dette. En predator som gjedde kan spise laks effektivt selv når det er få laks. Gitt begrensningene som ligger tidsmessig i å fange og fordøye et bytte som smolt, vil det være et maksimalt antall smolt som gjeddene i et vassdrag kan fange i løpet av en smoltutvandring. Hvis vi som et eksempel antar at 10 000 smolt går ut av et gitt vassdraget når gytebestandsmålet er nådd, og at gjeddene maksimalt klarer å spise 1 000 smolt, vil gjeddene fange 10 % av smolten som går ut. Hva da om laksebestanden har en dårlig tilstand, oppnåelse av gytebestandsmålet er bare 20 %, og bare 2 000 smolt går ut av vassdraget? Gjeddene vil fremdeles kunne fange tilnærmet 1 000 smolt og spiser da 50 % av smolten som vandrer ut. Dette fører til at dødeligheten til laksen underveis i smoltutvandringen vil øke betydelig etter hvert som mengden laks går ned.

Flere undersøkelser har vist at svært reduserte fiskebestander er vanskelige å gjenoppbygge til høyere nivå, selv når faktoren som medførte at de gikk tilbake blir redusert eller fjernet. Det er flere slike eksempler fra marine fiskeri etter overfiske, som for eksempel bestandene av torsk utenfor Newfoundland og i Østersjøen. Hos norske laksebestander kan det være faktorer som lakselus og andre effekter av lakseoppdrett, kraftregulering og overfiske som kan medføre at bestander blir redusert til lave nivå, under gytebestandsmålet.

Manglende gjenoppbygging av en laksebestand tyder på at bestandens veksthastighet er havnet i en slags likevekt, der vekst i bestanden hindres av predasjon (et predasjonshull). Et viktig poeng er at også fiske kan sees på som en form for predasjon og kan i seg selv gi en Allee-effekt, på samme måte som predasjon. En slik effekt bare knyttet til fiske er imidlertid relativt lett å forvalte hvis fisket begrenses, men hvis fisket fortsetter vil konsekvensene være lik effekter av predasjon. Slike effekter fra fiske kan virke sammen med naturlige Allee-skapende mekanismer og gi et samspill mellom effekter som kan bli svært vanskelig å håndtere forvaltningsmessig. Ikke bare vil

reduksjon av bestanden forsterkes når det er lite laks, men et slikt samspill vil også bidra til å ytterligere redusere bestandsstørrelsen i perioder med dårlige miljøforhold, og dermed bidra til å øke forskjellen mellom dårlige og gode perioder (større svingninger). Så lenge bestandsreduksjonen ikke er for stor vil tiltak for å redusere dødeligheten gi god effekt, men dersom bestanden for eksempel på grunn av lakselus eller overbeskatning blir redusert ned til et lavt nivå, så er det risiko for at bestanden forblir ved det lave nivået selv om den egentlige årsaken til bestandsreduksjonen blir fjernet. Dette vil gjøre gjenoppbygging av svake bestander mye vanskeligere.

Viktige poeng i en forvaltningssammenheng er at en stor reduksjon i bestandsstørrelse sammenlignet med gytebestandsmålet bør få alarmklokkene til å ringe fordi det blir vanskeligere og vanskeligere å bygge opp bestandene igjen etter hvert som bestandene blir mer og mer redusert, på grunn av muligheten for predator-drevne Allee-effekter. Dette er særlig i tilfeller der predasjon helt klart er en viktig kilde til dødelighet, dersom laksen i elva for eksempel har få gjemsteder fra predasjon eller få perioder med mindre predasjon, og dersom de viktigste predatorerne er generalister. Slike prosesser er gjerne synlige først når bestanden av andre årsaker er havnet på et lavt nivå. En klar fare i reduserte bestander er at fiskere og forvaltning ikke reduserer fiskeinnsats og uttak i takt med nedgang i bestandsstørrelse.

2 Predasjon og menneskeskapte påvirkninger

I mange tilfeller gjøres det endringer i fysiske og biologiske forhold i og rundt vassdragene som endrer samspillet mellom laks og predatorer. Den kanskje viktigste endringen er de tilfellene hvor menneskeskapte trusselfaktorer har redusert mengden laks ned til et nivå hvor eksisterende predasjon får uforholdsmessig høy betydning, som beskrevet over. Vassdragsutbygging er også en påvirkning som endrer forholdene i elvene som kan medføre økt predasjon. Nedenfor kraftstasjoner kan skadet smolt være et lett bytte. Vannmagasin har ofte stilleflytende vann der smolten vandrer saktere og dermed kan bli utsatt for predasjon over lengre tid enn på elvestrekninger. Predatorer som foretrekker stilleflytende vann, som gjedde, kan også øke i antall. Vanntemperaturen nedenfor kraftverket kan være varmere om vinteren dersom det hentes vann dypt i magasinet, og betydelige områder kan bli uten isdekke om vinteren. Redusert isdekke gjør at laksunger kan bli mer utsatt for predasjon. Ved menneskeskapte effekter som øker predasjon av laks, er det viktig å påpeke at selv om individene ender opp med å bli spist i slike tilfeller, så er det ikke predatoren som er den egentlige (ultimate) årsaken til en eventuell bestandsreduksjon.

3 Predasjon fra en fremmed art

En fremmed art opptrer utenfor sitt naturlige utbredelsesområde. En slik art vil være invaderende dersom den spres raskt og har negative effekter på andre arter. I hvilken grad en invaderende art påvirker andre fisk kan være vanskelig å forutsi. Gjerdde er et eksempel på en predator som er spredt til mange laksevassdrag og i mange tilfeller har medført økt predasjon på laks.

4 Predasjon og klima

Det er en utfordring å forstå hvordan ulike arter og samspill mellom arter vil påvirkes av global oppvarming. Hvor hyppig en predator klarer å fange og spise et bytte, vil avhenge av hvor godt predatoren og byttedyret relativt sett gjør det i et endret klima. Fisk yter gjerne best innenfor gitte temperaturer, og dårligere ved høyere og lavere temperatur. Høye temperaturer og lite vann kan gi et høyt predasjonstrykk, mens lave temperaturer og høy vannføring kan gi et lavt predasjonstrykk. En klimaendring med økende temperaturer og hyppigere perioder med tørke kan føre til økt

predasjon på laks. Samtidig vil dette avhenge av hvordan klimaendringer påvirker utbredelse og bestandsstørrelse av de ulike predatorene.

Predasjon og gjenoppbygging av reduserte laksebestander

Dersom høy dødelighet fra ulike menneskeskapte påvirkninger ikke kompenseres for med tiltak kan det føre til at bestanden fortsetter å reduseres, med færre og færre laks, og den relative påvirkningen fra ulike laksepredatorer blir større. I verste fall kan laksebestanden bli så fåtallig at den økte effekten av predasjon fører til et predasjonshull der bestanden holdes stabilt lav, eller til og med utryddes.

Dersom en laksebestand har blitt påvirket til et punkt hvor gytebestandsmåloppnåelsen er svært lav er det nødvendig å lage en gjenoppbyggingsplan der dødelighet reduseres til et nivå hvor mange nok laks overlever fram til gyting så antallet laks i de neste generasjoner begynner å stige igjen. I praksis er det to muligheter for å slippe unna predasjonshull og starte gjenoppbygging, og det er tiltak som reduserer dødelighet og/eller tiltak som øker produksjon. Det viktigste tiltaket vil være å fjerne eller redusere effekten av de menneskeskapte truslene som påvirker bestanden. Høy naturlig dødelighet når det er få laks gjør at det kan bli nødvendig med langt sterkere tiltak enn antatt for å komme ut av tetthetsområdet med Allee-effekter og eventuelle predasjonshull.

Det vil i praksis være relativt enkelt å føre en laksebestand ned til en lav tetthet gjennom overfiske, stor dødelighet på grunn av lakselus og andre påvirkninger. Når laksebestanden først er redusert vil økt naturlig dødelighet fra predasjon kunne være et hinder som gjør at det er vanskelig å bygge opp igjen laksebestanden. I praksis innebærer risikoen for slike effekter at man bør være føre var. I et føre var-perspektiv bør det gjøres tidlige og relativt små forvaltningstiltak som har som mål å holde laksen i vassdraget trygt over mulige vippepunkt, heller enn å måtte gjøre store og kostbare tiltak senere.

Kan predasjon kontrolleres?

Undersøkelser av effekter av predator kontroll er oppsummert i rapporten. En hovedkonklusjon er at predator kontroll er uforutsigbart og krevende. Hvis man klarer å redusere antallet predatorer så vil ikke dette direkte føre til tilsvarende mer laks. Det er heller ikke slik at laksen som blir spist av en predator nødvendigvis ville vært i live dersom predatoren ble fjernet. En viktig konklusjon er også at mengden predatorer må reduseres tilstrekkelig til at det gir effekt på overlevelsen til laks, men selv relativt betydelig inngrep i mengden predatorer kan ende opp uten målbar effekt. Samtidig må ikke predator kontroll føre til at predatoren blir redusert til nivå som er under predatorens bevaringsgrenser, og dette er en problemstilling med egne utfordringer. Predator kontroll er mest egnet til å løse lokale og midlertidige problem, og er generelt sett ikke et praktisk verktøy som kan benyttes på et stort område til å løse langsiktige problem.

Det er ingen automatikk i at en predator bare virker negativt på laks, og effekten av tiltak mot predatorer kan derfor være uventet. Predatorer vil også spise andre fisk i tillegg til laks, noe som kan bidra til å redusere antallet av andre fiskespisende fisk, eller mulige konkurrenter til laks. Imidlertid er det ingen tvil om at enkelte ferskvannspredatorer har potensial til å redusere tetthet av ungfisk betydelig. For at predator kontroll skal virke i et laksevassdrag må predasjon fremfor alt være additiv. Dersom predasjonen er additiv, kan en reduksjon i antallet predatorer føre til økt overlevelse og flere laks, men i praksis er det sjelden slik, fordi det er komplekse koblinger mellom predatorer, laks og andre arter som gjør at det er vanskelig å forutsi konsekvensen av tiltak.

Gjedde er et eksempel på en predator hvor kannibalisme, altså at store gjedder spiser små gjedder, spiller en viktig rolle i å begrense gjeddebestanden. Dette medfører at uttak av gjedde kan få uønskede konsekvenser. Fjerning av store gjedder kan i verste fall føre til flere små gjedder, og dermed økt predasjon på laksunger og smolt. I tillegg kan redusert antall gjedde få konsekvenser for andre predatorer, for eksempel ved en økning av ørret, som også kan være predatorer på laks.

Fugl som laksand og skarv er vist å kunne spise en betydelig andel av laksefisk i vassdrag. Undersøkelser av effekter av å redusere predasjon fra fiskepisende fugl har imidlertid ofte svakheter som gjør det vanskelig å konkludere om det var en effekt. Av forsøk på å redusere fuglepredasjon gjennom å avlive fugl eller skremme dem bort, er det få som kan vise til at mengden fugl faktisk har blitt redusert, og enda færre som viser en økt fiskebestand. Fuglenes evne til å forflytte seg til attraktive områder som blir ledig på grunn av utskyting, medfører at en utskyting må være intensiv for å kunne ha en effekt. Sporadiske uttak av fiskepisende fugl vil neppe ha noen effekt. En intensiv utskyting vil ikke bare ha lokal effekt. Mange fugler må skytes for å gi selv moderate lokale effekter, og en slik utskyting kan føre til forflytninger av fugl der en betydelig andel av fuglen som skytes hovedsakelig hadde holdt til i andre områder.

Forsøk på predatorkontroll med kompliserte konsekvenser ser vi også på et pattedyr som mink, som er en innført art. Mink fanget på sensommer og høst vil i hovedsak være ungmink som ikke har egne territorier, og slik fangst vil da ha liten effekt på mengden mink langs et vassdrag. Et annet poeng er at fangst av territoriehevdende mink kan føre til at territorier blir ledige og kan i kortere perioder føre til at antallet mink i et område øker når flere forsøker å etablere kontroll over ledige territorier. Fjerning av mink er vist å gi positive effekter på for eksempel fugl. De eventuelle effektene fjerning av mink har på laksunger kan være vanskelig å forutsi, ettersom mink påvirker både konkurrenter til og predatorer på laksungene.

Hovedkonklusjoner

- I laksebestander som når gytebestandsmålene er det usannsynlig at predasjon fra en vanlig samlevende predator vil drive bestandene til svært lave nivåer eller utryddelse.
- I en laksebestand som er sterkt redusert på grunn av stor ekstra dødelighet, for eksempel ved overbeskatning eller stor dødelighet fra lakselus, kan predasjon ytterligere redusere laksebestanden og gjøre gjenoppbygging av bestanden svært vanskelig.
- Predatorkontroll er svært vanskelig, og det finnes få eksempler på gode resultater – i alle fall over tid.
- En laksebestand kan raskt reduseres til lav tetthet gjennom overfiske og andre menneskeskapt påvirkninger, men når laksebestanden først har blitt redusert kan økt naturlig dødelighet fra predasjon gjøre det mye mer krevende å bygge opp laksebestanden enn det var å redusere den. Det er stor risiko for at bestander som er sterkt redusert forblir ved et svært lavt nivå blant annet på grunn av effekter av naturlig predasjon. Selv når årsaken til at de gikk tilbake blir redusert eller fjernet, så har svært reduserte bestander vist seg vanskelige å gjenoppbygge. Vi gir derfor følgende føre var baserte råd til forvaltningen:
 - La ikke laksebestander reduseres til lave nivå, og fjern årsakene til at bestandene blir redusert så tidlig som mulig.
 - Det bør gjøres tidlige og relativt små forvaltningstiltak som har som mål å holde laksen i vassdraget trygt over mulige vippepunkt, heller enn å måtte gjøre store og kostbare tiltak senere.

Innhold

Kort sammendrag	4
Sammendrag	5
VITENSKAPELIG RÅD FOR LAKSEFORVALTNING.....	14
MEDLEMMER AV VITENSKAPELIG RÅD FOR LAKSEFORVALTNING.....	15
1 Innledning	18
2 Predatorer på laks	20
2.1 Laks (<i>Salmo salar</i>)	20
2.2 Ørret (stasjonær og anadrom, <i>Salmo trutta</i>).....	20
2.3 Røye (<i>Salvelinus alpinus</i>)	21
2.4 Gjedde (<i>Esox lucius</i>).....	22
2.5 Lake (<i>Lota lota</i>).....	23
2.6 Gjørs (<i>Sander lucioperca</i>)	24
2.7 Ulker (steinsmett <i>Cottus poecilopus</i> , hvitfinnet steinulke <i>C. gobio</i>).....	24
2.8 Ål (<i>Anguilla anguilla</i>)	24
2.9 Niøyer.....	24
2.10 Marine torskefisk.....	25
2.11 Fiskender (laksand <i>Mergus merganser</i> og siland <i>M. serrator</i>).....	25
2.12 Skarv (storskarv <i>Phalacrocorax carbo carbo</i> , mellomskarv <i>P. c. sinensis</i>).....	26
2.13 Gråhegre (<i>Ardea cinerea</i>).....	27
2.14 Mink (<i>Neovison vison</i>).....	27
2.15 Oter (<i>Lutra lutra</i>).....	28
2.16 Sel.....	29
3 Predasjon i ulike livsstadier.....	32
3.1 Rogn.....	32
3.2 Yngel.....	32
3.3 Parr.....	32
3.4 Smolt.....	33
3.5 Post-smolt og voksen laks i havet	35
3.6 Voksen laks på kysten på vei til elvene for å gyte	36
3.7 Voksen laks i elv.....	36
4 Predasjon: fra individer til bestand og økosystem.....	37
4.1 Individnivå: direkte og indirekte effekter	37
4.2 Bestandsnivå: additiv og kompensatorisk dødelighet.....	38
4.2.1 Tetthetsavhengighet	39
4.3 Selektiv predasjon	41
4.4 Valg av byttedyr og funksjonelle responser	42
4.5 Predasjonshull.....	45
5 Når blir predasjon et problem?	48
5.1 Predasjon når det har blitt lite laks og Allee-effekter.....	49
5.2 Predasjon og menneskeskapte påvirkninger	52

5.3 Predasjon fra en fremmed (invaderende) art	55
5.4 Predasjon og klima.....	55
6 Predasjon og gjenoppbygging	57
7 Kan predasjon kontrolleres?	62
7.1 Utfordringer knyttet til å evaluere predator kontroll	67
8 Predasjon og tradisjonell kunnskap	69
9 Hvor går veien videre med laks og predasjon?	71
10 Referanser.....	73

VITENSKAPELIG RÅD FOR LAKSEFORVALTNING

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning er et uavhengig råd opprettet av Direktoratet for naturforvaltning (nå Miljødirektoratet) i 2009. Hovedoppgaver er å:

- 1) beskrive bestandsstatus for laks når det gjelder gytebestandsmål og trusselnivå,
- 2) utarbeide prognoser for innsig av laks,
- 3) gi råd om beskatningsnivået, og
- 4) gi råd om andre spesifiserte tema.

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning skal foreta analyser og vurderinger innenfor rammene av naturmangfoldloven, lakse- og innlandsfiskloven, Den nordatlantiske laksevernorganisasjonen (NASCO) sine retningslinjer for føre-var tilnærmingen, Det internasjonale havforskningsrådet (ICES) sine tilrådninger, samt vedtatte nasjonale målsettinger for lakseforvaltning jf. føringene i St.prp. nr. 32 Om vern av villaksen og ferdigstilling av nasjonale laksevassdrag og laksefjorder. Basert på eksisterende vitenskapelig kunnskap skal det gis råd i henhold til mandat og årlige spørsmål.

Leder og medlemmer av Vitenskapelig råd for lakseforvaltning er oppnevnt av Miljødirektoratet. Rådet er sammensatt slik at de viktigste problemstillingene som skal belyses er dekket med minst ett medlem med spesialkompetanse innenfor feltet. Medlemmene er personlig oppnevnt og representerer dermed ikke den institusjonen de er ansatt i. Medlemmene oppnevnes for fire år av gangen, og nåværende medlemmer er oppnevnt for perioden 2021-2024. Norsk institutt for naturforskning (NINA) har sekretariatsfunksjon.

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning utarbeider årlig en rapport i egen rapportserie som beskriver status og utvikling for laks. Rapporten skal være forvaltningens sentrale dokument når det gjelder sammenstilling av kunnskapsgrunnlaget for forvaltning av laks. I tillegg til årlig tilstandsrapport utarbeider vitenskapsrådet temarapporter som dekker ulike tema, etter oppdrag fra forvaltningen eller eget initiativ, i en egen temarapportserie. Rådet kan ved behov hente inn bidrag fra eksperter utenfor rådet. Disse svarer ikke for de vurderinger og råd som blir gitt.

Vitenskapsrådet skal søke å bli enige om teksten i rapportene uten at dette går på bekostning av deres tydelighet. Ved eventuell uenighet om teksten vektlegges synspunkter fra den/de av rådets medlemmer som er eksperter på det/de aktuelle tema. Det skal gis en konkret beskrivelse i rapportene av hva en eventuell uenighet består av.

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning har følgende sammensetning:

LEDER:

Torbjørn Forseth

ANDRE MEDLEMMER:

Sigurd Einum, Peder Fiske, Morten Falkegård, Øyvind A. Garmo, Åse Helen Garseth, Helge Skoglund, Monica F. Solberg, Eva B. Thorstad, Kjell Rong Utne, Knut Wiik Vollset, Asbjørn Vøllestad og Vidar Wennevik

SEKRETARIAT:

Eva B. Thorstad (leder), Peder Fiske, Torbjørn Forseth og Randi Saksgård

Det er ikke uenighet blant medlemmene av vitenskapsrådet om teksten i noen deler av denne rapporten.

MEDLEMMER AV VITENSKAPELIG RÅD FOR LAKSEFORVALTNING



Torbjørn Forseth, Dr. scient

Stilling: Seniorforsker, Norsk institutt for naturforskning (NINA)

e-post: torbjorn.forseth@nina.no

Hovedarbeidsområder, laksefisk: Effekter av vassdragsreguleringer, fiskevandring og tiltak, klimaeffekter, lokal forvaltning, gytebestandsmål, habitatbruk og vekst.

Har også jobbet med: Parasitter, sykdom og sur nedbør. 80 internasjonale publikasjoner og > 100 tekniske rapporter.



Sigurd Einum, Dr. scient.

Stilling: Professor, Senter for Biodiversitetsdynamikk, Inst. Biol., NTNU

e-post: sigurd.einum@ntnu.no

Hovedarbeidsområder, laksefisk: Populasjonsdynamikk, populasjonsøkologi, livshistorie, maternale effekter, evolusjon.

Har også jobbet med: Interaksjoner mellom vill- og oppdrettslaks, effekter av vassdragsregulering, zooplankton evolusjonær økologi. 87 internasjonale publikasjoner og 7 bokkapitler/bøker.



Peder Fiske, Dr. scient.

Stilling: Seniorforsker, Norsk institutt for naturforskning (NINA)

e-post: peder.fiske@nina.no

Hovedarbeidsområder, laksefisk: Overvåking av bestandssammensetning, estimering av bestandsstørrelse, effekter av rømt oppdrettslaks og beskatning.

Har også jobbet med: Vandring i ferskvann og sjøen, atferd, effekter av vassdragsregulering og fang og slipp fiske. Medlem i ICES Working Group on North Atlantic Salmon som årlig vurderer bestandssituasjonen for laks. 54 internasjonale publikasjoner og 85 tekniske rapporter.



Morten Falkegård, Dr. scient.

Stilling: Forsker, Norsk institutt for naturforskning (NINA)

e-post: morten.falkegard@nina.no

Hovedarbeidsområder, laksefisk: Habitatbruk, diett, atferd og vandring, produksjon, beskatning, forvaltning og overvåking.

Har også jobbet med: Introduerte arter og ferskvannsbunndyr. 12 internasjonale publikasjoner og 30 tekniske rapporter.



Øyvind A. Garmo, PhD

Stilling: Forsker og regionleder, Norsk institutt for vannforskning (NIVA)

E-post: oyvind.garmo@niva.no

Hovedarbeidsområder, laksefisk: Forsuring og kalking; kjemiske tiltak (ALS og klor) mot lakseparasitten *Gyrodactylus salaris*; vannkjemiske effekter.

Har også jobbet med: Metaller, miljøgifter, tiltak mot forurensning. > 20 internasjonale publikasjoner og >80 tekniske rapporter og populærvitenskapelige artikler.



Åse Helen Garseth, Veterinær, PhD

Stilling: Seniorforsker og fagansvarlig for villfiskhelse ved Veterinærinstituttet

e-post: ase-helen.garseth@vetinst.no

Hovedarbeidsområder, laksefisk: Forskning, helseovervåking, risikovurderinger, rådgivning og kunnskapsstøtte til forvaltningen innen biosikkerhet og helse hos vill, kultivert og oppdrettet laksefisk. Smittedynamikk og interaksjon mellom ville og oppdrettede laksefisk.

Har også jobbet med: Helsetjenesten for kultiveringsanlegg, genbank for villaks, forvaltning (Dyrehelsetilsynet), fiskehelsetjeneste for kommersielt oppdrett.

12 internasjonale publikasjoner, 2 bokkapitler og > 50 tekniske rapporter og populærvitenskapelige artikler.



Helge Skoglund, Phd

Stilling: Forsker, Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske (LFI) v/ NORCE, Norwegian Research Center AS, Bergen.

E-post: hesk@norceresearch.no

Hovedarbeidsområder, laksefisk: Bestandsovervåking, gytebiologi, rømt oppdrettslaks, effekter av vassdragsregulering.

Har også jobbet med: Restaureringsbiologi, effekter av lakselus, relikts laks, habitatbruk.

19 internasjonale publikasjoner og >100 tekniske rapporter.



Monica F. Solberg, PhD

Stilling: Seniorforsker, Havforskningsinstituttet

E-post: Monica.Solberg@hi.no

Hovedarbeidsområder, laksefisk: Arvelige forskjeller mellom vill- og oppdrettslaks, effekter av rømt oppdrettslaks, analyser av fiskefett for å kartlegge diett i naturen.

Har også jobbet med: Lakselus, triploid laks. Medlem i ICES Working Group on Risk assessment of Environmental Interaction of Aquaculture. 33 internasjonale publikasjoner og 10 tekniske rapporter.



Eva B. Thorstad, PhD

Stilling: Forsker, Norsk institutt for naturforskning (NINA), professor II UiT Norges arktiske universitet

e-post: eva.thorstad@nina.no

Hovedarbeidsområder, laksefisk: Vandringer i ferskvann og sjøen, atferd, habitatbruk, effekter av vannkraftregulering, fang og slipp fiske, beskatning, effekter av rømt oppdrettslaks og lakselus, merking, relikts laks, bestandsovervåking, effekter av sur nedbør og andre forurensinger, introduserte arter.

> 160 internasjonale publikasjoner og > 200 rapporter og populærvitenskapelige artikler.



Kjell Rong Utne, PhD

Stilling: Forsker, Havforskningsinstituttet

e-post: kjell.rong.utne@hi.no

Hovedarbeidsområder, laksefisk: Beiteforholdene i havet og interaksjoner med andre pelagiske fisk.

Har også jobbet med: Økosystemforståelse og integrert forvaltning av Norskehavet.

Overvåkingstokt og forvaltning av makrell og norsk vårgytende sild. Individbasert modellering av pelagisk fisk i koblede økosystemmodeller. 21 internasjonale publikasjoner og > 20 tekniske rapporter.



Knut Wiik Vollset, PhD

Stilling: Forsker 1, Forsker, Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske (LFI) v/ NORCE, Norwegian Research Center AS, Bergen.

E-post: knvo@norceresearch.no

Hovedarbeidsområder, laksefisk: Lakselus og annen smitte, effekter av vassdragsreguleringer, predasjon, bestandsovervåkning, marin vekst og atferdsøkologi.

Har også jobbet med: Rekrutteringsbiologi og marin økologi. 56 internasjonale publikasjoner og > 20 tekniske rapporter.



Asbjørn Vøllestad, Dr. philos.

Stilling: Professor, Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis, Institutt for Biovitenskap, Universitetet i Oslo

e-post: avollest@uio.no

Hovedarbeidsområder, laksefisk: Genetisk struktur, livshistorie, populasjonsbiologi, populasjonsdynamikk, evolusjon, bevaringsbiologi.

Har også jobbet med: De fleste norske ferskvannsfisk, ulike leppefiskarter m.m. Bruker et vidt spekter av tilnæringer (teori, populasjonsgenetikk, kvantitativ genetikk, funksjonell genetikk, populasjonsdynamikk, atferd, fysiologi). Arbeider hovedsakelig med grunnleggende biologiske problemstillinger. > 200 internasjonale publikasjoner, fagredaktør for tema fisk i Store Norske Leksikon, redaktør for tidsskriftet *Ecology of Freshwater Fish*.



Vidar Wennevik, PhD

Stilling: Seniorforsker, Havforskningsinstituttet

e-post: vidar.wennevik@hi.no

Hovedarbeidsområder, laksefisk: Populasjonsstruktur av laks, laks i havet, anvendelse av genetiske metoder i identifikasjon av individer, interaksjoner mellom vill og rømt laks. Overvåkning av forekomst av rømt oppdrettslaks i vassdrag.

Har også jobbet med: Populasjonsstruktur av torsk og sild, og generell lakseøkologi.

Medlem i ICES Working Group on North Atlantic Salmon som årlig vurderer bestandssituasjonen for laks. 49 internasjonale publikasjoner og > 50 tekniske rapporter.

1 Innledning

Predasjon, det at en predator tar livet av et byttedyr, er en grunnleggende og nødvendig biologisk mekanisme som bidrar til å opprettholde en slags likevekt i naturlige, komplekse og dynamiske økosystem (Pimm 1984). Forenklet kan man si at i et naturlig fungerende økosystem er samspillet mellom predator og byttedyr en balanse, der antallet tilgjengelige byttedyr regulerer antallet predatorer og omvendt. Ved fravær av predasjon kan dermed en bestand av en art øke til den begrenses for eksempel av mattilgang. Predasjon vil begrense bestandsstørrelsen både gjennom å ta livet av individ og ved å påvirke byttedyrenes atferd. På denne måten kan predatorerne bidra til å øke mangfoldet i et økosystem gjennom for eksempel å hindre at enkeltarter blir dominerende. Predatorer har derfor en nøkkelrolle i økosystemene, og introduksjon av nye predator eller tiltak som fjerner eller endrer tetthet av stedegne predator, kan få store konsekvenser for mange deler av et økosystem.

Predasjon er et vanskelig tema, ikke minst fordi predasjon gjerne skaper kompliserte samspill i økosystemet som er vanskelig å forstå, og fordi det må skilles mellom selve predasjonshandlingen (at en laks blir tatt livet av) og predasjonseffekten (påvirker predasjonen størrelsen på en laksebestand?). Det hjelper i denne sammenhengen lite at enkle teoretiske modeller for samspillet mellom predator og byttedyr (for eksempel Lotka-Volterra) eksplisitt antar at predasjon reduserer størrelsen på byttedyrbestanden dersom et individ blir tatt livet av. I virkeligheten er samspillet mellom predator og byttedyr langt mindre klar. En trygg generalisering er at en predator både kan og vil påvirke byttedyrbestander under enkelte betingelser. Men under andre betingelser kan predasjon ha liten eller ingen effekt på bestandsstørrelser, til og med selv om predasjon kanskje oftest er den endelige årsaken til at individet dør.

Laksen er anadrom, noe som innebærer lange vandringer mellom ferskvann og havet. De starter livet i ferskvann, smoltifiserer etter noen år og gjennomfører en næringsvandring ut i åpent hav hvor de vokser seg større. Etter ett eller flere år i havet kjønnsmodner de og gjennomfører en gytevandring tilbake til fødeelva. Slike vandringer, som innebærer ulike habitatskifter, utsetter laksen for nye og ukjente miljøforhold og biotiske interaksjoner (for eksempel predasjon, konkurranse, parasittisme), og medfører generelt høy risiko for dødelighet (Alerstam mfl. 2003). Dyr som vandrer, er ofte ekstra utsatt for predasjon ved at de blir lettere synlige eller at mange individer samles der predatorer lettere kan få tak i dem enn til vanlig (to laksefiskrelaterte eksempler: Armstrong & Bond 2013; Furey mfl. 2016). Laksen gjør ulike vandringer i de forskjellige livsstadiene, fra lokale vandringer som ungfisk, til lange vandringer som smolt og voksen. Ulike predatorer kan ha tilpasninger til dette, for eksempel ved å samle seg i områder som øker muligheten til å fange laks.

Alt det som er beskrevet i avsnittet over skaper grunnlag for samspill og en dynamikk som er viktig for å forstå for å forvalte ulike laksevassdrag. Laksen lever ikke alene, verken i elvene eller ute i fjordene og havet. Gjennom hele sitt liv er laksen en del av et økosystem og påvirker og påvirkes av organismene rundt seg. Som fisk er laksen en predator ved at den spiser andre levende dyr. Samtidig er laksen utsatt for å bli spist selv, både som yngel, smolt og voksen. Generelt vil predasjon bare være én av mange faktorer som påvirker laksen. Eksempler på andre faktorer kan være mattilgang, vannkvalitet og areal tilgjengelig for gyting og oppvekst. Predasjon og andre faktorer sies å være begrensende for laksen dersom de hindrer bestanden i å vokse over et nivå.

Ved første øyekast kan det virke enkelt å vurdere og tallfeste hva slags betydning en predator har på en bestand av laks. En predator tar tross alt livet av laks og fører dermed til at færre laks lever videre. Det ble tidlig gjort forsøk på å tallfeste betydningen av predasjon gjennom å

manipulere systemer ved å fjerne predatorer og så studere effektene. Et eksempel som ofte vises til var et eksperiment i elva Margaree, Nova Scotia. Her ble tettheten av fiskespisende fugl aktivt redusert i 1936 etter at mengden laks i elva hadde gått ned, og mengden smolt ut av vassdraget ble doblet fra 1937 til 1938 (White 1939). En klar svakhet med denne studien er imidlertid at sammenligningen før-etter bare var ett år, og i en oppfølging tre år senere (White 1942) var tettheten av laksunger i elva fremdeles lav til tross for at man aktivt hadde forsøkt å holde mengden fiskespisende fugl nede.

Et annet kjent forsøk på tallfeste betydning av predasjon gjennom predator kontroll er fra Pollett, New Brunswick (Elson 1962). Her ble laksunger fra klekkeri satt ut på en elvestrekning over en periode på ni år, og smoltproduksjonen fra hver utsetting ble målt ved å telle antall smolt i en smoltfelle på nedsiden av elvestrekningen. Gjennomsnittlig smoltutgang første fem år var 3 000 smolt. Fiskespisende fugl ble så fjernet, og de neste fire årene ble det telt nesten 20 000 smolt i snitt. Det er imidlertid verdt å merke seg at før fiskespisende fugl ble fjernet ble det satt ut 16 000 laksunger hvert år, mens i årene etter ble det satt ut 250 000 laksunger. Dette uheldige oppsettet gjør det vanskelig å knytte den økte smoltmengden bare til redusert predasjon. I tillegg ble tellemetodikken betydelig forbedret underveis, noe som også gjør resultatene vanskelig å tolke (Draulans 1987).

I praksis viser det seg at det ikke er så enkelt å tallfeste betydningen av predasjon, og det er flere viktige spørsmål som må besvares. For det første: Er en art predator på laks? Dette mest grunnleggende spørsmålet kan besvares for eksempel gjennom diettstudier. Hvor mye spiser predatoren av ulike stadier i laksens livssyklus? Hva er forholdet mellom hvor mye laks som spises og bestandens status? Hva er forholdet mellom predasjon og andre dødelighetsfaktorer? Og til sist: Hvordan påvirkes laksebestanden av endringer i predasjonsnivå? De ulike kapitlene i denne rapporten tar for seg de ulike temaene som blir reist i hvert enkelt av disse spørsmålene.

2 Predatorer på laks

Dette og det neste kapitlet er i stor grad en gjennomgang av kunnskapen vi har om forskjellige predatorer på laks og hvordan denne predasjonen fordeler seg på laksens ulike livsstadier. Predasjon, slik den foregår – og alltid har foregått – i norske lakseelver, er et resultat av et samspill mellom predator og ulike byttedyr. I dette samspillet er faktorer som atferd, størrelse, utseende og sesongbestemt timing hos både laks og predatorer viktig. I tillegg har laksen et livsløp med klart definerte livsstadier som skiller seg fra hverandre, og de ulike predatorene som fisk, fugl og pattedyr har også ulike egenskaper. Alt dette skaper et potensial for mønstre i hvilken grad laksen er utsatt for predasjon. For eksempel vil en predator i utgangspunktet spise laks som ikke er tilfeldig valgt med hensyn til kroppsstørrelse. Noen predatorer kan velge å spise større individ fordi disse kanskje er lettere å se eller lettere å fange eller fordi de har større energiutbytte av å spise større individ. I andre tilfeller vil mindre individ bli oftere spist, kanskje fordi de er lettere å fange og håndtere, eller fordi de i større grad befinner seg i samme område som predatoren. Alt dette er viktig bakgrunn å ta i betraktning når predasjon fra ulike predatorer skal vurderes.

Det er også andre hensyn som må tas når studier av predasjon skal vurderes, spesielt knyttet til hvilke metoder som er brukt, når og over hvilken tidsskala studier blir gjort, romlig skala som dekkes av studiene, samt ulike former for rapportering av resultat. Når predasjon skal studeres er det ulike metoder som kan benyttes, og hver metode har sine feilkilder og tendens til å skape skjevhet i resultatene. Ulike studier blir ikke foretatt samtidig, og dersom forhold har endret seg må resultatene fra tidligere studier tolkes varsomt. For eksempel kan arter som tidligere har vært sjelden blitt vanlige nå, og omvendt. Ulike studier blir heller ikke foretatt på samme sted og i samme habitat, noe som kan gjøre at resultater for enkeltpredatorer og ulike livsstadier av laks tilsynelatende kan skille seg fra hverandre. Hvordan resultater presenteres kan også påvirke. Hvis for eksempel et antall predatorer blir undersøkt og antallet laks i magene blir telt og rapportert, så har vi i praksis fått et tall på predasjon per predator, og dette tallet kan brukes til å si noe om forskjell mellom predatorer. Men uten et tall på hvor mange predatorindivider dette gjelder, blir det vanskelig å gjøre en vurdering av betydningen av denne predasjonen for laksen. En predator kan for eksempel stå for en ubetydelig predasjon av laks selv om den sterkt favoriserer å spise laks, dersom predatoren er relativt fåtallig.

2.1 Laks (*Salmo salar*)

Laks er som annen fisk kannibaler, og kan være en betydelig predator på sin egen art. I ferskvannsfasen er laksungene i utgangspunktet opportuniste med et næringsvalg som reflekterer maten som er tilgjengelig i miljøet (se Johansen mfl. 2010). På høsten kan laksunger som befinner seg på laksens gyteområder, spise betydelige mengder rogn (se for eksempel Cunjak & Therrien 1998; Näslund mfl. 2015). Det finnes også eksempler på at parr spiser yngel, særlig tidlig på sommeren når yngelen kommer opp av elvebunnen (Pepper mfl. 1985; Henderson & Letcher 2003). I et forsøk i kunstige kanaler ble slik predasjon vanligst observert i kanaler med få skjulmuligheter (Symons & Heland 1978).

2.2 Ørret (stasjonær og anadrom, *Salmo trutta*)

Ørret er opportuniste med en diett som varierer med størrelse, habitat og årstid (Bridcut & Giller 1995). Etter hvert som ørreten vokser, endrer dietten seg til å inkludere større mat, og når ørreten når en kroppslengde på 25-30 cm blir fisk et viktig innslag i dietten, særlig i innsjøer (for eksempel Piggins 1958; Grey 2001). Fiskespisende ørret er i mindre grad dokumentert i rennende vann, men

det er noen eksempler fra Norge (for eksempel Forseth & Jonsson 1994; Svenning mfl. 2020). Ørret større enn 25 cm ble tidlig antatt å være en av de viktigste predatorerne på laksunger (Mills 1971). Visuell eksponering for ørret på denne størrelsen førte til at laksunger i et forsøk endret atferd og reduserte matinntaket (Metcalf mfl. 1987).

Det ble tidlig antatt at sjøørreten spiste lite i elv når den returnerte fra sjøen (Nall 1930). I en undersøkelse av 150 sjøørret fra Skottland ble det kun funnet invertebrater og ingen fisk (Nall 1926), mens i en elv i Wales ble det funnet laks- og ørretunger i kun 2 % av 150 undersøkte sjøørretmager (Harris 1971). I et omfattende datasett på 467 sjøørretmager fra seks engelske elver ble det ikke funnet ferskvannsfisk i noen av magene (Elliott 1997), noe som støtter konklusjonen fra Nall (1926) om at «There is little doubt that after leaving salt water sea trout feed more intermittently and with a less robust appetite than brown trout.»

