

Mastergradsoppgave

Lars Berg Holtan og
Jon Gogstad Thorsen

Ørret (*Salmo trutta*)
viser antipredatoradferd
på avføring fra mink
(*Mustela vison*) fôret på
artsfrender



Høgskolen i Telemark

Fakultet for allmennvitenskapelige fag

Mastergradsavhandling i natur-, helse- og miljøvern 2011

Lars Berg Holtan og Jon Gogstad Thorsen

Ørret (*Salmo trutta*) viser antipredatoradferd på avføring fra mink (*Mustela vison*) fôret på artsfrender

Høgskolen i Telemark
Fakultet for allmennvitenskapelige fag
Institutt for natur-, helse og miljøvern
Hallvard Eikas plass
3800 Bø i Telemark

<http://www.hit.no>

© 2011 Lars Berg Holtan, Jon Gogstad Thorsen

Denne avhandlingen representerer 2x60 studiepoeng

Trykket ved Høgskolens kopisenter i Bø

Forord

Å produsere en masteroppgave er, som mange før oss har uttrykt, en langvarig prosess med mange sidespor og blindveier underveis. Det er derfor en god følelse å se hvordan lang tids feltarbeid, lesing, skriving, sletting og omskrivninger materialiseres på de kommende sidene.

Først og fremst vil vi takke våre veiledere Frank Rosell og Jan Heggenes som har guidet oss gjennom hele prosessen, både med å komme i gang med arbeidet, det faglige innholdet og utformingen av oppgaven. Dette har vært til utrolig stor hjelp. En stor takk går også til Bø Fiskelag for lån av lokaler og forsøksfisk, Torgeir Grimstveit for lån av avlsdyr på minkfarmen i Nissedal og våre nærmeste som har støttet oss i den lange prosessen.

Lars Berg Holtan

Jon Gogstad Thorsen

Ørret (*Salmo trutta*) viser antipredatoradferd på avføring fra mink (*Mustela vison*) fôret på artsfrender

Lars Berg Holtan^{1,*} & Jon Gogstad Thorsen¹

¹ Avdeling for allmenne fag, Institutt for natur-, helse- og miljøvern, Høgskolen i Telemark, 3800, Bø i Telemark, Norge.

* Forespørsler til: larsholtan@hotmail.com, Tel.: + 47-97113799.

Sammendrag

Innførte predatorer, deriblant pattedyr, kan teoretisk utgjøre risiko for byttedyrpopulasjoner av lokale arter dersom byttedyret ikke har utviklet relevant antipredatoradferd. I hvilken grad dette er økologisk relevant er imidlertid lite kjent. I dette studiet undersøkte vi hypotesen om at brunørreten (*Salmo trutta*) vil vise antipredatoradferd med forskjellig respons eksponert for avføring fra den innførte predatoren amerikansk mink (*Mustela vison*) som har spist brunørret, mink som har spist maskinutbeinet kylling (MUK) og avføring fra den sympatriske ikke-predatoren Eurasiatisk bever (*Castor fiber*). Vi predikterte primært at ørreten ville reagere signifikant sterkere på avføring fra mink fôret med ørret sammenlignet med avføring fra mink fôret med MUK og ikke-predatoren bever (kontroll). Vi predikterte sekundært at avføring fra mink fôret med MUK ville ligge mellom responsen av mink fôret med ørret og beveravføring. Eksperimentelle forsøk ble gjennomført i et kar med naturlig vanngjennomstrømming. Vi filmet responsen til 162 tilfeldig utvalgte 2-årige ørreter (lengde: $\bar{x} = 7,7 \text{ cm} \pm \text{SD } 0,7$) ved tilsetning av de forskjellige olfaktoriske stimuli. Det ble gjennomført tre eksperimentelle behandlinger med 18 replikater, hver med tre fisk. Ørreten viste en signifikant sterkere respons (flukttid, frystid og fluktavstand) på avføring fra mink fôret med ørret sammenlignet med beveravføring og avføring fra mink fôret med MUK. Det var ingen signifikant forskjell i de målte responsene til ørreten mellom avføring fra mink fôret med MUK og beveravføring. Vi konkluderer derfor med at ørreten ikke gjenkjenner mink, men viser relevant antipredatoradferd basert på olfaktoriske stimuli i minkens avføring, og på bakgrunn av dette vurderer predasjonsrisikoen som høy eller lav.

Nøkkelord

Amerikansk mink, *Mustela vison*, antipredatoradferd, innført predator, ørret, *Salmo trutta*, bever, *Castor fiber*.

Innledning

I naturlige artssamfunn deler byttedyr ofte miljøet med mange predatorer som kan være ulikt fordelt i rom og tid (Blanchet m. fl. m. fl. 2007). Evnen til å oppdage og gjenkjenne en potensiell predator kan være avgjørende (Ferrari m. fl. 2006). Predasjonsrisikoen innebærer at byttedyr ofte står ovenfor konflikten mellom det å oppdage og unngå potensiell predasjon, og kravet om å spare energi (Lima & Dill 1990; Sih m. fl. 2000; Brown m. fl. 2006). Derfor er nøyaktig gjenkjennelse av miljøet og derved relevant risiko, en avgjørende faktor for arters overlevelsessevne (Dill 1987; Grostal & Dicke 1999), og de fleste adferdsvalg formet ut fra informasjon fra faktorer som mat, artsfrender, konkurrenter og predatorer (Stephens & Krebs 1986).

Innførte predatorer er ansett å være farligere for populasjoner enn kjente predatorer (Salo m. fl. 2006), og en av de viktigste grunnene til en reduksjon og eliminasjon av arter (Vitousek m. fl. 1997). Undersøkelser indikerer likevel at byttedyr kan gjenkjenne en fremmed predator dersom den er lik en predator den kjenner fra før (Ferrari m. fl. 2008). Mye forskning er gjort for å belyse arters antipredatoradferd, og syn, lyd og/eller luktferomoner fra predatoren er signaler byttedyr bruker for å gjenkjenne fare (Caro 2005).

Fisk er byttedyr for både pattedyr, fugl og andre fisk (Bailey & Duffy-Anderson 2001). Sjøpattedyr som hvaler (Bowen 1997) og seler (Thompson m. fl. 1996), samt andre pattedyr som oter (Cote m. fl. 2008; Miranda m. fl. 2008) og mink (Heggenes & Borgstrøm 1998; Brzeziński 2008) er kjente predatorer på fisk. Ferrari m. fl. (2010) oppsummerte kjemiske studier på predator-byttedyr interaksjoner i akvatiske økosystemer, men nevner ingen studier som ser på hvordan en fiskeart reagerer på alarmsignaler fra et pattedyr (se deres tabell 1).

