

Storskarvens (*Phalacrocorax carbo* *spp.*) predation på Krankesjöns partiellt migrerande fiskpopulation

Ville Ljungström Rautiainen
2013



Miljövetenskap

Examensarbete för kandidatexamen 15 hp

Lunds universitet

Abstract

Partial migration, when only parts of a population migrate and others stay resident, is a common phenomenon in nature. The underlying explanation for the behavioural differences within a population remains a research question and several recent studies have highlighted the role of predation. The present study is based on data collected from thousands of fish, individually marked with passive integrated transponder tags over a decade. By using passive telemetry the migratory behaviour of the fish have been monitored. Data from tags were recovered from known cormorant (*Phalacrocorax carbo* spp.) roosting sites in Lake Krankesjön and Lake Vombsjön, located in southern Sweden. Results show that the fish stocks in Lake Krankesjön are under the influence of predation from piscivorous birds and that roach (*Rutilus rutilus*) avoid cormorant predation by migrating into the connecting streams. The total number of days a roach spent out of the lake was negatively related to the probability of being preyed upon by cormorants. Moreover, our results show that the cormorant, more extensively preys on common rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) than on roach. Migration has an impact on the fate of individual fish as well as on the structure of whole ecosystems. Cormorant numbers increase all over Europe and therefore, also the additive effects on the predation pressure of prey fish. Hence, future studies that try to explain how predation affects migratory behaviour in fish should consider cormorant predation as an important factor.

Inledning

Många organismer migrerar mellan olika habitat, vilket har en stor betydelse för deras överlevnad och reproduktion (Dingle, Drake 2007). Migration är ett fenomen som kan beskrivas som en hel populations gemensamma förflyttning mellan olika habitat (Dingle, Drake 2007). Eftersom migration har en stor betydelse för enskilda individers öde och populationers, samhällens och ekosystems struktur (Nathan et al. 2008) är det viktigt att förstå de underliggande orsakerna till beteendet. Migrationsbeteendet är ofta en konsekvens av säsongsmässig förändring i ett habitat, vilket kan innebära en förändring i predationstrycket och tillgången på resurser och skydd (Dingle, Drake 2007). När en population består av individer som är både migrerande och residenta är det en partiellt migrerande population. Partiell migration förekommer inom många olika taxa och är av stort intresse då det anses vara en övergång mellan residentbeteende (ingen migrerar) och ett fullt migrationsbeteende (alla migrerar) (Chapman et al. 2011).

Studier på partiellt migrerande karpfiskar, som normalt migrerar från sjöar till åar under vintern, har visat att det förekommer en trade-off mellan predationsrisk och tillväxtpotential som påverkar om en individ väljer att migrera eller inte (Skov et al. 2011, Brönmark et al. 2008). Grunden till teorin är att predationen från till exempel gäddan (*Esox lucius*) i åarna är obetydlig året runt och födotillgången låg, medan sjön har hög predation men erbjuder ett fördelaktigt födohabitat för karpfiskar (Brönmark et al. 2008).

Kunskaperna om hur viktig och till vilken utsträckning predationstrycket påverkar migrationsbeteendet är däremot inte tillräckliga, ofta på grund av svårigheter att utvärdera det fullständiga predationstrycket för residenta och migrerande individer (Skov et al. 2013). Merparten av studier har fokuserat på predationen från rovfiskar som gäddan, men få studier har kvantifierat påverkan från fiskätande rovfåglar som storskarv (*Phalacrocorax carbo* spp.).

Samband mellan mörtens (*Rutilus rutilus*) migration och minskad predationsrisk med avseende på storskarvens predation har nyligen påvisats i en studie utförd i eutrofierade sjöar i Danmark (Skov et al. 2013). Det är av intresse att veta hur generellt detta samband är.

Storskarven har ökat i Europa de senaste decennierna och utgör därför en allt större andel av den totala predationen på fiskebestånden (Emmrich, Duettmann 2011, Steffens 2010). Dessutom är storskarven endoterm, vilket innebär att de har ett högt födointag även under vintern, till skillnad från rovfiskar som till exempel gädda och abborre (*Perca fluviatilis*) (Skov et al. 2013). Det är därför även relevant att ta hänsyn till storskarvens påverkan på fiskebeståndens migrationsbeteende.