Både stasjonær ørret og sjøørret spiser laksunger og smolt i elver og innsjøer i Norge (for eksempel Barstad mfl. 1998; Haugen mfl. 2017; Svenning mfl. 2020). Det er i liten grad kjent hvor stor andel av ørreten i elver som er fiskespisende, men studier tyder på at andelen spriker, for eksempel fra Guddalselva der andelen fiskespisende ørret var mindre enn 5 % (Skaala mfl. 2014), et estimat fra Michigan (USA) på over 40 % (Krueger mfl. 2011) og Irland på nesten 50 % (Twomey 1976). I en sideelv i Vosso spiste 62 % av den stasjonære ørreten settefisk av laksyngel umiddelbart etter at lakseyngelen ble satt ut i elva (Solås mfl. 2019). Her var predasjonen også størrelsesavhengig ved at den minste laksyngelen i størst grad ble spist.

Sjøørreten i Tanavassdraget viser et spesielt vandringmønster, der de fleste store gytemodne sjøørretene bruker to år på gytevandringen opp Tanaelva (Orell mfl. 2018). De vandrer opp Tanaelva på sensommeren og overvintre der for så å gjenoppta vandringen videre til gyteområdene i små sideelver på sensommeren og høsten året etter. Disse store sjøørretene er mulige predatorer på laksunger og laksesmolt, og i Tanavassdraget økte innslaget av laksunger og laksesmolt i dietten til ørret med økende kroppslengde, og andelen laksunger/smolt utgjorde 65 % av dietten til ørret større enn 55-60 cm (Svenning mfl. 2020).

Mens sjøørret fanget i selve Tanaelva hadde betydelig innslag av laksunger og laksesmolt i dietten (Svenning mfl. 2020), ble det ikke funnet laksesmolt i magene til sjøørret fanget i Tanamunningen til tross for at alle de undersøkte sjøørreten hadde spist fisk (Svenning, Borgstrøm, mfl. 2005). I Tanamunningen er det store sandområder med stor biomasse av sil (*Ammodytes marinus*), og mange sjøørret samler seg i munningsområder for å beite på disse. Utenfor Vosso ble det fanget noen få sjøørret med laksesmolt i magen (Vollset mfl. 2016), men resultatene tydet ikke på at ørreten samlet seg rundt elvemunningen i tidsperioden laksesmolten vandret ut (Lennox mfl. 2019). Senere undersøkelser der laksesmolt ble merket med elektroniske sendere med dybdesensorer og predasjonsensorer og ørret med dybdesensorer tyder derimot på at det er høye predasjonsrater av ørret på laksesmolt i ferskvannsfasen i Vosso (Vollset mfl., upubliserte data).

2.3 Røye (*Salvelinus alpinus*)

Røye er vanlig å finne sammen med laks i vassdrag i Nord-Norge. Både ferskvannsstasjonær røye (Amundsen 1994) og sjørøye (Grønvik & Klemetsen 1987) kan være fiskespisende, særlig når de blir større enn rundt 20 cm. Vi har i liten grad diettstudier fra Norge som viser predasjon fra røye på laks. Men fra for eksempel Alaska er det kjent at røye kan trekke mot innsjøutløp og ta betydelige mengder smolt under smoltutvandringen til stillehavslaks (Ruggerone & Rogers 1984). Korttids utestenging av røye i Agulowak (Alaska) førte til betydelig økt smoltoverlevelse (Meacham & Clark 1979).

2.4 Gjedde (*Esox lucius*)

Gjedde er en rovfisk som er en vanlig topp-predator overalt hvor den finnes i Europa, Asia og Nord-Amerika. Den finnes vanligvis i innsjøer og sakteflytende elver, og har betydning for struktureringen av fiskesamfunn uavhengig av om den er naturlig utbredt eller introdusert (Persson mfl. 2018). Gjedde er spesialisert på å fange fisk gjennom bakholdsangrep (Webb & Skadsen 1980) og det beste habitatet for gjedde er grunt, sakterennende vann med mye vegetasjon (Jacobsen & Engström-Öst 2018). Det er i denne typen habitat gjeddepredasjon har størst påvirkning. Gjedde gyter om våren, over vegetasjon i grunt, sakterennende vann. Eggene er små så gjeddene har høy fekunditet, med 10 000-100 000 egg for hunner mellom 38-89 cm (Carbine 1944).

Gjeddene skifter opportunistisk mellom ulike byttfisk basert på hvor tilgjengelige de ulike byttfiskene er (Nilsson & Eklöv 2018). Hvor store fisk gjedde spiser er begrenset av størrelsen på gapet og hvor høye byttfiskene er. Innenfor denne begrensningen foretrekker gjedde små byttfisk fremfor store fisk, selv om de er fullt ut i stand til å svelge relativt stor fisk (Nilsson & Brönmark 2000; Sepulveda mfl. 2013). Dette gjør at gjeddepredasjon kan påvirke både tettheten av og størrelsesstrukturen til byttfisk (Nilsson & Brönmark 2000; Nilsson 2001; Persson mfl. 2018).

Gjedde kan være kannibaler, og graden av kannibalisme øker når det blir færre alternative byttedyr (Grimm 1981; Craig & Kipling 1983). Gjeddene er tilpasningsdyktige, og de kan supplere dietten med amfibier, små pattedyr, vannfugler og bunndyr dersom det blir lite av de foretrukne byttfiskene. I tillegg tåler gjedde et bredt spekter av miljøforhold og kan for eksempel overleve i vann som er oksygenfattig og relativt salt (Jacobsen & Engström-Öst 2018).

En undersøkelse i 1 029 innsjøer nord i Sverige viser hvordan gjeddens predasjon kan endre innsjøers fiskesamfunn (Spens & Ball 2008). Innsjøene med gjedde manglet selv-rekrutterende bestander av laksefisk. Introduksjon av ørret og røye slo feil når gjedde var til stede og lyktes der gjedde på forhånd var utryddet med rotenon. Endringer i fiskesamfunn kan skje raskt etter invasjon av gjedde. I en svensk innsjø ble det kun funnet røye og stingsild ved prøvafiske i 1999 og 2002. Gjedde, som antagelig hadde innvandret naturlig på begynnelsen av 2000-tallet, ble første gang funnet i større antall ved påfølgende undersøkelser i 2004 og 2005. Da var røya borte, og tettheten av stingsild hadde gått betydelig ned (Byström mfl. 2007).

Mageanalyser av gjedde i laksevassdrag viser at særlig gjeddene mindre enn 55-60 cm kan ha et høyt inntak av laksunger eller smolt. I Tanavassdraget utgjorde laksunger og smolt omtrent halvparten av dietten til gjeddene fanget i øvre del (Iešjohka-Kárášjohka) i 2018 og 2019 (Svenning mfl. 2020). Laks utgjorde 95 % av mageinnholdet i magene til gjeddene som hadde spist laks. Dette tyder på en høy grad av spesialisering hos gjeddene. De viktigste predatorgjeddene var 40-60 cm lange, og det ble funnet svært lite laksunger eller smolt i magene til gjeddene mindre enn 30 cm. Dette kan tyde på at disse mindre gjeddene holder seg unna områder der de større gjeddene samler seg for å spise laksunger eller smolt.

I Storelva i Aust-Agder ble det etablert et nytt kraftverk ved Fosstveit i 2008. Effekter av kraftverket ble undersøkt ved å merke laksemolt med PIT-merker i 2009 (Kroglund mfl. 2011). Kraftverket har i seg selv en negativ effekt, ved at 11-12 % av smolten døde ved passering. Gjedde er vanlig nedenfor kraftverket, særlig i Lundevatn. Rundt 30 % av smolten som overlevde passeringen av kraftverket kom ikke fram til fjorden og ble antatt spist, hovedsakelig av gjedde, men andre predatorer kan ikke utelukkes. Gjedde har imidlertid vært i vassdraget i minst 200 år og er ingen ny trussel, og Kroglund (2011) konkluderte med at gjedde alene ikke kan forklare dagens lave laksefangst i Storelva.

I den russiske elva Keret som renner ut i Kvitsjøen, sto gjeddepredasjon for opptil 35 % av dødeligheten til utsatt laksesmolt (Pervozvanskiy mfl. 1988). I en svensk undersøkelse av Baltisk laks ble minst 50 % av smolten tatt av gjedde underveis i smoltvandringen (Larsson 1985). Og i den danske elven Gudenå sto gjeddepredasjon for 56 % av dødeligheten hos smolt på vei ned gjennom et kraftverksmagasin (Jepsen mfl. 1998).

Gjedde er naturlig utbredt over store deler av Alaska og har de siste tiårene spredt seg til nye laksevassdrag og i varierende grad forårsaket endringer, blant annet i produksjon og bestandsstørrelse av ulike arter Stillehavslaks. I sitt naturlige utbredelsesområde, for eksempel Bristol Bay i Alaska, sameksisterer gjedde med verdens største bestander av rød laks (*Oncorhynchus nerka*). Dette er imidlertid store vassdrag med betydelig habitatvariasjon, der laksen er utsatt for gjeddepredasjon bare i deler av livssyklusen og ellers i stor grad kan unngå predasjon. Bestandseffekten av gjedde blir dermed relativt liten (Sepulveda mfl. 2013). I mindre vassdrag i områder med mer homogent habitat utgjør gjedde en større del av fiskefaunaen. Det samme skillet kan ses i vassdrag gjedde har invadert. Effektene på laksebestander har vært relativt små i store heterogene vassdrag, mens effekten i mindre vassdrag har vært voldsom, for eksempel på kongelaks (*O. tshawytscha*) i Alexander Creek (Dunker mfl. 2018). En erfaring fra disse vassdragene er at ungfisk av laks er et foretrukket byttedyr for gjedde, og at mindre gjedder står for den største predasjonen (Sepulveda mfl. 2013).

I et eksperiment i Sverige ble ørretunger og gjedde plassert sammen i kunstige bekker for å undersøke hvordan predasjon fra gjedde ble påvirket av ulik vannføring og ulik tetthet av ørret (Greenberg 1994). Det var på forhånd ventet at ørreten skulle være mest utsatt for predasjon ved høy tetthet og lav vannføring, men resultatene viste at antallet ørret som ble spist var uavhengig av tetthet og vannføring. Ørretungene reduserte bruken av de sakteflytende delene av kanalene dersom gjedde var til stede.

2.5 Lake (*Lota lota*)

Lake er fleksible og bunnlevende predatorer som finnes både i elver og innsjøer. Den minste laken lever av bunndyr, men de begynner å spise fisk allerede når de er 7-8 cm lange (Kahilainen & Lehtonen 2003). Fra laken er rundt 15 cm lang er fisk en vanlig del av dietten (Blabolil mfl. 2018). Laken er aktiv i mørke og er i stand til å jakte selv ved svært lave vanntemperaturer (Pääkkönen & Marjomäki 2000). De kan grave seg aktivt ned i elvebunnen hvor de holder seg skjult og overrumpler byttefisk som kommer for nært (Hackney 1973).

En gjennomgang av svenske vassdragsundersøkelser viste at tetthet av ørret var lavere i vassdrag med lake enn vassdrag uten lake, og denne reduserte tettheten var særlig tydelig i sakterennende områder (Degerman & Sers 1993). Resultat fra 1990-tallet i Tanavassdraget viste at laksunger var det viktigste byttedyret til elvelevende lake om vinteren, men betydningen av denne predasjonen har så langt ikke vært beregnet (Det Finske Naturressursinstituttet, upubliserte data). Eksponering til lukt fra lake førte til betydelig atferdsendring hos ungfisk av både ørret (Enefalk mfl. 2017) og røye (Hirvonen mfl. 2000), noe som tyder på at lake utøver et predasjonspress som er tilstrekkelig til å selektere fram atferd som minsker predasjonsrisiko. Dette underbygges av resultat fra forsøk med laksesmolt i Sverige der lakepredasjon reduserte smoltantallet med 30-35 % (Larsson 1985). Da sted for utslipp av klekkerismolt ble endret til et område med mindre lake ble det anslått 67 % bedre smoltoverlevelse (Larsson & Larsson 1975). Lake hadde en klar preferanse for små smolt (Larsson & Larsson 1975; Larsson 1977).

2.6 Gjørs (*Sander lucioperca*)

Gjørs er den største arten i abborfamilien. Den er vanlig å finne i lengde rundt 50 cm med individ helt opp mot 80-100 cm. Gjørsen er vanlig utbredt i innsjøer og store elver i Europa, i Norge finner vi gjørsen bare lengst sørøst (for eksempel Vansjø og Glomma). Fisk utgjør det meste av dietten, og et spesielt trekk ved gjørs er at den er godt tilpasset å fange fisk om natten og ellers når sikten i vannet er dårlig.

Vi kjenner i liten grad til dietten til gjørs i Norge, men fra Danmark vet vi at gjørs kan være en betydelig predator på smolt av ørret og laks. I en undersøkelse med merking av fisk i den regulerte elva Bygholm viste resultatene at av ørretsmolten som ble spist ved passering av magasinet tok gjørs rundt halvparten av ørretsmolten mens gjedde tok den andre halvparten (Jepsen mfl. 2000). Predasjon ble undersøkt på laks merket med radiosendere og satt ut i elva Gudenå rett nedenfor en kraftstasjon, her tok gjørs halvparten av laksesmolten som ble spist mens den andre halvparten ble tatt av gjedde og hegre (Koed mfl. 2002).

2.7 Ulker (steinsmett *Cottus poecilopus*, hvitfinnet steinulke *C. gobio*)

Vi har tre arter ulke i Norge, men det er bare artene steinsmett og hvitfinnet steinulke som er aktuelle predatorene på laks. Begge artene er små og tilpasset et liv på bunnen. Både steinsmett (Gabler & Amundsen 1999) og hvitfinnet steinulke (Gaudin & Caillere 2000) blir innimellom funnet med laksyngel i magen tidlig på sommeren. Ettersom ulkene er vanlig å finne i rennende vann i områder knyttet til laksens gyteareal blir det ofte antatt at ulkene kan spise betydelige mengder rogn. Det er imidlertid varierende støtte for slik predasjon, for eksempel ble det ikke funnet rogn i ulkemagene i to omfattende diettstudier (Smyly 1957; Mann & Orr 1969), til tross for at ulkene ble fanget i nærheten av gyteområdene til laksefisk. Et eksperiment som ble gjort i Sverige, dokumenterte imidlertid rognpredasjon fra hvitfinnet steinulke (Palm mfl. 2009).

Mens det virker som predasjon på laks fra de europeiske ulkeartene har begrenset omfang, er det dokumentert betydelig predasjon på laksefisk fra nord-amerikansk slimulke (*C. cognatus*, Ward mfl. 2008). Den nord-amerikanske slimulken er en effektiv yngelpredator, og i et forsøk ble 8-20 % av lakseyngelen spist allerede etter bare noen timer (Ward mfl. 2008).

2.8 Ål (*Anguilla anguilla*)

Ål gyter i åpent hav, og har en lang oppvekstfase på 3-20 år, eller mer, i ferskvann eller i sjøen i kystnære områder (Vøllestad 1992, Durif mfl. 2020). De er ofte bunnlevende og spiser i hovedsak bunndyr mens de er små. Etter hvert som ålen vokser begynner de også å spise fisk, og når de er over 40 cm er de i stor grad fiskespisende. Predasjon fra ål på laks er lite undersøkt. Et par dokumenterte eksempler er predasjon på laksyngel fra Irland (Piggins 1958) og parr fra Wales (Thomas 1962).

2.9 Niøyer

Niøyer er ikke predatorene på andre fisk, men de har en sugeskive i munnen og setter seg fast på andre fisk som parasitter, inkludert på laks. Elvenioye (*Lampetra fluviatilis*) er kjeveløse fisk som stort sett er anadrome. De gyter på våren i rennende vann, og de voksne lever i brakkvann i munningsområder og i saltvann i havet utenfor, men ikke så langt fra land som havnioye. Det er også rene ferskvannsbestander, for eksempel i Mjøsa. Det finnes generelt lite kunnskap om elvenioye og parasittisme på laksefisk. Observasjoner av laksesmolt med til dels store skader fra elvenioye i Irland tyder på at elvenioye kan gi dødelighet i vassdrag der forholdene ligger til rette

for det (Kennedy mfl. 2020). I den irske undersøkelsen hadde 36 % av de observerte laksesmoltene skader som skyldtes elvenioye.

En annen elvenioye (*Lampetra ayresii*, som ikke lever i Norge) er dokumentert å ta livet av betydelige mengder smolt av kongelaks og søvlaks (*O. kisutch*) i Fraser River (Beamish & Neville 1995). Den samme arten elvenioye er kjent for å gi betydelige skader på oppvandrende stillehavslaks i Kamchatka, der andelen oppvandrende laks med skader fra elvenioye varierte fra 12 til 74 % mellom ulike år (Shevlyakov & Parensky 2010). Havnioye (*Petromyzon marinus*) finnes i Norge og har vært observert på laks flere steder. Havnioye førte til en dødelighet på 39-44 % hos kanadarøye (*Salvelinus namaycush*) i Lake Ontario (Swink & Hanson 1986).

2.10 Marine torskefisk

Det er vanlig å finne marine torskefisk som torsk (*Gadus morhua*) og sei (*Pollachius virens*) i munningsområder. I to midt-norske elver ble predasjon fra torsk beregnet til nesten 25 % for en gruppe smolt i Surna (Hvidsten & Møkkelgjerd 1987) og 20 % i Orkla (Hvidsten & Lund 1988). Sei ble mer sporadisk observert i elvemunningene, men var en betydelig predator når de ble funnet. I munningen av Tana ble det ikke funnet laksesmolt i noen av fiskemagene som ble undersøkt (torsk, sei, hvitting *Merlangius merlangus*, hyse *Melanogrammus aeglefinus* og sjøørret). Det dominerende byttedyret i Tanamunningen var sil *Ammodytes marinus*, og det ble antatt at den relativt enkle tilgangen til et tallrikt alternativt byttedyr gjør at laksesmolten blir skjermet for predasjon i Tanamunningen og indre del av Tanafjorden (Svenning mfl. 2005a).

2.11 Fiskender (laksand *Mergus merganser* og siland *M. serrator*)

Fiskendene laksand og siland er vanlig utbredt i hele Norge. Laksand er stort sett bare å finne rundt elver og innsjøer, mens siland er mer utbredt langs kysten, i munningsområder og, til en viss grad, nedre stilleflytende områder av elver og i innsjøer. Begge artene er utpregede fiskespisere og spiser i hovedsak de fiskeartene som er tilgjengelig i vassdraget (se tabell 5 i Marquiss & Carss 1994). I laksevassdrag med få andre fiskearter vil laksunger dominere dietten, mens i artsrike vassdrag vil laks utgjøre en mindre del (Harris mfl. 2008). Fiskene som spises, er gjerne mellom 5 og 11 cm i størrelse, med et gjennomsnitt på 8-9 cm (Marquiss mfl. 1998), noe som tilsvarer laksunger i alderen 1-3 år i norske elver. Fiskandungene spiser små fisk (yngel) og supplerer gjerne med bunndyr.

Fiskender jakter med bruk av synet, i grunne områder med kroppen på overflaten og hodet og øynene under vann, og i dypere og stillere områder så dykker de helt ned og svømmer under vann. Når de får øye på et bytte, jager de etter det. Dersom bunnen er variert med gode skjulmuligheter vil fisken ha bedre muligheter til å slippe unna, ved å rømme ned mellom steinene på bunnen og gjemme seg (Sjöberg 1988).

Basert på feltmålinger av metabolsk rate er det beregnet at fiskender spiser rundt 500 g fisk per døgn (Feltham 1995), noe som tilsvarer rundt 40-50 ungfisk av laks i døgnet og rundt 1 200-1 500 ungfisk av laks i måneden. Denne beregningen kan være noe for høy fordi det ikke ble korrigert for at stress hos fuglene kunne ha ført til økt metabolsk rate, og dermed en overvurdering av hvor mye mat de behøver. Hvis det er flere ender i elva blir det et betydelig antall ungfisk av laks spist i løpet av et år, som estimatet på rundt 350 000 ungfisk av laks og ørret i året fra Indalsälven i Sverige (Lindroth 1955).

Tellingene tyder på at i underkant av 200 fiskender befinner seg i Altavassdraget tidlig på sommeren. Basert på gjennomsnittlig innhold i mageprøver av fiskender i Alta (Næsje mfl. 2005) vil disse fiskendene stå for en samlet predasjon på 78 000-136 000 laksunger pr måned eller 234 000-408 000 laksunger i løpet av tre sommermåneder. Dette høres umiddelbart voldsomt ut,

og det kan derfor være nyttig å sette dette i perspektiv. Dersom laksebestanden i Alta er fullrekruttert vil det etter gytebestandsmålet legges 22 805 320 rognkorn (Hindar mfl. 2007). Med en antatt overlevelse på 2 % fra egg til smolt vil omtrent 456 000 smolt vandre ut av elva. Det vil si at over 20 000 000 laksunger blir tapt. Fiskendenes konsum utgjør bare 1-2 % av dette samlede tapet, noe som er bakgrunnen for at Moen (1983) konkluderer at predasjon fra fiskender i liten grad påvirker laksen i Alta negativt.

Fiskendene kan samle seg midlertidig i områder med god mattilgang (Wood 1985), for eksempel i munningsområder under smoltutvandringen. Et eksempel er munningen av Halselva i Finnmark, der de fleste observasjonene av laksand gjennom sommeren ble gjort i dagene med høyest utvandring av smolt (Kålås mfl. 1993). En interessant observasjon i Halselva var at størrelsen på smolten som ble spist, i gjennomsnitt var mindre enn på den ville smolten fanget i fiskefella litt lenger oppstrøms i elva. Tilsvarende er observert også i Skottland (Feltham 1990). Denne preferansen for mindre smolt har blitt brukt som argument for at mye av smolten som blir spist av fiskendene kanskje ville ha høy dødelighet senere uansett. Dette forutsetter imidlertid at små smolt har lavere sjøoverlevelse enn større smolt, men dette er en forutsetning som ikke nødvendigvis er riktig (se kapittel 3.4 for en nærmere diskusjon).

Høy tilstedeværelse av fiskender i elvemunninger er ikke ensbetydende med høy predasjon på smolt. I Tana oppholdt rundt 5 000 laksender seg i munningsområdet tidlig på sommeren, og dette tallet steg til 25 000-30 000 utover mot sensommeren (Svenning mfl. 2005b). Dersom man bruker konsumeringsestimater fra Feltham (1995), vil laksendene spise rundt 600 tonn fisk hvert år i Tanamunningen. Flere tusen laksender ville derfor føre til et betydelig smolttap dersom fuglene i hovedsak spiste smolt under smoltutvandringen fra midt i juni til midt i juli. Analyser av mageinnhold fra 1981 og 2000 viste imidlertid at dietten i munningsområdet var dominert av sil. Elvemunninger er ofte svært produktive med høy tetthet av fisk som sil, skrubbe og lodde. Den store produksjonen særlig av sil i Tanamunningen er antagelig en viktig faktor også for en lokal koloni steinkobbe, og for den høye tettheten og veksten til sjøørreten i munningen. I hvilken grad fiskendene har alternative byttedyr å velge mellom betyr med andre ord mye for omfanget av deres predasjon på laksesmolt. I Nord-Amerika er det vist at tilstedeværelse av alternative byttedyr reduserte predasjonsrisiko fra fugl på stillehavslaksesmolt med 70 % i gjennomsnitt (Phillips mfl. 2021).

2.12 Skarv (storskarv *Phalacrocorax carbo carbo*, mellomskarv *P. c. sinensis*)

Storskarv er opportunister som spiser de fleste tilgjengelige fiskeartene innenfor et bredt størrelsesspekter (Magath mfl. 2016). Det ser ut til at skarv selekterer større fisk om vinteren (gjennomsnitt 18-22 cm) enn om sommeren (gjennomsnitt 12 cm; Čech mfl. 2008). I smoltutvandringen blir små smolt tatt hyppigere enn stor smolt (Källo mfl. 2020). Daglig fødeinntak er rundt 400-600 g, og skarven er en så effektiv fiskefanger at den kan ta hele dagsrasjonen i løpet av 8-45 minutter (Čech mfl. 2008).

Vi har to underarter i Norge: storskarv og mellomskarv. Storskarv er først og fremst en kystfugl som hekker fra Midt-Norge og nordover, mens mellomskarv trives både i saltvann, brakkvann og ferskvann. Det er derfor først og fremst mellomskarv som har fått oppmerksomhet som predator på laksefisk.

Mellomskarv er en kontinental fugl med sørlig utbredelse som først etablerte seg sør i Norge i Rogaland i 1996. De neste to tiårene økte antallet mellomskarv jevnt, og det var rundt 2 500 hekkende par i Norge i 2015. I Danmark økte mellomskarv fra rundt 1 000 par på 1970-tallet til omtrent 41 000 par i 2002, for så å gå inn i en fallende utvikling ned til rundt 33 000 par i 2017

(Bregnballe & Nitschke 2017). Med et levevis knyttet til nedre del av elver og munningsområder har mellomskarven fått mye oppmerksomhet som predator i Danmark.

Studier av predasjon fra skarv i ulike områder har gitt forskjellige resultat. I Dalälven (Sverige) ble det ikke funnet predasjon på laks mens predasjon på ørret ble beregnet til i underkant av 2 % (Boström mfl. 2009). Likeledes ble det ikke funnet skarvpredasjon på laks i Elbe (Tsjekkia; Lyach & Čech 2017). I motsatt retning er det flere eksempler på betydelig skarvpredasjon på laksefisk fra Danmark. I 1997 ble oppdrettet og vill ørretsmolt radiomerket og satt ut, og av disse ble henholdsvis 67 % av de oppdrettede og 55 % av de ville ørretene spist i hovedsak av skarv i løpet av få uker (Dieperink mfl. 2001). Etter restaurering av våtmarksområdet rundt Skjern Å etablerte flere hekkende skarvepar seg langs elva i 2002 (Bregnballe mfl. 2014). Som et resultat økte predasjon på laksesmolt i elva fra 8 % til 24 % fra 2000 til 2002 (Pedersen mfl. 2007). Predasjon på ørretsmolt økte fra 6 % til 16 %. Samlet skarvpredasjon på laksesmolt i elv og munning i Skjern var på 42-46 % i 2000 og 2002 (Koed mfl. 2006) og 53 % i 2005 (Bregnballe & Gross 2008). I en oppsummering av danske undersøkelser på laks og ørret i årene 1997-2017 varierte estimert skarvpredasjon på laks fra 23 % til 79 % (Jepsen mfl. 2019). I en sammenfatning av predasjon på danske ferskvannsfisk fremheves skarv som langt den viktigste predatoren, med rundt to tredeler av den samlede predasjonen på alle arter og stadier av ferskvannsfisk i Danmark (Jepsen mfl. 2014).

Også i Irland er det eksempler på både relativt lav og svært høy predasjon fra skarv på laks. I elva Bush ble det beregnet at skarv tok 51-66 % av vill laksesmolt underveis i utvandringen (Kennedy & Greek 1988). Den beregnede andelen av smolten som ble spist av skarv var 8-15 % i elva Burrishoole, altså mye lavere enn i Bush (tall referert i Kennedy & Greek 1988). En viktig grunn til denne forskjellen er at antallet skarv var mye høyere i Bush (61-264 skarv) enn i Burrishoole (16 fugl). Også i en annen irsk elv, Tweed, ble det konkludert med at skarv ikke utgjorde noen trussel mot laks (McIntosh 1978).

2.13 Gråhegre (*Ardea cinerea*)

Gråhegre er en relativt stor fugl som hekker over nesten hele Norge, bortsett fra lengst nord, og den norske bestanden er beregnet til mellom 5 000 og 10 000 par (Shimmings & Øien 2015). Bestanden har vært stabil, med noen lokale variasjoner, siden 1990-tallet.

Levested er knyttet til grunne, næringsrike områder med ferskvann (både stillestående og rennende), brakkvann eller saltvann. Dietten består overveiende av fisk, for det meste inntil 25 cm lange, men større fisk kan også fanges. Utover fisk er hegren generalist og spiser krepsdyr, amfibier, smånagere, insekter, reptiler og fugleunger.

Gråhegre jakter enten ved å vade langsomt gjennom vannet, eller stillestående med fremstrakt hode ved å fange byttedyr gjennom bakholdsangrep (Cook 1978). For fisken betyr dette at hegren sjelden er synlig før den angriper, og når angrepet kommer er det for sent for fisken å reagere. I et forsøk med 7-8 cm store masulaksunger (*Oncorhynchus masoni*) som ble satt ut i en forsøksbekk, ble nesten halvparten av laksungene spist i løpet av 56 dager av gråhegre. Laksungenes vanlige atferd ble individuelt vurdert underveis, og resultatene viste at de laksungene som var mest forsiktige, det vil si de som var flinkest til å gjemme seg selv om de ikke så noen predatorer rundt bekken, var de som overlevde best (Miyamoto & Araki 2020).

2.14 Mink (*Neovison vison*)

Mink er en fremmed art som dukket opp i naturen i Norge rundt 1930 etter rømminger fra pelsdyrfarmer. Mink hevder territorier langs elver og bekker, det vil si at det bare er plass til et begrenset antall mink langs hver enkelt vannforekomst. Territoriet til et individ dekker gjerne en

elvestrekning på 2,0-2,5 km (Gerell 1970). En slik territoriestedstørrelse samsvarer godt for eksempel med et anslag på 6-8 mink våren 2016 langs en 13 km lang strekning i Låksjøhka, en sideelv til Tana (Udø 2016), og lokale anslag rundt andre laksevassdrag i landet (Udø, upubliserte data).

Mink er generalister som spiser det de finner tilgjengelig, for eksempel fisk, smågnagere, egg, fugler, krepsdyr og frosk. Fisk utgjør gjerne størsteparten av dietten (Erlinge 1969; Cuthbert 1979; Ward mfl. 1986), særlig om vinteren (Gerell 1967). Fisken som blir spist er relativt små. For eksempel var rundt 75 % av laks- og ørretungene i minkmagene fra tre elver i Skottland mindre enn 12 cm (Cuthbert 1979). I en undersøkelse i Sverige var all ørret som ble spist av mink 10 til 15 cm store (Erlinge 1969). I alle diettstudiene er det en sammenheng mellom hvor stor andel av fisken som spises som er laksefisk og hvor mange ulike arter som er til stede. Økende antall fiskearter i elva eller bekken gir lavere andel laksefisk i dietten. For eksempel utgjorde laks- og ørretunger over to tredeler av fiskedietten til mink i Skottland (fisk utgjorde halvparten av føden; Akande 1972).

I en undersøkelse av minkens påvirkning på laks- og ørretunger i tre norske bekker viste resultatene at tilstedeværelse av mink medførte stor fiskedødelighet (Heggenes & Borgstrøm 1988). Den høyeste dødeligheten ble observert i perioder med lav vannstand. Resultatene fra Heggenes & Borgstrøm (1988) og Burgess (1985) tyder på at påvirkningen fra mink blir lavere med økende vannstand og dermed også med økende størrelse på elva.

2.15 Oter (*Lutra lutra*)

Oter har vært en naturlig del av den norske faunaen, men omfattende jakt gjorde at arten, frem til den ble fredet i 1982, omtrent var utryddet i flere deler av landet. Etter fredningen har oter reetablert seg langs kysten av Norge og også langs lakseelvene og økning i utbredelse og antall gjør at oter ikke lengre oppfyller kriteriene for rødlisting og derfor nå vurderes som livskraftig (<https://www.artsdatabanken.no/lister/rodlisteforarter/2021/3729>). I likhet med mink er oter territorielle. Sør i Sverige var det én oter per 2-3 km innsjø eller per 5 km elvestrekning (Erlinge 1968b). Rundt 30-40 % av oteren observert langs elvene om vinteren hevdet territorier, 30-40 % var voksne på vandring, og 25-38 % var årsunger (Erlinge 1968b).

Det er til en viss grad et samspill mellom oter og mink. Tilstedeværelse av oter førte i svenske bekker til reduserte tettheter av mink (Erlinge 1972). De svenske resultatene tyder også på at begge artene påvirker hverandre negativt gjennom konkurranse om mat vinterstid. Oter fører også til at mink endrer diett, ved at andelen fisk i dietten går ned og andelen landlevende mat går opp (Bonesi mfl. 2004; Hammershøj mfl. 2004; Harper mfl. 2020).

Oter er først og fremst fiskespisere, men de kan også spise fugl, amfibier og smågnagere (Mason & Macdonald 1986). Daglig fødeinntak for en voksen oter er beregnet til rundt 950 g (Kruuk 1995). Gitt et valg mellom fisk av ulike størrelser så foretrakk oter fisk rundt 15-17 cm (Erlinge 1968a) før de tok mindre og større fisk. Oter kan imidlertid også ta stor fisk, for eksempel gytende laks på høsten (Carss mfl. 1990; Cunningham mfl. 2002; van Dijk mfl. 2020). I artsrike vassdrag blir de fleste arter funnet i dietten, og oter foretrekker da saktsevømmende fisk (Erlinge 1968a). To andre predatorer på laks; gjedde og lake, blir også spist av oter (for eksempel Ludwig mfl. 2002).

I Skottland har ål historisk vært en viktig art i dietten til oter, men etter at bestandene av ål begynte å gå tilbake på 1980-tallet endret oter dietten til andre fiskeslag og fugl (Kruuk 2014). Dette førte til at det ble færre oter i noen områder (Kruuk 2014), men også til at andelen laksunger økte i otermagene til et nivå hvor opptil 60 % av den årlige produksjonen av laksunger i noen skotske elver ble spist av oter (Kruuk mfl. 1993).

I to danske elver, Trend og Skals Å, utgjorde ørret kun 1-8 % av oterens diett før utsetting av klekkerørret på 17-28 cm. I etterkant av at klekkerørreten ble satt ut steg andelen ørret i dietten til 33 % i Trend Å, hvor det var få andre fiskeslag tilgjengelig for oter. I Skals Å, hvor fiskesamfunnet var rikere og det var flere alternative fiskearter, forble andelen ørret i dietten lav også etter utsetting (Jacobsen 2005). Resultatene viste at klekkeriutsatt fisk var mer sårbare for predasjon fra oter, særlig i artsfattige vassdrag.

I Skottland ble det observert predasjon av laks fra oter i forbindelse med gytingen (Carss mfl. 1990; Cunningham mfl. 2002). Det var en overvekt av hannlaks som ble spist. Carss mfl. (1990) foreslo at dette kan være fordi hannene eksponerte seg mer enn hunnene rundt gytingen.

I fire vassdrag på Sunnmøre ble predasjon fra oter på voksen laks undersøkt basert på gjentatte snorklerunder og tellinger av laksekadaver (van Dijk mfl. 2020). I to av elvene (Ramstaddalselva og Norddalselva) var det svært få laks og bare et fåtall kadaver som ble funnet. I de to andre elvene ble det funnet flere kadavre og en reduksjon i antallet gytelaks utover høsten, men det var ingen kontroll på hva som ble borte på grunn av utvandring til sjøen versus det som ble spist. Det største antallet kadavre ble i Aureelva funnet i dagene etter gyting, med rundt dobbelt så mange observasjoner etter gyting som før gyting (van Dijk mfl. 2020). Studiet ble siden fulgt opp ved å følge laks gjennom sesongen med radiotelemetri i Aureelva i 2020 og Søre Vartdalselva i 2021. Resultatene herfra viser at henholdsvis 30 % og > 90 % av merket laks ble tatt av oter, og en stor andel av dem ble også tatt før gyting (Lene Sortland, NORCE LFI, upubliserte data). Resultatene viser at predasjon fra oter kan være betydelig og additiv, særlig i mindre vassdrag med fåtallige bestander.

2.16 Sel

To selarter er utbredt langs kysten av Norge: steinkobbe *Phoca vitulina* og havert *Halichoerus grypus*. Steinkobbe er en middels stor sel, med et stort utbredelsesområde, fra tempererte strøk i nord til arktiske områder både i Atlanterhavet og Stillehavet. Steinkobbe blir beskrevet som en kystnær generalist som finner næring, hovedsakelig bunndyr og bunnfisk mindre enn 30 cm, i relativt grunne områder (Olsen & Bjørge 1995). Havert er større enn steinkobbe og er en utpreget fiskespiser med en rekke ulike kystnære fisk som steinbit, torsk, sei og hyse på menyen (Nilssen mfl. 2019). Begge selartene er antatt å være generalister som spiser de fiskeartene som er tilgjengelig i nærområdet (se Scharff-Olsen mfl. 2019 for en litteraturgjennomgang som viser diett i ulike områder), men det er eksempler på individuell spesialisering der noen individ mer spesifikt går etter laksefisk (Wright mfl. 2007).

I de tilfellene der dietten til sel inkluderer fiskearter som er interessante for mennesker kan det oppstå konflikter, og i mange tilfeller involverer slike konflikter laks. Blant mange eksempler kan nevnes området rundt Tanamunningen (Henriksen & Moen 1997), Bottenvika/Østersjøen (Kauppinen mfl. 2005), Skottland (Thompson mfl. 2007) og Island (Granquist & Hauksson 2016). Det er relativt vanlig å finne selkolonier i tilknytning til elvemunninger (for eksempel Fisher 1952; Brown & Mate 1983; Roffe & Mate 1984; Greenstreet mfl. 1993; Olesiuk 1993; Stanley & Shaffer 1995; Thompson mfl. 1997). Det er i disse relativt avgrensede munningsområdene hvor laksen er konsentrert på tur ut og inn at potensialet er størst for at sel påvirker antallet laks.

Ofte kan man også gjøre observasjoner av sel som har vandret opp i elvene, for eksempel har det vært vanlig å finne sel flere mil opp i den store Tanaelva (Pedersen 2021). Resultater fra Skottland indikerer at bruk av elv er en individuell spesialisering, det vil si at det er enkeltindivid som gjentatte ganger tar turen oppstrøms i elva, og at disse individene har et større innslag av laksefisk i dietten enn sel i munning og langs kysten (Graham mfl. 2011).

