

Storskarvens (*Phalacrocorax carbo*) ekologi, roll i ekosystemet och effekter på fiskbestånd

Sammanställning av kunskap och kunskapsbehov

Redaktörer: Karl Lundström, Maria Ovegård, Malin Karlsson

Författare: Ulf Bergström, Johan Lövgren, Alfred Sandström, Niklas Sjöberg, Göran Sundblad, Torbjörn Säterberg, Håkan Wennhage, Örjan Östman

Innehåll

Sammanfattning	3
Beskrivning av uppdraget	4
Introduktion.....	4
Storskarvens biologi och ekologi.....	4
Storskarvens roll i ekosystemet	13
Storskarven som predator.....	16
Kunskap om storskarvens födoval och påverkan på fiskpopulationer.....	19
Västerhavet.....	19
Sverige	19
Internationellt.....	19
Östersjön.....	21
Strömmande vatten.....	23
Sverige	23
Internationellt.....	23
Sjöar	24
Sverige	24
Internationellt.....	25
Kunskapsbehov	25
Kunskapsbehov om storskarvens biologi och ekologi	25
Kunskapsbehov om storskarvens roll i ekosystemet och påverkan på fiskpopulationer	28
Referenser	31

Sammanfattning

Det råder kunskapsbrist om storskarvens ekologi i svenska akvatiska ekosystem och hur fiskpopulationer och ekosystem påverkas av storskarv i olika områden. Framförallt behövs bättre underlag om skarvarnas födoval, födosöksbeteende, antal och migrationer för att kunna bedöma påverkan på fiskpopulationer och ekosystem. Grundläggande underlag om storskarvens biologi, för bättre förståelse av dess ekologiska roll, bör samlas in genom standardiserad och internationellt samordnad övervakning.

Akvatiska ekosystem är komplexa och sammanlänkade, med flera arter och ekologiska processer som samverkar med varandra. Fiskpopulationer påverkas även av en rad andra faktorer än predation från storskarv, både biologiska och icke-biologiska. Det kan därför vara svårt att separera effekter från storskarv från annan påverkan. Att dra generella slutsatser om storskarvens påverkan på olika fiskpopulationer i olika områden och under olika tidsperioder är därför svårt.

Generellt verkar påverkan från storskarv på fiskpopulationer vara liten i friska ekosystem. Dock verkar skarvpredation kunna ha negativ påverkan på specifika fiskpopulationer, i synnerhet svaga populationer som även påverkas negativt av andra faktorer.

För att förbättra kunskapsläget är det viktigt att förvaltningsåtgärder som syftar till att minska storskarvens påverkan på fiskpopulationer följs upp vetenskapligt. Dessa förvaltningsåtgärder bör om möjligt samordnas med andra åtgärder för att öka förståelsen av vilka påverkansfaktorer som har störst betydelse för olika fiskpopulationer.

Beskrivning av uppdraget

Syftet med denna text är att sammanställa befintlig kunskap och identifiera kunskapsbehov gällande storskarvens (*Phalacrocorax carbo*) ekologi, roll i ekosystemet och påverkan på fisk i svenska vatten. Målet är att innehållet ska kunna användas som underlag för en välgrundad och ekosystembaserad förvaltning av storskarv som bygger på evidensbaserad kunskap.

Introduktion

Antalet häckande storskarvar i Sverige ökade mellan 1980-talet fram till 2010-talet (baserat på 2012 års nationella inventering) samtidigt som artens utbredningsområde blev större. I takt med ökningen, och det faktum att skarvar äter fisk, har även konflikterna mellan människans intressen och den fiskätande storskarven blivit fler.

I Sverige förekommer två underarter av storskarv, atlantstorskarv (*P. c. carbo*) och mellanskarv (*P. c. sinensis*). I sammanställningen används generellt själva artnamnet, storskarv, eftersom det råder behov av sammanställning av kunskap och kunskapsbehov för bägge underarterna. Underarterna mellanskarv och atlantstorskarv används bara i enstaka fall där nuvarande kunskap inbegriper skillnader mellan underarterna.

Texten fokuserar på storskarvens ekologi och interaktioner med fiskpopulationer och innebär en uppdatering och komplettering av den tidigare kunskapssammanställningen på samma tema som publicerades 1998 (Engström, 1998c). Direkta interaktioner mellan storskarv och fiske i form av skador på fångst och redskap samt bifångster av fåglar i fiskeredskap i svenska vatten tas inte upp, men finns beskrivet i andra sammanhang (Engström, 1998a, Lunneryd m.fl., 2004, Fiskeriverket, 2006, Bardtrum m.fl., 2009, Strömberg m.fl., 2012).

Storskarvens biologi och ekologi

Släktskap och skarvarter i Sverige

Storskarven tillhör ordningen sulfåglar (Suliformes), som inkluderar familjerna skarvar (Phalacrocoracidae) med cirka 40 arter, tillsammans med fregattfåglar (Fregatidae), sulor (Sulidae) och ormhalsfåglar (Anhingidae) (Kennedy och Spencer, 2014, Clements m.fl., 2022). Storskarven ingår i släktet *Phalacrocorax* som omfattar olika skarvarter över hela världen. Förekommande arter i släktet *Phalacrocorax* har förändrats över tid, men baserat på senare genetiska undersökningar består släktet av följande arter (Kennedy och Spencer, 2014, Causey och Padula, 2019, Gill m.fl., 2023, www.ebird.org):

1. Storskarv (*P. carbo*)
2. Vitgumpad skarv (*P. neglectus*)
3. Kapskarv (*P. capensis*)
4. Japansk skarv (*P. capillatus*)
5. Sokotraskarv (*P. nigrogularis*)
6. Fläckskarv (*P. punctatus*)
7. Grönmaskad skarv (*P. featherstoni*)
8. Indisk skarv (*P. fuscicollis*)
9. Sotskarv (*P. sulcirostris*)
10. Australisk skarv (*P. varius*)
11. Svartmaskad skarv (*P. fuscenscens*)

Storskarven är den mest utbredda av alla skarvarter och häckar i Nordamerika, Europa, Asien, Afrika och Oceanien. Storskarven förekommer både i sötvattensmiljöer och marina miljöer, från Grönland i norr till Nya Zeeland i söder (del Hoyo m.fl., 1992, Johnsgard, 1993).

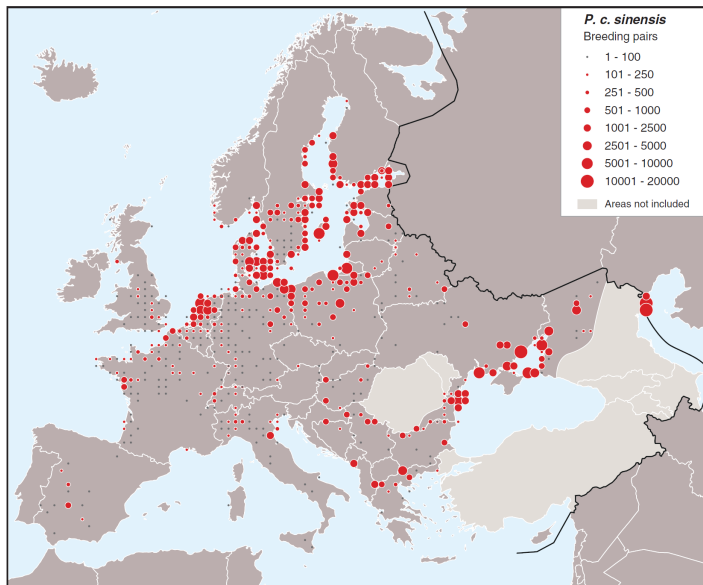
Arten storskarv är vanligtvis uppdelad i fem till sex underarter: *P. c. carbo*, *P. c. sinensis*, *P. c. hanedae*, *P. c. moroccanus*, *P. c. novaehollandiae* och *P. c. lucidus* där den sistnämnda ibland kategoriseras som en egen art (Nelson, 2005, Gill m.fl., 2023). I norra Europa, och i Sverige, förekommer de båda underarterna atlantstorskarv *P. c. carbo* och mellanskarv *P. c. sinensis*, även kallad kontinental storskarv. Fåglar av underarten atlantstorskarv är något större än mellanskarvar och förknippade med marina miljöer. Atlantstorskarv häckar längs kusterna i västra, norra och östra nordatlanten. Underarten mellanskarv är starkt förknippad med sötvattensmiljöer men förekommer även i kustmiljöer och häckar över ett mycket stort område, från västra Europa över den europeiska/asiatiska kontinenten till Kina och Korea (Nelson, 2005, Bregnballe m.fl., 2014).

I Sverige anses det bara vara mellanskarven som häckar, både längs landets kuster och i sjöar i inlandet (Engström och Wirdheim, 2014). Även atlantstorskarven förekommer regelbundet längs kusterna i Sverige som icke-häckande fåglar, framför allt under vinterhalvåret. Kunskapen om eventuell förekomst av häckande atlantstorskarv i mellanskarvkolonier i Sverige med flera europeiska länder är dock mycket begränsad (Bregnballe m.fl., 2014). På senare år har enstaka individer av atlantstorskarv hittats häckande i kolonier med mellanskarv på Bohuskusten (pers. obs. Matti Åhlund och Karl Lundström, baserat på mätningar av strupsäcksvinkel från fotografier). Från andra områden har man konstaterat liknande födoval mellan atlantstorskarv och mellanskarv men även att överlappen i utbredning mellan underarterna har ökat över tid och att det nu finns både rastplatser, övernattningsplatser och kolonier där båda underarterna blandas, framför allt som en följd av att atlantstorskarvarna ökat sin utbredning och blivit vanligare i inlandsmiljöer, framför allt i England och Frankrike (Marion, 1995, Goostrey m.fl., 1998, Winney m.fl., 2001, Newson m.fl., 2004, Fonteneau och Marion, 2005, Marion och Le Gentil, 2006, Fonteneau m.fl., 2009).

På svenska västkusten häckar även en annan skarvart, toppskarv (*Gulosus aristotelis*). Toppskarven är en utpräglad marin art som häckar i kolonier längs Atlantkusten, från Ryssland till Storbritannien. Arten häckar i Sverige sedan 2004 och har därefter ökat snabbt (Åhlund och Järås, 2020). Den svenska populationen skattades 2022 till omkring 1250 par (BirdLife Sverige 2023: Fågelåret 2022). Flest par fanns då på Väderöarna (1025 par fördelat på 11 öar) och Soteskär (150 par), som även är den plats där arten först etablerade sig i Sverige. Nu finns enstaka små kolonier även i Göteborgs skärgård, Halland och Skåne. Fram till omkring 1990 var toppskarven sällsynt i svenska vatten. Därefter ökade antalet fåglar under höst och vinter kraftigt och arten är nu talrik längs hela västkusten under vinterhalvåret. Åtminstone längs norra Bohuskusten är toppskarven betydligt vanligare än storskarven under höst och vinter (Åhlund, 2021). Kunskap om toppskarvens födoval på svenska västkusten saknas. Från andra områden har toppskarvens födoval visat sig vara mer dominerat av marina fiskarter och även av mer pelagiska fiskarter än storskarvens födoval, men födovalet kan även överlappa till stor del (Barrett m.fl., 1990, Grémillet m.fl., 1998a, Aguado-Giménez m.fl., 2018). Hur antalet fåglar av underarterna av storskarv och toppskarv varierar mellan områden och över tid samt hur ekologi och födoval skiljer sig mellan atlantstorskarv, mellanskarv och toppskarv i svenska vatten är okänt.

Populationsutveckling och utbredning

Häckande storskarv av underarten mellanskarv har ökat betydligt i Europa sedan 1970-talet. I början av 1900-talet fanns troligen färre än 2000 häckande par och under 1960-talet omkring 4000. Därefter vidtogs internationella bevarandeåtgärder med syfte att skydda storskarven och antalet häckande par ökade dramatiskt till drygt 200 000 under 2000-talet (figur 1, van Eerden och Gregersen, 1995, Bregnballe, 1996, Bregnballe m.fl., 2011, Bregnballe m.fl., 2014).



Figur 1. Fördelning av häckande storskarv i Europa 2012. Cirklarna indikerar antalet häckande par per 50x50 km och endast kolonier med underarten mellanskarv visas. Svart linje markerar gränsen för inventeringen. Figur från Bregnballe m.fl. (2014).

Orsaken till den omfattande och snabba ökningen och spridningen av underarten mellanskarv i Europa brukar förklaras som en följd av skarvens egenskaper som generalist och opportunist, det vill säga att den anpassar sin diet och sina födosöksområden till tillgängligheten av fisk, och förändrade förutsättningar i form av:

- Ökat skydd i många länder under 1960-, 1970- och 1980-talet. Särskilt viktigt var EU-beslutet år 1979 om att inkludera storskarv i bevarandet av vilda fåglar, det så kallade Fågeldirektivet (79/409/EEG) med ett omfattande paneuropeiskt skydd som följd (van Eerden och Gregersen, 1995).
- Ökad näringstillförsel och övergödning av många sjöar och kustområden med ökad födotillgång som resultat (de Nie, 1995, van Eerden och Gregersen, 1995, Suter, 2013).
- Ökat intresse för fiskodling i många europeiska länder. Särskilt i samband med skarvarnas flyttning utnyttjas fiskodlingsdammar vid födosök (Moerbeek m.fl., 1987).
- Minskad användning av vissa miljögifter (Dirksen m.fl., 1995b, van Eerden och Gregersen, 1995).

Efter den drastiska utvecklingen i antalet häckande par och utbredning av underarten mellanskarv under 1980-, 1990- och början av 2000-talet, har ökningen avtagit och populationens storlek i Europa har börjat stabilisera sig och har i vissa områden till och med minskat (Bregnballe m.fl., 2014). Förklaringen är en kombination av flera faktorer, framför allt minskad övergödning och försämrad tillgång på föda; täthetsberoende faktorer som reglerar både antalet häckande och övervintrande skarvar i vissa områden samt ökad predation från däggdjur och rovfåglar (Bregnballe m.fl., 2022b, van Eerden och Kees van Eerden, 2022).

Medan underarten mellanskarv har ökat i antal och expanderat sitt utbredningsområde i både Sverige och övriga Europa visar populationstrenden för atlantstorskarv ett annat mönster, med en negativ utveckling under 2000-talet (Debout m.fl., 1995, Bregnballe m.fl., 2014, Arneberg m.fl., 2019, Lorentsen m.fl., 2022).

I Sverige förekom storskarv som en häckande art fram till slutet av 1800-talet i södra Östersjön. Även historiskt förmodas det vara underarten mellanskarv som häckade i Sverige (Andersson m.fl., 1984), förutom i Bohuslän där det enligt Nilsson (1858) häckade atlantstorskarv. Som en följd av jakt och förföljelse utrotades dock storskarven helt från Sverige och återkom inte förrän i mitten av 1900-talet, till Kalmarsund (Jonsson, 1979, Jonsson, 1986, Lindell m.fl., 1995, Engström, 2001c). Under 1980- och 1990-talet spred sig storskarven längs den svenska kusten och återfinns nu som häckande fågel längs i stort sett hela svenska kusten, emellanåt ända upp till Norrbotten (Bergquist, 2007, Länsstyrelsen Norrbotten, 2018).

Bevarandestatus

Enligt Artdatabankens rödlista från 2020 är storskarvspopulationen i Sverige livskraftig (Andersson m.fl., 2020) och det görs inga bedömningar för de två underarterna. I Norge blev underarten atlantstorskarv klassad som nära hotad 2021 efter att tidigare varit livskraftig (Stokke m.fl., 2021). På europeisk nivå bedömer IUCN att storskarvspopulationen är livskraftig med en ökande trend (BirdLife International, 2021a, BirdLife International, 2021b).

Toppskarven i Sverige klassas som sårbar (Andersson m.fl., 2020) då antalet fåglar är lågt medan populationen på europeisk nivå bedöms vara livskraftig men med en minskande trend (BirdLife International, 2021a, BirdLife International, 2021b).

EU:s fågeldirektiv (2009/147/EG av den 30 november 2009) innehåller regler till skydd för samtliga fågelarter som förekommer naturligt inom unionen och skyddet omfattar även fåglarnas ägg, bon och livsmiljöer. Jakt får bedrivas på fåglar listade i direktivets bilaga II, men storskarv finns inte med och är därmed fredad. Undantag från fredningen kan göras på särskilda grunder och EU-kommissionen har publicerat en vägledning om hur undantag i fågeldirektivet kan tillämpas på storskarv (Great cormorant – Applying derogations under Article 9 of the Birds Directive 2009/147/EC). Övrig relevant lagstiftning som reglerar förvaltningen av storskarv är; jaktlagen (1987:259), jaktförordningen (1987:905) och artskyddsförordningen (2007:845). Även EU:s art- och habitatdirektiv (92/43/EEG av den 21 maj 1992) är styrande då det skyddar storskarvens livsmiljöer om än inte fåglarna i sig.

Häckning

På norra halvklotet häckar storskarv under våren och sommaren, i Sverige vanligtvis mellan mars och början av augusti. Häckningskolonier, vanligtvis på öar, förekommer både i kustområden och i anslutning till sötvattensmiljöer i inlandet. Skarvarna bygger sina bon i träd och buskar eller direkt på marken. Bona kan även byggas på mänskliga konstruktioner. Underarten mellanskarv, som är starkare förknippad med insjövattnen bygger vanligtvis sina bon i träd och buskar medan den marina atlantstorskarven oftast bygger sina bon direkt på marken. I Sverige, där det är mellanskarven som antas vara den häckande underarten, bygger fåglarna dock bon även direkt på marken, framför allt på västkusten men i vissa fall även i Östersjön och i insjöar.

Efter parning lägger skarvhonan två till sex ägg (Hatch m.fl., 2020). Tidpunkt för häckning varierar beroende på yttre faktorer och häckningen förskjuts i tid ju längre norrut i Sverige kolonin ligger. Blir häckningen störd har de möjlighet att lägga en ny omgång ägg och då avslutas häckningen senare på säsongen. Båda föräldrarna är engagerade i omvårdnaden av sina ungar. Ruvningen varar ungefär en månad. När äggen kläcks är ungarna fjäderlösa och beroende av sina föräldrar för mat, värme och skydd. Ungarna matas av båda föräldrarna med uppspydd fisk. Ju yngre ungar desto mer nedsmält föda. Det dröjer ytterligare två månader innan ungarna är flygfärdiga och självständiga. Vanligtvis blir två ungar per bo flygga.

Häckningsframgången beror på de vuxna fåglarnas ålder och erfarenhet samt födotillgång och störningar (Bregnballe, 2006).

Storskarvar utsätts för olika mortalitetsfaktorer under olika stadier av sina liv. Ägg och ungar är särskilt sårbara för rovdjur och störningar som leder till att föräldrarna lämnar sina bon. Även sjukdomar, bifångster av skarv i fiskeredskap och jakt är viktiga dödlighetsfaktorer. I takt med att fåglarna blir vuxna minskar dödligheten och de kan leva i upp till 20 år (Frederiksen och Bregnballe, 2000, Fransson och Pettersson, 2001).

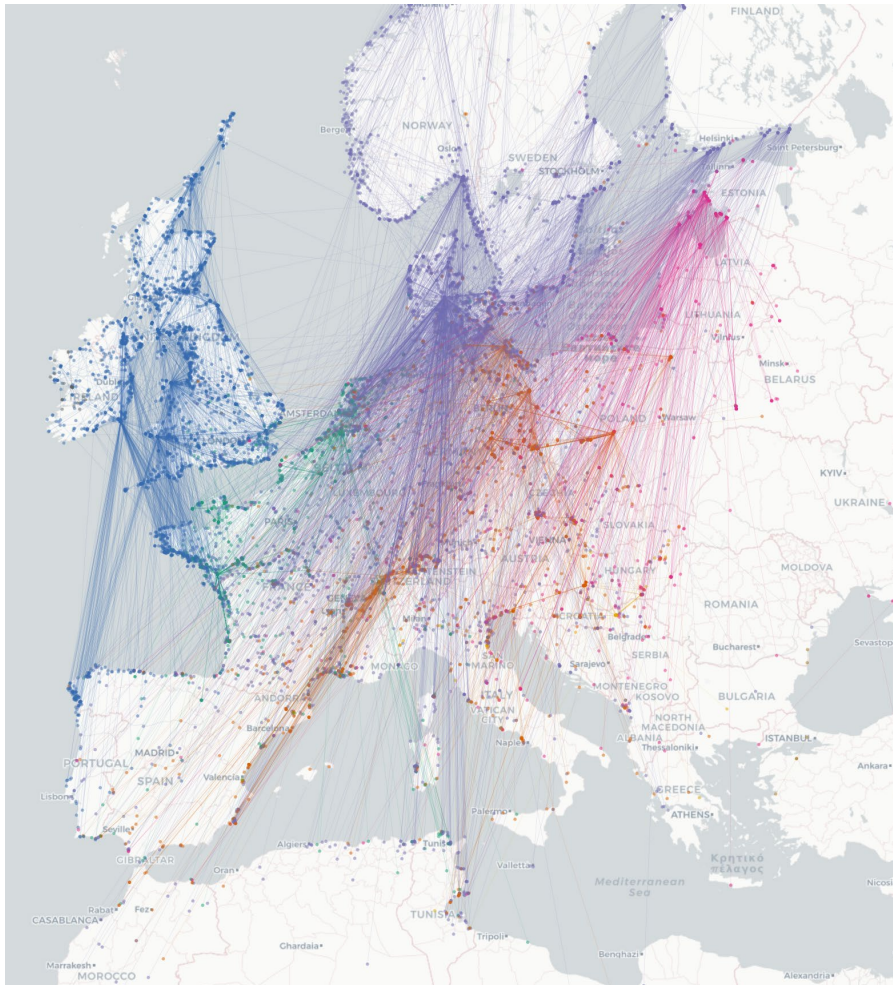
Rörelsemönster och migrationer

Storskarvar verkar kunna vara knutna till specifika livsmiljöer och områden som är viktiga för deras överlevnad. De kan återvända till samma häckningsplatser år efter år, men också till specifika födosöksområden, rastplatser och övervintringsområden även om det kan variera mellan områden och säsonger (Lekuona och Campos, 2000, Schjorring m.fl., 2000, Schjorring, 2001, Frederiksen m.fl., 2002, Hénaux m.fl., 2007, Stocking m.fl., 2017).

Under häckningen är storskarvarna koncentrerade till områdena i närheten av sina kolonier. När skarvarna lämnat sina bon sprider fåglarna ut sig. Kunskap om hur länge de skarvar som häckat i Sverige uppehåller sig i närområdet till sina kolonier och när, var och hur de sprider sig till nya födosöksområden är begränsad, men ringmärkningsdata visar att majoriteten av fåglarna är en bra bit från häckningsplatsen redan i september (Fransson och Pettersson, 2001).

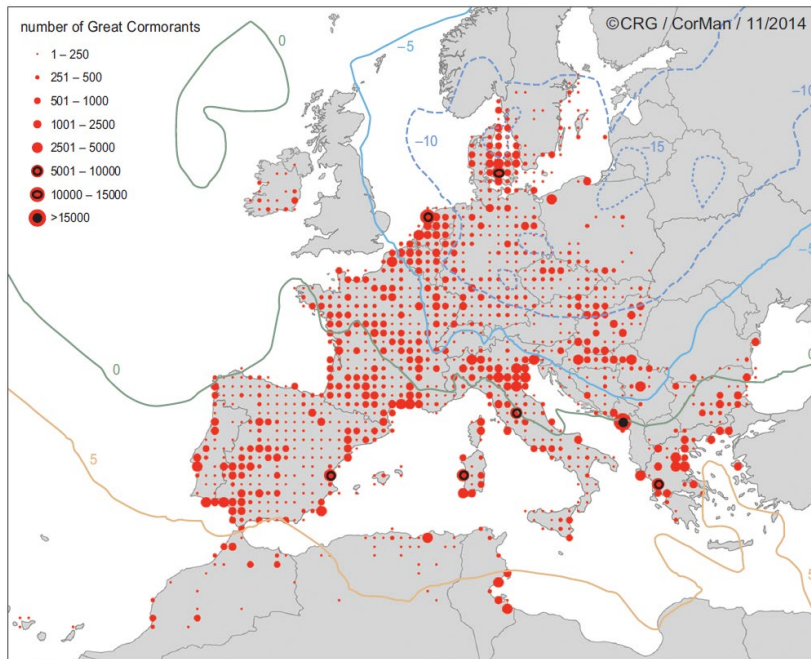
Undersökningar från andra länder har visat att storskarvars födosöksområden till stor del beror på tillgången på föda, men att de födosöker närmare sina kolonier under häckningssäsongen och att deras födosöksområden är större före och efter häckning (Platteeuw och van Eerden, 1995, Goc m.fl., 1997, Veldkamp, 1997, Grémillet och Wilson, 1999). En förklaring kan vara att födosöksområdet ökar i takt med att födotillgången minskar i närheten av kolonin under häckningssäsongen (Ashmole's halo, Ashmole, 1963). Detta har visats för örnskarv (*Nannopterum auritum*) i Kanada (Birt m.fl., 1987) och även föreslagits för storskarv på Island (Gardarsson och Jónsson, 2019) och i Danmark (Hoffmann m.fl., 2002). Om fenomenet förekommer i svenska vatten även för storskarv är till stor del okänt. Indikationer har setts för abborre i Östersjön (Östman m.fl., 2012) men inte för fisk i sjön Ymsen i Västra Götalands län (Engström, 2001b). Baserat på de undersökningar som gjorts på storskarvar i andra områden framgår att de vanligtvis födosöker inom 20 kilometer från sina kolonier och viloplatser, oftast bara några kilometer bort, men att det i undantagsfall kan handla om distanser på upp till 40 km (Platteeuw och van Eerden, 1995, Boldreghini m.fl., 1997, Grémillet, 1997a, Johansen m.fl., 2001, Lekuona, 2002a, Grémillet m.fl., 2004, Paillisson m.fl., 2004, van Eerden m.fl., 2012, Fijn m.fl., 2022).

Efter häckningssäsongen gör storskarvarna omfattande säsongsmässiga förflyttningar, dels i form av en spridning från kolonierna i olika riktningar (Bregnballe och Rasmussen, 2000) och dels i form av mer storskaliga förflyttningar söderut under hösten till sina övervintringsområden. Dessa flyttningar kan sträcka sig över mycket stora avstånd. Återfynd av ringmärkta mellanskarvar från kolonier i norra Europa visar att de generellt flyttar i sydvästlig riktning till övervintringsområden i södra Sverige, Danmark, europeiska kontinenten och emellanåt ända ned till norra Afrika (figur 2, [birdrecoveries.nrm.se; migrationatlas.org/](http://birdrecoveries.nrm.se/migrationatlas.org/), Nilsson, 1980, Bregnballe m.fl., 1997, Fransson och Pettersson, 2001, Frederiksen m.fl., 2018, Bregnballe m.fl., 2022a).



Figur 2. Exempel med återfynd av ringmärkta storskarvar från The Eurasian African Bird Migration Atlas (migrationatlas.org).

Ett okänt antal mellanskarvar övervintrar i Sverige, framför allt i de södra delarna (Figur 3, van Eerden m.fl., 2005, Wirdheim och Engström, 2013b, van Eerden m.fl., 2022). Troligen har andelen mellanskarvar som övervintrar i Sverige ökat under senare år, till stor del som en följd av ett varmare klimat. Under vinterhalvåret är dock inslaget av atlantstorskarv stort, åtminstone i ytterskärgården i norra Bohuslän. I en undersökning från Kosterhavet var minst 70 % av storskarvarna atlantstorskarvar, baserat på mätning av strupsäckvinkel från foton av 99 individer under hösten 2019-2020 (Åhlund, 2021). Under år med kalla vintrar syns en tydlig nedgång i antalet storskarvar i Sverige (Nilsson och Haas, 2016).