I takt med storskarvens ökning har även konflikten mellan storskarven och människan över fiskbestånden som naturresurs blivit allt mer påtaglig (Doucette, Wissel & Somers 2011). Konflikten uppkommer eftersom storskarven kan orsaka ekonomiska förluster för till exempel yrkesfiskare men även för fisketurism och fiskodlare (Salmi, Salmi & Moilanen 2010, Keller et al. 1996). Beroende på hur omfattande storskarvens predation är, kan predationen på fiskebestånden påverka fisksamhällens struktur och som därmed kan få konsekvenser på hela ekosystem. Det är därför essentiellt av naturvårdsintresse men även för att få fram förvaltningsplaner, att fördjupa sig i kunskapen om storskarvens påverkan på fiskbestånden.

Syftet med föreliggande studie är att i första hand utreda huruvida fiskbestånden i Krankesjön är utsatta för predation av storskarven och om så är fallet, kvantifiera hur omfattande den är. Vidare undersöks om storskarven har några artpreferenser i sin diet. Ett huvudsyfte med studien är också att undersöka huruvida mörtpopulationen i Krankesjön reducerar predationen från storskarven genom att migrera upp i åarna under vintern, med två hypoteser, nämligen 1) att residenta individer i större utsträckning blir utsatta för predation samt 2) att sannolikheten för predation minskar med ökat antal dagar ute ur sjön. I studien undersöks också om fiskarnas storlek (längd) har en påverkan på sannolikheten att bli prederad av storskarv.

Material och Metod

Fältarbete

Föreliggande studie utfördes i Krankesjön belägen in Skåne, som är en grund eutrofierad sjö (medeldjup 1.5 m, maximalt djup 3.0 m). Sjön har tre angränsande åar, två inlopp (Länsmansbäcken och Silvåkrabäcken) och ett utlopp (Ålabäcken) (Brönmark et al. 2008). Med hjälp av ornitologen Hans Källanders observationer vet vi att storskarven inte häckar i Krankesjön, men att de använder sjön som ett födohabitat under dagarna. Däremot har man observerat häckande par vid en närliggande sjö, Vombsjön (Källander 2013).

I Krankesjön har man sedan 2003 använt sig av en teknik där fiskar, fångade i sjön, märks med *TIRIS passive integrated transponder*-sändare (PIT-sändare). Märkningen utförs genom att kirurgiskt inplantera sändare i bukhålan på fisken, varefter fiskarna släpps ut i sjön (Brodersen et al. 2008). Märkning av fisk har utförts varje år mellan 2003-2012. När dessa fiskar passerar antennstationerna, som är strategiskt placerade vid åarna, aktiveras PIT-sändaren som skickar en unik kod till ett minneskort där den lagras. Med hjälp av denna teknik erhåller man information om när individen migrerar och när den återvänder till sjön. Två antenner placerade i följd med ett avstånd av cirka 3-5 meter möjliggör också att man kan beräkna antalet dagar fisken spenderar ute från sjön. Koden kan kopplas till en specifik individ och innehåller information om art, längd och vikt då den märktes. När en märkt fisk blir prederad av en storskarv, passerar sändaren storskarven med tiden och deponeras där storskarven befinner sig vid det tillfället. Data från alla märkta fiskindivider finns registrerade i en databas med totalt 12213 individer; 9466 mörtar, 993 gäddor, 831 sarvar (*Scardinius erythrophthalmus*), 355 ålar (*Anguilla anguilla*), 335 abborrar (*Perca fluviatilis*), 80 björknor (*Blicca bjoerkna*), 60 sutare (*Tinca tinca*), 59 braxar (*Abramis brama*), 16 rudor (*Carassius carassius*), 15 benlöjor (*Alburnus alburnus*), 2 mört-sarv hybrider och 1 gärs (*Gymnocephalus cernuus*).