Det eksisterer kilder helt tilbake til 1700-tallet som beskriver fangst av sel i Tanamunningen og nedre del av Tanaelva, blant annet for å minske antallet sel. Selen i dette området har i lang tid vært et problem for fiskerne, som opplever at laks blir stjålet og garn ødelagt av sel (Henriksen & Moen 1997). Det er gjort noen forsøk på å kartlegge dietten til sel i munningsområdet, men forsøkene har så langt ikke lyktes. Det er imidlertid rik tilgang på alternative byttedyr som sil, sandflyndre, ulker, lange, tangsprell, sild, sei, torsk, hyse og sjørret, noe som er vist å ha en påvirkning på i hvilken grad sel går etter laks (Leach mfl. 2022). Dette tilsier at smolt og voksen laks i verste fall bare utgjør en begrenset del av seldietten og at selen derfor er et større problem for fiskerne (som får ødelagte garn) enn for laksen.

Det er ellers relativt få norske studier av predasjon fra sel, men en relativt ny gjennomgang av dietten til steinkobbe i Sør-Norge viste ingen spor av laksefisk i dietten (Sørli mfl. 2020). I andre land er det imidlertid gjort flere undersøkelser, og det er stor variasjon i mengden laksefisk i dietten mellom ulike undersøkelser og områder.

I Østersjøen og Bottenviken er det vist at selpredasjon på kommersielle fiskeslag er omfattende nok til at det blir mindre fisk å fiske på for fiskerne i området (Hansson mfl. 2018). Det er vanlig at fiskerne i Østersjøen får laksegarn ødelagt, og omfanget av disse ødeleggelsene blir brukt til å argumentere for at sel skaper betydelig dødelighet hos laks i området (Kauppinen mfl. 2005; Jounela mfl. 2006). En litteraturgjennomgang har imidlertid vist at laksefisk kun ble funnet i selmager i begrenset omfang i noen få områder av Østersjøen og ellers var fraværende (Scharff-Olsen mfl. 2019).

På 1960-tallet ble det fanget sel i tilknytning til fiskeriaktivitet langs kysten av Skottland. Laks utgjorde rundt 30 % av dietten i disse magene (Rae 1968). Med grunnlag i beregnede antall havert og steinkobbe rundt Skottland ble det siden estimert at sel, i hovedsak havert, årlig konsumerte 130 000 tonn kommersielt utnyttbare fiskearter, hvorav laks utgjorde 30-40 tonn (Parrish & Shearer 1977). Dette anslaget er imidlertid tvilsomt ettersom de fleste undersøkte selmagene ble fanget i tilknytning til fiskeredskap, og da særlig laksegarn. I en senere undersøkelse av innsamlet avføring fra sel ble det ikke funnet laks (Prime & Hammond 1985). Denne tilnærmingen har imidlertid også blitt kritisert ettersom en undersøkelse av avføring fra sel med kontrollert diett viste at det var svært vanskelig å påvise rester av laks (for eksempel øresteiner) i avføringen, og at andelen laks derfor ble undervurdert (Boyle mfl. 1990). En sammenligning av sel fanget i laksegarn med sel fanget ellers viste at innslaget laks og ørret i dietten var størst ved garnene (Pierce mfl. 1991). I nyere tid har DNA-analyser kommet til som verktøy (for eksempel Matejusová mfl. 2008; Granquist mfl. 2018), noe som har forenklet identifiseringen av fiskerester for eksempel i avføring.

Nyere studier i Skottland viser også varierende innslag av laks i dietten til sel. I en undersøkelse med visuelle observasjoner av steinkobbenes predasjon på laks i elvemunninger ble det beregnet at 9-11 % av oppvandrende laks ble tatt (Carter mfl. 2001). Basert på bioenergetikk beregnet Butler mfl. (2006) at den relativt sett høyeste predasjonspåvirkningen fra steinkobbe var i et lite vassdrag der rundt 15 % av oppvandrende laks ble tatt, mens påvirkningen var tilnærmet ubetydelig i to større vassdrag der 0-0,6 % av oppvandrende laks ble tatt. Analyser av sammensetningen av DNA i avføring fra sel i munningsområder i Skottland viste at laks utgjorde 1-5 % av dietten, og bekreftet at laks ikke er et vanlig byttedyr for steinkobbe (Matejusová mfl. 2008).

Mange steder på Island blir selen ansett som et så stort problem for laksefisk at lokale forvaltere gjør grep for å forstyrre eller fjerne selen (Granquist & Hauksson 2016). En omfattende

undersøkelse av dietten til steinkobbe viste imidlertid at anadrome laksefisk nærmest var fraværende i dietten (Granquist mfl. 2018), noe som gir grunnlag for å revurdere praksisen med å fjerne sel.

Ved Irland er det dokumentert predasjon fra havert på laks (Gosch mfl. 2014). I Nord-Amerika ble det funnet at det var en sammenheng mellom mengde sel langs kysten og andelen laks i elvene med ytre skader som skyldes angrep fra sel (Kusnierz mfl. 2014). En større andel av flersjøvinterlaksen enn ensjøvinterlaksen hadde skader, noe som enten tyder på at stor laks lettere slipper unna, eller at selen i større grad angrep stor laks. En oppfølgingsstudie (Leach mfl. 2022) har vist at andelen laks med ytre skader har gått ned igjen de siste årene, og den sannsynlige årsaken til dette er at biomassen av alternative byttedyr i elvemunningene har økt i årene etter 2013.

En ny undersøkelse har vist en mulig sammenheng mellom akustiske merket fisk og predasjon fra sel. Akustiske merker sender ut en serie korte høy-frekvente lydimpulser som detekteres når merket kommer innenfor rekkevidden til en lyttebøye. I et forsøk på vestkysten av USA ble det funnet en betydelig høyere predasjon på laks med funksjonelle akustiske merker enn laks merket enten med PIT-merker eller med ikke-funksjonelle akustiske merker (Rub & Sandford 2020).

3 Predasjon i ulike livsstadier

3.1 Rogn

Hvor mye laks som produseres i fremtiden avhenger av mengden rogn som blir gytt, som igjen avhenger av antallet hunnlaks. Lakserogn er svært energirik og derfor en attraktiv matkilde for mange, for eksempel laks- og ørretunger og ulker, bunnlevende insektlarver og fugler. Det eksisterer lite kvantitativ informasjon om omfanget av rognpredasjon, men det er ingen tvil om at det kan ha et betydelig omfang.

I et laboratorieforsøk med lakserogn og hvitfinnet steinulke ble i gjennomsnitt 83 % av rognen spist i kar med svært grov substrattørrelse (så grov at ulken lett kom seg ned i substratet i hulrom mellom steinene) mens 2-3 % ble spist i karene med finest substrat og minst hulrom (Palm mfl. 2009). I Catamaran Brook (New Brunswick, Canada) ble det beregnet at mellom 4 og 21 % av rognen ble spist av laksunger (Cunjak & Therrien 1998). I den svenske elven Bodeleån hadde størsteparten av laks- og ørretungene som ble funnet rundt gyteområdene spist rogn (Näslund mfl. 2015). Det ble funnet rogn i magene til laksunger større enn 79 mm og ørretunger større enn 68 mm. I begge studiene sto kjønnsmodne parr for betydelig predasjon.

Et viktig poeng knyttet til omfanget av rognpredasjon er at det stort sett er rognkorn som uansett driver med strømmen som blir spist, samt noe rogn nede i gytegroppa i et kort tidsrom før groppa blir dekket til. Rognkorn som driver med vannstrømmen vil uansett ikke overleve. Og på grunn av den høye dødeligheten som laksen har i oppvekstfasen i elv, særlig første sommeren som yngel, vil rogn tapet fra gytegroppa som regel ikke la seg påvise i endret tetthet av ungfisk, og dermed ikke ha negativ betydning for antallet smolt som produseres.

3.2 Yngel

Etter klekking lever laksen som liten ungfisk i ferskvann fram til den blir smolt og begynner vandringen mot havet. Dødeligheten i denne perioden, og da særskilt den første sommeren som yngel, er stor, og predasjon står for en betydelig del av denne dødeligheten.

Laksyngel er særlig sårbare med det samme de kommer opp av grusen på forsommeren for å begynne næringsøk (Brännäs 1995). I en undersøkelse av utsatt klekkeriyngel ble opptil 50 % av utsatt yngel spist de første to dagene etter utsetting (Henderson & Letcher 2003). Samlet predasjon for hele sommeren var opptil 60 %, det vil si at over 80 % av predasjonen foregikk de to første dagene.

Noen predatorarter har potensielt stor betydning for predasjon på yngel og da særlig i perioden yngelen kommer opp fra grusen. Bunnlevende fisk som lake og ulke har en type næringsøk som gjør at de kommer nær innpå yngelen når denne kommer opp av grusen. De har en atferd som gjør at de kan samle seg der laksen er, slik det for eksempel er funnet for lake (Larsson & Larsson 1975). Predasjon fra lake og ulke har i enkelte vassdrag et omfang som gjør at yngel av laksefisk endrer atferd dersom de lukter predator, for eksempel ved at yngelen kommer senere opp fra grusen ved lukt av lake (Jones mfl. 2003) og tidligere opp ved lukt fra ulke (Gaudin & Caillere 2000).

3.3 Parr

Der yngel representerer en ressurs som er relativt klumpvis fordelt og lett tilgjengelig rundt gyteplassene til laks, så er lakseparren de påfølgende årene mer spredt utover i elva og nærliggende

habitat som bekker og innsjøer. I denne fasen blir laksen eksponert for predasjon fra fisk, fugl og pattedyr.

Selv om rogn, årsyngel og ungfisk er utsatt for predasjon fra en rekke forskjellige dyr, så viser det seg vanskelig å tallfeste i hvilken grad predasjon på disse stadiene fører til redusert antall smolt. Fra rogn til smolt skjer det en stor reduksjon i antall fisk, særlig den første sommeren etter at yngelen har klekket, da gjerne så mye som 90 % av yngelen dør. En stor del av denne reduksjonen i antall skyldes at hver enkelt elvestrekning bare har plass til en viss mengde ungfisk, og laksunger utover dette må forflytte seg, blir uten skjul og vil være ekstra utsatt for predasjon. En del av predasjonen vil altså foregå på fisk som uansett ikke ville overlevd fram til å bli smolt. Når det blir færre laksunger vil de som overlever få bedre vilkår og lavere dødelighet (Milner mfl. 2003). En slik dynamikk, som vi kaller tetthetsavhengighet, gjelder først og fremst i laksens første og kanskje andre leveår, mens de tetthetsavhengige mekanismene blir svakere i de påfølgende årene (Jonsson mfl. 1998). Dødelighet fra predasjon i laksens første leveår har dermed liten betydning for mengden smolt som produseres, mens predasjon får større og større betydning og kan ha målbar negativ effekt ettersom laksungene vokser seg større.

Parr har et levesett om sommeren som gjør at de er mindre utsatt enn yngel for predasjon fra bunnlevende predatorer som lake. Dette gjelder imidlertid ikke vinterstid. Predasjon om vinteren er relativt lite studert, men det er antatt at predasjonstrykk fra pattedyr og fugl kan være høyt i perioder med lite is samt under isen i vassdrag med kald-tilpassede fiskepisende fisk som lake (Huusko mfl. 2007). Et eksempel fra Nord-Amerika viste at uvanlig høy predasjon fra laksender på ørretunger to vintre på rad førte til betydelig reduksjon i antallet ørret (Corser & Wilcox 2019).

Det er stor forskjell mellom vill og utsatt ungfisk i hvor stor grad de er utsatt for predasjon. Ungfisken som kommer fra klekkeri vil i liten grad være forberedt på å leve ute i et miljø med predasjonsfare, og en høy andel av utsatt fisk vil bli spist av predatorer raskt etter utsettingen. Eksperimentelt er det vist at ungfisk av ørret fra klekkeri forble aktive på dagen mens vill fisk ble nattaktiv når de ble utsatt for predasjonsrisiko (Álvarez & Nicieza 2003). Denne problemstillingen illustrerer at det kan være mer bærekraftig å ta vare på sterke bestander, heller enn å fjerne predatorer etter utsetting av ungfisk mindre tilpasset predasjon. Utsettinger kan også bidra til å opprettholde en unaturlig stor bestand av predatorer som videre fører til økt predasjon på villfisk slik det er observert i elva Trinity i California (Alvarez & Ward 2019).

3.4 Smolt

Smolten er det stadiet i laksens livsløp som har blitt mest studert med tanke på predasjon (Mather 1998). Smoltstadiet representerer en konsentrert vandringsperiode hvor smolten samles og beveger seg nedstrøms i elvesystemet. I denne vandringen beveger fisken seg gjennom ulike habitat, fra rennende vann via eventuelle innsjøer i vassdraget til elvemunning og fjord. Denne vandringen blir gjerne omtalt som en flaskehals for laksen, blant annet fordi smolten da er spesielt eksponert for predasjon. Dette gjelder særlig fra predatorer som samler seg i eksponerte områder som innsjøutløp og -innløp for å spise smolt (for eksempel Furey & Hinch 2017; Kennedy mfl. 2018).

Innsjøer, både naturlige og menneskeskapt, bremser smoltutvandringen og fører til økt predasjonsrisiko (Blackwell mfl. 1998; Koed mfl. 2006; McLennan mfl. 2018). I flere norske vassdrag må smolten passere gjennom innsjøer på tur ned mot havet, og disse innsjøene blir flaskehals der smolten opplever økt predasjon fra predatorer som gjedde og ørret. I Storelva (Vegårdshei) ble det for eksempel beregnet at gjedde i Lundevatn spiste 30 % av smolten (Kroglund mfl. 2011). I Storelva er det flere trusselfaktorer som fører til nedsatt produksjon av laks og lite

smolt, og når det blir lite smolt vil den relative andelen som spises av gjedde bli tilsvarende høy. Resultat fra Finland tydet på at gjedde over 40 cm i et relativt stille område spiste 29 % av totalt antall nedvandrende smolt (Kekäläinen mfl. 2008). Merk at dette var smolt fra klekkeri og ikke vill smolt, noe som antagelig førte til at fisken var ekstra utsatt for predasjon. I Vossovassdraget er det dokumentert mer enn 50 % predasjon fra ørret på utvandrende akustisk merket laksesmolt gjennom Evangervatnet (Haugen mfl. 2017; Hanssen et al. 2022). I Vosso blir det spekulert i om denne høye predasjonen er knyttet til om vann fra kraftstasjonen forsinker smoltens vandring i Evanger og dermed øker predasjonsraten (Haugen mfl. 2017). Det er imidlertid ingen dokumentasjon på en slik effekt per dags dato (Vollset mfl. 2021).

Predasjon fra fugler, særlig laksand og siland, kan stå for et betydelig bidrag til dødelighet for utvandrende smolt. Disse fuglene er fleksible i diettvalg, og resultat fra Skottland viser at de kan endre matvalg og spisested i perioden smolten vandrer ut og at disse endringene representerer tilpasninger til å utnytte utvandrende smolt som matressurs (Marquiss mfl. 1991). Beregninger fra North Esk nord-øst i Skottland tyder på at laksender som samler seg i elva på våren står for et smolttap på 3-16 % (Feltham 1995). Et enkelt forsøk på å modellere påvirkningen fra et slikt smolttap viser at det til en viss grad kan begrense fremtidig tilbakevandring av voksen laks (Shearer mfl. 1987). Noen av disse historiske estimatene på påvirkningen fra fuglepredasjon (både på ungfisk og smolt) har imidlertid blitt til dels kritisert, både fordi de kan være overestimert på hvor mye fuglene faktisk spiser og fordi de underestimerer antall fisk som produseres (Wilson mfl. 2003). I Norge er det beregnet at fuglepredasjon på smolt kan forklare rundt 14 % av variasjonen i mengden voksen laks som kommer tilbake til elva Eira (Reitan mfl. 1987).

Når predasjon fra fisk, fugl og pattedyr opptrer sammen er det observert enda høyere smolttap. I et eksempel med akustisk merket smolt i et område i Danmark med gjedde og skarv varierte smolttapet ned elva og ut fjorden fra 48 % til 55 % i en undersøkelse over tre år (Flávio mfl. 2019). I tre år i River Bush, Irland (oter og skarv som viktigste predatorer) varierte smolttapet ned elva og ut elvemunningen fra 26 % til 70 % (Flávio mfl. 2020).

Predasjon på smolt vil i større grad kunne oversettes direkte til redusert innsig av voksen laks enn predasjon på yngel og parr. Dette fordi de tetthetsavhengige prosessene som er med på å regulere mengden ungfisk ikke gjelder på samme måten for smolt. Noen kompensatoriske mekanismer vil imidlertid også gjelde for smolt. Noen studier tyder på at stor smolt overlever bedre enn små smolt (Salminen mfl. 1995; Kallio-Nyberg mfl. 1999; Saloniemä mfl. 2004; Gregory mfl. 2019), samtidig som for eksempel fuglepredasjon er vist å være selektiv på små smolt (for eksempel Källo mfl. 2020). Dersom predasjon er størrelsesselektiv på de minste smoltene og disse uansett har lavere sjøoverlevelse så vil en større andel av disse være smolt som uansett ville gått tapt. Merk imidlertid at resultatene knyttet til smoltoverlevelse og størrelse er sammensatte. Som regel er overlevelsen beregnet fra merkestudier og merkingen er i seg selv størrelsesselektiv og påvirker mindre smolt i større grad enn stor smolt. Det blir dermed vanskelig å skille hva som er merkeeffekt og hva som er reell høyere overlevelse.

Tidspunkt for smoltutvandring kan også være en kritisk faktor. Et eksempel er fra elven Lussa på vestkysten av Skottland, hvor skarv og steinkobbe ble funnet i høyest antall i munningsområdet i tidsrommet smolten vandret ut (Greenstreet mfl. 1993). Smolten kom med andre ord til elvemunningen i en periode med forhøyet antall mulige predatorer. Utvandringen sammenfalt imidlertid også med en periode med forhøyet antall alternative byttedyr, og det er mulig at økningen i antall predatorer er en respons på dette heller enn en respons på smoltutvandringen.

Smolt som har blitt påført skader fra en predator kan få problemer med osmoregulering når den kommer ut i saltvann (Zydlewski mfl. 2010), noe som kan gi en indirekte dødelighetseffekt.

3.5 Post-smolt og voksen laks i havet

I fjorden møter smolten fiskepredatorer som torsk og sei. Utenfor munningen av Surna er det beregnet at predasjon fra torsk ga en dødelighet på opptil 25 % (Hvidsten & Møkkelgjerd 1987). Tilsvarende dødelighetsnivå er beregnet etter predasjon fra torsk og sei i munningen av Orkla (Hvidsten & Lund 1988). Akustisk merking av smolt fra Altaelva tyder på en dødelighet på over 25 % ut 17 km av Altafjorden, men om dødsårsaker var predasjon eller om det også var andre årsaker til at fisk ikke ble registrert er ikke kjent (Davidsen mfl. 2009). Dødeligheten av akustisk merket smolt fra Eira over en 37 km lang strekning av Romsdalsfjorden var omtrent 60-70 % (Thorstad mfl. 2007). Undersøkelser av akustisk merket klekkeriproduisert smolt i Eira i en senere undersøkelse viste at dødeligheten var størst i elvemunningen, og avtok utover i fjorden, og at predasjon fra fisk var hovedårsaken til dødeligheten i elvemunningen (Thorstad mfl. 2012). I Vossovassdraget har man lignende resultater som viser høy dødelighet på merket klekkerifisk i estuariet som sannsynligvis kan knyttes til predasjon fra ørret og torsk (Vollset mfl. 2016). Dette studiet viste også at laksen som hadde en rask vandringshastighet i forkant av området med predasjon også hadde en høyere overlevelse. Alle disse undersøkelsene er imidlertid basert på fisk som har blitt håndtert og merket med relativt store merker i kort tid før dødeligheten ble registrert, noe som kan bidra til å øke dødeligheten og faren for å bli spist av predatorer. Vi vet ikke i hvor stor grad dødeligheten er økt på grunn av dette, så tall fra slike undersøkelser bør tolkes med forsiktighet. Vi vet ofte heller ikke om det er predasjon, andre dødsårsaker, eller metodiske årsaker til at fisk forsvinner mellom merking og registrering i slike merkeundersøkelser. Samtidig viser nyere studier hvor man har merket vill laksesmolt fra andre vassdrag (Eio, Granvin, Stryn og Eid) høyere overlevelse fra elv til sjø (Bjerck et al. 2022).

Utenfor munningen av Tana ble det i år 2000 ikke funnet rester av smolt i magen til noen fiskepredatorer, disse hadde i stedet spist nesten bare sil (Svenning mfl. 2005a). Det kan dermed se ut til at dødeligheten fra predasjon i munningsområder avhenger av tilstedeværelsen av alternative byttedyr, noe som kanskje er den viktigste grunnen til at dødelighetsestimater spriker fra svært lavt (for eksempel Hvidsten mfl. 2000) til over 40 % (Dieperink mfl. 2002).

Predasjon på post-smolt i åpent hav er lite kjent og av metodiske årsaker vanskelig å studere. Det er imidlertid sannsynlig av laks blir spist av fugl, fisk og marine pattedyr i denne delen av livssyklusen (Mills 1989). Det er kjent at både sel og spekkhugger kan beite betydelige mengder stillehavslaks i det nordlige Stillehavet (Quinn 2005).

Post-smolt av laks vokser raskt i månedene etter utvandring, og veksten gjør at de gradvis blir mindre og mindre utsatt for predasjon. De første månedene i havet er imidlertid post-smolten utsatt for predasjon fra fiskespisende fugl som for eksempel havsule. I en undersøkelse fra området rundt Newfoundland (Canada) fant Montevecchi mfl. (2002) betydelig innslag av post-smolt med kroppslengde 18-27 cm i magene til havsuler i august.

Merking av utvandrende vinterstøinger med satellittmerker har gitt oss verdifull kunnskap både om hvilke havområder voksen laks fra ulike bestander vandrer til og i hvilken grad den voksne laksen blir spist. I en undersøkelse av 156 laks fra 12 ulike elver (Strøm mfl. 2019) ble 22 laks definert som sikkert spist av predatorer. Av de sikre predasjonshendelsene sto marine pattedyr for 23 %, ektoterme fisk (for eksempel torsk og kveite) for 18 % og endoterme fisk (for eksempel makrellstørje eller håbrand) for 59 %. Ingen av de sikre predasjonshendelsene gjaldt laks fra norske bestander. I tillegg var det 38 laks som døde av ukjent årsak, og de fleste av disse var norsk laks i

nordlige del av Atlanterhavet og Barentshavet. Både predasjonsrater og totale dødelighetsrater var imidlertid høyere for laks fra Canada, Irland, Spania enn fra Danmark og Norge i denne undersøkelsen.

3.6 Voksen laks på kysten på vei til elvene for å gyte

Gytevandrende voksen laks på vei langs kysten, inn fjordene og fram til elvene er også utsatt for predasjon. Den mest studerte predatoren i denne fasen er sel (havert og steinkobbe) som gjerne samler seg i elvemunninger i den perioden laksen returnerer på gytevandring og spiser forbipasserende fisk (Middlemas mfl. 2006). Sel kan være et problem for fiskeutøvelse langs kysten, ettersom de gjerne tar laks direkte fra faststående fiskeredskap (Henriksen & Moen 1997). I tillegg er det flere steder dokumentert at sel som oppholder seg i elvemunninger tar anadrom laksefisk (for eksempel Carter mfl. 2001; Matejusová mfl. 2008), også i munningsområder med alternative byttedyr som sil (Sharples mfl. 2009). Mageprøver fra seks sel skutt i Tanamunningen i 2006 inneholdt imidlertid kun sil (Rune Muladal, upublisert).

Den dokumenterte predasjonen fra sel på voksen laks har ført til vurderinger av i hvilken grad bestandene av laks påvirkes negativt. En modell basert på data fra tre skotske lakseelver viste at fjerning av én sel fra elvemunningen ville føre til en 33 % økning i antallet oppvandrende laks i elver med svært små bestander (definert som vassdrag med stangfangst på rundt 10 laks), og 10 % økning i elver med stangfangst rundt 34 laks (Butler mfl. 2006). Den samlede påvirkningen av sel i et middels stort vassdrag (Conover, stangfangst rundt 700 laks) og et stort vassdrag (Spey, stangfangst nesten 10 000 laks) var 0,2-0,7 %.

Laksen kan også fanges av kystnær hval. Et eksempel er sommerobservasjonene av spekkhogger som tok laks i Vestfjorden på sørsiden av Lofoten (Vester & Hammerschmidt 2013).

Det er vanlig å finne ulike former for skrape- og bitemerker på voksen laks når de kommer til elvene, og slike merker blir ofte assosiert med predasjonsforsøk der laksen har sluppet unna. I skotske elver er det dokumentert at 5-25 % av returnerende laks hadde skader som antagelig skyldtes predasjonsforsøk (Thompson & Mackay 1999). Ofte blir sel gitt skylden, men mange av bittmerkene var mer forenlig med tannsettet til tannhvaler som nise (*Phocoena phocoena*) og tumler (*Tursiops truncatus*), eller pattedyr som oter.

3.7 Voksen laks i elv

Ettersom laksen kommer tilbake til elven opp til flere måneder før gyting er den også et potensielt byttedyr før den gyter. Merk at den viktigste «predatoren» på voksen laks i de norske elvene som er åpnet for fiske vil være mennesker. Ellers er det i hovedsak pattedyr som sel og oter som kan ta voksen laks i elv i løpet av sommer og høst og dermed skape lokale konflikter. Et av de mest dagsaktuelle eksemplene på dette er oterpredasjon. På Sunnmøre har man dokumentert at i en liten elv med dårlig bestandsstatus kan oteren ta mer enn 90% av merket laks (Søre-Vartdalselva), mens i litt større elv (Aureelva) var tilsvarende predasjon ca 30% (Lene Sortland, NORCE LFI, upubliserte data). Man har ikke data fra større vassdrag, men det er sannsynlig at slik predasjon er sterkt avhengig av størrelsen på vassdraget og hvilke muligheter laksen har til å gjemme seg for slike predatorer i vassdraget. Det er viktig å påpeke at påvirkning på bestanden vil være mye sterkere hvis laksen blir tatt før enn etter gyting, og det er ikke unaturlig at voksen utgytt laks blir tatt av predatorer. I noen tilfeller vil dette ikke defineres som predasjon, men som åtsel ettersom laksen mest sannsynlig var død eller ville død uansett.

4 Predasjon: fra individer til bestand og økosystem

Man kan si at predasjon virker på tre nivå, fra individ til bestand til økosystem. Hvert nivå er definert av ulike prosesser. Et viktig spørsmål på individnivå er om alle individene er like utsatt for predasjon og om de som er mest utsatt også er mest utsatt for å dø av andre årsaker. Dette spørsmålet er viktig også når betydningen av predasjon skal vurderes på bestandsnivå. Der vil effektene av predasjon ligge et sted på en skala mellom additiv og kompensatorisk dødelighet. Denne skalaen har betydning for om predasjon enten erstatter andre dødelighetsfaktorer eller om den blir et tillegg til den totale dødeligheten i en bestand. Bestandspåvirkningen får så betydning på økosystemnivå, hvor predasjon kan være en stabiliserende eller destabiliserende faktor.

4.1 Individnivå: direkte og indirekte effekter

Overlevelsen i en laksebestand er aldri 100 %, individene i bestanden vil alltid være utsatt for å dø av ulike årsaker som for eksempel sykdom, matmangel, fiske, predasjon og alder. Dette innebærer at en viss andel av bestanden alltid dør. Størrelsen på denne andelen avhenger av en rekke faktorer, for eksempel habitatkvalitet i form av tilgang til skjul og mat. Dårligere habitatkvalitet kan føre til at flere individ dør (økt dødelighet).

Predasjon påvirker lakseindividene både direkte og indirekte. Den direkte effekten er rett og slett at individer blir fanget og dør. Sannsynligheten for dette avhenger av en rekke faktorer, fra egenskaper knyttet til ulike predatorer (for eksempel selektivitet og funksjonelle responser som omtales senere i dette kapitlet) til habitategenskaper. Tilstedeværelse av andre påvirkningsfaktorer kan også ha betydning, særlig dersom faktorene fører til at laksen blir mer utsatt og sårbar for predasjon. Vi vil gå gjennom noen eksempler på dette i kapittel 5.2.

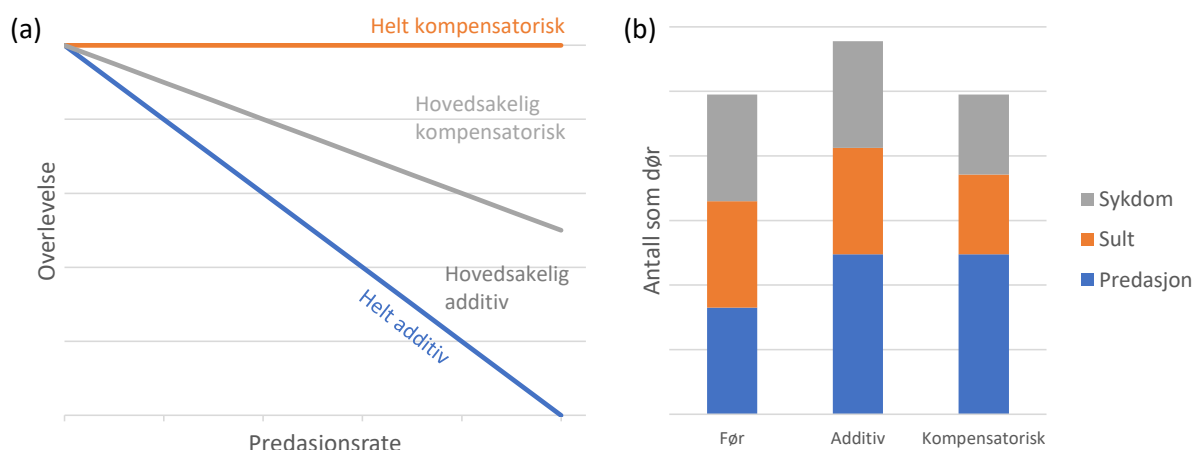
I en diskusjon av direkte effekter er det også viktig å skille mellom den direkte (proksimate) og den egentlige bakenforliggende (ultimate) dødsårsaken. Den direkte årsaken er det som gjorde at individet døde mens den egentlige dødsårsaken er det bakenforliggende som faktisk var ansvarlig for at et individ døde. Et enkelt eksempel kan gjøre dette skillet lettere å forstå: En gjedde kan fange en laksunge som har mistet evnen til å unngå predator fordi den er blitt syk. I dette eksemplet er gjedde den direkte årsaken, men ettersom sykdommen hadde gjort laksungen ute av stand til å overleve så er sykdommen den egentlige bakenforliggende årsaken. Den syke laksungen ville uansett dø i løpet av kort tid av en eller annen grunn. Her ligger et vanlig problem med enkle predasjonsstudier som bare ser på i hvilken grad laks blir spist av ulike predatorer: Studiene ser utelukkende på direkte årsak til død (innslaget laks i dietten) og kan derfor i liten grad brukes til å vurdere effekten av predasjon. Ettersom det er et sammensatt spekter av faktorer som bidrar til dødelighet, vil de enkle predasjonsstudiene som kun ser på predasjon i praksis ende med å overvurdere predatorenes betydning.

Som nevnt over har predasjon også indirekte effekter på laksen i en bestand. Et eksempel på dette er dersom tilstedeværelse av en predator fører til at laksen endrer atferd eller habitatbruk. Slike endringer kan føre til lavere produktivitet og lavere vekst, for eksempel ved at laksen i mindre grad bruker de beste leveområdene, eller bruker mer tid i skjul og mindre tid til å ta til seg næring. Et slikt eksempel er laksunger som reagerte med flukt og reduserte fødeinntak etter å ha blitt utsatt for en kunstig laksand (Dionne & Dodson 2002).

4.2 Bestandsnivå: additiv og kompensatorisk dødelighet

Sentralt i vurderingen av predasjonseffekter på bestandsnivå er i hvilken grad predasjonen gir kompensatorisk eller additiv dødelighet. Forenklet kan man si at en slik skala fra kompensatorisk til additiv er en skala som går fra lite påvirkning (kompensatorisk) til målbar påvirkning (additiv).

På den ene enden av skalaen har vi kompensatorisk dødelighet (**Figur 4.1a**). I slike tilfeller vil en økning i dødelighet fra en faktor som predasjon bli kompensert av at dødelighet fra andre faktorer går ned (**Figur 4.1b**). Som et resultat av dette vil den totale dødeligheten i bestanden forbli omtrent den samme, selv om antallet individ som tapes til ulike dødelighetsfaktorer blir endret. I tilfeller med kompensatorisk dødelighet vil en økning i predasjon få liten betydning for overlevelsen til laksen, ettersom økt predasjon vil føre til at færre laks dør av andre årsaker. Det er flere mekanismer som kan føre til kompensatorisk dødelighet. Selektiv predasjon er en viktig slik mekanisme som behandles for seg lenger ned. Den andre viktige mekanismen er tetthetsavhengig overlevelse på senere livsstadier (for eksempel redusert predasjon fra andre predatorarter eller økt overlevelse på grunn av energetiske fordeler av redusert bestandstetthet).



Figur 4.1. (a) Effekten av økende predasjonsrate på overlevelsen til individene i en bestand bestemmer i hvilken grad predasjon gir additiv eller kompensatorisk dødelighet. Dersom predasjonen er helt additiv vil hver økning i predasjon gi en like stor nedgang i overlevelse (blå linje). Dersom predasjonen er helt kompensatorisk vil økning i predasjon ikke påvirke total overlevelse (oransje linje). (b) En enkel illustrasjon av additiv og kompensatorisk dødelighet som et resultat av en 50 % økning i predasjon. Situasjonen før økning i predasjon er vist med venstre stolpe. I det additive eksemplet øker predasjonen 50 % mens dødelighet av andre årsaker (for eksempel sult og sykdom) forblir uendret. Totalt antall individ som dør øker dermed. I det kompensatoriske eksemplet fører økt predasjon til at færre dør av andre årsaker og den totale dødeligheten forblir den samme selv om predasjonen øker.

Additiv dødelighet ligger på den andre enden av skalaen enn kompensatorisk dødelighet. I tilfeller med additiv dødelighet vil økt dødelighet fra predasjon komme i tillegg til annen dødelighet, og den totale dødeligheten i bestanden vil dermed øke (**Figur 4.1b**). Det er den additive delen av predasjon som kan virke begrensende på en laksebestand, i betydningen at den additive delen av predasjonen fører til at bestandens vekstrate eller størrelse blir redusert til et nivå som er lavere enn hva det ville vært uten denne predasjonen.

Spørsmålet blir dermed i hvilken grad økt predasjonstrykk erstatter andre dødelighetsfaktorer eller kan legges til den totale dødeligheten i bestandene. Desto mer utsatt individene generelt er for å dø, desto mer sannsynlig er det at predasjon er kompensatorisk, i betydningen at det er stor sannsynlighet for at individet uansett ville dødd senere. Det har lite å si

hva disse individene dør av, ettersom en viss prosentandel vil dø uansett. Plasseringen av predasjon fra en predator på en skala fra additiv til kompensatorisk vil avgjøre om predasjon er stabiliserende eller destabiliserende. Generelt kan man si at kompensatorisk dødelighet virker stabiliserende gjennom å være regulerende, mens additiv dødelighet virker destabiliserende.

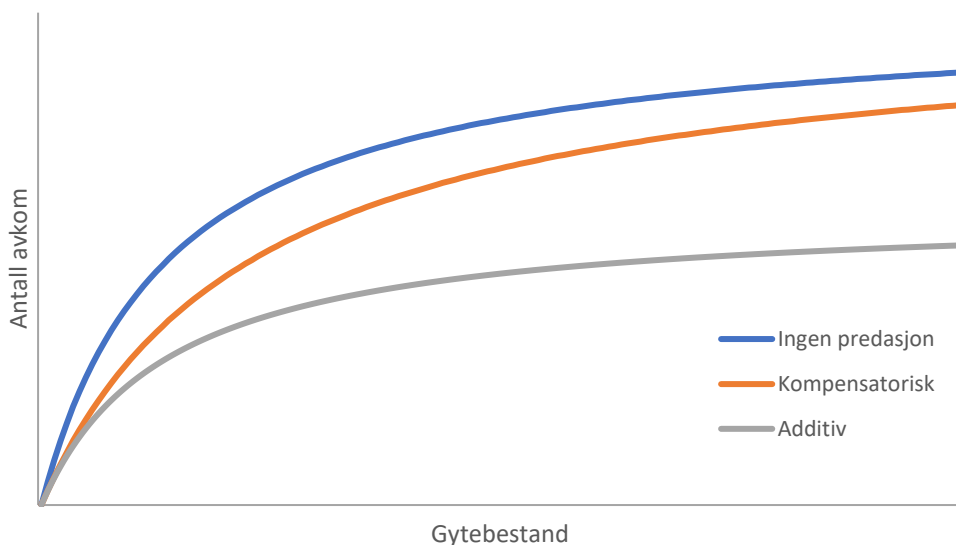
En tilnærming til å tallfeste negativ betydning av en predator er i hvilken grad predatoren øker dødelighet utover det som kompensatoriske mekanismer kan kompensere for.

4.2.1 Tetthetsavhengighet

Vi sier at en faktor er tetthetsavhengig dersom faktorens grad av påvirkning på laksen endrer seg med tettheten av laks. For eksempel, ettersom mengden av ressurser som skjul og mat er begrenset i en elv, vil tilgangen til eller kvaliteten på disse ressursene endre seg ettersom tettheten av laks endrer seg. Konkurransen øker i takt med at tettheten av individ blir større, noe som fører til dårligere betingelser og økt dødelighet. Resultatet er at bestandens vekstrate endrer seg med tettheten av individer, og i dette eksempelet, der bestandens vekstrate synker ved økende tetthet, sier vi at vi har negativ tetthetsavhengighet.