Figur 3. Fördelning av övervintrande storskarv i januari 2013. Cirklarna indikerar antalet fåglar per 50×50 km. Observationer från Norge, Ukraina, Ryssland, Turkiet, Israel, Egypten och Libyen saknas i kartan på grund av ofullständig information. Färgade linjer markerar isotermer för 5, 0, -5, -10 och -15°C för 2013-01-12. Figur från van Eerden m.fl. (2022).

Atlantstorskarven, som vanligtvis inte anses häcka i Sverige men som på senare år observerats häckande tillsammans med mellanskarv (se tidigare stycke *Släktskap och skarvarter i Sverige*), uppehåller sig och födosöker i svenska vatten främst utanför häckningstiden. Kunskap om rörelsemönster hos atlantstorskarv i Sverige är begränsad till återfynd av ringmärkta fåglar som ringmärkts i andra länder. För häckande toppskarv i Sverige råder kunskapsbrist gällande födosöksområden, rörelsemönster och övervintringsområden, men underlag om förflyttningar finns i form av drygt 300 färgmärkta fåglar. Information om observationer av dessa fåglar håller på att sammanställas (pers. komm. Matti Åhlund).

Födosöksbeteende

Storskarvar samlas i kolonier av olika storlek under häckningssäsongen, allt från ett fåtal till flera tusen bon. Stora grupper av fåglar samlas också ofta på rast- och övernattningsplatser och ibland även i samband med födosök då skarvar i stora flockar kan driva och koncentrera fiskstim (de Nie, 1995, Van Eerden och Voslamber, 1995, Paillisson m.fl., 2004). Skarvar är utmärkta dykare och simmare med simfötter, strömlinjeformade kroppar och en fjäderdräkt som inte är fullständigt vattentät och därmed minskar flytförmågan och ökar dykförmågan (Grémillet m.fl., 1998b, Ribak m.fl., 2004, Ribak m.fl., 2005). Skarvar har begränsad synförmåga i vattnet men har inga problem med att hitta föda även i grumliga vatten med dålig sikt så troligen använder sig fåglarna även av andra sinnen än syn, som hörsel och känsel, under vattnet (White m.fl., 2007, Martin m.fl., 2008, White m.fl., 2008a, Grémillet m.fl., 2012, Hansen m.fl., 2017, Larsen m.fl., 2020). Undersökningar av födosöksbeteende, i form av till exempel födosöksområden och -habitat, dykbeteenden, avstånd från kolonier och övernattningsplatser, och dygnsaktivitet samt likheter och skillnader mellan individer och variationer mellan områden, säsonger och år, hos storskarv i svenska akvatiska miljöer saknas. Från andra områden har man visat att storskarv vanligtvis födosöker på djup ned till 15 meter, men att de är kapabla att dyka djupare än så (Voslamber m.fl., 1995, Grémillet m.fl., 1999b, Ropert-Coudert m.fl., 2005, Ribak m.fl., 2007, Fijn m.fl., 2022). Storskarvar

kan även uppvisa individuella och könsrelaterade skillnader i födosök och preferenser för specifika födosöksområden (Grémillet m.fl., 1998a, Grémillet m.fl., 1999b, Paillisson m.fl., 2004, Fijn m.fl., 2022). Simhastigheten varierar under dyken men är vanligen omkring 1 m/s, med intervaller av både lägre och högre hastigheter (Wilson och Wilson, 1988, Grémillet m.fl., 2003, Ropert-Coudert m.fl., 2006). Efter sina dyk sitter skarvarna ofta på land med vingarna utsträckta för att torka fjädrarna (Hennemann, 1982, Sellers, 2007, White m.fl., 2008b).

Energibehov och konsumtion

Den dagliga konsumtionen av fisk för storskarvar är beroende av fåglarnas energibehov, som varierar under året beroende på bland annat livsfas (tillväxt, reproduktion, häckning), aktivitet, dykdjup och omgivningstemperaturer. Hur mycket fisk som en skarv behöver äta för att tillgodogöra sig sitt (och sina eventuella ungars) energibehov beror även på energiinnehållet i bytesarterna. Undersökningar av mängden konsumerad fisk per dag för storskarv rapporterar ofta ett genomsnitt på runt 500 gram per fågel och dag, cirka 20 % av kroppsvikten, men med ett stort spann beroende på vilken metodik som använts samt säsongsmässiga och individuella skillnader, mellan under 200 g och över 1 kg (van Dobben, 1952, Dirksen m.fl., 1995a, Grémillet m.fl., 1995, Platteeuw och van Eerden, 1995, Grémillet m.fl., 1996, Feltham och Davies, 1997, Grémillet, 1997a, Grémillet, 1997b, Keller, 1997, Volponi, 1997, Grémillet och Wilson, 1999, Grémillet m.fl., 1999a, Keller och Visser, 1999, Grémillet m.fl., 2000, Johansen m.fl., 2001, Lekuona, 2002b, Coutin och Reside, 2003, Grémillet m.fl., 2003, Grémillet m.fl., 2004, Grémillet m.fl., 2005, Gagliardi m.fl., 2007, Ridgway, 2010, Grémillet m.fl., 2011, White m.fl., 2013, Kempter m.fl., 2017, Dehnhard m.fl., 2021, Belfethi och Moulai, 2022). Uppskattningar av skarvars totala konsumtion av fisk har gjorts i ett antal studier i Sverige (Engström och Jonsson, 2003, Florin m.fl., 2013, Östman m.fl., 2013, Boström och Öhman, 2014, Bergström m.fl., 2016, Hansson m.fl., 2017, Berkström m.fl., 2021, Bergström m.fl., 2022), men underlaget för energibehov har i de fallen hämtats från studier gjorda utomlands av Grémillet m.fl. (1995) och Ridgway (2010). Faktiska mätningar av energibehov och daglig konsumtion, inklusive aktuella uppgifter om energiinnehåll i fiskarter, och bioenergetiska modeller för storskarv i olika svenska akvatiska miljöer saknas.

Födoval

Storskarven anses vara en generalistisk och opportunistisk predator vilket innebär att den är anpassningsbar till variationer i omgivningsförhållanden som miljö, geografi, habitat och födotillgång (van Dobben, 1952, Hald-Mortensen, 1997, Grémillet m.fl., 1998a, Engström och Jonsson, 2003, Čech m.fl., 2008, Ridgway, 2010, Emmrich och Düttmann, 2011, Boström m.fl., 2012b, Gagliardi m.fl., 2015, Ovegård m.fl., 2016). Den är en utpräglad fiskätare och lever huvudsakligen av olika arter av fisk i längdintervallet 10 till 30 centimeter (Hald-Mortensen, 1994, Hald-Mortensen, 1995, Lindell, 1997, Lehikoinen m.fl., 2011, Östman m.fl., 2013, Salmi m.fl., 2015, Dehnhard m.fl., 2021, Lorentsen m.fl., 2022), men även havsborstmaskar, kräftdjur och groddjur har dokumenterats i födan (Scott och Duncan, 1967, Leopold och Damme, 2003, K. Lundström, SLU).

Någon systematisk övervakning av storskarvens födoval i Sverige finns inte, men födosammansättningen från olika områden har undersökts och publicerats som vetenskapliga artiklar och rapporter (Jonsson, 1979, Andersson, 1986, Härkönen, 1988, Lindell, 1997, Engström, 2001b, Engström och Jonsson, 2003, Lunneryd och Alexandersson, 2005, Boström m.fl., 2012a, Boström m.fl., 2012b, Boström och Öhman, 2014, Ovegård m.fl., 2016, Ovegård m.fl., 2017, Tverin m.fl., 2021), studentarbeten (Yngve och Oskarsson, 2003, Alexandersson, 2006, Boström, 2006, Larsson, 2017, Ljunggren, 2017, Gavell, 2018, Fleet,

2021, Hansen, 2021, Blomgren, 2023, Dorup, 2023) och populärvetenskapliga artiklar (Lindell och Jansson, 1994, Hjernquist, 2008, Axelsson och Stigebrandt, 2021).

En sammanställning i appendix 1 av studier som undersökt födoval hos storskarv i svenska områden, visar att det befintliga underlagets täckning i tid och rum är mycket begränsat och att det från många områden, år och säsonger helt saknas information, samt att antalet analyserade prover i flera fall är få.

Övervakning av storskarv i Sverige

I Sverige sker ingen regelbunden systematisk rikstäckande övervakning av häckande storskarv. Därför finns inte heller någon bra uppfattning om skarvpopulationens storlek och utveckling över tid. Inte heller någon bra bild av dess geografiska fördelning eller fördelning av de båda underarterna samt toppskarv. Övervakning av antalet häckande par av storskarv (antagen underart: mellanskarv) genom att räkna antalet bon i kända kolonier genomförs däremot årligen i Sveriges grannländer Danmark och Finland. De senaste rikstäckande uppgifterna om antalet häckande par av mellanskarv i Sverige kommer från 2012. Även om antalet häckande par i Sverige då var betydligt fler än i våra grannländer (Bregnballe m.fl., 2014) har ingen ny riksinventering gjorts. En ny riksinventering av häckande storskarv i Sverige genomfördes 2023, samordnad av SLU på uppdrag av Naturvårdsverket. Resultaten från inventeringen är ej sammanställda när denna rapport skrivs. De tidigare rikstäckande inventeringarna gjordes med flera års mellanrum (1999, 2006 och 2012) i samband med internationella inventeringar av häckande storskarv (tabell 1) (Engström, 2001c, Staav, 2007, Bregnballe m.fl., 2011, Wirdheim och Engström, 2013a, Bregnballe m.fl., 2014).

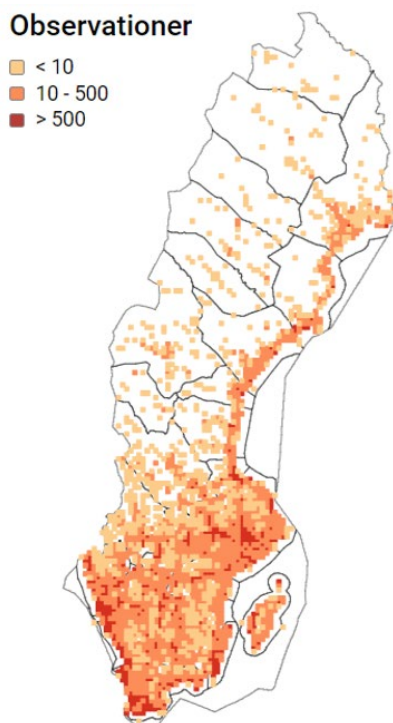
Tabell 1. Resultat från de senaste riksinventeringarna av häckande storskarv i Sverige (Engström, 2001c, Wirdheim och Engström, 2013a).

År	Antal kolonier	Antal bon (häckande par)
1999	154	25 577
2006	190	43 706
2012	169	40 598

Visserligen saknas regelbundna rikstäckande inventeringar av häckande storskarv i Sverige, men i vissa områden genomförs inventeringar med regelbundna intervall, årligen eller med några års mellanrum. För delar av landets kuster finns fleråriga tidsserier och trender för de häckande populationernas utveckling, bland annat i Gävleborgs län, i Stockholms skärgård, runt Gotland, i Kosterhavet och på senare år hela kusten i Västra Götalands och Hallands län (Larsson m.fl., 2021, Länsstyrelsen Gävleborg, 2021, Åhlund, 2021, Skärgårdsstiftelsen, 2023). Även i de stora sjöarna genomförs regelbundna systematiska inventeringar av häckande storskarv i samband med samordnade inventeringar av fågelskär med sjöfågel och man har kunnat fånga upp skarvarnas kolonisation och etableringshastighet (Nilsson m.fl., 2022, Rees, 2022, Thuresson och Hedenbo, 2023). Den metodik som använts, och används, varierar dock mellan kolonier, områden och utförare. I många fall är det oklart vilken/vilka metoder som använts medan det i andra fall finns tydliga beskrivningar av övervakningsmetodiken (Pettersson och Landgren, 2016). I de riksinventeringar av häckande storskarv som utförts i Sverige är det oklart på vilket sätt de olika kolonierna har inventerats och när under häckningssäsongen de utförts.

Noterbart är att antalet bon representerar antalet häckande par. Därtill tillkommer de ungfåglar som kläcks och icke-häckande individer, men hur många dessa är kan variera mellan områden och år. Ytterligare komplexitet tillkommer av skarvarnas omförflyttningar efter häckningen och antalet fåglar i ett visst område kan variera stort under året. Det finns därför ingen generell omräkningsfaktor för att kunna beräkna det faktiska antalet skarvar utifrån antalet räknade bon (föräldraparet, icke-häckande fåglar och flygga ungar), men i litteraturen har det angetts att antalet bon i en koloni kan motsvara mellan drygt tre och fem gånger så många skarvar i området (Engström, 2001a, van Eerden m.fl., 2012).

Kompletterande information om förekomst av storskarv under olika delar av året finns att tillgå i de nationella övervakningsprogrammen för kushäckande fåglar samt rastande och övervintrande sjöfåglar, även om de inte ger någon information om den svenska skarvpopulationens storlek och populationsutveckling (Haas och Green, 2016, Nilsson och Haas, 2016). Observationer av storskarv visar att de förekommer i hela Sverige, men är vanligast längs kusterna och i anslutning till sjöar och vattendrag och är mer sällsynt i norra Sveriges inland där inga fall av häckande storskarv finns dokumenterade (figur 4).



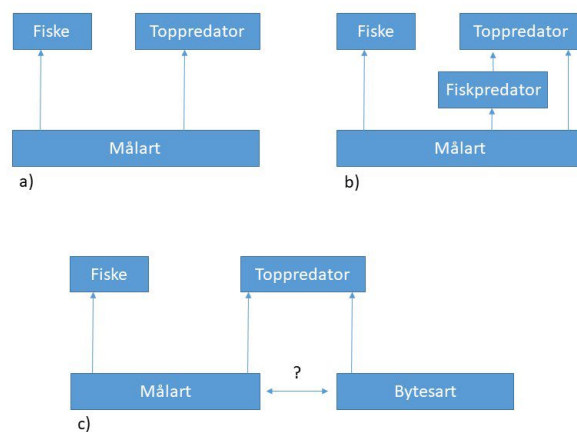
Figur 4. Observationer av storskarv i Sverige 1997-2023 sammanställda av SLU Artdatabanken. Figur från SLU Artdatabanken 2023-08-09 (<https://artfakta.se/>).

Storskarvens roll i ekosystemet

Akvatiska ekosystem är komplexa och direkta effekter mellan organismer kan ibland överskuggas av indirekta effekter och andra kompensatoriska effekter i födoväven (Yodzis, 1998, Yodzis, 2001). Det är därför ofta svårt att isolera effekter av skarvars predation från andra faktorer som påverkar fiskpopulationer och ekosystem.

En toppredators påverkan på fiskpopulationer, och i förlängningen på det fiske som bedrivs, sker genom direkt och/eller indirekt påverkan på fiskpopulationerna i ekosystemet, varav målarten för fisket är en av flera arter (figur 5a-c). Genom att toppredatorn direkt äter målarten kan målartspopulationen, och därmed fiskets fångster, minska (figur 5a). Men toppredatorns konsumtion av målarten kan även innebära att konkurrensen mellan fiskindivider inom målarten minskar och att förutsättningarna för de fiskar som inte äts upp

ökar. Om man lägger till en fiskpredator, det vill säga en annan art som också äter av målarten (figur 5b), uppstår indirekta effekter och det blir genast betydligt svårare att utvärdera toppredatorns effekt på målarten och vilka följderna blir om man till exempel reducerar antalet toppredatorer (Punt och Butterworth, 1995, Yodzis, 1998, Yodzis, 2000, Yodzis, 2001). Eftersom storskarvar kan konkurrera med andra fiskätande djur kan en förändring i antalet skarvar i ett visst ekosystem under en viss period alltså innebära att förutsättningarna för andra predatorer förändras. I vissa ekosystem kan olika bytesarter samexistera tack vare närvaron av en toppredator (keystone predation, figur 5c, Menge m.fl., 1994). I figur 5c gynnas målarten av att toppredatorn också äter av andra fiskarter (bytesart) som konkurrerar med målarten. En reduktion av antalet toppredatorer kan i sådana fall, genom indirekta effekter i födoväven, leda till att målarten minskar mer än om toppredatorn skulle finnas kvar i ursprungligt antal (Menge m.fl., 1994, Yodzis, 2001). Denna typ av indirekta effekter innebär att det ofta kan vara svårt att bedöma påverkan från toppredatorer som skarv på fiskbestånd och ekosystem, även i tillsynes enkla ekosystem.



Figur 5 a-c. Olika typer av förenklade födovävar som illustrerar möjliga interaktioner mellan toppredatorer, fiske och fiskpopulationer (målarter och andra bytesarter). En förvaltningsåtgärd i form av reduktion av antalet toppredatorer kan få väldigt olika utfall på målartspopulationen beroende på styrkan i de direkta och indirekta effekterna i födoväven.

Skarvarna kan bidra till trofiska kaskader och effekterna kan då skilja sig beroende på miljö och artsammansättning, till exempel kan de ha olika påverkan om de äter rovfisk som i sin tur äter spigg, eller om skarvarna istället äter spigg (Bzoma och Meissner, 2005, Gagnon m.fl., 2015, Morozińska-Gogol, 2015, Olin m.fl., 2022).

Andra fågel- och däggdjursarter kan nyttja skarvar och deras bytesrester som födokälla. Rester av fisk som kräks upp, av framför allt ungarna i samband med häckningen, och spybollar äts ofta upp av andra fåglar (Wojczulanis m.fl., 2005). Det sker även direkt predation på skarvar och skarvägg av till exempel trut, havsörn, mink och räva (Jasiulionis och Balčiauskas, 2021, Bregnballe m.fl., 2022b, van Eerden och Kees van Eerden, 2022). Denna predation sker framför allt i anslutning till häckning och drabbar oftast årsungar. Andra fåglar som gråtrut och havstrut kan även stjäla fiskar från skarvar, så kallad kleptoparasitism, vid tillfällen då skarvar hanterar sina bytesfiskar vid vattenytan på grund av till exempel fiskarnas storlek eller form (Källander, 2006).

Skarvar, såsom många andra fiskätande fåglar, är vektorer för ett stort antal parasiter med fiskar som mellanvärd (Wlasow m.fl., 1998, Švažas m.fl., 2011, Morozińska-Gogol, 2015, García-Varela m.fl., 2016, Mattiucci m.fl., 2020, Rusconi m.fl., 2022, Cammilleri m.fl.,

2023). Med tanke på skarvarnas vidsträckta migration kan parasiter och sjukdomar potentiellt spridas långa distanser. Skarvars betydelse för spridning av parasiter och andra sjukdomar är dock inte studerad i svenska vatten.

Däremot har man konstaterat att storskarv, liksom andra fåglar, kan sprida frön från växter och cellvävnad från ryggradslösa djur, framför allt genom de spybollor som produceras, men också i fjäderdräkten och matsmältningssystemet (Figuerola och Green, 2002, Figuerola m.fl., 2005, Wada m.fl., 2011). Eftersom storskarven är en art som förflyttar sig stora avstånd mellan länder, havsområden och miljöer, till exempel mellan sjöar och vattendrag eller mellan land och akvatiska miljöer, kan skarvar fungera som en vektor för spridning av olika arter, inklusive främmande arter (van Leeuwen m.fl., 2017). Fåglar kan även bidra till spridning av fisk, i form av fiskägg, mellan olika ekosystem men det är okänt i vilken omfattning detta är relevant för storskarv (Hirsch m.fl., 2018, Silva m.fl., 2019, Garcia m.fl., 2023, Vasemägi m.fl., 2023).

Skarvar bidrar också till omsättningen av näringsämnen i ekosystem både på land och i vatten, framför allt i anslutning till skarvarnas kolonier (Ellis m.fl., 2006, Kolb m.fl., 2010b, Gagnon m.fl., 2015, Klimaszuk m.fl., 2015, Balčiauskas m.fl., 2016, Gagnon m.fl., 2016, Balčiauskas m.fl., 2018, Bartoli m.fl., 2018, Jasiulionis m.fl., 2018, Gagnon m.fl., 2020, Morkūnė m.fl., 2020, Grant m.fl., 2022). Näringsämnen från skarvarnas föda koncentreras genom skarvarnas ekskrementer i och runt kolonier vilket bidrar till förändringar i artsammansättningen av växter och djur, både på land och i det omgivande vattnet. Olika växt- och djurarter påverkas i varierad omfattning och vissa arters populationer minskar medan andra ökar (Shieldcastle och Martin, 1997, Hebert m.fl., 2005, Kolb m.fl., 2010a, Kolb m.fl., 2010b, Kolb m.fl., 2012, Kolb m.fl., 2013, Balčiauskienė m.fl., 2014, Motiejunaite m.fl., 2014, Balčiauskas m.fl., 2015, Balčiauskienė m.fl., 2015, Balčiauskas m.fl., 2016, Balčiauskas m.fl., 2018, Matulevičiūtė m.fl., 2018, Wyman m.fl., 2018, Giammarino m.fl., 2021, Gagliardi m.fl., 2022, Grant m.fl., 2022). På kort sikt kan växtligheten dö i direkt anslutning till skarvarnas bon, men vegetationen återhämtar sig om skarvarna lämnar kolonin. Andra fågelarter som häckar i eller i anslutning till skarvkolonier kan påverkas genom att det uppstår konkurrens med skarvarna om plats och bomaterial (Somers m.fl., 2007), men skarvkolonier kan även erbjuda skydd och minskad predationsrisk för andra fågelarter (Morandini m.fl., 2020).

Skarvar kan även påverka förekomst av andra fågelarter i sina födosöksområden genom konkurrens om födan (Kajtoch m.fl., 2017).

Eftersom skarvar är opportunisterna är det sannolikt att invasiva fiskarter som ökar i förekomst snabbt kommer att ingå i skarvarnas föda. Storskarv kan därmed ha potential att begränsa förekomst, spridning och eventuella negativa effekter av invasiva fiskarter som blir vanliga i ekosystemet. Men om storskarvar istället äter fiskar som i sin tur utgör naturliga predatorer på invasiva arter, som till exempel abborre, gädda och torsk i Östersjön (Herlevi m.fl., 2023), kan fenomenet bli det omvända och skarvarna kan istället underlätta för invasiva arter att etablera sig. I svenska vatten har man sett att den invasiva arten svartmunnad smörbult är vanlig i födan hos storskarv i områden där smörbulten förekommer (Ovegård m.fl., 2016, Hansen, 2021, Blomgren, 2023, Dorup, 2023), något som även konstaterats i Tyskland (Oesterwind m.fl., 2017), Polen (Bzoma och Meissner, 2005, Wziątek m.fl., 2011), Litauen (Rakauskas m.fl., 2013) och för öronskarv i Nordamerika (Johnson m.fl., 2010, Coleman m.fl., 2012). Förutom som indikator för förändringar i fisksamhället (Cairns, 1988, Montevecchi, 1993, Springer m.fl., 1996, Frederiksen m.fl., 2007, Piatt m.fl., 2007, Parsons m.fl., 2008, Dias m.fl., 2012) kan skarvar användas som indikator för miljögifter då man till

exempel kan undersöka miljögifter i skarvens ägg (Scharenberg, 1991, Soerensen och Faxneld, 2020, Jones m.fl., 2022)

Storskarven som predator

I en strikt bemärkelse påverkar skarvar fiskindivider så fort de äter eller jagar dem, men frågan här är på vilket sätt en skarvpopulation påverkar specifika fiskpopulationer. När en ny predator koloniserar ett område så behöver inte den största inverkan på byten vara genom direkt konsumtion utan den indirekta effekten på byten genom förändrade beteenden och födosök kan också vara viktiga (Werner och Peacor, 2003, Monk m.fl., 2021). Det finns några få studier som explicit studerar fiskbeteende och födosök i relation till skarvförekomst (Ovegård m.fl., 2021). Ett exempel är fiskdammar och sjöar där skarvar kan orsaka att fisken koncentreras i stim, söker skydd i vegetation men också blir mer rörliga (Kortan och Adámek, 2011, Skov m.fl., 2013, Hulthén m.fl., 2017).

Skarv kan även påverka fisk negativt genom att de orsakar skador på sina byten (fjällförluster, sår) efter misslyckade attacker som gör att fiskarna lättare får infektioner och nedsatt kondition. Indirekta effekter kan antingen förstärka eller försvaga påverkan av skarvars predation på fiskpopulationer. Hos många fiskarter är reproduktion, tillväxt, överlevnad och habitatval täthetsberoende och låga predationstryck på små fiskar kan leda till att så kallade tusenbrödräfenomen uppstår i sjöar, det vill säga många små fiskar som inte växer på grund av födobegränsning (Byström m.fl., 2003, Amundsen m.fl., 2007, Persson m.fl., 2007). Undersökningar av hur betydelsefulla indirekta effekter av skarvpredation på fiskbestånd är på andra arter i ekosystemet är begränsade.

Vetenskapliga studier på skarvens påverkan på fiskpopulationer

Runt om i världen har det gjorts ett stort antal studier där man tittat på skarvars födoval. Sådana undersökningar bidrar med värdefull grundläggande kunskap om skarvarnas biologi samt vilka arter och storlekar som förekommer i dieten. En omfattande litteraturstudie, en så kallad metaanalys, om olika skarvarters påverkan på fiskpopulationer visade dock att det är få av undersökningarna som kan användas för att undersöka om skarvarna i studierna hade någon statistiskt säkerställd effekt på fiskpopulationerna eller inte (Ovegård m.fl., 2021). En metaanalys väger ihop resultat från många olika studier. På så vis kan skillnader som inte beror direkt på skarv antas jämnas ut varandra och man får en uppfattning om skarvarnas övergripande effekter på fiskpopulationer och ekosystem. Resultaten från den globala metaanalysen av predationseffekter från olika skarvarter visar att påverkan kan vara såväl negativ som positiv eller neutral, och att skarvar därmed inte har någon allmän negativ effekt på fiskpopulationer eller -bestånd. Noterbart är dock att karpfiskar (t.ex. mört, id och braxen) och abborrfiskar (gös, abborre och gärs) generellt sett löper större risk att påverkas negativt av skarv (Ovegård m.fl., 2021).

Hur skarvar påverkar fiskpopulationer och akvatiska ekosystem kan undersökas med olika vetenskapliga metoder, alla med sina begränsningar. Det är framför allt de tre första metoderna som använts när man statistiskt lyckats testa om skarvarna har en effekt på fiskpopulationer (Ovegård m.fl., 2021).

1. Jämförande studier

Jämförande studier har fördelen att de kan vara relativt lätta att genomföra då det inte krävs att det finns tillgång till historiska data, men nackdelen är att det är svårt att utesluta att skillnader kan bero på andra faktorer än predation från storskarv som varierar mellan områden. Till exempel kan man jämföra fiskpopulationer mellan områden där det finns många skarvar med liknande områden med få eller inga skarvar.

Andra jämförande studier är sådana där fiskuttag från storskarv, vanligen i form av avlägsnad biomassa per år, jämförts med fiskets landningar (Engström, 2001b, Hoffmann m.fl., 2002, Lunneryd, 2006, Žydelis och Kontautas, 2008, Florin m.fl., 2013, Bergström m.fl., 2016, Hansson m.fl., 2017, Hansson m.fl., 2018, Heikinheimo m.fl., 2018, Arlinghaus m.fl., 2021, Berkström m.fl., 2021, Bergström m.fl., 2022). I jämförande kvantifieringar av fiskuttag är resonemanget ofta att om en predator avlägsnar samma mängd (biomassa) av en art som fisket gör, och om fisket påverkar arten, så har även predatorn påverkan på arten (Hansson m.fl., 2017). Undersökningarna kan visserligen visa vilken potential en skarvpopulation kan ha att konsumera fisk, förutsatt att beräkningarna bygger på relevanta uppgifter om skarvarnas antal, födoval och konsumtion, men säger mindre om hur skarvarna faktiskt påverkar fiskpopulationer i och med dynamiken och komplexiteten i akvatiska ekosystem (Heikinheimo m.fl. 2018). Dessutom väljer skarvar vanligen fiskar av mindre storlekar och med högre naturlig dödlighet, som dessutom ofta är täthetsberoende, än fiskets selekterar för (Hilborn och Walters, 1992, Myers och Cadigan, 1993).