Kjemiske alarmsignaler er viktige i akvatiske predator-byttedyrsystemer (Brown m. fl. 1997; Chivers & Smith 1998; Kats & Dill 1998; Ylönen m. fl. 2007), spesielt hos fisk som har en velutviklet luktesans (Kats & Dill 1998; Brown 2005; Ferrari m. fl. 2010). Byttefisk er ofte i stand til å benytte lukten fra predatorfisk som en indikator på økt predasjonsrisiko og så tilpasse adferden sin etter faren de blir utsatt for (Maguarran 1989; Mathis & Smith 1993; Kats & Dill 1998; Jachner & Janecki 1999; Brown m. fl. 2000; Jachner 2001; Ferrari m. fl. 2005). Karpefisk (*Cypriniiformes*) er mye undersøkt (Mirza & Chivers 2001a; Pollock & Chivers 2003), men det er også vist at laksefisk (*Salmoniformes*) både kan gjenkjenne og reagere når de oppdager alarmferomoner (Chivers & Smith 1998; Brown 2003). Mange arter har utviklet evnen til å gjenkjenne og vurdere predasjonsrisikoen ut fra blant annet olfaktoriske stimuli utskilt fra skadde og døde artsfrender (Chivers m. fl. 1996; Pollock &

Chivers 2003; Wisenden 2003; Lefcort m. fl. 2006). Byttedyr, deriblant fisk, kan også være i stand til å skille forskjellige dietter hos predatorer gjennom predatorens avføring (Mathis & Smith 1993; Brönmark & Petterson 1994; Stabell & Lwin 1997; Chivers & Mirza 2001b). Kats & Dill (1998) og Chivers & Mirza (2001a) viste at det siste måltidet predatoren har inntatt, gir den viktigste kjemiske informasjonen som blir benyttet av byttedyr i evalueringen av predasjonsrisikoen. Generelt indikerer disse studiene at intensiteten i responsen hos byttedyret reduseres eller er fraværende hvis predatoren har en diett og avføring som ikke inneholder byttedyret.

Mye tyder på at læring, enten individuelt eller i grupper, spiller en viktig rolle i utviklingen av antipredatoradferd hos individer (Grostal & Dicke 1999), selv om læringsmekanismene er vanskelig å identifisere (Mirza & Chivers 2001a). Hos ørret (*Salmo trutta*) er typisk antipredatoradferd som flukt, frys og økt pustefrekvens observert ved direkte nærvær av predator (Blanchet m. fl. 2007).

Amerikansk mink (*Mustela vison*) etablerte seg i Norge i begynnelsen av 1930-årene etter rømminger fra minkoppdrett (Bevanger & Ålbu 1986). Minken er en opportunistisk predator og utgjør en ny trussel for flere arter, deriblant ørret. Fisk blir først og fremst konsumert om våren og høsten da vanntemperaturen er lav og fisken mindre bevegelig (Gerell 1968). Heggenes & Borgstrøm (1998) viste at minken kan være en svært effektiv predator på ørret, men det er uvisst i hvilken grad minken påvirker ørretpopulasjoner i Norge. Det er også uvisst om ørreten gjenkjenner minken som predator ved hjelp av lukt.

Vi designet derfor et eksperimentelt studium for å undersøke en hypotese om at ørretens antipredatoradferd vil være forskjellig når den blir eksponert for avføring fra den innførte predatoren amerikansk mink som har spist artsfrender, mink som har spist maskinutbeinet kylling (MUK) og ikke-predatoren Eurasiatisk bever (*Castor fiber*). Vi predikterte at ørreten vil reagere signifikant sterkere på avføring fra mink fôret med artsfrender, sammenlignet med både mink fôret med MUK og beveravføring. Vi predikterte også at avføring fra mink fôret med MUK ville ligge mellom responsen av mink fôret med ørret og beveravføring.

Metode

Ørretklekkeriet

Ørreten brukt i eksperimentene kom fra et klekkeri ved Oterholtfossen i Bø kommune i Telemark, Norge. Ørreten var 1. generasjons avkom fra stamfisk fanget oktober 2005 i Landsmarka i Nome kommune. Befruktede egg fra stamfisk legges inn i små yngelkasser

(40L x 40B x 15H cm) plassert i et avlangt kar (216L x 40B x 17H cm) med vanngjennomstrømming, før yngelen flyttes til større kvadratiske kar (150L x 150B x 75H cm) når de er 1,5-2 år gamle. Alle karene var frie for bunns substrat. Til sammen var det ca. 10.000 2-årige ørret fordelt på tre store kar og 6000 1-årige ørret i yngelkasser i klekkeriet under forsøksperioden. Fisken blir fôret med kommersielt flakfôr en gang i døgnet og lyset er på 24 timer i døgnet. Vannet i karene er grunnvann som blir pumpet opp fra en kilde nær klekkeriet.

Minkfarmen

Minkavføringen samlet vi inn fra en minkfarm i Kyrkjebygda i Nissedal kommune i Telemark, Norge. Farmen huser ca. 6000 mink som holdes i nettingbur (92L x 35B x 40H cm) med en sovekasse (25L x 35B x 40H cm) i den ene enden. Avlsdyrene (ca. 25 % av totalbesetningen, hunner: hanner 5: 1) pares i starten av mars og valpene fødes i månedsskiftet april-mai. Etter 6-7 uker avvennes valpene fra moren og flyttes over i egne bur. I oktober anlegger dyrene vinterpels og valpene sorteres i pelsdyr og avlsdyr. Også hunner over tre år og eldre hanner pelses. Pelsingen foregår i november. Minkene blir fôret med pelsdyrfôr (Jakob Tveit AS, Treungen, Telemark) to ganger i døgnet.

Bever

Viltlevende bevere ble fanget på fire ulike lokaliteter i Telemark, Norge (Lundeelva og Østeråa i Nome kommune og Gvarvelva og Sauarelva i Sauherad kommune). Tettheten av aktive beverkolonier er høy i alle områdene med 1 koloni / 1,4 km i Lundeelva, 1 koloni / 1,2 km i Gvarvelva og 1 koloni / 1,9 km i Sauarelva (Rosell & Hovde 2001) med en gjennomsnittlig kolonistørrelse på 3,8 ($\pm 1,8$ SD) dyr (Rosell m. fl. 2005). Elvene er sakteflytende og renner gjennom en blanding av skogs- og jordbruksområder (Haarberg & Rosell 2006).