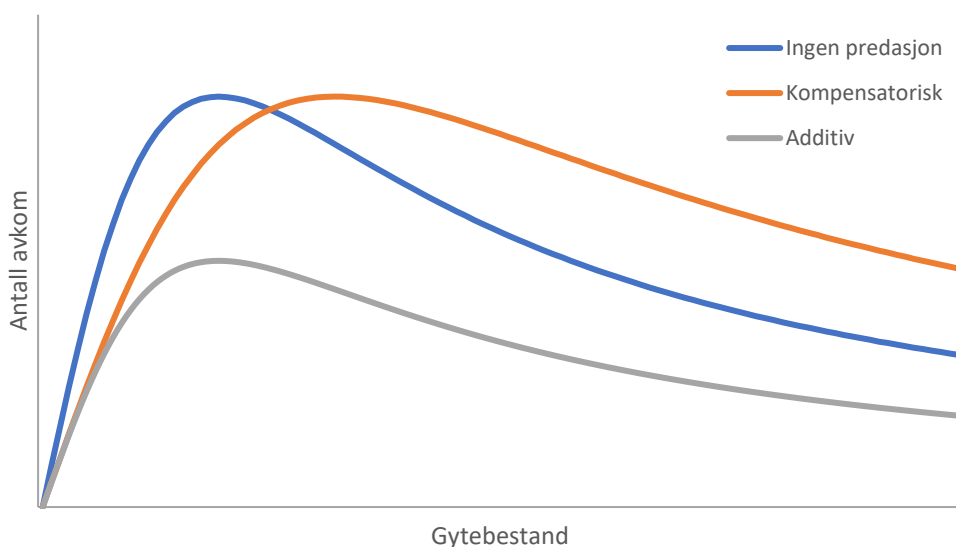
Vi kan også ha positiv tetthetsavhengighet. I en slik situasjon vil bestandens vekstrate øke ved økende tetthet. Dette kalles en Allee-effekt og predasjon kan spille en viktig rolle. Vi går nærmere inn på temaet i kapittel 5.1.

I utgangspunktet vil økende antall gytelaks gi økende antall avkom (for eksempel antall laksunger eller antall smolt), og en kurve som viser dette forholdet vil ha en stigende form (**Figur 4.2**). Stigningen fortsetter ikke ubegrenset, men vil bøye av mot en øvre grense (**Figur 4.2**) som representerer produksjonspotensialet til laksebestanden og er det høyeste antallet avkom som kan produseres i en gitt lakseelv (Jonsson mfl. 1998). I eksempelet i **Figur 4.2** vil fravær av predasjon gi det høyeste antallet laks, mens ren additiv dødelighet gir det laveste antallet laks. Dødelighet fra predasjon som er kompensatorisk, blir til en viss grad kompensert for gjennom redusert konkurranse om ressurser blant de som overlever. Dette fører til redusert predasjonseffekt på rekruttering sammenlignet med ren additiv dødelighet, og en produksjon av laks på et nivå mellom ingen predasjon og additiv predasjon (Ward & Hvidsten 2011).



Figur 4.2. Bestandsrekrutteringskurver som viser forholdet mellom gytebestandsstørrelsen og antall avkom med og uten predasjon. Rød og grå linje viser den relative effekten av predasjon med kompensatorisk og additiv dødelighet. I begge tilfellene er det brukt 40 % dødelighet fra predasjon, enten på gytebestanden for å simulere kompensatorisk dødelighet, eller på avkommet for å simulere additiv dødelighet.

I noen tilfeller kan kurven mellom gytebestand og avkom være kuppelformet, og vi har en form for overkompensering (vist blant annet for bekkellevende sjøørret, Elliott 1985). I slike tilfeller kan konkurransen om ressurser være så stor når gytebestanden blir veldig stor at det blir færre avkom (**Figur 4.3**). I slike tilfeller kan kompensatorisk predasjon ved høye tettheter faktisk resultere i økt rekruttering. Hva slags påvirkning en predator har er derfor ikke bare bestemt av antallet byttedyr som blir spist, dersom de byttedyrene som overlever opplever bedre vilkår etterpå (Ward & Hvidsten 2011).



Figur 4.3. Bestandsrekrutteringskurver ved sterk tetthetsavhengighet og en kuppelformet rekruttering. I begge tilfellene er det brukt 40 % dødelighet fra predasjon, enten på gytebestanden for å simulere kompensatorisk dødelighet, eller på avkommet for å simulere additiv dødelighet.

Når man skal vurdere sammenhenger mellom predasjon og andre tetthetsavhengige mekanismer i laksebestander, er det viktig å huske at laksunger ofte konkurrerer om begrensede ressurser som mat og skjulplasser. Dersom tetthet av laksunger blir lavere på grunn av predatorer vil det bli mindre konkurranse, både laksungene imellom og opp mot andre arter. Dette kan føre til bedre overlevelse og bedre vekst, noe som igjen kan være en viktig kompensatorisk respons i laksebestander som er utsatt for predasjon (Ward & Hvidsten 2011).

Som nevnt over er tetthetsavhengig dødelighet en form for kompensatorisk dødelighet. Tetthetsavhengig dødelighet kan imidlertid også være depensatorisk, som er det motsatte av kompensatorisk. Ved depensatorisk tetthetsavhengighet vil bestandens veksthastighet synke når tettheten i bestanden blir lav, noe som er motsatt av det man vanligvis forventer. Depensatorisk dødelighet oppstår gjerne dersom en predator tar et relativt fast antall byttedyr, uavhengig av mengden byttedyr som er til stede. Dette fører til at en økende andel av en byttedyrbestand blir spist ved synkende tettheter. Vi vil komme tilbake til dette senere i teksten ettersom fenomenet kan skape det vi kaller en Allee-effekt (etter den amerikanske økologen Warder Clyde Allee) og er viktig for å forstå i hvilke situasjoner predasjon kan ha stor betydning for utviklingen av en laksebestand.

4.3 Selektiv predasjon

Kunnskap om i hvilken grad en predator velger (selekterer) byttedyr med bestemte egenskaper (som størrelse) er viktig når man skal vurdere hva slags påvirkning predatorer har på bestanden av byttedyr. Generelt kan man si at ved fravær av annen kompensasjon som for eksempel tetthetsavhengighet, så vil tilfeldig (ikke-selektiv) predasjon være additiv fordi effekten av predasjonen på mengden byttedyr i senere livsstadier samsvarer med mengden byttedyr som er blitt spist av predatorer.

Hvis predatorer velger individ som ellers ville hatt større mulighet til å overleve fram til gyting enn andre individ (for eksempel de største fiskene) så kan effekten av predasjon bli depensatorisk fordi sannsynligheten for at de gjenlevende byttedyrene overlever blir lavere. I

motsatt fall, dersom predatoren velger individ som uansett ville hatt liten sjanse for å overleve, så kan effekten av predasjon være kompensatorisk.

4.4 Valg av byttedyr og funksjonelle responser

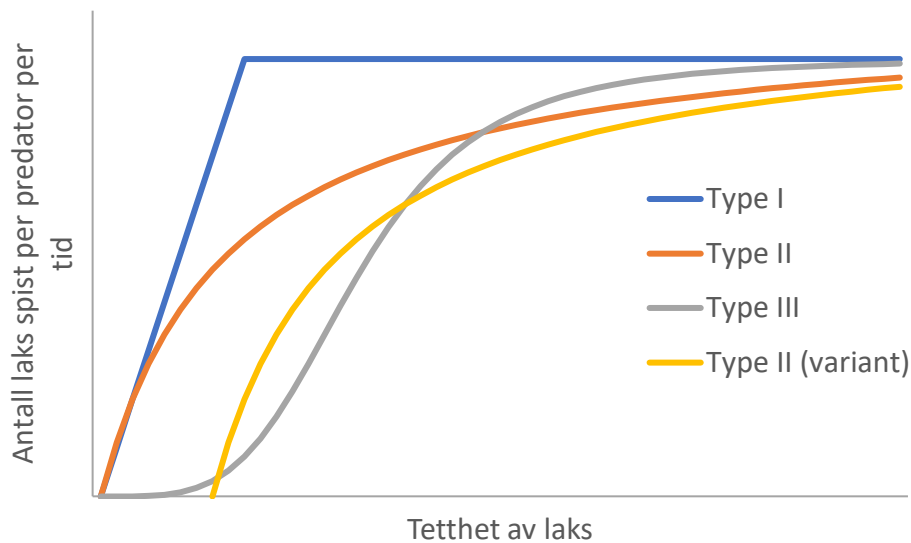
Mekanismer knyttet til predatorenes atferd og hvordan predator reagerer på ulike tettheter av byttedyr kan være viktig når predasjonens betydning skal vurderes. En predator kan reagere på mengde byttedyr på tre måter:

- For det første vil individuelle predatorer endre hvor mye de spiser ut fra byttedyrtetthet. Det er dette vi kaller en funksjonell respons, som beskriver sammenhengen (kurven) mellom gjennomsnittlig mengde av et byttedyr som blir spist per predator per tidsenhet opp mot byttedyrets tetthet eller mengde.
- For det andre kan predatorer bevege seg til og samle seg i områder der det er høy tilgang til et byttedyr (slik vi for eksempel ser at gjedde kan gjøre under smoltutvandringen). Dette kaller vi en aggregeringsrespons.
- For det tredje kan størrelsen på en predatorbestand endre seg med endringer i mengde byttedyr. Dette kaller vi en numerisk respons, som altså er en beskrivelse av hvordan antallet predatorer varierer med tetthet av byttedyr.

De to førstnevnte reaksjonene foregår på individnivå og kan være raske, mens sistnevnte foregår på bestandsnivå og skjer saktere.

De ulike reaksjonene, og da kanskje særlig den funksjonelle responsen, har betydning for hva slags påvirkning predatorer har på byttedyr. Særlig viktig er hva som skjer når en laksebestand begynner å få lav tetthet, og dette tilfellet vil vi se nærmere på lenger ned i kapitlet. Generelt snakker vi om tre grunnleggende typer funksjonell respons (**Figur 4.4**):

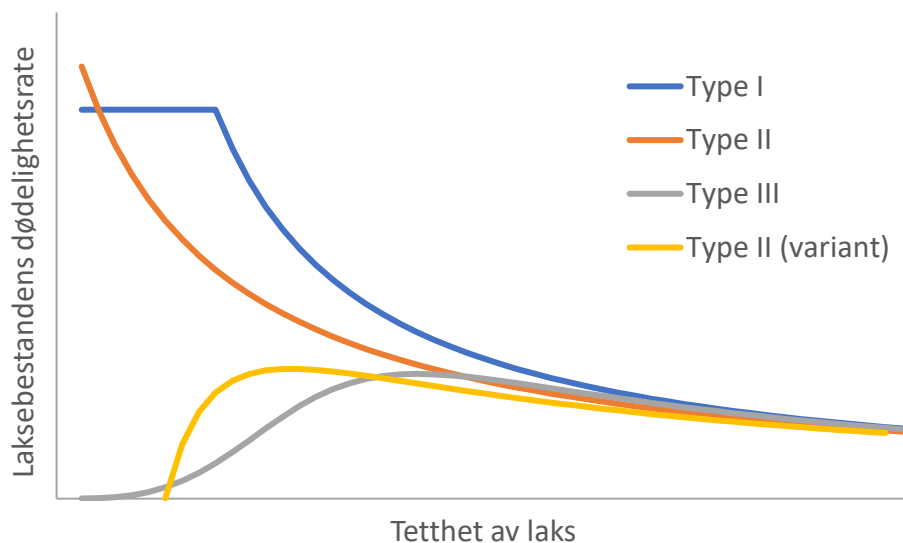
- En Type I funksjonell respons er lineært stigende ved lave og middels tettheter av byttedyr og blir så brått konstant ved høye tettheter fordi en predator bare kan håndtere et visst antall byttedyr i løpet av et gitt tidsrom (Holling 1959b).
- Ved en Type II respons øker predasjonsraten (antall laks som blir spist per predator og tidsenhet) med byttedyrtetthet opp mot en øvre grenseverdi (asymptote) ved høy byttedyrtetthet (Holling 1959a). Responskurven øker gradvis fordi mengden byttedyr som predator tar blir påvirket av tiden predatoren bruker på å håndtere hvert enkelt byttedyr (tid brukt på å fange, spise og fordøye byttet).
- En Type III responskurve har en S-form (Holling 1965). Predasjonsraten er da lav ved lave byttedyrtettheter inntil tettheten når et visst terskelnivå. Da øker predasjonsraten raskt opp mot en øvre grense. Man vil for eksempel få en slik responskurve dersom en predator overser et byttedyr ved lave tettheter og først begynner å velge byttedyret når tetthetene kommer over et visst nivå.



Figur 4.4. De tre hovedtypene funksjonell respons (Type I-III) som beskriver hvordan predasjonsrate (antall byttedyr spist per predator per tidsenhet) endrer seg med byttedyrtetthet. I tillegg er det vist en variant av Type II respons, der kurven krysser x -aksen ved byttedymengde større enn 0, det vil si at predator helt slutter å spise byttedyret ved svært lave byttedyrtettheter.

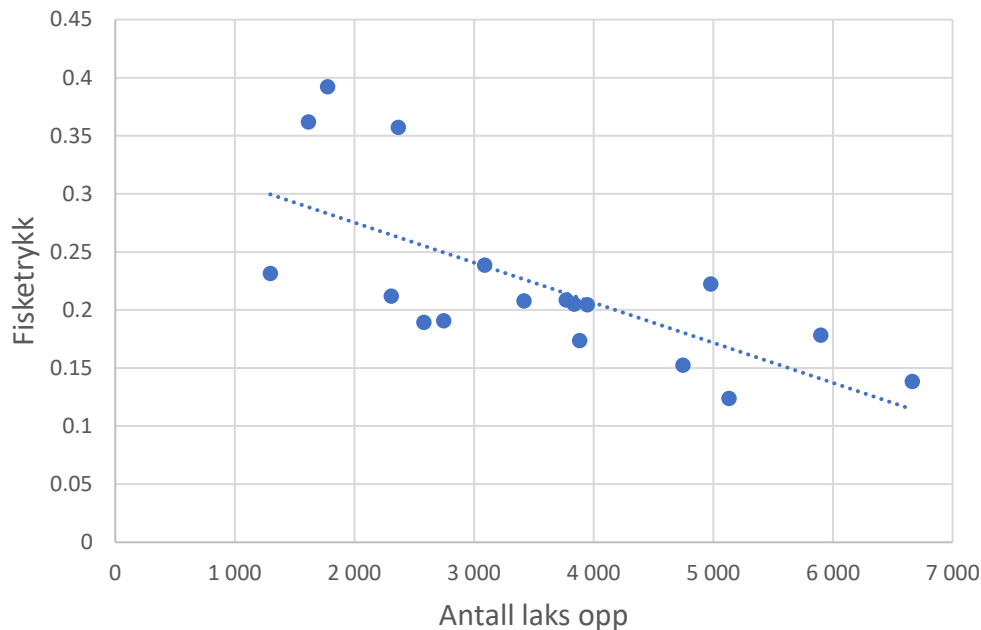
Det totale antallet byttedyr som blir spist vil være avhengig av både predasjonsraten og av antallet predatorer. Som nevnt ovenfor kalles sammenhengen mellom antall predatorer og antall byttefisk numerisk respons, og formen på numeriske responskurver kan variere betydelig fra predator til predator. For eksempel vil en predator som aktivt samler seg i områder med mange byttedyr og forlater området når det blir færre byttedyr, gi en numerisk respons som har form som Type II eller III kurver (Holling 1959b).

Funksjonell respons har stor betydning for hvordan dødelighet på grunn av predasjon på bestandsnivå varierer med tetthet av laks (**Figur 4.5**). Predatorenes funksjonelle respons påvirker blant annet stabilitet i fiskesamfunnene som laksen er en del av. En Type III respons vil virke stabiliserende fordi dødelighet på grunn av predasjon reduseres når bestandsstørrelsen til laksen går ned, og redusert dødelighet gir laksebestanden mulighet til å vokse igjen. Dette i motsetning til Type I og II responser (med krysningpunkt 0) som kan være destabiliserende ved at de kan gi så høy dødelighet ved så lav laksetetthet at laksebestanden får negativ vekst (Williams & Martinez 2004). Varianten av Type II med et krysningpunkt større enn 0 vil ha samme stabiliserende virkning som Type III (Peterman 1977).



Figur 4.5. Laksebestandens dødelighet ved ulike mengder laks og ulike typer funksjonell respons.

Den destabiliserende virkningen av en Type II funksjonell respons blir spesielt viktig for laksebestander som også er påvirket av laksefiske. Dersom lakseforvaltningen i et vassdrag ikke reduserer fisketrykket i år med lav oppvandring av laks, kan situasjonen fort bli slik at beskatningsraten (andelen som blir fanget) øker ved lavere oppvandring, slik vi eksempelvis har sett i Tanavassdraget (**Figur 4.6**). Matematisk fører det til at dødelighet fra fiske får samme effekt som en Type II funksjonell respons. Dersom laksen også er utsatt for predasjon med type I og/eller II respons, vil predasjon og fiske virke sammen og gi økende negativ effekt ettersom bestandsstørrelsen gradvis avtar, for eksempel når gytebestandsmålene ikke nås over flere år. Så lenge bestandsreduksjonen ikke er for stor vil tiltak for å redusere dødeligheten gi god effekt, men dersom bestanden, av grunner som for eksempel lakselus eller overbeskatning, blir redusert ned til et lavt nivå, så er det risiko for at bestanden forblir ved det lave nivået selv om påvirkningsfaktoren som førte til bestandsreduksjonen blir fjernet (Peterman 1977; Peterman & Gatto 1978). Dette vil gjøre gjenoppbygging av svake bestander mye vanskeligere, og vi vil behandle dette i mer detalj senere i rapporten.



Figur 4.6. Fiskestrykk (andel av laksen som blir fanget) i Utsjoki, en sideelv på finsk side av Tanaelva. I denne sideelva har all oppvandrende laks blitt telt med videokamera i årene 2002-2019. Tall fra den norsk-finske overvåkings- og forskningsgruppen for Tana.

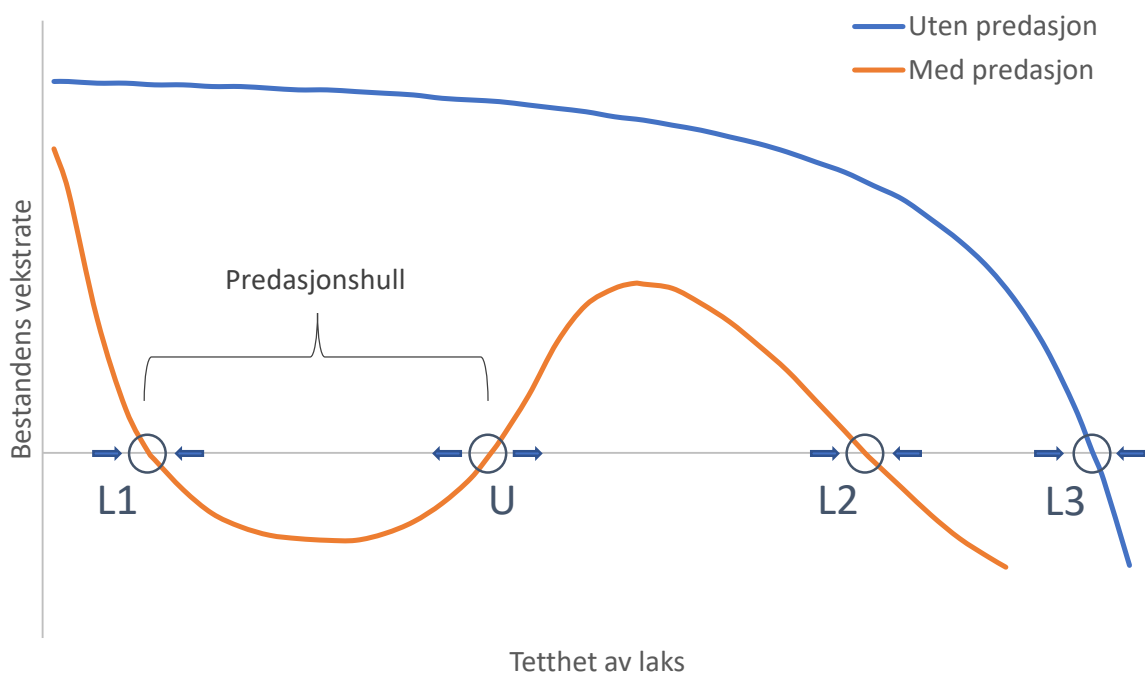
4.5 Predasjonshull

Dersom en predator er sterkt spesialisert på ett byttedyr så vil antallet predatorer og byttedyr være påvirket av hverandre og gjerne svinge syklisk opp og ned over tid. Dersom predatoren derimot er en opportunistisk generalist med variert diett så vil en nedgang i antall av én byttedyrart i liten grad føre til endring i antallet predatorer. Slike predatorer vil, dersom de forblir tallrike og er opportunister, ha større potensiale for å holde laksebestander nede på et lavt nivå enn de predatorene som blir færre i antall eller som skifter atferd og velger andre byttedyr når det er få laks (Ward & Hvidsten 2011). En generalistpredator kan dermed, avhengig av hvordan predasjonstrykket endrer seg med tetthet av laks, ende med å holde en laksebestand nede i et såkalt predasjonshull (Smout mfl. 2010).

En illustrasjon av predasjonshull er gitt i **Figur 4.7**. Figuren tar utgangspunkt i relasjonen mellom tettheten av laks i en bestand (for eksempel størrelsen på gytebestanden fra år til år) og hva slags resultat denne tettheten får for om bestanden øker i antall eller ikke. Den horisontale aksene i **Figur 4.7** krysser den vertikale aksene ved nullpunktet for vekst. Rekruttering ved bestandstettheter som krysser den horisontale aksene ved det vi kaller likevektspunkt (illustrert som L1, L2, L3 og U i **Figur 4.7**) resulterer, ved fravær av andre påvirkninger, i at bestanden ikke endrer seg i størrelse. I naturen vil det imidlertid, i tillegg til den tetthetsavhengige dynamikken, også være faktorer som tilfeldig skaper dødelighet fra år til år og som derfor skaper variasjon i rekrutteringen rundt et likevektspunkt. I praksis vil det si at likevektspunktene i **Figur 4.7** plasserer seg på det som er langtidsgjennomsnittet av påvirkningen fra de tilfeldige faktorene. Noen ganger vil ugunstige forhold føre til ekstra stor dødelighet og redusert bestandstetthet, bestanden vil da havne til venstre for likevektspunktet og positiv vekstrate vil føre til at bestandstetthet øker (illustrert med de små pilene til venstre for likevektspunktene L1, L2 og L3 i **Figur 4.7**). På motsatt side kan gunstige

forhold føre til redusert dødelighet og føre til økt bestandstetthet slik at bestanden havner til høyre for likevektspunktene. Negativ vekstrate fører da til redusert bestandstetthet.

I den enkle konseptuelle modellen uten predasjon (blå linje i **Figur 4.7**) er det kun den tetthetsavhengige dynamikken som endrer laksebestandens vekstrate. Dersom vi legger på dødelighet fra predasjon vil forholdet mellom bestandstetthet og bestandsvekst endre seg, og hvordan denne endringen ser ut vil avhenge av egenskaper ved predatoren, for eksempel hva slags funksjonell respons predatoren har. Et eksempel med predasjon er gitt med den oransje linjen i **Figur 4.7**. I denne illustrasjonen vil økningen i laksebestandens vekst helt til venstre i figuren komme av at predatoren ikke skaper dødelighet ved svært lave laksetettheter, slik det vil skje med en funksjonell respons av type II (variant) eller type III i **Figur 4.4**. Når tettheten av laks blir høy nok vil den relative effektiviteten til predatoren øke raskt og føre til høyere dødelighet og redusert bestandsvekst. Ved enda høyere tettheter av laks vil faktorer som at predatoren blir mett og hvor lang tid predatoren bruker på å håndtere individuelle byttedyr føre til at predasjonen ikke lenger øker. Det gir igjen grunnlag for høyere vekstrate i laksebestanden, slik det er illustrert i høyre halvdel av **Figur 4.7**. Det teoretiske grunnlaget for et slikt mønster med tetthetsavhengig predasjon ved lav bestandstetthet og omvendt tetthetsavhengig predasjon ved høy bestandstetthet er nærmere beskrevet i Sinclair & Pech (1996).



Figur 4.7. En beskrivelse av regulering av en byttedyrbestand med tetthetsavhengighet. Den blå linjen viser bestandens vekstrate uten predasjon mens den oransje linjen viser vekstrate med predasjon. Den horisontale grå linjen viser en vekstrate på 0, og krysspunktene på denne linjen viser mulige likevektspunkt. Tre av punktene i figuren (L1, L2 og L3) viser stabile likevektspunkt (vist med piler som peker mot punktet), mens det fjerde krysspunktet, U, er et ustabil likevektspunkt (vist med piler som peker bort fra punktet).

Vi har et predasjonshull dersom en byttedyrbestand har to ulike likevektstettheter, en ved lav tetthet og en ved høyere tetthet (L1 og L2 i **Figur 4.7**), og hvor det er et område mellom der bestandens vekstrate er negativ. Et slikt mønster i bestandsvekst ved ulike tettheter av laks har noen forvaltningsmessige konsekvenser. Når bestanden befinner seg i høyre halvdel av figuren, i området

med positiv bestandsvekst, vil potensialet for å tåle fiske og andre påvirkninger være relativt høyt. Men hvis bestanden havner inn i venstre halvdel vil problemene eskalere dersom påvirkningene fortsetter. Dette er fordi krysningspunktet på midten, merket U, er et ustabil likevektspunkt og bestandstettheter til venstre for dette punktet vil være i et område med negativ vekst slik at bestanden raskt vil bevege seg mot venstre til det nedre likevektspunktet L1.

Et relativt nylig eksempel på en bestandskollaps ned i et mulig predasjonshull er en ferskvannsform av rød laks i den canadiske innsjøen Kootenay. Historiske data indikerer at predasjon fra regnbueørret (*Oncorhynchus mykiss*) og okserøye (*Salvelinus confluentus*) sto for et gjennomsnittlig tap på 29 % av rød laksen i årene 1993-2008. Rødlaksbestanden kollapset rundt 2011 og tapet av rød laks til predasjon ble fra kollapsen og årene etter beregnet til å ligge i området fra rundt 60 til 90 % (Warnock mfl. 2022). Det er så langt ingen tegn til gjenoppbygging av rødlaksbestanden.

Det er ellers gjort svært få studier av denne typen dynamikk hos laks, men kanskje kan bestandsutviklingen i Tanavassdraget være et eksempel. Tana er et stort og mangfoldig vassdrag med over 1 100 km elv tilgjengelig for laks og et relativt rikt fiskesamfunn. Det er ingen andre menneskeskapte påvirkningsfaktorer i vassdraget enn et omfattende laksefiske med stang og garnbaserte redskap som over tid har gitt samlet beskatningstrykk på 50-80 % (Anon. 2020). Til tross for det høye fisketrykket holdt bestandene i Tana seg høyt med relativt jevne topper hvert 7-8 år helt frem til begynnelsen av 2000-tallet. Disse jevne periodene med gode miljøbetingelser og mye laks kan ha vært en nøkkelfaktor i å opprettholde laksebestandene i Tana, men da dårlig sjøoverlevelse i 2007 sammenfalt med det som skulle vært en ny topp i Tana kollapset 7-8 års syklusen og laksebestandene falt umiddelbart ned til og har holdt seg på et svært lavt nivå. Dette til tross for at vassdragene ellers i Finnmark opplevde svært god tilbakevandring av laks fra havet, noe som tyder på at det ikke var forhold i havet som holdt laksen i Tana nede på et lavt nivå.

Et område med negativ bestandsvekst (mellom L1 og U i **Figur 4.7**) kalles et predasjonshull fordi dødeligheten fra naturlig predasjon ved lav tetthet av laks er høy nok til å holde laksebestanden nede på et lavt likevektsnivå, til og med kanskje selv om laksefisket blir sterkt begrenset eller til og med stengt. En slik problematikk har alvorlige konsekvenser og blir derfor et sentralt tema i kapittel 5.1. Teoretiske studier har vist at predasjonshull kan komme i situasjoner med ulike funksjonelle responstyper, med alternative byttedyr, gjennom ulike feedbackmekanismer mellom ulike organismer i et økosystem, ved aldersstrukturert predasjon og dersom en viss grad av predasjon er tilfeldig (May 1977; Smout mfl. 2010; Pavlová & Berec 2012; Clark mfl. 2021).

5 Når blir predasjon et problem?

Laksen har siden den inntok vassdragene etter siste istid sameksistert med predatorer og er tilpasset et liv med høy risiko for å bli spist. Det er derfor ingen motsetning mellom det å ha flere predatorer til stede i et vassdrag og samtidig ha en stor og livskraftig laksebestand med et betydelig høstbart overskudd for fiske. Samtidig er det også slik at mange predatorer vil føre til lavere produksjon av laks, slik det for eksempel er vist i forskjellen mellom likevektspunkt L2 (likevekt med predator) og L3 (likevekt uten predator) i **Figur 4.7**.

Hva er det da som gjør at et i utgangspunktet naturlig fenomen som predasjon, i flere områder av Norge, blir tatt opp som et problem for laksebestandene? Et vanlig utgangspunkt er en antagelse om at en laks som blir tatt av en predator tidligere i livssyklus ville vært i live som voksen laks dersom predatoren ikke hadde vært til stede. I flere tilfeller har disse bekymringene blitt fulgt opp av studier som søker å beregne størrelsen på predasjonen (for eksempel van Dijk mfl. 2020; Svenning mfl. 2020), det vil si hvor mange laks som blir spist, mens det man egentlig trenger kunnskap om er effekten på bestandsstørrelse, for eksempel hva slags konsekvenser ulike nivåer av predasjon har for antallet returnerende gytelaks til vassdraget.

Som beskrevet tidligere i kapitlet kan dødelighet fra predasjon være både kompensatorisk og additiv. Effektene på laksebestandene er små dersom predasjon primært gir kompensatorisk dødelighet (Errington 1967). Dette skjer fordi en kilde til dødelighet erstatter en annen. Økt predasjonsdødelighet fører til mindre dødelighet fra andre faktorer og omvendt, og som et resultat vil den samlede dødeligheten holde seg omtrent lik (se Figur 4.1b).

På motsatt side av skalaen har vi additiv dødelighet. I slike tilfeller vil dødelighet på grunn av predasjon komme i tillegg til allerede eksisterende dødelighet (Errington 1967). Dette vil gi økt samlet dødelighet (**Figur 4.1b**) og det er i slike tilfeller at predasjon kan være begrensende for laksebestandene, for eksempel gjennom å begrense bestandens vekst eller redusere bestandens størrelse til nivå under det bestanden ville hatt ved fravær av predasjon.

I praksis er ikke predasjon gjennom livssyklus enten kompensatorisk eller additiv, men varierer i plassering mellom kompensatorisk og additiv i ulike livsstadier. For å forstå dynamikken mellom kompensatorisk og additiv er det her nyttig å tenke samlet dødelighet og i hvilken grad det er sannsynlig at hvert individ dør.

Dersom individene av forskjellige grunner har stor sjanse for å dø i et livsstadium så vil en viss andel av individene dø uavhengig av predasjon og man befinner seg på den overveiende kompensatoriske siden. Et nyttig eksempel for å illustrere: Laksunger er avhengig av tilgang til skjul og mengden skjul er en begrenset ressurs i elva (Finstad mfl. 2007). Hvis det på en elvestrekning bare er tilgang til skjul til 100 laksunger vil laksungene utover dette tallet ha mindre sjanse til å overleve året. De vil med stor sannsynlighet dø uansett og om de dør av predasjon eller andre grunner har lite å si for det totale antallet som overlever.

Men det er også viktig å være klar over at selv i tilfeller der individene har stor sannsynlighet for å dø så kan predasjon fremdeles være additiv. Et eksempel er smoltutvandringen. En stor andel av post-smolten dør før de blir kjønnsmodne og returnerer til elva som gytelaks. Andelen som dør i havet er imidlertid ikke tetthetsavhengig (det vil si, andelen som dør avhenger ikke av mengden smolt som vandrer ut), og predasjon på smolt vil dermed gi additiv dødelighet. Her er det også en skjerpene faktor som er essensiell og som derfor får mye plass i den videre diskusjonen, og det er at selve predasjonseffekten, for eksempel andelen laks som blir spist, kan endre seg med tetthet av laks. Kort beskrevet vil en predator som gjedde ha tilgang til alternative byttedyr og antallet gjedde vil derfor i utgangspunktet være lite begrenset av hvor mye laksesmolt som er tilgjengelig. Gjeddene

vil opportunistisk ta smolt og denne predasjonen vil ha økende relativ betydning med minskende tetthet av laks. Dette har potensiale for å føre til predasjonshull og eksistensen av likevektpunkt ved lav tetthet.

I praksis er det fire situasjoner der predasjon på laks kan få spesielt stor betydning for bestandsstørrelsen, og disse diskuterer vi i dette kapitlet. Den klart viktigste situasjonen oppstår i vassdrag hvor laksebestanden, av ulike grunner, har få gytelaks og er langt unna å nå gytebestandsmålet. Den andre situasjonen er når det gjøres fysiske endringer, for eksempel vassdragsregulering og andre habitatendringer, som skaper økt predasjon. En tredje situasjon er introduksjon av nye predatorer i vassdrag. Det fjerde tilfellet vi omtaler, er hvordan klimaendring kan påvirke predasjon.

5.1 Predasjon når det har blitt lite laks og Allee-effekter

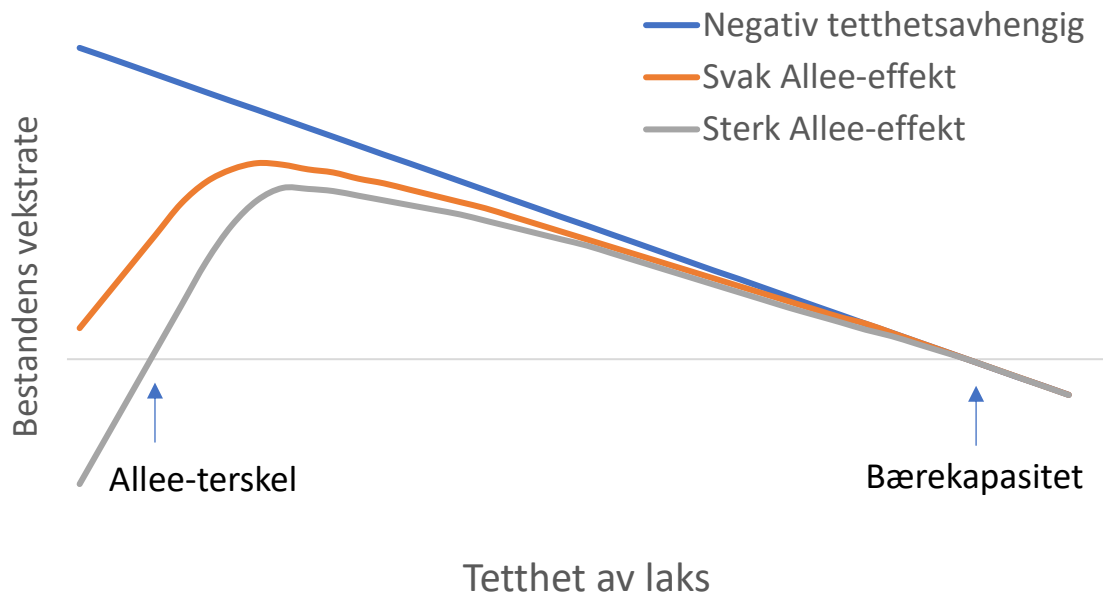
Klassisk økologisk kunnskap tilsier at når tettheten av individer i et område går ned så vil hvert enkelt individ få det bedre, for eksempel ved at individene slipper konkurranse med hverandre om mat og plass. Desto færre individ, desto flere ressurser blir det til hvert enkelt individ, og siden hvert individ får flere ressurser vil bestanden snart vokse igjen.

Den amerikanske økologen Warder Clyde Allee (1885-1955) viste imidlertid i akvariestudier av gullfisk på 1930-tallet at når fisketettheten ble lav så ble avstanden mellom individene så stor at de ble mer utsatt for predasjon og gytesuksessen deres ble dårligere. Disse resultatene ble starten på en rekke studier i tiårene som fulgte av mekanismer som kan gi lav eller til og med negativ bestandsvekst ved lave tettheter av individer per arealenhet. Når bestandsvekstraten synker ved synkende individtetthet har vi det vi kaller en Allee-effekt.

Det sentrale prinsippet ved Allee-effekter er at det er kostnader knyttet til det å bli færre. Det er mange ulike prosesser som kan resultere i synkende bestandsvekst ved synkende tetthet. Vanlige eksempler som nevnes i litteraturen er høyere dødelighet på grunn av fiske og/eller predasjon, innavl, problemer med å finne en gytepartner, vanskeligere gyting fordi få individ bearbeider gyteplassen dårligere enn mange individ og lavere effektivitet ved matsøk (Asmussen 1979; Hilborn & Walters 1992).

En illustrasjon av Allee-effekt er gitt i **Figur 5.1**. Utgangspunktet for figuren er en negativ tetthetsavhengighet mellom bestandens vekstrate og tettheten av individ i bestanden. Her vil økende konkurranse og ressursknapphet ved økende tetthet føre til dårligere vilkår og økende dødelighet slik at bestandsveksten synker ned mot null på den høyre siden av figuren. Dette nullpunktet blir bestandens bærekapasitet.

Dersom en Allee-effekt er til stede, vil kurven mellom vekst og tetthet brytes nedover ved lave tettheter. Allee-effekten kalles svak dersom vekstraten holder seg positiv og sterk dersom vekstraten blir negativ under en viss tetthet. Denne lave tettheten der bestandens vekstrate blir negativ kalles en Allee-terskel (**Figur 5.1**). En direkte følge av en Allee-terskel er at en bestandsnedgang kan akselerere når tettheten av individer blir lav og dermed øke sannsynlighet for at bestanden til slutt går tapt (Routledge & Irvine 1999; McElhany mfl. 2000).



Figur 5.1. Klassisk negativ tetthetsavhengighet (blå) sammenlignet med svak (oransje) og sterk (grå) Allee-effekt.

Den kanskje viktigste problematiske siden ved Allee-effekter kommer når det pågår fiske (Courchamp mfl. 2008). En konsekvens av fiske er økt dødelighet på voksne individ, noe som leder til redusert tetthet av individer slik at laksebestanden flyttes mot venstre i **Figur 5.1**, nærmere Allee-terskelen. Økt dødelighet gjennom fiske kan også flytte Allee-terskelen mot høyre i **Figur 5.1** (Dennis 1989; Stephens & Sutherland 1999), og fiske kan endre en Allee-effekt fra å være svak til å bli sterk. I prinsippet vil det bare være mulig å ha et bærekraftig fiske hvis man er til høyre for Allee-terskelen i **Figur 5.1**, og da særlig til høyre for toppen i vekstrate. Når man er til høyre for toppen befinner bestanden seg i et område hvor det foregår en eller annen form for kompensering, det vil si at bestandens vekstrate øker når fisket reduserer bestandens tetthet.