Under fyra veckor i april 2013 (3/4, 8/4, 9/4, 15/4, 16/4, 17/4, 19/4, 22/4 och 26/4) genomsöktes Krankesjön samt Vombsjön (10/4 och 11/4) efter PIT-sändare (Texas Instruments, RI-TRP-RRHP, Plano, Texas, USA; half duplex, 134 kHz, 23.1 mm lång, 3.85 mm diameter, 0.6 g i luft). Med hjälp av *radio frequency identification* (RFID), i form av en portabel PIT-sändardetektor, skannades väldefinierade undersökningsområden. Arbetet fokuserades kring en ö (koordinater X:6175886, Y:1354409) där det är känt att Krankesjöns storskarvar har en vilo- och övernattningsplats (Källander 2013). Genom att strategiskt cirkulera runt ön med en

båt försedd med en elmotor och samtidigt med pendelrörelser skanna området med den portabla antennen (RFID-läsaren) hittades PIT-sändare vars unika kod sparades i en dator. Skanningen påbörjades 10 m från ön, varefter vi arbetade oss närmare ön för varje varv som avklarts (2-3 m närmare för varje varv). Det yttersta varvet definierades som ett varv där inga sändare registrerats. Hade vi funnit sändare vid 10 m, hade således undersökningsområdet blivit större tills dess att inga sändare hittats. Detta gjordes för att minimera antalet missade sändare inom det definierade området. För att effektivt täcka hela området stod en person i fören och skannade från ena sidan till den andra, med en räckvidd på 2-3 m, under tiden båten kördes i så låg hastighet som möjligt. Undersökningen av området ansågs som avklarad då även skanning utförts uppe på öarna. Samma procedur upprepades 22 gånger. Storskarvs kolonin vid Vombsjön är belägen i det nordvästra hörnet av sjön (koordinater X: 6177298, Y: 1358898). Samma metodik för skanningen användes även här, fast utan båt, då vattennivån i sjön var tillfälligt låg för att vandra i området. Området vid Vombsjön genomsöktes totalt 4 gånger.

Med hänsyn till de definierade områdena (ön i Krankesjön samt kolonin i Vombsjön), görs bedömningen och antagandet att de funna PIT-sändarna speglar specifika individer som blivit prederade av storskarven. Detta gör det möjligt att se huruvida fiskpopulationerna är utsatta för predation från storskarv. För att kvantifiera predationen används en kvotering på antalet märkta och antalet funna individer.

Statistisk analys

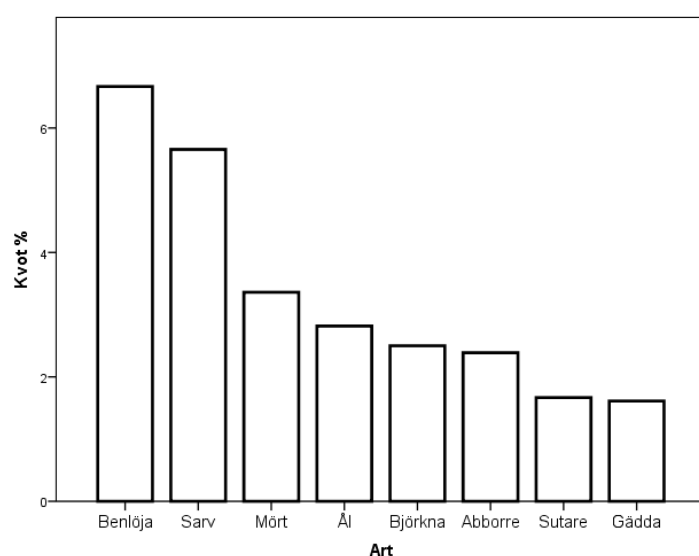
För att undersöka om storskarven uppvisar en artpreferens i sin diet beräknades kvoterna för totala antalet funna individer per art och totala antalet märkta individer per art. För att testa om storskarven uppvisar en artpreferens mellan mört och sarv jämfördes förväntade och observerade frekvenser av PIT-sändare i en chi-2 analys. Min noll-hypotesen var att antalet prederade individer är oberoende av arten (mört/sarv). De förväntade frekvenserna för prederade mört- och sarvindivider, för året 2003 baserades på; totala antalet märkta individer av enskild art och funna sändare för de två arterna. För att utvärdera huruvida mörtens migrationsbetendet reducerar risken att falla offer för storskarvens predation, testades noll-hypotesterna att kvoten prederad fisk och icke prederad fisk var oberoende av migrationsstrategi (migrant/resident). Observerade och förväntade frekvenser av PIT-sändare funna vid sökområdena jämfördes i en chi-2 analys. Förväntade frekvenser för prederade och icke-prederade mörtindivider, för migrationssäsongen 2012/2013 baserades på; det totala antalet märkta fiskar, totala antalet fiskar som uttrycker antingen migrations- eller resident beteende (data erhållen från de stationära antenssystemen) samt funna PIT-sändare för de två kategorierna. För analyser som är kopplade till migrationsbeteendet användes enbart data från migrationssäsongen 2012/2013. Detta på grund av att man endast då med säkerhet kan veta att de funna PIT-sändarna, och därmed individerna, blivit prederade under perioden 2012/2013. Vidare undersöktes om storlek (totallängd, mm) och antalet dagar varje enskild individ spenderar ute ur sjön har en påverkan på sannolikheten att bli prederad av storskarv. Detta testades med en logistisk regression med ett binärt utfall (Uppäten eller ej uppäten) mot total längd samt totala antalet dagar ute ur sjön. De statistiska analyserna utfördes i IBM SPSS Statistics 21.0.