2. Tidsserieanalys

Med tidsserieanalys kan man studera om variationen över tid i antal/biomassa av skarvar och fiskar samvarierar (Engström, 2001b, Vetemaa m.fl., 2010, Boström m.fl., 2012b, Östman m.fl., 2012, Mustamäki m.fl., 2014, Lehikoinen m.fl., 2017). Tidsserieanalyser som visar korrelationer mellan skarvförekomst och förändringar i ett fiskbestånd betyder dock inte att det finns ett orsakssamband, det vill säga att sambandet är kausalt. Det går oftast inte att utesluta att andra påverkansfaktorer kan ha ändrats under tidsserien. Att avgöra om någon annan påverkansfaktor föranlett korrelationen mellan variablerna kan vara svårt. Det är därför viktigt att utföra sådana studier på flera platser. Helst ska dessutom tidsserien vara lång för att förhindra mer eller mindre slumpmässiga samband mellan skarv och dess byten.

3. Modellering

Utifrån fakta, data och antaganden kan man bygga upp matematiska modeller för hur skarvar skulle kunna påverka fiskpopulationer, och eventuellt även kunna jämföra modelleringsresultaten med oberoende data och observationer (t.ex. provfiskeresultat). Modellering är fördelaktigt för det går att hantera att man eventuellt saknar vissa data, till exempel utifrån skarvars uttag från ett fiskbestånd uttala sig om förändringar i fiskbeståndet utan att ha data på det. Dessutom kan modeller vara bra på att identifiera viktiga mekanismer för hur skarv påverkar fiskbestånd och ekosystem. Nackdelen är att det kan vara svårt att skatta parametrar som ingår i modellen på ett tillförlitligt sätt, och om indata i en modell eller om den biologiska modellen är osäker eller direkt felaktig kommer även modellresultat att vara osäkra eller felaktiga.

Exempel på undersökningar som använder sig av modellering av skarvars ekologiska roll och påverkan på fisk: (Engström, 1998c, Nielsen m.fl., 1999, Simmonds m.fl., 2000, Saulamo m.fl., 2001, Skoven, 2006, Dalsgaard m.fl., 2008, Nielsen m.fl., 2008, Schultz m.fl., 2013, Östman m.fl., 2013, McGregor m.fl., 2015, Heikinheimo m.fl., 2016, Kempter m.fl., 2017, Berenshtein m.fl., 2021, Heikinheimo m.fl., 2021).

En typ av modellering där predatorer kan inkluderas är den som används för beståndsanalys av kommersiell fisk. Det är modeller där man kvantitativt bedömer hur fiskets uttag påverkar fiskbestånden och där finns möjligheten att inkludera predatorer som mortalitetsfaktor och i vissa fall till och med som en ytterligare "fiskeflotta". Se appendix 2 för en mer ingående beskrivning.

4. Experimentella studier och naturliga experiment

I experimentella studier kan man minska eller öka förekomsten av födosökande skarvar i ett område. Till exempel kan man följa en eller flera nyetableringar av skarv i ett område och jämföra hur fiskpopulationer, eller andra parametrar, ändras relativt kontrollområden där skarvarna varit etablerade en längre tid. Allra helst vill man ha data på fiskpopulationer före, under och efter experimentet, det vill säga före skarvarnas etablering, under tiden de födosökt i försöksområdet och efter att skarvarna slutat födosöka i området.

I Nordamerika har det gjorts uppföljning av hur populationsreglerande insatser riktade mot öronskarv har förändrat fiskbestånd i enstaka sjöar. Fielder (2010) visade att gul abborre först minskade efter etablering av skarv i Lake Huron, och sedan återhämtade sig efter att åtgärder för att minska skarvpopulationen sattes in. Se även Russell och Carss (2022) för en sammanställning från Storbritannien och ytterligare undersökningar från Nordamerika (Diana, 2010, Dorr m.fl., 2010, Coleman m.fl., 2011, Strickland m.fl., 2011, Dorr m.fl., 2012, Guillaumet m.fl., 2014) Liknande uppföljningar av kontrollåtgärder går inte att hitta för svenska förhållanden.

5. Fiskmärkningsstudier

Genom att märka en känd mängd fiskar och därefter leta efter dessa märken i närheten av utsättningsplatser eller i anslutning till skarvarnas kolonier eller rastplatser kan man få ett direkt mått på predationen. Andelen återfunna märken av antalet märkta fiskar utgör ett mått på hur omfattande predationen är.

Olika fiskmärkningsmetoder har använts för att skatta hur mycket fisk skarvar äter. Metoderna kan delas in i två huvudkategorier: 1) Radiomärken, vilka är beroende av batterier och själva aktivt avger en signal, och 2) Passiva fiskmärken, vilka kräver att en signal skickas från en scanner för att märket skall upptäckas. Dessa metoder har båda sina för- och nackdelar. Radiomärken kan sägas ge ett bättre mått på predation eftersom man kan pejla av var radiomärket finns i omgivningen och dra slutsatser om sannolikheten att en fisk blev uppäten av en skarv eller inte (Jepsen m.fl. 2019). Det är dock svårt att pejla in signaler från många radiomärken samtidigt, vilket gör att man ofta endast märker ett fåtal fiskar i sådana studier (Dieperink m.fl., 2001, Dieperink m.fl., 2002, Koed m.fl., 2006, Baktoft och Koed, 2008, Flávio m.fl., 2018, Jepsen m.fl., 2019). När man använder passiva fiskmärken, PIT-märken (Passive Integrated Transponders) och CWT (Coded Wired Tags) för att undersöka skarvars predationstryck på fisk krävs att man manuellt skannar efter märken med en handhållen skanner, alternativt att man letar efter fiskmärken i skarvens spbyllor (Russell m.fl., 2003, Bregnballe och Grooss, 2008, Boström m.fl. 2009, Jepsen m.fl., 2010, Boel, 2012, Jepsen m.fl., 2014, Skov m.fl., 2014, Ovegård m.fl., 2017, Jepsen m.fl., 2019, Veneranta m.fl., 2020, Säterberg m.fl., 2023). För att återfinna PIT-märken söker man av skarvarnas kolonier och rastplatser med en skanner, men hur många av de uppätta fiskmärkena som hamnar på andra platser är svårt att avgöra. I en nordamerikansk studie fann man att sannolikheten att PIT-märken hamnar i kolonin beror av vilken typ av fågel det är som ätit upp fisken (Hostetter m.fl., 2015). För skrântärna fann man att sannolikheten att ett uppätet PIT-märke blir återfunnet i en koloni var mellan 51 och 89 % och motsvarande siffra för prärietrut och öronskarv var 11-21 % respektive 34-70 %. Även om storskarven inte undersöktes i denna studie visar den tydligt att andelen återfunna PIT-märken utgör en miniminivå för predationen eftersom en relativt stor andel inte återfinns i kolonierna.

Fiskmärkningsmetoder har även använts för att undersöka hur fiskars beteenden påverkar deras känslighet för predation (Hulthén m.fl., 2017), samt om fiskens morfologi påverkar dess sannolikhet att bli uppäten (Källo m.fl., 2019, Källo m.fl., 2023). Eftersom det är relativt enkelt att PIT-märka fisk så kan man på ett enkelt sätt märka ett stort antal fiskar, skanna

efter märken i skarvkolonier, och därefter undersöka om egenskaper, som till exempel fiskens storlek, påverkar sannolikheten att den blir uppäten av skarv.

Kunskap om storskarvens födoval och påverkan på fiskpopulationer

På grund av komplexiteten i akvatiska ekosystem är det svårt att utföra undersökningar som skattar skarvars påverkan på fiskpopulationer och ekosystem, samt hur påverkan från skarv förhåller sig till andra påverkansfaktorer. Eftersom den relativa påverkan från skarv och andra påverkansfaktorer dessutom kan variera mellan områden och över tid kan slutsatserna skilja sig åt mellan vetenskapliga studier. Det går därför inte att dra generella slutsatser om hur olika fiskpopulationer påverkas av skarv. Däremot finns viss information om vilka arter och områden som har högre risk att påverkas negativt av predation från storskarv. Nedan följer en sammanställning av studier på storskarv från svenska vatten med utblickar till områden i andra länder, från födovalsundersökningar till mer riktade studier där man försökt uppskatta skarvars påverkan på specifika fiskpopulationer.

Västerhavet

Här redovisas studier från svenska kusten i Västerhavet samt andra marina områden där framför allt mellanskarvens och atlantstorskarvens, samt i några fall även toppskarvens, föda studerats. I vissa fall har skarvarnas födoval diskuterats i relation till skarvens möjliga påverkan på fiskbestånd.

Sverige

Storskarvars födoval längs den svenska kusten av Västerhavet har endast beaktats i ett fåtal studier. En studie från 1999-2002 omfattande tre områden, från Koster i norr till Bua i Kattegatt i söder, beskriver födan som dominerad av rötsimpa följt av kommersiella torsk- och plattfiskarter (Lunneryd och Alexandersson, 2005). Bland de kommersiella fiskarterna dominerade juvenila stadier i födan och förekomsten varierade med fluktuationer i rekryteringen av arterna. Resultaten visar att torsk, sej och plattfisk utgör viktiga inslag i skarvens föda. Studien diskuterar predationen från skarv i relation till fiskeridödlighet, men poängterar samtidigt att den reella inverkan på fiskbestånden inte kan bedömas och att ytterligare kunskap om näringsvävarna och indirekta effekter från skarvpredation för dessa kommersiella arter är nödvändig (Lunneryd och Alexandersson, 2005). En tidigare undersökning i Kosterhavet från juni 1980 visade att storskarvarnas födoval dominerades av läppfisk (stensnulta, blågylta och berggylta) och torsk (Härkönen, 1988). En studie från en rastplats för skarv i Byfjorden uppskattade storskarvens konsumtion av torsk, baserat på otoliter (öronstenar) i insamlade spybollar, och redovisar en överslagsberäkning av mängden torsk som skarvarna konsumerar (Axelsson och Stigebrandt, 2021). Studien är begränsad i tid samtidigt som det saknas information om skarvarnas födosöksområden, hur antalet skarvar varierar över tid, den lokala torskpopulationens storlek och vilka mortalitetsfaktorer som är av betydelse för torskpopulationen. På grund av denna kunskapsbrist kan man inte bedöma hur stor påverkan skarvens predation har på torskpopulationen i Byfjorden. En mer omfattande undersökning från samma område och tidsperiod visar att arter av torskfisk var vanligt förekommande i området och att de även var en viktig del av storskarvarnas födoval, men också att skarvarnas födoval förändrades med en minskande andel torskfisk över tid (Fleet, 2021). Födovalen hos storskarv i området har även visat sig variera mellan år (Ljunggren, 2017).

Internationellt

Studier av föda hos storskarv i kustområden i Danmark indikerar att skarven är opportunist och äter olika fiskarter i relation till deras relativa förekomst och fångstbarhet (Madsen och

Spärck, 1950, Härkönen, 1988, Hald-Mortensen, 1994, Hald-Mortensen, 1995, Hald-Mortensen, 1997, Hald-Mortensen, 2005, Andersen m.fl., 2007). I undersökningar från danska skarvkolonier belägna vid Västerhavet dominerade framförallt sandskädda och torsk i dieten. I en undersökning av märkt fisk från Ringkøbing Fjord beräknades skarvarna äta en stor andel av de laxsmolt (24-31 %), ålar (44 %) och skrubbskäddor (>100 %) som märkts (Sonnesen, 2007, Bregnballe och Grooss, 2008, Jepsen m.fl., 2010, se appendix 3 för mer utförlig information om metoden). I en annan undersökning av påverkan av skarvpredation på skrubbskädda i Ålborg Bugt konstaterades att ettårig skrubbskädda påverkas negativt av skarvpredationen (Nielsen m.fl., 2008). En tidigare undersökning från sydvästra Östersjön visade att skarvpredationen inte hade någon negativ påverkan på torskpopulationen (Nielsen m.fl., 1999). Senare beräkningar av skarvarnas konsumtion av torsk i området indikerar dock en omfattande predation, i samma storleksordning som torskbeståndets rekrytering, och pågående undersökningar av märkt juvenil torsk i Lilla Bält indikerar att en stor del av de märkta torskarna äts upp av skarv (Niels Jepsen, DTU, pers. komm.). Undersökningar från Limfjorden har konstaterat att svart smörbult, tånglake, simpor och plattfiskar är vikta byten för storskarv i området (Hald-Mortensen, 1995, Hoffmann, 2000, Andersen m.fl. 2007). Beräkningar av skarvarnas uttag av fisk i Limfjorden indikerar att predation från skarv kan ha betydelse för bland annat rödspotta. Beräkningarna visade också att det råder stor osäkerhet kring hur mycket fisk skarvarna tar i förhållande till hur mycket fisk som finns tillgängligt, då resultaten säger att skarvarnas uttag av svart smörbult var upp till tio gånger större än tillgången (Hoffmann, 2000, Hoffman m.fl., 2002). Ytterligare undersökningar från västra (Koed m.fl., 2006, Baktoft och Koed, 2008) och östra (Dieperink, 1995, Dieperink m.fl., 2001, Dieperink m.fl., 2002) Danmark konstaterade omfattande predation från storskarv på lax- och havsöringsmolt i kustområdena utanför de åmynningar från vilka smolten släpptes. Se Jepsen m.fl. (2014 och 2019) för en sammanställning och stycket *Strömmande vatten* i den här rapporten för ytterligare information om dessa undersökningar.

Födan hos storskarv i Västerhavet har även studerats vid en koloni i Oslofjorden där arter av läppfisk (Labridae) och torskfisk (Gadidae) utgjorde merparten av födan (Skarprud, 2003, Sørensen, 2012). En nyligen publicerad norsk kunskaps-sammanställning över belastningar och status för Oslofjordens ekosystem konkluderar att det inte finns någon data som tyder på att skarv är huvudsaklig orsak till den dokumenterade nedgången i flera fiskpopulationer i jämförelse med påverkan från annan naturlig dödlighet, överfiske, och förändring och förlust av viktiga habitat (Moland m.fl., 2021). Storskarvens konsumtion av fisk längs norska kusten visade att dieten hos atlantstorskarv i norska havet dominerades av torsk och gråsej, men att uttaget motsvarade <1,7 % av beståndens biomassa och <9 % av fiskets fångster (Dehnhard m.fl., 2021). Mellanskarven som dominerade i Skagerraks kustvatten åt huvudsakligen läppfiskarter, där konsumtionen uppgick till 110 % av fiskets uttag, och där en konflikt med det nyligen etablerade fisket efter läppfisk lyfts fram (Dehnhard m.fl., 2021). Studien efterlyser en förvaltning av läppfisk som även tar hänsyn till naturlig predation och fiskarternas roll i ekosystemet. En studie av storskarvens diet och potentiella påverkan på torsk i Nordnorge genomfördes i en fjord där odlad torsk sattes ut vid sex månaders ålder för att förstärka beståndet (Johansen m.fl., 1999). Den årliga dödligheten från skarv bedömdes enligt författarna till 4,6 % att jämföra med den totala skattade årliga dödligheten hos juvenil torsk på 40,9 %, vilket även kan uttryckas som att en torsk under sin uppväxt och tills den blivit för stor för att ätas av skarven (vid fyra års ålder) har 8,5 % risk att bli uppäten av en skarv. Ytterligare undersökningar från Nordnorge understryker betydelsen av juvenil torsk i storskarvens diet (Otterå m.fl., 1998, Svåsand m.fl., 2000). En sammanställning av den norska litteraturen konkluderar att det i huvudsak saknas information och data för att bedöma skarvens påverkan på fiskpopulationer, men att lokala effekter för vissa arter inte kan uteslutas (Lorentsen m.fl., 2022).

I en undersökning från Väst- och Nordnorges kuster jämfördes storskarvens och toppskarvens föda. Juveniler av torskfiskarter och tobis dominerade som föda för båda arterna (Barrett m.fl., 1990), men studien efterlyser mer tillförlitlig information för att kunna uttala sig om påverkan av skarv på fisk. Andra undersökningar av föda och födoekologi hos toppskarv i Norge: (Hillersøy, 2011, Hillersøy och Lorentsen, 2012, Lorentsen m.fl., 2018, Lorentsen m.fl., 2019, Carlsen m.fl., 2021, Carlsen m.fl., 2023a, Carlsen m.fl., 2023b)

Barrett m.fl. (2002) skattar fiskkonsumtionen från sjöfågel mer generellt i de mindre påverkade ekosystemen Barents hav och Norska havet, där predationen från sjöfågel endast beräknades stå för en mindre del (8-15 %) av den totala dödligheten i fiskpopulationerna och i relation till övrig dödlighet orsakad av valar, sälar, rovfisk och människan. Även om skarven bara utgör en liten del av sjöfågelfaunan i dessa hav visar studien på vikten av att sätta interaktionen mellan ekosystemkomponenter (t.ex. skarv och fisk) i relation till att hela ekosystem behöver återfå mer naturlig struktur och funktion.

Storskarvens föda i det grunda Vadehavet i Nordsjön dominerades av plattfisk, särskilt årsyngel. Plattfisk utgjorde 73 % av fiskindividerna och 79 % av biomassan i födan. En grov skattning, med många antaganden, gav att skarvpredationen svarade för 50 % och 27 % av den totala naturliga dödligheten hos årsungar av rödspotta för åren 1992 respektive 1993, men att år med högre och mer normal rekrytering av plattfisk skulle ge betydligt lägre procentuell dödlighet från skarv (van Damme, 1995, Leopold m.fl., 1998, Greenstreet m.fl. 1999). Storskarvens föda i ett annat större holländskt estuarieområde (Voordelta) uppvisar ett liknande mönster med dominans av plattfisk i födan under skarvens häckningsperiod. Det noteras särskilt att födan helt dominerades av vanligt förekommande bottenlevande fiskarter (t.ex. sandskädda, tunga, tobis och rötsimpa), trots god tillgång på pelagisk fisk samt hotade och sällsynta arter (van Rijn och van Eerden, 2022). Överslagsberäkningar indikerade att predation från säl på de dominerande fiskarterna i området är nio gånger större än den från skarv. I en sammanfattning av holländska födostudier av storskarv sammanfattar van Eerden och Zijlstra (1997) att plattfisk och särskilt skrubbskädda och rödspotta dominerar som föda i den marina miljön. Studien diskuterar det direkta överlapp mellan fiskets fångster och skarvfödan och att denna förvisso är låg, men att skarven kan ha en betydande andel juveniler av kommersiella arter i födan med okänd påverkan på dessa fiskbestånd. Vidare diskuteras behovet av ett ekosystemperspektiv eftersom den totala effekten av skarvpredation kan bli positiv, neutral eller negativ för enskilda kommersiella arter beroende på styrkan i systemens födovävsinteraktioner (van Eerden och Zijlstra, 1997).

Skarvarternas föda har även studerats i mer avlägsna havsområden. Runt Island beskrivs att storskarvens föda domineras av rötsimpa, samt att tejstefisk, torskfisk och plattfisk säsongsvist är vanliga födoarter. Toppskarvens föda domineras istället av tobis under häckningen, medan rötsimpa och torskfisk är viktiga byten resten av året (Lilliendahl och Solmundsson, 2006). I Östra Medelhavet beskrivs storskarvens födoval som opportunistisk, baserat på att olika fiskarter dominerade födan i olika övervintringsområden. Viktiga kommersiella arter utgjorde bara en liten del av födan, vilket tolkades som en minimal konkurrens med fisket (Liordos och Goutner, 2007). Detta står i kontrast till att en stor andel av yrkesfiskarna såg storskarven som det största hotet mot deras inkomst (44 %) och fiskpopulationernas status (84 %) (Liordos m.fl., 2011).

Östersjön

I Östersjön har endast ett fåtal jämförande studier av skarv gjorts. Östman m.fl. (2012) jämförde hur skarvens kolonistorlek relaterade till trender i fångst per ansträngning i standardiserade provfisken av fem arter; abborre, mört, björkna, gärs och strömming, i sex olika områden. Generellt var sambanden mellan kolonistorlek och beståndstatus svaga, men

för abborre och mört (vanligaste arterna) kunde negativa samband identifieras, vilket också är slutsatsen från en meta-analys på global nivå (Ovegård m.fl., 2021). Ett antal studier har jämfört fiskets uttag av fisk med predation från storskarv både på havsbassängnivå (Hansson m.fl., 2017) och i mer begränsade områden (Žydelis m.fl., 2002, Žydelis och Kontautas, 2008, Heikinheimo m.fl., 2018, Arlinghaus m.fl., 2021, Bergström m.fl., 2022). Resultaten och tolkningarna skiljer sig åt mellan studierna, vilket visar att de regionala skillnaderna är betydande. De beräkningar som rör svenska kusten, från Blekinge till Bottenhavet (Hansson m.fl. 2017), indikerar att för framför allt abborre kan skarvens uttag vara betydande, i samma storleksordning eller större än fiskets fångster. Se även Hansson m.fl. (2018).

Flera studier av skarvars effekter på fisk i Östersjön har använt sig av tidsserieanalys, framförallt i östra Östersjön, och slutsatserna tyder på en varierande grad av påverkan. Vetemaa m.fl. (2010) fann att fångst per ansträngning av mört och abborre minskade till mellan en tiondel och en hundradel i ett kustområde i Estland tio år efter att storskarv koloniserat området. Mustamäki m.fl. (2014) fann ett negativt samband mellan skarvtäthet och årsklasstyrka hos gös. Lehikoinen m.fl. (2017) kunde å andra sidan inte se något samband mellan antalet storskarvar och fångst per ansträngning av gös och abborre i finska yrkesfiskets nätfångster 2004-2014. Skarv kunde varken förklara trender på lång sikt eller mellanårsvariation. Samtidigt som skarvpopulationen ökade i storlek ökade också fångsterna av abborre och gös i kustfisket i flera områden, vilket tyder på att storskarven inte påverkade abborre- och gösbestånden negativt i någon större utsträckning (Lehikoinen m.fl., 2017). Dock är måttet på fångst per ansträngning i den studien grovt, och förändringar i var fisket sker skulle kunna påverka slutsatserna av studien (Lappalainen m.fl., 2020).

I brist på empiriska studier har ett flertal studier försökt modellera skarvens kortsiktiga och långsiktiga inverkan på fiskbestånd. Östman m.fl. (2013) beräknade utifrån estimerat uttag i två områden (Blekinge och Kalmarsund) inverkan på fiskets fångster, det vill säga den direkta konkurrensen mellan skarv och människa om fiskresurser. Skarvens direkta uttag beräknades påverka fiskets fångster med mindre än 10 % för alla bestånd utom skrubbskädda (35-45 % minskning). Om man dock tog hänsyn till de indirekta effekterna av att skarv åt upp fisk som aldrig nådde fiskbar storlek ökade dock skarvens beräknade minskning på fiskbart bestånd till över 20 % även för abborre (20-50 %) och gädda (25 %). Detta är i likhet med Heikinheimo m.fl. (2016) som gjorde en liknande beräkning för gös i Finland och kom fram till att skarvens predation på ej könsmogen gös var 5-34 % av totala mortaliteten på gös och motsvarade 4-23 % minskning av det könsmogna beståndet. Även för abborre beräknas predationsdödlighet från skarv i Finland variera mellan 4-10 % (Heikinheimo m.fl., 2021). Det ska understrykas att alla dessa modeller har visat sig vara känsliga för antaganden om täthetsberoende tillväxt och dödlighet samt osäkerheter i indata, men ligger i alla fall ungefär i samma storleksordning.

I Östersjöregionen har mycket få experimentella studier som studerar skarvens påverkan på fiskpopulationer i naturliga miljöer gjorts. Ett exempel är dock Licknevarpefjärden i Östergötland, där det finns data på fisksamhällets sammansättning före och efter en skarvkoloni etablerades, dels från ett område som är stängt för allt fiske och dels från ett område där fiske är tillåtet (Bergström m.fl., 2022). Under antagandet att inga andra påverkansfaktorer skiljer sig åt mellan områdena har man kunnat separera effekter av fiske och skarvpredation. Sambandet mellan skarv och fisk kompliceras dock redan när man konstaterar att även antalet gråsälar förmodligen också har ökat under samma period som skarvarna ökat. Något som tydligt beskriver utmaningarna med att separera effekter från skarv från andra kända och okända påverkansfaktorer. Slutsatserna från studien var trots det att predationen från storskarv och/eller gråsäl har betydande effekter på både abborre och gädda i området och att framför allt abborren troligen påverkats negativt av predation från

storskarv. Nedgången i mängden rovfisk i området verkar också ha lett till att deras bytesfiskar, framför allt olika karpfiskar ökat, vilket är en förändring som kan förstärka effekterna av övergödning (Bergström m.fl., 2022). I studien presenteras också resultat från provfiske vid Gålö i Stockholms skärgård 2011-2021 som visade att en betydande andel av abborrarna (<20 %) och gösarna (<70 %) i fångsten hade bitskador från skarv. Skadorna var begränsade till våren, den period när skarvarna häckar och fiskarna ansamlas för lek (Bergström m.fl., 2022).

I appendix 4 presenteras studier gjorda på skarvens påverkan på specifika fiskarter i Östersjön. Där framgår att påverkan från storskarv varierar mellan fiskarter, områden och tidsperioder.

Även om alla studier har sina brister och resultaten spretar mellan studier är en slutsats att storskarv troligen har störst negativ inverkan på abborre, gös och karpfiskar (Cyprinidae). Hur stora de direkta effekterna av storskarvens uttag är på olika fiskbestånd i Östersjön är mycket osäkra men resultat från modelleringsstudier ger en maximal minskning av fiskbestånd på 10-20 % på kort sikt, och då i huvudsak i yngre åldersklasser (Östman m.fl., 2013, Heikinheimo m.fl., 2016, Heikinheimo m.fl., 2021).

För andra litteratursammanställningar, se följande publikationer: (Suter, 1991, Engström, 1998c, Jepsen m.fl., 2014, Parliament m.fl., 2014, Jepsen m.fl., 2019) och appendix 4 i Hansson m.fl. (2017).

Strömmande vatten

Sverige

Kunskapsläget gällande storskarvens predation på fisk i strömmande vatten i Sverige är mycket begränsad, men från Dalälven finns relativt god vetenskaplig dokumentation (Boström m.fl., 2009, Boström m.fl., 2012a, Säterberg m.fl., 2023). I Dalälven har man sedan 2017 märkt och satt ut en stor mängd odlad lax- och havsöringssmolt (25 769 märkta smolt 2017-2021). Genom att skanna efter PIT-märken i skarvkolonier och på rastplatser kan man få en direkt skattning på hur stor andel av den utsatta fisken som äts upp av skarvar, det vill säga ett direkt mått på predationen. Skanningar av skarvkolonier och rastplatser i anslutning till Dalälvens mynning har gjorts under tidsperioden 2019-2022. En sammanställning av dessa data (Säterberg m.fl., 2023) visar att storskarven äter en relativt stor andel av den utvandrande smolten, ~31 % av den odlade öringen, ~19 % av den vilda öringen, ~13 % av den odlade laxen, ~ 8 % av den vilda laxen, i Dalälven. Denna studie tyder även på att laxen är betydligt mindre känslig för skarvpredation än öringen, vilket troligen beror på att laxen rör sig snabbare genom vattendragen och mynningsområdena än vad öringen gör under sin smoltutvandring (Thorstad m.fl., 2007). Dessutom visar den att skarv äter mer odlad fisk än vild fisk.