Luktinnsamling

Minkavføring ble samlet inn 13. og 20. september 2006 fra 2- og 3-årige hunnmink som hadde fått ett eller to kull med valper. Vi fôret 18 forskjellige individer først med en diett bestående utelukkende av maskinutbeina kylling (MUK, frossenvare fra Jakob Tveit A/S) og syv dager senere en diett bestående utelukkende av vill ørret. MUK ble tint i romtemperatur i 12 timer før fôring. Ørreten ble fanget i Svarttjønn (Sauherad kommune), Åsetjønn (Bø kommune) og Uvdalstjønn (Bø kommune) i løpet av mars 2006. Innvoller og gjeller ble

fjernet før fisken ble frosset hel ved -18 °C. Fisken ble tint i romtemperatur i 12 timer og malt opp til farse som ble oppbevart i kjøleskap (+4 °C) i 18 timer frem til fôring.

Minkavføring har en passasjetid på 3-6 timer (Bevanger & Ålbu 1986). Derfor sultet vi først minkene i 24 timer slik at tarmene var helt tomme og fôret de deretter to ganger (kveld og morgen) før vi samlet inn avføringen. Under minkburene la vi en presenning, slik at avføringen ikke skulle komme i kontakt med bakken. Avføringen fra hver hunn ble plukket opp med en desinfisert skje.

Beveravføringen ble samlet inn fra 18 hunnbevere (alder > 2 år, vekt 17,5 – 27 kg) i tidsrommet 11. juni 2004 til 4. april 2007. Beverne ble fanget på natten ved hjelp av håv og lagt i striesekker for å roe dem ned før avføringen ble samlet inn (Rosell & Hovde 2001).

Avføringen fra både mink og bever ble lagt på dramsglass, en prøve per glass, og først oppbevart på is (< 3t) under transport og senere i fryserom (-21 °C) frem til forsøkene startet.

Kjemiske analyser

Vi gjennomførte gasskromatografi (GK)-analyser av alle avføringsprøvene for å undersøke om det var mulig å påvise kjemiske forskjeller mellom avføringsgruppene (mink fôret med ørret, mink fôret med MUK og beveravføring). Hver prøve (1,0g) ble tilsatt 5mL 3:1 toluene-metanol, ristet til avføringen var oppløst og filtrert gjennom et filterpapir (Whatman Z240079) ned i en pærekolbe. Deretter ble prøvene dampet inn (Heidolph WB 2001 / VV 2011) og overført til dramsglass. Alt utstyret ble vasket med toluene-metanol og tørket i varmeskap (+70 °C) mellom hver prøve. Prøvene ble satt kjølig (+4 °C, < 24t) frem til analysen. 1µL av hver prøve ble injisert i en "HP 6890 Series II Gas Chromatograph med en HP-5 MS 5 % phenyl-metyl-siloxane" kapillær kolonne (30m * 0,25mm * 0,25 µm filmtykkelse) forbundet med en "HP 5973 Mass Selective Detector med split / split-less-inntak hvor vi benyttet split-less". Helium ble brukt som transportgass med en konstant strøm på 1,0mL/min.

Ovnstemperaturen ble satt til 130 °C ved start og økte med 4 °C/min opp til 310 °C, som ga en analysetid på 45 minutter. For at løsningsmiddelet (toluene-metanol) ikke skulle ødelegge detektoren opererte vi med en forsinkelse på 2 minutter i starten av hver analyse (Rosell & Sundsdal 2001). Maskinen ble kalibrert hver morgen før analysene ble gjennomført.

Forsøksdyr

I forsøkene ble det benyttet til sammen 162 2-årige ørreter (lengde: $\bar{x} = 7,7 \text{ cm} \pm \text{SD } 0,7$) som gikk i kar i klekkeriet. Forsøksfiskene ble tilfeldig utvalgt med håv fra et kar med 3500 fisk og flyttet over til forsøkskaret for akklimatisering i 12,3 timer ($\pm \text{SD } 2,9$). Under

akklimatiseringen fikk de ikke mat. Etter forsøket målte vi lengden til hver fisk før de ble lagt tilbake i karet de var hentet fra. Tre fisker ble benyttet i hvert forsøk. Pilotforsøk (n = 7) viste at flere enn tre individer var vanskelig å sikkert skille fra hverandre under eksperimentene. Vanntemperaturen under forsøkene var stabil omkring 7,6 °C (\pm SD 1,2). Våre undersøkelser er derfor gjort ved temperaturer som tilsvarer høst og vår, tiden da minken spiser mest fisk (Gerell 1968; Wise m. fl. 1981; Brzeziński 2008) og ørretene i forsøkene ligger innenfor den størrelsen som minken normalt fanger mest av (Cuthbert 1979).

Forsøkskar

Forsøkskaret (216L x 40B x 17H cm) (Fig. 1) fylte vi til vanndybden var 12 cm, til sammen 118 liter vann. Fisken ble holdt innenfor et sentralt område i karet (105L x 40B x 17H cm) som var avgrenset med vegger av gjennomsiktig plexiglass i begge ender (Figur 1). I veggen oppstrøms var det et hull til innslipp av vann gjennom en slange (diameter 25 mm) tilsluttet grunnvannskilden. Veggen nedstrøms var gjennomhullet slik at vannet kunne renne fritt gjennom. Gjennomstrømningen i karet var 4 L/min. Over det avgrensede fiskeområdet la vi et rutenett med 40 ruter som hver målte 10x10 cm (Figur 1). I begge ender av karet ble det plassert undervannskameraer (Colour Bullet Camera NTSC, Velleman[®] Components N.V. og B/W CCD Bullet Camera, Velleman[®] Components N.V.) vendt inn mot fiskeområdet, og kamera (VCC-4592P, Sanyo Electric Co., Ltd) i taket for å filme ovenfra. Kameraene var koblet opp til en digital opptaksenhet (AVerDiGi 1304 NET, AVerMedia Technologies, Inc.) og en monitor (FP 51G LCD Monitor, BenQ Corporation).

Forsøksdesign

Før hvert forsøk ble de tre fiskene observert via monitorskjermen i 5 minutter for å kontrollere adferden. Under hvert eksperiment ble fisken filmet i 20 minutter etter at avføring var tilsatt. Ved analyser av opptakene i etterkant målte vi flukt- og frystid i sekunder og fluktavstand som antall kryssede linjer av rutenettet. Vi definerte at 75 % av fiskens lengde måtte krysse en linje for at det skulle telles med som en linjekrysning. Karet var fritt for substrat siden fiskene er vant til dette. I nedre del av fiskeområdet laget vi et skjulested for fiskene som bestod av en rund og en flat stein, der den flate ble lagt hvilende på den runde slik at det ble dannet en grotte med åpning i begge ender (Figur 1f). Rundt hele karet ble det dekket med en svart presenning med små kikkeshull for at fisken ikke skulle reagere på observatørens tilstedeværelse.