Resultat

Skanningen av PIT-sändare vid Krankesjön samt Vombsjön resulterade i totalt 404 sändare fördelat över åtta arter (Tabell 1). Sändare från samtliga märkningsår (2003-2012) hittades. Av de funna sändarna, och därmed fiskindividerna, var benlöja den art som hade högst kvot följt av sarv, mört, ål, björkna, abborre, sutare och gädda (Figur 1). Majoriteten av sändare registrerades i Krankesjön vid skarvön (379 sändare) och endast en minoritet i Vombsjön (25 sändare).

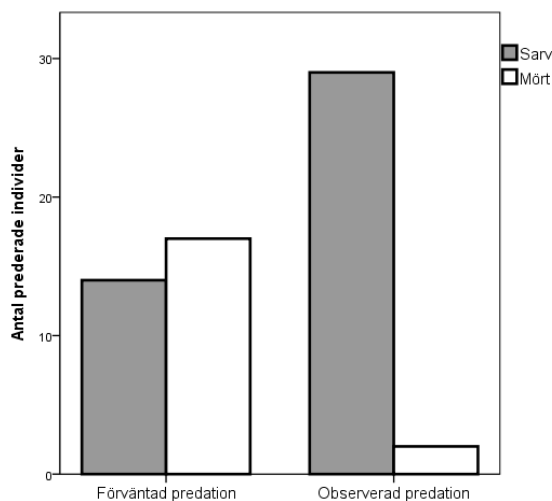
Tabell 1. Antalet hittade passive intergrated transponder-sändare (PIT-sändare) per art, det totala antalet hittade PIT-sändare, det totala antalet märkta individer per art samt den resulterande kvoten (%) funna PIT-sändare.

Art	Hittade PIT-sändare	Märkt fisk	Kvot (%)
Mört	320	9466	3,38
Sarv	45	831	5,42
Gädda	20	993	2,01
Ål	8	355	2,25
Abborre	7	335	2,09
Björkna	2	80	2,50
Benlöja	1	15	6,67
Sutare	1	60	1,67
Braxen	0	59	0,00
Ruda	0	16	0,00
Mört-sarv hybrid	0	2	0,00
Gärs	0	1	0,00
Totalt	404	12213	3,31