Internationellt

I stora europeiska vattendrag tenderar storskarven att äta fiskarter liknande de i sjöar och skarven kan i sådana system lokalt äta stora mängder fisk (Čech och Vejřík, 2011). Vad som dock är unikt för storskarvens potentiella effekter i strömmande vattendrag är att den lokalt kan konsumera en stor andel av de unga migrerande laxfiskarna, så kallade smolt, som finns i en del av dessa ekosystem (Jepsen m.fl., 2019, Källo m.fl., 2019), och även en del vuxen öring (Källo m.fl., 2023). En nyligen publicerad sammanställning visar till exempel att ungefär hälften av all lax- och havsöringssmolt blir uppäten av storskarv i danska å-system (Jepsen m.fl., 2019). I vissa studier argumenterar man till och med att storskarven kan utgöra

ett utrotningshot för vissa av dessa fiskpopulationer (Koed m.fl., 2006, Jepsen m.fl., 2010). Det är dock värt att notera att en stor del av den kunskap som tagits fram gällande storskarvens effekt på laxfiskar i strömmande vatten kommer från studier gjorda i små danska åar och deras mynningsområden, och att predationen från olika fågelarter på laxartade fiskar i större vattendrag kan vara betydligt lägre (Hostetter m.fl., 2015).

Eftersom lax och öring generellt sett är känsliga för predation och annan naturlig mortalitet under sitt smoltstadium bör skarvens predation på laxfiskar sättas i relation till andra mortalitetsfaktorer (Thorstad m.fl., 2007). Ett högt predationstryck från skarv behöver således inte betyda att laxfisken har en högre total mortalitet än om ingen skarv fanns i området. Andra predatorer, som till exempel gädda (56 % mortalitet (Jepsen m.fl., 1998)) och torskfiskar (Thorstad m.fl., 2007) kan även de utgöra viktiga predatorer för migrerande laxfisk i vissa system. I ett nordamerikanskt system har man undersökt om fågelpredation är kompensatorisk eller additiv, det vill säga om laxfiskars totala överlevnad kan relateras till predationstrycket från fåglar (Haeseker m.fl., 2020, Payton m.fl., 2020, Carothers m.fl., 2021). Dessa studier visar på tvetydiga resultat: en studie visar att fågelpredation är kompensatorisk (Haeseker m.fl., 2020), det vill säga att fågelpredationen inte påverkar den totala mortaliteten, medan en annan studie indikerar att den är additiv (Payton m.fl., 2020), det vill säga att fågelpredation påverkar den totala mortaliteten. Huruvida predationen från storskarv på lax- och havsöringssmolt i olika akvatiska system i Sverige är kompensatorisk eller additiv är dock okänt.

Sjöar

Sverige

Stora sjöarna

Skarven och dess eventuella effekter på fiskbestånd och fiske har också varit i fokus för diskussioner i de stora sjöarna. Det finns dock, oss veterligen, ingen studie som systematiskt bedömt eventuella effekter av skarv på fiskbestånden. Det finns en rapport som beskriver störningar från skarv på yrkesmässigt fiske (Strömberg m.fl., 2012). Bifångster av fåglar, bland annat skarv, inom insjöfisket kartlades tidigare i samband med en statlig utredning (Fiskeriverket, 2007) och bifångsterna i fisket bedömdes överlag var mycket låga.

Befintligt underlag om födoval hos storskarv i de stora sjöarna är mycket begränsat (appendix 1). Resultaten från de två undersökningar som gjorts under 1990-talet, varav den ena är begränsad till månadsskiftet maj-juni (Lindell, 1997) och den andra baserad på endast 13 prover (Naturvårdsverket, 2002), indikerar att abborre, mört, sik och lake var vanliga bytesarter i mellersta Väneren. Eftersom skarvar anses vara opportunistiska generalister i sitt födoval och äter arter av lämplig storlek som är vanliga på grundare vatten kan man anta att åtminstone abborre och mört är viktiga inslag i skarvens föda i samtliga sjöar.

Övriga sjöar

Ett fåtal studier har genomförts i mellanstora svenska sjöar. Skarvars diet och effekter på fiskbestånden har studerats i Roxen, Sommen och Ymsen (Engström, 2001b, Naturvårdsverket, 2002, Yngve och Oskarsson, 2003, Boström och Öhman, 2014, Övegård m.fl., 2017). I Ymsen bedömdes skarv endast ha en mindre effekt på fiskbestånd och fiske då födan mestadels bestod av gärs men även abborre och mört. Också i Roxen dominerades födan av samma tre arter som i Ymsen men fördelningen var annorlunda. Framförallt var det större andel abborre i dieten i Roxen. En intressant detalj från studien i Roxen var att en mindre andel av födan bestod av marina arter vilket innebär att skarvarna åtminstone periodvis födosöker i Östersjön. Sannolikt rör det sig om Bråviken cirka 20 till 60 kilometer

från Roxen. I Roxen bedömdes även predationstrycket på lokala fiskbestånd genom att fisk märktes. Genom att skanna skarvarnas kolonier efter PIT-märken kunde man göra en skattning av hur många av de märkta fiskarna som ätits upp av skarvar. Predation från skarvar bedömdes vara en faktor som möjligtvis kan förklara att Roxens fisksamhälle inte svarat som förväntat på att näringsbelastningen minskat på senare år (Boström och Öhman, 2014).

Internationellt

Det har företagits ett relativt stort antal studier på skarv- och fiskinteraktioner i sjöar internationellt. De flesta sådana studier finns omnämnda i Ovegård m.fl. (2021). Ska man nämna några studier mer i detalj så är det främst sådana som genomförts i Nordamerika. Nyligen publicerades till exempel en större meta-analys som summerar omfattande data från området kring de stora sjöarna i Nordamerika (Great Lakes) (Schultz m.fl., 2022). Det mest tydliga mönstret var ett samband mellan skarvtäthet och längden hos treåriga honor av gulabborre (*Perca flavescens*), glasögonöga (*Sander vitreus*), gädda och svartabborre (*Micropterus dolomieu*). Författarna hävdar avslutningsvis att deras urval av ”biological performance indicators” kan användas för att göra en tidig bedömning om nyetablerade skarvkolonier påverkar fiskbestånd.

Från de stora sjöarna i Nordamerika finns ytterligare ett stort antal studier som undersökt interaktioner mellan örnskarv och fiskbestånd, inklusive effekter av förvaltningsåtgärder (Ross och Johnson, 1999, Burnett m.fl., 2002, Johnson m.fl., 2002, Lantry m.fl., 2002, VanDeValk m.fl., 2002, Rudstam m.fl., 2004, Diana m.fl., 2006, Johnson m.fl., 2006, Fielder, 2008, Eisenhower och Parrish, 2009, Brian m.fl., 2010, Diana, 2010, Dorr m.fl., 2010, Fielder, 2010, Johnson m.fl., 2010, Dorr m.fl., 2012, Coleman m.fl., 2016, DeBruyne m.fl., 2017, Koenigs m.fl., 2021, Dorr m.fl., 2022, Ludwig m.fl., 2023, Watts m.fl., 2023).

Kunskapsbehov

Ekologisk forskning och miljöövervakning med fokus på storskarv i Sverige har bedrivits i mycket begränsad omfattning. Därför råder stora kunskapsluckor kring storskarv i Sverige, dess roll i ekosystemet och interaktioner med fiskpopulationer.

För att kunna undersöka storskarvens ekologiska roll och betydelse för fiskpopulationer och akvatiska miljöer krävs relevant information om skarvarnas antal, rörelsemönster, födoval, dagligt födointag och bytestillgång. Påverkan från storskarv bör sättas i relation till andra påverkansfaktorer som predation från andra fiskätande djur, fiskbeståndens sammansättning (arter, storlekar, åldrar) och produktionskapacitet, inom- och mellanartsinteraktioner, fiske och habitatförluster. Även abiotiska faktorer som temperatur, salthalt, övergödning, klimatförändringar och miljögifter är av betydelse.

Nedan presenteras en sammanställning av viktiga kunskapsbehov identifierade av fisk- och skarvekologer vid Institutionen för akvatiska resurser på SLU.

Kunskapsbehov om storskarvens biologi och ekologi

Övervakning av förekomst och rumslig variation av storskarv

Eftersom storskarvar från olika häckningsplatser kan förekomma tillsammans i andra geografiska områden utanför häckningssäsongen kan man betrakta Europas storskarvar som en paneuropeisk population. För att följa utvecklingen i antal och geografisk fördelning är det därför lämpligt med samordnad internationell övervakning. I den senaste internationella inventeringen av häckande storskarv 2012 var antalet häckande par i Sverige betydligt fler än i våra grannländer (Bregnballe m.fl., 2014). Såväl från ett svenskt som ett europeiskt

perspektiv finns det därför intresse av att antalet storskarvar i Sverige börjar övervakas metodiskt och att populationsutvecklingen följs så detaljerat som möjligt.

Eftersom regelbunden inventering av häckande storskarv saknas i många områden i Sverige och eftersom den övervakningsmetodik som används varierar mellan kolonier, områden och utförare finns det behov både av att initiera nationell övervakning av häckande storskarv och av att samordna och eventuellt utveckla metodiken för att kunna kombinera resultat från olika inventeringar och få en så bra bild som möjligt om antalet häckande storskarvar i Sverige och för att kunna bidra till kunskapen om storskarvar i Europa som helhet.

Övervakning av häckande storskarv ger ett mått på populationsstorleken under en begränsad tidsperiod och ger ett index som gör att man kan följa en populations utveckling över tid. Man behöver dock även ha kännedom om det faktiska antalet individer i skarvpopulationen för att kunna uppskatta skarvarnas effekter på en fiskpopulation, det vill säga hur antalet bon kan översättas till totala antalet fåglar och deras energibehov och konsumtion. I och med skarvarnas migrerande natur, som en effekt av säsong och tillgång på föda och relaterat till olika livshändelser (häckning, övervintring, födosök), kan antalet fåglar i ett specifikt område dessutom variera stort under året. Eftersom man oftast vill uppskatta effekten av en skarvpopulation under en längre tid (år) är det av stor vikt att det finns data på hur stor del av året skarvarna uppehåller sig i ett givet område. Detta innebär att man måste ha information om hur storskarvarna rör sig över året. I Sverige saknas information om hur antalet skarvar varierar under året och hur de rör sig mellan olika områden. Mer detaljerad information om storskarvars rörelsemönster är som regel baserad på ett begränsat antal individer (Fijn m.fl., 2022).

Behov finns av följande övervakning och underlag:

- Övervakning av häckande storskarv i Sverige (räkning av antal bon i olika kolonier).
- Övervakning av storskarv i Sverige under övriga året, det vill säga under icke häckningstid (vår, höst och vinter).
- Variationer i häckningsframgång mellan områden och år. Något som kan relateras till habitat, födotillgång, skydds jakt och andra störningar m.m.
- Födosöksområden och -habitat.
- Födosöksbeteende runt kolonier.
- Födosöksbeteende runt övernattningsplatser.
- Spridning från kolonier efter häckning, förflyttningsmönster mellan områden och habitat (inkl. övernattningsplatser) och spridning till övervintringsområden.

Övervakning av födoval hos storskarv

Tillgänglig information om födoval hos storskarv i Sverige är bristfällig och begränsat i tid och rum. Det är väl känt att skarvars födoval kan variera mellan områden, år och säsonger, men från flera områden i Sverige, och från flera decennier saknas dietdata helt (appendix 1). Detta har lett till att undersökningar använt sig av dietdata från begränsade områden och från så långt tillbaka som 1970-talet för att uttala sig om påverkan från storskarv på fiskbestånd i stora havsområden (Hansson m.fl., 2017, Hansson m.fl., 2018, Heikinheimo m.fl., 2018).

Det finns behov av att dietdata samlas i relation till kunskap om fisksamhället där skarvarna födosökt. Det innebär att man kan studera skarvarnas preferens, det vill säga om de väljer att äta vissa bytesarter och -storlekar i större eller mindre omfattning än vad som finns tillgängligt. Om det finns relevanta preferensindex för storskarvar kan det underlätta framtida födestudier och möjliggöra att använda data för fisksamhällets sammansättning för att förutsäga skarvarnas födoval trots avsaknad av dietdata. Framför allt i situationer då det är

mer kostnadseffektivt att samla in data för fisksamhället än vad det är att samla in data för skarvföda.

Behov finns av följande underlag:

- Födans art- och storlekssammansättning från de områden och tidsperioder man är angelägen om att undersöka och/eller uttala sig om.
- Variationer i födan över tid och rum.
- Födoval i relation till fisksamhällets art- och storlekssammansättning.
- Energibehov och konsumtion hos storskarv i relation till olika fiskarters energiinnehåll. Det finns information om hur mycket energi skarvar behöver för att upprätthålla sin metabolism under olika aktiviteter samt hur energibehovet varierar mellan livsstadier och säsonger (se tidigare text). Det är dessutom nödvändigt med information om olika bytesfiskars energiinnehåll för att kunna beräkna hur mycket fisk en storskarv äter. Olika fiskarter har olika energiinnehåll. Till exempel innehåller sill/strömming en betydligt större mängd energi än torsk per viktenhet, vilket innebär att skarvarna behöver äta en större mängd torsk än sill/strömming för att få i sig samma mängd energi (Murray och Burt, 1969, Aneer, 1975, Rudstam, 1988, Härkönen och Heide-Jørgensen, 1991, Mårtensson m.fl., 1996, Cairns, 1998, Lawson m.fl., 1998).

Resultat från födoundersökningar kan variera beroende på vilken typ av insamling som görs och vilken metod som används för att analysera födan. visuell analys eller DNA-baserad analys; av maginnehåll eller spybollar; kemisk analys av kroppsvävnad i form av sammansättning av stabila isotoper eller fettsyror (Barrett m.fl., 2007, Bugajski m.fl., 2013, Farinós-Celdrán m.fl., 2019, Tverin m.fl., 2021, Thalinger m.fl., 2022). För att få en så heltäckande bild som möjligt av födan behöver flera kompletterande metoder kombineras.

Förekomst och fördelning av underarterna *P. c. carbo* och *P. c. sinensis* och eventuella hybrider

Det antas generellt att det bara är underarten mellanskarv (*P. c. sinensis*) som häckar i Sverige och påverkar fiskpopulationer. Det är dock oklart hur den relativa förekomsten av mellanskarv och atlantstorskarv ser ut under olika säsonger i olika delar av Sverige. Om även atlantstorskaven, som födosöker på västkusten, även häckar där eller om det förekommer hybrider mellan atlantstorskarv och mellanskarv i Sverige. Eftersom de olika underarterna av storskarv som förekommer i Sverige har olika populationsutveckling (Debout m.fl., 1995, Bregnballe m.fl., 2014, Arneberg m.fl., 2019, Lorentsen m.fl., 2022) och även kan uppvisa ekologiska skillnader (Marion och Le Gentil, 2006) är det angeläget att undersöka förekomst, genetik och ekologi av underarter av storskarv i Sverige.

Förekomst och ekologi av toppskarv

Toppskarven är en art som verkar öka i Sverige och dess utbredning överlappar med storskarven. Det är därför angeläget att förbättra kunskapsläget om de olika arternas relativa förekomst i olika områden under olika tidsperioder, samt vilka likheter och skillnader de uppvisar i sin ekologi, till exempel födoval, födosöksområden, häckningsplatser och övervintringsområden. Det finns ett behov av övervakning av toppskarv längs svenska västkusten. Dels i form av häckande fåglar och dels i form av förekomst av fåglar utanför häckningssäsongen. Från norra Bohuslän är toppskarv den vanligaste skarvarten under stora delar av året (Åhlund och Järås, 2020, Åhlund, 2021), men hur det ser ut längs andra delar av västkusten under olika årstider är okänt.

Utvärdering av skydds jakt och andra populationsreglerande åtgärder på skarv i Sverige

I områden där det sker skydds jakt finns möjligheter att utvärdera skydds jaktens effekter. Dels kan det ge möjligheter till en effektivare adaptiv förvaltning då effekterna kan identifieras, vilket jakten kan modifieras efter för att uppnå önskad effekt. Det ger också möjligheter till ökat vetenskapligt underlag om skarvens effekter på fiskpopulationer och andra aspekter i ekosystemet. Viktigt är också att följa upp skydds jaktens påverkan på skarvarna.

Behov finns av följande underlag:

- Hur påverkar jakten de specifika fiskpopulationer/ekosystem den är avsedd för?
- Hur påverkar skydds jakt olika fisksamhällen och ekosystem som helhet?
- Hur påverkar skydds jakt skarvpopulationen, till exempel förekomst i olika områden, antal, beteende, förflyttningar till andra födosöksområden, häckningsplatser eller övernattningsplatser.
- Effektivitet och påverkan av olika typer av skydds jakt (oljering av ägg, jakt med skjutvapen, skrämning).
- Hur effektiv är skydds jakt som en förvaltningsåtgärd för att förbättra förutsättningarna för olika fiskbestånd jämfört med andra förvaltningsåtgärder. Framför allt ur ett bevarandebiologiskt perspektiv, men även när det gäller olika åtgärders kostnadseffektivitet och långsiktighet.

Hälsotillstånd, parasiter och sjukdomar

Det saknas i stort kunskap om parasiter och sjukdomar hos skarvar i Sverige. Eftersom de är mångtaliga, kolonilevande och migrerande finns risk att skarvar sprider både parasiter och sjukdomar effektivt. Ett exempel är fågelinfluensan som drabbat andra arter men hittills bara några få skarvar (senaste upptäckten i Sverige gjordes i augusti 2023 i Västra Götalands län <https://www.sva.se/amnesomraden/smittlage/smittlage-for-fagelinfluensa/>). Det är därför viktigt att följa utvecklingen och rapportera fynd av sjuka eller döda skarvar, framför allt vuxna individer. Det finns också ett behov att undersöka vilka parasiter skarvar har och potentiellt kan sprida, vilka andra värdar som drabbas av parasiterna och hur värdarna påverkas av parasiterna.

Kunskapsbehov om storskarvens roll i ekosystemet och påverkan på fiskpopulationer

För att utreda skarvars påverkan på fisk är det viktigt att ha data på fiskpopulationen eller fisksamhället man undersöker. Det är svårt att erhålla en helhetsbild av en fiskpopulation och hittills har man använt sig av diverse provfisketrender eller märkt fisk. Med märkt fisk har man fördelen att den märkta populationen är känd och man kan skatta den faktiska predationen. Det behövs även data på skarvantal, energibehov och födosöksbeteende.

Ett tillvägagångssätt för att förbättra kunskapen om storskarvars påverkan på fiskbestånd kan vara att inrätta försöksområden där man minimerar skarvarnas påverkan och följer hur fiskbestånden påverkas över tid. Detta förutsätter att man har tillgång till områden med bra data på fiskbeståndens utveckling sedan tidigare och har kunskap om hur andra kritiska påverkansfaktorer varierar under samma tid, samt att man även har tillgång till referensområden.

Listan nedan ger exempel på områden där kunskapsläget behöver förbättras för ökad förståelse av storskarvens roll i olika ekosystem och interaktioner mellan storskarv och fisk.

- För att förbättra kunskapsläget är det viktigt att förvaltningsåtgärder som syftar till att minska storskarvens påverkan på fiskpopulationer följs upp vetenskapligt. Dessa förvaltningsåtgärder bör om möjligt samordnas med andra åtgärder för att öka

förståelsen av vilka påverkansfaktorer som har störst betydelse för olika fiskpopulationer. Åtgärderna bör även vara kunskapshöjande kring frågor av grundläggande biologisk och ekologisk karaktär kopplade till storskarv och fisk.

- Det finns ett behov av att undersöka hur fiskefria områden kan användas för att undersöka hur predation från storskarv påverkar fiskbestånd. I dessa områden har fisket tagits bort som påverkansfaktor och det är enklare att isolera effekten av predation.
- Det är viktigt att inkludera predation från skarv om man vill utveckla ekosystemmodeller. Ekosystemmodeller och hänsyn till ekosystemens dynamik och struktur är viktigt för att på sikt kunna utveckla ekosystembaserad förvaltning. Även om skarvar inte nödvändigtvis behöver ha en avgörande betydelse för ekosystemen är det viktigt att de inte negligeras.
- Identifiera födovävskopplingar- och hur dessa påverkar varandra i föränderliga ekosystem. En fråga är i vilken omfattning predationen från storskarv bidrar till det regimskifte som omfattar en nedgång i mängden gädda och abborre och en ökning av mängden spigg längs kusten i delar av Östersjön (Eklöf m.fl., 2020). Sådana kopplingar bör studeras vidare och uppmärksammas i undersökningar av skarvens påverkan.
- Det finns behov av studier där man separerar predationseffekter från skarv från effekter från sälar och andra predatorer, som andra fiskätande fåglar och fiskar. Det kan vara lättare att minska/eliminera effekten av skarv i små sjöar där det dessutom saknas andra predatorer vilket ökar möjligheten att skatta skarvens betydelse.
- För att bättre förstå skarvens effekter på fiskpopulationer och akvatiska ekosystem behövs det bättre kunskap på indirekt kompensatoriska effekter av skarv på fisk så som beteendeförändringar, förändringar i bytesfiskens födo- och habitatval, täthetsberoende tillväxt och överlevnad.
- Det finns behov av att identifiera skarvens parasiter och deras påverkan på fisk som mellanvärdar.
- En uppdaterad generell översyn av provfiskeområden (kust, sjö, strömmande vatten) i relation till närvaro av skarvar för att identifiera områden där beståndsutvecklingen kan följas och göra tidsserieanalyser.
- Det finns behov av att utvärdera olika provfiskemetoder i relation till skarvens födoval. Ingen provfiskemetod fångar upp alla arter men tillsammans kan de komplettera varandra för att få en bättre helhetsbild av hur fiskpopulationen eller fisksamhället ser ut, och därmed utgöra ett bättre underlag för att studera påverkan av skarv. Dessutom, en tidigare studie har jämfört resultat från provfiske med ryssjor, nät och skarvföda. Man kom fram till att skarvföda kan användas som komplement för att identifiera förändringar i fisksamhället. Genom att undersöka skarvars magar identifierades fler arter än vad man fångar i både ryssje- och nätprovfisken, med lika antal skarvar i relation till antal vittjade redskap (Ovegård m.fl. 2016). Att använda skarvens föda som indikator på förändringar i ekosystem, till exempel nya arter eller arter som inte fastnar representativt i provfisken, bör utredas vidare.

- För storskarv finns ingen uppskattning av hur stor andel av de uppätta fiskarnas PIT-märken som deponeras på respektive utanför skarvens kolonier och rastplatser. En sådan uppskattning behövs för att skatta storskarvens totala predation på fisk i märkningsstudier. Studier har visat att ungefär hälften av de PIT-märken från fisk som konsumeras av öronskarv deponeras utanför fåglarnas kolonier (Hostetter m.fl., 2015).
- I strömmande vatten är dödligheten under laxen och havsöringens smoltstadium generellt sett hög (Thorstad m.fl., 2007), oavsett om storskarv finns i systemet eller inte. Det behövs mer kunskap om och huruvida den totala mortaliteten för smolt skiljer sig åt i system som är påverkade respektive opåverkade av skarvens predation.
- Det finns behov av att ta reda på om predation på laxsmolt reglerar antalet återvändande laxfiskar. För att undersöka detta behövs en livscykelanalys där skattning av skarvpredation integreras med information om antalet vuxna laxfiskar som återvänder till älven för lek. En sådan analys kan bara göras om man utöver PIT-märkning och skanning efter PIT-märken i skarvkolonier (data som finns i Dalälven), även samlar in information om hur många PIT-märkta vuxna laxfiskar det är som återvänder till älven för lek. Eftersom lax och öring spenderar ett år eller mer i havet innan de återvänder för lek behöver sådana data samlas in under ett antal efter varandra följande år för att göra en komplett livscykelanalys.

Referenser

- Abrahamsson, A. 2016. Estimering av storskarvens (*Phalacrocorax carbo*) föda och levnadsområde med hjälp av fettsyreanalys och stabila isotoper. Pro gradu. Helsingfors universitet, Biovetenskapliga fakulteten, Avdelningen för fysiologi och neurovetenskap. 109 pp.
- Aguado-Giménez, F., Eguía-Martínez, S., Torres-Campos, I., Meroño-García, S., och Martínez-Ródenas, J. 2018. Competition for food between the Mediterranean shag, the great cormorant and artisanal fisheries: a case study. *Scientia Marina*, 82: 7-15.
- Alexandersson, K. 2006. A comparison of otoliths in stomachs and pellets from the Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* sp. Master thesis in Marine Ecology, 20 credits. University of Gothenburg. Department of Marine Ecology. 16 pp.
- Amundsen, P.-A., Knudsen, R., och Klemetsen, A. 2007. Intraspecific competition and density dependence of food consumption and growth in Arctic charr. *Journal of Animal Ecology*, 76: 149-158.
- Andersen, O., Ørslie, G., Dervo, B., Linlokken, A., och Grønlien, T. 2018. Storskarven i nedre deler av Gudbrandsdalslågen-Bestandsstørrelse, diett og jaktuttak 2017.
- Andersen, S. M., Teilman, J., Harders, P. B., Hansen, E. H., och Hjollund, D. 2007. Diet of harbour seals and great cormorants in Limfjord, Denmark: interspecific competition and interaction with fishery. *ICES J. Mar. Sci.*, 64: 1235-1245.
- Anderson, S. C., Cooper, A. B., Jensen, O. P., Minto, C., Thorson, J. T., Walsh, J. C., Afflerbach, J., m.fl. 2017. Improving estimates of population status and trend with superensemble models. *Fish and Fisheries*, 18: 732-741.
- Andersson, G. 1986. Occurrence and foraging of cormorants on inland waters in Scania, southern Sweden. In: T. Larsson (ed.) *Cormorants in northern Europe. Proceedings from the meeting at Falsterbo, Sweden, September 26-27, 1985.* 3-11.
- Andersson, G., Karlsson, J., och Kjellén, N. 1984. Storskarven *Phalacrocorax carbo* i Skåne. Tidigare förekomst och nutida uppträdande, Earlier occurrence and recent appearance of the Cormorant *Phalacrocorax carbo* in Skåne, South Sweden. *Ander*, 23: 109-124.
- Andersson, Å., Berg, C., Eriksson, M. O. G., Grahn, J., Green, M., Nilsson, J., Nilsson, S. G., m.fl. 2020. Rödlista 2020 – expertkommittén för fåglar. Uppsala. SLU Artdatabanken.
- Aneer, G. 1975. A two year study of the Baltic herring in the Askö-Lansdort area, 1970-1972. *Contributions from the Askö Laboratory*, 8: 36 pp.
- Arlinghaus, R., Lucas, J., Weltersbach, M. S., Kömle, D., Winkler, H. M., Riepe, C., Kühn, C., m.fl. 2021. Niche overlap among anglers, fishers and cormorants and their removals of fish biomass: A case from brackish lagoon ecosystems in the southern Baltic Sea. *Fisheries Research*, 238: 105894.
- Arneberg, P., Frantzen, S., och van der Meeren, G. 2019. Status for miljøet i Norskehavet.
- Ashmole, N. P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis*, 103b: 458-473.
- Axelsson, L. O., och Stigebrandt, A. 2021. Hur mycket torsk konsumerar mellanskarv i Byfjorden? How large is the cod consumption by cormorants in the By Fjord, Sweden? *Vatten - Journal of Water management and Research*, 44: 105-114.
- Baktoft, H., och Koed, A. 2008. Smoltudvandring fra Storå 2007 samt smoltdødelighed under udvandringen gennem Felsted Kog og Nissum Fjord. Institut for Akvatiske Ressourcer, Danmarks Tekniske Universitet. DTU Aqua-rapport No. 186-08: 30 pp.
- Balčiauskas, L., Balčiauskienė, L., och Jasiulionis, M. 2015. Mammals under a colony of great cormorants: population structure and body condition of yellow-necked mice. *Turkish Journal of Zoology*, 39.