Hva da om vi kombinerer effekten av predasjon og fiske? Fiske er i utgangspunktet en ekstra dødelighet på voksen laks som reduserer gytebestand og dermed påfølgende tetthet av laksunger. Fisket flytter med andre ord bestandstettheten mot venstre i **Figur 5.1**. Fisket kan imidlertid i seg selv variere i effektivitet slik det ble illustrert i **Figur 4.6**. Dersom fiskeeffektiviteten øker med lavere innsig, vil også dødeligheten fra fiske øke disproporsjonalt med lavere tetthet og dermed forsterke Allee-effekten.

Som vist i **Figur 4.5** kan predasjon føre til økt dødelighet hos laksen etter hvert som det blir mindre laks. Et enkelt eksempel kan være nyttig for å vise hvorfor det kan bli slik. Anta for eksempel en effektiv og opportunistisk predator som gjedde. Gjedde er i stand til å opprettholde effektivitet selv ved lave tettheter av fisk (Greenberg 1994). Gitt begrensningene som ligger tidsmessig i å fange og håndtere og fordøye et bytte som smolt, vil det være et maksimalt antall smolt som gjeddene i et vassdrag kan fange i løpet av en smoltutvandring. Hvis vi antar at smoltpotensialet i et vassdrag er 10 000 smolt (det vil si at 10 000 smolt blir produsert når vassdraget når gytebestandsmålet sitt) og at gjeddene maksimalt klarer å spise 1 000 smolt, vil gjeddene fange 10 % av smolten når gytebestandsmålet for laks er nådd.

Hva da hvis laksebestandens måloppnåelse bare er 20 %? Hvis vi antar en lineær sammenheng mellom måloppnåelse og antall smolt, vil smoltutvandringen bli på 2 000 smolt ved

20 % måloppnåelse. Gjeddene vil fremdeles kunne fange tilnærmet 1 000 smolt og tar da 50 % av utvandringen. Dette fører til at dødeligheten til laksen underveis i smoltutvandringen vil øke etter hvert som mengden laks går ned og illustrerer hvordan predasjon virker ulikt ved ulike tettheter av laks slik det er illustrert i **Figur 5.1**.

Det kanskje mest kjente eksemplet på et uheldig samspill mellom dødelighet fra fiske og predasjon er torsken utenfor Newfoundland som tidlig på 1990-tallet hadde blitt fisket ned til rundt 1 % av referansenivået fra 1960-tallet (Rowe mfl. 2004). Torskefisket utenfor Newfoundland ble derfor stoppet i 1992, et tiltak som hadde store økonomiske og sosiale konsekvenser langs kysten. Forskerne var imidlertid sikre på at bestandene ville bli gjenoppbygget raskt når den høye fiskedødeligheten ble borte. I årene som fulgte var det imidlertid få tegn til gjenoppbygging, og det ble etter hvert klart at torsken var utsatt for naturlig dødelighet på nivå som ikke var bærekraftig (Swain & Benoît 2015) og som skyldtes en predator-drevet Allee-effekt (Neuenhoff mfl. 2019).

Forskere innenfor fiskeri har lenge vært klar over muligheten for Allee-effekter (se for eksempel Myers mfl. 1995; Liermann & Hilborn 2001), i så stor grad at effekten innenfor fiskeri gjerne omtales med en egen term - depensering. Det er lett å se hvorfor Allee-effekter har fått mye oppmerksomhet innenfor fiskeri, ettersom mange fiskebestander har blitt fisket ned til svært lave nivå. For eksempel viste en analyse av 232 bestander av kommersielle fiskeslag at median nedgang i bestandsstørrelse var 83 % (Hutchings & Reynolds 2004). Flere av bestandene i analysen demonstrerte manglende bestandsvekst ved lave tettheter som kan tyde på Allee-effekter.

En analyse av 207 marine fiskebestander viste at Allee-effekter hos torsk skjedde når mengden fisk var under 10 % av bestandens bæreevne (Keith & Hutchings 2012). I en analyse av 36 bestander av marine fisk som hadde hatt en nedgang i bestandsstørrelse over minimum 15 år, viste de fleste av bestandene få eller ingen tegn til gjenoppbygging etter at fiskepresset ble redusert (Hutchings 2000). Graden av gjenoppbygging ble påvirket av hvor stor den relative bestandsnedgangen var. Bestander som hadde blitt redusert mindre enn 50 % bygget seg opp raskere enn bestander som var redusert med 50-80 %, og de som var redusert mer enn 80 % viste færrest tegn til gjenoppbygging (Hutchings 2001). Dette blir dermed et viktig poeng for lakseforvaltningen: En stor reduksjon i bestandsstørrelse sammenlignet med referansenivå (for eksempel gytebestandsmål) bør få alarmklokkene til å ringe fordi det blir vanskeligere og vanskeligere å bygge opp bestandene igjen etter hvert som bestandene blir mer og mer redusert.

Manglende gjenoppbygging av en laksebestand tyder på at bestandens vekstrate er havnet i en slags likevekt, slik det forventes når bestanden er i området rundt en Allee-terskel (**Figur 5.1**), alternativt et predasjonshull der en liten bestand blir holdt i likevekt på et lavt nivå på grunn av omfattende predasjon (rundt L1 i **Figur 4.7**). Forklaringene kan knyttes til de ulike funksjonelle responser, der Type II respons kan resultere i en Allee-effekt mens en Type III respons eller variant av Type II (se **Figur 4.4**), som begge oppstår når en predator overser eller ikke er i stand til å finne og fange et byttedyr ved lavest tetthet, resulterer i predasjonshull.

Et viktig poeng knyttet til Allee-effekter og fiske er at fisket kan sees på som en form for predasjon med en funksjonell Type II respons, spesielt i vassdrag der fiske ikke reduseres ved sviktende oppvandring. Dermed vil fisket i seg selv gi en Allee-effekt, på samme måte som predasjon. En Allee-effekt bare knyttet til fiske er imidlertid relativt lett å forvalte, ettersom Allee-effekten og en eventuell utryddelsesterskel forsvinner når fisket reguleres ned. Men så lenge fisket fortsetter uten regulering vil denne typen Allee-effekt ha samme konsekvenser som naturlige predasjonsdrevne effekter. Allee-effekter fra fiske kan i tillegg virke sammen med naturlige Allee-skapende mekanismer og gi opphav til samspill mellom effekter som kan bli svært vanskelig å

håndtere fra et forvaltningsperspektiv. Ikke bare vil det bli forsterket negativ bestandsvekst når det er lite laks, men en slik synergj vil også bidra til å ytterligere redusere bestandsstørrelsen i perioder med dårlige miljøforhold, og dermed bidra til å øke forskjellen mellom dårlige og gode perioder i en bestandssyklus.

En klar fare er at en ikke reduserer fiskeinnsats og uttak i takt med nedgang i bestandsstørrelse. Vi får da en situasjon der fisket framviser en type II funksjonell respons som vil føre til at fiskedødelighet øker og bestandens vekstrate går ned når det blir færre fisk. Et vanlig eksempel på dette er norsk vårgytende sild der den beregnede biomassen gytesild sank brått etter 1957 på grunn av overfiske. Fangstraten fortsatte å være stabil, både fordi fiskeinnsatsen økte og fordi silda, på grunn av stimatferden, ikke ble vanskeligere å fange etter hvert som antallet sild gikk ned. Dette medførte en svært stor økning i fiskedødelighet ved lav bestandsstørrelse og resultatet ble en økologisk og økonomisk kollaps (blant annet beskrevet i Hilborn & Walters 1992). Også i laksefisket er det ikke alltid slik at færre laks fører til at laksen blir vanskeligere å fange, og noen fiskereguleringer gjør at fisketrykket opprettholdes også når bestanden er liten.

En må være klar over muligheten for predator-drevne Allee-effekter, særlig i tilfeller der predasjon helt klart er en viktig kilde til dødelighet, dersom laksen i elva for eksempel har få gjemmesteder fra predasjon eller få perioder med mindre predasjon, og dersom de viktigste predatorerne er generalister. I slike tilfeller må man ta høyde for Allee-effekter, særlig siden disse effektene gjerne ikke er synlig og således ikke kjent før etter at en laksebestand har kollapset og man må i gang med en gjenoppbyggingsprosess. Temaet gjenoppbygging har sine helt egne problemer og får derfor en grundigere behandling i et senere kapittel.

5.2 Predasjon og menneskeskapte påvirkninger

Gjennomgangen ovenfor av problemene som kan oppstå knyttet til at en laksebestand blir fåtallig har også stor betydning for hvordan en bør vurdere og håndtere menneskeskapte påvirkningsfaktorer. En påvirkning som skaper dødelighet hos laks, vil dytte laksebestanden mot venstre i **Figur 5.1**, ned mot bestandsnivå hvor Allee-effekter øker i påvirkning. Med andre ord, en påvirkning kan ligge på et nivå som er uproblematisk ved middels til høy tetthet av laks, men blir sterkt problematisk og reduserer bestanden ved lav tetthet av laks. Et konkret eksempel er dagens trafikklyssystem, der en gul påvirkning som gir lusedødelighet på 10-30 % blir definert som et nivå for ingen endring, implisitt at det er antatt å være en dødelighetspåvirkning som er innenfor det en laksebestand kan forventes å tåle. Imidlertid vil det være stor forskjell mellom vassdrag i hvilken grad en slik påvirkning blir tålt, der en flat konstant prosentpåvirkning av denne typen kan være det som holder laksebestanden nede på et så lavt nivå at naturlig dødelighet som predasjon ellers blir på et for høyt nivå til at vassdraget noensinne kan gjenoppbygges, mens i andre vassdrag kan bestanden ha en laksetetthet som gjør at bestandens vekstrate holder seg positiv og den eneste konsekvensen er at det fiskbare overskuddet blir redusert.

Et av svarene vi får fra litteraturgjennomgangen i dette kapitlet er viktigheten av menneskelig påvirkning. I mange tilfeller er det gjort endringer i de fysiske og biologiske betingelsene rundt vassdragene på en måte som endrer samspillet mellom laks og predatorerne som spiser laks. Den kanskje viktigste, og på mange måter enkleste, endringen er de tilfellene hvor menneskeskapte trusselfaktorer har redusert mengden laks ned til et nivå hvor eksisterende predasjon får uforholdsmessig høy betydning. Men det er også andre konsekvenser og i det følgende skal vi gi noen eksempler på endringer rundt vassdragene som har gjort at predasjon kan ha økt i relativ betydning.

Det er en kjent sak at syke individer er mer sårbare for å bli spist av predatorer enn friske individer. I de fleste tilfeller vil en slik prosess være positiv for bestanden som helhet fordi syke og smittsomme individer fjernes. Ved menneskeskapt effekt som øker innslaget av syke individer, kan imidlertid dette kunne føre til ytterligere bestandsreduksjon. Det er viktig å påpeke at selv om individene ender opp med å bli spist i slike tilfeller, så er det ikke predatorer som er årsaken til denne reduksjonen. Disse prosessene er spesielt vanskelig å skille fra hverandre i tilfeller hvor sykdomsorganismer har lav virulens, det vil si skader verten lite, og er forbigående. Dette er fordi det i slike tilfeller vil være mulig å unngå å bli spist for en fisk hvis predasjonstrykket er lavt. I motsatt fall når sykdommen er svært dødelig, vil utfallet nesten være uavhengig av hvordan predasjonstrykket er på bestanden (Krkošek mfl. 2011). Et eksempel på en relativt lav virulent sykdom er lakselus hvor store individer av laksefisk fint kan leve med flere parasitter, mens små individer (som laksesmolt) tåler få lus før de dør.

Vassdragsutbygginger utgjør en påvirkning som endrer både biologiske og fysiske trekk ved elvene (Søndergaard & Jeppesen 2007). En elv kan i utgangspunktet ses på som en langsgående sammenhengende korridor for vandring som blir oppstykket og fragmentert når det etableres en fysisk barriere i form av en demning og et stilleflytende habitat i form av et magasin. Dette har igjen en rekke konsekvenser for forholdet mellom laks og ulike predatorer.

Demninger er i utgangspunktet barrierer som hindrer laksens oppvandring til områder ovenfor (Calles & Greenberg 2009). Dette kan avhjelpest på ulike måter, for eksempel ved å bygge fisketrapper, eller ved å sette ut rogn eller yngel i områder som ikke nås av gytefisk. Det er også viktig å sikre smoltens vandring nedover i vassdraget (Calles & Greenberg 2009; Noonan mfl. 2012). Vi vet at smoltens dødelighet kan være betydelig ved passering gjennom kraftstasjoner (Thorstad mfl. 2012). Skader som skyldes kollisjon med roterende turbinblad og andre strukturer, samt plutselige trykkforandringer, kan medføre både direkte og indirekte dødelighet (Ruggles 1980). Nedenfor kraftstasjonen vil skadet smolt være et lett bytte for predatorer, for eksempel ble rundt 70 % av radiomerket smolt tatt av predatorer nedenfor et kraftverk i Gudenå i Danmark (Koed mfl. 2002).

Vannmagasinet ovenfor demningen har ofte stilleflytende vann der nedvandrende smolt kan miste retnings- og vandringshjelp fra vannstrømmen, og i stedet må svømme aktivt og finne veien selv. Dette er et skifte som kan skape en økologisk felle med ulike negative konsekvenser (Robertson & Hutto 2006). Vandringshastigheten til smolten kan være betydelig redusert gjennom slike magasin (Stich mfl. 2015), noe som kan føre til at smolten blir forsinket fram til sjøen og dermed kommer fram til sjøen senere enn den burde (McCormick mfl. 1998).

Lengre tidsbruk i magasin fører til at smolten blir utsatt for predasjon over lengre tid enn når de vandrer ned vanlige elvestrekninger, noe som kan øke risiko for at de blir spist av predatorer (Jepsen mfl. 1998; Aarestrup mfl. 1999; Serrano mfl. 2009). I to danske undersøkelser (Jepsen mfl. 1998; Aarestrup mfl. 1999) ble det beregnet at 90 % av smolten døde i magasinene, der gjedde sto for over halvparten av dødeligheten og fugler for en tredel. Det er flere grunner til at predasjon i stillestående vann kan bli så høy. Én av grunnene er at magasin kan føre til at andelen stillestående vann øker, noe som kan gi økt antall av de predatorene som foretrekker slikt habitat. Et eksempel på dette er gjedde som i et irsk vassdrag økte betydelig i antall etter en elveregulering (Twomey 1965). Predatoratferd kan også være viktig, for eksempel er det vist at gjedde samler seg i inn- og utløpsområder under smoltutvandringen (Kennedy mfl. 2018), sannsynligvis fordi smolten her må vandre relativt konsentrert og derfor kan være lettere å finne og få tak i. Tilsvarende atferd er også vist for skarv (Koed mfl. 2006). Det kan virke som smolten er spesielt utsatt i overgangen mellom

grunne og dype områder, for eksempel er det vist høyest predasjon i områder hvor dypet endret seg raskt fra 1 til mer enn 25 m i en elvemunning (Jepsen mfl. 2006).

En nærmere undersøkelse av effektene av stillestående vann og smoltatferd i et skotsk vassdrag med både magasin og naturlig innsjø viste at den samlede dødeligheten under smoltvandringen ned til elvemunningen var høy, og bare 10 % av den merkede smolten kom fram (Honkanen mfl. 2021). En analyse av svømmeatferd viste at 49 % av retningsbevegelsene ikke var i retning mot innsjøutløpet, noe som forklarer hvorfor smolten bruker tid på å passere innsjøene. En slik svømmeaktivitet kan være med på å utsette smolten for predasjon i innsjø i større grad enn i elv. Dødeligheten i den delen av vandringen som foregikk i elv var betydelig lavere enn dødeligheten i stillestående vann (4-11 % km⁻¹ versus 16-53 % km⁻¹), og det ble ikke funnet forskjell mellom den naturlige innsjøen og de to magasinene. Samlet dødelighet var imidlertid noe høyere i den regulerte delen av vassdraget på grunn av ekstra dødelighet knyttet til passering av en demning.

Terskler bygd av mennesker kan også ha en negativ effekt på dødelighet. I en dansk undersøkelse fra to små elver med flere terskler ble smolt av ørret og laks satt ut ovenfor og nedenfor terskler. Det ble funnet et smolttap på 15-64 % som kunne knyttes til tersklene, og smolten som måtte passere terskel brukte opp til 9 dager lenger tid på nedstrømsvandringen (Aarestrup & Koed 2003). En tilsvarende effekt ble også funnet i den skotske elva Tweed, og da særlig ved lav vannføring (Gauld mfl. 2013). I begge tilfellene er det trolig predasjon som er årsaken. Merk at denne effekten av terskler ikke er generell, for eksempel ble det ikke funnet negativ effekt av terskler i den nord-irske elva Foyle (Newton mfl. 2019).

Vanntemperaturen i områdene nedstrøms kraftverket vil bli påvirket dersom det hentes vann fra dypere områder av magasinet. Dette vannet vil holde en høyere temperatur om vinteren enn vannet ellers i elva og kan føre til at betydelige områder blir uten isdekke om vinteren, slik det for eksempel er observert i Altaelva (Finstad mfl. 2004) og Divielva/Måselva (Svenning mfl. 2021). Det reduserte isdekket gjør at laksungene kan bli mer utsatt for predasjon fra varmblodige predatorer (for eksempel fiskender og mink) som er effektive ved lav temperatur sammenlignet med de vekselvarme og tregere laksefiskene. Predasjon fra laksand om vinteren i to år med manglende isdekke førte blant annet til betydelig redusert tetthet av ørretunger i et vassdrag i Nord-Amerika (Corser & Wilcox 2019).

Vannføring er en viktig faktor som er korrelert med dødelighet, og dette kan ha noe å si i vassdrag der vann blir tatt bort for bruk i andre sammenhenger. I flere av tersklene i undersøkelsen til Aarestrup & Koed (2003) blir vann ført bort, og det er en tendens til høyest dødelighet i de områdene der vannføringen er mest redusert. Den økte dødeligheten knyttet til terskler i elva Tweed i Skottland, var også størst når vannføringen var lav (Gauld mfl. 2013). For kongelaks viste en sammenligning av smoltoverlevelse i ett år med lav vannstand og ett år med høy vannstand klart bedre overlevelse ved høy vannstand (Cordoleani mfl. 2018). I et annet vassdrag ble det vurdert relativ påvirkning fra ulike biologiske og fysiske faktorer på overlevelsen til smolt av kongelaks, og denne analysen viste at lav vannføring var knyttet til lav overlevelse (Henderson mfl. 2019).

Miljøgifter kan påvirke laks på måter som øker faren for å bli spist av en predator. I et forsøk der laksunger ble utsatt for predasjon fra bekkerøye (*Salvelinus fontinalis*) var det stor forskjell i andelen laksunger som ble spist i forsøkene med og uten insektgift. De fleste laksungene i eksperimentene med insektgift ble spist i løpet av 24 timer (Hatfield & Anderson 1972). I et forsøk med en plantegift ble det funnet effekter på smoltens svømmeatferd, blant annet grad av stiming

eller alenesvømming, noe som kan ha konsekvenser for hvor utsatt hver enkelt smolt er for predasjon (Moore mfl. 2007).

5.3 Predasjon fra en fremmed (invaderende) art

En fremmed art er en art som opptrer utenfor sitt tidligere eller nåværende naturlige utbredelsesområde, utenfor det området artens naturlige spredningspotensial tilsier at den skal være (https://www.artsdatabanken.no/Pages/239656/Hva_er_en_fremmed_art_). En slik art vil være invaderende dersom den spres raskt kombinert med negative effekter på andre arter. I hvilken grad en invaderende art påvirker de ulike artene i et fiskesamfunn kan være vanskelig å forutsi og avhenger av flere ulike faktorer (Ricciardi & Cohen 2007; Havel mfl. 2015).

Gjedde er et eksempel på en fisk som er lett å få til å etablere seg i nye vassdrag. Ulike norske kilder peker på en spredningshistorikk helt tilbake til 1500-tallet (Hesthagen & Sandlund 2017). Som beskrevet i omtalen av gjedde som predator tidligere i kapitlet er gjedde en svært effektiv rov fisk og spredning av gjedde fører derfor til store endringer for fiskesamfunnene i vassdragene gjedde blir spredt til. Gjedde kom inn i Krøderen og nedre deler av Hallingdalselva på 1990-tallet og førte til at ørretbestanden utover 2000-tallet ble sterkt redusert både i innsjøen (Brabrand 2007) og nedre delen av Hallingdalselva (Brabrand 2009). Etter introduksjon av gjedde i Skjeltjønnen i Sagelv-vassdraget i Trøndelag i 1986 ble antallet ørret i innløpsbekken sterkt redusert i perioden 1987-1995, og en undersøkelse fra 2013 viste at tetthet av ørret hadde holdt seg på en brøkdel av nivået fra før gjeddeutsettingen (Hesthagen mfl. 2015). I små og relativt varme innsjøer i Sverige førte introduksjon av gjedde til at ørreten forsvant helt (Hein mfl. 2014), men gjedde og ørret er også vist å sameksistere i innsjøer i Norge (Hesthagen & Sandlund 2012) og Danmark (Jepsen mfl. 2000).

En viktig faktor for å bestemme hvor stor påvirkning gjedde har i et vassdrag er trolig hva slags tilgang byttefisk som ørret har til alternative leveområder med lavere predasjon. I undersøkelser i Nord-Amerika ble det vist at introduksjon av gjedde i et relativt ensartet vassdrag som Alexander Creek (Alaska) førte til at antallet kongelaks ble så redusert at bestanden stod i fare for å bli utryddet, mens påvirkningen i den nærliggende og langt mer varierte elva Deshka var mye mindre (Sepulveda mfl. 2013). Denne forskjellen i påvirkning fra gjeddepredasjon skyldes sannsynligvis at kongelaksungene i Deshka har tilgang på områder med lite gjeddepredasjon, mens slike refugier er fraværende i Alexander Creek.

5.4 Predasjon og klima

I en situasjon hvor klima blir varmere er det en utfordring å forstå hvordan ulike arter og samspill mellom arter vil påvirkes av økt temperatur og andre miljøendringer knyttet til global oppvarming. Sammenhengene mellom temperaturendringene og enkeltarters respons er relativt godt kjent, men hvordan samspillet mellom arter, for eksempel predasjon, blir påvirket er mer komplisert (Angilletta 2009). Predasjonsraten, det vil si hvor hyppig en predator klarer å fange og spise et bytte, vil avhenge av hvor godt predator og byttedyr gjør det, relativt sett, ved ulike temperaturer og andre miljøforhold (Dell mfl. 2014). Fisk yter gjerne best innenfor et gitt temperaturspekter, og så yter de dårligere ved høyere og lavere temperatur (Dell mfl. 2011). Forholdet mellom temperatur og ytelse varierer, for eksempel mellom arter, mellom livsstadier og også mellom ulike aktiviteter (Dell mfl. 2011; Englund mfl. 2011). Et eksempel er at en fisk kan ha ulik temperaturrespons når de leter etter mat og når de flykter fra en predator (Dell mfl. 2011), det vil si at en fisk kan være mer effektiv til å lete etter og finne mat innenfor ett temperaturområde og bedre til å unngå og flykte fra predatorer ved en annen temperatur.

Som et praktisk eksempel ble det gjort et forsøk i Sverige der det ble undersøkt hvor effektivt gjedde kunne fange ørret ved ulike temperaturer (Öhlund mfl. 2015). Ved temperaturer rundt 11 °C var angrepshastigheten til gjedde og unnvikelseshastigheten til ørret omtrent lik. Ved lavere temperaturer sank angrepshastigheten til gjedde raskere enn unnvikelseshastigheten til ørret og ved temperaturer under 7.5 °C ble nesten ingen ørreter fanget av gjeddene. Ved temperaturer over 11 °C var gjeddene svært effektive og få ørret slapp unna. Den lave effektiviteten til gjeddene ved lave temperaturer ble forsterket fordi gjeddene brukte lengre tid på å fordøye mat ved lave temperaturer, og dermed brukte de lengre tid før de ble klare til å jakte på ny.

Et annet relevant eksempel som beskriver hvordan temperaturendring fører til endret laksedødelighet er predasjon fra stripet havabbor (*Morone saxatilis*) og lakseabbor (*Micropterus salmoides*) på kongelakssmolt i elvemunninger i California (Nobriga mfl. 2021). De to predatorfiskene har en sørlig utbredelse og er tilpasset varmt vann, mens vassdragene i California er i den sørligste delen av utbredelsen til kongelaks. Modeller basert på akustisk merking viste potensiale for svært høy predasjon ved høy vanntemperatur og tydet på nær 100 % smoltdødelighet ved vanntemperatur over 20 °C.

Som beskrevet i dette kapitlet kan altså det faktiske predasjonstrykket variere med miljøforhold og dermed mellom år. Høye temperaturer i kombinasjon med lite vann kan gi et relativt høyt predasjonstrykk mens lave temperaturer i kombinasjon med høy vannføring kan gi et relativt lavt predasjonstrykk. En klimaendring med økende temperaturer og hyppigere perioder med tørke kan i en slik sammenheng være dårlig nytt, ved at det fører til økt predasjon på laks. Samtidig vil dette også avhenge av hvordan klimaendringer påvirker utbredelse og bestandsstørrelse av de ulike predatorartene.

6 Predasjon og gjenoppbygging

En rød tråd i denne gjennomgangen av predasjon på laks er forholdet mellom tetthet av laks og dødelighet fra predasjon. Dersom høy dødelighet fra ulike menneskeskapte trusselfaktorer ikke kompenseres for med tiltak, kan det føre til en nedadgående bestandsutvikling med færre og færre laks. En konsekvens vil da være at den relative påvirkningen fra ulike laksepredatorer blir større. I verste fall kan laksebestanden få så lav tetthet at den økte effekten av predasjon fører til et predasjonshull der laksebestanden holdes stabilt på et lavt nivå, eller til og med utryddes.

Dersom en laksebestand har blitt påvirket til et punkt hvor gytebestandsmåloppnåelsen er svært lav er det nødvendig å definere en gjenoppbyggingsplan. En slik plan beskriver en strategi hvor dødelighet fra fiske og/eller andre påvirkningsfaktorer blir redusert til et nivå som gjør at laksebestanden øker og kan nå gytebestandsmålet igjen etter en viss tidsperiode, og også nå en bestandsstørrelse der den har et høstbart overskudd. En slik plan bør inneholde fire deler: 1) en grenseverdi som definerer når gjenoppbygging bør iverksettes, 2) lengde på gjenoppbyggingsperioden, 3) en gjenoppbyggingsbane som en forventer at laksebestanden skal følge, og 4) en plan for overgangen til bærekraftig bruk etter gjenoppbyggingen (Powers 1996).

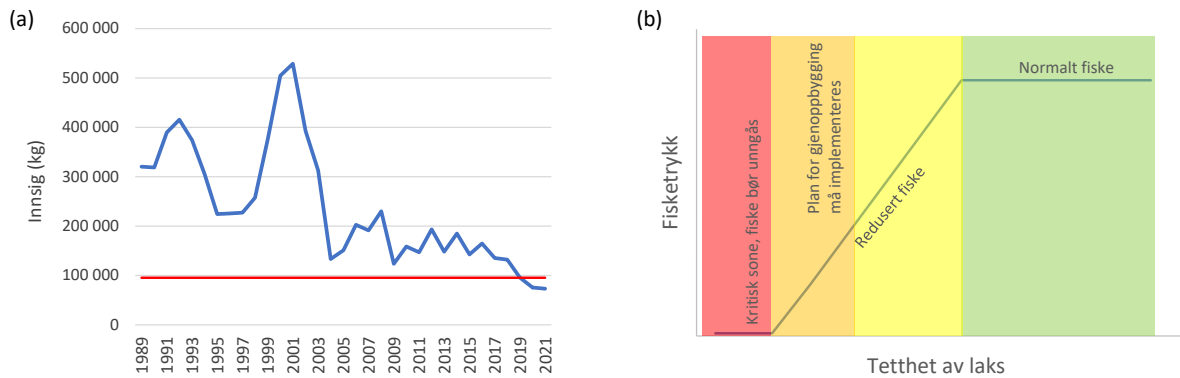
Oppsummert handler gjenoppbygging med andre ord om å redusere dødelighet til et nivå hvor mange nok laks overlever fram til gyting til at en negativ bestandsutvikling blir snudd og antallet laks i påfølgende generasjoner begynner å stige igjen. Den økte dødeligheten fra predasjon når det blir lite laks i en bestand kan være vanskelig å komme unna og i praksis er det to veier å gå for å slippe unna predasjonshull og starte gjenoppbygging: tiltak som reduserer dødelighet og/eller tiltak som øker produksjon. En mulighet som ofte løftes frem er å redusere laksens dødelighet gjennom å fjerne predatorer (predator kontroll). Oppmerksomheten et slikt mulig tiltak får samt problemene det kan medføre gjør at vi gir dette en egen drøfting i kapittel 7.

Et generelt trekk fra undersøkelser av kommersielle fiskebestander som har kollapset er imidlertid at det er overfiske og ikke predasjon som har drevet fram kollapsen. Dette til tross for at det gjerne kan være dokumentert høy og, i enkelte tilfeller, til og med stigende predasjon. Noen eksempler på bestandskollaps drevet frem av overfiske er torsk øst i Canada (Trzcinski mfl. 2006), torsk utenfor vestkysten av Skottland (O'Boyle & Sinclair 2012) og torsk i Østersjøen (Möllmann mfl. 2021). Felles for disse eksemplene er at overfiske reduserte rekruttering ned til et nivå hvor den relative effekten av naturlige kilder til dødelighet ble dominerende. I en slik situasjon vil gjenoppbygging bli vanskelig.

Det viktigste tiltaket for å minske dødelighet i en laksebestand og starte gjenoppbygging vil være å fjerne eller redusere påvirkningen fra de menneskeskapte trusselfaktorene som påvirker laksebestanden i et vassdrag. Ofte er trusselbildet sammensatt av flere faktorer og derfor vanskelig å gjøre noe med. I andre tilfeller er det enklere, for eksempel i vassdrag med høyt fisketrykk og ellers ingen kjent påvirkning. Et godt eksempel på et slikt vassdrag med et relativt enkelt trusselbilde er Tanavassdraget. I Tana er det et omfattende laksefiske men ellers er vassdraget relativt upåvirket av menneskelig aktivitet. Dette relativt enkle trusselbildet gjør at Tanavassdraget fungerer som en nyttig illustrasjon av problemene knyttet til lite laks og mulighetene for gjenoppbygging.

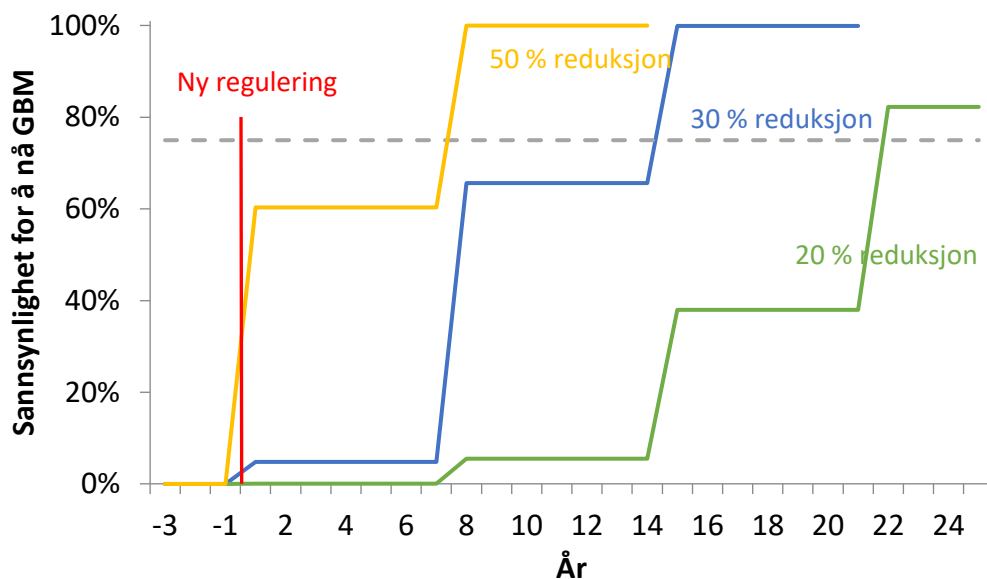
Utviklingen i lakseinnsiget til Tanavassdraget er synkende (**Figur 6.1a**). Helt siden den første vurderingen fra VRL i 2009 har det blitt påpekt at det samlede fisketrykket på Tanalaks langs kysten av Nord-Norge og i selve Tanaelva har vært for høyt. Resultatet har blitt en gradvis synkende trend, som i 2020 for første gang førte til at det samlede innsiget til kysten var lavere enn gytebestandsmålet for vassdraget. I Tanavassdraget har en svært høy andel av innsiget blitt tatt ut ved fiske over lang tid. Den samlede beskatningsraten på alle bestandene i Tanavassdraget i årene

2006-2016 har for eksempel blitt beregnet til over 70 % (Anon. 2020). En slik dødelighet på voksen laks vil dra bestandsstørrelsen langt mot venstre i eksempler som **Figur 4.7** og **Figur 5.1**, ned til nivå hvor det er økende sannsynlighet for Allee-effekter og hvor den relative graden av påvirkning fra predasjon øker betydelig. Dette er noe av grunnen til at det generelt bør holdes fokus på å redusere og helst unngå overfiske gjennom å dynamisk tilpasse fisketrykket opp mot mengden laks (**Figur 6.1b**).



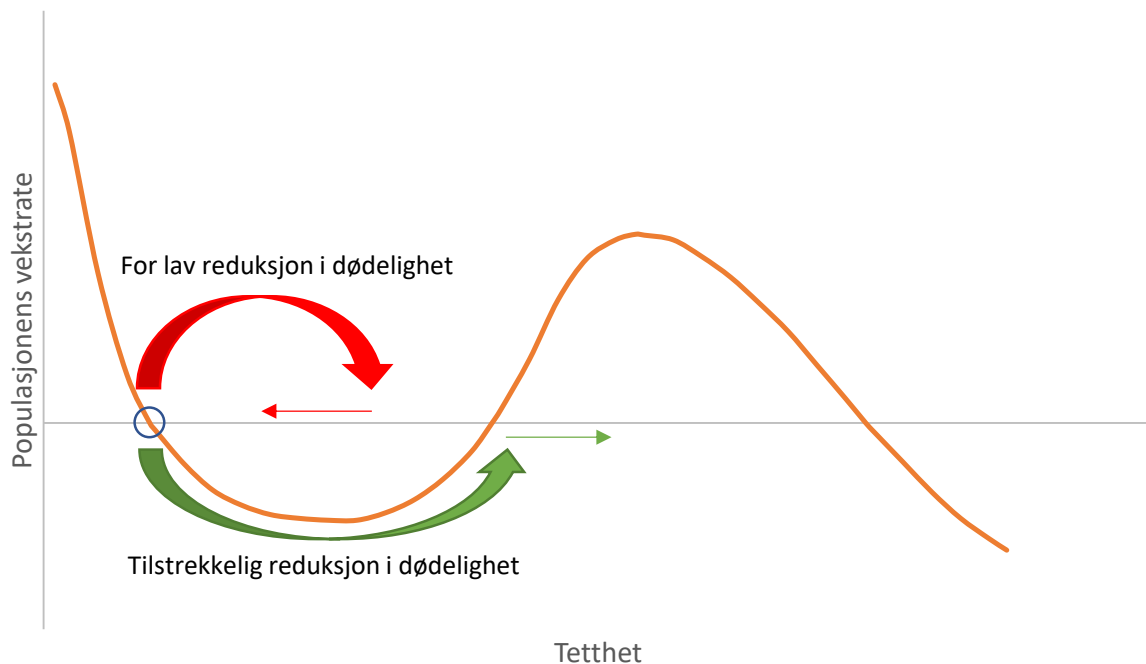
Figur 6.1. (a) Beregnet innsig (kg) av laks som hørte hjemme i Tanavassdraget i årene 1989-2021. Horizontal rød linje representerer grensen for bærbart overskudd, det vil si den minste mengden laks inn til Tanavassdraget som trengs for at vassdraget skal nå det samlede gytebestandsmålet sitt. (b) Sammenheng mellom tetthet av laks og fisketrykk innenfor en føre-var tilnærming til lakseforvaltning.

Ulik grad av reduksjon i fisketrykk gir i utgangspunktet ulik forventet tidslengde på gjenoppbyggingsprosessen (Figur 6.2). En sentral utfordring ved gjenoppbygging er derfor å finne hvor mye man kan (eller må) redusere for eksempel fisket for å gjenoppbygge bestanden. Dette er krevende fordi det stort sett er ukjent i hvilken grad annen dødelighet øker i takt med minskende tetthet av laks. Hvis vi igjen bruker Tanavassdraget som eksempel, så har det der vært et vedvarende høyt fisketrykk over flere tiår som har ført til at en stor andel av innsiget har blitt fanget før gyting. Dette fisket har over tid redusert mengden laks. Andre studier har vist at økende naturlig dødelighet (for eksempel predasjon) kan kamufleres av vedvarende høy fiskedødelighet (Cook mfl. 2015; Swain & Benoît 2015), og dette kan skape en tilsynelatende paradoksal situasjon der forvaltningen gjør reguleringsgrep for å minske fisketrykk uten at resultatet blir den forventede positive responsen i laksebestanden. Dette skjer fordi den relative økningen i predasjon kan gjøre at den totale dødeligheten opprettholdes på et høyt nivå selv om det gjøres forvaltningstiltak som reduserer fisket. Reduksjon i fisketrykk er fremdeles en nødvendig forutsetning for å få gjenoppbygging, men i slike tilfeller kan effekten av redusert fiske være mindre enn beregnet.



Figur 6.2. Illustrasjon av beregnet gjenoppbygging av laksebestandene i Tanavassdraget som et resultat av tre ulike reduksjoner i fisketrykke (gitt som % reduksjon i fisketrykket). Tall fra den norsk-finske overvåknings- og forskningsgruppen for Tanavassdraget (Anon. 2021).

Høy naturlig dødelighet ved lav tetthet av laks gjør at det kan bli nødvendig med langt sterkere tiltak enn antatt for å komme ut av tetthetsområdet med Allee-effekter og eventuelle predasjonshull (**Figur 6.3**). Det finnes eksempler fra andre fiskeslag på at dødelighet fra predasjon og påvirkningsfaktorer er så høy at stenging av fiske ikke i seg selv er tilstrekkelig. Da er man avhengig av enten å få redusert dødelighet gjennom ytterligere tiltak, enten mot predasjon eller mot andre påvirkninger, eller at det oppstår år med spesielt gunstige miljøforhold. Ett eller flere år med gunstige miljøforhold vil gi laksebestanden en dytt i retning høyre i **Figur 6.3** og kan være tilstrekkelig til å føre bestanden over i området med positiv vekstrate. År med dårlige miljøforhold kan i motsatt fall være det som endrer en i utgangspunktet grei bestandssituasjon, og føre bestanden ned i området med negativ vekstrate og videre til et lavt likevektspunkt.