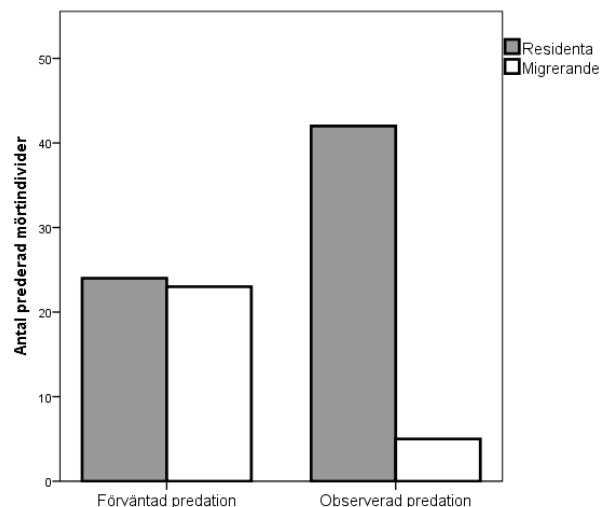


Figur 1. Kvoten (%) av det totala antalet prederade individer samt det totala antalet märkta individer för de funna arterna.

Predationstrycket från storskarven visade sig vara signifikant högre för sarvindivider än för mörtindivider (chi-2 test = 29.307, $p < 0.0001$) (Figur 2).



Figur 2. Förväntat respektive observerat antal prederade mört- och sarvindivider (märkta 2003).



Figur 3. Förväntat antal respektive observerat antal prederade mörtindivider (märkta 2012) och deras migrationsbeteende.

Predationen från storskarv var signifikant högre för residenta individer än för de migrerande (chi-2 test = 27.587, $p < 0.0001$) (figur 3). Vidare så påvisades ett negativt samband mellan antalet dagar en individ tillbringar ute ur sjön och sannolikheten att bli prederad av storskarven (logistisk regression; $B = -0.117$; Wald = 5.608; $p = 0.018$) (figur 4). Däremot hittades inget samband mellan mörtindividernas längd och sannolikheten att bli prederad (logistisk regression; $B = -0.008$; Wald = 2.013; $p = 0.156$).

Diskussion

De funna PIT-sändarna visar att fiskbestånden i Krankesjön är utsatta för predation av storskarven. Detta är i enlighet med det faktum att storskarven är en effektiv fiskpredator, observationer att storskarven använder Krankesjön som födohabitat och att antalet storskarvar ökat det senaste decenniet (Källander 2013). Att majoriteten av sändarna återfanns i Krankesjön och endast en minoritet i Vombsjön, beror förmodligen på att fiskarna märktes i Krankesjön. Däremot indikerar de funna sändarna i Vombsjön från fisk märkt i Krankesjön att storskarven förflyttar sig mellan Vomb- och Krankesjön för att födosöka. Att storskarven förflyttar sig mellan olika födohabitat för att födosöka har påvisats i tidigare studier (Bugajski et al. 2013). Det kan därför vara intressant och relevant att i framtiden undersöka fler närliggande sjöar för att se hur långa sträckor storskarven flyger för att födosöka samt om storskarvar från fler områden använder Krankesjön som födohabitat.

Den totala andelen sändare som hittades kan tyckas vara låg för en tioårsperiod, men man får ta hänsyn till att det förmodligen finns ett stort mörkertal av fisk som prederats av storskarv. Detta på grund av att det sannolikt deponeras sändare även

utanför det definierade området samt att sändare med tiden blivit övertäckta och/eller sjunkit ned i botten-sedimentet och därmed inte registrerats. Vidare kan man spekulera kring livslängden på PIT-sändarna men eftersom sändare från alla åren hittats och registrerats verkar livslängden täcka hela undersökningsperioden från år 2003 till år 2013. Om skanningen av sändare i framtiden utförs varje år, eller till och med vid flera tillfällen varje år hade förmodligen kvoten funna sändare ökat. I en liknande studie i Danmark hittades nämligen 2-12 % av alla märkta mörtar, märkta samma år, årligen (Skov et al. 2013). I föreliggande studien hittades 3.31 % av all fisk märkta under en tioårs period. Således är kvoten funna sändare förhållandevis låg i jämförelse till studien i Danmark, vilket troligtvis beror på argumenten ovan (PIT-sändare som deponeras utanför det definierade området och/eller blivit övertäckta av sediment) eller att systemet i Danmark är utsatt för ett högre predationstryck från storskarv.