- Balčiauskienė, L., Balčiauskas, L., och Jasiulionis, M. 2015. Skull variability of mice and voles inhabiting the territory of a great cormorant colony. *Biologia*, 70: 1406-1414.
- Balčiauskienė, L., Jasiulionis, M., och Balčiauskas, L. 2014. Loss of Diversity in a Small Mammal Community in a Habitat Influenced by a Colony of Great Cormorants. *Acta Zoologica Bulgarica*, 66: 229-234.
- Balčiauskas, L., Skipitytė, R., Jasiulionis, M., Balčiauskienė, L., och Remeikis, V. 2018. Immediate increase in isotopic enrichment in small mammals following the expansion of a great cormorant colony. *Biogeosciences*, 15: 3883-3891.
- Balčiauskas, L., Skipitytė, R., Jasiulionis, M., Trakimas, G., Balčiauskienė, L., och Remeikis, V. 2016. The impact of Great Cormorants on biogenic pollution of land ecosystems: Stable isotope signatures in small mammals. *Science of the Total Environment*, 565: 376-383.
- Bardrum, J., Nissling, A., och Gydemo, R. 2009. Bycatches of birds in waters off Gotland, Central Baltic Sea and potential effects on population levels. Report from a project conducted in cooperation with the Swedish Board of Fisheries and financed by the Swedish Environmental Protection Agency. 58 pp.
- Barrett, R., Røv, N., Loen, J., och Montevecchi, W. 1990. Diets of Shags *Phalacrocorax aristotelis* and Cormorants *P. carbo* in Norway and possible implications for gadoid stock recruitment. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER*, 66: 205-218.
- Barrett, R. T., Anker-Nilssen, T., Gabrielsen, G. W., och Chapdelaine, G. 2002. Food consumption by seabirds in Norwegian waters. *Ices Journal of Marine Science*, 59: 43-57.
- Barrett, R. T., Camphuysen, K., Anker-Nilssen, T., Chardine, J. W., Furness, R. W., Garthe, S., Huppopp, O., m.fl. 2007. Diet studies of seabirds: a review and recommendations. *Ices Journal of Marine Science*, 64: 1675-1691.
- Bartoli, M., Zilius, M., Bresciani, M., Vaiciute, D., Vybernaite-Lubiene, I., Petkuviene, J., Giordani, G., m.fl. 2018. Drivers of Cyanobacterial Blooms in a Hypertrophic Lagoon. *Frontiers in Marine Science*, 5.
- Belfethi, L., och Moulai, R. 2022. Diet, Prey Selection and Biomass Consumption of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) in Algeria. *Zoodiversity*, 56.
- Berenshtein, I., Sagarese, S. R., Lauretta, M. V., Nuttall, M. A., och Chagaris, D. D. 2021. Technical documentation of a U.S. Gulf of Mexico-wide Ecosystem model. NOAA Technical Memorandum. NMFS-SEFSC-751. <https://doi.org/10.25923/zj8t-e656>. 229 pp.
- Bergquist, M. 2007. Inventering av fågelskyddsområden och områden med landstigningsförbud i Norrbottens skärgård 2005. Länsstyrelsens rapportserie nr 17/2007. Länsstyrelsen i Norrbotten. 180 pp.
- Bergström, U., Berkström, C., Sköld, M., Börjesson, P., Eggertsen, M., Fetterplace, L., Florin, A.-B., m.fl. 2022. Long-term effects of no-take zones in Swedish waters. *Aqua reports*, 2022:20: 289 pp.
- Bergström, U., Sköld, M., Wennhage, H., och Wikström, A. 2016. Ekologiska effekter av fiskefria områden i Sveriges kust- och havsområden. *Aqua reports* 2016:20. Institutionen för akvatiska resurser, Sveriges lantbruksuniversitet, Öregrund. 207.
- Berkström, C., Florin, A. B., Fredriksson, R., Lundström, K., och Bergström, U. 2021. Rapid effects of a fishing closure on whitefish (*Coregonus maraena*) in the northern Baltic Sea. *Boreal Environment Research*, 26: 89-104.
- BirdLife International 2021a. *Gulosus aristotelis* (Europe assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T22696894A166316717.

- <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-3.RLTS.T22696894A166316717.en>.
Accessed on 09 August 2023.
- BirdLife International 2021b. *Phalacrocorax carbo* (Europe assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T22696792A166315940.
<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-3.RLTS.T22696792A166315940.en>.
Accessed on 09 August 2023.
- Birt, V. L., Birt, T. P., Goulet, D., Cairns, D. K., och Montevecchi, W. A. 1987. Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Marine Ecology Progress Series*, 40: 205-208.
- Blomgren, L. A. 2023. The great cormorant, *Phalacrocorax carbo*, as a predator of the invasive round goby. Independent project, 15 hp. Swedish University of Agricultural Sciences, SLU. Faculty of Natural Resources and Agricultural Sciences. Department of Aquatic Resources. Biology-and environmental science. 33 pp.
- Boldreghini, P., Santolini, R., Volponi, S., Casini, L., Montanari, F. L., och Tinarelli, R. 1997. Variations in the use of foraging areas by a Cormorant *Phalacrocorax carbo* wintering population: a case study in the Po delta (Northern Italy). *Ekologia Polska*, 45: 197-200.
- Boström, M. K. 2006. Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) diet assessment and predation impact on Migrating Trout (*Salmo trutta*) and Salmon (*Salmo salar*) from Dalälven, Sweden. Master thesis, Marine Biology, Lund University. 25 pp.
- Boström, M. K., Lunneryd, S.-G., Hanssen, H., Karlsson, L., och Ragnarsson, B. 2012a. Diet of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) at two areas in the Bay Lövstabukten, South Bothnian Sea, Sweden, based on otolith size-correction factors. *Ornis Fennica*, 89: 157-169.
- Boström, M. K., Lunneryd, S.-G., Karlsson, L., och 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.
- Boström, M. K., och Öhman, K. 2014. Mellanskarvens i Roxen. Förändringar i fisksamhället och mellanskarvens (*Phalacrocorax carbo sinensis*) föda. *Aqua reports*, 2014:10: 44 pp.
- Boström, M. K., Östman, Ö., Bergenius, M. A. J., och Lunneryd, S.-G. 2012b. Cormorant diet in relation to temporal changes in fish communities. *Ices Journal of Marine Science*, 69: 175-183.
- Bregnballe, T. 1996. Udviklingen i bestanden af Mellemskarv i Nord-og Mellemeuropa 1960-1995. *Dansk Ornitologisk Forenings Tidsskrift*, 90.
- Bregnballe, T. 2006. Age-Related Fledgling Production in Great Cormorants *Phalacrocorax carbo*: Influence of Individual Competence and Disappearance of Phenotypes. *Journal of Avian Biology*, 37: 149-157.
- Bregnballe, T., Frederiksen, M., och Gregersen, J. 1997. Seasonal distribution and timing of migration of Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* breeding in Denmark. *Bird Study*, 44: 257-276.
- Bregnballe, T., och Grooss, J. I. 2008. Skarver og fisk i Ringkøbing og Nissum Fjorde. En undersøgelse af skarvers prædation og effekter af skarvregulering 2002-2007. *Danmarks Miljøundersøgelser, Aarhus Universitet. Faglig rapport fra DMU*, 680: 126 pp.
- Bregnballe, T., Herrmann, C., Pedersen, K. T., Wendt, J., Kralj, J., och Frederiksen, M. 2022a. Long-Term Changes in Winter Distribution of Danish-Ringed Great Cormorants. *Ardea*, 109: 327-340, 314.
- Bregnballe, T., Lynch, J., Parz-Gollner, R., Marion, L., Volponi, S., Paquet, J.-Y., N., D., m.fl. 2014. Breeding numbers of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* in the

- Western Palearctic, 2012-2013. IUCN-Wetlands International Cormorant Research Group Report. - Scientific Report from DCE – Danish Centre for Environment and Energy No. 99. 224 pp.
- Bregnballe, T., och Rasmussen, T. 2000. Post-breeding dispersal of great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* from Danish breeding colonies. Dansk Ornitologisk Tidsskrift, 94: 175-187.
- Bregnballe, T., Tofft, J., Kotzerka, J., Lehikoinen, A., Rusanen, P., Herrmann, C., Krone, O., m.fl. 2022b. Occurrence and Behaviour of White-Tailed Eagles *Haliaeetus albicilla* in Great Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* Colonies in Countries around the Baltic Sea. Ardea, 109: 565-582, 518.
- Bregnballe, T., Volponi, S., van Eerden, M. R., van Rijn, S., och Lorentsen, S. H. 2011. Status of the breeding population of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* in the Western Palearctic in 2006. In Van Eerden, M.R., van Rijn, S. och Keller, V. (eds.) 2011. Proceedings 7th International Conference on Cormorants, Villeneuve, Switzerland 23-26 November 2011, Wetlands International-IUCN Cormorant Research Group, Lelystad. 8-20.
- Brian, S. D., Moerke, A., Bur, M., Bassett, C., Aderman, T., Traynor, D., Singleton, R. D., m.fl. 2010. Evaluation of harassment of migrating double-crested cormorants to limit depredation on selected sport fisheries in Michigan. Journal of Great Lakes Research, 36: 215-223.
- Bugajski, A., Reudink, M. W., Doucette, J. L., Franks, S. E., Wissel, B., och 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, 70: 271-279.
- Burnett, J. A. D., Ringler, N. H., Lantry, B. F., och Johnson, J. H. 2002. Double-Crested Cormorant Predation on Yellow Perch in the Eastern Basin of Lake Ontario. Journal of Great Lakes Research, 28: 202-211.
- Byström, P., Persson, L., Wahlström, E., och Westman, E. 2003. Size- and density-dependent habitat use in predators: consequences for habitat shifts in young fish. Journal of Animal Ecology, 72: 156-168.
- Bzoma, S., och Meissner, W. 2005. Some Results of Long-Term Counts of Waterbirds Wintering in the Western Part of the Gulf of Gdańsk (Poland), with Special Emphasis on the Increase in the Number of Cormorants (*Phalacrocorax carbo*). Acta Zoologica Lituonica, 15: 105-108.
- Cairns, D. K. 1988. Seabirds as Indicators of Marine Food Supplies. Biological Oceanography, 5: 261-271.
- Cairns, D. K. 1998. Diet of cormorants, mergansers, and kingfishers in northeastern North America. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 2225: 29 pp.
- Cammilleri, G., D'Amelio, S., Ferrantelli, V., Costa, A., Buscemi, M. D., Castello, A., Bacchi, E., m.fl. 2023. Identification of *Contraecaecum rudolphii* (Nematoda: Anisakidae) in Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* (Blumenbach, 1978) from Southern Italy. Veterinary Sciences, 10: 194.
- Carlsen, A. A., Lorentsen, S.-H., och Wright, J. 2021. Recovery, body mass and buoyancy: a detailed analysis of foraging dive cycles in the European shag. Animal Behaviour, 178: 247-265.
- Carlsen, A. A., Lorentsen, S. H., Mattisson, J., och Wright, J. 2023a. Temporal non-independence of foraging dive and surface duration sequences in the European shag *Gulosus aristotelis*. Ethology, 129: 254-268.

- Carlsen, A. A., Wright, J., Lorentsen, S.-H., och Lea, S. E. G. 2023b. Prey predictability and preparation versus recovery breathing strategies in European shags *Gulosus aristotelis* (L.) diving in different habitats. *Ethology*, 129: 301-311.
- Carothers, C., Epifanio, J., Gregory, S., Infante, D., Jaeger, W., Jones, C., Moyle, P., m.fl. 2021. Comparison of Research Findings on Avian Predation Impacts on Salmon Survival. ISAB Independent Scientific Advisory Board for the Northwest Power and Conservation Council, Columbia River Basin Indian Tribes, and National Marine Fisheries Service, Portland, Oregon. 37 pp.
- Causey, D., och Padula, V. M. 2019. The Pelecaniform Birds. *Encyclopedia of Ocean Sciences*.
- Čech, M., Čech, P., Kubečka, J., Prchalová, M., och Draščík, V. 2008. Size Selectivity in Summer and Winter Diets of Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*): Does It Reflect Season-Dependent Difference in Foraging Efficiency? *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 31: 438-447.
- Čech, M., och Vejřík, L. 2011. Winter diet of great cormorant (*Phalacrocorax carbo*) on the River Vltava: estimate of size and species composition and potential for fish stock losses. *Folia Zoologica*, 60: 129-142, 114.
- Clements, J. F., Schulenberg, T. S., Iliff, M. J., Fredericks, T. A., Gerbracht, J. A., Lepage, D., Billerman, S. M., m.fl. 2022. The eBird/Clements checklist of Birds of the World: v2022. Downloaded from <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>.
- Coleman, J., DeBruyne, R., Rudstam, L., Jackson, J., Vandevalk, A., Brooking, T., Adams, C., m.fl. 2016. Evaluating the Influence of Double-crested Cormorants on Walleye and Yellow Perch Populations in Oneida Lake, New York. pp. 397-424.
- Coleman, J., Richmond, M., Rudstam, L., Jackson, J., Vandevalk, A., Chipman, R., och Irwin, B. 2011. The response of sport fish populations to double-crested cormorant management: an assessment of eight years of cormorant hazing on an inland lake in New York. *In*: Van Eerden, M.R., van Rijn, S. och Keller, V. (eds.) 2011. *Proceedings 7th International Conference on Cormorants*, Villeneuve, Switzerland 23-26 November 2005, Wetlands International-IUCN Cormorant Research Group, Lelystad.
- Coleman, J. T. H., Adams, C. M., Kandel, M., och Richmond, M. E. 2012. Eating the Invaders: The Prevalence of Round Goby (*Apollonia melanostomus*) in the Diet of Double-crested Cormorants on the Niagara River. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 35: 103-113.
- Cook, R. M., Holmes, S. J., och Fryer, R. J. 2015. Grey seal predation impairs recovery of an over-exploited fish stock. *Journal of Applied Ecology*, 52: 969-979.
- Coutin, P. C., och Reside, J. 2003. Fish Predation by Great Cormorants, *Phalacrocorax carbo carboides*, in the Gippsland Lakes, South-Eastern Australia. *In* *Interactions Between Fish and Birds: Implications for Management*, pp. 196-210.
- Dalsgaard, A. J. T., Christensen, V., Nicolajsen, H., Koed, A., Støttrup, J., Grooss, J., Bregnballe, T., m.fl. 2008. Økosystemmodel for Ringkøbing Fjord: Skarvbestandens påvirkning af fiskebestandene. *Danmarks Fiskeriundersøgelser. DTU Aqua-rapport*, 178-08: 74 pp.
- de Nie, H. 1995. Changes in the inland fish populations in Europe in relation to the increase of the Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Ardea*, 83: 115-122.
- Debout, G., Røv, N., och Sellers, R. M. 1995. Status and population development of cormorants *Phalacrocorax carbo carbo* breeding on the Atlantic coast of Europe. *Ardea*, 83: 47-59.

- DeBruyne, R. L., Fielder, D. G., Roseman, E. F., och Butchko, P. H. 2017. Exploring potential effects of cormorant predation on the fish community in Saginaw Bay, Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research*, 43: 387-393.
- Dehnhard, N., Langset, M., Aglen, A., Lorentsen, S.-H., och Anker-Nilssen, T. 2021. Fish consumption by great cormorants in Norwegian coastal waters—a human-wildlife conflict for wrasses, but not gadids. *Ices Journal of Marine Science*, 78: 1074-1089.
- Dekker, W., R., v. G., A., B., N., S., och H., W. 2021. Assessment of the eelstock in Sweden, spring 2021 - Fourth post-evaluation of the Swedish eel management. *Aqua reports*, 2021:12: 108 pp.
- del Hoyo, J., Elliott, A., och Sargatal, J. 1992. *Handbook of the Birds of the World. Ostrich to Ducks*. Barcelona (Spain). Lynx Edicions.
- Diana, J. S. 2010. Should cormorants be controlled to enhance yellow perch in Les Cheneaux Islands? A comment on Fielder (2008). *Journal of Great Lakes Research*, 36: 190-194.
- Diana, J. S., Maruca, S., och Low, B. 2006. Do Increasing Cormorant Populations Threaten Sportfishes in the Great Lakes? A Case Study in Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research*, 32: 306-320.
- Dias, E., Morais, P., Leopold, M., Campos, J., och Antunes, C. 2012. Natural born indicators: Great cormorant *Phalacrocorax carbo* (Aves: Phalacrocoracidae) as monitors of river discharge influence on estuarine ichthyofauna. *Journal of Sea Research*, 73: 101-108.
- Dieperink, C. 1995. Depredation of commercial and recreational fisheries in a Danish fjord by cormorants, *Phalacrocorax carbo sinensis*, Shaw. *Fisheries Management and Ecology*, 2: 197-207.
- Dieperink, C., Bak, B. D., Pedersen, L.-F., Pedersen, M. I., och 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., och Pedersen, M. I. 2001. Estuarine predation on radiotagged wild and domesticated sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts. *Ecology of Freshwater Fish*, 10: 177-183.
- Dietterich, T. G. 2000. Ensemble Methods in Machine Learning. *In Multiple Classifier Systems*, pp. 1-15. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Dirksen, S., Boudewijn, T. J., Noordhuis, R., och Marteiijn, E. C. L. 1995a. Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in shallow eutrophic freshwater lakes – prey choice and fish consumption in the non-breeding period and effects of large-scale fish removal. *Ardea*, 83: 167-184.
- Dirksen, S., Boudewijn, T. J., Slager, L. K., Mes, R. G., van Schaick, M. J. M., och de Voogt, P. 1995b. Reduced breeding success of Cormorants (*Phalacrocorax carbo sinensis*) in relation to persistent organochlorine pollution of aquatic habitats in The Netherlands. *Environmental Pollution*, 88: 119-132.
- Donadi, S., Austin, A. N., Bergstrom, U., Eriksson, B. K., Hansen, J. P., Jacobson, P., Sundblad, G., m.fl. 2017. A cross-scale trophic cascade from large predatory fish to algae in coastal ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 284.
- Dorr, B., Hanisch-Kirkbride, S., Butchko, P., och Fielder, D. 2012. Management of Double-Crested Cormorants to Improve Sport Fisheries in Michigan: Three Case Studies. *Human-Wildlife Interactions*, 6: 155-168.
- Dorr, B. S., Aderman, T., Butchko, P. H., och Barras, S. C. 2010. Management effects on breeding and foraging numbers and movements of double-crested cormorants in the Les Cheneaux Islands, Lake Huron, Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 36: 224-231.

- Dorr, B. S., Fielder, D. G., Jackson, J. R., Farquhar, J. F., Schultz, D. W., och Claramunt, R. M. 2022. Ontario's Double-crested Cormorant hunting season may be ineffective but that doesn't mean there are no conflict issues. *Avian Conservation and Ecology*, 17.
- Dorup, T. 2023. The use of regurgitated pellets from the great cormorant to detect the presence of the round goby. Degree project for Bachelor of Science with a major in Biology. University of Gothenburg. Department of Biological and Environmental Sciences. 28 pp.
- Eisenhower, M. D., och Parrish, D. L. 2009. Double-crested Cormorant and Fish Interactions in a Shallow Basin of Lake Champlain. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 32: 388-399.
- Eklöf, J. S., Sundblad, G., Erlandsson, M., Donadi, S., Hansen, J. P., Eriksson, B. K., och Bergström, U. 2020. A spatial regime shift from predator to prey dominance in a large coastal ecosystem. *Communications Biology*, 3: 459.
- Ellis, J. C., Farina, J. M., och Witman, J. D. 2006. Nutrient transfer from sea to land: the case of gulls and cormorants in the Gulf of Maine. *Journal of Animal Ecology*, 75: 565-574.
- Emmrich, M., och Düttmann, H. 2011. Seasonal Shifts in Diet Composition of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* foraging at a Shallow Eutrophic Inland Lake. *Ardea*, 99: 207-216, 210.
- Engström, H. 1998a. Conflicts between cormorants (*Phalacrocorax carbo* L.) and fishery in Sweden. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 74: 148-155.
- Engström, H. 1998b. Conflicts between cormorants (*Phalacrocorax carbo* L.) and fishery in Sweden. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 64: 148-155.
- Engström, H. 1998c. Mellanskarvens ekologi och effekter på fisk och fiske. Fiskeriverket Rapport, 1:1998: 5-29.
- Engström, H. 2001a. Effects of great cormorant predation on fish populations and fishery. PhD thesis, Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala. ISBN 91-554-5164-0.: 39 pp.
- Engström, H. 2001b. Long term effects of cormorant predation on fish communities and fishery in a freshwater lake. *Ecography*, 24: 127-138.
- Engström, H. 2001c. The occurrence of the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo* in Sweden, with special emphasis on the recent population growth. *Ornis Svecica*, 11: 155-170.
- Engström, H., och Jonsson, L. 2003. Great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* diet in relation to fish community structure in a freshwater lake. *Vogelwelt*, 124 (Suppl.): 187-196.
- Engström, H., och Wirdheim, A. 2014. Status of the breeding population of Great Cormorants in Sweden in 2012. In: Bregnballe, T., Lynch, J., Parz-Gollner, R., Marion, L., Volponi, S., Paquet, J.-Y., Carss, D.N. & van Eerden, M.R. (eds.): Breeding numbers of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* in the Western Palearctic, 2012-2013. IUCN-Wetlands International Cormorant Research Group Report. Scientific Report from DCE – Danish Centre for Environment and Energy, 99: 207-213.
- Eschbaum, R., Veber, T., Vetemaa, M., och Saat, T. 2003. Do cormorants and fishermen compete for fish resources in the Väinameri (eastern Baltic) area? In *Interactions between fish and birds: implications for management*. Edited by I.G. Cowx. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. 72-83.
- Farinós-Celdrán, P., Robledano-Aymerich, F., och Palazón-Ferrando, J. A. 2019. Stable isotope analysis reveals the feeding distribution of wintering Great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* along a marine-continental Mediterranean gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 216: 157-164.

- Feltham, M. J., och Davies, J. M. 1997. Daily food intake of cormorants: A summary. *Supplemento alle ricerche di biologia della selvaggina*, XXVI: 259-268.
- Fielder, D. G. 2008. Examination of Factors Contributing to the Decline of the Yellow Perch Population and Fishery in Les Cheneaux Islands, Lake Huron, with Emphasis on the Role of Double-crested Cormorants. *Journal of Great Lakes Research*, 34: 506-523.
- Fielder, D. G. 2010. Response of yellow perch in Les Cheneaux Islands, Lake Huron to declining numbers of double-crested cormorants stemming from control activities. *Journal of Great Lakes Research*, 36: 207-214.
- Figuerola, J., och Green, A. J. 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology*, 47: 483-494.
- Fijn, R. C., de Jong, J. W., Adema, J., van Horssen, P. W., Poot, M. J. M., van Rijn, S., van Eerden, M. R., m.fl. 2022. GPS-Tracking of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* Reveals Sex-Specific Differences in Foraging Behaviour. *Ardea*, 109: 491-505, 415.
- Fiskeriverket 2006. Kartläggning av för skarvskador speciellt utsatta fisken och skarvens effekter på ekosystemet. 9 pp.
- Fiskeriverket 2007. Åtgärder för att möjliggöra noggrannare uppskattningar av fiskets bifångster samt deras effekter på hotade arter och bestånd, Regeringsuppdrag. Regeringsuppdrag. Fiskeriverket, Göteborg.
- Flávio, H., Aarestrup, K., Jepsen, N., och 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.
- Fleet, F. 2021. Diet composition of great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) in the 8-fjord area and Gullmarsfjord. Prey choice and potential impact on fish stocks. Master of Science Thesis. Department of Marine Sciences. University of Gothenburg. 40 pp.
- Florin, A. B., Bergström, U., Ustups, D., Lundström, K., och Jonsson, P. R. 2013. Effects of a large northern European no-take zone on flatfish populations. *Journal of Fish Biology*, 83: 939-962.
- Fonteneau, F., och Marion, L. 2005. Distribution patterns of the Great Cormorant subspecies in France, a sympatric wintering area.
- Fonteneau, F., Paillisson, J.-M., och Marion, L. 2009. Relationships between bird morphology and prey selection in two sympatric Great Cormorant *Phalacrocorax carbo* subspecies during winter. *Ibis*, 151: 286-298.
- Fransson, T., och Pettersson, J. 2001. Storskarv *Phalacrocorax carbo*. In: Svensk ringmärkningsatlas. Volym 1: Lommar-rovfåglar. Naturhistoriska riksmuséet. Stockholm. 52-55.
- Frederiksen, M., och Bregnballe, T. 2000. Evidence for density-dependent survival in adult cormorants from a combined analysis of recoveries and resightings. *Journal of Animal Ecology*, 69: 737-752.
- Frederiksen, M., Bregnballe, T., van Eerden, M. R., van Rijn, S., och Lebreton, J.-D. 2002. Site fidelity of wintering cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in Europe. *Wildlife Biology*, 8: 241-250.
- Frederiksen, M., Komer-Nievergelt, F., Marion, L., och Bregnballe, T. 2018. Where do wintering cormorants come from? Long-term changes in the geographical origin of a migratory bird on a continental scale. *Journal of Applied Ecology*, 55: 2019-2032.
- Frederiksen, M., Mavor, R. A., och Wanless, S. 2007. Seabirds as environmental indicators: the advantages of combining data sets. *Marine Ecology Progress Series*, 352: 205-212.

- Gagliardi, A., Martinoli, A., Preatoni, D., Wauters, L. A., och Tosi, G. 2007. From mass of body elements to fish biomass: a direct method to quantify food intake of fish eating birds. *Hydrobiologia*, 583: 213-222.
- Gagliardi, A., Preatoni, D., Volponi, S., Martinoli, A., och Fasola, M. 2022. When Gate Crashers Show Up: Does Expansion of Great Cormorant *Phalacrocorax carbo* in North-Western Italy Affect Breeding Site Selection in Grey Heron *Ardea cinerea*? *Ardea*, 109: 583-591, 589.
- Gagliardi, A., Preatoni, D. G., Wauters, L. A., och Martinoli, A. 2015. Selective predators or choosy fishermen? Relation between fish harvest, prey availability and great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) diet. *Italian Journal of Zoology*, 82: 544-555.
- Gagnon, K., Sjoroos, J., Yli-Rosti, J., Stark, M., Rothausler, E., och Jormalainen, V. 2016. Nutrient enrichment overwhelms top-down control in algal communities around cormorant colonies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 476: 31-40.
- Gagnon, K., Virtanen, E. A., Rusanen, P., Nurmi, M., Viitasalo, M., och Jormalainen, V. 2020. Cormorants have negligible seascape-scale impacts on benthic vegetation communities. *Marine Ecology Progress Series*, 654: 195-207.
- Gagnon, K., Yli-Rosti, J., och Jormalainen, V. 2015. Cormorant-induced shifts in littoral communities. *Marine Ecology Progress Series*, 541: 15-30.
- Garcia, F., Paz-Vinas, I., Gaujard, A., Olden, J. D., och Cucherousset, J. 2023. Multiple lines and levels of evidence for avian zoochory promoting fish colonization of artificial lakes. *Biology Letters*, 19: 20220533.
- García-Varela, M., Sereno-Uribe, A. L., Pinacho-Pinacho, C. D., Domínguez-Domínguez, O., och Pérez-Ponce de León, G. 2016. Molecular and morphological characterization of *Austrodiplostomum ostrowskiae* Dronen, 2009 (Digenea: Diplostomatidae), a parasite of cormorants in the Americas. *J Helminthol*, 90: 174-185.
- Gardarsson, A., och Jónsson, J. E. 2019. Numbers and distribution of the Great Cormorant in Iceland: Limitation at the regional and metapopulation level. *Ecology and Evolution*, 9: 3984-4000.
- Gavell, C. 2018. Impact of great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) on post-smolt survival of hatchery reared salmon (*Salmo salar*) and sea trout (*Salmo trutta*). Master's thesis, 30 credits. Swedish University of Agricultural Sciences, SLU. Department of Wildlife, Fish and Environmental Studies. Examensarbete/Master's thesis, 2018:18: 1-45.
- Giammarino, M., Quatto, P., och Renna, M. 2021. Impacts of Great Cormorant and Cattle Egret Nesting on Other Waterbirds in a Shared Breeding Site in Piedmont (NW Italy). *Acta Ornithologica*, 56: 39-50, 12.
- Gill, F., Donsker, D., och Rasmussen, P. 2023. IOC World Bird List (v13.2).
- Gilljam, D., Cardinale, M., Lundström, K., och Kaljuste, O. 2022. Biologisk rådgivning för siklöja i Bottenviken 2022. Rapport till Havs- och vattenmyndigheten. Sveriges lantbruksuniversitet, SLU. (SLU.aqua.2022.5.5-275). 42 pp.
- Goc, M., Iliszko, L., och Chelkowska, N. 1997. Daily foraging rhythm at a Cormorant *Phalacrocorax carbo* colony during the breeding season. *Supplemento alle ricerche di biologia della selvaggina*, XXVI: 445-451.
- Goostrey, A., Carss, D. N., Noble, L. R., och Piertney, S. B. 1998. Population introgression and differentiation in the great cormorant *Phalacrocorax carbo* in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 329-338.