Figur 6.3. Eksempel på mulig gjenoppbygging av en laksebestand som har havnet i et predasjonsnull og har tetthet på lavt likevektsnivå (krysningspunktet merket med sirkel). Ved for lav reduksjon i dødelighet (vist med rød pil) vil bestandseffekten være for lav til å komme forbi området med negativ vekstrate. Ved tilstrekkelig høy reduksjon i dødelighet vil bestanden komme ut av tetthetsområdet med negativ vekstrate og bestanden gjenoppbygges.

Det vi har beskrevet så langt i dette kapitlet og tidligere i kapitlene 4.5 og 5.1 er muligheten for at det kan oppstå økologiske vippepunkt («tipping points»). For laksen sin del kan dette oppstå dersom det er fisketettheter som gir negativ bestandsvekst slik det er illustrert rundt det ustabile likevektspunktet i **Figur 4.7** og der linjen for sterk Allee-effekt krysser fra positiv til negativ vekstrate i **Figur 5.1**. Slike vippepunkt finner man igjen i mange ulike systemer, og de kan føre til store og relativt raske endringer i tilstand (Folke mfl. 2004). Kunnskap om slike vippepunkt er derfor viktig i ressursforvaltning, men dessverre er det vanskelig å finne ut hvor de ligger, og ofte blir vippepunktene synlige først etter at de har blitt passert (Hughes mfl. 2013).

Det er klare kostnader knyttet til at en laksebestand blir redusert forbi et vippepunkt. Den nye tilstanden kan være på et lavt nivå som i praksis gjør det umulig å fiske, og det kan være ressurs- og tidskrevende å gjenoppbygge laksebestanden tilbake til et øvre likevektsnivå. Det vil i praksis være relativt enkelt å føre en laksebestand ned til en lav tetthet gjennom overfiske (og dødelighet fra andre menneskeskapt påvirkninger), men når laksebestanden først er nedfisket vil økt naturlig dødelighet fra predasjon potensielt være et hinder som gjør at det er langt mer komplisert å bygge opp laksebestanden enn det var å fiske den ned. Dette siste skyldes et fenomen som i økologien kalles hysteresis (Beisner mfl. 2003). Det tidligere nevnte eksempelet med torsk utenfor Newfoundland illustrerer problemet med hysteresis. Den naturlige dødeligheten til torsken økte parallelt med overfisket og til slutt ble den naturlige dødeligheten fra predasjon så stor at den i praksis har holdt torskebestanden nede på et lavt nivå i flere tiår etter at fisket ble stengt. Teoretiske studier indikerer at Allee-effekter kan føre til endringer som ikke lar seg reversere (Courchamp mfl. 2008), og indikasjonene fra Newfoundland er at en gjenoppbygging av torsk vil kreve en betydelig

innsats for å redusere det samlede predasjonstrykket gjennom torskens livssyklus (Neuenhoff mfl. 2019).

I praksis innebærer risikoen for Allee-effekter og muligheten for hysteresis at man bør være føre var. I et føre var-perspektiv bør det gjøres tidlige og relativt små forvaltningstiltak som har som mål å holde laksen i vassdraget trygt over mulige vippepunkt, heller enn å måtte ty til svært store og kostbare tiltak på et senere stadium. Dette føre var-hensynet bør være inkludert allerede når man definerer forvaltningsmål og terskler for når fiskedødelighet bør reduseres og gjenoppbyggingsprosesser implementeres.

7 Kan predasjon kontrolleres?

Et gjennomgående trekk i diskusjonene om predasjon på laks og eventuelle effekter av dette er en grunnleggende misforståelse av predasjon: At laksen som blir tatt av en predator ville vært i live og tilgjengelig for å bli fisket dersom predatoren ble fjernet. Eller sagt annerledes: Klarer man å redusere antallet predatorer vil det direkte føre til økt mengde laks. Dette er en antagelse som ofte ligger til grunn ved studier av påvirkning fra predasjon og ønskene om å redusere predasjonspress. I praksis vil imidlertid de kompliserte samspillene i et økosystem gjøre at en slik antagelse blir en overforenkling.

Predasjon kan føre til redusert konkurranse, økt ressurstilgang og bedre vekst (Gurevitch mfl. 2000), og dette er konsekvenser som gjør at forsøk på predator kontroll kan gi mindre fisk og ikke mer (Matsuda & Abrams 2006). Endringer i mengde og fordeling av en predator kan gi atferdsendringer hos både laks, andre byttedyr og andre predatorer, og konsekvensene for laksen kan dermed bli uforutsigbare (Sih mfl. 1998). Flere predatorarter kan påvirke hverandre, og både redusere risiko for predasjon på laks dersom predatorene hindrer hverandre og øke risiko dersom ulike predatorer gjør hverandre mer effektive (Vance-Chalcraft & Soluk 2005). Predasjon blir i det hele tatt en seleksjonsmekanisme som gjør at noen individ overlever og andre dør, og hvor de som overlever er de som best unngår predasjon. Et slikt seleksjonstrykk er gunstig og kan blant annet bidra til å motvirke negative konsekvenser av genetisk innblanding fra rømt oppdrettslaks, dersom rømt oppdrettslaks dør før den kan gyte. Avkom av oppdrettslaks har under eksperimentelle forhold vist seg å være et lettere bytte for større ørret enn avkom av villaks (Solberg mfl. 2020). Imidlertid vil seleksjon mot innkrysset laks, hvor predasjon kan være en av årsaksmekanismene, trolig føre til en reduksjon i bestandsstørrelse (Wacker mfl. 2021).

Predasjon som prosess og mangfoldet av predatorer er en grunnleggende del av næringsnett og økosystemprosesser. Det vil si at en eventuell målrettet kontroll av mengden av en predator på laks må vurderes i en næringsnett-sammenheng på grunn av potensialet for konsekvenser i ulike deler av næringsnettet. Byttedyrene representerer ikke bare en energioverføring til predatoren, men de endrer selv ulike deler av næringsnettet, de påvirker næringscyklus og flytter energi og næring mellom ulike områder og habitat, og de endrer atferd til andre arter. En endring av mengden av en predator kan dermed påvirke ikke bare mengden av laks, men også andre fiskearter samt mengden av mat til de andre fiskeartene og næringstilgangen innenfor økosystemet. Predatorer spiller en viktig rolle i resirkuleringen av næring i økosystemene og tiltak som reduserer mengden predatorer vil derfor ha en uheldig påvirkning både på energiflyt samt føre til at næringsmengden totalt og dermed produktivitet kan bli betydelig redusert (Schmitz mfl. 2010).

Alle disse koblingene i næringsnett gjør at predator kontroll er vanskelig å vurdere på økosystemnivå. I tillegg til kunnskap om disse koblingene, bør en også ha kunnskap om ulike faktorer knyttet til laks, som plassering av predasjon på skalaen mellom additiv og kompensatorisk dødelighet, mengde og type predatorer (for eksempel bestandsstørrelse, funksjonelle responser, numeriske responser), og tilgang til og antall av ulike byttedyr som kan spises i stedet for laks. Det finnes eksempler på at økt tilgang til alternative byttedyr gjorde at predasjon på laks ikke økte i en situasjon med økende antall predatorer (Phillips mfl. 2021; Leach mfl. 2022), noe som illustrerer viktigheten av å se helheten rundt laksen og være varsom med tiltak og inngrep som fører til reduksjon i mengden av andre fisk.

Til tross for denne kompleksiteten er det mulig å gjøre noen generaliseringer. Det viktigste er at predasjon kan stabilisere eller destabilisere et økosystem basert på i hvilken grad predasjonen er additiv eller kompensatorisk. Dersom predasjonen er additiv og omfattende kan predasjon

redusere mengden av en byttedyrart til svært lave nivå, noe som kan ha kaskadeeffekter i økosystemet. I enkelte tilfeller, med introduksjon av fremmede arter, har slik predasjon ført til helt nye likevektstilstander der enkelte byttedyrarter blir holdt nede på svært lave nivå. Dersom predasjonen for en stor del er additiv kan predator kontroll føre til en frigjøring av enkelte byttedyrarter og tillate at disse når høyere antall enn før kontroll av predator mengden. I praksis er det imidlertid kompensatoriske mekanismer som demper variasjon og vil fungere som en negativ tilbakevirkning på antallet byttedyr og dermed virker stabiliserende på antallet byttedyr til tross for forsøkene på predator kontroll (Errington 1967).

Før vi går videre med denne drøftingen, er det nødvendig med noen klargjøringer knyttet til predasjon og laks og potensialet for predator kontroll: For det første er det ikke slik at predatorer, ved fravær av kontroll fra menneskets side, vokser fritt i antall. På samme måte som det er mekanismer som begrenser mengden laks i et vassdrag vil det også være mekanismer som begrenser hva slags økning man kan se i antallet predatorer.

For det andre, de predatorene som er naturlig utbredt i norske laksevassdrag vil ikke i seg selv være til hindring for at elvene kan ha et stort antall laks. Laksen er godt tilpasset et liv med betydelig predasjonsrisiko, og så lenge tettheten av laks er god vil den relative betydningen av disse predatorene være lav.

For det tredje er det ingen automatikk i at en predator bare virker negativt på laksen. Fiskespisende fugl og pattedyr vil, for eksempel, spise andre fiskearter i tillegg til laks. Dette kan bidra til å redusere antallet både av fiskespisende fisk og av mulige konkurrenter til ungfisk av laks. Slike samspill vil bidra til å motvirke en negativ effekt av predasjon. Imidlertid er det ingen tvil om at enkelte ferskvannspredatorer har potensial til å redusere tetthet av ungfisk betydelig. Et eksempel fra små elver med utsatt ungfisk av laks viste at mink i perioder med høy fisketetthet forårsaket høy dødelighet og en reduksjon i fisketetthet (Heggenes & Borgstrøm 1988). Så snart fisketettheten kom ned på et lavt nivå stabiliserte den seg, og man fant ikke ytterligere negativ effekt av minken. Predasjon fra mink var høyest ved lav vannstand, og de undersøkte elvestrekningene hadde i tillegg få skjulmuligheter for ungfisken. Høyere vannstand og mer tilgang til skjul ville antagelig bidratt til å redusere de observerte effektene av mink.

For at predator kontroll skal virke i et laksevassdrag må predasjon fremfor alt være additiv. Dersom predasjonen er additiv, kan en reduksjon i antallet predatorer føre til økt overlevelse og flere laks. I praksis er det sjelden slik. Laksen lever i kompliserte økosystem med komplekse koblinger mellom predatorer, laks og andre arter i ulike livsstadier. Alle disse koblingene gjør at det kan bli vanskelig å forutsi konsekvensen av tiltak, og ofte viser det seg at effekten av tiltak vi gjør for å endre dynamikken i økosystem ikke er slik vi hadde forventet.

Gjedde er et eksempel på en predator hvor kannibalisme, altså at store gjedder spiser små gjedder, spiller en viktig rolle i å strukturere og begrense gjeddebestanden. I elva Frome i England var det små til middels store gjedder som sto for predasjon på laksunger, og dødeligheten til disse gjeddene skyldtes predasjon fra større gjedder (Mann 1980; Mann 1982). I slike situasjoner, der kannibalisme er en viktig regulerende faktor for bestandsdynamikken til en predator, så er det stor sannsynlighet for at eventuelle forsøk på å gjennomføre predator kontroll kan få uønskede konsekvenser. Mann (1982) spekulerte i at fjerning av større gjedde kan føre til flere små gjedder. En slik konsekvens ble observert i innsjøen Windermere på 1960- og 1970-tallet, der fiske med garn førte til færre store gjedder og en betydelig økning av små gjedder (Kipling & Frost 1970), og dermed økt predasjon på laksunger og smolt. I tillegg til å endre størrelsesstrukturen til gjeddebestanden, kan forsøk på å endre mengden gjedde også få konsekvenser for andre predatorer

på laks. Et eksempel på dette er fra elva Lee i Irland. Denne elva ble regulert på 1950-tallet og det ble etablert to magasin som ga en betydelig økning i mengden egnet habitat tilgjengelig for gjedde (Twomey 1965). Det ble satt i gang et program for å redusere mengden gjedde, og fra 1956 til 1964 ble det tatt ut i snitt 9 000 gjedder per år med garn i gytetiden, og ellers i året med ruser og stang. Noen avgrensede områder av magasinene ble også behandlet med rotenon. I tillegg fanget sportsfiskere rundt 2 000 gjedder per år. Innsatsen førte til at mengden gjedde ble betydelig redusert i begge magasinene, men den forventede positive effekten på laksedødelighet, og da særlig tapet av smolt, ble ikke funnet. Noe av årsaken kan være at færre gjedder i magasinene førte til flere ørret, og disse viste seg å være vel så effektive predatorer på smolt som gjedde (Twomey 1976). På toppen av økt predasjon kom også problemene knyttet til at mye smolt døde i turbinene, samt alle de negative konsekvensene av redusert bestandsstørrelse vi har omtalt tidligere i dette kapitlet.

Som vist tidligere i gjennomgangen av predasjon fra fugl som laksand og skarv er det eksempler på at fuglepredasjon kan spise en betydelig andel av laksefisk i vassdrag (for eksempel Kennedy & Greek 1988; Koed mfl. 2006). Det er imidlertid viktig å være klar over at mange av studiene som har sett på fiskespisende fugl og laksefisk har basert seg på observasjoner og diettdata, og det kan være vanskelig å regne om slike data til meningsfulle mål på grad av påvirkning på laks. Slike omregninger krever som minimum god informasjon om både fugl- og fiskebestandene, samt pålitelige tall på konsumering og energetikk. En gjennomgang av studier som har forsøkt å redusere predasjon fra fiskespisende fugl, viste at de fleste studiene hadde grunnleggende svakheter som gjorde det vanskelig å konkludere om påvirkning og eventuelle gunstige effekter av å kontrollere mengden fugl (Marquiss mfl. 1991).

Publiserte forsøk på å kontrollere mengden fiskespisende fugl tyder på at dette ikke er uten problemer, i hovedsak knyttet til at laksendene er svært mobile og beveger seg betydelige distanser når de er på næringssøk. De vil derfor raskt rekolonisere områder som har blitt attraktive etter at utskyting har redusert mengden laksender. I treårsperioden 1982-84 ble 954 laksender skutt på en 170 km lang elvestrekning i den kanadiske elva Restigouche, og det ble beregnet at reduksjon i antallet laksender skulle gi en ekstra smoltproduksjon på rundt 170 000 smolt (Anderson 1986). Den totale utskytingen på 954 fugl førte imidlertid bare til at antallet ender i området om våren ble redusert med mindre enn 100 fugl, og antallet andunger fra reir i området ble redusert med mindre enn 125. Et annet tilsvarende eksempel er fra elva Dee i Skottland. Selv om 49 laksender ble skutt førte det bare til 16 færre ender på den 20 km lange elvestrekningen (Marquiss mfl. 1998). I begge disse eksemplene ble det i liten grad funnet sammenheng mellom antallet laksender og antallet oppvandrende laks.

Fuglenes mobilitet og evne til å finne attraktive områder som blir ledig på grunn av utskyting får noen konsekvenser: Først og fremst må en utskyting være intensiv for å kunne ha en effekt. Sporadisk uttak av fiskespisende fugl vil sannsynligvis ikke ha noen påvirkning. For det andre bør en utskyting overvåkes tett både i området med utskyting og i omkringliggende områder. For det tredje vil en intensiv utskyting ikke bare ha lokal effekt. Mange fugler må skytes for å gi selv relativt moderate lokale effekter, og denne utskytingen vil føre til fugleforflytninger der en betydelig andel av fuglen som skytes holder til i andre områder og sannsynligvis ikke ville besøkt den aktuelle lakseelva dersom det ikke foregikk utskyting. Av studiene som har forsøkt å redusere fuglepredasjon gjennom enten å avlive fugl eller skremme de bort, er det få som kan vise til at mengden fugl faktisk har blitt redusert og enda færre som kan vise frem en positiv effekt på mengden fisk (Draulans 1987; Harris mfl. 2008).

Tilsvarende kompliserende konsekvenser av forsøk på predatorkontroll ser vi ikke bare på fugl, men også på et pattedyr som mink. Mink er en predator som er en innført art som ifølge Artsdatabanken (<https://artsdatabanken.no/Fab2018/N/160>) har stort invasjonspotensiale og høy økologisk effekt på grunn av dokumenterte negative effekter på et stort antall arter som spenner fra invertebrater og amfibier til fugl og pattedyr (Bonesi & Palazon 2007). Mink er derfor uønsket i norsk natur, svartelistet og kan jaktes hele året. Det har vært gjort suksessfulle forsøk på å redusere antallet mink, for eksempel rundt øvre del av Themsen (Harrington mfl. 2009) og på Hebridene (Moore mfl. 2003). En nøkkel til å få reell reduksjon i antall mink er målrettet fangst, og da spesielt hunner, på sen vinteren og våren (Harrington mfl. 2009). Mink fanget på sensommer og høst vil i hovedsak være ungmink som ikke har egne territorier, og slik fangst vil da ha liten effekt på mengden mink langs et vassdrag. Et annet poeng er at fangst av territoriehevdende mink vil føre til at territorier blir ledige og kan i kortere perioder føre til at antallet mink i et område øker ettersom flere minker vil forsøke å etablere kontroll over ledige territorier. Fjerning av mink er vist å gi positive effekter på for eksempel fugl (Ratcliffe mfl. 2008). De eventuelle effektene fjerning av mink har på laksunger kan være vanskelig å forutsi, ettersom minken påvirker både konkurrenter til og predatorer på laksungene.

Ofte brukes begrepet predatorkontroll om forsøkene på å redusere dødelighet gjennom å redusere antallet av ulike predatorer. Gjennomgangen i dette kapitlet viser at ordet kontroll i denne sammenhengen er misvisende. Det viser seg å være en vanskelig øvelse både å redusere mengden av en predator til nivå som faktisk reduserer predasjonstrykk samt å forutsi konsekvensene dette har for laksen. Ulike laksefisk blir ofte antatt positivt påvirket av ulike former for predatorkontroll, men de fleste eksemplene med en viss grad av suksess er enten kortvarige eksperimentelle forsøk over liten skala som i liten grad er relevante på bestandsnivå, eller mer langvarige forvaltningsendringer over stor skala med begrenset evaluering (Walsh mfl. 2012).

De eneste relativt gode eksemplene vi finner i litteraturen på predatorbekjempelse med forutsigbare konsekvenser er de tilfellene der en ny predator har kommet inn og etablert seg i et vassdrag. I disse tilfellene vil predatorkontroll representere et forsøk på å returnere vassdraget til opprinnelig tilstand, men selv dette kan by på problemer. Variasjoner i miljø som påvirker predatorer og ulike byttefisk ulikt vil komplisere hva slags respons man får fra forsøk på predatorkontroll, og det finnes eksempler hvor selv svært omfattende innsats for å redusere predasjon i relativt isolerte områder ikke har gitt ønsket respons hos byttefisk (for eksempel Skorupski mfl. 2012).

Flere av de mest omfattende forsøkene på å kontrollere predasjon foregår i Alaska, for eksempel i Alexander Creek (beskrevet ovenfor i delen som omhandler predasjon fra fremmede arter). Ettersom kongelaksen i Alexander Creek sto i fare for å bli utryddet, ble det i 2011 satt i gang en årlig utfisking av gjedde i vassdraget (Rutz mfl. 2020). Utfiskingen ble gjort med garn i stillestående vann i mai (gytetiden til gjedde), og hvert år ble de ulike områdene fisket kontinuerlig med garn helt til fangsten i garnene viste en 85 % reduksjon i fangst per innsats sammenlignet med første garndag. På denne måten ble over 20 000 gjedder tatt ut, over halvparten i løpet av de tre første årene av utfiskingen, og resultatet var en stigende trend i antallet kongelaks i systemet fra 2013, et par år etter at utfiskingen startet (Dunker mfl. 2020). Tilsvarende utfiskingstiltak er satt i gang de siste årene i flere andre vassdrag i Alaska. En felles erfaring fra alle disse er at det er mulig å redusere predasjon ved systematisk utfisking over flere år. Det viser seg imidlertid umulig å fjerne gjedde helt og det er derfor nødvendig å opprettholde innsatsen årlig for å unngå at antallet gjedder raskt tar seg opp igjen.

Predatorkontroll kan medføre store og kostbare prosjekt. Et eksempel finner vi i Yellowstone (USA), hvor invaderende kanadarøye ble fisket ut over en 15-årsperiode til en årlig kostnad på rundt to millioner dollar uten at omfanget av utfisket var stort nok til at bestanden av kanadarøye ble redusert (Syslo mfl. 2011). Dette illustrerer at det er viktig å systematisk overvåke og evaluere effekter ved gjennomføring av et predatorkontroll-program, og om innsatsen har den forventede effekten (Zelasko mfl. 2016). Vi går derfor litt nærmere inn i noen av utfordringene i et eget delkapittel nedenfor (kapittel 7.1).

Selv systematisk predatorkontroll i et omfang som Alexander Creek, der det var tegn til at mengden kongelaks økte etter omfattende utfisking av gjedde, er ikke uten komplikasjoner som på sikt kan skape nye problemer. Garn er for eksempel fiskeredskap som er selektive på størrelse, og som lite effektivt fanger de minste gjeddene (Pierce & Tomcko 2003). Dette kan føre til at først og fremst de større gjeddene fanges og konsekvensen blir at en selvregulerende og tetthetsavhengig mekanisme som kannibalisme blir borte (Haugen mfl. 2007). Et størrelsesselektivt fiske vil også skape en seleksjon i gjeddebestanden i retning tidligere kjønnsmodning og en dreining i retning mindre gjedder (Kipling & Frost 1970; Ylikarjula mfl. 1999), nettopp de størrelsesgruppene som i størst grad spiser laksunger (Svenning mfl. 2020). Videre vil færre gjedder av samme størrelse føre til mindre intraspesifikk konkurranse og færre store gjedder føre til at gjenlevende gjedder kan jakte uten risiko for selv å bli spist, og begge deler fører til at de gjenlevende gjeddene blir mer effektive predatorer (Eklöv 1992; Nilsson & Brönmark 1999).

Sportsfiskere kan være en del av forsøk på predatorkontroll, basert på en generell tanke om at sportsfiskernes fangst vil bidra til å redusere mengden predatorer. I praksis er imidlertid sportsfisket utsatt for de samme ulempene knyttet til størrelsesseleksjon som er beskrevet for garn ovenfor, og sportsfiskernes effektivitet minsker gjerne ved at de mister interessen for å fiske når de største individene er tatt bort (Pierce mfl. 1995).

En gjennomgående tråd i dette kapitlet er at predatorkontroll er uforutsigbart og krevende, og dersom man skal planlegge gjennomføring av et predatorkontroll-program må det tas hensyn til ulike kilder til usikkerhet. Den kanskje viktigste er at mengden predatorer må reduseres tilstrekkelig til at det gir effekt på overlevelsen til laks. Selv relativt betydelig inngrep i mengden predatorer kan ende opp uten målbar effekt, slik det for eksempel ble observert i elven San Joaquin i California (Michel mfl. 2020). Her ble 40-70 % av fiskepredatorene fjernet fra enkelte elvestrekninger uten at det ga økt overlevelse for kongelaksunger. Spørsmålet om hvor stor reduksjon i predasjon som er nødvendig er utfordrende å svare på fordi 1) dødelighet hos laks kommer fra ulike og usikre kilder, som blant annet predatorer, sykdom og fiske, 2) dødelighet er vanskelig å måle, blant annet fordi laksens dødelighet fra predasjon endrer seg på en ikke-lineær¹ måte opp mot mengden predatorer slik at grad av dødelighet vil avhenge av hvor og når man forsøker å måle den, og 3) innsamlede

¹ Den enkleste antagelsen man kan gjøre om forholdet mellom en predator og laks er at det er lineært, det vil si at andelen laks som blir tatt vil øke additivt med en fast faktor etter hvert som det blir flere predatorer. Denne økningen i dødelighet vil være lik stigningstallet i linjen som beskriver forholdet mellom dødelighet og mengden predatorer. Antagelsen om linearitet er imidlertid basert på noen forutsetninger, for eksempel at det ikke er individuelle forskjeller i hvor effektivt ulike lakseindivider unngår predasjon eller hvor effektivt ulike predatorer fanger laks. Det er også forutsatt at ulike predatorindivider ikke påvirker hverandre. Sannsynligvis er ingen av disse forutsetningene særlig realistiske.

Individuelle forskjeller og interaksjoner mellom predatorer kan gi det vi kaller en ikke-lineær forskjell i dødelighet med økende tetthet av predatorer (Delong & Vasseur 2013; Stallings & Dingeldein 2012). Ved noen tettheter kan påvirkningene føre til lavere dødelighet enn forventet fra en lineær modell (Soluk & Collins 1988), ved andre tettheter kan samspillet av ulike faktorer føre til høyere dødelighet enn forventet (Stallings & Dingeldein 2012).

data som for eksempel antall laks som blir spist, predatorers mageinnhold, og predatorers størrelsesselektivitet vil typisk mangle presisjon og omfang som er nødvendig for å skille ulike kilder til og former for dødelighet.

Dersom det er en ikke-lineær sammenheng mellom dødelighet og tettheten predatorer kan det føre til at det må gjøres en betydelig reduksjon i predasjon før det blir målbar effekt for laks (for eksempel Neuenhoff mfl. 2019). Samtidig må ikke predator kontroll føre til så store inngrep i predatorbestanden at predatoren blir redusert til bestandsnivå som er under predatorens bevaringsgrenser, og dette er en problemstilling med egne utfordringer og egen usikkerhet.

Oppsummert vil vi fremheve at predator kontroll er mest egnet til å løse lokale og midlertidige problem, og predator kontroll er generelt sett ikke et praktisk verktøy som kan benyttes på et stort område, både av økologiske og økonomiske grunner. Fjerning av predatorer kan ha konsekvenser som både går mot forventning og ikke er tilsiktet både for laks og andre arter i og rundt vassdragene. Som en konsekvens bør en eventuell forvaltning av predatorer ha en klar langtidsstrategi som inkluderer overvåkning og evaluering av tiltakene.

7.1 Utfordringer knyttet til å evaluere predator kontroll

Det er i praksis to trinn involvert når effektiviteten til en eventuell predator kontroll skal evalueres. For det første må en få fastslått hva slags størrelsesorden og omfang predasjonen har. Deretter må effektiviteten til tiltakene som gjøres mot en predator bli evaluert.

Når en skal beregne omfanget på predasjon fra en predator må det brukes metoder som er tilpasset det livsstadiet som blir spist og predatoren som er involvert. For eksempel vil predasjon på ungfisk fra en fisk eller fugl måtte håndteres annerledes enn voksenpredasjon fra sel eller oter. En evaluering av effektiviteten til et kontrollprogram må også ha en slags standardisering av tallmaterialet og hvordan det rapporteres. For eksempel vil en laksunge som spares fra predasjon gjennom predator kontroll ha mindre verdi målt i bestandspåvirkning enn en voksen laks som blir spart fra predasjon (eller fiske). Det kan derfor være nyttig å etablere en slags konvertering, for eksempel slik at en laksunge spart blir konvertert til en voksen laks-ekvivalent.

En evaluering av et kontrollprogram kan gjøres på ulike måter over ulike tidsskalaer. Den enkleste, vanligste og raskeste måten å evaluere på er å telle eller beregne antallet predatorer som fjernes. Korttidseffekten, ofte kalt marginalgevinsten eller grensegevinsten, av å fjerne dette antallet predatorer kan beregnes som produktet av antallet individ av en predator som fjernes, gjennomsnittlig mengde laks som tas av hvert predatorindivid og et estimat på hva som er predatorens vanlige overlevelse. Marginalgevinsten forteller med andre ord mengden laks som relativt umiddelbart spares gjennom å redusere bestanden av en predatorart med ett individ på ett bestemt tidspunkt og sted.

En måte å tallfeste marginalgevinsten er å gjøre et før-etter, kontroll-påvirkning studie (Before-After, Control-Impact [BACI]; Stewart-Oaten & Bence 2001). Grunntanken med slike studier er at man undersøker for eksempel overlevelsen til laks i minst to områder av et vassdrag. Det ene området velges ut som kontroll og berøres ikke av tiltak mot predator, mens det gjennomføres tiltak i det andre. Overlevelsen til laks undersøkes før og etter at tiltak mot predasjon er gjennomført. For flere detaljer er det nyttig å se for eksempel Michel mfl. (2020) som beskriver et praktisk eksempel på hvordan et slikt studie kan gjennomføres.

Det er imidlertid viktig å være bevisst på at den umiddelbare marginale gevinsten beskrevet ovenfor ikke reflekterer langtidseffektene av et kontrollprogram. Grunnen til dette er ulike former for kompensasjon, som det finnes flere typer av. Kompensatoriske mekanismer hos laksen (for eksempel tetthetsavhengighet) vil kunne føre til betydelige endringer i den realiserte effekten av

predatorkontroll over tid. Kompensatorisk atferd hos predatorene vil også endre effekt. Når en predator fjernes kan det føre til at andre individ, enten av samme predator som ble fjernet eller av en annen art, vandrer inn i området med predatorkontroll og erstatter de fjernede individene. Færre predatorindivid kan føre til redusert konkurranse mellom de gjenværende predatorene slik at disse kan spise mer laks, nettoresultatet kan bli liten eller ingen gevinst av predatorkontrollen.

En langtidsevaluering av et kontrollprogram bør fremdeles være basert på en kontrollpåvirkning sammenligning satt inn i en tidsserieanalyse, for eksempel en intervensjonsanalyse. En slik analyse ser på hvordan variable endrer seg underveis i en tidsserie, for eksempel overlevelsen til laks før og etter at tiltak mot en predator er gjennomført (Larsen mfl. 2019). Dette vil kreve en omfattende overvåking som gjør det mulig å måle både variable relatert til den umiddelbare effekten (marginalgevinsten) og variable lengre ut i livssyklusen til laks slik at eventuelle kompensasjonseffekter kan fanges opp. Dette blir både en styrke og en svakhet ved tilnærmingen. En styrke er at en kan få et mål på kompensasjon slik at en står igjen med en netto langtidsgevinst av kontrollprogrammet. En svakhet er at responsvariablene kan påvirkes av andre faktorer som endrer seg underveis i kontrollprogrammet. Dersom for eksempel sjøoverlevelsen endrer seg på grunn av klimaforhold vil det kunne føre til at eventuelle effekter av predatorkontroll blir skjult.

Det er i det hele tatt vanskeligere å evaluere effekten av predatorkontroll rettet mot predasjon på laksunger enn predasjon senere i livssyklusen til laks. Dette skyldes at en stor del av livet og dødeligheten til laksen fremdeles gjenstår i ungfiskstadiet. Laksungen skal gjøre ferdig elvestadig og bli smolt, gjennomføre en smoltvandring og så overleve ute i havet. Desto lenger den gjenværende delen av livssyklusen er, desto mer støy vil akkumuleres underveis og gjøre det vanskeligere å detektere effektene av en enkeltstående dødelighetsfaktor som predasjon.

8 Predasjon og tradisjonell kunnskap

Tradisjonell kunnskap kan defineres som en dynamisk kunnskapsform som rommer kunnskap, praksiser og tro som er utviklet og opprettholdt av urbefolkningsgrupper og lokalsamfunn i samspill med omgivelsene, der historisk og kulturell kontinuitet og overføring av kunnskap mellom generasjoner blir vektlagt (Rybråten & Gómez-Baggethun 2016). Når det kommer til bruk av laks som en ressurs kan tidsaspektet strekke seg langt tilbake, for eksempel er de eldste sporene av bosetning langs Tanaelva rundt 6 000 år gamle (se en oppsummering i Pedersen 2021). Over mange generasjoner har det derfor blitt opparbeidet en naturforståelse som representerer et verdifullt bidrag inn i ressursforvaltningen og som informasjonskilde inn i naturvitenskap. Verdien av lokal og tradisjonell kunnskap er i Norge formalisert i § 8 i Naturmangfoldloven.

Det store Tanavassdraget på grensen mellom Norge og Finland representerer en god illustrasjon av spenningen mellom det tradisjonelle og det naturvitenskapelige. På den naturvitenskapelige siden har både vitenskapsrådet og den norsk-finske overvåknings- og forskningsgruppen for Tana gjort vurderinger av gytebestandsmåloppnåelsen i Tana og avdekket en til dels stor mangel på gytelaks de siste to tiårene. Laksefisket i Tana er regulert gjennom en avtale mellom Norge og Finland, og historisk har disse avtalene regulert et fast fiske uavhengig av størrelsen på innsiget. Det årlige fisketrykket i vassdraget har derfor forblitt høyt selv når innsiget har sviktet, og resultatet har blitt en betydelig årlig overbeskatning. Med dette som bakgrunn gjennomførte Norge og Finland en grundig reforhandling av avtalen midt på 2010-tallet med sikte på å redusere det totale fisketrykket i en slik grad at en gjenoppbygging av laksebestandene kunne starte.

Overfiske som årsak og behov for reduksjoner i fiske som eneste løsning har blitt møtt svært negativt lokalt i Tana (for eksempel Holmberg 2018, Hiedanpää mfl. 2018). En intervjuundersøkelse av fiskere i Tanadalen viser at mange lokale fiskere deler en grunnleggende antagelse om at det tradisjonelle kulturelle fisket i seg selv er bærekraftig slik at i den grad laksebestandene i vassdraget i dag har et problem så er det problemet skapt av tilreisende fiskere og predasjon (Hiedanpää mfl. 2020). Denne holdningen ligger til grunn for en alternativ hypotese om tradisjonell predator kontroll som er detaljert beskrevet i Pedersen (2021). Rapporten er fundamentert på følgende definisjon av tradisjonell kunnskap med vekt på forvaltning i Tana: «Nedarva kunnskap om bruk av tradisjonelle forvaltningsmetoder som har bidratt til å sikre en bærekraftig balanse mellom predatorer og laksebestand(en)» (Pedersen 2021, s. 13).

Kort oppsummert ligger det i hypotesen om historisk predator kontroll at laksen er omgitt av en rekke arter av fisk, fugl og pattedyr som ukontrollert vil spise laks dersom ikke menneskene rundt vassdragene griper inn og reduserer mengden predatorer til et nivå som gjør at nok laks overlever til at det tradisjonelle fisket blir bærekraftig. Dersom mennesket ikke gjør jobben mot predatorerne vil mengden av disse øke ukontrollert og føre til at mengden laks vil gå ned. Historisk skal man ha forvaltet ulike predatorer i Tana gjennom fiske og jakt, men i takt med at de tradisjonelle forvaltningsmetodene ble borte på siste halvdel av 1900-tallet skal mengden predatorer ha økt og ført til mindre laks. Det foreligger imidlertid ingen nærmere dokumentasjon av effekten av en slik tradisjonell forvaltning av vassdraget, og Pedersen (2021) nøyer seg med å slå fast at slik kontroll har foregått og at den har vært effektiv. Likeledes blir ulike sider ved predasjon, for eksempel knyttet til additiv og kompensatorisk dødelighet og samspill mellom arter i liten grad problematisert utover å si at de ulike predatorerne er meget effektive.

Vi har i tidligere kapitler i denne temarapporten vist at forskning har opparbeidet en generell solid kunnskap om ulike predatorer på laks (kapittel 2), hvordan disse påvirker ulike faser i laksens

livssyklus (kapittel 3) og hva slags påvirkning predasjon, sammen med fiske, har ved ulike nivåer av gytebestandsmåloppnåelse (kapittel 5.1). Denne bakgrunnskunnskapen illustrerer at predasjon spiller en viktig rolle i laksens bestandsdynamikk, spesielt i vassdrag med særlig svak gytebestandsmåloppnåelse. Bestandsutviklingen i Tana over tid viser at høyt fisketrykk over flere årtier kan gå bra lenge, særlig dersom gunstige naturforhold for laksen kan hjelpe med å holde bestanden på høyre side av **Figur 4.7**. Marginene vil imidlertid være små, og kombinasjonen høyt fisketrykk og vanskeligere miljøforhold (som dårlige overlevelseshforhold i havet) kan bidra til å flytte laksebestanden mot venstre, til et punkt hvor andre dødelighetsfaktorer som predasjon får økt betydning og sørger for å dra laksebestanden ytterligere mot venstre og ned på et lavere likevektspunkt i **Figur 4.7**. I elver med lavt fisketrykk ville predasjonen vært uproblematisk for laksebestanden. Det er når dødelighetsmønstrene fra faktorer som fiske, predasjon og sjøoverlevelse blir kombinert at mulighetene for en bestandskollaps oppstår.

En tråd som går igjen i den tradisjonelle kunnskapen knyttet til predasjon på laks i Tana er at det ikke er mulig å få tallrike laksebestander uten en form for predator kontroll (Pedersen 2021). Historien om hvordan torskebestanden utenfor Newfoundland kollapset har mange likhetstrekk med bestandsutviklingen i Tana og viser at fullrekrutterte fiskebestander kan tåle betydelig predasjon. Den viktigste predatoren på voksen torsk i den nordvestlige delen av Atlanterhavet er havert. Bestanden av havert i området mellom Newfoundland og Grønland ble kraftig redusert gjennom fangst på 1800- og 1900-tallet, ned til en bunn på rundt 8 000 individ i 1960. Fredning førte så til at antallet økte eksponensielt, opp til over 420 000 individ i 2016 (Hammill mfl. 2017). Økningen i antallet havert har ført til betydelig økt predasjon på voksen torsk, men modellering av utviklingen i ulike kilder til dødelighet viser at nedgangen i torskebestanden fra 1960 til 1990 skyldtes fisketrykket, særlig utover 1980-tallet, og ikke var et resultat av økt predasjonstrykk (Neuenhoff mfl. 2019). Økningen i predasjon har imidlertid holdt den sterkt nedfiskede bestanden av torsk nede i et predasjonshull siden tidlig på 1990-tallet (Swain & Benoît 2015). Det er imidlertid interessant å se at historiske mengder av havert i området på 1800-tallet (Lavigueur & Hammill 1993) var minst på nivå med det man finner i dag, samtidig som torskebestanden rundt 1850 antagelig hadde en biomasse som var fem ganger så høy som den høyeste biomassen som ble beregnet i nyere tid (Rosenberg mfl. 2005). Denne typen historikk forteller oss at fullrekrutterte fiskebestander kan tåle betydelig predasjon. Vi har ingen grunn til å tro at ikke det samme gjelder laks.