Avføringsprøvene ble tilsatt ved vanninnløpet i veggen oppstrøms via en slange (Figur 1c). Vi blandet 0,5 gram avføring med 5mL vann i et dramsglass og ristet til det var helt oppløst. Mengden ble bestemt ut fra pilotforsøk (n = 7). Blandingen ble deretter sprøytet inn i slangen som ledet ned i karet. Vi gjennomførte tre ulike eksperimentelle behandlinger med 18 replikater, hver med tre fisk, per eksperiment; (1) avføring fra mink føret med ørret, (2) avføring fra mink føret med MUK og (3) avføring fra bever. Hvert eksperiment ble utført på nøyaktig samme måte.

Mellom hvert replikat ble karet og utstyret tømt for vann og skrubbet med børste, og mellom hver eksperimentelle behandling ble karet og utstyret rensert med sprit (70 %). Fisk som lå i skjulested når forsøket startet (n=9 for ørret utsatt for avføring fra mink føret med ørret, n=14 for ørret utsatt for avføring fra mink føret med MUK, n=12 for ørret utsatt for beveravføring; til sammen n=37) ble utelatt fra statistiske analyser. Fisk som utviste fryktresponser som økt gjellefrekvens og gaping (n=3) ble utelatt fra de statistiske analysene siden det var vanskelig å studere like nøyaktig i alle forsøkene på grunn av for dårlig bildeoppløsning på kameraene.

Dataanalyser

Dataene våre oppfylte ikke forutsetningene om normalfordeling og konstant varians (Sokal & Rohlf 1995), og vi benyttet derfor ikke-parametrisk Kruskal-Wallis med Bonferroni post hoc test og $\sigma = 0,05$ for å sammenligne reaksjonene (flukttid, frystid og fluktavstand målt i linjekryss). Dataanalysene ble gjennomført i statistikkprogrammet SPSS versjon 15.0 og Analyse-it for Excel versjon 2.03. Tabeller og figurer ble laget i SPSS og MS-Word.

For å undersøke om det fantes forskjeller mellom GK-spekterene til avføringsgruppene, benyttet vi partial least squares (PLS1) regression. PLS1 er en multivariat analyse som aktivt bruker informasjonen i Y til å finne Y-relevante strukturer i X (Esbensen 2002) (for detaljer, se Rosell & Steifetten 2004). Avføringsgruppene ble skilt med tallene 1, 2 og 3. PLS1 ble benyttet fordi X-variablene var sterkt interkorrelert og antallet X-variabler var høyere enn antall prøver (Wold m. fl. 1983). For analysen ble total ione strøm (TIS) per tidsenhet (165 per minutt, til sammen 7087) brukt som X-variabler og antall avføringsprøver (18x3=54) brukt som Y-variabler. Alle TIS-verdiene ble skalert ved at de ble delt på den høyeste verdien innad i prøven for å minimere effekten av variasjon mellom prøvene. Metoden trekker ut et lite antall PLS1-komponenter (PC'er) som representerer den relevante informasjon fra modellen. Vi brukte verdiene bekreftet R-kvadrat og "root mean square error of prediction" (RMSEP) for å vurdere resultatene. Bekreftet R-kvadrat er et mål på

forutsigbarheten av modellen og jo nærmere 1 jo bedre. RMSEP er den gjennomsnittlige forskjellen mellom forventet og målte responsverdier og jo nærmere 0 jo bedre.

Statistikkprogrammet som ble benyttet var The Unscrambler 9.7 (CAMO Software AS).

Resultater

Kjemiske analyser

Avføringsgruppene (mink fôret med ørret, mink fôret med MUK og bever) var forskjellige i den kjemiske sammensetningen (Figur 2a-c). En full kryss-validerings analyse viste at variansen blir forklart i matrisene ved hjelp av kun to PCer, PC1 og PC2: X-forklaring 93%, 3% og Y-forklaring 6%, 78%. De tre gruppene ble klart adskilt fra hverandre (Figur 3). "Residual variance" for Y-matrisen blir minimalt lavere etter PC2 (Figur 3). Forventet Y mot målt Y ga $R^2 = 0,86$ og $RMSEP = 0,29$.

Flukttid

Flukttiden var signifikant lengre hos ørret utsatt for avføring fra mink fôret med ørret ($n=43$, $\bar{x} \pm SD = 7 \pm 34,95$) sammenlignet med avføring fra mink fôret med MUK ($n=40$, $\bar{x} \pm SD = 2 \pm 9,26$) og beveravføring ($n=42$, $\bar{x} \pm SD = 0 \pm 0,00$) (Tabell 1). Det var ingen signifikant forskjell i flukttid mellom avføring fra mink fôret med MUK og beveravføring (Tabell 1).

Frystid

Det var også en signifikant lengre frystid hos ørret utsatt for avføring fra mink fôret med ørret ($n=43$, $\bar{x} \pm SD = 179,69 \pm 324,55$) sammenlignet med avføring fra mink fôret med MUK ($n=40$, $\bar{x} \pm SD = 2,17 \pm 9,43$) og beveravføring ($n=42$, $\bar{x} \pm SD = 0 \pm 0,00$) (Tabell 1). Det var ingen signifikant forskjell i frystid mellom avføring fra mink fôret med MUK og beveravføring (Tabell 1).

Fluktavstand

Det var signifikant større fluktavstand hos ørret utsatt for avføring fra mink fôret med ørret ($n=43$, $\bar{x} \pm SD = 3,61 \pm 15,66$) sammenlignet med avføring fra mink fôret med MUK ($n=40$, $\bar{x} \pm SD = 1,33 \pm 5,53$) og beveravføring ($n=42$, $\bar{x} \pm SD = 0 \pm 0,00$) (Tabell 1). Det var ingen signifikant forskjell i fluktavstand mellom avføring fra mink fôret med MUK og beveravføring (Tabell 1).