- Grant, M. L., Bond, A. L., och Lavers, J. L. 2022. The influence of seabirds on their breeding, roosting and nesting grounds: A systematic review and meta-analysis. *Journal of Animal Ecology*, 91: 1266-1289.
- Greenstreet, S. P. R., Becker, P. H., Barret, R. T., Fossum, P. och Leopold, M.F. 2000. Consumption of pre-recruit fish by seabirds and the possible use of this as an indicator of fish stock recruitment. I: ICES. Coop. Res. Rep. No. 232: 6-17.
- Grémillet, D. 1997a. Catch per unit effort, foraging efficiency, and parental investment in breeding great cormorants (*Phalacrocorax carbo carbo*). *Ices Journal of Marine Science*, 54: 635-644.
- Grémillet, D. 1997b. Stomach temperature probes in cormorants *Phalarocorax carbo*: A measurement of the daily food intake in free-living individuals. *Ekologia Polska*, 45: 233-236.
- Grémillet, D., Argentin, G., Schulte, B., och Culik, B. M. 1998a. Flexible foraging techniques in breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo* and Shags *Phalacrocorax aristotelis*: benthic or pelagic feeding? *Ibis*, 140: 113-119.
- Grémillet, D., Kuntz, G., Delbart, F., Mellet, M., Kato, A., Robin, J. P., Chaillon, P. E., m.fl. 2004. Linking the foraging performance of a marine predator to local prey abundance. *Functional Ecology*, 18: 793-801.
- Grémillet, D., Kuntz, G., Woakes, A. J., Gilbert, C., Robin, J. P., Le Maho, Y., och Butler, P. J. 2005. Year-round recordings of behavioural and physiological parameters reveal the survival strategy of a poorly insulated diving endotherm during the Arctic winter. *J Exp Biol*, 208: 4231-4241.
- Grémillet, D., Nazirides, T., Nikolaou, H., och Crivelli, A. J. 2012. Fish are not safe from great cormorants in turbid water. *Aquatic Biology*, 15: 187-194.
- Grémillet, D., Rickmer, D., Wanless, S., Mike, P. H., och Jana, R. 1996. Determining Food Intake by Great Cormorants and European Shags with Electronic Balances (Determinando las Características de Ingestión de *Phalacrocorax carbo* y *P. aristotelis* con Balanzas Electrónicas). *Journal of Field Ornithology*, 67: 637-648.
- Grémillet, D., Schmid, D., och Culik, B. 1995. Energy-requirements of breeding great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Marine Ecology Progress Series*, 121: 1-9.
- Grémillet, D., Storch, S., och Peters, G. 2000. Determining food requirements in marine top predators: a comparison of three independent techniques in Great Cormorants, *Phalacrocorax carbo carbo*. *Canadian Journal of Zoology-revue Canadienne De Zoologie - CAN J ZOOL*, 78: 1567-1579.
- Grémillet, D., Storch, S., och Peters, G. 2011. Determining food requirements in marine top predators: A comparison of three independent techniques in Great Cormorants, *Phalacrocorax carbo carbo*. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 1567-1579.
- Grémillet, D., Tuschy, I., och Kierspel, M. 1998b. Body temperature and insulation in diving Great Cormorants and European Shags. *Functional Ecology*, 12: 386-394.
- Grémillet, D., och Wilson, R. 1999. A life in the fast lane: energetics and foraging strategies of the Great Cormorant. *Behavioral Ecology*, 10: 516-524.
- Grémillet, D., Wilson, R., Wanless, S., och Peters, G. 1999a. A tropical bird in the Arctic (the Cormorant paradox). *Marine Ecology-progress Series*, 188: 305-309.
- Grémillet, D., Wilson, R. P., Storch, S., och Gary, Y. 1999b. Three-dimensional space utilization by a marine predator. *Marine Ecology Progress Series*, 183: 263-273.
- Grémillet, D., Wright, G., Lauder, A., Carss, D. N., och Wanless, S. 2003. Modelling the daily food requirements of wintering great cormorants: a bioenergetics tool for wildlife management. *J. Appl. Ecol.*, 40: 266-277.

- Guillaumet, A., Dorr, B., Wang, G., och Doyle, T. 2014. The Cumulative Effects of Management on the Population Dynamics of the Double-Crested Cormorants (*Phalacrocorax auritus*) in the Great Lakes. *Ibis*, 156: 141-152.
- Gustavsen, F. 2017. Great cormorant *Phalacrocorax carbo* diet related to the supply of marine shallow-living fish species in southeastern Norway; opportunistic or selective foraging? Master's Thesis Norges miljø- og biovitenskapelige universitet. 33 pp.
- Gwiazda, R., och Flis, A. 2022. Studies of Food Ecology of Great Cormorant *Phalacrocorax carbo* in Relation to Water Transparency Require System-Adjusted Data: An Example from Two Polish Reservoirs. *Ardea*, 109: 529-536, 528.
- Gårdmark, A., Östman, Ö., Nielsen, A., Lundström, K., Karlsson, O., Ponni, J., och Aho, T. 2012. Does predation by grey seals (*Halichoerus grypus*) affect Bothnian Sea herring stock estimates? *Ices Journal of Marine Science*, 69: 1448-1456.
- Haas, F., och Green, M. 2016. Projektplan för nationell övervakning av häckande kustfåglar. Naturvårdsverket, Biologiska institutionen, Lunds universitet. 18 pp.
- Haeseker, S. L., Scheer, G., och McCann, J. 2020. Avian Predation on Steelhead is Consistent with Compensatory Mortality. *The Journal of Wildlife Management*, 84: 1164-1178.
- Hald-Mortensen, P. 1994. Danske skarvers fødevalg i 1980'erne. – Rapport fra Skov- og Naturstyrelsen, Miljø- og Energiministeriet.: 126 pp.
- Hald-Mortensen, P. 1995. Danske skarvers fødevalg 1992-1994. Rapport fra Miljø- og Energiministeriet, Skov- og Naturstyrelsen. 386 pp.
- Hald-Mortensen, P. 1997. Does cormorant food tell more about fish than cormorants? *Supplemento alle ricerche di biologia della selvaggina*, XXVI: 173-180.
- Hald-Mortensen, P. 2005. Skarvernes fødevalg ved Hirsholmene i årene 2001-2003. 37 pp.
- Hansen, K. A., Maxwell, A., Siebert, U., Larsen, O. N., och Wahlberg, M. 2017. Great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) can detect auditory cues while diving. *The Science of Nature*, 104: 45.
- Hansen, O. 2021. Can cormorants be used as indicators of local fish abundances? A diet study of cormorants on Gotland. Degree project in biology, Master of science. Biology Education Centre. Uppsala. Uppsala University. 33 pp.
- Hansson, S., Bergström, U., Bonsdorff, E., Härkönen, T., Jepsen, N., Kautsky, L., Lundström, K., m.fl. 2017. Competition for the fish – fish extraction from the Baltic Sea by humans, aquatic mammals, and birds. *Ices Journal of Marine Science: fsx207-fsx207*.
- Hansson, S., Kautsky, L., Bergström, U., Bonsdorff, E., Jepsen, N., Lundström, K., Lunneryd, S.-G., m.fl. 2018. Response to comments by Heikinheimo m.fl. (in press) on Hansson m.fl. (2018): competition for the fish—fish extraction from the Baltic Sea by humans, aquatic mammals, and birds. *Ices Journal of Marine Science*, 75: 1837-1839.
- Hatch, J. J., Brown, K. M., Hogan, G. G., Morris, R. D., Orta, J., Garcia, E. F. J., Jutglar, F., m.fl. 2020. Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*), version 1.0. In *Birds of the World*. S. M. Billerman, Editor. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.grecor.01>.
- Hebert, C. E., Duffe, J., Weseloh, D. V. C., Senese, E. M. T., och Haffner, G. D. 2005. Unique Island Habitats May Be Threatened by Double-Crested Cormorants. *The Journal of Wildlife Management*, 69: 68-76.
- Heikinheimo, O., och Lehtonen, H. 2016. Overestimated effect of cormorant predation on fisheries catches: Comment to the article by Salmi, J.A. m.fl., 2015: Perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Sander lucioperca*) in the diet of the great cormorant

- (*Phalacrocorax carbo*) and effects on catches in the Archipelago Sea, Southwest coast of Finland. *Fisheries Research* 164, 26–34. *Fisheries Research*, 179: 354-357.
- Heikinheimo, O., Lehtonen, H., och Lehtikainen, A. 2018. Comment to Hansson, S. m.fl. (2017): “Competition for the fish – fish extraction from the Baltic Sea by humans, aquatic mammals, and birds”, with special reference to cormorants, perch, and pikeperch. *Ices Journal of Marine Science*, 75: 1832-1836.
- Heikinheimo, O., Marjomäki, T. J., Olin, M., och Rusanen, P. 2021. Cormorant predation mortality of perch (*Perca fluviatilis*) in coastal and archipelago areas, northern Baltic Sea. *Ices Journal of Marine Science*, 79: 337-349.
- Heikinheimo, O., Rusanen, P., och Korhonen, K. 2016. Estimating the mortality caused by great cormorant predation on fish stocks: pikeperch in the Archipelago Sea, northern Baltic Sea, as an example. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73: 84-93.
- Hénaux, V., Bregnballe, T., och Lebreton, J.-D. 2007. Dispersal and Recruitment during Population Growth in a Colonial Bird, the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Journal of Avian Biology*, 38: 44-57.
- Hennemann, W. W. 1982. Energetics and Spread-Winged Behavior in Anhingas and Double-Crested Cormorants: The Risks of Generalization. *Condor*, 84: 91-96.
- Herlevi, H., Wallin Kihlberg, I., Aarnio, K., Bonsdorff, E., Florin, A.-B., Ljung, A., Lundström, K., m.fl. 2023. Environmental abundances of the non-native round goby *Neogobius melanostomus* influence feeding of native fish predators. *Journal of Fish Biology*, 102: 1340-1357.
- Hilborn, R., och Walters, C. J. 1992. Quantitative Fisheries Stock Assessment. Choice, Dynamics and Uncertainty. Chapman och Hall, London. 570 pp.
- Hillersøy, G. 2011. Annual variation in the diet of the European shag (*Phalacrocorax aristotelis*) at Sklinna, central Norway, and a possible relationship between reproduction and abundance of year class 1-saithe in the diet. Master thesis. Norwegian University of Life Sciences. Department of Ecology and Natural Resource Management. 47 pp.
- Hillersøy, G., och Lorentsen, S.-H. 2012. Annual Variation in the Diet of Breeding European Shag (*Phalacrocorax aristotelis*) in Central Norway. *Waterbirds*, 35: 420-429, 410.
- Hirsch, P. E., N'Guyen, A., Muller, R., Adrian-Kalchhauser, I., och Burkhardt-Holm, P. 2018. Colonizing Islochs of water on dry loch—on the passive dispersal of fish eggs by birds. *Fish and Fisheries*, 19: 502-510.
- Hjernquist, M. 2008. Skarven äter tånglake och spigg. *Natur på Gotland*, 2008:2: 24.
- Hoffmann, E. 2000. Fisk og fiskebestande i Limfjorden 1984-1999. DFU-Rapport, 75-00: 64 pp.
- Hoffmann, E., Lockyer, C., Larsen, F., Jepsen, P. U., Bregnballe, T., Teilmann, J., Scheel-Bech, L. J., m.fl. 2002. Udvalget om miljøpåvirkninger og fiskeriressourcer. Delrapport vedr. toppraedatorer. DFU-Rapport, 113-02: 53 pp.
- Hostetter, N. J., Evans, A. F., Cramer, B. M., Collis, K., Lyons, D. E., och Roby, D. D. 2015. Quantifying Avian Predation on Fish Populations: Integrating Predator-Specific Deposition Probabilities in Tag Recovery Studies. *Transactions of the American Fisheries Society*, 144: 410-422.
- Hulthén, K., Chapman, B. B., Nilsson, P. A., Hansson, L.-A., Skov, C., Brodersen, J., Vinterstare, J., m.fl. 2017. A predation cost to bold fish in the wild. *Scientific Reports*, 7: 1239.
- Härkönen, T. 1988. Food-habitat relationship of harbour seals and black cormorants in Skagerrak and Kattegatt. *Journal of Zoology (London)*, 214: 673-681.

- Härkönen, T., och Heide-Jørgensen, M.-P. 1991. The harbour seal *Phoca vitulina* as a predator in the Skagerrak. *Ophelia*, 34: 191-207.
- ICES 2023. Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS). ICES Scientific Reports, 5:58: 606 pp.
- Jasiulionis, M., Balčiauskas, L., Balčiauskienė, L., och Taraškevičius, R. 2018. Accumulation of chemical elements in yellow-necked mice under a colony of great cormorants. *Chemosphere*, 213: 156-163.
- Jasiulionis, M., och Balčiauskas, L. 2021. Seasonal and daily activity patterns of mammals in the colony of great cormorants. *Mammalia*, 85: 439-447.
- Jensen, L. F., Paul, R., Kim, A., Wøhlk, B. J., Cino, P., Nøhr, T. S., Morten, H., m.fl. 2018. Evidence of cormorant-induced mortality, disparate migration strategies and repeatable circadian rhythm in the endangered North Sea houting (*Coregonus oxyrinchus*): A telemetry study mapping the postspawning migration. *Ecology of Freshwater Fish*, 27: 672-685.
- Jepsen, N., Aarestrup, K., Økland, F., och Rasmussen, G. 1998. Survival of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) smolts passing a reservoir during seaward migration. *In Advances in Invertebrates and Fish Telemetry*, pp. 347-353. Ed. by J.-P. Lagrède, M.-L. B. Anras, och G. Claireaux. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Jepsen, N., Flávio, H., och 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., Klenke, R., Sonnesen, P., och Bregnballe, T. 2010. The use of coded wire tags to estimate cormorant predation on fish stocks in an estuary. *Marine and Freshwater Research*, 61: 320-329.
- Jepsen, N., Ravn, H. D., och Pedersen, S. 2018. Change of foraging behavior of cormorants and the effect on river fish. *Hydrobiologia*, 820: 189-199.
- Jepsen, N., Skov, C., Pedersen, S., och Bregnballe, T. 2014. Betydningen af prædation på danske ferskvandsfiskebestande - en oversigt med fokus på skarv. *Forskningsrapport DTU Aqua*. 77 pp.
- Johansen, R., Barrett, R. T., och Pedersen, T. 2001. Foraging strategies of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo carbo* wintering north of the Arctic Circle. *Bird Study*, 48: 59-67.
- Johansen, R., Pedersen, T., och Barrett, R. T. 1999. Cormorants (*Phalacrocorax carbo carbo*) as predators in a cod (*Gadus morhua* L.) enhancement area in North Norway. *In B. Howell, E. Moksness och T. Svåsand (Editors), Stock Enhancement and Sea Ranching*. Fishing News Books, Oxford. 334-349.
- Johnsgard, P. A. 1993. *Cormorants, darters and pelicans of the world*. Washington (DC). Smithsonian Institution Press.
- Johnson, J., Ross, R., McCullough, R., och Mathers, A. 2010. Diet Shift of Double-Crested Cormorants in Eastern Lake Ontario Associated with the Expansion of the Invasive Round Goby. *Journal of Great Lakes Research*, 36: 242-247.
- Johnson, J. H., Ross, R. M., och McCullough, R. D. 2002. Little Galloo Island, Lake Ontario: A Review of Nine Years of Double-crested Cormorant Diet and Fish Consumption Information. *Journal of Great Lakes Research*, 28: 182-192.
- Johnson, J. H., Ross, R. M., McKenna, J. E., och Lewis, G. E. 2006. Estimating the Size of Fish Consumed by Double-crested Cormorants: Considerations for Better Understanding Cormorant-Fish Interactions. *Journal of Great Lakes Research*, 32: 91-101.

- Jones, D., Ovegård, M., Dahlgren, H., Danielsson, S., Greger, M., Landberg, T., Garbaras, A., m.fl. 2022. A multi-isotope approach to evaluate the potential of great cormorant eggs for contaminant monitoring. *Ecological Indicators*, 136: 108649.
- Jonsson, B. 1979. Skarvarna och yrkesfisket i södra Kalmarsund. *Calidris*, 8: 171-220.
- Jonsson, B. 1986. Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in Sweden. In: T. Larsson (ed.) *Cormorants in northern Europe. Proceedings from the meeting at Falsterbo, Sweden, September 26-27, 1985.* 13-18.
- Jordi Figuerola, Andy J. Green, och Thomas C. Michot 2005. Invertebrate Eggs Can Fly: Evidence of Waterfowl-Mediated Gene Flow in Aquatic Invertebrates. *The American Naturalist*, 165: 274-280.
- Kajtoch, Ł., Lešo, P., Matysek, M., Kata, M., Gacek, S., Zontek, C., Bisztyga, A., m.fl. 2017. Do flocks of great cormorants and goosanders avoid spatial overlap in foraging habitat during the non-breeding season? *Aquatic Ecology*, 51: 473-483.
- Keller, T. 1997. Estimating the daily energy expenditure of wintering cormorants (*Phalacrocorax carbo sinensis*) in Bavaria, Southern Germany - methods and handling. *Supplemento alle ricerche di biologia della selvaggina*, XXVI: 269-278.
- Keller, T. M., och Visser, G. H. 1999. Daily energy expenditure of great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* wintering at Lake Chiemsee, Southern Germany. *Ardea*, 87: 61-69.
- Kempton, J., Kowalski, P. A., och Adamkowska, N. 2017. Computational modelling of cormorant swarm. *Ecological Informatics*, 37: 59-65.
- Kennedy, M., och Spencer, H. G. 2014. Classification of the cormorants of the world. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 79: 249-257.
- Klimaszyk, P., Brzeg, A., Rzymiski, P., och Piotrowicz, R. 2015. Black spots for aquatic and terrestrial ecosystems: impact of a perennial cormorant colony on the environment. *Science of the Total Environment*, 517: 222-231.
- Koed, A., Baktoft, H., och 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.
- Koenigs, R. P., Dembkowski, D. J., Lovell, C. D., Isermann, D. A., och Nickel, A. D. 2021. Diets of double-crested cormorants in the Lake Winnebago System, Wisconsin. *Fisheries Management and Ecology*, 28: 183-193.
- Kolb, G. S., Ekholm, J., och Hambäck, P. A. 2010a. Effects of seabird nesting colonies on algae and aquatic invertebrates in coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, 417: 287-300.
- Kolb, G. S., Jerling, L., Essenberg, C., Palmborg, C., och Hambäck, P. A. 2012. The impact of nesting cormorants on plant and arthropod diversity. *Ecography*, 35: 726-740.
- Kolb, G. S., Jerling, L., och Hambäck, P. A. 2010b. The Impact of Cormorants on Plant-Arthropod Food Webs on Their Nesting Islands. *Ecosystems*, 13: 353-366.
- Kolb, G. S., Palmborg, C., och Hambäck, P. A. 2013. Ecological Stoichiometry and Density Responses of Plant-Arthropod Communities on Cormorant Nesting Islands. *PLoS ONE*, 8: e61772.
- Kortan, J., och Adámek, Z. 2011. Behavioural response of carp (*Cyprinus carpio*, L.) pond stock upon occurrence of hunting great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) flocks. *Aquaculture International*, 19: 121-129.
- Källander, H. 2006. Interspecific kleptoparasitism by four species of gull *Larus* spp. in South Sweden. *Ornis Svecica*, 16: 127-149.
- Källo, K., Baktoft, H., Jepsen, N., och Aarestrup, K. 2019. 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.

- Källo, K., Birnie-Gauvin, K., Jepsen, N., och Aarestrup, K. 2023. Great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) predation on adult anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Ecology of Freshwater Fish*, 32: 488-495.
- Lantry, B. F., Eckert, T. H., Schneider, C. P., och Chrisman, J. R. 2002. The Relationship Between the Abundance of Smallmouth Bass and Double-crested Cormorants in the Eastern Basin of Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, 28: 193-201.
- Lappalainen, A., Hyvönen, J., Söderkultalahti, P., och Heikkinen, J. 2020. Estimating annual CPUE indices for perch (*Perca fluviatilis*) from monthly logbook data of a gill-net fishery in the Bothnian Bay, Baltic Sea. *Boreal Environment Research*, 25: 91-103.
- Larsen, O. N., Wahlberg, M., och Christensen-Dalsgaard, J. 2020. Amphibious hearing in a diving bird, the great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*). *Journal of Experimental Biology*, 223.
- Larsson, A. 2017. A diet study of post-breeding Great cormorants (*Phalacrocorax carbo sinensis*) on Gotland. Master degree thesis. Swedish University of Agricultural Sciences.: 25 pp.
- Larsson, K., Hjernquist, M., Hjernquist, B., Hedgren, S., Hermansson, C., och Könönen, J. 2021. Antal häckande par av skarv på Gotland (Number of breeding pairs of cormorants on Gotland). Results distributed by K. Larsson. 1 p.
- Lawson, J. W., Magalhaes, A. M., och Miller, E. H. 1998. Important prey species of marine vertebrate predators in the northwest Atlantic: proximate composition and energy density. *Marine Ecology-Progress Series*, 164: 13-20.
- Lehikoinen, A. 2005. Prey-Switching and Diet of the Great Cormorant during the Breeding Season in the Gulf of Finland. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 28: 511-515.
- Lehikoinen, A., Heikinheimo, O., och Lappalainen, A. 2011. Temporal changes in the diet of great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) on the southern coast of Finland - comparison with available fish data. *Boreal Environment Research*, 16: 61-70.
- Lehikoinen, A., Heikinheimo, O., Lehtonen, H., och Rusanen, P. 2017. The role of cormorants, fishing effort and temperature on the catches per unit effort of fisheries in Finnish coastal areas. *Fisheries Research*, 190: 175-182.
- Lekuona, J. 2002a. Foraging ecology of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* during breeding in a recently colonized area (Ebro valley, Northern Spain). Original Title: Ecología trófica del Cormorán *Phalacrocorax carbo sinensis* durante la época reproductora en una zona de reciente colonización (valle del Ebro). *Ardeola*, 49.
- Lekuona, J. M. 2002b. Food intake, feeding behaviour and stock losses of cormorants, *Phalacrocorax carbo*, and grey herons, *Ardea cinerea*, at a fish farm in Arcachon Bay (Southwest France) during breeding and non-breeding season. *Folia Zoologica*, 51: 23-34.
- Lekuona, J. M., och Campos, F. 2000. Site fidelity of Cormorants *Phalacrocorax carbo* wintering in southern France and northern Spain. *Ringling & Migration*, 20: 181-185.
- Leopold, M. F., och Damme, C. J. G. 2003. Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* and polychaetes: Can worms sometimes be a major prey of a piscivorous seabird? *Marine Ornithology*, 31: 83-87.
- Leopold, M. F., van Damme, C. J. G., och van der Veer, H. W. 1998. Diet of cormorants and the impact of cormorant predation on juvenile flatfish in the Dutch Wadden Sea. *Journal of Sea Research*, 40: 93-107.
- Lilliendahl, K., och Solmundsson, J. 2006. Feeding ecology of sympatric European shags *Phalacrocorax aristotelis* and great cormorants *P. carbo* in Iceland. *Marine Biology*, 149: 979-990.

- Lindell, L. 1997. Food composition of cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in Sweden. Supplemento alle ricerche di biologia della selvaggina, XXVI: 163-171.
- Lindell, L., och Jansson, T. 1994. Abborre, mört och tånglake viktigast på skarvens matsedel. I: Skarvarna i Kalmarsund. Vår Fågelvärld, Suppl. 20: 35-39.
- Lindell, L., Mellin, M., Musil, P., Przybysz, J., och Zimmerman, H. 1995. Status and population development of breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* of the central European flyway. Ardea, 83: 81-92.
- Lindstrom, U., Smout, S., Howell, D., och Bogstad, B. 2009. Modelling multi-species interactions in the Barents Sea ecosystem with special emphasis on minke whales and their interactions with cod, herring and capelin. Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography, 56: 2068-2079.
- Liordos, V., och Goutner, V. 2007. Spatial Patterns of Winter Diet of the Great Cormorant in Coastal Wetlands of Greece. Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology, 30: 103-111.
- Liordos, V., Zogaris, S., och Papandropoulos, D. 2011. Great Cormorant *Phalacrocorax carbo* food and human perceptions at the Amvrakikos Gulf, western Greece. In: Van Eerden, M.R., van Rijn, S. och Keller, V. (eds.) 2011. Proceedings 7th International Conference on Cormorants, Villeneuve, Switzerland 23-26 November 2005, Wetlands International-IUCN Cormorant Research Group, Lelystad. 102-111.
- Ljunggren, E. 2017. Prey choice of great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) in a marine protected area - Potential impact on collapsed fish stocks and implications for future monitoring. Degree project in biology, Master of Science. Uppsala University and Swedish University of Agricultural Sciences.: 22 pp.
- Loive, J. 2013. Storskarvens artpreferenser och påverkan på Krankesjöns fiskfauna - kan partiell migration för mörtens minska risken att bli prederad? Examensarbete för kandidatexamen 15 hp. Lunds universitet, Miljövetenskap. 13 pp.
- Loive, J. 2015. Mellanskarven (*Phalacrocorax carbo sinensis*) i Krankesjön. Analys av långtidserier av skarvförekomster och fisksamhällets utveckling i kombination med bytesval. Examensarbete för masterexamen 30 hp. Lunds universitet, Miljövetenskap. 46 pp.
- Lorentsen, S.-H., Anker-Nilssen, T., Barrett, R. T., och Systad, G. H. 2022. Population Status, Breeding Biology and Diet of Norwegian Great Cormorants. Ardea, 109: 299-312, 214.
- Lorentsen, S.-H., Anker-Nilssen, T., och Erikstad, K. E. 2018. Seabirds as guides for fisheries management European shag *Phalacrocorax aristotelis* diet as indicator of saithe *Pollachius virens* recruitment. Marine Ecology Progress Series, 586: 193-201.
- Lorentsen, S.-H., Grémillet, D., och Nymoen, G. 2009. Annual Variation in Diet of Breeding Great Cormorants: Does it Reflect Varying Recruitment of Gadoids? Waterbirds, 27: 161-169.
- Lorentsen, S. H., Mattisson, J., och Christensen-Dalsgaard, S. 2019. Reproductive success in the European shag is linked to annual variation in diet and foraging trip metrics. Marine Ecology Progress Series, 619: 137-147.
- Ludwig, J. P., Cooke, S. J., och Hobson, K. A. 2023. On the lack of scientific evidence for the Ontario cormorant cull and other cormorant management actions: a response to Dorr m.fl. (2022). Avian Conservation and Ecology, 18.
- Lunneryd, S. G. 2006. Säl, skarv och fisk. I: Kustfiske och fiskevård. Lindgren, B. & Carlstrand, H. (redaktörer). Sportfiskarna. 95-98.
- Lunneryd, S. G., och Alexandersson, K. 2005. Födoanalyser av storskarv, *Phalacrocorax carbo* i Kattégatt-Skagerrak. . Finfo (Fiskeriverket informerar), 2005:11: 22 pp.