9 Hvor går veien videre med laks og predasjon?

I utgangspunktet er ikke predasjon et problem i norske elver med de predatorerne som er naturlig utbredt. Den lange historien laksen og predatorerne har hatt sammen i vassdragene sikrer at laksen er godt tilpasset å leve med predasjon. Predasjon er imidlertid ikke det eneste som skaper dødelighet, og det er i synergi med ekstra dødelighet fra ulike menneskeskapte faktorer og en negativ bestandsutvikling for laksen at predasjon kan ha negative effekter som gjør at predasjon bør inkluderes i forvaltningens vurderinger. Den viktigste mekanismen er at økt dødelighet fra menneskeskapte påvirkninger fører til færre laks, og parallelt med at det blir færre laks kan den relative påvirkningen fra predasjon øke i betydning. Dette skaper to utfordringer: For det første vil den økte dødeligheten fra predasjon føre til at det blir vanskeligere å gjøre endringer i forvaltningen som gir tilstrekkelig redusert dødelighet for laksen underveis i en bestandsnedgang. For det andre kan predasjonstrykket være så høyt når det er lite laks at predasjonstrykket alene kan være nok til at laksebestanden holdes nede på et lavt nivå. Risikoen for dette siste er særlig stor i områder med andre kroniske påvirkningsfaktorer som over tid opprettholder en viss grad av dødelighet, som den negative påvirkningen fra lakselus som gjennom trafikkløssystemet opprettholdes på det som i praksis blir et alvorlig nivå i de områdene av landet der laksebestandenes måloppnåelse i utgangspunktet er dårlig.

I de tilfellene hvor det er svært begrenset med gytefisk kan den samlede effekten av predasjon og andre negative påvirkninger føre til at en laksebestand forblir nede på et lavt nivå selv når elva holdes stengt for fiske. Dette er særlig dersom det er negative påvirkninger til stede som samfunnet av ulike grunner ikke ønsker eller klarer å redusere. I slike situasjoner kan man i teorien argumentere for at predatorkontroll er den siste muligheten man har for å komme seg ut av et predatorhull. Mekanismer av typen Allee-effekter, der laksens dødelighet er høyere når det er lite laks sammenlignet med når det er mye laks, gjør at negative påvirkninger er vanskeligere å håndtere for en laksebestand når det er lite laks sammenlignet med mye laks. I praksis kan en «kick-start» som dytter laksebestanden tilstrekkelig mot høyre i **Figur 6.3** for eksempel være tilstrekkelig til at bestanden i fremtiden, når det er blitt mer laks, kan tåle påvirkning fra en trusselfaktor selv om denne faktoren var vedvarende problematisk ved lite laks.

Den generelle litteraturen som omhandler gjenoppbygging av fiskebestander ved hjelp av predatorkontroll viser i få tilfeller entydig positive effekter på bestandsnivå for byttefisk. Eksempelene på predatorkontroll fra ulike deler av verden som vi har omtalt tidligere i rapporten viser at temaet er komplisert og det er få eksempler på at predatorkontroll gir ønsket effekt selv i tilfeller hvor det gjøres betydelig innsats over lange tidsperioder. Selv relativt enkle og avgrensede systemer med få arter kan være kjennetegnet av en kompleks dynamikk som gjør det uforutsigbart hva slags og hvor stor respons man får. Ettersom de fleste fiskepredatorene er generalister kan for eksempel en reduksjon i antall av én predator føre til en økning i antall av andre konkurrerende laksepredatorer, eller en økning i antall av arter som direkte konkurrerer med laksen. Resultatet i begge tilfeller kan bli en netto negativ effekt på laks, som jo er det motsatte av det man ønsket med predatorkontroll. Det er noen eksempler på at uttak av predatorer har gitt en økning i byttefiskbestander, men disse eksemplene er kjennetegnet av intensiv og målrettet innsats som må opprettholdes over lang tid (Beamesderfer 2000).

Når en laksebestand skal gjenoppbygges må det lages en strategi som fører til enten redusert dødelighet for laksen, økt rekruttering, eller begge deler (Neuenhoff mfl. 2019). Hvis vi ser på verdien av hvert enkelt lakseindivid for fremtidig reproduksjon er det mest å hente på å innføre tiltak som reduserer dødelighet sent i livssyklusen. Forsøk på å kontrollere predasjon tidlig i

livssyklusen til laks, slik at man sparer individ som uansett vil oppleve høy dødelighet senere, vil være mindre effektive enn tiltak som reduserer dødelighet hos voksen laks. Dette er grunnen til at reduksjon i fisketrykk, som fører til at en så stor andel som mulig av lakseinnsiget overlever til gyting, gjerne er det første tiltaket som gjennomføres. Et slikt tiltak har, i motsetning til predatorkontroll, stor sannsynlighet for å virke etter hensikten. Dermed vil rekruttering og tettheten av laks øke, med den konsekvens at den relative påvirkningen fra predasjon vil minske.

10 Referanser

- Akande, M. 1972. The food of feral mink (*Mustela vison*) in Scotland. *Journal of Zoology* 167: 475-479.
- Alerstam, T., Hedenström, A. & Åkesson, S. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103: 247-260.
- Álvarez, D. & Nicieza, A.G. 2003. Predator avoidance behaviour in wild and hatchery-reared brown trout: the role of experience and domestication. *Journal of Fish Biology* 63: 1565-1577.
- Alvarez, J.S. & Ward, D.M. 2019. Predation on wild and hatchery salmon by non-native brown trout (*Salmo trutta*) in the Trinity River, California. *Ecology of Freshwater Fish* 28: 573-585.
- Amundsen, P.-A. 1994. Piscivory and cannibalism in Arctic charr. *Journal of Fish Biology* 45: 181-189.
- Anderson, J.M. 1986. Merganser predation and its impact on Atlantic salmon stocks in the Restigouche river system 1982-1985. Special Publication Series 13, Atlantic Salmon Federation, New Brunswick.
- Angilletta, M.J. 2009. Thermal adaptation. A theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press, Oxford.
- Anon. 2020. Status for laksebestandene i Tanavassdraget i 2020. Rapport fra overvåkings- og forskningsgruppen for Tana 1/2020, Tromsø/Trondheim/Oulu.
- Anon. 2021. Status for laksebestandene i Tanavassdraget i 2021. Rapport fra overvåkings- og forskningsgruppen for Tana 1/2021, Tromsø/Trondheim/Oulu.
- Armstrong, J.B. & Bond, M.H. 2013. Phenotype flexibility in wild fish: Dolly Varden regulate assimilative capacity to capitalize on annual pulsed subsidies. *Journal of Animal Ecology* 82: 966-975.
- Asmussen, M.A. 1979. Density-dependent selection II. The Allee effect. *The American Naturalist* 114: 796-809.
- Barstad, G., Pethon, P. & Lillehammer, L. 1998. Predasjon fra stasjonær og anadrom ørret på laksunger. Lakseforsterkingsprosjektet i Suldalslågen Fase 2 48, NVE.
- Beamesderfer, R.C.P. 2000. Managing fish predators and competitors: deciding when intervention is effective and appropriate. *Fisheries* 25: 18-23.
- Beamish, R.J. & Neville, C.-E.M. 1995. Pacific salmon and Pacific herring mortalities in the Fraser River plume caused by river lamprey (*Lampetra ayresii*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 644-650.
- Beisner, B., Haydon, D. & Cuddington, K. 2003. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 376-382.
- Bjerck, H.B., Urke, H.A., Haugen, T.O., Alfredsen, J.A., Ulvund, J.B. & Kristensen, T. 2021. Synchrony and multimodality in the timing of Atlantic salmon smolt migration in two Norwegian fjords. *Scientific Reports* 11: 6504.
- Blabolil, P., Čech, M., Jůza, T., Kočvara, L., Matěna, J., Říha, M., Vejřík, L. & Peterka, J. 2018. Condition and feeding behaviour of subadult burbot (*Lota lota*) in riverine and lacustrine environments. *Biologia* 73: 83-91.

- Blackwell, B.F., Gries, G., Juanes, F., Friedland, K.D., Stolte, L.W. & McKeon, J.F. 1998. Simulating migration mortality of Atlantic salmon smolts in the Merrimack River. *North American Journal of Fisheries Management* 18: 31-45.
- Bonesi, L., Chanin, P. & Macdonald, D.W. 2004. Competition between Eurasian otter *Lutra lutra* and American mink *Mustela vison* probed by niche shift. *Oikos* 106: 19-26.
- Bonesi, L. & Palazon, S. 2007. The American mink in Europe: Status, impacts, and control. *Biological Conservation* 134: 470-483.
- Boström, M.K., Lunneryd, S.-G., Karlsson, L. & Ragnarsson, B. 2009. Cormorant impact on trout (*Salmo trutta*) and salmon (*Salmo salar*) migrating from the river Dalälven emerging in the Baltic Sea. *Fisheries Research* 98: 16-21.
- Boyle, P.R., Pierce, G.J. & Diack, J.S.W. 1990. Sources of evidence for salmon in the diet of seals. *Fisheries Research* 10: 137-150.
- Brabrand, Å. 2007. Fiskeribiologiske undersøkelser i Krøderen. Rapport 250-2007, Laboratorium for ferskvannsökologi og innlandsfiske (LFI), Universitetet i Oslo, Oslo.
- Brabrand, Å. 2009. Tetthet av ørretunger i tilløpselver til Krøderen og i Hallingdalselva. Rapport 267-2009, Laboratorium for ferskvannsökologi og innlandsfiske (LFI), Universitetet i Oslo, Oslo.
- Bregnballe, T., Amstrup, O., Holm, T.E., Clausen, P. & Fox, A.D. 2014. Skjern River Valley, Northern Europe's most expensive wetland restoration project: benefits to breeding waterbirds. *Ornis Fennica* 91: 231-243.
- Bregnballe, T. & Gross, J.I. 2008. Skarver og fisk i Ringkøbing og Nissum Fjorde. En undersøgelse af skarvers prædation og effekter af skarvregulering 2002-2007. Faglig rapport fra DMU 680, Danske Miljøundersøgelser, Aarhus Universitet, Aarhus.
- Bregnballe, T. & Nitschke, M. 2017. Danmarks ynglebestand af skarver i 2017. Teknisk rapport fra DCE - Nationalt Center for Miljø og Energi 103, Aarhus Universitet, Aarhus.
- Bridcut, E.E. & Giller, P.S. 1995. Diet variability and foraging strategies in brown trout (*Salmo trutta*): an analysis from subpopulations to individuals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 2543-2552.
- Brown, R.F. & Mate, B.R. 1983. Abundance, movements, and feeding habits of harbor seals, *Phoca vitulina*, at Netarts and Tillamook Bays, Oregon. *Fishery Bulletin* 81: 291-301.
- Brännäs, E. 1995. First access to territorial space and exposure to strong predation pressure: A conflict in early emerging Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry. *Evolutionary Ecology* 9: 411-420.
- Burgess, S.A. 1985. Some effects of stream habitat improvement on the aquatic and riparian community of a small mountain stream. S. 223-246 i Gore, J.A. (red.) *The Restoration of Rivers and Streams. Theories and Experience*. Ann Arbor Science, Boston.
- Butler, J.R.A., Middlemas, S.J., Graham, I.M., Thompson, P.M. & Armstrong, J.D. 2006. Modelling the impacts of removing seal predation from Atlantic salmon, *Salmo salar*, rivers in Scotland: a tool for targeting conflict resolution. *Fisheries Management and Ecology* 13: 285-291.
- Byström, P., Karlsson, J., Nilsson, P., Kooten, T.V., Ask, J. & Olofsson, F. 2007. Substitution of top predators: effects of pike invasion in a subarctic lake. *Freshwater Biology* 52: 1271-1280.
- Calles, E.O. & Greenberg, L.A. 2009. Connectivity is a two-way street - the need for a holistic approach to fish passage problems in regulated rivers. *River Research and Applications* 25: 1268-1286.

- Carbine, W.F. 1944. Egg production of northern pike (*Esox lucius* L.), and the percentage survival of eggs and young on the spawning grounds. Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters 29: 123-137.
- Carss, D.N., Kruuk, H. & Conroy, J.W.H. 1990. Predation on adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., by otters, *Lutra lutra* (L.), within the River Dee system, Aberdeenshire, Scotland. Journal of Fish Biology 37: 935-944.
- Carter, T.J., Pierce, G.J., Hislop, J.R.G., Houseman, J.A. & Boyle, P.R. 2001. Predation by seals on salmonids in two Scottish estuaries. Fisheries Management and Ecology 8: 207-225.
- Čech, M., Čech, P., Kubečka, J., Prchalová, M. & Drašík, V. 2008. Size selectivity in summer and winter diets of great cormorant (*Phalacrocorax carbo*): does it reflect season-dependent difference in foraging efficiency? Waterbirds 31: 438-447.
- Clark, T.J., Horne, J.S., Hebblewhite, M. & Luis, A.D. 2021. Stochastic predation exposes prey to predator pits and local extinction. Oikos 130: 300-309.
- Cook, D.C. 1978. Foraging behaviour and food of grey herons *Ardea cinerea* on the Ythan estuary. Bird Study 25: 17-22.
- Cook, R.M., Holmes, S.J. & Fryer, R.J. 2015. Grey seal predation impairs recovery of an over-exploited fish stock. Journal of Applied Ecology 52: 969-979.
- Cordoleani, F., Notch, J., McHuron, A.S., Ammann, A.J. & Michel, C.J. 2018. Movement and survival of wild Chinook salmon smolts from Butte Creek during their out-migration to the ocean: comparison of a dry year versus a wet year. Transactions of the American Fisheries Society 147: 171-184.
- Corser, K. & Wilcox, D.A. 2019. Population assessment and habitat use of brown trout following severe overwinter predation from common mergansers in a western New York stream. Northeastern Naturalist 26: 713-728.
- Courchamp, F., Berec, L. & Gascoigne, J.C. 2008. Allee effects in ecology and conservation. Oxford University Press, Oxford.
- Craig, J.F. & Kipling, C. 1983. Reproduction effort versus the environment; case histories of Windermere perch, *Perca fluviatilis* L., and pike, *Esox lucius* L. Journal of Fish Biology 22: 713-727.
- Cunjak, R.A. & Therrien, J. 1998. Inter-stage survival of wild juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. Fisheries Management and Ecology 5: 209-223.
- Cunningham, P.D., Brown, L.J. & Harwood, A.J. 2002. Predation and scavenging of salmon carcasses along spawning streams in the Scottish Highlands. Report, Atlantic Salmon Trust, Wester Ross.
- Cuthbert, J.H. 1979. Food studies of feral mink *Mustela vison* in Scotland. Aquaculture Research 10: 17-25.
- Davidsen, J.G., Rikardsen, A.H., Halttunen, E., Thorstad, E.B., Økland, F., Letcher, B.H., Skarðhamar, J. & Næsje, T.F. 2009. Migratory behaviour and survival rates of wild northern Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts: effects of environmental factors. Journal of Fish Biology 75: 1700-1718.
- Degerman, E. & Sers, B. 1993. A study of interactions between fish species in streams using survey data and the PCA-hyperspace technique. Nordic Journal of Freshwater Research 68: 5-13.

- Dell, A.I., Pawar, S. & Savage, V.M. 2011. Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 10591-10596.
- Dell, A.I., Pawar, S. & Savage, V.M. 2014. Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy. *Journal of Animal Ecology* 83: 70-84.
- Delong, J.P. & Vasseur, D.A. 2013. Linked exploitation and interference competition drives the variable behavior of a classic predator-prey system. *Oikos* 122: 1393-1400.
- Dennis, B. 1989. Allee effects: population growth, critical density, and the chance of extinction. *Natural Resource Modeling* 3: 481-538.
- Dieperink, C., Bak, B.D., Pedersen, L. -F., Pedersen, M.I. & Pedersen, S. 2002. Predation on Atlantic salmon and sea trout during their first days as postsmolts. *Journal of Fish Biology* 61: 848-852.
- Dieperink, C., Pedersen, S. & Pedersen, M.I. 2001. Estuarine predation on radiotagged wild and domesticated sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts. *Ecology of Freshwater Fish* 10: 177-183.
- van Dijk, J., Kambestad, M., Carss, D.C. & Hamre, Ø. 2020. Kartlegging av oterens effekt på bestander av laks og sjøørret - Sunnmøre. NINA Rapport 1780, Norsk institutt for naturforskning.
- Dionne, M. & Dodson, J.J. 2002. Impact of exposure to a simulated predator (*Mergus merganser*) on the activity of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a natural environment. *Canadian Journal of Zoology* 80: 2006-2013.
- Draulans, D. 1987. The effectiveness of attempts to reduce predation by fish-eating birds: A review. *Biological Conservation* 41: 219-232.
- Durif, C.M.F., Diserud, O.H., Sandlund, O.T., Thorstad, E.B., Poole, R., Bergesen, K., Escobar-Lux, R.H., Shema, S. & Vøllestad, L.A. 2020. Age of European silver eels during a period of declining abundance in Norway. *Ecology and Evolution* 10: 4801-4815.
- Dunker, K., Massengill, R., Bradley, P., Jacobson, C., Swenson, N., Wizik, A. & DeCino, R. 2020. A decade in review: Alaska's adaptive management of an invasive apex predator. *Fishes* 5: 12.
- Dunker, K.J., Sepulveda, A.J., Massengill, R. & Rutz, D. 2018. The northern pike, a prized native but disastrous invasive. S. 356-398 i Skov, C. & Nilsson, P.A. (red.) *Biology and Ecology of Pike*. CRC Press, Boca Raton.
- Eklöv, P. 1992. Group foraging versus solitary foraging efficiency in piscivorous predators: the perch, *Perca fluviatilis*, and pike, *Esox lucius*, patterns. *Animal Behaviour* 44: 313-326.
- Elliott, J.M. 1997. Stomach contents of adult sea trout caught in six English rivers. *Journal of Fish Biology* 50: 1129-1132.
- Elliott, J.M. 1985. The choice of a stock-recruitment model for migratory trout, *Salmo trutta*, in an English Lake District stream. *Archiv für Hydrobiologie* 104: 145-168.
- Elson, P.F. 1962. Predator-prey relationships between fish-eating birds and Atlantic salmon. Bulletin 133, Fisheries Research Board of Canada, Ottawa.
- Enefalk, Å., Watz, J., Greenberg, L. & Bergman, E. 2017. Winter sheltering by juvenile brown trout (*Salmo trutta*) - effects of stream wood and an instream ectothermic predator. *Freshwater Biology* 62: 111-118.

- Englund, G., Öhlund, G., Hein, C.L. & Diehl, S. 2011. Temperature dependence of the functional response. *Ecology Letters* 14: 914-921.
- Erlinge, S. 1969. Food habits of the otter *Lutra lutra* L. and the mink *Mustela vison* Schreber in a trout water in southern Sweden. *Oikos* 20: 1-7.
- Erlinge, S. 1968a. Food studies on captive otters *Lutra lutra* L. *Oikos* 19: 259-270.
- Erlinge, S. 1968b. Territoriality of the otter *Lutra lutra* L. *Oikos* 19: 81-98.
- Erlinge, S. 1972. Interspecific relations between otter *Lutra lutra* and mink *Mustella vison* in Sweden. *Oikos* 23: 327-335.
- Errington, P.L. 1967. Of predation and life. Iowa State University Press, Ames.
- Feltham, M.J. 1995. Consumption of Atlantic salmon smolts and parr by goosanders: estimates from doubly-labelled water measurements of captive birds released on two Scottish rivers. *Journal of Fish Biology* 46: 273-281.
- Feltham, M.J. 1990. The diet of red-breasted mergansers (*Mergus serrator*) during the smolt run in N.E. Scotland: the importance of salmon (*Salmo salar*) smolts and parr. *Journal of Zoology* 222: 285-292.
- Finstad, A.G., Einum, S., Forseth, T. & Ugedal, O. 2007. Shelter availability affects behaviour, size-dependent and mean growth of juvenile Atlantic salmon. *Freshwater Biology* 52: 1710-1718.
- Finstad, A.G., Forseth, T., Næsje, T.F. & Ugedal, O. 2004. The importance of ice cover for energy turnover in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Animal Ecology* 73: 959-966.
- Fisher, H.D. 1952. The status of the harbour seal in British Columbia, with particular reference to the Skeena River. Bulletin 93, The Fisheries Research Board of Canada, Ottawa.
- Flávio, H., Kennedy, R., Ensing, D., Jepsen, N. & Aarestrup, K. 2020. Marine mortality in the river? Atlantic salmon smolts under high predation pressure in the last kilometres of a river monitored for stock assessment. *Fisheries Management and Ecology* 27: 92-101.
- Flávio, H., Aarestrup, K., Jepsen, N. & Koed, A. 2019. Naturalised Atlantic salmon smolts are more likely to reach the sea than wild smolts in a lowland fjord. *River Research and Applications* 35: 216-223.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L. & Holling, C.S. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 557-581.
- Forseth, T. & Jonsson, B. 1994. The growth and food ration of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*). *Functional Ecology* 8: 171-177.
- Furey, N.B. & Hinch, S.G. 2017. Bull trout movements match the life history of sockeye salmon: consumers can exploit seasonally distinct resource pulses. *Transactions of the American Fisheries Society* 146: 450-461.
- Furey, N.B., Hinch, S.G., Mesa, M.G. & Beauchamp, D.A. 2016. Piscivorous fish exhibit temperature-influenced binge feeding during an annual prey pulse (B. Griffen, red.). *Journal of Animal Ecology* 85: 1307-1317.
- Gabler, H.-M. & Amundsen, P.-A. 1999. Resource partitioning between Siberian sculpin (*Cottus poecilopus* Heckel) and Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) in a sub-Arctic river, northern Norway. *Ecology of Freshwater Fish* 8: 201-208.

- Gaudin, P. & Caillere, L. 2000. Experimental study of the influence of presence and predation by sculpin, *Cottus gobio* L., on the drift of emergent brown trout, *Salmo trutta* L. *Archiv für Hydrobiologie* 147: 257-271.
- Gauld, N.R., Campbell, R.N.B. & Lucas, M.C. 2013. Reduced flow impacts salmonid smolt emigration in a river with low-head weirs. *Science of the Total Environment* 458-460: 435-443.
- Gerell, R. 1967. Food selection in relation to habitat in mink (*Mustela vison* Schreber) in Sweden. *Oikos* 18: 233-246.
- Gerell, R. 1970. Home ranges and movements of the mink *Mustela vison* Shreber in southern Sweden. *Oikos* 21: 160-173.
- Gosch, M., Hernandez-Milian, G., Rogan, E., Jessopp, M. & Cronin, M. 2014. Grey seal diet analysis in Ireland highlights the importance of using multiple diagnostic features. *Aquatic Biology* 20: 155-167.
- Graham, I.M., Harris, R.N., Matejusová, I & Middlemas, S.J. 2011. Do ‘rogue’ seals exist? Implications for seal conservation in the UK. *Animal Conservation* 14: 587-598.
- Granquist, S.M., Esparza-Salas, R., Hauksson, E., Karlsson, O. & Angerbjörn, A. 2018. Fish consumption of harbour seals (*Phoca vitulina*) in north western Iceland assessed by DNA metabarcoding and morphological analysis. *Polar Biology* 41: 2199-2210.
- Granquist, S.M. & Hauksson, E. 2016. Management and status of harbour seal population in Iceland 2016: Catches, population assessments and current knowledge. *Veiðimálastofnunar VMST/16024, Hafrannsóknastofnun, Hafnarfjörður, Iceland.*
- Greenberg, L.A. 1994. Effects of predation, trout density and discharge on habitat use by brown trout, *Salmo trutta*, in artificial streams. *Freshwater Biology* 32: 1-11.
- Greenstreet, S.P.R., Morgan, R.I.G., Barnett, S. & Redhead, P. 1993. Variation in the numbers of shags *Phalacrocorax aristotelis* and common seals *Phoca vitulina* near the mouth of an Atlantic salmon *Salmo salar* river at the time of the smolt run. *Journal of Animal Ecology* 62: 565-576.
- Gregory, S.D., Ibbotson, A.T., Riley, W.D., Nevoux, M., Lauridsen, R.B., Russell, I.C., Britton, J.R., Gillingham, P.K., Simmons, O.M. & Rivot, E. 2019. Atlantic salmon return rate increases with smolt length. *ICES Journal of Marine Science* 76: 1702-1712.
- Grey, J. 2001. Ontogeny and dietary specialization in brown trout (*Salmo trutta* L.) from Loch Ness, Scotland, examined using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Ecology of Freshwater Fish* 10: 168-176.
- Grimm, M.P. 1981. Intraspecific predation as a principal factor controlling the biomass of northern pike (*Esox lucius* L.). *Fisheries Management* 12: 77-79.
- 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: 173-177.
- Gurevitch, J., Morrison, J.A. & Hedges, L.V. 2000. The interaction between competition and predation: a meta-analysis of field experiments. *The American Naturalist* 155: 435-453.
- Hackney, P.A. 1973. Ecology of the burbot (*Lota lota*) with special reference to its role in the Lake Opeongo fish community. Doctoral dissertation, University of Toronto.
- Hammershøj, M., Thomsen, E.A. & Madsen, A.B. 2004. Diet of free-ranging American mink and European polecat in Denmark. *Acta Theriologica* 49: 337-347.

- Hammill, M.O., den Heyer, C.E., Bowen, W.D. & Lang, S.L.C. 2017. Grey seal population trends in Canadian waters, 1960-2016 and harvest advice. Research Document 2017/052, Department of Fisheries and Oceans, Canadian Science Advisory Secretariat.
- Hansson, S., Bergström, U., Bonsdorff, E., Härkönen, T., Jepsen, N., Kautsky, L., Lundström, K., Lunneryd, S.-G., Ovegård, M., Salmi, J., Sendek, D. & Vetemaa, M. 2018. Competition for the fish - fish extraction from the Baltic Sea by humans, aquatic mammals, and birds. *ICES Journal of Marine Science* 75: 999-1008.
- Harper, L.R., Watson, H.V., Donnelly, R., Hampshire, R., Sayer, C.D., Breithaupt, T. & Hänfling, B. 2020. Using DNA metabarcoding to investigate diet and niche partitioning in the native European otter (*Lutra lutra*) and invasive American mink (*Neovison vison*). *Metabarcoding and Metagenomics* 4: e56087.
- Harrington, L.A., Harrington, A.L., Moorhouse, T., Gelling, M., Bonesi, L. & Macdonald, D.W. 2009. American mink control on inland rivers in southern England: An experimental test of a model strategy. *Biological Conservation* 142: 839-849.
- Harris, G.S. 1971. The freshwater feeding of adult sea trout in the Afon Dyfi. *Journal of the Institute of Fisheries Management* 2: 20-23.
- Harris, C.M., Calladine, J.R., Wernham, C.V. & Park, K.J. 2008. Impacts of piscivorous birds on salmonid populations and game fisheries in Scotland: a review. *Wildlife Biology* 14: 395-411.
- Hatfield, C.T. & Anderson, J.M. 1972. Effects of two insecticides on the vulnerability of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr to brook trout (*Salvelinus fontinalis*) predation. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 29: 27-29.
- Haugen, T.O., Kristensen, T., Nilsen, T.O. & Urke, H.A. 2017. Vandringsmønsteret til laksesmolt i Vossovassdraget med vekt på detaljert kartlegging av åtferd i innsjøsystema og effektar av miljøtilhøve. MINA Fagrapport 41, Norges miljø- og biovitenskapelige universitet, Ås.
- Haugen, T.O., Ulvund, J.B., Lunde, R., Kristensen, T., Barlaup, B.T. & Urke, H.A. 2016. Vandringsmønster og overleving hjå laksesmolt frå Bolstadelva og Vosso. INA Fagrapport 32, Norges miljø- og biovitenskapelige universitet, Ås.
- Haugen, T.O., Winfield, I.J., Vøllestad, L.A., Fletcher, J.M., James, J.B. & Stenseth, N.Chr. 2007. Density dependence and density independence in the demography and dispersal of pike over four decades. *Ecological Monographs* 77: 483-502.
- Havel, J.E., Kovalenko, K.E., Thomaz, S.M., Amalfitano, S. & Kats, L.B. 2015. Aquatic invasive species: challenges for the future. *Hydrobiologia* 750: 147-170.
- Heggenes, J. & Borgström, R. 1988. Effect of mink, *Mustela vison* Schreber, predation on cohorts of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *S. trutta* L., in three small streams. *Journal of Fish Biology* 33: 885-894.
- Hein, C.L., Öhlund, G. & Englund, G. 2014. Fish introductions reveal the temperature dependence of species interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20132641.
- Henderson, M.J., Iglesias, I.S., Michel, C.J., Ammann, A.J. & Huff, D.D. 2019. Estimating spatial-temporal differences in Chinook salmon outmigration survival with habitat- and predation-related covariates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 76: 1549-1561.
- Henderson, J.N. & Letcher, B.H. 2003. Predation on stocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 32-42.

- Henriksen, G. & Moen, K. 1997. Interactions between seals and salmon fisheries in Tana River and Tanafjord, Finnmark, North Norway, and possible consequences for the harbour seal *Phoca vitulina*. *Fauna Norvegica, Serie A* 18: 21-31.
- Hesthagen, T. & Sandlund, O.T. 2012. Gjedde, sørv og suter: status, vektorer og tiltak mot uønsket spredning. NINA Rapport 669, Norsk institutt for naturforskning, Trondheim.
- Hesthagen, T. & Sandlund, O.T. 2017. Spredning av gjedde. Ødeleggende for aurebestander. NINA Fakta 2-2017, Norsk institutt for naturforskning, Trondheim.
- Hesthagen, T., Sandlund, O.T., Finstad, A.G. & Johnsen, B.O. 2015. The impact of introduced pike (*Esox lucius* L.) on allopatric brown trout (*Salmo trutta* L.) in a small stream. *Hydrobiologia* 744: 223-233.
- Hiedanpää, J., Saijets, J., Jounela, P., Jokinen, M. & Sarkki, S. 2020. Beliefs in conflict: The management of Teno Atlantic salmon in the Sámi homeland in Finland. *Environmental Management* 66: 1039–1058.
- Hilborn, R. & Walters, C.J. 1992. *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Springer US, Boston, MA.
- Hindar, K., Diserud, O., Fiske, P., Forseth, T., Jensen, A.J., Ugedal, O., Jonsson, N., Sloreid, S.-E., Arnekleiv, J.V., Saltveit, S.J., Sægrov, H. & Sættem, L.M. 2007. Gytebestandsmål for laksebestander i Norge. NINA Rapport 226, Norsk institutt for naturforskning, Trondheim.
- Hirvonen, H., Ranta, E., Piironen, J., Laurila, A. & Peuhkuri, N. 2000. Behavioural responses of naive Arctic charr young to chemical cues from salmonid and non-salmonid fish. *Oikos* 88: 191-199.
- Holling, C.S. 1959a. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist* 91: 385-398.
- Holling, C.S. 1959b. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *The Canadian Entomologist* 91: 293-320.
- Holling, C.S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada* 97: 5-60.
- Holmberg, A. 2018. Bivdit Luosa – To Ask for Salmon. Saami traditional knowledge on salmon and the River Deatnu: In research and decision-making. Master thesis, Universitetet i Tromsø.
- Honkanen, H.M., Orrell, D.L., Newton, M., McKelvey, S., Stephen, A., Duguid, R.A. & Adams, C.E. 2021. The downstream migration success of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts through natural and impounded standing waters. *Ecological Engineering* 161: 106161.
- Hughes, T.P., Linares, C., Dakos, V., van de Leemput, I.A. & van Nes, E.H. 2013. Living dangerously on borrowed time during slow, unrecognized regime shifts. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 149-155.
- Hutchings, J.A. 2000. Collapse and recovery of marine fishes. *Nature* 406: 882-885.
- Hutchings, J.A. 2001. Influence of population decline, fishing, and spawner variability on the recovery of marine fishes. *Journal of Fish Biology* 59: 306-322.
- Hutchings, J.A. & Reynolds, J.D. 2004. Marine fish population collapses: consequences for recovery and extinction risk. *BioScience* 54: 297-309.
- Huusko, A., Greenberg, L., Stickler, M., Linnansaari, T., Nykänen, M., Vehanen, T., Koljonen, S., Louhi, P. & Alfredsen, K. 2007. Life in the ice lane: the winter ecology of stream salmonids. *River Research and Applications* 23: 469-491.

- Hvidsten, N.A., Knutsen, J.A., Torstensen, E., Danielsen, D. & Gjørseter, J. 2000. Konsekvenser av havneutbygging for laksesmolt fra Numedalslågen. NINA Oppdragsmelding 661, Norsk institutt for naturforskning, Trondheim.
- Hvidsten, N.A. & Lund, R.A. 1988. Predation on hatchery-reared and wild smolts of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the estuary of River Orkla, Norway. *Journal of Fish Biology* 33: 121-126.
- Hvidsten, N.A. & Møkkelgjerd, P.I. 1987. Predation on salmon smolts, *Salmo salar* L., in the estuary of the River Surna, Norway. *Journal of Fish Biology* 30: 273-280.
- Jacobsen, L. 2005. Otter (*Lutra lutra*) predation on stocked brown trout (*Salmo trutta*) in two Danish lowland rivers. *Ecology of Freshwater Fish* 14: 59-68.
- Jacobsen, L. & Engström-Öst, J. 2018. Coping with environments; vegetation, turbidity and abiotics. S. 32-61 i Skov, C. & Nilsson, P.A. (red.) *Biology and Ecology of Pike*. CRC Press, Boca Raton.
- Jepsen, N., Flávio, H. & Koed, A. 2019. The impact of cormorant predation on Atlantic salmon and sea trout smolt survival. *Fisheries Management and Ecology* 26: 183-186.
- Jepsen, N., Holthe, E. & Økland, F. 2006. Observations of predation on salmon and trout smolts in a river mouth. *Fisheries Management and Ecology* 13: 341-343.
- Jepsen, N., Pedersen, S. & Thorstad, E.B. 2000. Behavioural interactions between prey (trout smolts) and predators (pike and pikeperch) in an impounded river. *Regulated Rivers: Research & Management* 16: 189-198.
- Jepsen, N., Skov, C., Pedersen, S. & Bregnballe, T. 2014. Betydningen af prædation på danske ferskvandsfiskebestande - en oversigt med fokus på skarv. DTU Aqua-rapport 283-2014, Institut for Akvatiske Ressourcer, Danmarks Tekniske Universitet, Kongens Lyngby.
- Jepsen, N., Aarestrup, K., Økland, F. & Rasmussen, G. 1998. Survival of radiotagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) - and trout (*Salmo trutta* L.) smolts passing a reservoir during seaward migration. *Hydrobiologia* 371-372: 347-353.
- Johansen, M., Erkinaro, J. & Amundsen, P.-A. 2010. The When, What and Where of Freshwater Feeding. S. 89-114 i Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. (red.) *Atlantic Salmon Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Jones, M., Laurila, A., Peuhkuri, N., Piironen, J. & Seppä, T. 2003. Timing an ontogenetic niche shift: responses of emerging salmon alevins to chemical cues from predators and competitors. *Oikos* 102: 155-163.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* 67: 751-762.
- Jounela, P., Suuronen, P., Millar, R.B. & Koljonen, M.-L. 2006. Interactions between grey seal (*Halichoerus grypus*), Atlantic salmon (*Salmo salar*), and harvest controls on the salmon fishery in the Gulf of Bothnia. *ICES Journal of Marine Science* 63: 936-945.
- Kahilainen, K. & Lehtonen, H. 2003. Piscivory and prey selection of four predator species in a whitefish dominated subarctic lake. *Journal of Fish Biology* 63: 659-672.
- Kallio-Nyberg, I., Peltonen, H. & Rita, H. 1999. Effects of stock-specific and environmental factors on the feeding migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 853-861.

- Kauppinen, T., Siira, A. & Suuronen, P. 2005. Temporal and regional patterns in seal-induced catch and gear damage in the coastal trap-net fishery in the northern Baltic Sea: effect of netting material on damage. *Fisheries Research* 73: 99-109.
- Keith, D.M. & Hutchings, J.A. 2012. Population dynamics of marine fishes at low abundance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 1150-1163.
- Kekäläinen, J., Niva, T. & Huuskonen, H. 2008. Pike predation on hatchery-reared Atlantic salmon smolts in a northern Baltic river. *Ecology of Freshwater Fish* 17: 100-109.
- Kennedy, R.J., Campbell, W., Gallagher, K. & Evans, D. 2020. River lamprey present an unusual predation threat to Atlantic salmon smolts in Lough Neagh, Northern Ireland. *Journal of Fish Biology* 97: 1265-1267.
- Kennedy, G.J.A. & Greek, J.E. 1988. Predation by cormorants, *Phalacrocorax carbo* (L.), on the salmonid populations of an Irish river. *Aquaculture Research* 19: 159-170.
- Kennedy, R.J., Rosell, R., Millane, M., Doherty, D. & Allen, M. 2018. Migration and survival of Atlantic salmon *Salmo salar* smolts in a large natural lake. *Journal of Fish Biology* 93: 134-137.
- Kipling, C. & Frost, W.E. 1970. A study of the mortality, population numbers, year class strengths, production and food consumption of pike, *Esox lucius* L., in Windermere from 1944 to 1962. *Journal of Animal Ecology* 39: 115-157.
- Koed, A., Baktoft, H. & Bak, B.D. 2006. Causes of mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) smolts in a restored river and its estuary. *River Research and Applications* 22: 69-78.
- Koed, A., Jepsen, N., Aarestrup, K. & Nielsen, C. 2002. Initial mortality of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts following release downstream of a hydropower station. *Hydrobiologia* 483: 31-37.
- Krkošek, M., Connors, B.M., Ford, H., Peacock, S., Mages, P., Ford, J.S., Morton, A., Volpe, J.P., Hilborn, R., Dill, L.M. & Lewis, M.A. 2011. Fish farms, parasites, and predators: implications for salmon population dynamics. *Ecological Applications* 21: 897-914.
- Kroglund, F., Teien, H.-C., Rosten, C., Hawley, K., Guttrup, J., Johansen, Å., Høgberget, R., Kristensen, T., Tjomsland, T. & Haugen, T.O. 2011. Betydningen av kraftverk og predasjon fra gjedde for smoltproduksjon og aluminium i brakkvann for postsmoltoverlevelse. Rapport 6084-2010, Norsk institutt for vannforskning, Grimstad.
- Krueger, D.M., Rutherford, E.S. & Mason, D.M. 2011. Influence of predation mortality on survival of chinook salmon parr in a Lake Michigan tributary. *Transactions of the American Fisheries Society* 140: 147-163.
- Kruuk, H. 2014. Otters and eels: long-term observations on declines in Scotland. *IUCN/SSC Otter Specialist Group Bulletin* 31: 3-11.
- Kruuk, H. 1995. *Wild Otters. Predation and populations*. Oxford University Press, Oxford.
- Kruuk, H., Carss, D.N., Conroy, J.W.H. & Durbin, L. 1993. Otter (*Lutra lutra* L.) numbers and fish productivity in rivers in north-east Scotland. *Symposium of the Zoological Society of London* 65: 171-191.
- Kusnierz, P.C., Trial, J.G., Cox, O.N. & Saunders, R. 2014. Seal-induced injuries on adult Atlantic salmon returning to Maine. *Marine and Coastal Fisheries* 6: 119-126.

- Källo, K., Baktoft, H., Jepsen, N. & Aarestrup, K. 2020. Great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) predation on juvenile down-migrating trout (*Salmo trutta*) in a lowland stream. ICES Journal of Marine Science 77: 721-729.
- Kålås, J.A., Heggberget, T.G., Bjørn, P.A. & Reitan, O. 1993. Feeding behaviour and diet of goosanders (*Mergus merganser*) in relation to salmonid seaward migration. Aquatic Living Resources 6: 31-38.
- Larsen, A.E., Meng, K. & Kendall, B.E. 2019. Causal analysis in control-impact ecological studies with observational data. Methods in Ecology and Evolution 10: 924-934.
- Larsson, P.-O. 1985. Predation on migrating smolt as a regulating factor in Baltic salmon, *Salmo salar* L., populations. Journal of Fish Biology 26: 391-397.
- Larsson, H.-O. 1977. The influence of predation after release on the result of salmon smolt planting. ICES C.M. 1977/M:44, International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen, Denmark.
- Larsson, H.O. & Larsson, P.O. 1975. Predation på nyutsatt odlat smolt i Luleälven 1974. Meddelande 9, Laxforskningsinstitutet, Sverige.
- Lavigueur, L. & Hammill, M.O. 1993. Distribution and seasonal movements of grey seals, *Halichoerus grypus*, born in the Gulf of St. Lawrence and eastern Nova Scotia shore. Canadian Field-Naturalist 107: 329-340.
- Leach, L., Simpson, M., Stevens, J.R. & Cammen, K. 2022. Examining the impacts of pinnipeds on Atlantic salmon: The effects of river restoration on predator-prey interactions. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 32: 645-657.
- Lennox, R.J., Espedal, E.O., Barlaup, B.T., Mahlum, S.K. & Vollset, K.W. 2019. A test of migratory coupling in the salmon-trout predator-prey complex of a subarctic fjord. Boreal Environment Research 24: 189-199.
- Liermann, M. & Hilborn, R. 2001. Depensation: evidence, models and implications. Fish and Fisheries 2: 33-58.
- Lindroth, A. 1955. Mergansers as salmon and trout predators in the river Indalsälven. Report, Institute of Freshwater Research Drottningholm 36: 126-132.
- Ludwig, G.X., Hokka, V., Sulkava, R. & Ylönen, H. 2002. Otter *Lutra lutra* predation on farmed and free-living salmonids in boreal freshwater habitats. Wildlife Biology 8: 193-199.
- Lyach, R. & Čech, M. 2017. The effect of cormorant predation on newly established Atlantic salmon population. Journal of Vertebrate Biology 66: 167-174.
- Magath, V., Abraham, R., Helbing, U. & Thiel, R. 2016. Link between estuarine fish abundances and prey choice of the great cormorant *Phalacrocorax carbo* (Aves, Phalacrocoracidae). Hydrobiologia 763: 313-327.
- Mann, R.H.K. 1982. The annual food consumption and prey preferences of pike (*Esox lucius*) in the River Frome, Dorset. Journal of Animal Ecology 51: 81-95.
- Mann, R.H.K. 1980. The numbers and production of pike (*Esox lucius*) in two Dorset rivers. Journal of Animal Ecology 49: 899-915.
- Mann, R.H.K. & Orr, D.R.O. 1969. A preliminary study of the feeding relationships of fish in a hard-water and a soft-water stream in southern England. Journal of Fish Biology 1: 31-44.
- Marquiss, M. & Carss, D.N. 1994. Avian piscivores: basis for policy. R&D Project Record 461/8/N & Y, National Rivers Authority, Bristol.

- Marquiss, M., Carss, D.N., Armstrong, J.D. & Gardiner, R. 1998. Fish-eating birds and salmonids in Scotland. Report on fish-eating bird research (1990-97). Report, The Scottish Office Agriculture, Environment and Fisheries Department.
- Marquiss, M., Feltham, M.J., Duncan, K. & Department, T.S.O.A. and F. 1991. Sawbill ducks and salmon. Fisheries Research Services Report 18/91, The Scottish Office Agriculture and Fisheries Department, Perthshire.
- Mason, C.F. & Macdonald, S.M. 1986. Otters: Ecology and Conservation. Cambridge University Press, Cambridge.
- Matejusová, I., Doig, F., Middlemas, S.J., Mackay, S., Douglas, A., Armstrong, J.D., Cunningham, C.O. & Snow, M. 2008. Using quantitative real-time PCR to detect salmonid prey in scats of grey *Halichoerus grypus* and harbour *Phoca vitulina* seals in Scotland - an experimental and field study. *Journal of Applied Ecology* 45: 632-640.
- Mather, M.E. 1998. The role of context-specific predation in understanding patterns exhibited by anadromous salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 232-246.
- Matsuda, H. & Abrams, P.A. 2006. Maximal yields from multispecies fisheries systems: rules for systems with multiple trophic levels. *Ecological Applications* 16: 225-237.
- May, R.M. 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269: 471-477.
- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P. & Saunders, R.L. 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 77-92.
- McElhany, P., Ruckelshaus, M.H., Ford, M.J., Wainwright, T.C. & Bjorkstedt, E.P. 2000. Viable salmonid populations and the recovery of evolutionary significant units. NOAA Technical Memorandum NMFS-NWFSC-42, US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, Washington DC.
- McIntosh, R. 1978. Distribution and food of the cormorant on the lower reaches of the River Tweed. *Aquaculture Research* 9: 107-113.
- McLennan, D., Rush, E., McKelvey, S. & Metcalfe, N.B. 2018. Timing of Atlantic salmon *Salmo salar* smolt migration predicts successful passage through a reservoir. *Journal of Fish Biology* 92: 1651-1656.
- Meacham, C.P. & Clark, H. 1979. Management to increase anadromous salmon production. S. 377-386 i Stroud, R.H. & Clepper, H. (red.) *Predator-Prey Systems in Fisheries Management*. Sport Fishing Institute, Washington D.C.
- Metcalfe, N.B., Huntingford, F.A. & Thorpe, J.E. 1987. The influence of predation risk on the feeding motivation and foraging strategy of juvenile Atlantic salmon. *Animal Behaviour* 35: 901-911.
- Michel, C.J., Smith, J.M., Lehman, B.M., Demetras, N.J., Huff, D.D., Brandes, P.L., Israel, J.A., Quinn, T.P. & Hayes, S.A. 2020. Limitations of active removal to manage predatory fish populations. *North American Journal of Fisheries Management* 40: 3-16.
- Middlemas, S.J., Barton, T.R., Armstrong, J.D. & Thompson, P.M. 2006. Functional and aggregative responses of harbour seals to changes in salmonid abundance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 193-198.
- Mills, D.H. 1989. Ecology and management of Atlantic salmon. Chapman & Hall, London.

- Mills, D.H. 1971. Salmon and trout: a resource, its ecology, conservation, and management. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Milner, N.J., Elliott, J.M., Armstrong, J.D., Gardiner, R., Welton, J.S. & Ladle, M. 2003. The natural control of salmon and trout populations in streams. *Fisheries Research* 62: 111-125.
- Miyamoto, K. & Araki, H. 2020. When is it good to be shy? Experimental evaluation of predation of juvenile salmon by riparian wildlife. *Hydrobiologia* 847: 713-725.
- Moen, K. 1983. Fiskeenders (*Mergus merganser* L. og *M. serrator* L.) beskatning av laksunger (*Salmo salar* L.) i Altaelva. Hovedfagsoppgave i zoologi, Universitetet i Tromsø.
- Montevecchi, W.A., Cairns, D.K. & Myers, R.A. 2002. Predation on marine-phase Atlantic salmon (*Salmo salar*) by gannets (*Morus bassanus*) in the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 602-612.
- Moore, A., Lower, N., Mayer, I. & Greenwood, L. 2007. The impact of a pesticide on migratory activity and olfactory function in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts. *Aquaculture* 273: 350-359.
- Moore, N.P., Roy, S.S. & Helyar, A. 2003. Mink (*Mustela vison*) eradication to protect ground-nesting birds in the Western Isles, Scotland, United Kingdom. *New Zealand Journal of Zoology* 30: 443-452.
- Myers, R.A., Barrowman, N.J., Hutchings, J.A. & Rosenberg, A.A. 1995. Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Science* 269: 1106-1108.
- Möllmann, C., Cormon, X., Funk, S., Otto, S.A., Schmidt, J.O., Schwermer, H., Sguotti, C., Voss, R. & Quaas, M. 2021. Tipping point realized in cod fishery. *Scientific Reports* 11: 14259.
- Nall, G.H. 1930. *The Life of the Sea Trout*. Seeley Service, London.
- Nall, G.H. 1926. *The sea trout of the River Ewe and Loch Maree*. Fisheries, Scotland, Salmon fisheries,
- Neuenhoff, R.D., Swain, D.P., Cox, S.P., McAllister, M.K., Trites, A.W., Walters, C.J. & Hammill, M.O. 2019. Continued decline of a collapsed population of Atlantic cod (*Gadus morhua*) due to predation-driven Allee effects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 76: 168-184.
- Newton, M., Barry, J., Dodd, J.A., Lucas, M.C., Boylan, P. & Adams, C.E. 2019. A test of the cumulative effect of river weirs on downstream migration success, speed and mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts: An empirical study. *Ecology of Freshwater Fish* 28: 176-186.
- Nilssen, K.T., Lindstrøm, U., Westgaard, J.I., Lindblom, L., Blencke, T.-R. & Haug, T. 2019. Diet and prey consumption of grey seals (*Halichoerus grypus*) in Norway. *Marine Biology Research* 15: 137-149.
- Nilsson, P.A. 2001. Predator behaviour and prey density: evaluating density-dependent intraspecific interactions on predator functional responses. *Journal of Animal Ecology* 70: 14-19.
- Nilsson, P.A. & Brönmark, C. 1999. Foraging among cannibals and kleptoparasites: effects of prey size on pike behavior. *Behavioral Ecology* 10: 557-566.
- Nilsson, P.A. & Brönmark, C. 2000. Prey vulnerability to a gape-size limited predator: behavioural and morphological impacts on northern pike piscivory. *Oikos* 88: 539-546.
- Nilsson, P.A. & Eklöv, P. 2018. Finding food and staying alive. S. 9-31 i Skov, C. & Nilsson, P.A. (red.) *Biology and Ecology of Pike*. CRC Press, Boca Raton.

- Nobriga, M.L., Michel, C.J., Johnson, R.C. & Wikert, J.D. 2021. Coldwater fish in a warm water world: Implications for predation of salmon smolts during estuary transit. *Ecology and Evolution* 11: 10381-10395.
- Noonan, M.J., Grant, J.W.A. & Jackson, C.D. 2012. A quantitative assessment of fish passage efficiency. *Fish and Fisheries* 13: 450-464.
- Næsje, T.F., Fiske, P., Forseth, T., Thorstad, E.B., Ugedal, O., Finstad, A.G., Hvidsten, N.A., Jensen, A.J. & Saksgård, L.M. 2005. Biologiske undersøkelser i Altaelva. Faglig oppsummering og kommentarer til forslag om varig manøvreringsreglement. NINA Rapport 80, Norsk institutt for naturforskning, Trondheim.
- Näslund, J., Aldvén, D. & Závorka, L. 2015. Eggs from anadromous adults provide marine-derived nutrients to Atlantic salmon and brown trout parr in late autumn - observations from a Swedish coastal stream. *Environmental Biology of Fishes* 98: 2305-2313.
- O'Boyle, R. & Sinclair, M. 2012. Seal-cod interactions on the Eastern Scotian Shelf: Reconsideration of modelling assumptions. *Fisheries Research* 115-116: 1-13.
- Olesiuk, P.F. 1993. Annual prey consumption by harbor seals (*Phoca vitulina*) in the Strait of Georgia, British Columbia. *Fishery Bulletin* 91: 491-515.
- Olsen, M. & Bjørge, A. 1995. Seasonal and regional variations in the diet of harbour seal in Norwegian waters. *Developments in Marine Biology* 4: 271-285.
- Orell, P., Erkinaro, J., Kannianen, T. & Kuusela, J. 2018. Migration behavior of sea trout (*Salmo trutta*, L.) in a large sub-arctic river system: evidence of a two-year spawning migration. S. 396-409 i Harris, G. (red.) *Sea Trout: Science & Management*. Matador.
- Palm, D., Lindberg, M., Brännäs, E., Lundqvist, H., Östergren, J. & Carlsson, U. 2009. Influence of European sculpin, *Cottus gobio*, on Atlantic salmon *Salmo salar*, recruitment and the effect of gravel size on egg predation - implications for spawning habitat restoration. *Fisheries Management and Ecology* 16: 501-507.
- Parrish, B.B. & Shearer, W.M. 1977. Effects of seals on fisheries. ICES C.M. 1977/M:14, International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen, Denmark.
- Pavlová, V. & Berec, L. 2012. Impacts of predation on dynamics of age-structured prey: Allee effects and multi-stability. *Theoretical Ecology* 5: 533-544.
- Pedersen, M.L., Andersen, J.M., Nielsen, K. & Linnemann, M. 2007. Restoration of Skjern River and its valley: Project description and general ecological changes in the project area. *Ecological Engineering* 30: 131-144.
- Pedersen, S. 2021. Tradisjonell kunnskap – et viktig – men til nå et mindre vektlagt grunnlag for forvaltning av Deatnu/Tanavassdraget. Rapport, Tana fiskeforvaltning.
- Pepper, V.A., Oliver, N.P. & Blundon, R. 1985. Evaluation of an experiment in lacustrine rearing of juvenile anadromous Atlantic salmon. *North American Journal of Fisheries Management* 5: 507-525.
- Persson, A., Nilsson, P.A. & Brönmark, C. 2018. Trophic interactions. S. 185-211 i Skov, C. & Nilsson, P.A. (red.) *Biology and Ecology of Pike*. CRC Press, Boca Raton.
- Pervozvanskiy, V.Y., Bugaev, V.F., Shustov, Y.A. & Shchurov, I.L. 1988. Some ecological characteristics of northern pike (*Esox lucius*) of the Keret, a salmon river in the White Sea basin. *Journal of Ichthyology* 28: 136-140.

- Peterman, R.M. 1977. A simple mechanism that causes collapsing stability regions in exploited salmonid populations. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 34: 1130-1142.
- Peterman, R.M. & Gatto, M. 1978. Estimation of functional responses of predators on juvenile salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 35: 797-808.
- Phillips, E.M., Horne, J.K. & Zamon, J.E. 2021. Characterizing juvenile salmon predation risk during early marine residence. *PLoS ONE* 16: e0247241.
- Pierce, G.J., Boyle, P.R. & Diack, J.S.W. 1991. Digestive tract contents of seals in Scottish waters: comparison of samples from salmon nets and elsewhere. *Journal of Zoology* 225: 670-676.
- Pierce, R.B. & Tomcko, C.M. 2003. Variation in gill-net and angling catchability with changing density of northern pike in a small Minnesota lake. *Transactions of the American Fisheries Society* 132: 771-779.
- Pierce, R.B., Tomcko, C.M. & Schupp, D.H. 1995. Exploitation of northern pike in seven small north-central Minnesota lakes. *North American Journal of Fisheries Management* 15: 601-609.
- Piggins, D.J. 1958. Investigations on predators of salmon smolts and parr. Annual Report 1958, Salmon Research Trust, Ireland.
- Pimm, S.L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321-326.
- Powers, J.E. 1996. Benchmark requirements for recovering fish stocks. *North American Journal of Fisheries Management* 16: 495-504.
- Prime, J.H. & Hammond, P.S. 1985. The diet of grey seals in the North Sea assessed from faecal analysis. S. 84-99 i *The impact of grey seals on North Sea Resources*. Sea Mammal Research Unit, Natural Environment Research Council, Cambridge.
- Pääkkönen, J.-P.J. & Marjomäki, T.J. 2000. Feeding of burbot, *Lota lota*, at different temperatures. *Environmental Biology of Fishes* 58: 109-112.
- Quinn, T.P. 2005. *The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout*. University of Washington Press, Vancouver.
- Rae, B.B. 1968. The food of seals in Scottish waters. *Marine Research* 1968(2), Department of Agriculture and Fisheries for Scotland, Edinburgh, Scotland.
- Ratcliffe, N., Craik, C., Helyar, A., Roy, S. & Scott, M. 2008. Modelling the benefits of American mink *Mustela vison* management options for terns in west Scotland. *Ibis* 150: 114-121.
- Reitan, O., Hvidsten, N.A. & Hanssen, L.P. 1987. Bird predation on hatchery-reared Atlantic salmon smolts, *Salmo salar* L., released in the River Eira, Norway. *Fauna Norvegica, Serie A* 8: 35-38.
- Ricciardi, A. & Cohen, J. 2007. The invasiveness of an introduced species does not predict its impact. *Biological Invasions* 9: 309-315.
- Roffe, T.J. & Mate, B.R. 1984. Abundances and feeding habits of pinnipeds in the Rogue River, Oregon. *Journal of Wildlife Management* 48: 1262-1274.
- Rosenberg, A.A., Bolster, W.J., Alexander, K.E., Leavenworth, W.B., Cooper, A.B. & McKenzie, M.G. 2005. The history of ocean resources: modeling cod biomass using historical records. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3: 84-90.
- Routledge, R.D. & Irvine, J.R. 1999. Chance fluctuations and the survival of small salmon stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1512-1519.

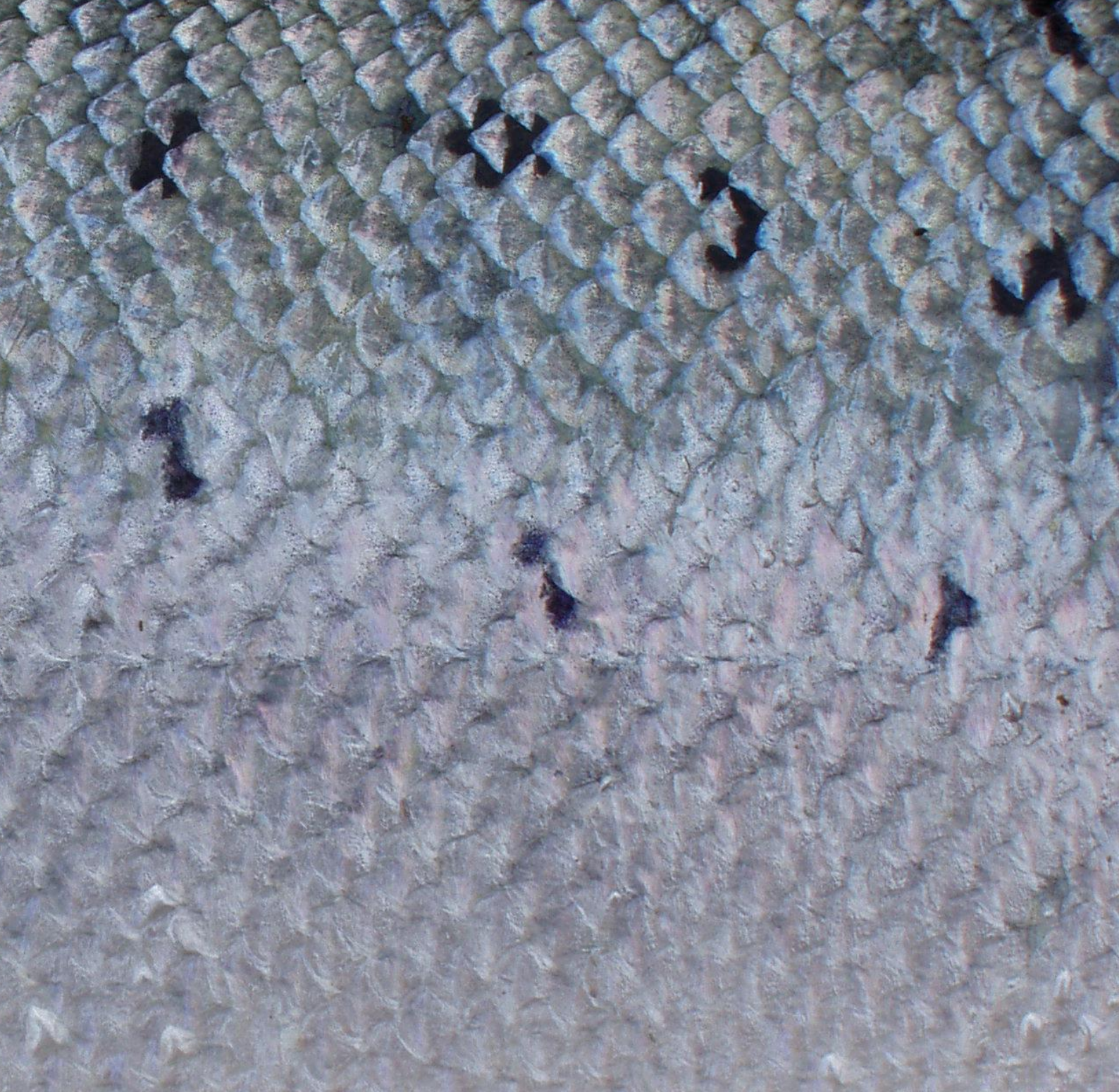
- Rowe, S., Hutchings, J.A., Bekkevold, D. & Rakitin, A. 2004. Depensation, probability of fertilization, and the mating system of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). ICES Journal of Marine Science 61: 1144-1150.
- Rub, A.M.W. & Sandford, B.P. 2020. Evidence of a 'dinner bell' effect from acoustic transmitters in adult Chinook salmon. Marine Ecology Progress Series 641: 1-11.
- Ruggerone, G.T. & Rogers, D.E. 1984. Arctic char predation on sockeye salmon smolts at Little Togiak River, Alaska. Fishery Bulletin 82: 401-410.
- Ruggles, C.P. 1980. A review of the downstream migration of Atlantic salmon. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 952, Department of Fisheries and Oceans, Ottawa.
- Rutz, D.S., Bradley, P., Jacobson, C. & Dunker, K.J. 2020. Alexander Creek northern pike suppression. Fishery Data Series 20-17, Alaska Department of Fish and Game, Anchorage.
- Rybråten, S. & Gomez-Baggethun, E. 2016. Lokal og tradisjonell økologisk kunnskap i forskning og forvaltning av laks. En forstudie. NINA Rapport 1290, Norsk institutt for naturforskning, Lillehammer.
- Salminen, M., Kuikka, S. & Erkamo, E. 1995. Annual variability in survival of sea-ranched Baltic salmon, *Salmo salar* L: significance of smolt size and marine conditions. Fisheries Management and Ecology 2: 171-184.
- Saloniemi, I., Jokikokko, E., Kallio-Nyberg, I., Jutila, E. & Pasanen, P. 2004. Survival of reared and wild Atlantic salmon smolts: size matters more in bad years. ICES Journal of Marine Science 61: 782-787.
- Scharff-Olsen, C.H., Galatius, A., Teilmann, J., Dietz, R., Andersen, S.M., Jarnit, S., Kroner, A.-M., Botnen, A.B., Lundström, K., Møller, P.R. & Olsen, M.T. 2019. Diet of seals in the Baltic Sea region: a synthesis of published and new data from 1968 to 2013. ICES Journal of Marine Science 76: 284-297.
- Schmitz, O.J., Hawlena, D. & Trussell, G.C. 2010. Predator control of ecosystem nutrient dynamics. Ecology Letters 13: 1199-1209.
- Sepulveda, A.J., Rutz, D.S., Ivey, S.S., Dunker, K.J. & Gross, J.A. 2013. Introduced northern pike predation on salmonids in southcentral Alaska. Ecology of Freshwater Fish 22: 268-279.
- Serrano, I., Larsson, S. & Eriksson, L.-O. 2009. Migration performance of wild and hatchery sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts - Implications for compensatory hatchery programs. Fisheries Research 99: 210-215.
- Sharples, R.J., Arrizabalaga, B. & Hammond, P.S. 2009. Seals, sandeels and salmon: diet of harbour seals in St. Andrews Bay and the Tay Estuary, southeast Scotland. Marine Ecology Progress Series 390: 265-276.
- Shearer, W.M., Cook, R.M., Dunkley, D.A., MacLean, J.C. & Shelton, R.G.J. 1987. A model to assess the predation of sawbill ducks on the salmon stock of the river North Esk. Scottish Fisheries Research Report 37, Department of Agriculture and Fisheries for Scotland, Aberdeen.
- Shevlyakov, V.A. & Parensky, V.A. 2010. Traumatization of Kamchatka River Pacific salmon by lampreys. Russian Journal of Marine Biology 36: 396-400.
- Shimmings, P. & Øien, I.J. 2015. Bestandsestimer for norske hekkefugler. NOF-rapport 2015-2, Norsk Ornitologisk Forening.
- Sih, A., Englund, G. & Wooster, D. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. Trends in Ecology & Evolution 13: 350-355.

- Sinclair, A.R.E. & Pech, R.P. 1996. Density dependence, stochasticity, compensation and predator regulation. *Oikos* 75: 164-173.
- Sjöberg, K. 1988. Food selection, food-seeking patterns and hunting success of captive goosanders *Mergus merganser* and red-breasted mergansers *M. serrator* in relation to the behaviour of their prey. *Ibis* 130: 79-93.
- Skorupski, J.A., Breen, M.J. & Monroe, L. 2012. Native fish response to nonnative fish removal from 2005-2008 in the Middle Green River, Utah. Report 12-24, Utah Division of Wildlife Resources, Utah.
- Skaala, Ø., Glover, K.A., Barlaup, B.T. & Borgstrøm, R. 2014. Microsatellite DNA used for parentage identification of partly digested Atlantic salmon (*Salmo salar*) juveniles through non-destructive diet sampling in salmonids. *Marine Biology Research* 10: 323-328.
- Smout, S., Asseburg, C., Matthiopoulos, J., Fernández, C., Redpath, S., Thirgood, S. & Harwood, J. 2010. The functional response of a generalist predator. *PLoS ONE* 5: e10761.
- Smyly, W.J.P. 1957. The life-history of the bullhead or Miller's thumb (*Cottus gobio* L.). *Proceedings of the Zoological Society of London* 128: 431-454.
- Solberg, M.F., Robertsen, G., Sundt-Hansen, L.E., Hindar, K. & Glover, K.A. 2020. Domestication leads to increased predation susceptibility. *Scientific Reports* 10: 1929.
- Soluk, D.A. & Collins, N.C. 1988. Synergistic interactions between fish and stoneflies: Facilitation and interference among stream predators. *Oikos* 52: 94-100.
- Solås, M.R., Skoglund, H. & Salvanes, A.G.V. 2019. Can structural enrichment reduce predation mortality and increase recaptures of hatchery-reared Atlantic salmon *Salmo salar* L. fry released into the wild? *Journal of Fish Biology* 95: 575-588.
- Spens, J. & Ball, J.P. 2008. Salmonid or nonsalmonid lakes: predicting the fate of northern boreal fish communities with hierarchical filters relating to a keystone piscivore. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 1945-1955.
- Stallings, C.D. & Dingeldein, A.L. 2012. Intraspecific cooperation facilitates synergistic predation. *Bulletin of Marine Science* 88: 317-318.
- Stanley, W.T. & Shaffer, K.E. 1995. Harbor seal (*Phoca vitulina*) predation on seined salmonids in the Lower Klamath River, California. *Marine Mammal Science* 11: 376-385.
- Stephens, P.A. & Sutherland, W.J. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 401-405.
- Stewart-Oates, A. & Bence, J.R. 2001. Temporal and spatial variation in environmental impact assessment. *Ecological Monographs* 71: 305-339.
- Stich, D.S., Kinnison, M.T., Kocik, J.F. & Zydlewski, J.D. 2015. Initiation of migration and movement rates of Atlantic salmon smolts in fresh water. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 72: 1339-1351.
- Strøm, J.F., Rikardsen, A.H., Campana, S.E., Righton, D., Carr, J., Aarestrup, K., Stokesbury, M.J.W., Gargan, P., Javierre, P.C. & Thorstad, E.B. 2019. Ocean predation and mortality of adult Atlantic salmon. *Scientific Reports* 9: 7890-7890.
- Svenning, M.-A., Borgstrøm, R., Dehli, T.O., Moen, G., Barrett, R.T., Pedersen, T. & Vader, W. 2005a. The impact of marine fish predation on Atlantic salmon smolts (*Salmo salar*) in the Tana estuary, North Norway, in the presence of an alternative prey, lesser sandeel (*Ammodytes marinus*). *Fisheries Research* 76: 466-474.

- Svenning, M.-A., Fagermo, S.E., Barrett, R.T., Borgstrøm, R., Vader, W., Pedersen, T. & Sandring, S. 2005b. Goosander predation and its potential impact on Atlantic salmon smolts in the River Tana estuary, northern Norway. *Journal of Fish Biology* 66: 924-937.
- Svenning, M.-A., Johansen, N.S. & Borgstrøm, R. 2020. Predasjon på laksunger i Tana. Med hovedvekt på diett hos gjedde og sjørret. NINA Rapport 1648, Norsk institutt for naturforskning, Tromsø.
- Svenning, M.-A., Langeland, K. & Kanstad-Hanssen, Ø. 2021. Fiskefaglige undersøkelser i Divielva og Målselva i 2019 og 2020. NINA Rapport 2002, Norsk institutt for naturforskning, Tromsø.
- Swain, D.P. & Benoît, H.P. 2015. Extreme increases in natural mortality prevent recovery of collapsed fish populations in a Northwest Atlantic ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 519: 165-182.
- Swink, W.D. & Hanson, L.H. 1986. Survival from sea lamprey (*Petromyzon marinus*) predation by two strains of lake trout (*Salvelinus namaycush*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 2528-2531.
- Symons, P.E.K. & Heland, M. 1978. Stream habitats and behavioral interactions of underyearling and yearling Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 35: 175-183.
- Syslo, J.M., Guy, C.S., Bigelow, P.E., Doepke, P.D., Ertel, B.D. & Koel, T.M. 2011. Response of non-native lake trout (*Salvelinus namaycush*) to 15 years of harvest in Yellowstone Lake, Yellowstone National Park. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68: 2132-2145.
- Søndergaard, M. & Jeppesen, E. 2007. Anthropogenic impacts on lake and stream ecosystems, and approaches to restoration. *Journal of Applied Ecology* 44: 1089-1094.
- Sørli, M., Nilssen, K.T., Bjørge, A. & Freitas, C. 2020. Diet composition and biomass consumption of harbour seals in Telemark and Aust-Agder, Norwegian Skagerrak. *Marine Biology Research* 16: 299-310.
- Thomas, J.D. 1962. The food and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) and its feeding relationships with the salmon parr (*Salmo salar* L.) and the eel (*Anguilla anguilla* (L.)) in the River Teify, west Wales. *Journal of Animal Ecology* 31: 175-175.
- Thompson, P.M. & Mackay, F. 1999. Pattern and prevalence of predator damage on adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., returning to a river system in north-east Scotland. *Fisheries Management and Ecology* 6: 335-343.
- Thompson, P.M., Mackey, B., Barton, T.R., Duck, C. & Butler, J.R.A. 2007. Assessing the potential impact of salmon fisheries management on the conservation status of harbour seals (*Phoca vitulina*) in north-east Scotland. *Animal Conservation* 10: 48-56.
- Thompson, P.M., Tollit, D.J., Wood, D., Corpe, H.M., Hammond, P.S. & Mackay, A. 1997. Estimating harbour seal abundance and status in an estuarine habitat in north-east Scotland. *Journal of Applied Ecology* 34: 43-52.
- Thorstad, E.B., Whoriskey, F., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A.H. & Finstad, B. 2012. A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. *Journal of Fish Biology* 81: 500-542.
- Thorstad, E.B., Økland, F., Finstad, B., Sivertsgård, R., Plantalech, N., Bjørn, P.A. & McKinley, R.S. 2007. Fjord migration and survival of wild and hatchery-reared Atlantic salmon and wild brown trout post-smolts. *Hydrobiologia* 582: 99-107.

- Trzcinski, M.K., Mohn, R. & Bowen, W.D. 2006. Continued decline of an Atlantic cod population: how important is gray seal predation? *Ecological Applications* 16: 2276-2292.
- Twomey, E. 1965. Predation by pike on the River Lee. C.M. 1965/L:86, International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen, Denmark.
- Twomey, E. 1976. The restoration of the salmon stocks of the River Lee. C.M. 1976/M:14, International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen, Denmark.
- Udø, T.A. 2016. Taksering av minkbestanden i Lákšjohka, Tanavassdraget. Oppdragsrapport, Tana fiskeforvaltning.
- Vance-Chalcraft, H.D. & Soluk, D.A. 2005. Multiple predator effects result in risk reduction for prey across multiple prey densities. *Oecologia* 144: 472-480.
- Vester, H. & Hammerschmidt, K. 2013. First record of killer whales (*Orcinus orca*) feeding on Atlantic salmon (*Salmo salar*) in northern Norway suggest a multi-prey feeding type. *Marine Biodiversity Records* 6: e9.
- Vollset, K.W., Lennox, R.J., Haugen, T.O., Hanssen, E. & Barlaup, B.T. 2021. Resultater fra studier av smoltoverlevelse forbi Evanger kraftverk våren 2020. Rapport 420, Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske (LFI); NORCE, Bergen.
- Vollset, K.W., Mahlum, S., Davidsen, J.G., Skoglund, H. & Barlaup, B.T. 2016. Interaction between migration behaviour and estuarine mortality in cultivated Atlantic salmon *Salmo salar* smolts. *Journal of Fish Biology* 89: 1974-1990.
- Vøllestad, L.A. 1992. Geographic variation in age and length at metamorphosis of maturing European eel: environmental effects and phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology* 61: 41-48.
- Wacker, S., Aronsen, T., Karlsson, S., Ugedal, O., Diserud, O.H., Ulvan, E.M., Hindar, K. & Næsje, T. 2021. Selection against individuals from genetic introgression of escaped farmed salmon in a natural population of Atlantic salmon. *Evolutionary Applications* 14: 1450-1460.
- Walsh, J.C., Wilson, K.A., Benshemesh, J. & Possingham, H.P. 2012. Unexpected outcomes of invasive predator control: the importance of evaluating conservation management actions. *Animal Conservation* 15: 319-328.
- Ward, D.M. & Hvidsten, N.A. 2011. Predation: compensation and context dependence. S. 199-220 i Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. (red.) *Atlantic salmon ecology*. Wiley-Blackwell.
- Ward, D.M., Nislow, K.H. & Folt, C.L. 2008. Do native species limit survival of reintroduced Atlantic salmon in historic rearing streams? *Biological Conservation* 141: 146-152.
- Ward, D.P., Smal, C.M. & Fairley, J.S. 1986. The food of mink *Mustela vison* in the Irish Midlands. *Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science* 86B: 169-182.
- Warnock, W.G., Thorley, J.L., Arndt, S.K., Weir, T.J., Neufeld, M.D., Burrows, J.A. & Andrusak, G.F. 2022. Kootenay Lake kokanee (*Oncorhynchus nerka*) collapse into a predator pit. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 79: 234-248.
- Webb, P.W. & Skadsen, J.M. 1980. Strike tactics of *Esox*. *Canadian Journal of Zoology* 58: 1462-1469.
- White, H.C. 1939. Bird control to increase the Margaree River salmon. *Bulletin* 58, Fisheries Research Board of Canada, Ottawa.

- White, H.C. 1942. Fish-eating bird survey of the Margaree River, 1942. Atlantic salmon and trout investigations 9, Fisheries Research Board of Canada, Ottawa.
- Williams, R.J. & Martinez, N.D. 2004. Stabilization of chaotic and non-permanent food-web dynamics. *The European Physical Journal B* 38: 297-303.
- Wilson, B.R., Feltham, M.J., Davies, J.M., Holden, T., Cowx, I.G., Harvey, J.P. & Britton, J.R. 2003. A quantitative assessment of the impact of goosander, *Mergus merganser*, on salmonid populations in two upland rivers in England and Wales. S. 119-135 i Cowx, I.G. (red.) Interactions between fish and bird: implications for management. Blackwell Science, Oxford.
- Wood, C.C. 1985. Aggregative response of common mergansers (*Mergus merganser*): predicting flock size and abundance on Vancouver Island salmon streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 1259-1271.
- Wright, B.E., Riemer, S.D., Brown, R.F., Ougzin, A.M. & Bucklin, K.A. 2007. Assessment of harbor seal predation on adult salmonids in a Pacific Northwest estuary. *Ecological Applications* 17: 338-351.
- Ylikarjula, J., Heino, M. & Dieckmann, U. 1999. Ecology and adaptation of stunted growth in fish. *Evolutionary Ecology* 13: 433-453.
- Zelasko, K.A., Bestgen, K.R., Hawkins, J.A. & White, G.C. 2016. Evaluation of a long-term predator removal program: abundance and population dynamics of invasive northern pike in the Yampa River, Colorado. *Transactions of the American Fisheries Society* 145: 1153-1170.
- Zydlewski, J., Zydlewski, G. & Danner, G.R. 2010. Descaling injury impairs the osmoregulatory ability of Atlantic salmon smolts entering seawater. *Transactions of the American Fisheries Society* 139: 129-136.
- Öhlund, G., Hedström, P., Norman, S., Hein, C.L. & Englund, G. 2015. Temperature dependence of predation depends on the relative performance of predators and prey. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282: 20142254.
- Aarestrup, K., Jepsen, N., Rasmussen, G. & Økland, F. 1999. Movements of two strains of radio tagged Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts through a reservoir. *Fisheries Management and Ecology* 6: 97-107.
- Aarestrup, K. & Koed, A. 2003. Survival of migrating sea trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts negotiating weirs in small Danish rivers. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 169-176.



KONTAKTINFO:

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning

Torbjørn Forseth, NINA, torbjorn.forseth@nina.no (leder)

Eva B. Thorstad, NINA, eva.thorstad@nina.no (sekretariat)

ISSN: 1891-5302

ISBN: 978-82-93038-33-7