Diskusjon

Resultatene bekreftet hypotesen vår om at ørretens antipredatoradferd var forskjellig når den ble eksponert for avføring fra den innførte predatoren amerikansk mink som har spist ørret, mink som har spist MUK og ikke-predatoren Eurasiatisk bever. Vi fant at ørret reagerte signifikant sterkere på avføring fra mink føret med ørret, sammenlignet med både mink føret med MUK og beveravføring. Vi fant også at avføring fra mink føret med MUK lå mellom responsen av mink føret med ørret og beveravføring, men dette var ikke signifikant. Begge våre prediksjoner ble derfor støttet. Ørreten reagerte ikke i det hele tatt på beveravføringen. Det var neppe overraskende, siden den er en ikke-predator, og avføringen øyensynlig ikke inneholder olfaktoriske stimuli som er viktig for ørretens fitness. I følge Lima & Dill (1990) reagerer byttedyret med antipredatoradferd bare på de kjemiske stimuli som den oppfatter som farlige, ettersom dette ellers ville gått på bekostning av aktiviteter som furasjering og reproduksjon. Resultatene fra GK-spektrene støttet våre resultater indirekte, i det de viste at det var en klar forskjell i kjemisk sammensetting av stoffer hos de tre avføringsgruppene. Dette vil sannsynligvis resultere i ulike olfaktoriske stimuli. Tidligere har Albone (1984) funnet at luktstoffer ofte er komplekse blandinger av mange kjemiske stoffer som det er vanskelig å finne eksakt. En multivariat kalibreringsmetode som PLS er derfor nyttig for å sammenligne GK-spektrene (Esbensen 2002).

Våre resultater var konsistente både for både flukttid og frystid, som er de vanligste antipredatoradferdene fisk utviser i møte med en predator (Blanchet m.fl 2007). I tillegg viste fluktavstand samme resultat. Minken er en nylig introdusert art i norsk fauna (Bevanger & Ålbu 1986). Våre resultater indikerer at ørreten reagerer forskjellig på minkens avføring sannsynligvis fordi den gjenkjenner alarmsignaler fra sin egen art. I følge Salo m.fl (2006) vil byttedyr være predatornaive og mangle antipredatoroppførsel i situasjoner med fremmede predatorer, noe som også støttes av Kinnear m.fl (1998). Våre resultater viser at ørreten utviser fryktrespons ved eksponering av avføring fra mink foret med ørret. Dette kan vise at olfaksjon via en potensiell predators avføring kan være hensiktsmessig i situasjoner der man møter fremmede predatorer. Mirza & Chivers (2001b) har også vist at ørret som blir utsatt for lukten av døde artsfrender viser fryktrespons. Tilsvarende er kjent fra "fatheaded minnows" (*Pimephales promelas*) (Ferrari m. fl. 2006), "starry goby" (*Asterropteryx semipunctatus*) (Larson & McCormick 2005), bekkerøye (*Salvelinus fontinalis*) (Mirza & Chivers 2003), regnbueørret (*Oncorhynchus mykiss*) (Andgradi 1992; Mirza m.fl 2006), røye (*S. alpinus*) (Vilhunen & Hirvonen 2003) og laks (*Salmo salar*) (Leduc m. fl. 2007).

Kats & Dill (1998) og Chivers & Mirza (2001a) viste at det siste måltidet predatoren har inntatt, gir den viktigste kjemiske informasjonen som blir benyttet av byttedyr i evalueringen av predasjonsrisikoen. Slik diettgjenkjennelse er også vist i Mathis & Smith (1993), Brönmark & Petterson (1994), Laurila m. fl. (1997), Stabell & Lwin (1997) og Chivers & Mirza (2001b).

Hvordan pattedyr spesielt påvirker fiskebestander er lite kjent, men Taastrøm & Jacobsen (2006) viste at oter (*Lutra lutra*) spiser mye laksefisk i områder hvor fisken er tilstede. Brzeziński (2008) viste at minken er en generalist som kan være svært effektiv og ha en stor sesongvariasjon i dietten, men først og fremst predateres frosk, fisk, fugl og kreps. Hvordan minken påvirker ørretpopulasjoner i Norge vet vi lite om, men Heggenes & Borgstrøm (1988) viste at den lokalt kan gjøre stor skade på kort tid. I samfunn med andre mer lettfangede arter er ikke minken en begrensende faktor for ørret (Burges & Bider 1980). I små elver og bekker med ørret og/eller laks som eneste art(er) konkluderte likevel Heggenes & Borgstrøm (1988) med at minken utgjør en vesentlig risikofaktor for populasjonen.

Vi konkluderer med at ørreten ikke gjenkjenner mink, men viser relevant antipredatoradferd basert på olfaktoriske stimuli i minkens avføring, og på bakgrunn av dette vurderer predasjonsrisikoen som høy eller lav. Uansett kan det tenkes at for ørret er visuell gjenkjenning av mink viktigere enn olfaktorisk, da mink stort sett jakter fra bredden og ikke svømmende (Poole & Dunstone 1976; Melquist m. fl. 1981).

Takk til

Torgeir Grimstveit for disponering av forsøksdyr, Bø Fiskelag for lån av klekkeriet og disponering av forsøksfisk og Bjørn Steen for hjelp med GK-analyser. Frank Rosell og Jan Heggenes for veiledning. Oliver Tomick for hjelp til å tyde PLS resultater. Frode Bergan, Pål Andreas Hoel, Kristian Ingdal og Bård Andreas Lassen for praktisk hjelp.

Litteraturliste

- Albone, E. S. 1984. Mammalian Semiochemistry. The Investigation of Chemical Signals Between Mammals. Wiley, J. & Sons Ltd. New York.
- Angradi, T. R. 1992. Effects on predation risk on foraging behavior of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Canadian Journal of Zoology 70:355-360.
- Bailey, K. M. & Duffy-Anderson, J. T. 2001. Fish predation and mortality. Alaska Fisheries Science Center, Seattle, WA, USA. I: Steele, J. H., Thorpe, S. A. & Turekian, K. K. Marine Biology. 2009. s. 322-329.
- Bevanger, K. & Ålbu, Ø. 1986. Mink *Mustela vison* i Norge. Økoforsk utredning 1986:6. Trondheim, Norge.
- Blanchet, S., Bernatchez, L. & Dodson, J.J. 2007. Behavioural and growth responses of a territorial fish (Atlantic salmon, *Salmo salar*, L.) to multiple predatory cues. Ethology 113:1061-1073.
- Bowen, W. D. 1997. Role of marine mammals in aquatic ecosystems. Marine Ecology Progress Series 158: 267-274.
- Brown, G. E., Chivers, D. P. & Smith, J. F. 1997. Differential learning rates of chemical versus visual cues of a northern pike by fathead minnows in a natural habitat. Environmental Biology of Fishes 49:89-96.
- Brown, G. E., Paige, J. A. & Godin, J. J. 2000. Chemically mediated predator inspection behaviour in the absence of predator visual cues by a characin fish. Animal Behaviour 60:315-321.
- Brown, G. E. 2003. Learning about danger: chemical alarm cues and local risk assessment. Fish & Fisheries 4:227-234.
- Brown, G. E. 2005. Local predation risk assessment based on low concentration chemical alarm cues in prey fishes: Evidence for threat-sensitivity. I: Mason, R. T., LeMaster, M. P. & Müller-Schwarze, D. (red). Chemical Signals in Vertebrates 10. Springer US. s. 312-320.
- Brown, G. E., Rive, A. C., Ferrari, M. C. O. & Chivers, D. P. 2006. The dynamic nature of anti-predator behaviour: prey fish integrate threat-sensitive anti-predator responses within background levels of predation risk. Behavioral Ecology and Sociobiology 61:9-16.