Resultatet av andelen funna sändare per art och antalet märkta individer per art visar att storskarven prederar på majoriteten av fiskarterna i sjön. Att benlöja och sarv hade högre kvot än resterande tyder på att storskarv i större utsträckning prederar på dessa två arter. Detta kan bero på skillnader i bytesfiskens födosöksstrategier och att benlöja och sarv därav är mer sårbara för predation från storskarven. I andra studiesystem har man funnit att storskarven har en diet som varierar över året (Emmrich, Duettmann 2011) vilket även kan vara fallet för storskarven vid Krankesjön. Huruvida den erhållna kvoten för benlöja stämmer överrens med verkligheten går att diskutera då bara en individ registrerades. Vidare registrerades inga återfynd av arterna braxen, ruda, mört-sarv hybrid och gärs. Att de tre senare arterna inte registrerats kan troligtvis förklaras i att för få individer blivit märkta. Däremot, borde återfynd av braxen gjorts då flera individer märkts och att andra studier påvisat att braxen är en del av storskarvens diet (Emmrich, Duettmann 2011). En förklaring kan vara att braxarna i Krankesjön utvecklats en djup kroppsform och att storskarven därav inte prederar dessa. I sjöar som har en hög densitet av gädda finns tendensen att bytesfiken domineras av stora individer med djup kroppsform, då gäddan är en gap-begränsad predator och därmed inte tar bytesfisk med tillräckligt djup kroppsform (Nilsson, Brönmark 2000). Krankesjön har en hög densitet av gädda (Skov et al. 2008) och att braxpopulationen har en djup kroppsform skulle därför vara troligt. Således är det möjligt att även storskarven har svårigheter att predera dessa individer.

Dessutom visar våra resultat att sarven utsatts för signifikant högre predation jämfört med mörtan. Detta kan förklaras med att storskarven uppvisat preferens för sarv, men det kan också förklaras med att mörtan till större utsträckning migrerar och därmed undviker predation. I tidigare studier har man visat att enbart 6 % av sarvpopulationen i Krankesjön migrerade under två migrationssäsonger, medan 40 % av mörtpopulationen migrerade (Skov et al. 2008). Samma orsak kan även ligga till grund för att sarven påvisat en hög kvot då alla arter jämfördes.

De erhållna resultaten visar att mörtans migrationsbeteende påverkar risken att bli prederad av storskarv. De residenta individerna blev i signifikant högre utsträckning utsatta för predation. Således reducerar de individerna som migrerar upp i åarna på vintern risken att bli prederad av storskarven. Vidare hittades även ett signifikant negativt samband mellan de antal dagar en individ tillbringar ute ur sjön och sannolikheten att bli prederad av storskarv. Således förkastas de två noll-hypoteserna att predationsrisken är oberoende av migrationsstrategi. Att residenta individer i större utsträckning blir utsatta för predation tyder på att storskarven inte är en lika effektiv predator i åar som i sjöar eller att de inte födosöker i åarna. De erhållna resultaten är i

enlighet med vad studien i Danmark påvisat (Skov et al. 2013) och indikerar att sambanden även gäller i vårt studiesystem.

I denna studie visade längden på fiskarna inget signifikant samband med sannolikheten att bli prederad, till skillnad från en liknande studie i Danmark (Skov et al. 2013). Varför inte samma samband hittades i vårt studiesystem är svårt att säga men det kan bero på att det faktiskt inte finns ett generellt samband och att valet av bytesstorlek istället är säsongsbetingat. Studier har visat att storskarven prederar på större fiskar, speciellt större mört- och björknaindivider under våren, möjligtvis på grund av ökad sårbarhet i samband med lektiden (Emmrich, Duettmann 2011).