- Lunneryd, S. G., Königson, S., och Sjöberg, N. B. 2004. Bifångst av säl, tumlare och fåglar i det svenska yrkesfisket. (By-catch of seals, harbour porpoises and birds in Swedish commercial fisheries). Finfo (Fiskeriverket informerar), 8: 20 pp. In Swedish with English summary.
- Länsstyrelsen Gävleborg 2021. Inventering av skarv. Rapport 2021-11-03. 4 pp.
- Länsstyrelsen Norrbotten 2018. Patta Peken SE0820329. Bevarandeplan Natura 2000-område. 22 pp.
- Lövgren, J., Bartolino, V., Nord, M. B., Cardinale, M., Gilljam, D., Kaljuste, O., Lundström, K., m.fl. 2021. Vendace in the Bothnian bay - Benchmark report 2021. Swedish University of Agricultural Sciences (SLU ID: SLU.aqua.2022.5.4-368). 244 pp.
- Madsen, F. J. och Spärck, R. 1950. On the feeding habits of the southern cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis* Shaw). Dan. Rev. Game Biol., 1: 45-73.
- Marion, L. 1995. Where two subspecies meet: origin, habitat choice and niche segregation of Cormorant *Phalacrocorax c. carbo* and *P. c. sinensis* in the common wintering area (France), in relation to breeding isolation in Europe. Ardea, 83: 103-114.
- Marion, L., och Le Gentil, J. 2006. Ecological Segregation and Population Structuring of the Cormorant *Phalacrocorax carbo* in Europe, in Relation to the Recent Introgression of Continental and Marine Subspecies. Evolutionary Ecology, 20: 193-216.
- Martin, G. R., White, C. R., och Butler, P. J. 2008. Vision and the foraging technique of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo*: pursuit or close-quarter foraging? Ibis, 150: 485-494.
- Martyniak, A., Wziatek, B., Szymanska, U., Hliwa, P., och Terlecki, J. 2003. Diet composition of great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at Katy Rybackie, NE Poland, as assessed by pellets and regurgitated prey. Vogelwelt, 124: 217-225.
- Mattiucci, S., Sbaraglia, G. L., Palomba, M., Filippi, S., Paoletti, M., Cipriani, P., och Nascetti, G. 2020. Genetic identification and insights into the ecology of *Contraecum rudolphii* A and *C. rudolphii* B (Nematoda: Anisakidae) from cormorants and fish of aquatic ecosystems of Central Italy. Parasitology Research, 119: 1243-1257.
- Matulevičiūtė, D., Motiejunaite, J., Uogintas, D., Taraškevičius, R., Dagys, M., och Rašomavičius, V. 2018. Decline of a protected coastal pine forest under impact of a colony of great cormorants and the rate of vegetation change under ornithogenic influence. Silva Fennica, 52: 1-19.
- Maunder, M. N., Hamel, O. S., Lee, H.-H., Piner, K. R., Cope, J. M., Punt, A. E., Ianelli, J. N., m.fl. 2023. A review of estimation methods for natural mortality and their performance in the context of fishery stock assessment. Fisheries Research, 257: 106489.
- McGregor, A. M., Davis, C. L., Walters, C. J., och Foote, L. 2015. Fisheries restoration potential for a large lake ecosystem using ecosystem models to examine dynamic relationships between walleye, cormorant, and perch. Ecology and Society, 20.
- Menge, B. A., Berlow, E. L., Blanchette, C. A., Navarrete, S. A., och Yamada, S. B. 1994. The Keystone Species Concept: Variation in Interaction Strength in a Rocky Intertidal Habitat. Ecological Monographs, 64: 250-286.
- Methot, R. D., och Wetzel, C. R. 2013. Stock synthesis: A biological and statistical framework for fish stock assessment and fishery management. Fisheries Research, 142: 86-99.
- Methot, R. D., Wetzel, C. R., Taylor, I. G., och Doering, K. 2020. Stock Synthesis User Manual : Version 3.30.15. NOAA processed report NMFS NWFSC, 2020-05: 226 pp.

- Moerbeek, D. J., van Dobben, W. H., Osieck, E. R., Boere, G. C., och Bungenberg de Jong, C. M. 1987. Cormorant damage prevention at a fish farm in the Netherlands. *Biological Conservation*, 39: 23-38.
- Moland, E., Synnes, A.-E., Naustvoll, L.-J., Freitas, C., Brandt, Norderhaug, K., Magnus, Thormar, J., Biuw, M., m.fl. 2021. Krafttak for kysttorsken. Kunnskap for stedstilpasset gjenoppbygging av bestander, naturtyper og økosystem i Færder- og Ytre Hvaler nasjonalparker. Rapport fra havforskningen, 2021-2: 50 pp.
- Monk, C. T., Bekkevold, D., Klefoth, T., Pagel, T., Palmer, M., och Arlinghaus, R. 2021. The battle between harvest and natural selection creates small and shy fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118: e2009451118.
- Montevicchi, W. A. 1993. Birds as indicators of change in prey stocks. *In*: Furness RW, Greenwood JJD (eds) *Birds as monitors of environmental change*. Chapman & Hall, London. 217-266.
- Morandini, V., Dugger, K. M., Ainley, D., och Ferrer, M. 2020. Rockhopper Penguin–Imperial Cormorant mixed colonies in the Falkland Islands: a stroke of luck for late breeders. *Ecosphere*, 11: e03272.
- Morkūnė, R., Petkuvienė, J., Bružas, M., Morkūnas, J., och Bartoli, M. 2020. Monthly Abundance Patterns and the Potential Role of Waterbirds as Phosphorus Sources to a Hypertrophic Baltic Lagoon. *Water*, 12: 1392.
- Morozińska-Gogol, J. 2015. Changes in the parasite communities as one of the potential causes of decline in abundance of the three-spined sticklebacks in the Puck Bay. *Oceanologia*, 57: 280-287.
- Motiejunaite, J., Irsenaite, R., Adamonyte, G., Dagys, M., Taraskevicius, R., Matuleviciute, D., och Koreivienė, J. 2014. Pine forest lichens under eutrophication generated by a great cormorant colony. *The Lichenologist*, 46: 213-228.
- Murray, J., och Burt, J. R. 1969. The composition of fish. *Torry Advisory Note*, 38.
- Mustamäki, N., Bergström, U., Adjers, K., Sevastik, A., och Mattila, J. 2014. Pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) in Decline: High Mortality of Three Populations in the Northern Baltic Sea. *Ambio*, 43: 325-336.
- Myers, R. A., och Cadigan, N. G. 1993. Density-Dependent Juvenile Mortality in Marine Demersal Fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50: 1576-1590.
- Mårtensson, P. E., Gotaas, A. R. L., Nordoy, E. S., och Blix, A. S. 1996. Seasonal changes in energy density of prey of northeast Atlantic seals and whales. *Marine Mammal Science*, 12: 635-640.
- Naturvårdsverket 2002. Förvaltningsplan för mellanskarv och storskarv. Naturvårdsverket Rapport, 5261: 50 pp.
- Nelson, J. B. 2005. Pelicans, cormorants and their relatives. *The Pelecaniformes*. Oxford University Press. 661 pp.
- Newson, S., Hughes, B., Russell, I., Ekins, G., och Sellers, R. 2004. Sub-specific differentiation and distribution of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* in Europe. *Ardea*, 92.
- Nielsen, E., Neuenfeldt, S., och Vinther, M. 1999. Betydningen af skarvens prædation på torsk vurderet ved hjælp af flerartsmodell (MSVPA). DFU-Rapport, 68: 17 pp.
- Nielsen, E., Støttrup, J., Bregnballe, T., och Nicolajsen, H. 2008. Undersøgelse af sammenhængen mellem udviklingen af skarvkolonien ved Toftesø og forekomsten af fladfiskeyngel i Ålborg Bugt. DTU Aqua-rapport, 179-08: 84 pp.
- Nilsson, J., Gunnarsson, B., Flodin, P., och Hedenbo, P. 2022. Hjälmarens fågelskär 2021 - Miljöövervakning av kolonihäckande sjöfågel. Länsstyrelsen Örebro län, rapport nr 2022:24. Länsstyrelsen Södermanlands län, rapport nr 2022:23. 34 pp.

- Nilsson, L. 1980. Flyttning och övervintring hos svenska storskarvar *Phalacrocorax carbo*. Fauna & Flora, 75: 209-216.
- Nilsson, L., och Haas, F. 2016. Distribution and numbers of wintering waterbirds in Sweden in 2015 and changes during the last fifty years.
- Nilsson, S. 1858. Skandinavisk Fauna. Foglarna.
- Oesterwind, D., Bock, C., Förster, A., Gabel, M., Henseler, C., Kotterba, P., Menge, M., m.fl. 2017. Predator and prey: the role of the round goby *Neogobius melanostomus* in the western Baltic. Marine Biology Research, 13: 188-197.
- Olin, A. B., Olsson, J., Eklöf, J. S., Eriksson, B. K., Kaljuste, O., Briekmane, L., och Bergström, U. 2022. Increases of opportunistic species in response to ecosystem change: the case of the Baltic Sea three-spined stickleback. Ices Journal of Marine Science, 79: 1419-1434.
- Otterå, H., Kristiansen, T. S., och Svåsand, T. 1998. Evaluation of anchor tags used in sea-ranching experiments with atlantic cod (*Gadus morhua* L.). Fisheries Research, 35: 237-246.
- Ovegård, M., Öhman, K., och Lunneryd, S. G. 2016. Skarv, människa och fisk i Blekinge skärgård. En studie av fiskdödighet, Sveriges lantbruksuniversitet, Lysekil. 30 pp.
- Ovegård, M. K., Jepsen, N., Bergenius Nord, M., och Petersson, E. 2021. Cormorant predation effects on fish populations: A global meta-analysis. Fish and Fisheries, 22: 605-622.
- Ovegård, M. K., Öhman, K., Mikkelsen, J. S., och Jepsen, N. 2017. Cormorant predation overlaps with fish communities and commercial-fishery interest in a Swedish lake. Marine and Freshwater Research, 68: 1677-1685.
- Paillisson, J.-M., Carpentier, A., Le Gentil, J., och Marion, L. c. 2004. Space utilization by a cormorant (*Phalacrocorax carbo* L.) colony in a multi-wetland complex in relation to feeding strategies. Comptes Rendus Biologies, 327: 493-500.
- Parliament, E., Union, D.-G. f. I. P. o. t., och Cowx, I. 2014. Between fisheries and bird conservation : the cormorant conflict, Publications Office.
- Parsons, M., Mitchell, I., Butler, A., Ratcliffe, N., Frederiksen, M., Foster, S., och Reid, J. B. 2008. Seabirds as indicators of the marine environment. Ices Journal of Marine Science, 65: 1520-1526.
- Payton, Q., Evans, A. F., Hostetter, N. J., Roby, D. D., Cramer, B., och Collis, K. 2020. Measuring the additive effects of predation on prey survival across spatial scales. Ecological Applications, 30: e02193.
- Persson, L., Amundsen, P. A., De Roos, A. M., Klemetsen, A., Knudsen, R., och Primicerio, R. 2007. Culling prey promotes predator recovery--alternative states in a whole-lake experiment. Science, 316: 1743-1746.
- Pettersson, T., och Landgren, T. 2016.Handledning för övervakning av fåglar på fågelskär i stora sjöar. Länsstyrelserna i Stockholms, Södermanlands, Uppsala, Västmanlands, Västra Götalands, Örebro och Östergötlands län. 46 pp.
- Piatt, J. F., Harding, A. M. A., Shultz, M., Speckman, S. G., Van Pelt, T. I., Drew, G. S., och Kettle, A. B. 2007. Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited. Marine Ecology Progress Series, 352: 221-234.
- Plagányi, É. E. 2007. Models for an ecosystem approach to fisheries. FAO Fisheries Technical Paper., 477: 108 pp.
- Platteuw, M., och van Eerden, M. R. 1995. Time and energy constraints of fishing behaviour in breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at lake IJsselmeer, The Netherlands. Ardea, 83: 223-234.
- Punt, A. E., och Butterworth, D. S. 1995. The effects of future consumption by the Cape fur seal on catches and catch rates of the cape hakes. 4. Modelling the biological

- interaction between Cape fur seals *Arctocephalus pusillus pusillus* and the cape hakes *Merluccius capensis* and *M. paradoxus*. South African Journal of Marine Science-Suid-Afrikaanse Tydskrif Vir Seewetenskap, 16: 255-285.
- Pūtys, Ž., och Zarankaitė, J. 2010. Diet of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) at the Juodkrantė Colony, Lithuania. Acta Zoologica Lituanica, 20: 179-189.
- Rakauskas, V., Pūtys, Ž., Dainys, J., Lesutiene, J., Lozys, L., och Arbačiauskas, K. 2013. Increasing Population of the Invader Round Goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae), and its Trophic Role in the Curonian Lagoon, Se Baltic Sea. Acta Ichthyologica Et Piscatoria, 43: 95–108.
- Rautiainen, V. L. 2013. Storskarvens (*Phalacrocorax carbo* spp.) predation på Krankesjöns partiellt migrerande fiskpopulation. Examensarbete för kandidatexamen 15 hp. Lunds universitet, Miljövetenskap. 14 pp.
- Rees, J. 2022. Övervakning av fåglar på Vänerns fågelskär - Sammanfattning av inventeringsresultatet 2022. Vänerns vattenvårdsförbund, Länsstyrelsen i Värmlands län, och Länsstyrelsen i Västra Götalands län.: 17 pp.
- Ribak, G., Strod, T., Weihs, D., och Arad, Z. 2007. Optimal descent angles for shallow-diving cormorants. Canadian Journal of Zoology, 85: 561-573.
- Ribak, G., Weihs, D., och Arad, Z. 2004. How do cormorants counter buoyancy during submerged swimming? Journal of Experimental Biology, 207: 2101-2114.
- Ribak, G., Weihs, D., och Arad, Z. 2005. Water retention in the plumage of diving great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. Journal of Avian Biology, 36: 89-95.
- Ridgway, M. S. 2010. A review of estimates of daily energy expenditure and food intake in cormorants (*Phalacrocorax* spp.). Journal of Great Lakes Research, 36: 93-99.
- Ropert-Coudert, Y., Grémillet, D., och Kato, A. 2005. Diving angle of great cormorants. Polar Bioscience, 18: 54-59.
- Ropert-Coudert, Y., Grémillet, D., och Kato, A. 2006. Swim speeds of free-ranging Great Cormorants. Marine Biology, 149: 415-422.
- Ross, R. M., och Johnson, J. H. 1999. Fish losses to double-crested cormorant predation in Eastern Lake Ontario, 1992-97. 61-70 pp.
- Rudstam, L. G. 1988. Exploring the dynamics of herring consumption in the Baltic: Applications of an herring energetic model of fish growth. Kieler Meeresforsch., 6: 312-322.
- Rudstam, L. G., Anthony, J. V., Adams, C. M., Jeremy, T. H. C., Forney, J. L., och Richmond, M. E. 2004. Cormorant Predation and the Population Dynamics of Walleye and Yellow Perch in Oneida Lake. Ecological Applications, 14: 149-163.
- Rusconi, A., Prati, P., Bragoni, R., Castelli, M., Postiglione, U., Rigamonti, S., Sassera, D., m.fl. 2022. Occurrence of *Eustrongylides exciscus* (Nematoda: Dioctophymatidae) in European perch (*Perca fluviatilis*) and great cormorant (*Phalacrocorax carbo*) in Lake Annone, northern Italy. J Parasitol, 108: 209-216.
- Russell, I. C., och Carss, D. N. 2022. Appraisal of the effectiveness of non-lethal and lethal control of fish-eating birds in preventing serious damage to natural and stocked fisheries. NRW Evidence Report Series, 594: 54 pp.
- Russell, I. C., Kinsmann, D. A., Ives, M. J., Finney, J., och Murrell, M. 2003. The use of coded-wire microtags to assess prey selectivity and foraging behaviour in great cormorants *Phalacrocorax carbo*. Vogelwelt, 124: 245-253.
- Salmi, J., A. 2011. Merimetson (*Phalacrocorax carbo* (L.)) ravinto Suomen rannikkovesissä. Master's thesis. University of Jyväskylä. Master of Science Thesis: 30 credits. University of Jyväskylä, Faculty of Mathematics and Science, Department of Biological and Environmental Science, Aquatic Sciences. In Finnish with English summary. 34 pp.

- Salmi, J. A., och Auvinen, H. 2016. Comments on the criticism in 'Overestimated effect of cormorant predation on fisheries catches' presented by Heikinheimo and Lehtonen, 2015. *Fisheries Research*, 179: 358-360.
- Salmi, J. A., Auvinen, H., Raitaniemi, J., Kurkilahti, M., Lilja, J., och Maikola, R. 2015. Perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Sander lucioperca*) in the diet of the great cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and effects on catches in the Archipelago Sea, Southwest coast of Finland. *Fisheries Research*, 164: 26-34.
- Salmi, J. A., Auvinen, H., Raitaniemi, J., Lilja, J., och Maikola, R. 2013. Merimetson ravinto- ja kalakantavaikutukset Saaristo- ja Selkämerellä. RKTL:n työraportteja. 19/2013. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki. In Finnish 36 pp.
- Saulamo, K., Andersson, J., och Thoresson, G. 2001. Skarv och fisk vid svenska Östersjökusten. *Finno*, 2001:7: 22 pp.
- Scharenberg, W. 1991. Cormorants (*Phalacrocorax carbo sinensis*) as bioindicators for polychlorinated biphenyls. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 21: 536-540.
- Schjorring, S., Gregersen, J., och Bregnballe, T. 2000. Sex Difference in Criteria Determining Fidelity towards Breeding Sites in the Great Cormorant. *Journal of Animal Ecology*, 69: 214-223.
- Schjorring, S. 2001. Ecologically determined natal philopatry within a colony of great cormorants. *Behavioral Ecology*, 12: 287-294.
- Schultz, D., Carlson, A., Mortensen, S., och Pereira, D. 2013. Modeling Population Dynamics and Fish Consumption of a Managed Double-Crested Cormorant Colony in Minnesota. *North American Journal of Fisheries Management*, 33.
- Schultz, D. W., Dorr, B. S., Fielder, D. G., Jackson, J. R., och DeBruyne, R. L. 2022. Indicators of fish population responses to avian predation with focus on double-crested cormorants. *Journal of Great Lakes Research*, 48: 1659-1668.
- Scott, D., och Duncan, K. W. 1967. The function of freshwater crayfish gastroliths and their occurrence in perch, trout, and shag stomachs. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 1: 99-104.
- Sellers, R. M. 2007. Wing-spreading behaviour of the cormorant *Phalacrocorax carbo*.
- Shieldcastle, M. C., och Martin, L. 1997. Colonial Waterbird Nesting on West Sister Island National Wildlife Refuge and the Arrival of Double-Crested Cormorants. *Symposium on Double-Crested Cormorants: Population Status and Management Issues in the Midwest* 115-119.
- Silva, G. G., Weber, V., Green, A. J., Hoffmann, P., Silva, V. S., Volcan, M. V., Lanés, L. E. K., m.fl. 2019. Killifish eggs can disperse via gut passage through waterfowl. *Ecology*, 100: e02774.
- Simmonds, R. L., Zale, A. V., och Leslie, D. M. 2000. Modeled Effects of Double-Crested Cormorant Predation on Simulated Reservoir Sport and Forage Fish Populations in Oklahoma. *North American Journal of Fisheries Management*, 20: 180-191.
- Skarprud, M. 2003. Sommerfoden til storskarven *Phalacrocorax carbo* i Øra naturreservat, Fredrikstad. Cand. Scient. hovedoppgave, Norges Landbrukshøgskole, Ås. 43 pp.
- Skov, C., Chapman, B. B., Baktoft, H., Brodersen, J., Brönmark, C., Hansson, L. A., Hulthén, K., m.fl. 2013. Migration confers survival benefits against avian predators for partially migratory freshwater fish. *Biology Letters*, 9: 20121178.
- Skov, C., Jepsen, N., Baktoft, H., Jansen, T., Pedersen, S., och Koed, A. 2014. Cormorant predation on PIT-tagged lake fish. *Journal of Limnology*, 73: 177-186.
- Skoven, R. 2006. Skarven (*Phalacrocorax carbo sinensis* L.) og den spættede sæls (*Phoca vitulina* L.) indvirkning på fiskebestanden i Limfjorden: Ecopath modellering som

- redskab i økosystem beskrivelse. Danmarks Fiskeriundersøgelser DFU-rapport, 163-06: 63 pp.
- Skärgårdsstiftelsen 2023. Levande skärgårdsnatur 2023. 8 pp.
- Soerensen, A. L., och Faxneld, S. 2020. The use of common tern, Eurasian oystercatcher, and great cormorant as indicator species for contaminant monitoring. Swedish Museum of Natural History Report, 5:2020: 23 pp.
- Somers, C. M., Marie, N. L., och Quinn, J. S. 2007. Interactions between Double-Crested Cormorants and Herring Gulls at a Shared Breeding Site. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 30: 241-250.
- Sonnesen, P. M. 2007. Skarvens prædation omkring Ringkøbing Fjord – en undersøgelse af sammenhænge mellem fødevalg og fiskebestandenes sammensætning. Specialerapport. Århus Universitet, Biologisk Institut, Afdeling for Zoofysiologi. 83 pp.
- Springer, A., Piatt, J., och van Vliet, G. 1996. Sea birds as proxies of marine habitats and food webs in the western Aleutian Arc. *Fisheries Oceanography*, 5: 45-55.
- Staaav, R. 2007. Storskarven i Sverige - Resultat från inventeringen 2006. Fågelåret, 2006: 42-47.
- Stocking, J., Bishop, M., och Arab, A. 2017. Spatio-temporal distributions of piscivorous birds in a subarctic sound during the nonbreeding season. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 147.
- Stokke, B. G., Dale, S., Jacobsen, K.-O., Lislevand, T., Solvang, R., och Strøm, H. 2021. Fugler: Vurdering av storskarv *Phalacrocorax carbo* for Norge. Rødlista for arter 2021. Artsdatabanken.
<https://www.artsdatabanken.no/lister/rodlisteforarter/2021/28724>.
- Strickland, B. K., Dorr, B. S., Pogmore, F., Nohrenberg, G., Barras, S. C., McConnell, J. E., och Gobeille, J. 2011. Effects of management on double-crested cormorant nesting colony fidelity. *The Journal of Wildlife Management*, 75: 1012-1021.
- Strömberg, A., Lunneryd, S.-G., och Fjälling, A. 2012. Mellanskarv – ett problem för svenskt fiske och fiskodling? . *Aqua reports*, 2012_1: 39 pp.
- Suter, W. 1991. Effects of piscivorous birds on freshwater fish populations — a review. *Journal of Ornithology - J ORNITHOL*, 132: 29-45.
- Suter, W. 2013. Roach rules: Shoaling fish are a constant factor in the diet of Cormorants *Phalacrocorax carbo* in Switzerland.
- Švažas, S., Chukalova, N., Grishanov, G., Pütys, Ž., Sruoga, A., Butkauskas, D., Raudonikis, L., m.fl. 2011. The role of great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) for fish stock and dispersal of helminthes parasites in the curonian lagoon area. *Veterinarija ir Zootechnika*, 55: 79-85.
- Svåsand, T., Kristiansen, T. S., Pedersen, T., Salvanes, A. G. V., Engelsen, R., Nævdal, G., och Nødtvedt, M. 2000. The enhancement of cod stocks. *Fish and Fisheries*, 1: 173-205.
- Säterberg, T., Jacobson, P., Ovegård, M., Rask, J., Östergren, J., Jepsen, N., och Florin, A. B. 2023. Species and origin specific susceptibility to bird predation among juvenile salmonids. Manuskript under granskning. Ecosphere.
- Sørensen, A. 2012. Sommerdiett hos storskarv (*Phalacrocorax carbo sinensis*) i Øra naturreservat 15 år etter kolonietablering. Masteroppgave, Universitetet for Miljø- og Biovitenskap. 33 pp.
- Thalinger, B., Oehm, J., och Traugott, M. 2022. Molecular Methods to Study Great Cormorant Feeding Ecology. *Ardea*, 109: 537-547, 511.

- Thorstad, E., Økland, F., Finstad, B., Sivertsgård, R., Plantalech, N., Bjørn, P., och McKinley, R. 2007. Fjord migration and survival of wild and hatchery-reared Atlantic salmon and wild brown trout post-smolts. pp. 99-107.
- Thuresson, M., och Hedenbo, P. 2023. Storskarv i Mälaren - Utveckling av beståndet 2004-2023. Länsstyrelsen Stockholm Fakta, 2023:9: 2 pp.
- Tjelmeland, S., och Lindstrom, U. 2005. An ecosystem element added to the assessment of Norwegian spring-spawning herring: implementing predation by minke whales. *Ices Journal of Marine Science*, 62: 285-294.
- Troynikov, V., Whitten, A., Gorfine, H., Pütys, Ž., Jakubavičiūtė, E., Ložys, L., och Dainys, J. 2013. Cormorant Catch Concerns for Fishers: Estimating the Size-Selectivity of a Piscivorous Bird. *PLoS ONE*, 8: e77518.
- Tverin, M., Granroth, J., Abrahamsson, A., Tang, P., Pihlström, H., Lundström, K., och Käkelä, R. 2021. Adipose tissue fatty acids suggest spatial and temporal dietary differences in great cormorants of the Baltic Sea area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*: 1-15.
- Tyrrell, M. C., Link, J. S., och Moustahfid, H. 2011. The importance of including predation in fish population models: Implications for biological reference points. *Fisheries Research*, 108: 1-8.
- van Damme, C. J. G. 1995. Predation on juvenile flatfish by cormorants *Phalacrocorax carbo* in the Dutch Wadden Sea. NIOZ Rapport (Netherlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel), 1995-10: 46 pp.
- van Dobben, W. H. 1952. The food of the Cormorant in the Netherlands. *Ardea*, 40: 1-63.
- van Eerden, M., Marion, L., och Parz-Gollner, R. 2005. Results of the Pan-European census of wintering Great Cormorants in Europe, January 2013. In Van Eerden, M.R., van Rijn, S. och Keller, V. (eds.) 2011. *Proceedings 7th International Conference on Cormorants*, Villeneuve, Switzerland 23-26 November 2013, Wetlands International-IUCN Cormorant Research Group, Lelystad. 21-32.
- van Eerden, M., van Rijn, S., Volponi, S., Paquet, J.-Y., och Carss, D. N. 2012. *Cormorants and the European environment: Exploring cormorant status and distribution on a continental scale*. COST Action 635 Final Report I. 129 pp.
- Van Eerden, M., och Voslamber, B. 1995. Mass fishing by Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at Lake IJsselmeer, the Netherlands - A recent and succesful adaptation to a turbid environment. *Ardea*, 83: 199-212.
- van Eerden, M. R., och Gregersen, J. 1995. Long-term changes in the northwest European population of cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Ardea*, 83: 61-79.
- van Eerden, M. R., och Kees van Eerden, A. O. 2022. Ecology of Fear in a Colonial Breeder: Colony Structure in Ground-Nesting Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* Reflects Presence of Predators. *Ardea*, 109: 609-628, 620.
- van Eerden, M. R., Parz-Gollner, R., Marion, L., Bregnballe, T., Paquet, J.-Y., Volponi, S., van Rijn, S., m.fl. 2022. Numbers of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* Wintering in the Western Palaearctic in January 2013. *Ardea*, 109: 271-284.
- van Eerden, M. R., och Zijlstra, M. 1997. An overview of the species composition in the diet of Dutch cormorants with reference to the possible impact on fisheries. *Ekologia Polska*, 45: 223-232.
- van Leeuwen, C. H. A., Lovas-Kiss, Á., Ovegård, M., och Green, A. J. 2017. Great cormorants reveal overlooked secondary dispersal of plants and invertebrates by piscivorous waterbirds. *Biology Letters*, 13: 20170406.
- van Rijn, S., och van Eerden, M. R. 2022. Food Choice and Prey Selection by Great Cormorants *Phalacrocorax carbo* in a Shallow Coastal Zone in the Dutch Delta Area: Importance of Local Flatfish Stocks. *Ardea*, 109: 507-528, 522.