- Brzeziński, M. 2008. Food habits of the American mink *Mustela vison* in the Mazurian Lakeland, Northeastern Poland. *Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde* 73: 177-188.
- Burgess, S. A. & Bider, J. R. 1980. Effects of stream habitat improvement on invertebrates, trout populations and mink activity. *Journal of Wildlife Management* 44:871-880.
- Brönmark, C. & Pettersson, L. B. 1994. Chemical cues from piscivores induce a change in morphology in a crucian carp. *Oikos* 70:396-402.
- Caro, T. 2005. *Antipredator Defenses In Birds And Mammals*. Chicago (US) and London (UK). The University Of Chicago Press.
- Chivers, D. P., Brown, G. E. & Smith, R. J. F. 1996. The evolution of chemical alarm signals: Attracting predators benefits alarm signal senders. *The American Naturalist* 148:649-659.
- Chivers, D. P. & Mirza, R. S. 2001a. Importance of predator diet cues in responses of larval wood frogs to fish and invertebrate predators. *Journal of Chemical Ecology* 27:45-51.
- Chivers, D. P. & Mirza, R. S. 2001b. Predator diet cues and the assessment of predation risk by aquatic vertebrates: A review and prospectus. I: Marchlewska-Koj, A., Lepri, J. J. & Müller-Schwarze, D. (red). *Chemical signals in vertebrates* 9. Springer US. s. 227-284.
- Chivers, D. P. & Smith, R. J. F. 1998. Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems: a review and prospectus. *Ecoscience* 5: 338-352.
- Cote, D., Gregory, R.S. & Stewart, H.M.J. 2008. Size-selective predation by river otter (*Lontra canadensis*) improves refuge properties of shallow coastal marine nursery habitats. *Canadian Journal of Zoology* 86: 1324-1328
- Cuthbert, J. H. 1979. Food studies of feral mink (*Mustela vison*) in Scotland. *Aquaculture Research* 10:17-25.
- Dill, L. M. 1987. Animal decision-making and its ecological consequences: The future of aquatic ecology and behaviour. *Canadian Journal of Zoology* 65:803-811.
- Esbensen, K. H. 2002. *Multivariate data analysis- in practice: An introduction to multivariate data analysis and experimental design*. 5th ed. Oslo: Camo.
- Ferrari, M. C. O., Trowell, J. J., Brown, G. E. & Chivers, D. P. 2005. The role of learning in the development of threat-sensitive predator avoidance by fathead minnows. *Animal Behaviour* 70:777-784.

- Ferrari, M. C. O., Capitanía-Kwok, T. & Chivers, D.P. 2006. The role of learning in the acquisition of threat-sensitive responses to predator odours. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:522-527.
- Ferrari, M. C. O., Messier, F. & Chivers, D. P. 2008. Can prey exhibit threat-sensitive generalization of predator recognition? Extending the Predator Recognition Continuum Hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B-Biological sciences* 275:1811-1816.
- Ferrari, M. C. O., Wisenden, B.D. & Chivers, D.P. 2010. Chemical ecology of predator-prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 88:698-724.
- Gerell, R. 1968. Food habits of the mink, *Mustela vison* Schreb., in Sweden. *Viltrevy* 5:119-211.
- Grostal, P. & Dicke, M. 1999. Recognising one's enemies: a functional approach to risk assessment by prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:258-264.
- Haarberg, O & Rosell, F. 2006. Selective foraging on woody plant species by the Eurasian beaver (*Castor fiber*) in Telemark, Norway. *Journal of Zoology* 270:201-208.
- Heggenes, J. & Borgstrøm, R. 1988. Effect of mink, *Mustela vison* Schreber, predation on cohorts of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *S. trutta* L., in three streams. *Journal of Fish Biology* 33:885-894.
- Jachner, A. & Janecki, T. 1999. Feeding and growth response of roach (*Rutilus rutilus*), to alarm substance. *Environmental Biology of Fishes* 54:433-437.
- Jachner, A. 2001. Anti-predator behaviour of naive compared with experienced juvenile roach. *Journal of Fish Biology* 59:1313-1322.
- Kats, L. B & Dill, L. M. 1998. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience* 5:361-394.
- Kinnear, J. E., Onus, M. L. & Sumner, N. R. 1998. Fox control and rock-wallaby population dynamics-II: An Update. *Wildlife Research* 25:81-88.
- Larson, J. K. & McCormick, M. I. 2005. The role of chemical alarm signals in facilitating learned recognition of novel chemical cues in a coral reef fish. *Animal Behaviour* 69:51-57.
- Laurila, A., Kujasalo, J. & Ranta, E. 1997. Different antipredator behavior in two anuran tadpoles: effects of predator diet. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40:329-336.

- Leduc, A. O. H. C., Roh, E., Breau, C. & Brown, G. E. 2007. Learned recognition of a novel odour by wild juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, under fully natural conditions. *Animal Behaviour* 73:471-477.
- Lefcort, H., Ben-Ami, F. & Heller, J. 2006. Terrestrial snails use predator-diet to assess danger. *Ethology* 24:97-102.
- Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619-640.
- Magurran, A. E. 1989. Acquired recognition of predator odour in the European minnow (*Phoxinus phoxinus*). *Ethology* 82:216-223.
- Mathis, A. & Smith, R. J. F. 1993. Fathead minnows, *Pimephales promelas*, learn to recognize northern pike, *Esox lucius*, as predators on the basis of chemical stimuli from minnows in the pikes diet. *Animal Behaviour* 46:645-656.
- Melquist, W. E., Whitman, J. S. & Hornocker, M. G. 1981. Resource partitioning and coexistence of sympatric mink and river otter population. I: Chapman, J. A. & Purseley, P (red). *Proceedings of the Worldwide Furbearer Conference*. Vol 1. s. 187-220. Frostburg State College, Maryland, USA.
- Miranda, R., Copp, G. H., Williams, J., Beyer, K. & Gozlan, R. E. 2008. Do Eurasian otters *Lutra lutra* (L.) in the Somerset Levels prey preferentially on non-native fish species? *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* 172: 339-347
- Mirza, R. S. & Chivers, D. P. 2001a. Learned recognition of heterospecific alarm signals: The importance of mixed predator diet. *Ethology* 107:1007-1018.
- Mirza, R. S. & Chivers, D. P. 2001b. Are chemical alarm cues conserved within salmonid fishes? *Journal of Chemical Ecology* 27:1641-1655.
- Mirza, R. S. & Chivers, D. P. 2003. Predator diet cues and the assessment of predation risk by juvenile brook charr: do diet cues enhance survival? *Canadian Journal of Zoology* 81:126-132.
- Mirza, R. S., Mathis, A. & Chivers, D. P. 2006. Does temporal variation in predation risk influence the intensity of antipredator responses? A test of the risk allocation hypothesis. *Ethology* 112:44-51.
- Müller-Schwarze, D. 2006. *Chemical Ecology of Vertebrates*. New York, US. Cambridge University Press.
- Pole, T. B. & Dunstone, N. 1976. Underwater predatory behavior of the American mink (*Mustela vison*). *Journal of Zoology* 178:395-412.