Eftersom resultaten indikerar att mörten undviker predation från storskarven genom att migrera, kan detta vara en bakomliggande orsak till att mörten faktiskt uttrycker migrationsbeteende. Detta är i enlighet med teorin att fisk som partiellt migrerar avväger mellan risken att bli prederad och möjligheten att tillväxa bättre genom att stanna i sjön. Tidigare studier har visat att mörtindivider reducerar risken att bli utsatta för predation från gädda då de migrerar och att en förklaring till det är att gäddorna stannar i sjön (Brönmark et al. 2008). Resultaten i denna studie påvisar att storskarven har en additiv effekt på predationstrycket och som därmed bör tas med i beräkningarna i teorin. Resultaten innebär att frågan om varför vissa individer väljer att inte migrera blir allt mer intressant. Det har påvisats att partiellt migrerande karpfiskar kan ha en påverkan på hur sjöar skiftar mellan alternativa jämviktlägen (Brönmark et al. 2010). Krankesjön är en sådan sjö, som historiskt skiftat mellan ett grumligt tillstånd och ett klart tillstånd med avseende på turbiditet (Hargeby, Blindow & Andersson 2007), och fler studier som försöker förklara karpfiskars migrationsbeteende är därför önskvärda. Föreliggande studie har påvisat att även storskarven har en påverkan på migrationsbeteendet.

Resultaten visar att fiskbeståndet i Krankesjön är utsatt för predation av storskarven samt att det kan vara en underliggande förklaring till mörtens migrationsbeteende, som i sin tur har konsekvenser på ekosystemet. Det är därför relevant för naturvårdsmyndigheter att använda den här typen av studier och deras resultat för att förstå och korrekt bedöma hur en förvaltningsplan ska se ut, om en eventuell konflikt mellan intressenter uppstår. Det pågår inget kommersiellt fiske i Krankesjön, men området är ett välbesökt friluftsområde som kan komma att hamna i konflikt med storskarven om den fortsätter att öka eller börjar häcka i området.

Framtida studier

Eftersom migration har en stor betydelse för ekosystemets struktur samt att storskarven ökat i antal och förmodligen fortsätter att öka, är framtida studier i samma studiesystem av intresse. Genom att utföra denna typ av undersökning årligen möjliggör det att studera hur predationstrycket från storskarv varierar över år.

Den föreliggande studien var den första av sitt slag, i studiesystemet. Metodiken kan diskuteras och förbättras men överlag var genomsökandet av de definierade områdena effektivt. Då sändarna där storskarven håller till (ön vid Krankesjön) låg väldigt tätt, hände det att sändarna störde ut varandra och att de därmed inte registrerades. Genom att besöka området upprepade gånger och minimera antalet nya sändare per besök kan genomsökandet optimeras. En fullständig utvärdering av metoden och en strävan att

använda en standardiserad metod rekommenderas om samma studie ska utföras kommande år.

Slutsats

Studien har visat att fiskebeståndet i Krankesjön är utsatt för predation från storskarv. Den del av den partiellt migrerande mörtpopulationen som väljer att stanna i sjön över vintern prederas i större utsträckning, vilket indikerar att storskarv födosöker ineffektivt eller att de inte födosöker alls i åarna. Sarven, där få individer uttrycker migrationsbeteende, är också känsligare för predation från storskarv än den närbesläktade arten (mört) där betydligt fler individer migrerar. Eftersom migration hos karpfiskar påverkar ekosystemens struktur bör framtida studier, som undersöker huruvida predationstryck kan förklara migrationsbeteendet hos fiskar, ta hänsyn till den additiva effekt som storskarven medför. Detta för att få en bättre förståelse för de bakomliggande ekologiska drivkrafterna men också för naturvårdssyfte. Effekten blir alltmer påtaglig då storskarven ökar i antal i hela Europa.

Tack

För och främst, vill jag tacka min studiekamrat Jonathan Loive för allt hårt arbete ute i fält. Jag vill också tacka min handledare Kaj Hulthén för utmärkt handledning och all hjälp med fältarbetet. Tack till Hans Källander för viktiga observationer i fält.