- VanDeValk, A. J., Adams, C. M., Rudstam, L. G., Forney, J. L., Brooking, T. E., Gerken, M. A., Young, B. P., m.fl. 2002. Comparison of Angler and Cormorant Harvest of Walleye and Yellow Perch in Oneida Lake, New York. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131: 27-39.
- Vasemägi, A., Huss, M., Gårdmark, A., och Ozerov, M. 2023. On ability of perch to colonize new waterbodies-indirect evidence and sticky facts. A Comment on: 'Multiple lines and levels of evidence for avian zoochory promoting fish colonization of artificial lakes' (2023), by Garcia *et al.* *Biol Lett*, 19: 20230233.
- Veldkamp, R. 1997. Early breeding by Cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* at Wanneperveen, The Netherlands: profiting by spawning Roach *Rutilus rutilus*. *Supplemento alle ricerche di biologia della selvaggina*, XXVI: 99-109.
- Veneranta, L., Heikinheimo, O., och Marjomäki, T. J. 2020. Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) predation on a coastal perch (*Perca fluviatilis*) population: estimated effects based on PIT tag mark-recapture experiment. *Ices Journal of Marine Science*, 77: 2611-2622.
- Vetemaa, M., Eschbaum, R., Albert, A., Saks, L., Verliin, A., Juergens, K., Kesler, M., m.fl. 2010. Changes in fish stocks in an Estonian estuary: overfishing by cormorants? *Ices Journal of Marine Science*, 67: 1972-1979.
- Volponi, S. 1997. Cormorants wintering in the Po Delta: estimate of fish consumption and possible impact on aquaculture production. *Supplemento alle ricerche di biologia della selvaggina*, XXVI: 323-332.
- Voslamber, B., Platteeuw, M., och van Eerden, M. R. 1995. Solitary foraging in sand pits by breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*: Does specialised knowledge about fishing sites and fish behaviour pay off? *Ardea*, 83: 213-222.
- Wada, S., Kawakami, K., och Chiba, S. 2012. Snails can survive passage through a bird's digestive system. *Journal of Biogeography*, 39: 69-73.
- Watts, B. D., Paxton, B. J., Hines, C., och Anderson, S. K. 2023. Estimating potential menhaden consumption by double-crested cormorants along the coast of North Carolina. *Frontiers in Marine Science*, 10.
- Werner, E. E., och Peacor, S. D. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology*, 84: 1083-1100.
- White, C. R., Buler, P. J., Grémillet, D., och Martin, G. R. 2008a. Behavioural strategies of cormorants (Phalacrocoracidae) foraging under challenging light conditions. *Ibis*, 150: 231-239.
- White, C. R., Day, N., Butler, P. J., och Martin, G. R. 2007. Vision and Foraging in Cormorants: More like Herons than Hawks? *PLoS ONE*, 2: e639.
- White, C. R., Green, J. A., Martin, G. R., Butler, P. J., och Grémillet, D. 2013. Energetic constraints may limit the capacity of visually guided predators to respond to Arctic warming. *Journal of Zoology*, 289: 119-126.
- White, C. R., Martin, G. R., och Butler, P. J. 2008b. Wing-Spreading, Wing-Drying and Food-Warming in Great Cormorants *Phalacrocorax carbo*. *Journal of Avian Biology*, 39: 576-578.
- Wilson, R. P., och Wilson, M.-P. T. 1988. Foraging Behaviour in Four Sympatric Cormorants. *Journal of Animal Ecology*, 57: 943-955.
- Winney, B. J., Litton, C. D., Parkin, D. T., och Feare, C. J. 2001. The subspecific origin of the inland breeding colonies of the cormorant *Phalacrocorax carbo* in Britain. *Heredity (Edinb)*, 86: 45-53.
- Wirdheim, A., och Engström, H. 2013a. Inventering av häckande storskarv (underart mellanskarv) i Sverige 2012. Sveriges ornitologiska förening och Naturvårdsverket. 10 pp.

- Wirdheim, A., och Engström, H. 2013b. Inventering av övervintrande storskarv (*Phalacrocorax c. carbo* & *Ph. c. sinensis*) i Sverige januari 2013. Sveriges ornitologiska förening och Naturvårdsverket 9 pp.
- Wlasow, T., Gomułka, P., Martyniak, A., Boron, S., Hliwa, P., Terlecki, J., och Szymanska, U. 1998. *Anguillicola crassus* larvae in cormorant's prey fish in Vistula Lagoon, Poland. Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture - BULL FR PECHE PISCIC, 71: 223-227.
- Wojczulanis, K., Jakubas, D., och Stempniewicz, L. 2005. Exploitation by the Grey Heron of Fish Regurgitated by Cormorants. Waterbirds, 28: 225-229, 225.
- Wyman, K. E., Wires, L. R., och Cuthbert, F. J. 2018. Great Lakes Double-Crested Cormorant Management Affects Co-Nester Colony Growth. The Journal of Wildlife Management, 82: 93-102.
- Wziątek, B., Martyniak, A., Hliwa, P., Kozłowski, J., Poczyczyński, P., och Szymńska, U. 2011. Round Goby (*Neogobius melanostomus* Pall.) in the diet of Cormorant at Kały Rybackie breeding colony in 1998-2002. In: Van Eerden, M.R., van Rijn, S. och Keller, V. (eds.) 2011. Proceedings 7th International Conference on Cormorants, Villeneuve, Switzerland 23-26 November 2011, Wetlands International-IUCN Cormorant Research Group, Lelystad.: 120-125.
- Yngve, B.-E., och Oskarsson, C. 2003. Äter Mellanskarv i Sommen det unika beståndet av röding och öring? En undersökning av mellanskarvens födoval utifrån en spybollsanalys. Magisteruppsats från Grundskolläraryrket. Linköpings universitet, Institutionen för tematisk utbildning och forskning, Campus Norrköping. 47 pp.
- Yodzis, P. 1998. Local trophodynamics and the interaction of marine mammals and fisheries in the Benguela ecosystem. Journal of Animal Ecology, 67: 635-658.
- Yodzis, P. 2000. Diffuse effects in food webs. Ecology, 81: 261-266.
- Yodzis, P. 2001. Must top predators be culled for the sake of fisheries? Trends in Ecology and Evolution, 16: 78-84.
- Zijlstra, M., och Vaneerden, M. R. 1995. Pellet production and the use of otoliths in determining the diet of cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*: trials with captive birds. Ardea, 83: 123-131.
- Žydelis, R., Gražulevič, G., Zrankaitė, J., Mečionis, R., och Mačiulis, M. 2002. Expansion of the Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) Population in Western Lithuania. Acta Zoologica Lituanica, 12: 283-287.
- Žydelis, R., och Kontautas, A. 2008. Piscivorous birds as top predators and fishery competitors in the lagoon ecosystem. Hydrobiologia, 611: 45-54.
- Åhlund, M. 2021. Kustfåglar i Kosterhavet. Resultat från inventeringar och övervakning till och med 2020. Rapport 2021:05. Länsstyrelsen Västra Götaland, Naturavdelningen. 30 pp.
- Åhlund, M., och Järås, T. 2020. Toppskarven i Sverige - från raritet till häckfågl med exponentiell tillväxt. Fågelåret 2019. Birdlife Sverige. Halmstad. 49-55.
- Östman, O., Bergenius, M., Boström, M. K., och Lunneryd, S. G. 2012. Do cormorant colonies affect local fish communities in the Baltic Sea? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 69: 1047-1055.
- Östman, Ö., Boström, M. K., Bergström, U., Andersson, J., och Lunneryd, S.-G. 2013. Estimating Competition between Wildlife and Humans-A Case of Cormorants and Coastal Fisheries in the Baltic Sea. PLoS ONE, 8.

Appendix 1

Sammanställning av födoundersökningar av storskarv i Sverige. Siffrorna inom parentes anger referenser för respektive studie. n anger antalet undersökta magar eller spybollar.

Län	1970-talet	1980-talet	1990-talet	2000-talet	2010-talet	2020-talet
Norrbottn						
Västerbotten						
Jämtland						
Västernorrland					Indalsälven-Sundsvallsbukten 2017 (jun-sep), n=183 (19) *	
Gävleborg					*	
Dalarna						
Värmland			Vänern (Lurö) 1992 (maj-jun), n=60 (3)			
Uppsala			Lövstabukten 1996 (maj-jun), n=15 (5)	Lövstabukten 2005 (apr-aug), n=333 (10)		
Västmanland						
Örebro						

Stockholm						*
Södermanland		Södermanlands skärgård 1996 (maj-jun), n=25 (5)				
Västra Götaland	Koster 1980 (jun), n=68 (2)	Vänern (Torsö) 1995 (jun-sep), n=13 (5) Ymsen 1996-1999 (apr- jun), n=132 +67 (5-7)	Koster 1999-2002, Hakefjorden 2001- 2002 (8-9)	Orust 2016 (aug-okt), n=559 (17)	Orust, Gullmarsfjorden , 2019-2021 (okt-jan), n=614 (22)	*
Östergötland		Gryts skärgård 1992 (maj-jun), n=91 (3) Roxen 1996 (vår), n=11 (5)	Sommen 2003 (jul- aug), n=12 (12)	Roxen 2012-2013 (apr- okt), n=234 (14-15)		*
Jönköping						
Kalmar	Kalmarsund 1975-1976 (apr-jul), n=430 (1)	Kalmarsund 1992, 1994 (apr-sep), n=308+78 (3, 5)	Kalmarsund 2009 (mar-okt), n=229 (11)			*
Gotland			Lilla Karlsö 2001, 2003, 2007 (13)	Östra Gotland 2016, 2018-2019 (aug-nov), n=397+357 (18, 20)		

Halland		Bua 2001-2002 (8-9)
Kronoberg		
Blekinge		Blekinge skärgård 2013-2014 (mar-dec), n=286 (16) * Karlskrona skärgård 2015, 2017-2018 (jun- jan), n=182 (21) *
Skåne	*	Ivösjön 1992 (apr-jul), n=25 (3) Ellestadssjön 1994 (jul- sep), n=30 (4) Vombsjön 1994 (jul-sep), n=15 (5) Ringsjön 1994, jul-sep, n=19 (5)

Referenser: 1: (Jonsson, 1979), 2: (Härkönen, 1988), 3: (Lindell, 1997), 4: (Engström, 1998b), 5: (Naturvårdsverket, 2002), 6: (Engström, 2001b), 7: (Engström och Jonsson, 2003), 8: (Lunneryd och Alexandersson, 2005), 9: (Alexandersson, 2006), 10: (Boström m.fl., 2012a), 11: (Boström m.fl., 2012b), 12: (Yngve och Oskarsson, 2003), 13: (Hjernquist, 2008), 14: (Boström och Öhman, 2014), 15: (Ovegård m.fl., 2017), 16: (Ovegård m.fl., 2016), 17: (Ljunggren, 2017), 18: (Larsson, 2017), 19: (Gavell, 2018), 20: (Hansen, 2021), 21: (Blomgren, 2023), 22: (Fleet, 2021).

* Ytterligare undersökningar med ofullständig information om födoval, i form av relativ andel av specifika arter, uppskattad konsumtion av olika fiskarter eller sammansättning av fettsyror i fettvävnad, förekommer från Gävleborgs län, april 2014, specifikt för sik (Berkström m.fl., 2021, Bergström m.fl., 2022); Stockholms län, apr-jul 2012-2014, för beräkning av fiskuttag (Bergström m.fl., 2022); Östergötlands län, apr-jun 2018 och 2020, specifikt för abborre och gädda (Bergström m.fl., 2022); Kalmar och Blekinge län, 2009, för beräkning av fiskuttag (Östman m.fl., 2013); Västernorrlands, Kalmar och Blekinge län 2016-2017, för analys av fettsyrasammansättning och integrerat födointag (Tverin m.fl., 2021); Skåne län (Ringsjön och Vombsjön), 1982-1984, för beräkning av fiskuttag (Andersson, 1986); Västra Götalands län (Byfjorden, Hakefjorden och Nordre Älvs mynning), aug-sep 2020, mar-apr 2023, för uppskattning av konsumtion av torsk (Axelsson och Stigebrandt, 2021) och analys av förekomst av DNA från svartmunnad smörbult (Dorup, 2023).

Riktade predationsundersökningar på märkt fisk har publicerats som vetenskapliga artiklar (Boström m.fl., 2009, Hulthén m.fl., 2017) och studentarbeten (Loive, 2013, Rautiainen, 2013, Loive, 2015).

Information om födoval hos storskarv från norska kusten: (Barrett m.fl., 1990, Johansen m.fl., 1999, Johansen m.fl., 2001, Skarprud, 2003, Lorentsen m.fl., 2009, Sørensen, 2012, Gustavsén, 2017, Dehnhard m.fl., 2021, Lorentsen m.fl., 2022), norska inlandet (Andersen m.fl., 2018) och predation på torsk (Otterå m.fl., 1998, Svåsand m.fl., 2000).

Information från danska vatten om storskarvens födoval: (Madsen och Spärck, 1950, Hald-Mortensen, 1994, Hald-Mortensen, 1995, Hald-Mortensen, 1997, Hald-Mortensen, 2005, Andersen m.fl., 2007, Sonnesen, 2007) och predation: (Nielsen m.fl., 1999, Nielsen m.fl., 2008, Jepsen m.fl., 2010, Skov m.fl., 2013, Skov m.fl., 2014, Jensen m.fl., 2018, Jepsen m.fl., 2018, Jepsen m.fl., 2019, Källo m.fl., 2019, Källo m.fl., 2023).

Information från finska vatten om storskarvars födoval: (Lehikoinen, 2005, Lehikoinen m.fl., 2011, Salmi, 2011, Salmi m.fl., 2013, Salmi m.fl., 2015, Abrahamsson 2016, Heikinheimo m.fl., 2016, Heikinheimo m.fl., 2021) och predation: (Heikinheimo m.fl., 2016, Veneranta m.fl., 2020, Heikinheimo m.fl., 2021).

Även från Tyskland, Polen och Baltikum finns underlag om födoval hos storskarv, till exempel (Eschbaum m.fl., 2003, Martyniak m.fl., 2003, Žydelis och Kontautas, 2008, Pütys och Zarankaitė, 2010, Wziątek m.fl., 2011, Oesterwind m.fl., 2017, Arlinghaus m.fl., 2021, Gwiazda och Flis, 2022).

Appendix 2

Marina predatorer i beståndsanalys av kommersiell fisk

Inom fiskeriförvaltningen världen över används modeller där man kvantitativt bedömer hur fiskets uttag påverkar fiskbestånden. Syftet med dessa beståndsanalyser är att beräkna hur ett fiskbestånds biomassa och dödlighet förhåller sig till biologiska referensnivåer. Utifrån beståndets status ger man biologiska råd om hur stora uttag ett bestånd kan klara uthålligt (ICES, 2023).

Eftersom beståndsanalysmodeller är utformade för att kvantitativt kunna beräkna hur ett uttag påverkar ett fisk- eller skaldjursbestånd lämpar de sig även för att studera hur andra uttag, till exempel av marina predatorer påverkar ett fiskbestånd (Tyrrell m.fl., 2011, ICES, 2023). I de flesta beståndsanalysmodeller delar man upp den totala dödligheten i två delar:

1. Fiskeridödlighet - den dödlighet som beror av fisket, det vill säga alla individer som fångas, landas eller kastats tillbaka döda.
2. Naturlig dödlighet - all annan mortalitet än den som orsakas av fisket, som till exempel svält, sjukdomar och predation (Maunder m.fl., 2023).

I studier där man inkluderat marina predatorer i beståndsanalyser har man lagt ”predatormortaliteten” som en del av den naturliga mortaliteten (Tjelmeland och Lindstrom, 2005, Gårdmark m.fl., 2012, Cook m.fl., 2015). Utmaningen med detta angreppssätt är att avgöra hur stor del av den naturliga mortaliteten som predatormortaliteten utgör.

Ett mer direkt sätt att lägga till predatormortaliteten är att inkludera predatormortaliteten som en ”fiskeflotta” i modellen. Det innebär att man får direkt jämförbara uppskattningar av dödlighet orsakad av predation respektive fiske. Möjligheten att göra sådana analyser har förbättrats genom att mer flexibla modeller för bestånds uppskattning har utvecklats under senare tid, exempelvis modellen ”Stock Synthesis” (SS3) (Methot och Wetzel, 2013, Methot m.fl., 2020). Förutom att man på ett konsekvent sätt kan jämföra fiskets och predatorns påverkan på en bytesart så kan man också göra prognoser och simuleringar samt köra ett antal olika modeller, med olika antaganden samtidigt, så kallad ”ensemble approach” (Dietterich, 2000, Anderson m.fl., 2017).

Möjligheten att köra flera olika modeller innebär att man även kan testa olika värden på parametrar om man är osäker på eller helt saknar till exempel naturlig mortalitet. Genom diagnostiska utvärderingar av beståndsanalysen kan man därefter objektivt avgöra vilken modell som är mest sannolikt att uppskatta den verkliga beståndsstorleken (Methot m.fl., 2020).

Ett av få (det enda?) exempel på hur man inkluderat marina predatorer som en flotta med en ”ensemble approach” i en beståndsanalysmodell är vikarsälens predation på siklöja i Bottenviken (Lövgren m.fl., 2021, Gilljam m.fl., 2022). Arbetet med att sätta samman modellen och genomföra beståndsanalysen belyser de utmaningar som man ställs inför då man på ett korrekt sätt ska utvärdera effekterna av en marin predator på ett fiskbestånd.

En av begränsningarna med att använda beståndsanalysmodeller för att studera marina predatorers påverkan på sina bytesarter, är att man endast har möjlighet att studera direkta effekter (Yodzis, 1998, Yodzis, 2001). Man kan inte inkludera olika bytesarter, inte heller inkludera indirekta effekter av predation som exempelvis resurskonkurrens (Yodzis, 2001). För att på ett korrekt sätt kunna modellera och utvärdera effekterna av marina predatorer krävs korrekt parametriserade flerartsmodeller såsom Gadget (Globally applicable Area Disaggregated General Ecosystem Toolbox) (Plagányi, 2007). Gadget har bland annat använts för att titta på hur vikval interagerar med ekosystemet i Barents hav (Lindstrom m.fl.,

2009). En begränsning med Gadget är att modellen är datakrävande, speciellt ju fler arter och trofnivåer som inkluderas. Detta då interaktionerna mellan olika arter kräver dietdata insamlat med hög upplösning i tid och rum. Ytterligare en begränsning är att det i dagsläget inte går att göra prognoser baserat på olika uttag av fisket eller av marina predatorer på samma sätt som det går att göra med nuvarande beståndsanalysmodeller.

Appendix 3

Att använda skarvspybollar som metod att skatta skarvpredation på fisk

I en märkningsstudie av fisk från Danmark (Jepsen m.fl., 2010) utvärderar man metoden att samla in spybollar från skarv för att få ett mått på predationen. Mer än 5700 spybollar samlades in och givet de antaganden som görs i studien ger metoden en skarvpredation på mellan 24-194 %. Av de 24 000 laxsmolt som märktes år 2003 återfanns 39 märken vilket motsvarar 5839 uppättna laxsmolt och en skarvpredation på 24 %. 2005 märktes 10 000 laxsmolt och 32 märken återfanns vilket motsvarar 3134 uppättna laxsmolt (31 %). I samma studie märktes också 10 000 ålar varav 23 märken återfanns vilket motsvarar 4426 uppättna ålar (44 %) samt 3894 skrubbskäddor varav 15 märken återfanns och representerar 7585 uppättna skrubbskäddor - 194 % - vilket tyder på att denna metod riskerar överskatta skarvpredationen.

I en annan studie där man också använder sig av spybollar av Bregnballe och Grooss (2008) äts 149 % av skrubborna med knappmärken upp av skarv. De yttre orangea märkena är lätta för skarven att se och kan därmed leda till en hög predation men inte förklara hur fler skrubbor än vad som märkts äts upp. För skrubbor märkta med CW-märken testades två olika antaganden – enligt det första antagandet blev 111 % uppättna och enligt det andra 162 %. I alla tre fall överskattades predationen - men i olika grad.

Antaganden som kan påverka uppskattningar av skarvpredation med hjälp av spybollar är bland annat att skarvar kan födosöka och deponera spybollar utanför det område där insamling av spybollar sker och det kan vara så att det tar olika lång tid för en spyboll att produceras - från en till nio dagar (Zijlstra och Vaneerden, 1995, Russell m.fl., 2003).

Se även Sonnesen 2007 för ytterligare beräkningar av skarvpredation på skrubba, ål och lax.

Appendix 4

Från Östersjön finns ett antal studier som visar att påverkan från storskarv varierar mellan fiskarter, områden och tidsperioder:

Studier gjorda på skarvens påverkan på specifika fiskarter

- Abborre
 - Modellering - minskade fångster i fisket (dvs. minskad populationsstorlek) (Östman m.fl., 2013, Salmi m.fl., 2015). Se dock även kritik från Heikinheimo och Lehtonen (2016) och bemötande av kritiken från Salmi och Auvinen (2016).
 - Modellering – påverkan på beståndsutveckling (Saulamo m.fl., 2001).
 - Uppskattning av fiskuttag baserat på abundans- och dietdata (Žydelis och Kontautas, 2008, Hansson m.fl., 2017, Heikinheimo m.fl., 2018, Arlinghaus m.fl., 2021). Beräkningarna i Hansson m.fl. (2017) och Arlinghaus m.fl. (2021) visar visserligen på skarvpopulationernas potential att konsumera mer biomassa abborre än fisket i olika geografiska områden, men uppskalningarna till större havsområden i Hansson m.fl. (Hansson m.fl., 2017) bygger på extrapoleringar av mycket begränsade och i flera fall flera decennier gamla dietdata där resultat från specifika områden får representera hela havsområden och tar inte heller hänsyn till skillnader i vilka storlekar av fisk som fisket och skarvarna avlägsnar eller hur predationen och fisket skiljer sig åt i tid och rum. Storskarv väljer vanligen abborrar av mindre storlek än de storlekar som fisket är ute efter (Lehikoinen m.fl., 2011, Troynikov m.fl., 2013, Salmi m.fl., 2015), samtidigt som predation på juvenila abborrar också kan påverka beståndet (Östman m.fl., 2013, Veneranta m.fl., 2020). Begräsningarna i undersökningen har kritiserats (Heikinheimo m.fl., 2018) och bemötts (Hansson m.fl., 2018). Andra undersökningar från Östersjön har visat att fiskets uttag av abborre överskrider uttaget från storskarv och att konkurrensen mellan skarv och fiske kan skilja sig åt mellan områden (Žydelis och Kontautas, 2008, Heikinheimo m.fl., 2018).
 - Beräkning av uttag baserat på abundans- och dietdata samt jämförelse av beståndsutveckling mellan områden med olika fiske- och predationstryck (Bergström m.fl., 2022). Även i Bergström m.fl. (2022) (liknande som för Hansson m.fl. (2017)) råder det brist på relevant underlag om vad skarvarna äter i de specifika områdena, samt hur stor skarvpopulationen är och hur dessa faktorer varierar mellan säsonger och år.
 - Tidsserieanalys plus födoanalys (Vetemaa m.fl., 2010)
 - Rumslig jämförelse av fångst per ansträngning i provfiske i relation till predationstryck (Östman m.fl., 2012, Gagnon m.fl., 2015)
 - Uppskattning av dödlighet genom märkning av fisk och modellering (Veneranta m.fl., 2020) indikerar att höga tätheter av storskarv under häckningstid kan påverka abborrbestånd. Osäkerhet råder dock kring kompensatoriska täthetsberoende återkopplingar i fiskesamhället och skarvarnas födoekologi (functional response) som kan motverka negativa effekter av skarvpredationen
 - Meta-analys (Ovegård m.fl., 2021)
 - Undersökningar från Finland visar på begränsad alternativt ingen påverkan på abborre. (Lehikoinen m.fl., 2011, Heikinheimo m.fl., 2016, Lehikoinen m.fl.,

2017, Veneranta m.fl., 2020, Heikinheimo m.fl., 2021). Se även för påverkan från örnskarv på gulabborre (Fielder, 2010).

- Gös
 - Modellering - minskade fångster i fisket (dvs. minskad populationsstorlek) (Salmi m.fl., 2015). Se dock även kritik från Heikinheimo och Lehtonen (2016) och bemötande av kritiken från Salmi och Auvinen (2016).
 - Tidsserieanalys (Eschbaum m.fl., 2003, Mustamäki m.fl., 2014)
 - Meta-analys (Ovegård m.fl., 2021)
 - Liten påverkan på gös i Skärgårdshavet i Östersjön (Heikinheimo m.fl., 2016).
- Gädda
 - Modellering – minskade fångster i fisket (d.v.s. minskad populationsstorlek) (Östman m.fl., 2013)
 - Beräkning av uttag på basen av abundans- och dietdata (Hansson m.fl., 2017, Bergström m.fl., 2022)
 - Sammanställningen av Ovegård m.fl. (2021) konstaterar däremot att skarvar har liten påverkan på gädda.
- Skrubbskädda
 - Modellering av påverkan från skarvpredation på skrubbskädda indikerar hög mortalitet (Östman m.fl., 2013)
 - En kvantifiering av fiskuttag av skrubbskädda från storskarv runt Gotland diskuterar att skarvarna kan påverka beståndet av skrubbskädda negativt (Florin m.fl., 2013). Undersökningen är dock helt och hållet baserad på skarvdietdata från ett annat område (Kalmarsund).
- Lax och öring
 - Märkning av fisk. Framför allt odlad öring verkar vara känslig för skarvpredation, där minst en tredjedel av fisken konsumerades av skarv (Säterberg m.fl., 2023).
- Storspigg
 - Storskarvens påverkan på ökningen av storspigg i Östersjön är oklar. Storspigg har visat sig vara en viktig bytesart för storskarv i Östersjön, och skarvarna kan bidra såväl till minskad som ökad förekomst av storspigg, beroende på direkta effekter av skarvarnas predation på storspigg respektive indirekta effekter av skarvarnas predation på rovfisk, till exempel abborre, som äter storspigg (Boström m.fl., 2012b, Morozińska-Gogol, 2015, Olin m.fl., 2022). Skarv kan ha bidragit till det storskaliga regimskifte som ses i Östersjöns kustekosystem, med en förlust av rovfisk och förstärkta övergödningseffekter (Donadi m.fl., 2017, Eklöf m.fl., 2020, Olin m.fl., 2022), men regimskiftet skulle även kunna begränsas av omfattande skarvpredation på storspigg (Bzoma och Meissner, 2005, Morozińska-Gogol, 2015).
- Ål
 - I en rapport från 2021 konstateras att det i dagsläget inte går att ta fram ett tillförlitligt kvantitativt mått på hur mycket ål skarven äter i svenska vatten (Dekker m.fl., 2021). I de svenska födestudier som gjorts på skjutna skarvar där man gått igenom maginnehåll finner man sällan hårddelar (ben och otoliter) från ål (Boström m.fl., 2012b, Boström och Öhman, 2014, Ovegård m.fl., 2016), men detta kan delvis bero på att otoliterna är små och lätteroderade.