- Pollock, M. S. and Chivers, D. P. 2003. Does habitat complexity influence the ability of fathead minnows to learn heterospecific chemical alarm cues? *Canadian Journal of Zoology* 81:937-927.
- Rosell, F & Hovde, B. 2001. Methods of aquatic and terrestrial netting to capture Eurasian beavers. *Wildlife Society Bulletin* 29:269-274.
- Rosell, F., & Sundsdal, L. J. 2001. Odorant source used in Eurasian beaver territory marking. *Journal of Chemical Ecology* 27:2471-2491.
- Rosell, F. & Steifetten, Ø. 2004. Subspecies discrimination in the Scandinavian beaver (*Castor fiber*): combining behavioural and chemical evidence. *Canadian Journal of Zoology* 82:902-909.
- Salo, P., Korpimäki, E., Banks, P. E., Nordström, M. & Dickman, C. R. 2006. Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proceedings of the Royal Society B-Biological sciences* 274:1237-1243.
- Sih, A., Ziemba, R. & Harding, K. C. 2000. New insights on how temporal variation in predator risk shapes prey behaviour. *Trends in Ecology and Evolution*. 15:3-4.
- Sokal R. R & Rohlf F. J. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 3rd edition. W. H. Freeman and Company, New York.
- Stabell, O. B. & Lwin, M. S. 1997. Predator-induced phenotypic changes in crucian carp are caused by chemical signals from conspecifics. *Environmental Biology of Fishes* 49:145-149.
- Stephens, D. W. & Krebs, J. R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Steifetten, Ø. & Uren, G. 1997. Dagens beverforvaltning: et komparativt studie av tellende areal og tellende vannlengde som tildelingsgrunnlag for jakt og fangst av bever. B.Sc. Thesis, Telemark University College, Bø i Telemark, Norway.
- Taastrøm, H. M. & Jacobsen, L. 1999. The diet of otters (*Lutra lutra* L.) in Danish freshwater habitats: comparisons of prey fish populations. *Journal of Zoology* 248:1-13.
- Thompson, P.M., McConnell, B.J., Tollit, D.J., Mackay, A., Hunter, C. & Racey, P.A. 1996. Comparative distribution, movements and diet of harbour and grey seals from the Moray Firth, NE Scotland. *Journal of Applied Ecology* 33:1572–1584.
- Vilhunen, S. & Hirvonen, H. 2003. Innate antipredator responses of Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*) depend on predator species and their diet. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55:1-10.

- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J. & Melillo, J. M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Wise, M. H., Linn, I. J. & Kennedy, C. R. 1981. Comparison of feeding ecology of the mink (*Mustela vison*) and the otter (*Lutra lutra*). *Journal of Zoology* 195:181-213.
- Wisenden, B. D. 2003. Chemically-mediated strategies to counter predation. I: Colin, S. P & Marshall, N. J (red). *Sensory processing in the aquatic environment*. Springer US. s. 236-251.
- Wold, S., Martens, H. & Wold, H. 1983. The multivariate calibration problem in chemistry solved by the PLS method. I: Kågstrøm, B. & Ruhe, A. (red.). *Lecture Notes in Mathematics*, Vol. 973. Springer-Verlag, Berlin. s. 286-293.
- Ylönen, H., Kortet, R., Myntti, J. & Vainikka, A. 2007. Predator odor recognition and antipredatory responses in fish: does the prey know the predator diel rhythm? *Acta Oecologica* 31:1-7.

Tabell 1: Kruskal-Wallis Bonferroni post hoc test. Ørret (n = 43), MUK (maskinutbeinet kylling n = 40) og bever (n = 42).

Avføringsgrupper	Flukttid		Frystid		Fluktavstand	
	<i>H</i>	p	<i>H</i>	p	<i>H</i>	p
Ørret vs. MUK	14,78	0,0406	35,88	0,0001	16,36	0,0221
Ørret vs. Bever	14,78	0,0003	35,88	0,0001	16,36	0,0001
MUK vs. Bever	14,78	0,4484	35,88	0,5217	16,36	0,4457

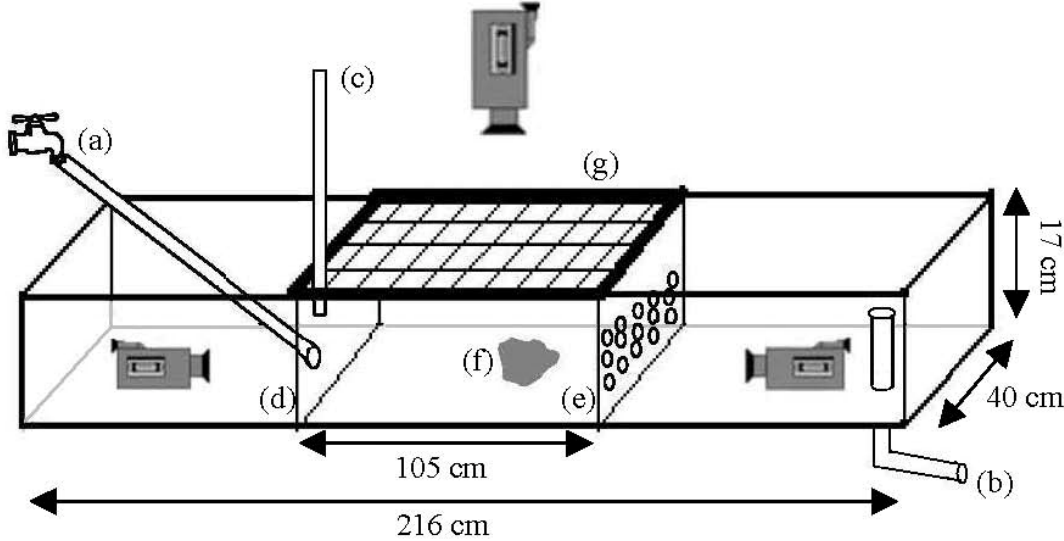
Figurer

Figur 1: Skjematisk oversikt av forsøkskaret med vanninntak (a), vannutløp (b) og slangen avføring ble tilsatt gjennom (c). Fiskene ble holdt i området i midten, avgrenset med plexiglass i begge ender. I veggen oppstrøms (d) var det kun ett hull til innslipp av vann, mens veggen nedstrøms (e) var gjennomhullet for utslipp av vann. Innenfor avgrensingen hadde fisken et skjulested (f) og over avgrensingen lå et rutenett (g). Symbolene  viser kameraenes plassering, to undervannskameraer som filmet inn mot avgrensingen og ett kamera som filmet ovenfra.