Referenser

- Brodersen, J., Nilsson, P.A., Hansson, L., Skov, C. & Brönmark, C. 2008, "Condition-dependent individual decision-making determines cyprinid partial migration", *Ecology*, vol. 89, no. 5, pp. 1195-1200.
- Brönmark, C., Brodersen, J., Chapman, B.B., Nicolle, A., Nilsson, P.A., Skov, C. & Hansson, L. 2010, "Regime shifts in shallow lakes: the importance of seasonal fish migration", *Hydrobiologia*, vol. 646, no. 1, pp. 91-100.
- Brönmark, C., Skov, C., Brodersen, J., Nilsson, P.A. & Hansson, L. 2008, "Seasonal Migration Determined by a Trade-Off between Predator Avoidance and Growth", *Plos One*, vol. 3, no. 4, pp. e1957.
- Bugajski, A., Reudink, M.W., Doucette, J.L., Franks, S.E., Wissel, B. & Somers, C.M. 2013, "The complexity of cormorants: stable isotopes reveal multiple prey sources and feeding site switching", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 70, no. 2, pp. 271-279.
- Chapman, B.B., Brönmark, C., Nilsson, J. & Hansson, L. 2011, "The ecology and evolution of partial migration", *Oikos*, vol. 120, no. 12, pp. 1764-1775.
- Dingle, H. & Drake, V.A. 2007, "What is migration?", *Bioscience*, vol. 57, no. 2, pp. 113-121.
- Doucette, J.L., Wissel, B. & Somers, C.M. 2011, "Cormorant-fisheries conflicts: Stable isotopes reveal a consistent niche for avian piscivores in diverse food webs", *Ecological Applications*, vol. 21, no. 8, pp. 2987-3001.

- Emmrich, M. & Duettmann, H. 2011, "Seasonal shifts in diet composition of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* foraging at a shallow eutrophic inland lake", *Ardea*, vol. 99, no. 2, pp. 207-216.
- Hargeby, A., Blindow, I. & Andersson, G. 2007, "Long-term patterns of shifts between clear and turbid states in Lake Krankesjön and Lake Takern.", *Ecosystems*, vol. 10, no. 1, pp. 28-35.
- Keller, T., Vordermeier, T., Von Lukowicz, M. & Klein, M. 1996, "Impact of Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* on the fish stocks of several Bavarian water bodies with special emphasis on the ecological and economical aspects of fisheries", *Ornithologischer Anzeiger*, vol. 35, no. 1, pp. 1-12.
- Källander, H. 2013, Muntlig kommunikation
- Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D. & Smouse, P.E. 2008, "A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 105, no. 49, pp. 19052-19059.
- Nilsson, P. & Brönmark, C. 2000, "Prey vulnerability to a gape-size limited predator: behavioural and morphological impacts on northern pike piscivory", *Oikos*, vol. 88, no. 3, pp. 539-546.
- Salmi, J., Salmi, P. & Moilanen, P. 2010, "[Commercial fishermen and cormorants. A survey on their impact on obtaining a livelihood.]", *Riista Ja Kalatalous Selvityksia*, vol. 1, pp. 1-18.
- Skov, C., Chapman, B.B., Baktoft, H., Brodersen, J., Brönmark, C., Hansson, L., Hulthén, K., Nilsson, P.A. 2013. "Migration confers survival benefits against avian predators for partially migratory fish". *Biology Letters*. vol. 9: 20121178
- Skov, C., Brodersen, J., Nilsson, P.A., Hansson, L.- & Brönmark, C. 2008, "Inter- and size-specific patterns of fish seasonal migration between a shallow lake and its streams", *Ecology of Freshwater Fish*, vol. 17, no. 3, pp. 406-415.
- Skov, C., Baktoft, H., Brodersen, J., Brönmark, C., Chapman, B.B., Hansson, L. & Nilsson, P.A. 2011, "Sizing up your enemy: individual predation vulnerability predicts migratory probability", *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, vol. 278, no. 1710, pp. 1414-1418.
- Steffens, W. 2010, "Great Cormorant - Substantial Danger to Fish Populations and Fishery in Europe", *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, vol. 16, no. 3, pp. 322-331.



LUNDS UNIVERSITET

Miljövetenskaplig utbildning

Centrum för klimat- och
miljöforskning

Ekologihuset

22362 Lund