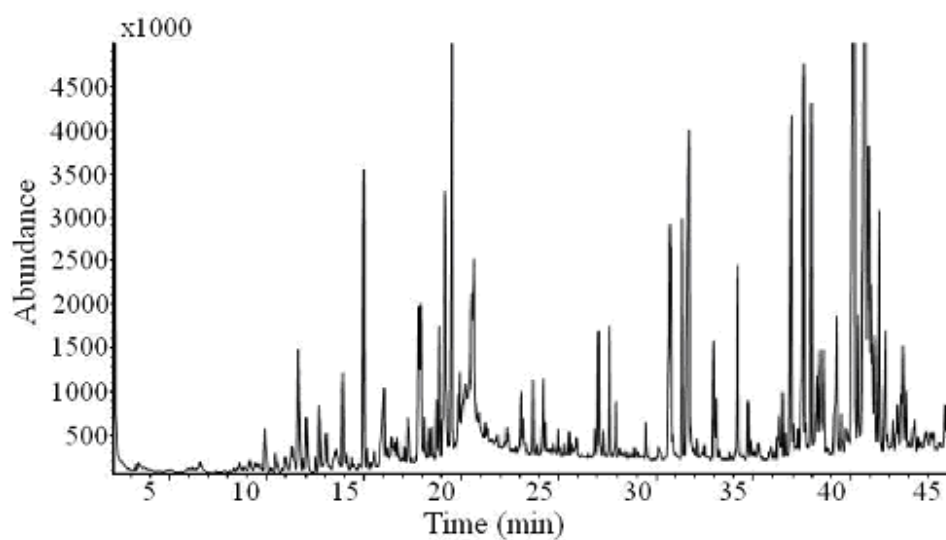
Figur 2a-c: Typisk gasskromatografi spekter for avføring fra bever (figur 2a), avføring fra mink fôret med maskinutbeinet kylling (figur 2b) og avføring fra mink fôret med ørret (figur 2c).

Figur 3: Partial Least Square (PLS1) for avføringsgruppene fra 2- og 3-årige hunnmink. Plottene viser posisjonene til hver enkelt gasskromatografi analysert avføringsprøve: ● MUK (avføring fra mink fôret med maskinutbeinet kylling, n =18), □ ørret (avføring fra mink fôret med ørret, n=18) og ▲ bever (avføring fra bever, n=18)

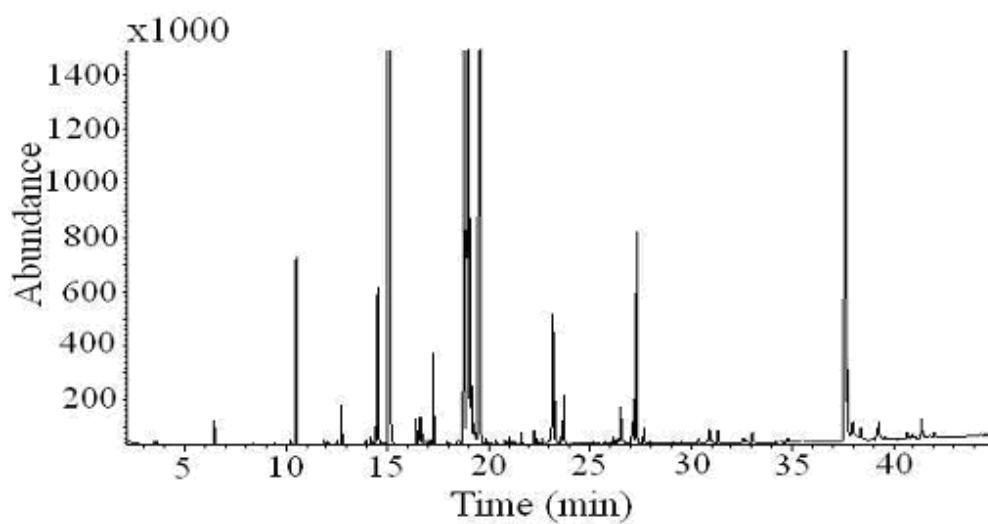
Figur 1:



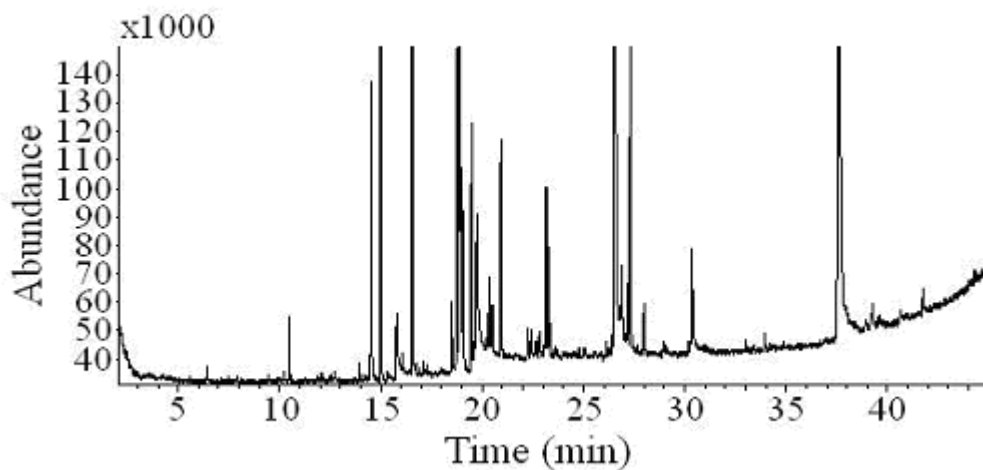
Figur 2a:



Figur 2b:



Figur 2c:



Figur 3:

