



Uit

NORGES
ARKTISKE
UNIVERSITET

Norges fiskerihøgskole – Fakultet for biovitenskap, fiskeri og økonomi

Effekt av endringer i biomasse av torsk og hyse i Barentshavet

- en økosystemmodellering.

Camilla Kvitberg Lehne

Masteroppgave i Fiskeri- og havbruksvitenskap 60 stp

Mai 2019



Forord

Denne masteroppgaven markerer slutten på 5 år med studie ved Norges fiskerihøgskole. Årene har vært fylt med kunnskap, spenning, utfordringer og noen ganger frustrasjon, og summen er lykke. Det er mange som har bidratt til en flott studietid, og jeg vil gjerne takke noen av disse her.

Først vil jeg takke min veileder Torstein Pedersen for bidrag med kunnskap, gode forklaringer og tålmodighet.

Takk til mine medstudenter Anette Walle, Eskil Dahl Olaussen og Ingunn Solheim Johnsen for gode kollokvier de siste årene.

Jeg vil også takke min familie for støtte og oppmuntring. Den største takken går til min kjære mann Kristian for uvurderlig kjærighet og motivasjon.

Tromsø, mai 2019

Camilla Kvitberg Lehne

Sammendrag

Med økende havtemperaturer er det forventet at varmekjære arter vil vandre nordover og inn i Barentshavet, og at torsken i dette området vil vandre lengre nord og øst. Det er også en forventning at torskebiomassen vil øke i Barentshavet på grunn av økt primærproduksjon. En sammenligning av biomassene til torsk og hyse i seks ulike økosystemer med ulike temperaturer viser at Færøyene danner et skille. I områder med kaldere temperaturer enn 7,4 °C, som ved Færøyene, dominerer torskebiomassen. I økosystemer med høyere temperaturer endrer biomasseforholdet mellom torsk og hyse seg, og det blir relativt høyere hysebiomasse. De største biomassevariasjonene for totalbestanden til torsk og hyse er ved Færøyene og for gytebestanden i Barentshavet. Historiske endringsmønstre for bestandsbiomassene til torsk og hyse har vist at retninger på endringsmønstrene til torsk og hyse kan skyldes opp-og nedganger i biomassene samt høy fiskedødelighet. At endringsmønstrene i Nordsjøen og i Irskesjøen viste en hysebiomasse som fortsatte å øke når torskebiomassen minket, indikerer at i disse økosystemene kan hysebiomassen drive ned torskebiomassen. Ved å bruke en økosystemmodell (Ecopath med Ecosim) for Barentshavet ble det simulert et scenario der hysebiomassen ble økt til samme nivå som torskens biomasse, og i et annet scenario for en økosystemmodell for Ullsfjord ble hysebiomasse økt til høyere verdier enn torskebiomasse. En økning av hysebiomasse i Barentshavet og i Ullsfjorden påvirket de gruppene som hadde interaksjoner med denne arten. Toppredatorer i begge økosystemene fikk en økning i biomasse, men torsk i Barentshavet fikk ingen endringer i dietten eller i biomassen. I scenariet for Ullsfjorden økte stor torsk andelen hyse i dietten, og torskebiomassen økte. Som følge av økt predasjon fra flere grupper, blant andre hyse, fikk liten torsk fikk en reduksjon. Strukturen i et økosystem kan være avgjørende for utfallet av en arts biomasseendring.

Innholdsfortegnelse

Forord	iii
Sammendrag	v
1 Innledning	1
1.1 Bakgrunn	1
1.2 Ulike havmiljø	2
1.3 Torsk og hyse	5
1.4 Forvaltning og fangstutbytte	6
1.5 Effekter av klimaendringer	6
1.6 Oppgavens problemstilling og oppbygging	8
2 Materialer og metoder	11
2.1 Datainnsamling	11
2.2 Statistiske utregninger	12
2.3 Økosystemmodeller	12
2.4 Ecopathmodell for Barentshavet og Ullsfjord	13
2.4.1 Parametere i Ecopath og balansering av modell.....	15
2.4.2 Scenarier.....	15
3 Resultater	17
3.1 Miljøforhold, primærproduksjon og alder og lengde ved kjønnsmodning hos torsk og hyse	17
3.2 Biomasse og temperaturer	19
3.2.1 Barentshavet.....	24
3.2.2 Island.....	26
3.2.3 Færøyene.....	28
3.2.4 Nordsjøen.....	30
3.2.5 Irskesjøen.....	32
3.2.6 Det Keltiske hav.....	34
3.3 Økosystemmodellering	36
3.3.1 Barentshavet.....	36
3.3.2 Ullsfjord.....	38
3.3.3 Trofisk nivå, trofisk effekt og nøkkelarter	40
4 Diskusjon	42
4.1 Sammenheng mellom biomasse av torsk og hyse og temperatur	42

4.2	Historiske biomasseendringer i seks ulike økosystem	44
4.3	Variasjoner i biomasse hos torsk og hyse	44
4.4	Trofiske interaksjoner og drivkrefter i et modellert økosystem	45
4.5	Topp-ned (top- down) versus bunn-opp (bottom-up) effekter.....	47
5	Konklusjon	48
	Referanser.....	50
	Appendiks	1

1 Innledning

1.1 Bakgrunn

Et varmere klima har ført til flere endringer som påvirker arktiske økosystem. Forandringer i havtemperatur, sirkulering av næringsstoffer, havis og lysgjennomtrenging er noen av faktorene som bidrar til forandringer som hittil er ukjente i det arktiske næringsnett (Bentley et al., 2017). For hvilken som helst fiskeart har bestandsbiomassen innvirkning av tilgjengelige byttedyr, tetthet av konkurrerende arter og predatorer som kan påvirke dødeligheten på juveniler (Dolgov, 2009). Men den største trusselen er fiske, og kombinert med en forverring av klima og oseanografiske forhold kan populasjoner reduseres til et irreversibelt nivå (Hiddink et al., 2008). Miljømessige variasjoner, som temperaturendringer, kan påvirke fiskebestander direkte og indirekte (Landa et al., 2014) Direkte effekt på fiskens fysiologi ved temperaturendringer i fiskens habitat, og indirekte effekt relatert til beite på dyreplankton ved temperaturendring i økosystemet. Endringene av klima kan også føre til at lagdelingene i vannmassenes blir høyere og dette resulterer i en større energiresirkulasjon i de øvre vannlagene som er til fordel for pelagiske arter (Drinkwater et al., 2011). Høyere temperaturer har ført til økt primærproduksjon i Barentshavet, som følge av tidligere og lengre oppblomstring. Men økt lagdeling i vannmassene kan føre til en reduksjon i primærproduksjonen i noen områder (Dalpadado et al., 2014).

Økosystemet i Barentshavet omfatter noen av verdens største bestander av torsk, *Gadus morhua*, og hyse, *Melanogrammus aeglefinus*, og disse trofiske nivåene blir opprettholdt av et rikt samfunn av diverse dyreplankton (Dalpadado et al., 2014). Noen bestander i Nordøst-Atlanteren er mye påvirket av miljøfaktorer, som varme og kalde perioder, og er dermed potensielt forutsigbare (Årthun et al., 2018). Det er forventet at høyere temperaturer i Barentshavet vil påvirke torskebestanden positivt i perioder på 2-3 år, men på lang sikt forventes det en gradvis reduksjon. Det tar 2-4 år til Barentshavet endrer temperatur etter en temperaturendring i atlantehavsvannet i innsiget. Dette gir en endring i bestandsbiomassen til torsk etter 7 år (Årthun et al., 2018). Med innsiget av varmt vann fra Atlanterhavet kommer også varmekjære arter, som kolmule (Dolgov et al., 2009) og makrell (Drinkwater et al., 2011), og det vil være viktig å ha kunnskap om hvilke effekter endringer i artssammensetning kan ha på alle trofiske nivå. Forståelsen av interaksjonene i trofiske nivåer og avgjørende faktorer i diettsammensetninger hos kommersielle arter er en viktig del av en økosystembasert

fiskeriforvaltning (Pauly et al., 1998). Datainnsamlinger på diett må derfor skje kontinuerlig, slik at endringer blir fanget opp. Det skal tas hensyn til at ingen fiskebestand lever isolert fra økosystemet og andre bestander, og sammenhengen mellom flere bestander i økosystemet må derfor være i fokus. I praksis er det mye arbeid som gjenstår før økosystembasert fiskeriforvaltning er ordentlig integrert. Det trengs store investeringer i overvåkning og forskning for å tilegne en rådgiving tilstrekkelig med kunnskap (Nærings- og fiskeridepartementet, 2018). Det er dette som er bakgrunnen for min oppgave, som avgrenses til å omhandle effekter av endring i torsk- og hysebiomasse i Barentshavet.

1.2 Ulike havmiljø

Oppvarmingen av Arktis er to til tre ganger raskere enn resten av den globale oppvarmingen (Bentley et al., 2017), og det er variasjoner i Norskehavet som bestemmer temperaturene i Barentshavet. Vindforholdene vest i Barentshavet påvirker mengde av innstrømmende atlantehavsvann. Vindstyrken er høy og vestlig på vinteren og svakere og østlig på sommeren. Dette gir sesongvariasjoner i vanntransporten, men variasjonen har også vist seg å omhandle perioder på flere år. I løpet av de siste 19 årene har det vært varmt i Norskehavet og Barentshavet, og innstrømmingen av atlantehavsvann har vært høy de siste fire årene. Vinteren 2015-2016 ble det målt mindre is enn noen gang og høye temperaturer som var om lag 0,8 °C over langtidsmiddelet (Ingvaldsen, 2017).

Barentshavet (8.0 ° til 68.5 ° Ø og 66.7 ° til 82.5 ° N), er et grunt hav med variasjoner fra 20 meter dybde ved Spitsbergenbanken til om lag 500 meters dyp utenfor Bjørnøya (Ozhigin et al., 2011). Den gjennomsnittlige dybden er 230 meter. Havstrømmenes mønster i Barentshavet (Fig. 1) er påvirket av blant annet tidevann, innsig av vann, bunntopografi og vinder. Det varme atlantiske vannet som entrer Barentshavet i sør deler seg i to, nordøst mot Novaya Zemlya og nordvest mot rundt Spitsbergen. Fra nord kommer det kalde arktiske vannet, som er mindre salt og holder seg i de øvre 100 meter vannlag (Ozhigin et al., 2011). Ullsfjorden ligger i Troms fylke ved 69 ° N og 19° Ø, og omfatter et område på 412 km². På det dypeste er Ullsfjorden 270 meter dyp og temperaturen på bunnen er > 5,5 ° C. Ullsfjorden har noen likhetstrekk med Nordsjøen med hensyn på biomasseforhold mellom torskefisk. Det er relativt mindre torsk og mer hyse i dette systemet enn i Barentshavet og biomasse av de to artene har vært ganske like (Pedersen et al., 2016). Irmingerstrømmen rundt Island følger klokken retning og sørger for varmt vann sør og vest for Island (Valtysson et al., 2018). Strømmen kjøles ned når den møter

det kalde vannet fra nord, og her har havtemperaturene hatt store variasjoner. Overflatevannets temperaturer skiller nord og sør med opptil 4 ° C forskjell (Valtysson et al., 2018).

Færøyene betegnes som isolert fra omgivende vann og har en svært høy primærproduksjon (Magnussen, 2007). Det fører til en spesialisering i morfologi, fysiologi og genetiske egenskaper hos tilhørende arter. Torsk og hyse er to av flere arter som har tilegnet seg denne spesialiseringen, og har dermed meget rask individvekst.

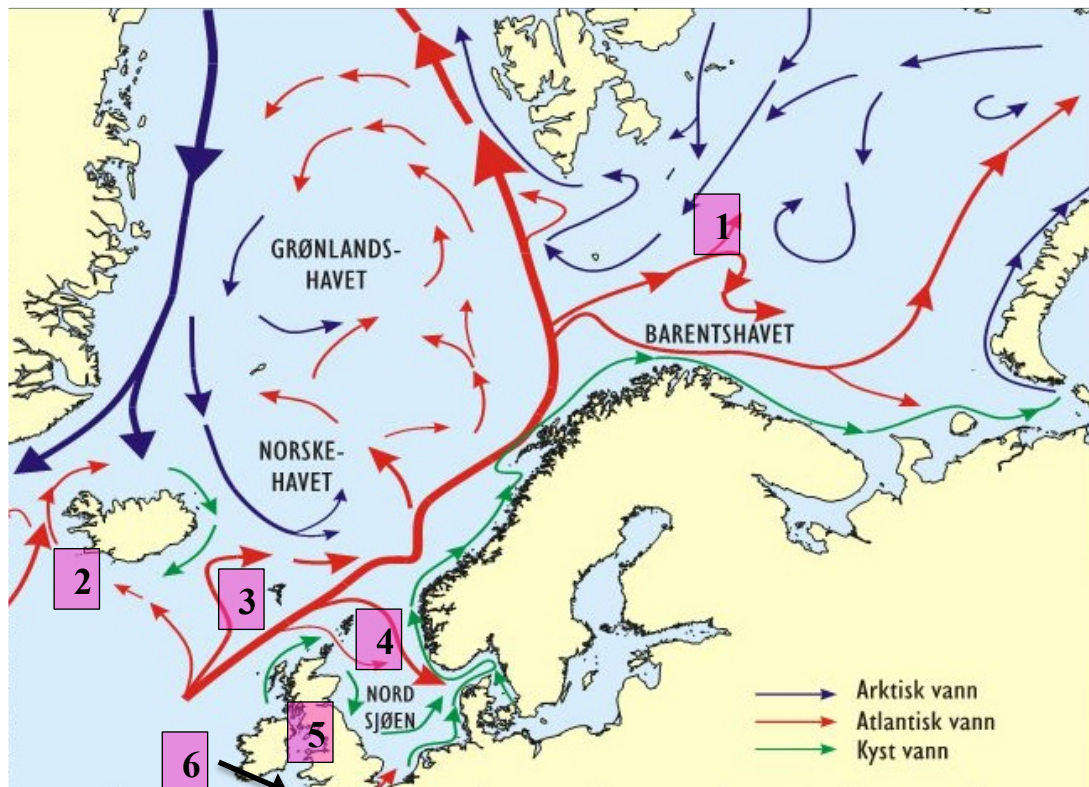


Fig. 1. Havstrømmer i Barentshavet (1), ved Island (2), ved Færøyene (3), i Nordsjøen (4), Irskesjøen (5) og i Det Keltiske hav (6). Polarfronten befinner seg der det kalde arktiske vannet møter det varme atlantiske vannet. Denne fronten beveger seg med styrken av innstrømmingen av atlantehavsvann. Kilde: Havforskningsinstituttet

Fisk ved Færøyene blir kjønnsmodne når de når 49- 88 % av sin asymptotiske lengde, og de er 36 % større når de blir kjønnsmodne enn fisk ved samme alder fra andre populasjoner (Magnussen, 2007). Dybde i havområdet rundt Færøyene er opptil 600 meter (Zeller et al., 2004). Nordsjøen består av grunt hav i den sørlige og den sentrale delen, og dybder på 100-200 meter i nord og Norskerenna med dybder over 700 meter. Vannmassene består av varmt atlantisk vann og ferskvann fra elveutløp fra Sentraleuropa og langs norskekysten. I den nordlige delen av Nordsjøen er bunndyrartene i stor del fastsittende, mens i den sørlige delen

er de frittlevende (van der Meeren et al., 2010). Irskesjøen ligger mellom Irland og Storbritannia og har en maksimal dybde på 150 meter (Lees et al., 2007). Dette er et temperert økosystem, med en front fra Det Keltiske hav som skiller det kalde vann fra nord fra det varme overflatevannet fra Det Keltiske hav. Fiskeriene i Irskesjøen baserer seg på blant annet sild, sjøkreps, torsk og hyse (Lees et al., 2007). Det Keltiske hav ligger mellom Irland i nord, Storbritannia i øst og Biscayabukta i sør (Trenkel et al., 2005) og har dybder fra 100- 170 meter (Reynaud et al., 1999). Økosystemet i dette havområdet består av mange predatorer som er generalister med sesongvariasjoner i dietten.

Et økosystem som kontrolleres fra de lavere trofiske nivå (ressursdrevet, bunn-opp) har en struktur og dynamikk som er bestemt av variasjoner i primærproduksjon. En annen type kontroll (topp-ned) skjer fra de øvre trofiske nivå (konsumdrevet) (Frank et al., 2007). Et økosystem kan ha en kombinasjon av begge strukturene, der også de midterste trofiske nivå har stor effekt på byttedyr og predatorer (Johannesen et al., 2012). Et eksempel på dette finnes i Barentshavet, der lodde (i midterste trofiske nivå) spiller en stor rolle. I år med mye lodde har biomassen av dyreplankton blitt redusert, som følge av en konsumdrevet kontroll fra lodde. I år med lite lodde har torskebestanden hatt redusert vekst og fekunditet, som følge av ressursdrevet kontroll fra lodde. Et varmere klima har ført til en økt utbredelse for mange fiskearter, og resultert i større diversitet i hvert trofiske nivå. Dette kan gi svakere trofiske interaksjoner i økosystemene. Det har vært tilfeller av loddekollaps i Barentshavet etter 2000, der torskebestanden ikke har blitt mye påvirket. Dette kan indikere en svakere interaksjon mellom lodde og torsk på grunn av en endring i økosystemstrukturen (Johannesen et al., 2012). I tilfeller der toppredatorer blir utsatt for overfiske kan balansen mellom predator og byttedyr forstyrres, og rollene kan endres slik at byttedyret blir predator på den opprinnelige predatorens larver (Frank et al., 2007). Dette kan føre til vanskeligheter for gjenoppretting av bestander.

I varme havområder, som Nordsjøen, er det høy diversitet av arter og sannsynligvis er kontroll fra de nedre trofiske nivå mer utbredt her. Slike økosystemer har også sterkere evne til gjenoppretting enn i kaldere områder, som Barentshavet, med lavere artsdiversitet (Frank et al., 2007). Ullsfjorden er et temperert område med store biomasse av store krill og pelagiske reker. Torsk har ikke stor effekt som predator i dette økosystemet som sannsynligvis er ressursdrevet med kontroll fra de nedre trofiske lagene (Pedersen et al., 2016).

1.3 Torsk og hyse

Det er noen ulikheter i egenskapene til torsk og hyse i kalde og varme temperaturer. Nordsjøen er et godt eksempel på et temperert økosystem der biologien og biomassene til torsk og hyse er ulik den i Barentshavet, som har lavere temperatur.

Den nordøstarktiske torsken er verdens største torskebestand, og den har utbredelse i Barentshavet (Appendiks, Fig. 2A). I varme år befinner den seg lengre nord og øst der den beiter på polartorsk, lodde og makrobentos (Yaragina et al., 2009). Voksen torsk vandrer i første halvdel av året sørover for å spise og gyte, men noen eldre torsk kan også følge gytevandringen til lodde på våren, da lodde er en viktig del av dietten til torsk over fire år (Olsen et al., 2009). Yngre torsk spiser i stor grad krepsdyr (Havforskningsinstituttet, 2019d). Torsk er porsjonsgyter og har høy fekunditet. Gytingen til torsk i Barentshavet kan ha en varighet på en måned i perioden mars-april, der flere millioner egg blir gytt av hver hunnfisk. Torskeyngel har utbredelse i mesteparten av Barentshavet sør for polarfronten og på høsten i sitt første leveår vil torsken forflytte seg vertikalt i vannsøylen og bli demersal. Deretter konsentreres utbredelsen langs polarfronten, men kan også vise seg i kaldere vann ned til 0,5 °C (Olsen et al., 2009). Ved en alder på 6-8 år blir den kjønnsmoden (Tab. 3) og foretar gytevandring sørover langs norskekysten (Midttun et al., 1981). I Nordsjøen finnes det flere lokale torskestammer og det er ingen klare grenser mellom disse. Utbredelsen i Nordsjøen (Appendiks, Fig. 2B) strekker seg mot Skagerrak og Den østlige engelske kanal. Torsken i Nordsjøen har et kortere tidsløp enn torsken i Barentshavet, og den har en raskere vekst og blir tidligere kjønnsmoden. Noen hanner kan bli kjønnsmodne som toåringer og 25 cm, men de fleste blir kjønnsmodne som 3-4 åringer og er ca. 50 cm lang. De kan veie 10 kg som 6 åring (Havforskningsinstituttet, 2019c).

Hyse kan leve i opptil 20 år og Nordøstatlantisk hyse holder til langs kysten og i Barentshavet (Appendiks, Fig. 3A). Fra mars til juni gyter hysa ved vestkanten av Tromsøflaket (Aanes, 2007). Hyse foretrekker temperaturer som er varmere enn 1 °C, og har lignende utbredelse som torsk, men litt sørligere. I den pelagiske fasen kan hyse spise krepsdyr og gå så over til bentiske organismer når de bunnslår seg (Olsen et al., 2009). Torsk kan ha stor effekt på overlevelse av ung hyse, da den spiser store mengder av juvenil hyse i perioder. Voksen hyse blir sjelden spist av andre fisk, men marine sjøpattedyr som har torskefisk i sin diett kan også spise hyse (Olsen

et al., 2009). Den blir kjønnsmoden 4-7 år gammel, og er da mellom 40 og 60 cm lang (Havforskningsinstituttet, 2019b).

Hyse i Nordsjøen har et lignende utbredelsesområde som torsk i Nordsjøen (Appendiks Fig. 3B). I Nordsjøen vokser hyse senere enn i Barentshavet. Men den blir tidligere kjønnsmoden i Nordsjøen, når den er 2-3 år og ca. 28 cm. Når den er 5 år er den mellom 38- 45 cm lang. Dietten består av bunndyr som børstemark, muslinger og slangestjerner, men også tobis og sildeegg (Havforskningsinstituttet, 2019a). Hyse har vist seg å ikke ha ontogenetiske endringer i dietten, og det er dette som skiller dietten til hyse og torsk (Tam et al., 2016). Mens torsk endrer dietten gjennom livet, fra bentiske byttedyr til fisk, kan hyse ha bentiske byttedyr i dietten gjennom hele livsløpet. Denne forskjellen kan forklares med at størrelsen på byttedyr er en begrensende faktor da gapet til hyse er mindre enn hos torsk. Dietten til predatorer av samme art kan variere geografisk, og i hvert økosystem kan de utvikle ulike strategier og spesialiseringer. Pigghuder, som inneholder mindre energi enn fisk, er en viktig del av dietten til hyse, selv i områder der fisk kan være en dominerende del av dietten. For hyse kan dette være en strategi for å opprettholde et stabilt nivå av energi i perioder med økt konkurranse fra andre torskefisker (Tam et al., 2016).

1.4 Forvaltning og fangstutbytte

I bestandsanalyse av fiskebestander beregnes fiskedødelighet som inkluderer bestemte aldersgrupper som varierer i ulike økosystemer (Havforskningsinstituttet, 2009). Det kan være et problem med et uforsvarlig høyt fiskepress på fisk som er yngre enn gjeldende aldergruppe uten at det registreres fiskedødelighet. Det kan også være et problem at fiskedødeligheten teller like mye for fisk uansett alder innen aldersgruppen. Det er viktig at umoden fisk overlever til de blir en del av gytebestanden, og at det dermed er et lavt fiskepress på denne delen av bestanden. Det er mindre viktig med et lavt fiskepress på kjønnsmoden fisk. I Barentshavet er de fleste årsklassene nesten utfisket når de er 9-10 år. Dermed varierer fiskedødeligheten mer for de eldste aldersgruppene enn for de yngste (Havforskningsinstituttet, 2009). Lav fiskedødelighet kan bidra til et stort predasjonspress på små fisk, og er mer gunstig for arter som lever lenge, som for eksempel torsk (Pedersen et al., 2016).

1.5 Effekter av klimaendringer

I løpet av 1900-tallet har klimaet ved Island hatt flere perioder med variasjoner og disse kan deles inn i fire perioder. Fra starten av det forrige århundre til første del av 1920-tallet var det

en kald periode og til midten av 1960-tallet var det en varm periode. Deretter kom en kaldere periode som varte til sent på 1990-tallet, og siden har temperaturene steget (Valtysson et al., 2018). Forandringene i biomasse av mange fiskebestander blir ofte forklart som et resultat av varmere klima, og så tidlig som på midten av 1920-tallet kunne Sæmundsson (1934) rapportere om forandringer i artssammensetningen ved Island som følge av et varmere klima. Senere dokumenterte Fridriksson (1948) forandringer i den marine fauna som sammenfalt med høyere havtemperaturer (Valtysson et al., 2018). Temperaturendringer har størst effekt på vekst i lave temperaturer. Seks fiskebestander i Canadiske farvann med lave temperaturer (Labradorsjøen, Grand Bank, Newfoundland, St. Lawrence-bukta og på Scotian Shelf), hadde en lang periode med reduksjon fra midten av 1980-tallet til midten av 1990-tallet (Brander, 2007). Dette kom i ettertid av en reduksjon i gjennomsnittlig vekt ved alder. Torskebestander i Nordøst-Atlanteren har også hatt reduksjoner, men disse har blitt etterfulgt av raske økninger. Et eksempel på dette er bestanden ved Færøyene som hadde en reduksjon på 19 % av 1984-nivået i 1991. I 1996 hadde bestanden økt til det opprinnelige nivået. Dette tilfellet har vist nær sammenheng med forandringer i primærproduksjon. Tetthet av fisk kan påvirke individvekst dersom det oppstår konkurranse for en begrenset tilgjengelighet av byttedyr. Bestander i relativt varme områder som Nordsjøen, Irskesjøen, Det Keltiske hav og Georges Bank, har hatt mindre variasjon i individvekst enn hos bestander i kaldere strøk, og i disse varme områdene har det alltid vært lav tetthet av torskebestander i tillegg til at torsk har tilhørt minoriteten av de demersale artene (Brander, 2007).

Hittil i Barentshavet har økt temperatur vist seg å ha en positiv effekt på vekstraten til torsk (Sunnanå et al., 2011), da beiteområdene har blitt større og dette resulterer i redusert konkurranse for mat (Kortsch et al., 2015) og kannibalisme (Årthun et al., 2018). Temperatur kan også ha større innflytelse på hyse når det gjelder dødelighet på embryo. Denne dødeligheten inntreffer hos hyse ved gastrulastadiet, mens dødelighet hos torsk er rett før klekking (Laurence et al., 1976). Hyse har et smalere temperaturoptimum enn torsk og klekker hyselarver med størst levedyktighet i temperaturer mellom 4-10 °C, mens torsk klekker levedyktige larver ved temperaturer mellom 2-10 °C. Dødeligheten og størrelsen på larvene til torsk ser ikke ut til å være påvirket innenfor et visst område av temperatur, og kan ha en litt bedre sjanse til å overleve enn hyselarver (Laurence et al., 1976). Men torskelarver er også avhengig av tidspunktet for produksjonen hoppekreps (nauplier) som matkilde ved første fødeopptak (Landa et al., 2014). Ved en for tidlig oppblomstring kan dette forholdet mellom larve og byttedyr forstyrres i følge Cushings' hypotese om «match-mismatch». Tilgjengeligheten av byttedyr er også avgjørende

for en arts utbredelse, og temperaturendringer kan medføre at habitater endres og forflyttes. Pelagiske arter, som lodde, kolmule og makrell vil sannsynligvis nyte godt av potensiell økning av dyreplankton som følge av klimaendring. Men demersale fisk, som hyse, vil få en begrenset østlig utbredelse langs den Sibirske sokkelen i Barentshavet (Landa et al., 2014).

Arktiske arter som er avhengige av is er forventet å bli hardt negativt rammet av oppvarmingen. Boreale arter, som torsk, har begynt å vandre nordover og pelagiske arter, som makrell og kolmule, vil øke sin utbredelse i Barentshavet ved økte temperaturer. Torskebestanden er forventet å minke, da ung torsk vil få økt predasjon fra pelagiske arter, og tetthet av tilgjengelige byttedyr, som lodde, vil bli redusert (Bentley et al., 2017). Men vertikal plassering, sesongbasert dynamikk, utbredelsesområde og torskens dominerende biomasse er fordeler for torsk i Barentshavet og bidrar til at konkurransen etter mat minsker. Torsk, på alle livsstadier, er en av de mest dominerende demersale arter i Barentshavet, og utbredelsesområdet er enormt og større enn for andre voksne demersale fisk (Dolgov, 2009). På høsten vandrer torsk øst og nordover for å beite, og dersom tettheten av konkurrerende arter er høy i dette området kan det ha innvirkning på torsk. Men noen av de arter som regnes for å være konkurrerende har høyest tetthet enten dypere (blåkveite og uer) eller lengre opp i vannsøylen (sei) enn der torsk beiter. I tillegg vil sesongbasert dynamikk være forskjellig mellom arter, et eksempel på dette er at torsk spiser intenst på gyttende lodde på våren, da gapeflyndre som er en av torskens konkurrenter, spiser lite (Dolgov, 2009).

1.6 Oppgavens problemstilling og oppbygging

Jeg har sammenlignet bestandsbiomasser for torsk og hyse med temperatur i seks ulike havområder. Områdene befinner seg i Atlanterhavet og har ulik temperatur, primærproduksjon og havdybde. Jeg har lagt vekt på et forhold mellom biomassen til torsk- og hysebestander for å finne mulige mønstre i de historiske endringene. En positiv korrelasjon mellom biomasse av torsk og hyse (Fig. 2A) kan indikere at artene har en positiv effekt på hverandre, og en negativ korrelasjon (Fig. 2B) forteller at artene kan påvirke hverandre negativt. En korrelasjon lik 0 (Fig. 2C) kan indikere at artene ikke påvirker hverandre. Med hysebiomasse på y-aksen og torskebiomasse på x-aksen vil et faseplott illustrere hvordan artene kan påvirke hverandre. En endring med retning med urviseren (Fig. 2D) kan muligens skyldes at torsk driver ned hysebiomassen og vice versa for endring i retning mot urviseren (Fig. 2E).

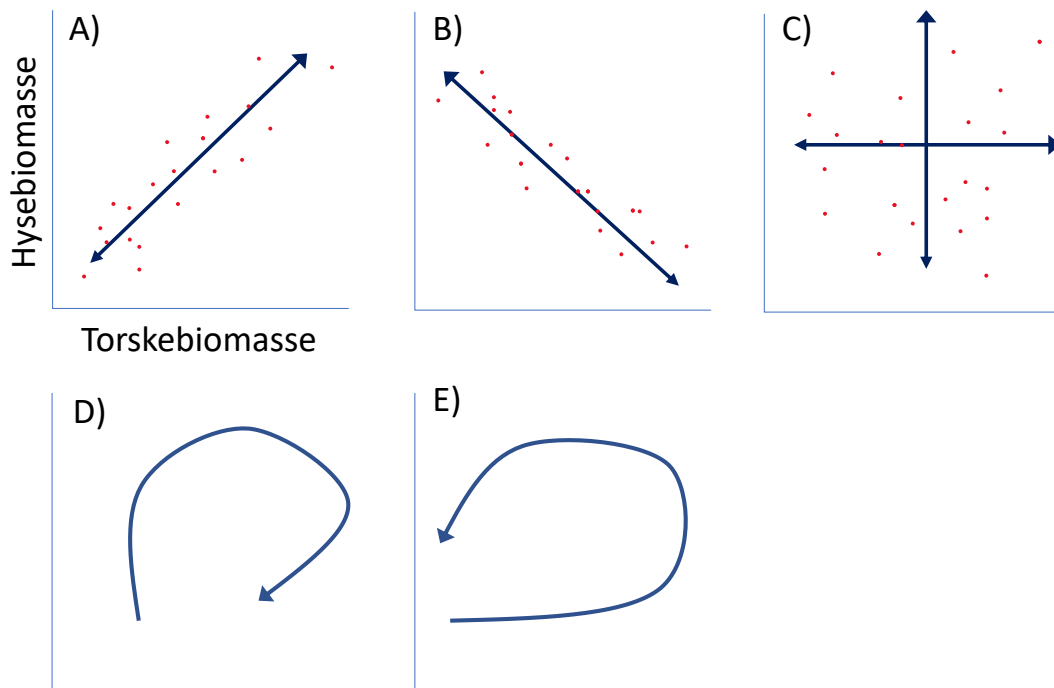


Fig. 2. Ulike faseplott som illustrerer ulike korrelasjonene mellom torskebiomasse og hysebiomasse. A: positiv korrelasjon; B: negativ korrelasjon; C: ingen korrelasjon; D: endring med retning med urviseren, der en økning av både torsk og hyse etterfølges av en nedgang av hyse først; E: endring med retning mot urviseren, der en økning av både torsk og hyse etterfølges av en nedgang hos torsk først. Y-aksen har benevnelse hysebiomasse og x-aksen har benevnelse torskebiomasse.

Ecopath med Ecosim brukes som et verktøy for å undersøke mulige effekter av endringer i biomasse av torsk og hyse, samt å finne hvilke faktorer som kan drive disse endringene. Jeg har brukt Ecopath med Ecosim for å undersøke hvilke endringer som kan forekomme i økosystemer med ulik struktur. Økosystemmodellen til Blanchard et al. (2002) er basert på to ulike tilstander i økosystemet i Barentshavet; et år med lite lodde (1990) og et år med mye lodde (1995). Jeg har brukt modellen med lite lodde og studert effektene av et scenario med økt hysebiomasse i Barentshavet. Forventningene var at det ville bli økt konkurranse mellom torsk og hyse, og at modellen derfor ville vise at biomassen for torsk ville reduseres ved en økning av hysebiomassen.

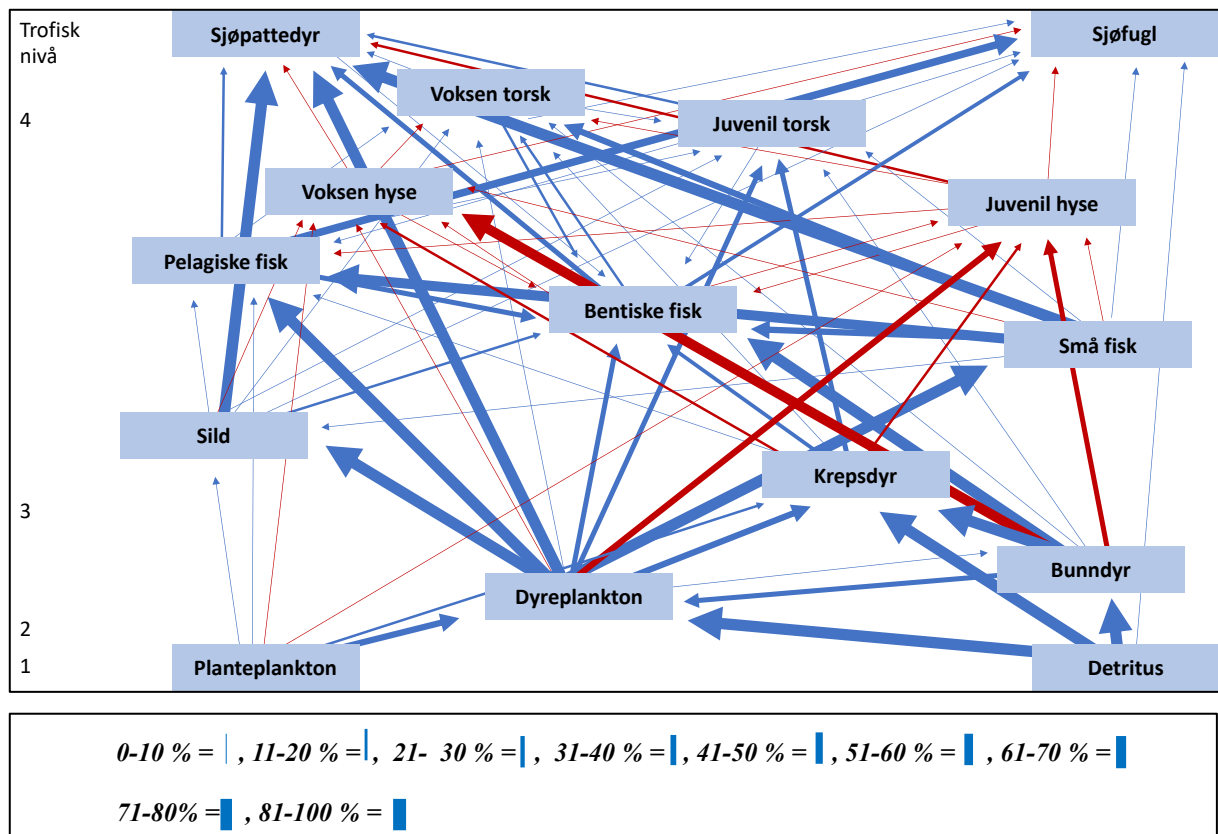


Fig. 3. Et forenklet næringsnett for Barentshavet basert på diettdata i modellen til Blanchard et al. (2002). Røde piler viser interaksjoner som berører voksen og juvenil hyse. Noen av gruppene i figuren er sammensatt av flere grupper fra Barentshavmodellen (egen oversikt av gruppene i appendiks). Tykkelsen på pilene indikerer prosentandel av en arts diett.

Jeg har også brukt Ullsfjordmodellen til Pedersen et al. (2016). I denne modellen så jeg på effektene av økt hysebiomasse i et varmere økosystem der hysebiomasse i utgangspunktet var på samme nivå som torskebiomassen. Formålet var å sammenligne effektene i to økosystemer med ulik struktur ved en økning av hysebestanden. Interaksjonene mellom artene var interessante som utgangspunkt i begge modellene for å avdekke eventuelle forandringer i næringsnettet (Fig. 3).

Oppgavens problemstilling består dermed av fem spørsmål;

- *Er biomassene av torsk og hyse i ulike økosystem avhengig av temperatur?*
- *Er historiske endringer i biomasse hos torsk og hyse forskjellig i seks økosystem med ulike temperaturer?*
- *Er variasjon i biomasse hos torsk og hyse forskjellig ved ulike temperaturer?*

- *Vil biomassen av torsk og andre grupper endre seg dersom hyse øker i biomasse i Barentshavet og i Ullsfjord?*
- *Vil struktur og trofisk kontroll (top-down/ bottom-up) i et økosystem være avgjørende for utfallet av slike biomasseforandringer?*

Opgaven er delt inn i fem kapitler, der det første kapitlet med innledning og bakgrunn for oppgaven. Metoden og økosystemmodellene som er brukt blir beskrevet i kapittel to. Resultater blir framstilt i kapittel tre og deretter følger diskusjon og konklusjon i de to siste kapitlene.

2 Materialer og metoder

2.1 Datainnsamling

I forkant av arbeidet av økosystemmodelleringen ble det innhentet historiske data om bestandenes biomasse og fiskedødelighet fra Barentshavet, Island, Irskesjøen, Det Keltiske hav, Færøyene og Nordsjøen. Disse data ble satt sammen for å vurdere hva som ville være en realistisk endring i hysebiomasse i forhold til torskebiomasse hvis temperaturen i Barentshavet øker betydelig i fremtiden. Data ble hentet fra rapporter og kvoteråd fra ICES' hjemmeside¹. Noen av tallene fremkommer fra ulike perioder, og dette er på grunn av manglende tilgjengelighet for en av artene. For flere av områdene er torskedata registrert lengre tilbake enn data for hyse. Tallene for hyse i Irskesjøen viser en gytebestand (SSB) som er større enn totalbestanden (TSB) i noen perioder. Dette kan skyldes at målingene for SSB og TSB er gjort uavhengige av hverandre. Alle biomassedata ble behandlet og presentert i grafer som gir et bilde av utviklingen gjennom tid i områdene de gjelder for. Gjennomsnitt, standardavvik og korrelasjoner er regnet ut for samme antall data på hver art i hvert datasett. Perioder med tydelige endringsmønstre i datasettene ble avmerket, slik at de kan ses i sammenheng med fiskedødelighet og bestandsbiomasser.

Alle bestandsmål ble regnet ut i forhold til areal og primærproduksjon, og ble plottet mot temperatur. For å unngå at punktene kamuflerte hverandre i plottet for torskebiomasse mot hysebiomasse ble temperaturene for hysedata økt med 0,2 °C over temperaturen for torsk. Primærproduksjon med enheten gram karbon per m⁻² år⁻¹ (g C m⁻² år⁻¹) og fiskebiomasse med

¹Kilde: <http://ices.dk/publications/library/Pages/default.aspx>

enheten gram våtvekt m^{-2} (g v.v. $m^{-2} \text{år}^{-1}$) gir oss gram v.v./ gram C år^{-1} . Med denne enheten kunne jeg sammenligne biomassene standardisert per areal for torsk og hyse i områder med ulik primærproduksjon med ulike temperaturer. Data for primærproduksjon i Nordsjøen er et gjennomsnittlig tall for hele dette området, regnet ut for nivåer fra 4 områder i Nordsjøen (Joint et al., 1993).

2.2 Statistiske utregninger

Det ble laget grafer i Excel med ulike variabler for å illustrere endringer i total- og gytebestandsbiomasser i Barentshavet, ved Island, Færøyene, i Nordsjøen, Irskesjøen og Det Keltiske hav. Gjennomsnittlige utregninger og forholdsberegninger ble også gjort i Excel, men statistiske utregninger ble gjort i et statistikkprogram. Det ble brukt Spearman rangkorrelasjon for beregning av korrelasjon mellom bestandene. Spearman r_s brukes ofte når forholdet mellom variablene ikke er lineære, og når en eller flere av tallene skiller seg fra de andre, såkalte «outliers». Verdiene rangeres og en korrelasjonskoeffisient på -1 eller 1 gir perfekt negativ eller positiv korrelasjon. En verdi på 0 gir ingen korrelasjon. Formelen for Spearman r_s er som følger:

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum d^2}{N(N^2 - 1)}$$

der d er differansen mellom rekkene for hvert par, N er antall observasjoner (Lind et al., 2012). Utregningen av korrelasjoner ble gjort i statistikkprogrammet PAST (Hammer et al., 2001) og p -verdien fremkom sammen med korrelasjonskoeffisienten. P -verdien gir informasjon om korrelasjonene er tilfeldige eller ikke. En p -verdi på 0,05 indikerer at det er 5 % sannsynlighet for at det som er observert er tilfeldig (Johannessen et al., 2010). Det ble brukt et signifikansnivå på 0,05 i resultatene. Variasjonskoeffisienten (CV) ble beregnet som $CV = \text{standardavvik} / \text{gjennomsnittet for biomasseserien}$.

2.3 Økosystemmodeller

Ecopath er en programvare som brukes for å lage økosystemmodeller. Den første modellen ble utviklet av Polovina (1984), og siden den gang er programvare blitt videre utviklet og forbedret. Økosystemmodeller kan gi informasjon om naturlig variasjon, økosystemtjenester, miljøstatus, klimaendringer og klimatiske påføringer (Heymans et al., 2016). En modell vil være bygget opp av data innhentet fra forskjellige år, og kan representere et tiår eller mer. Dersom et økosystem har gjennomgått store forandringer vil det være nødvendig med flere modeller som kan representere økosystemet før, under og etter forandringene (Christensen et al., 2005).

Ecopath med Ecosim er et verktøy som er mye brukt for å avdekke interaksjoner mellom marine sjøpattedyr, deres byttedyr og fiskerier (Blanchard et al., 2002). Alle artene som representeres i en modell kan videre deles inn i økologiske grupper og også undergrupper (multistanza), i hver hovedgruppe, voksne og juvenile, for å avdekke ontogenetiske endringer (Christensen et al., 2004) Ved å bruke Ecosim kan effekter av forandringer i fiskepress simuleres, og med tidsserier for biomasse og drivkrefter kan en evaluere effekter på økosystemet fra fiskeri og miljø (Christensen et al., 2005).

For å kunne konstruere en Ecopathmodell trengs det noen viktige parametere, og disse er biomasse (B), produktivitet/ biomasse (P/B), konsum/ biomasse (Q/B) og økotrofisk effektivitet (EE) (Bentley et al., 2017). Ecopathmodeller baseres på et sett av ligninger, og av disse er det to hovedligninger som beskriver produksjon og energibalanse for hver gruppe. Den første ligningen beskriver hvordan produksjonen kan deles inn i flere komponenter.

$$\text{Produksjon} = \text{fangst} + \text{naturlig dødelighet} + \text{biomasseakkumuleringer} + \text{netto migrasjon} \\ + \text{annen dødelighet}$$

Den andre ligningen tar for seg energibalansen til en enkel gruppe. Balanseringen kan gjøres, etter at andre parametere er blitt estimert, med følgende komponenter i ligningen;

$$\text{Konsum} = \text{produksjon} + \text{respirasjon} + \text{uabsorbert mat}$$

Ved å samle all tilgjengelig informasjon om komponentene i et økosystem og sette sammen denne informasjonen i Ecopath får vi et sannsynlig bilde av energistrømmer, biomasser og interaksjoner i løpet av et år (Christensen et al., 2005).

2.4 Ecopathmodell for Barentshavet og Ullsfjord

Hysedietten i Blanchards Ecopathmodell for Barentshavet var basert på 1361 mageanalyser av Burgos et al. (1987). Dette antallet kan være litt lavt med tanke på at hyse spiller en stor rolle i denne oppgaven. Derfor brukte jeg tall fra Dolgov (2016) der dietten til 80 884 hyseindivider fra perioden 1984-2010 var analysert. Disse mageanalysene var ikke delt inn i voksen og juvenil hyse, men ble fordelt mellom begge gruppene i modellen (Tab. 1). Jeg gjorde to simuleringer med Ecopathmodellen for Barentshavet, en simulering uten justeringer i diettdata for hyse (original Blanchard modell), og en simulering med justerte diettdata for hyse (justert modell).

Tabell 1. Magedata for hyse fra Dolgov (2016) som ble brukt til justering av hysediett i Ecopathmodellen for Barentshavet. Data er satt inn i original modell fra Blanchard et al. (2002) under eksisterende grupper i dietten til voksen og ung hyse. Proporsjon våtvekt av dietten er oppgitt.

Diettdata fra Dolgov (2016)		Diettdata fra Blanchard et al. (2002) (original modell)			Diettdata i justert modell	
I grupper	Prosent av diett (%)	I grupper	Voksen hyse	Juvenil hyse	Voksen hyse	Juvenil hyse
Polychaeta (havbørstemark)	8,62	Infaua	0,0839	0,0705	0,180	0,0100
Mollusca (bløtdyr)	9,42					
Echinodermata (pigghuder)	20,73	Epifauna	0,382	0,235	0,207	0,207
Hyperiidae (amfipoder)	2,27	Karnivore dyreplankton	0,0400	0,440	0,170	0,451
Euphausiidae (krill)	14,71					
Pandalus Borealis (dypvannsreker)	1,78	Reker	0,0599	0,0523	0,0178	0,0178
Sild	1,02	Juvenil sild	0,00399	-	0,0102	-
Lodde	11,95	Voksen lodde	0,0569	0,0282	0,119	0,0282
Torsk	0,13	Pelagiske planktivore fisk	-	-	0,00130	0,00130
Torsk	0,24	Juvenil torsk	-	-	0,00240	-
Hyse	0,28	Juvenil hyse	-	0,00280	0,00280	0,00280
Uer	0,77	Rødfisk	0,0396	0,0522	0,00770	0,00770
Gapeflyndre	0,21	Bentiske fiskeetere	-	-	0,00210	-
Andre fisk	14,84	Bentiske fisk som spiser virvelløse dyr	0,00819	0,00320	0,148	0,148
Fiskeavfall	0,5	Ny gruppe	-	-	0,00500	-
Annet	12,53	Andre makrobentos	0,266	0,0458	0,125	0,125
		Andre krepsdyr	0,0539	0,0628	-	-
		Sjøgress & alger	0,00479	0,00700	-	0,00100

Ullsfjordmodellen er en av to økosystemmodeller som ble brukt i en sammenligning av to fjorder og består av 40 økologiske grupper (Pedersen et al., 2016). Denne modellen ble brukt

for å se hvilke endringer et økosystem med en annen struktur, større hysebiomasse i forhold til torskbiomasse og høyere temperatur enn i Barentshavet, kan få ved en og økning i hysebiomasse.

2.4.1 Parametere i Ecopath og balansering av modell

Økosystemmodellen for året 1990 i Barentshavet består av 41 funksjonelle grupper hvorav 5 grupper er marine sjøpattedyr og fugler, 19 grupper er fisk, 12 grupper er virvelløse dyr, 2 i kategorien primær produksjon og 3 i kategorien detritus (Blanchard et al., 2002). Noen av gruppene inneholder flere arter (Appendiks, Tab. 1). Det ble satt inn multistanzagrupper for sei, torsk, hyse og lodde for å skille mellom voksen og juvenil fisk. Data i Ullsfjordmodellen er resultater fra undersøkelser av tetthet og diett til toppredatorer, fisk, pelagiske og demersale virvelløse dyr (Pedersen et al., 2016). Av disse 40 økologiske gruppene er 5 grupper marine sjøpattedyr, 11 grupper er fisk, 19 er virvelløse dyr, 3 er i kategorien primærprodusenter og bakterier og 2 er i kategorien detritus (Appendiks, Tab. 2).

En verdi nær 1 for økotrofisk effektivitet (EE), indikerer at en gruppe har høy utnyttelsesgrad, og at produksjonen i gruppen i stor grad blir konsumert av andre grupper i modellen eller fiskeriet. Det vil altså være høy verdi av EE på grupper som er utsatt for høy predasjon, men for toppredatorer og fytoplankton vil verdien være lavere (Blanchard et al., 2002). Dersom en gruppes EE har en verdi over 1, indikerer modellen at denne gruppens utnyttelsesgrad er for høyt med hensyn på gruppens produksjon (Bentley et al., 2017). I slike tilfeller må dietten endres slik at konsumet på gruppen fra predatorer minker. Da det ble satt inn multistanza for sei, torsk, hyse og lodde i modellen for Barentshavet måtte dietten til juvenil torsk endres, der proporsjon av juvenil sei ble redusert fra 0,0480 til 0,0080 og proporsjon av karnivore dyreplankton ble økt fra 0,328 til 0,368.

2.4.2 Scenarier

Det ble laget tidsserier som ble importert for å drive en økning i hysebiomasse over tid i modellene, og i Ecosim ble det huket av for «biomasse forcing» med kode -1. For Barentshavet ble det laget en tidsserie der hysebiomassen ble økt til samme biomasse som torskbiomassen i Barentshavet. Denne tidsserien gjaldt fra 2020-2077. Den relative biomassen (RB) er biomassen i et gitt år dividert med biomassen ved start av simuleringen (år 2020). Endringen i biomassen startet i 2030 og med en årlig økning på 20 % nådde juvenil hyse ønsket relativ biomasse i 2038 (RB = 4,29) og voksen hyse nådde ønsket relativ biomasse (RB = 7,43) i 2041.

For Ullsfjordmodellen ble det laget en tidsserie der hysebiomassen økte til to ganger torskebiomassen. Tidsserien gjaldt fra 2020-2076, og en økning på 20 % startet i 2030 og ønsket relativ biomasse for juvenil hyse (RB= 2,48) og voksen hyse (RB= 2,47) ble nådd i 2035. Den relative biomassen for alle gruppene som fremkom av modellene ble illustrert i histogram som sammenligner gruppens relative biomasse i 2077 for Barentshavet og 2076 for Ullsfjorden. Etter balansering og import av ny tidsserie ble det kjørt to simuleringer av modellene fra Barentshavet (original og justert modell) og en av Ullsfjordmodellen, og utfallene ble studert og tolket.

For å kunne sammenligne interaksjoner fra to ulike økosystem ble det laget egne grupper (Appendiks, Tab. 3) i næringsnett for Barentshavet og Ullsfjorden. Til tross for at krill regnes for å være herbivore (Dalpadado et al., 2014), er den plassert i gruppen «karnivore dyreplankton» i modellen for Barentshavet. I Ullsfjordmodellen er krill delt i to grupper (stor krill og liten krill), og i næringsnettet (Fig. 23A, Fig. 23B) er «karnivore dyreplankton» (fra modellen for Barentshavet) og krillgruppene (fra Ullsfjordmodellen) plassert i gruppen «dyreplankton».

Scenariene ble simulert i Ecosim med standardinnstillingsverdier for maksimum relativ spisetid (2.0), justeringsrate for spisetid (0.5), fraksjon fra annen dødelighet sin sensitivitet for endringer (1.0), predasjonseffekt på spisetid (0), byttesårbarhet (1.0), handling tid parameter (1000) og «switching power» parameter (0).

3 Resultater

3.1 Miljøforhold, primærproduksjon og alder og lengde ved kjønnsmodning hos torsk og hyse

Egenskaper ved seks ulike økosystem ble hentet fra litteraturen (Tab. 2). Det Keltiske hav har høyeste temperatur på 11°C, og laveste temperatur på 4 °C er i Barentshavet. I Nordsjøen og Barentshavet er gjennomsnittlig dybde på henholdsvis 90 og 230 meter. Dybder ved Island, Færøyene, Irskesjøen og Det Keltiske hav er oppgitt som maksimal dybde.

Tabell 2. En oversikt over de ulike havområdene areal (km²), temperaturer (°C) og dybde (m). Økosystemene er rangert med stigende temperatur med lavest temperatur (Barentshavet) først.

Økosystem	Areal (km ²)	Areal ref.	T (°C)	Temp. ref.	Dybde (m)	Dybde ref.
Barentshavet	1 400 000	1	4	4	\bar{x} 230 meter	1
Island	376 766	2	5,8	4	< 200 meter	2
Færøyene	36 236	3	7,4	4	< 600 meter	7
Nordsjøen	570 000	2	8,6	4	\bar{x} 90 meter	2
Irskesjøen	48 263	3	10	4	< 150 meter	5
Det Keltiske hav	155 358	3	11	4	< 170 meter	6

1: Sakshaug (1997), 2: Guénette et al. (2001), 3: Myers et al. (2001), 4: Brander (1994), 5: Lees et al. (2007), 6: Trenkel et al. (2005), 7: Zeller et al. (2004)

Av de seks ulike økosystem er den årlige primærproduksjonen (g C m⁻² år⁻¹) lavest i Barentshavet (Tab.3), og Færøyene har høyest årlig primærproduksjon.

Tabell 3. Gjennomsnittlig primærproduksjon ($g\ C\ m^{-2}\ \text{år}^{-1}$) i ulike økosystem.

Økosystem	$g\ C\ m^{-2}\ \text{år}^{-1}$	Referanse
Barentshavet	110	Sakshaug (1997)
Island	127	Mendy & Buchary (2001) referert i Pedersen et al. (2008).
Færøyene	201	Debes et al. (2008).
Nordsjøen	165	Joint et al. (1993).
Irskesjøen	140	Gowen et al. (2000).
Det Keltiske hav	125	Holt et al. (2016).

Alder og lengde ved 50% kjønnsmodning for torsk og hyse i de seks ulike økosystemene varierer mye (Tab. 4). I Det Keltiske hav blir torsk og hyse kjønnsmoden ved generelt mindre lengde og yngre alder enn ved kaldere temperaturer, som i Barentshavet.

Tabell 4. Oversikt over alder ved 50% kjønnsmodning (t_m) og lengde ved 50% kjønnsmodning (l_m) for torsk og hyse i ulike økosystem.

Økosystem	Torsk		Hyse		Referanse
	t_m (år)	l_m (cm)	t_m (år)	l_m (år)	
Barentshavet	6-8		4-7	40-60	Midttun et al. (1981), Havforskningsinstituttet (2019b)
Island	3		4 ²	>30	Buch et al. (1994)
Færøyene	3	73	2,8	46	Magnussen (2007)
Nordsjøen	3-4	50	2-3	28	Havforskningsinstituttet (2019c), Havforskningsinstituttet (2019a)
Irskesjøen	2,5	60,1	2		Magnussen (2007), ICES 1995: Assess:1 (1994)
Det Keltiske hav	2-3	53	2	30	Guénette et al. (2012)

²Kilde:<http://www.ices.dk/sites/pub/Publication%20Reports/Expert%20Group%20Report/acom/2017/NWWG/12-NWWG%20Report%202017%20Sec%2010%20Icelandic%20haddock.pdf>

3.2 Biomasse og temperaturer

Totalbestandsbiomasse (TSB) gram per kvadratmeter (g m^{-2}) for begge artene er sammenlignet med temperatur i økosystemet (Fig. 4A).

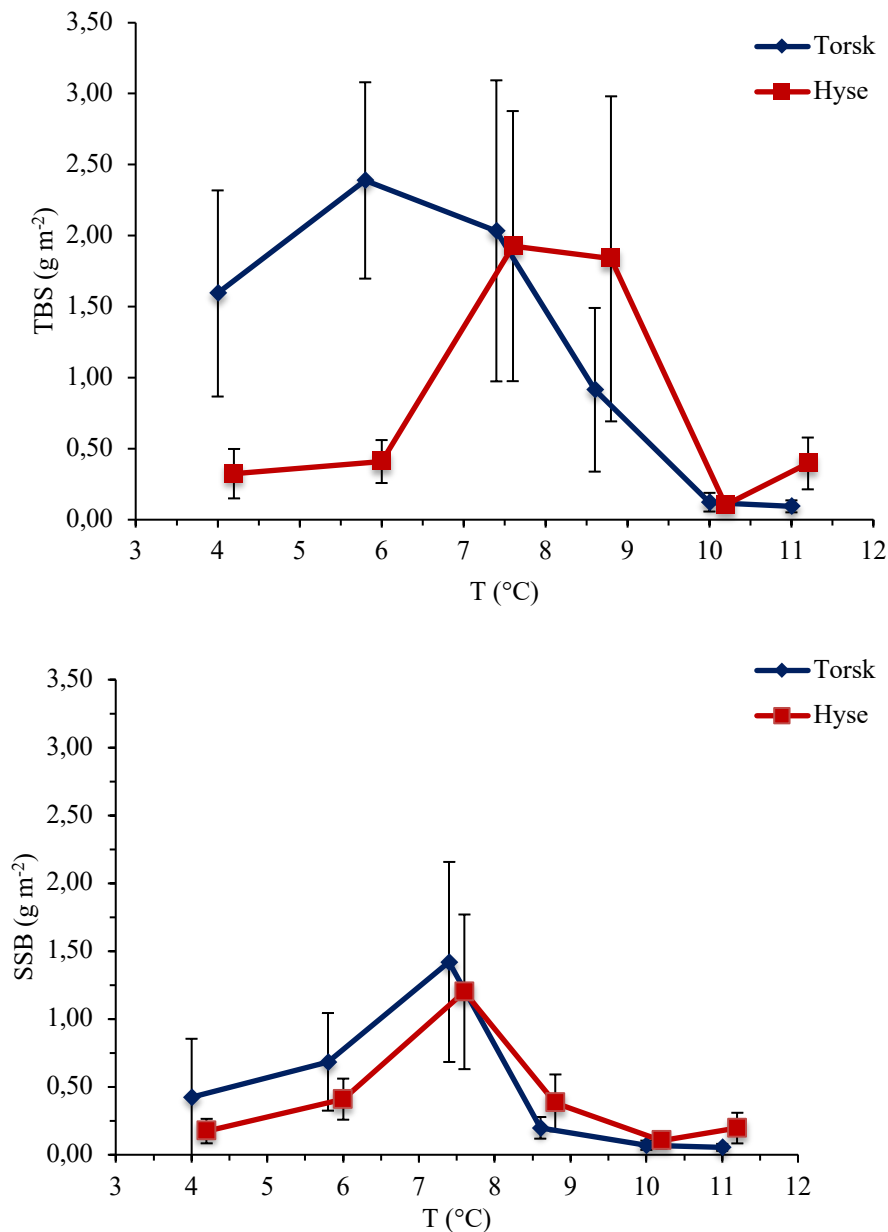


Fig. 4. A: Totalbestandsbiomasse per areal (g m^{-2}) for tidsseriene til torsk og hyse plottet mot temperatur, T ($^{\circ}\text{C}$); **B:** gytebestandsbiomasse per areal (g m^{-2}) for torsk og hyse mot temperatur, T ($^{\circ}\text{C}$). Stolpene i diagrammene reflekterer spredningsmål rundt gjennomsnittet av biomassene.

Vi ser at ved temperaturer på $7,4^{\circ}\text{C}$ (Færøyene) og lavere er TBS (g m^{-2}) for torsk større enn for hyse. TSB (g m^{-2}) for torsk er størst ved $5,8^{\circ}\text{C}$ (Island). Ved høyere temperaturer overgår hyse torsk i biomasse, bortsett fra i ved 10°C (Irskesjøen) der biomassene er tilnærmet like

store. TSB for torsk har en kurve med en topp som strekker seg fra 4- 7,4 °C, og kurven til TSB for hyse har en topp som trekker seg fra 7,4- 8,6 °C.

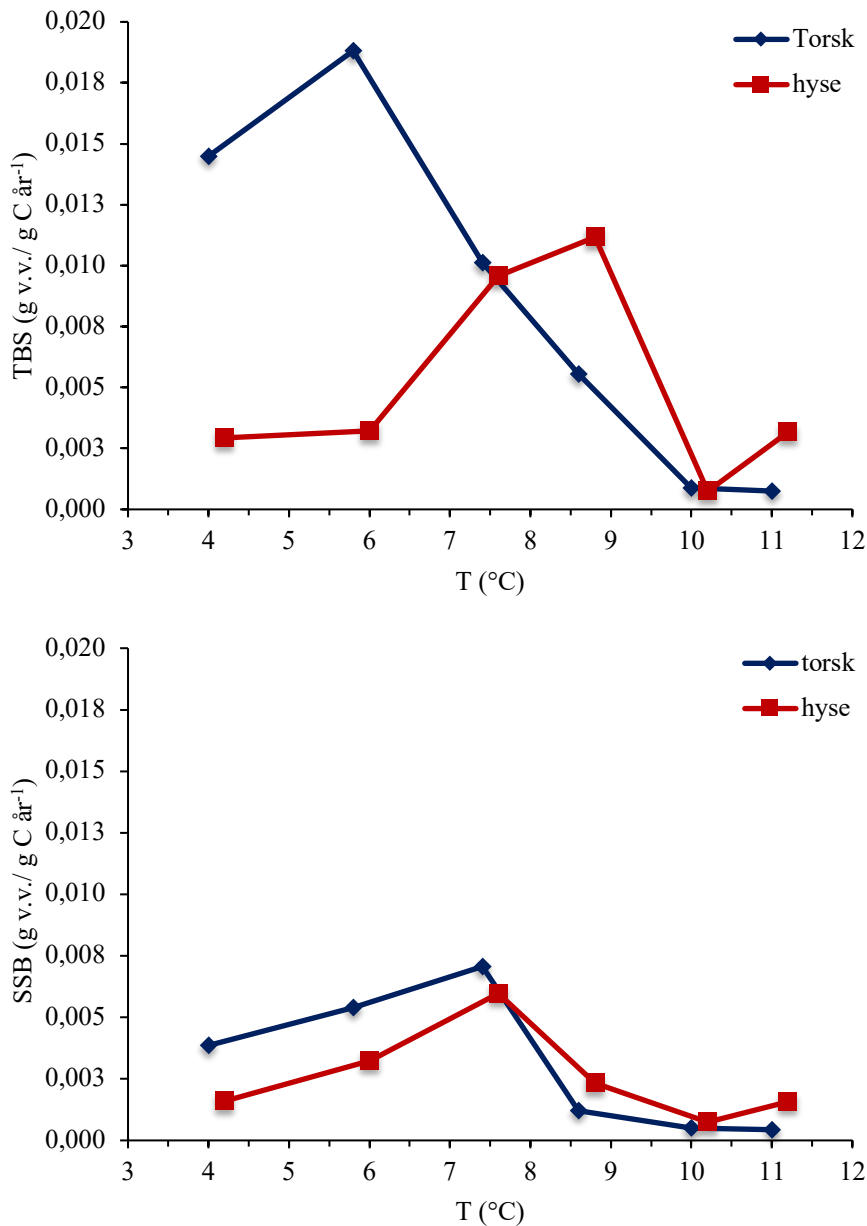


Fig. 5. A: Biomasse for totalbestandene (g v. v. m⁻² år⁻¹) for torsk og hyse i forhold til primærproduksjon (g C m⁻² år⁻¹) er plottet mot temperatur; B: Biomasse for gytebestandene (g v. v. m⁻² år⁻¹) for torsk og hyse i forhold til primærproduksjon (g C m⁻² år⁻¹) er plottet mot temperatur.

Størrelsen av SSB (g m⁻²) for torsk og hyse i forhold til temperatur (Fig. 4B) viser at forholdet mellom biomassene er mindre. Begge artene har en topp for SSB på 7,4 °C, men ved høyere temperaturer er SSB for hyse større enn for torsk. SSB for hyse er størst ved temperaturer varmere enn 7,4 °C.

De ulike havområdene har også ulik primærproduksjon ($\text{g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$) som sammen med biomasse ($\text{g v.v. m}^{-2} \text{ år}^{-1}$) ble satt inn i et plott i forhold til temperatur (Fig. 5A). Figuren viser mengde TSB per enhet årlige primærproduksjon (TSB per ppr). TSB per ppr for torsk er høyest ved $5,8 \text{ }^\circ\text{C}$ (Island). TSB per ppr til torsk og hyse er tilnærmet like ved $7,4 \text{ }^\circ\text{C}$ (Færøyene) og ved $10 \text{ }^\circ\text{C}$ (Irskesjøen).

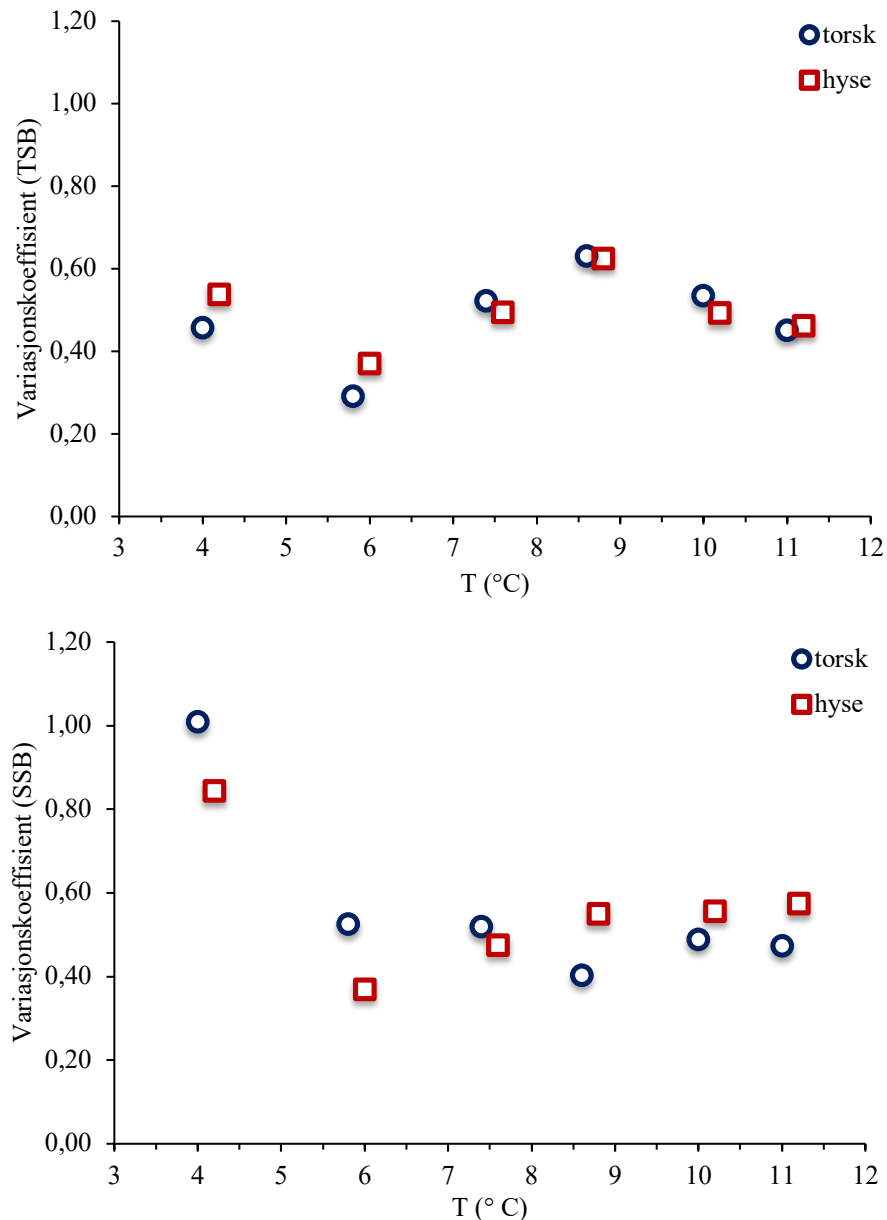


Fig. 6. A: Variasjonskoeffisient for totalbestandsbiomasse av torsk og hyse mot temperaturer; B: Variasjonskoeffisient for gytebestandsbiomasse av torsk og hyse mot temperaturer.

Ved $8,6 \text{ }^\circ\text{C}$ (Nordsjøen) og $11 \text{ }^\circ\text{C}$ (Det Keltiske hav) er TSB per ppr for hyse større enn for torsk, og høyest for hyse ved $8,6 \text{ }^\circ\text{C}$.

Gytebestand (SSB) per ppr for torsk og hyse er høyest ved Færøyene (Fig. 5B). Begge biomassene går ned, med stigende temperatur over 7,4 °C.

TSB for torsk og hyse har størst variasjonskoeffisient (CV) ved 8,6 °C, som er i Nordsjøen (Fig. 6A). Her varierer biomassene med en CV på nær 0,60. TSB for begge artene har lavest CV ved 5,8 °C (Island) og ved Færøyene og Irskesjøen er CV tilnærmet lik for TSB av torsk og hyse. I Barentshavet og ved Island er forholdet mellom torsk- og hysevariasjon størst, der hyse har større CV enn torsk. Variasjonskoeffisientene er større for gytebestandene (Fig. 6B), unntatt CV til SSB for hyse ved 5,8 °C og CV for både torsk og hyse ved 7,4 °C, som er nokså uforandret. Ved Island har SSB for torsk en CV på 0,52. Ved 4 °C har SSB for torsk og hyse størst CV på henholdsvis 1 og 0,84. Ved temperaturer varmere enn 5,8 °C har SSB for hyse en stigende CV på 0,54 ved 8,6 °C til en CV på 0,57 ved 11°C.

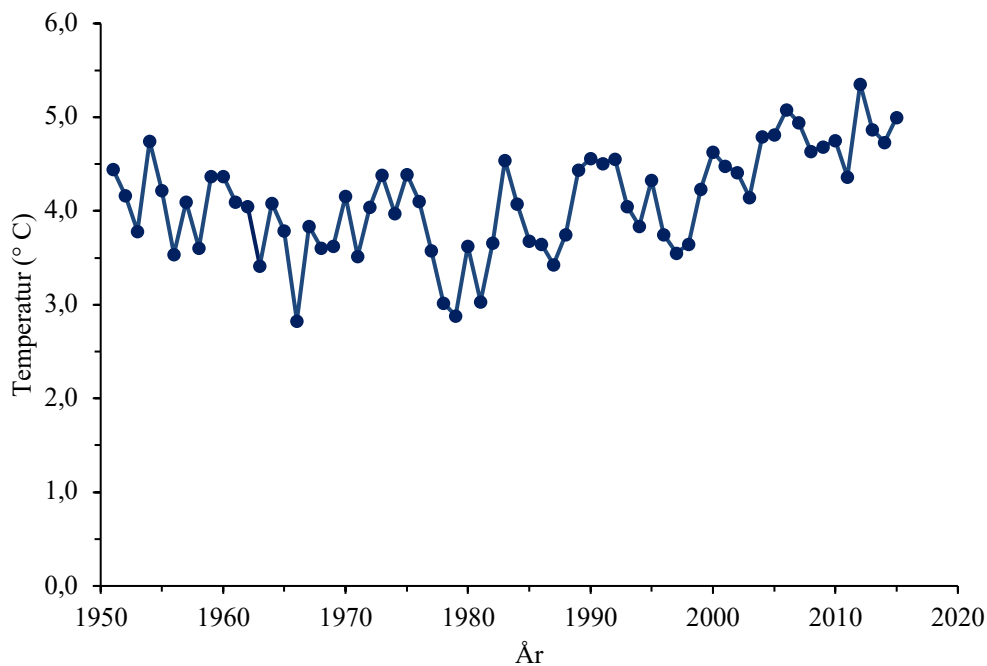


Fig. 7. Tidsserie med temperaturmålinger fra Kolasnippet. Kilde:

<http://www.pinro.ru/labs/hid/kolsec22.php?lang=e>

Historiske temperaturdata viser kalde og varme perioder (Fig. 7), men trenden er at temperaturen er økende. Ved å sette inn data for TSB og SSB i Barentshavet sammen med temperaturene (Fig. 8) illustreres en sammenheng mellom temperatur og bestandsbiomasse. Det er regnet ut et glidende gjennomsnitt for temperaturene, og grafen viser at i kalde og varme perioder er det en tendens til økning i bestandsbiomassene både for torsk og hyse.

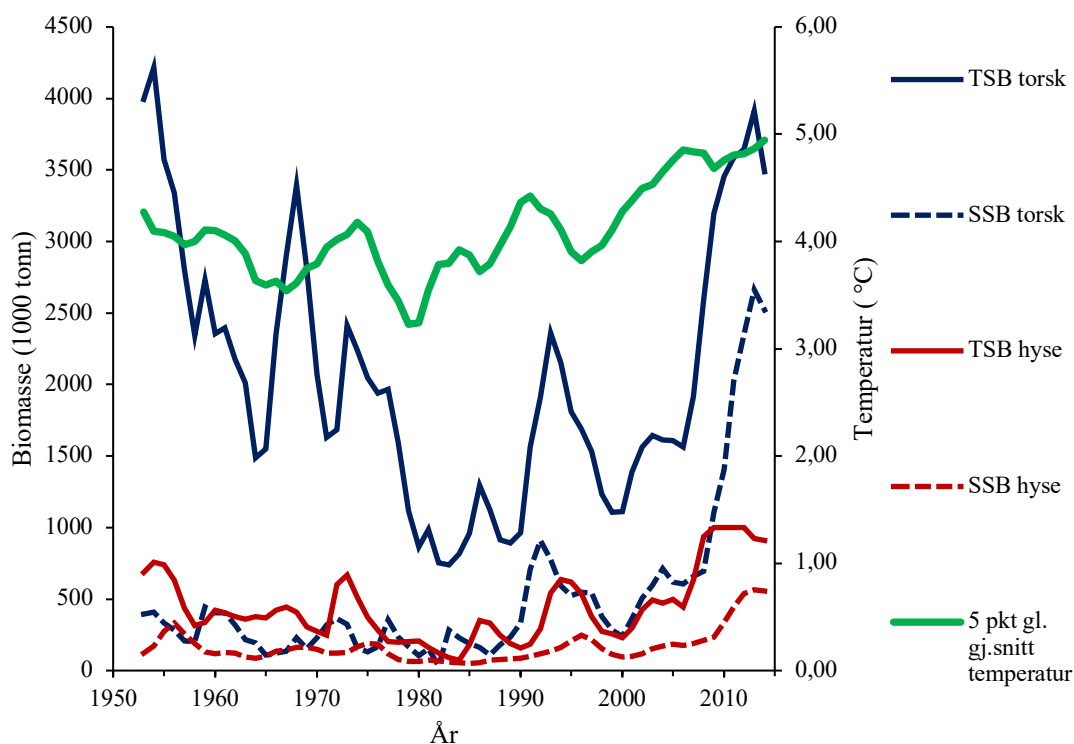


Fig. 8. Et 5 års glidende gjennomsnitt av temperaturene ved Kolasnittet er plottet sammen med totalbestandsbiomassene (TSB) og gytebestandsbiomasse (SSB) for torsk og hyse i Barentshavet.

Resultatene viser at ved 7,4 ° C (Færøyene) er biomassene for torsk og hyse er tilnærmet like store. Ved lavere temperaturer er torskebiomassen størst og ved høyere temperaturer er hysebiomassen størst, med unntak av ved 10 °C (Irskesjøen), der TSB for torsk er litt større enn TSB for hyse. Gytebestandene (SSB) har samme biomasseforhold, men ved Irskesjøen er SSB for hyse større en SSB for torsk. Primærproduksjonen er større ved Island enn i Barentshavet og totalbestandsbiomasse per enhet årlige primærproduksjon (TSB per ppr) for torsk er høyest ved 5,8 °C (Island). Gytebestandsbiomasse per enhet årlige primærproduksjon (SSB per ppr) for torsk er større enn for hyse ved 7,4 °C (Færøyene). Ved 8,6 °C (Nordsjøen) varierer biomassene for totalbestandene til torsk og hyse med en variasjonskoeffisient (CV) på nær 0,60, som er den høyeste CV for samtlige av temperaturene. Ved 7,4 °C (Færøyene) er CV uforandret for gytebestandsbiomassene (SSB) til torsk og hyse. SSB for hyse har også samme CV ved 5,8 °C (Island) som CV for TSB av hyse. I Barentshavet er CV for SSB til torsk på 1 og hyse på 0,8. Historiske temperaturendringer i Barentshavet sammenfaller oppganger av bestandsbiomassene for torsk og hyse.

3.2.1 Barentshavet.

Totalbestandsbiomasse (TSB) og gytebestandsbiomasse (SSB) for torsk og hyse i Barentshavet er hentet tilbake til 1950 og frem til 2018. Oppganger og nedganger i TSB for disse artene er satt sammen mot hverandre i et plott som viser forhold (Fig. 9). Start og slutt på data er avmerket med grønt i plottet. Når torskebestanden har økt, har også hysebestanden økt, men vi kan også se to ulike endringsmønstre som illustrerer hvilken art som først avtar i biomasse. Endringsmønsteret i perioden 2006-2015, vist i blått, har retning med klokken der TSB av hyse avtok før torsk. I perioden 1950-1959, vist i rødt, avtok TSB av torsk før hyse.

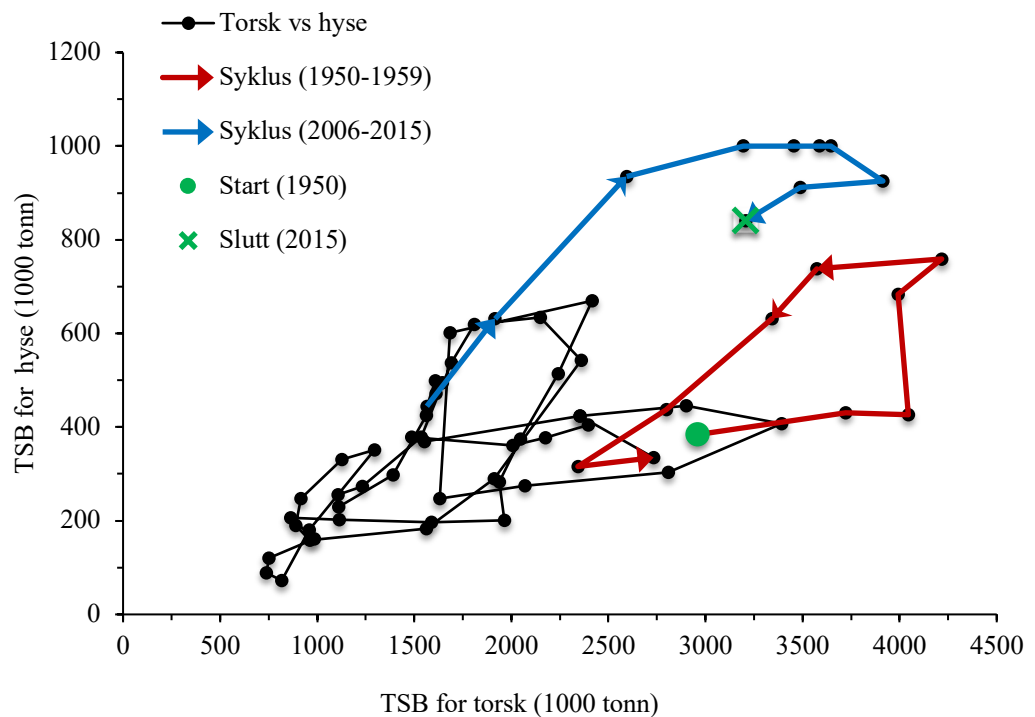


Fig. 9. Totalbestandsbiomasse (TSB) for torsk og hyse i Barentshavet. Dataseriens start er merket med et grønt punkt. To perioder med ulik syklus er merket med blå og rød pil.

Fiskedødeligheten (Fig. 10A) til begge artene ble kraftig redusert etter 1987, men fikk en økning på begynnelsen av 1990-tallet før den igjen ble redusert. Fiskedødelighet på torsk og hyse var i 2017 på henholdsvis 0,4 og 0,39 år⁻¹. SSB for torsk i Barentshavet har hatt lave, stabile nivåer fra 1955-1999, da den fikk en økning (Fig. 10B).

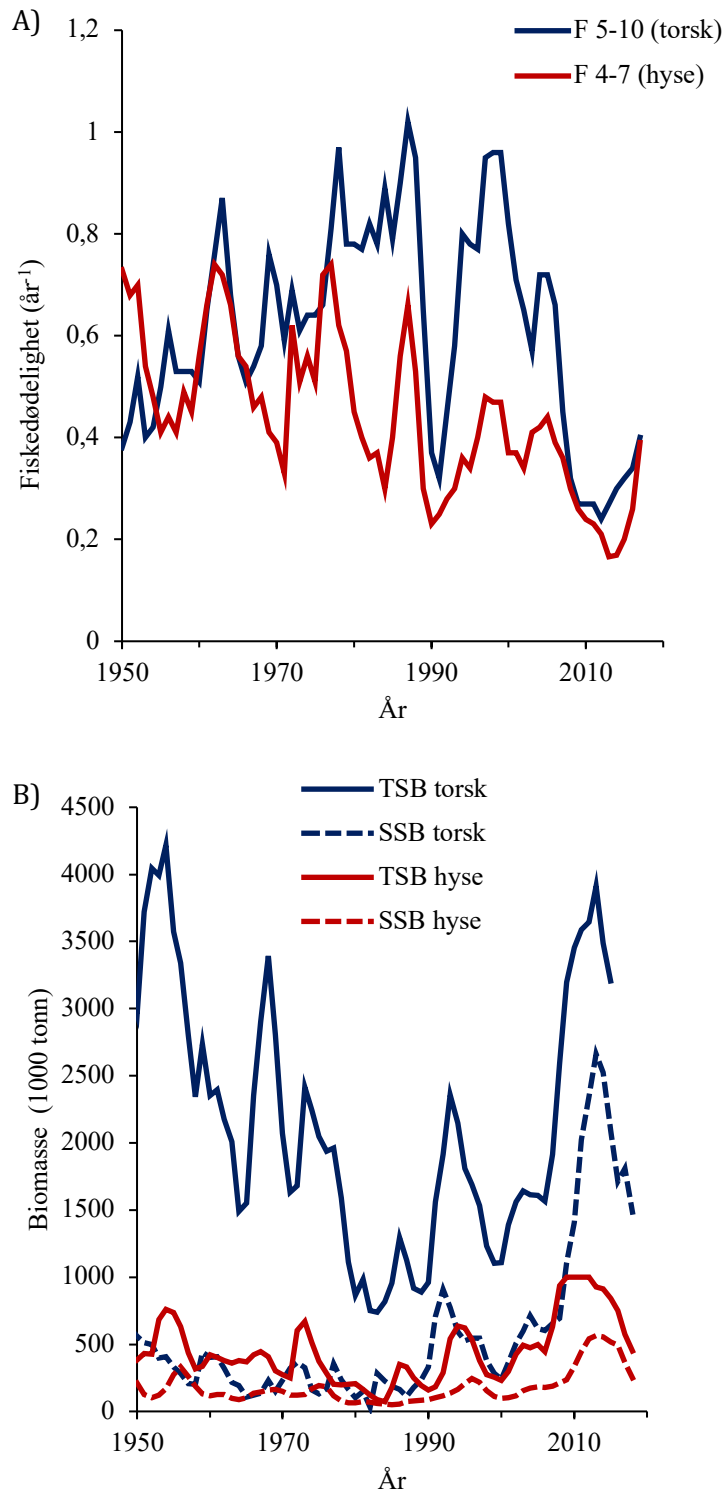


Fig. 10. A: Fiskedødeligheten, F , på torsk og hyse i Barentshavet tilbake til 1950. F (5-10) er gjennomsnittlig fiskedødelighet for torsk og F (4-7) er gjennomsnittlig fiskedødelighet for hyse; B: Totalbestandsbiomasse (TSB) og gytebestandsbiomasse (SSB) for torsk og hyse.

På begynnelsen av 1980-tallet var SSB for torsk meget lav, men mot slutten av dette tiåret begynner den å ta seg opp. TSB for torsk hadde en nedgang mot midten av 1950-tallet og til

midten av 1960-tallet. Deretter fulgte en økning før den igjen ble redusert, og da til historiske lave tall på begynnelsen av 1980-tallet. I denne perioden var fiskedødeligheten på torsk høy. Den lave bestanden begynte å bygge seg opp på slutten av 1990-tallet og nådde en topp i 2013 på 3 913 000 tonn. SSB for hyse har ligget under 200 000 tonn siden 1958, med unntak av perioden 1995-1998. På 1980-tallet hadde også hysebestanden en lav biomasse. Etter 2000 har bestanden økt i Barentshavet, men i de senere år har hysebestanden hatt en nedadgående trend. Fiskepresset minket etter 1999 og etter 2005 begynte TSB for hyse å øke. Opp- og nedgangene til torsk og hyse har en signifikant korrelasjon ($r_s = 0,76$, $n = 69$, $p < 0,001$).

3.2.2 Island

Tallene for biomassen til torsk og hyse ved Island (Fig. 11) gjelder for perioden 1979-2016.

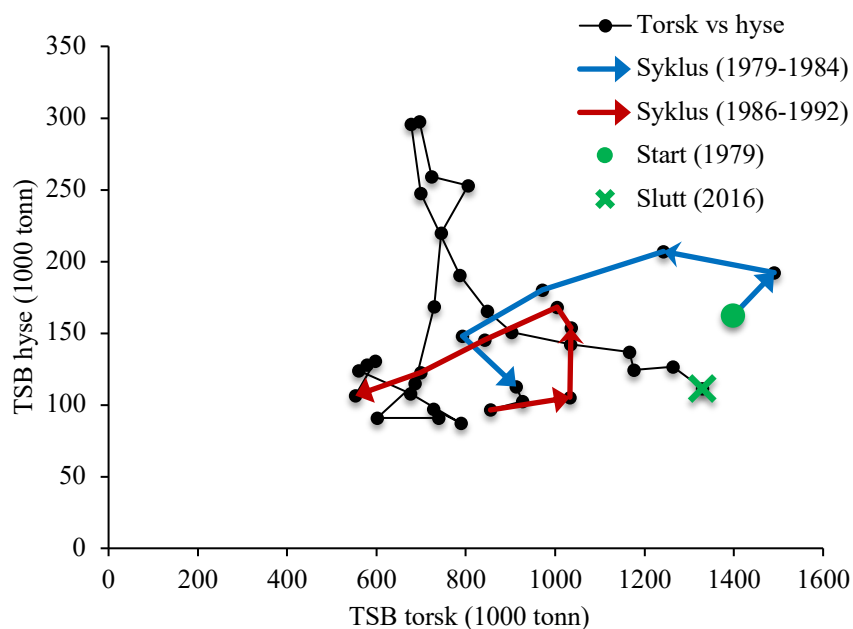


Fig. 11. Plottet viser totalbestandsbiomasse (TSB) for torsk og hyse ved Island. Dataseriens start er merket med grønt. Blå og rød pil illustrerer to ulike perioder.

Det er merket av to perioder 1979-1984 og 1987-1992, med et endringsmønster som har en retning mot urviseren. Disse indikerer at i begge perioder har biomassen til torskebestanden avtatt før hysebestanden.

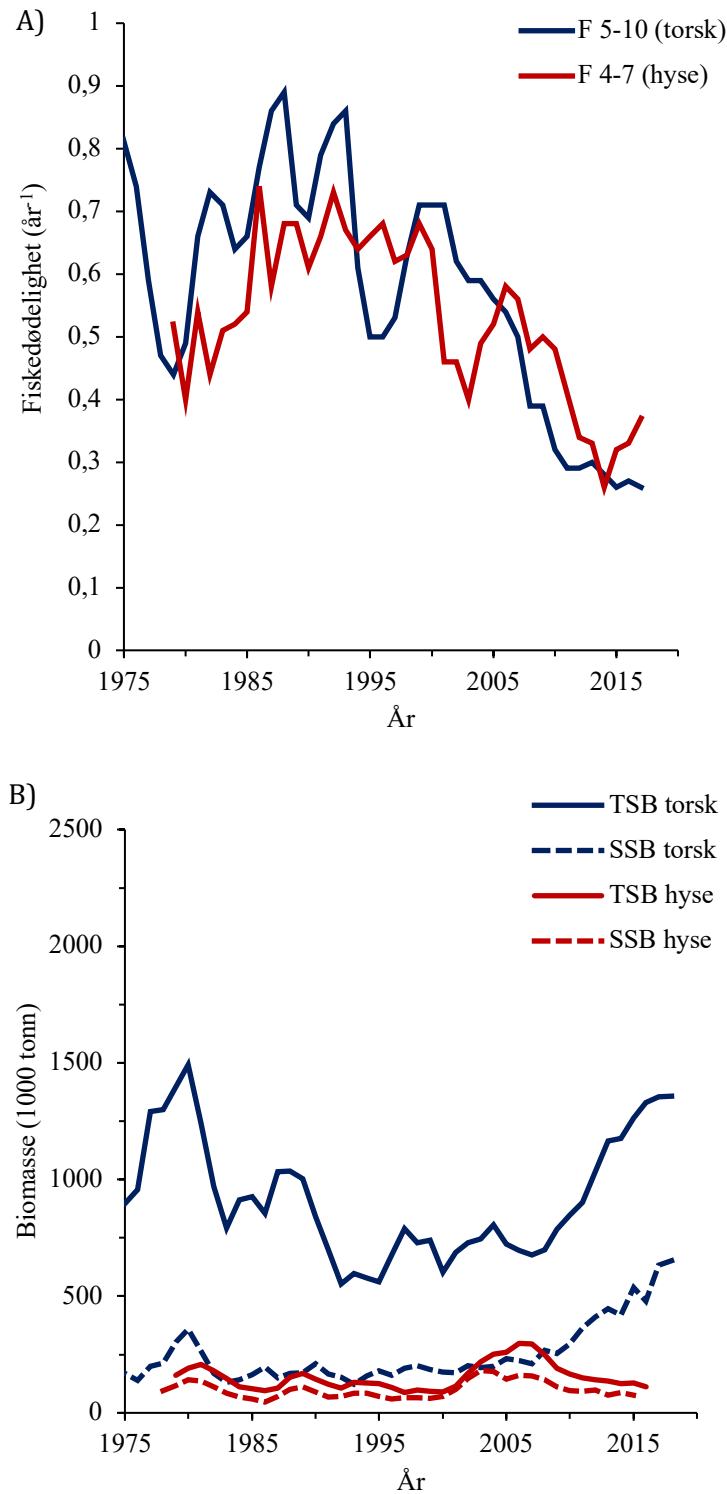


Fig. 12. A: Fiskedødelighet til torsk og hyse ved Island med gjennomsnittlig fiskedødelighet F (5-10) på torsk og F (4-7) på hyse; B: totalbestandsbiomasse (TSB) og gytebestandsbiomasse (SSB) for torsk (1975-2018) og hyse (1980/1979- 2016/2015).

Fiskedødelighet på begge artene var høy inntil midten av 2000-tallet, men etter dette ble den redusert ved Island (Fig. 12A). I 2017 hadde torsk og hyse en fiskedødelighet på henholdsvis

0,26 og 0,37 år⁻¹. TSB for torsk ved Island har hatt en nedgang fra 1980 til den endret trend på midten av 1990-tallet som i 2007 resulterte i en økning (Fig. 12B). I 2018 var bestanden på 1 357 000 tonn. SSB for torsk ved Island har vært stabilt frem til rundt 2005, da den fikk en oppadgående trend. I 2018 var SSB for torsk estimert til å ligge på 652 000 tonn. Hysebestanden har vært stabil. I 1979 var TSB for hyse ved Island estimert til 102 000 tonn, og i 2006 nådde bestanden en topp på 298 000 tonn. Siden den gang har den gått ned. SSB for hyse har hatt et nivå på under 100 000 tonn før 2000. I 2003 nådde SSB en topp på 181 000 tonn, deretter har den gått ned. Det ser ut til at disse to bestandene i perioder vokser med hverandre frem til rundt 2008, da får torskbestanden en økning og hysebestanden reduseres. De har tilnærmet ingen korrelasjon som ikke er signifikant ($r_s = 0,09$, $n = 38$, $p = 0,55$).

3.2.3 Færøyene

Data på torsk og hyse ved Færøyene (1959-2017) viser endringsmønstre fra perioden 1998-2007 og 1985-1996 (Fig. 13). Begge disse periodene viser at TSB for torsk har avtatt før TSB for hyse.

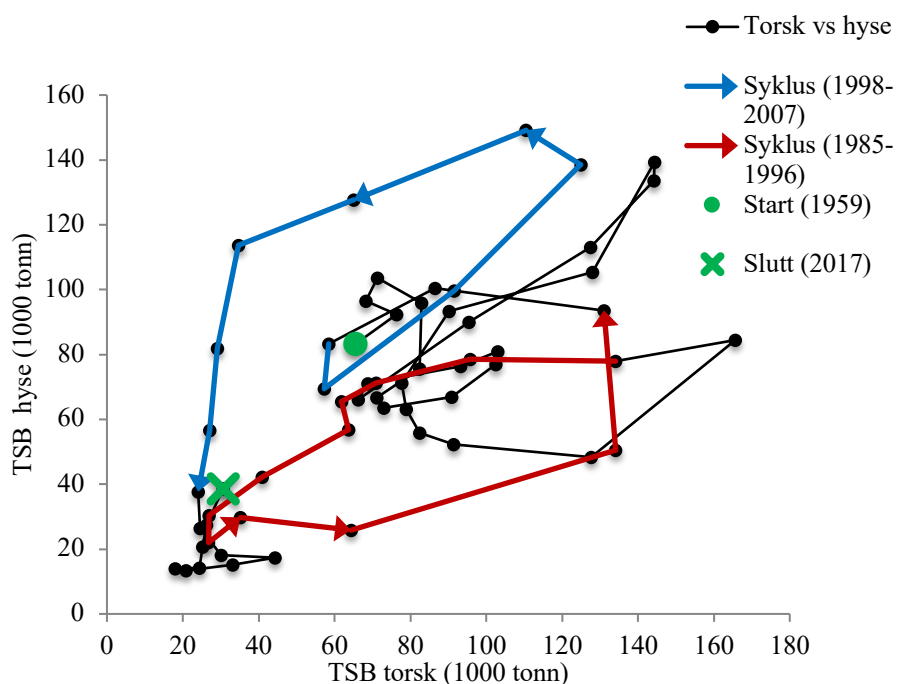


Fig. 13. Dette plottet viser forhold mellom totalbestandsbiomassene til torsk og hyse ved Færøyene. Dataseriens start og slutt er merket med grønt og to perioder er merket med rød og blå pil.

Fiskedødeligheten (Fig. 14A) til torsk ved Færøyene har vært høyere enn for hyse i to perioder, 1976 – 1993 og 1997 - 2011. I 2017 hadde torsk og hyse en fiskedødelighet på henholdsvis 0,27 og 0,23 år⁻¹.

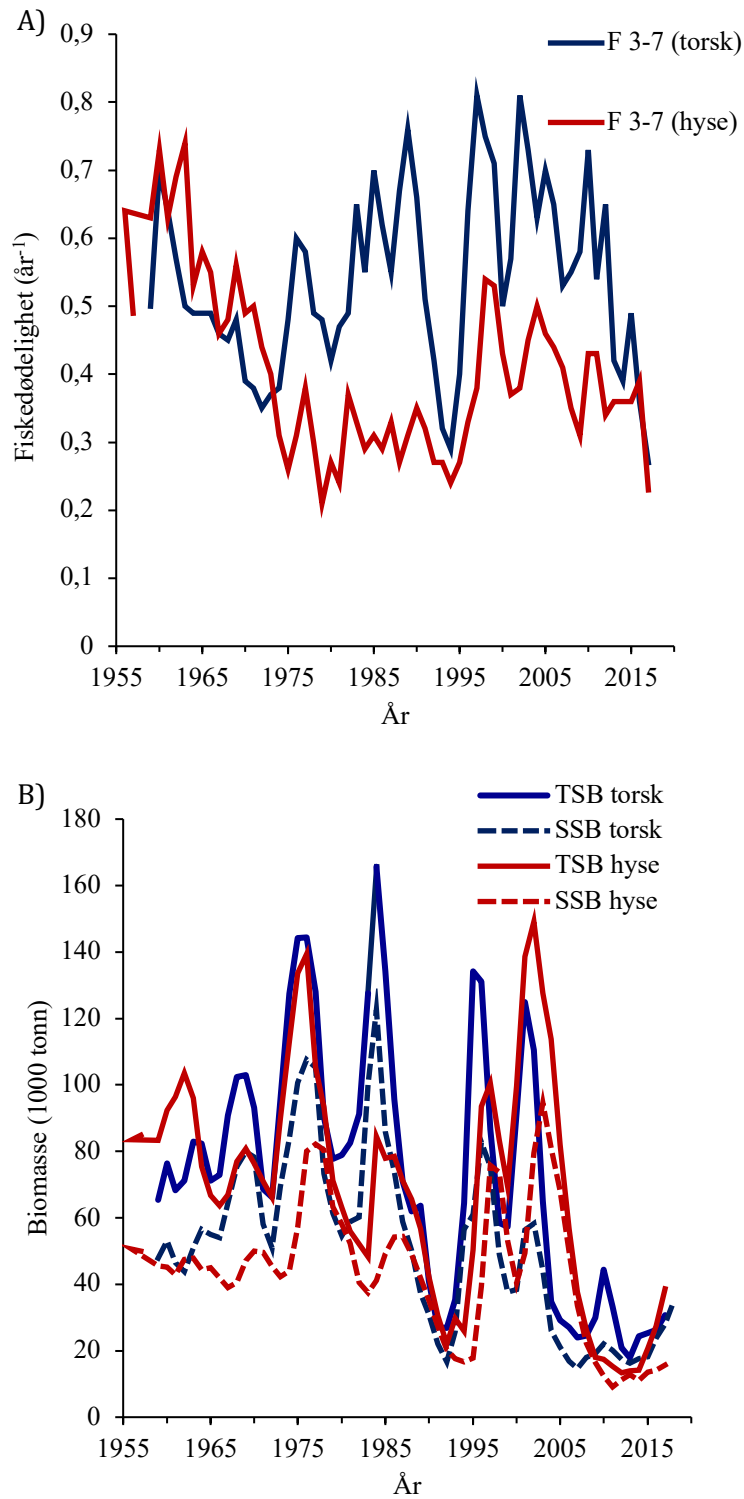


Fig. 14. A: Fiskedødelighet til torsk og hyse ved Færøylene med gjennomsnittlig fiskedødelighet F (3-7); B: totalbestandsbiomasse (TSB) og gytebestandsbiomasse (SSB) for torsk (1959-2018) og hyse (1956-2017).

TSB for torsk og hyse (Fig. 14B) har vært økende fra slutten av 1950-tallet til nedgangen begynte mot midten av 1970-tallet og ble ytterligere redusert på midten av 1980-tallet.

Torskebestandsbiomassen nådde en topp i 1984 på 166 000 tonn. Deretter kom en reduksjon som resulterte i en TSB på 27 000 tonn i 1991. Årene etter bar preg av store svingninger fra 134 000 tonn i 1995 til 58 000 tonn i 1998. De siste årene har bestanden hatt en oppadgående trend og i 2017 var TSB for torsk estimert til 31 000 tonn. TSB for hyse har hatt to topper tidligere. Den første toppen ble nådd i 1976 og bestanden ble estimert til å være på 139 000 tonn. Etter dette gikk bestanden ned og nådde en bunn med 22 000 tonn i 1992. Siden den gang har bestanden vokst til 149 000 tonn i 2002. I 2017 var TSB for hyse estimert til å være på 39 000 tonn, og har en oppadgående trend. Hysebestanden hatt store svingninger og disse sammenfaller delvis med svingningene for torskebestanden ($r_s = 0,67$, $n = 60$, $p < 0,001$).

3.2.4 Nordsjøen

Data for torsk og hyse (1972-2016) viser et endringsmønster i perioden 1987-1992 (Fig. 15), der hysebestanden avtar før torskebestanden.

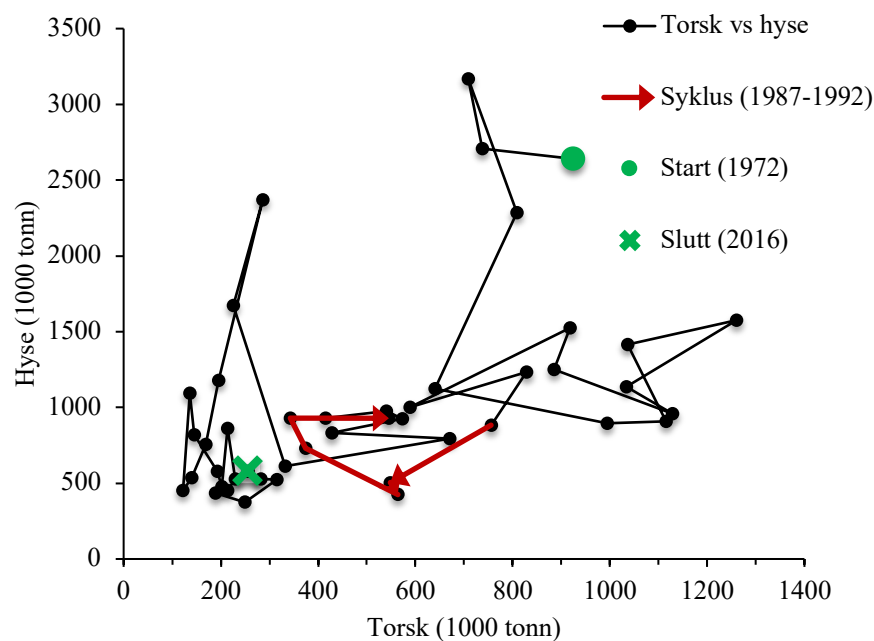


Fig. 15. Totalbestandsbiomasse for torsk og hyse i Nordsjøen har et endringsmønster med retning med klokken i perioden merket med rød pil. Dataseriens start og slutt er merket med et grønt punkt.

Fiskedødeligheten til torsk i Nordsjøen (Fig. 16A) var lenge på rundt 1.0 år^{-1} før den gradvis ble redusert til nivået i 2017. Hyse har også hatt en høy fiskedødelighet, men med større variasjon enn for torsk. Den ble også redusert rundt 2000. I 2017 var fiskedødeligheten på $0,25 \text{ år}^{-1}$ på hyse og $0,44 \text{ år}^{-1}$ på torsk.

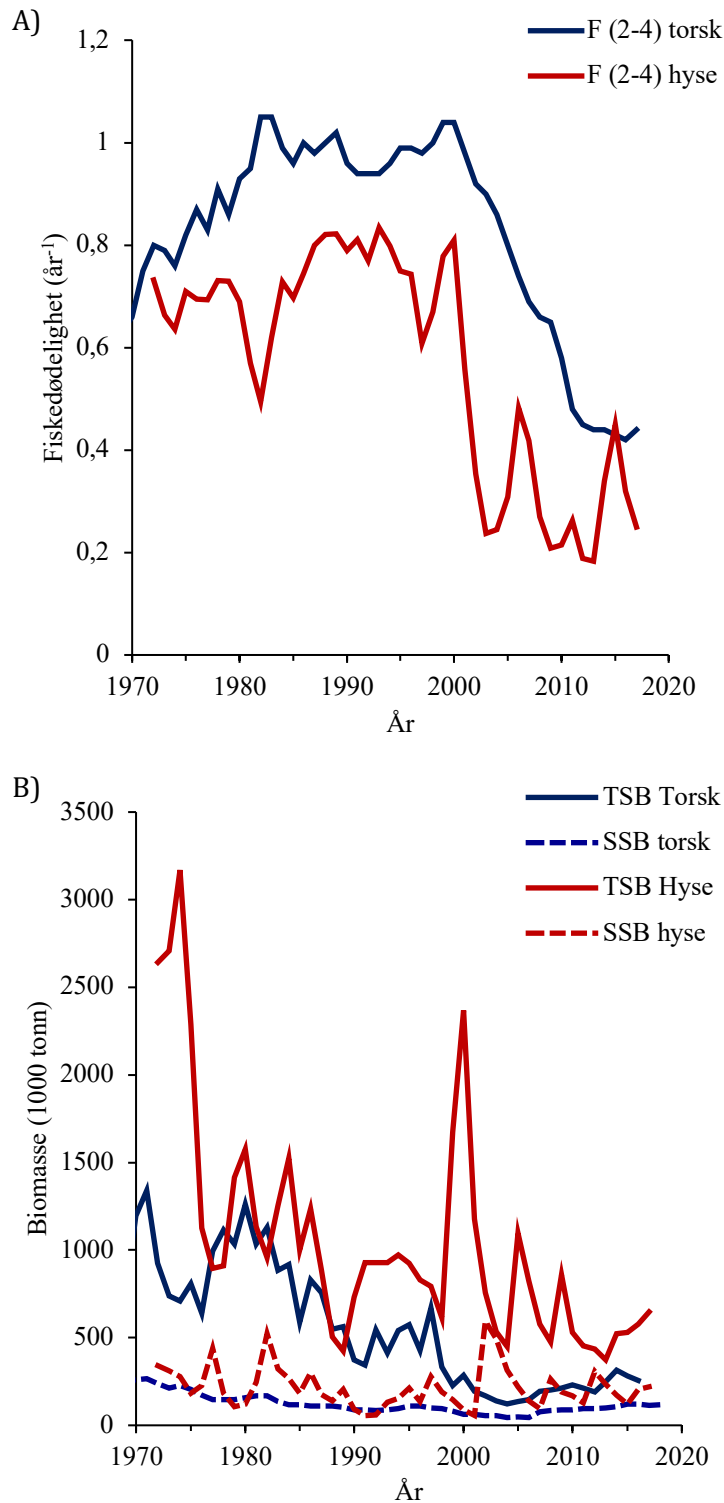


Fig. 16. A: Fiskedødelighet på torsk og hyse med gjennomsnittlig fiskedødelighet på 2-4 år i Nordsjøen; B: totalbestandsbiomasse (TSB) og gytebestandsbiomasse (SSB) for torsk og hyse.

Torskebestanden er målt tilbake til 1970 og diagrammet viser at TSB for torsk ikke har vært over 1 340 000 tonn (Fig. 16B). TSB har vært høy i de tidligste årene det er estimert for, men

siden 1980 har det vært en nedgang som har resultert i en totalbestand på 256 000 tonn i 2016. SSB til torsk sank til et lavt nivå rundt 2005.

Nordsjøen har hatt en dominerende hysebestand. Målingene for hysebestanden går tilbake til 1972 og da var TSB på sitt største, med estimeringer på 3 169 000 tonn i 1974 (Fig 11B). Etter dette går bestanden ned til den når en ny topp i 2000 og har da et nivå på 2 369 000 tonn. Deretter følger en nedgang og hysebestanden var på 647 000 tonn i 2017. SSB til hyse har vært sterke i 1977, 1982 og i 2002. Hysebestanden har nå en oppadgående trend. Hysebestanden har hatt kraftigere svingninger, men totalbestandsbiomassene har en signifikant positiv korrelasjon. ($r_s = 0,55$, $n = 45$, $p < 0,001$).

3.2.5 Irskesjøen

Bestandsbiomassedata som er brukt for torsk og hyse i Irskesjøen går tilbake fra 1992 og frem til 2013. Det er merket av en periode fra 2000-2007 med et endringsmønster der torskebestanden har avtatt før hysebestanden (Fig. 17).

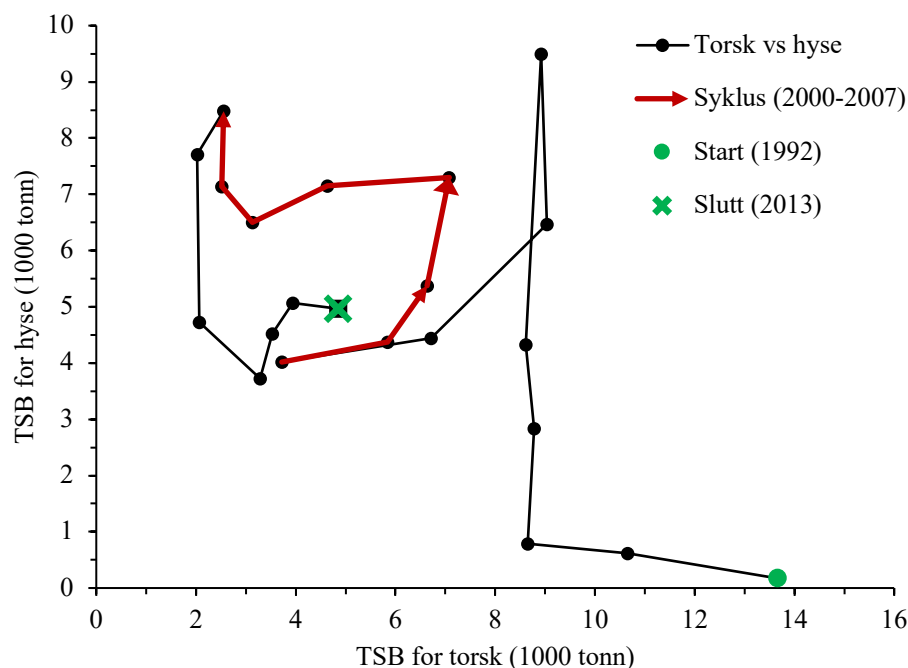


Fig. 17. Forhold mellom totalbestandsbiomasse for torsk og hyse i Irskesjøen.

Fiskedødeligheten til torsk (Fig. 18A) var over $0,8 \text{ år}^{-1}$ til 2011. Hyse har hatt en lavere fiskedødelighet enn torsk med unntak av på slutten a 1990-tallet. I 2013 var fiskedødeligheten til torsk på $0,23$ og i 2011 var den på $0,28 \text{ år}^{-1}$ for hyse.

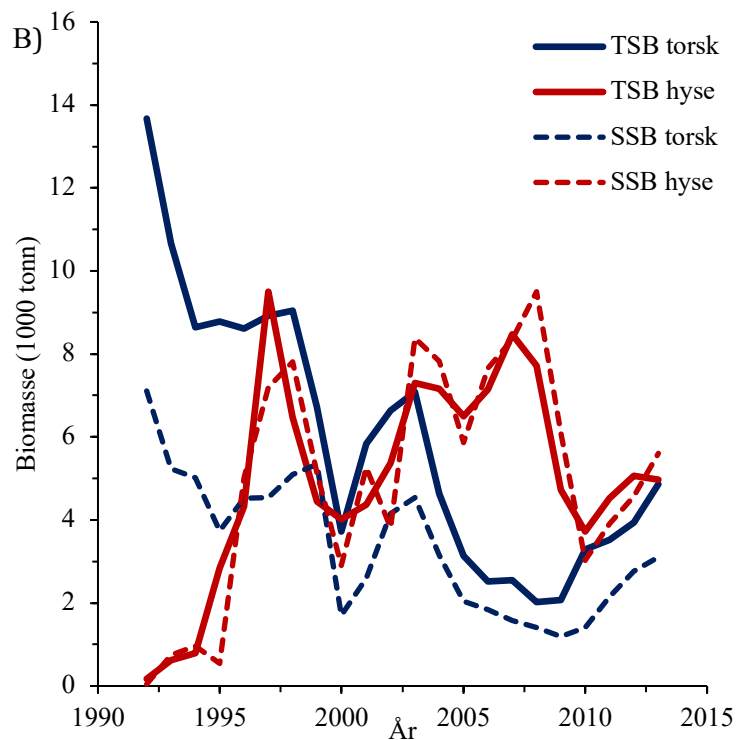
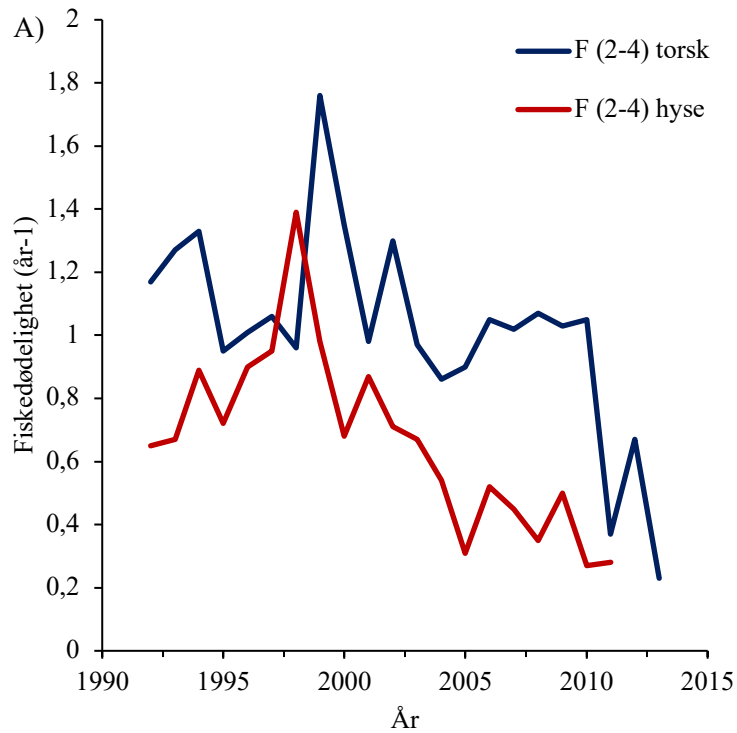


Fig. 18. A: Fiskedødelighet for torsk og hyse. $F(2-4)$ er gjennomsnittlig fiskedødelighet; B: totalbestandsbiomasse (TSB) og gytebestandsbiomasse (SSB) i Irskesjøen.

Det har vært stor totalbestandsbiomasse (TSB) av torsk i Irskesjøen på begynnelsen av 1990-tallet (Fig. 18B). Deretter gikk TSB kraftig ned og i 2013 var bestanden estimert til ca. 5 000 tonn med oppadgående trend. SSB for torsk var i 2013 estimert til å være i overkant av 3 000

tonn. I 1997 nådde TSB for hyse en topp på 9 500 tonn og den var da større enn torskbestandene. Etter dette har bestanden vært tilnærmet like stor eller større enn torskbestandene. I perioden 2003- 2010 har hysebestanden hatt en betydelig større biomasse enn torskbestandene. I 2013 var TSB estimert til i underkant av 5000 tonn. SSB for hyse har hatt lignende nivå som TSB for hyse, og viser en økende trend. Disse to bestandsbiomassene er negativt korrelert med hverandre ($r_s = -0,42$, $n = 22$, $p = 0,05$).

3.2.6 Det Keltiske hav

Totalbestandene til torsk og hyse i Det Keltiske hav fra 1993- 2017 (Fig. 19) har et endringsmønster i perioden 2008-2013 der hysebestandens biomasse avtok først.

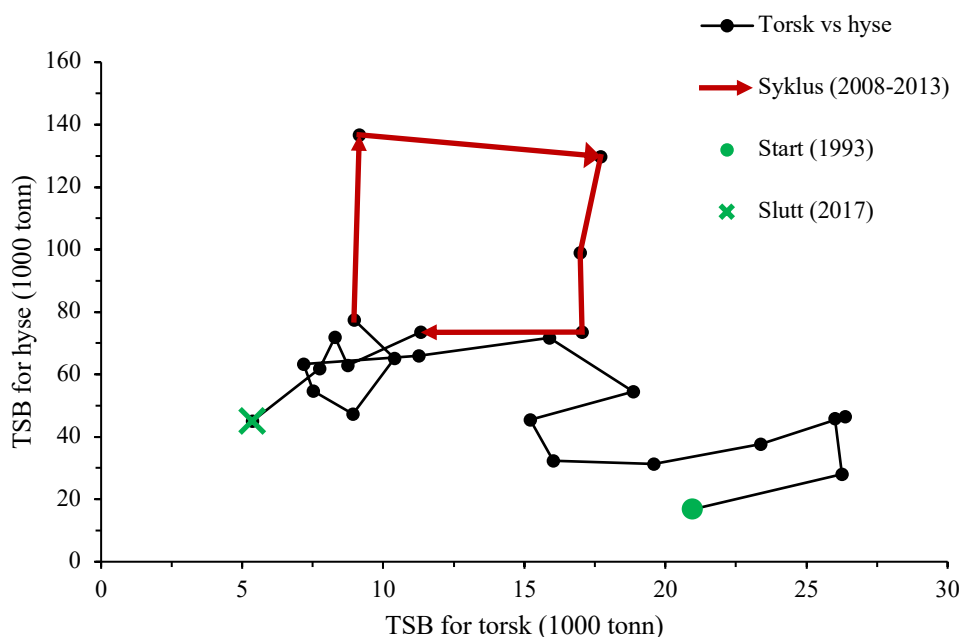


Fig. 19. Forhold mellom totalbestandsbiomasse til torsk og hyse i Det Keltiske hav. Starten og slutten på plottets dataserie er merket grønt, og en periode der hyse avtok før torsk er merket med rødt.

Fiskedødeligheten på hyse (Fig. 20A) i dette område har vært så høy som på $1,24 \text{ år}^{-1}$ i 2002. I 2017 var fiskedødeligheten på hyse og torsk på henholdsvis $0,66$ og $0,61 \text{ år}^{-1}$. I Det Keltiske hav har hysebestanden vært dominerende sammenlignet med torskbestandene (Fig. 20B). Totalbestandsbiomasse (TSB) for hyse har hatt en økende trend, mens torskbestandene har hatt en minskende biomasse. Målinger viser at TSB for torsk i 2017 var estimert til å være på 5 000 tonn.

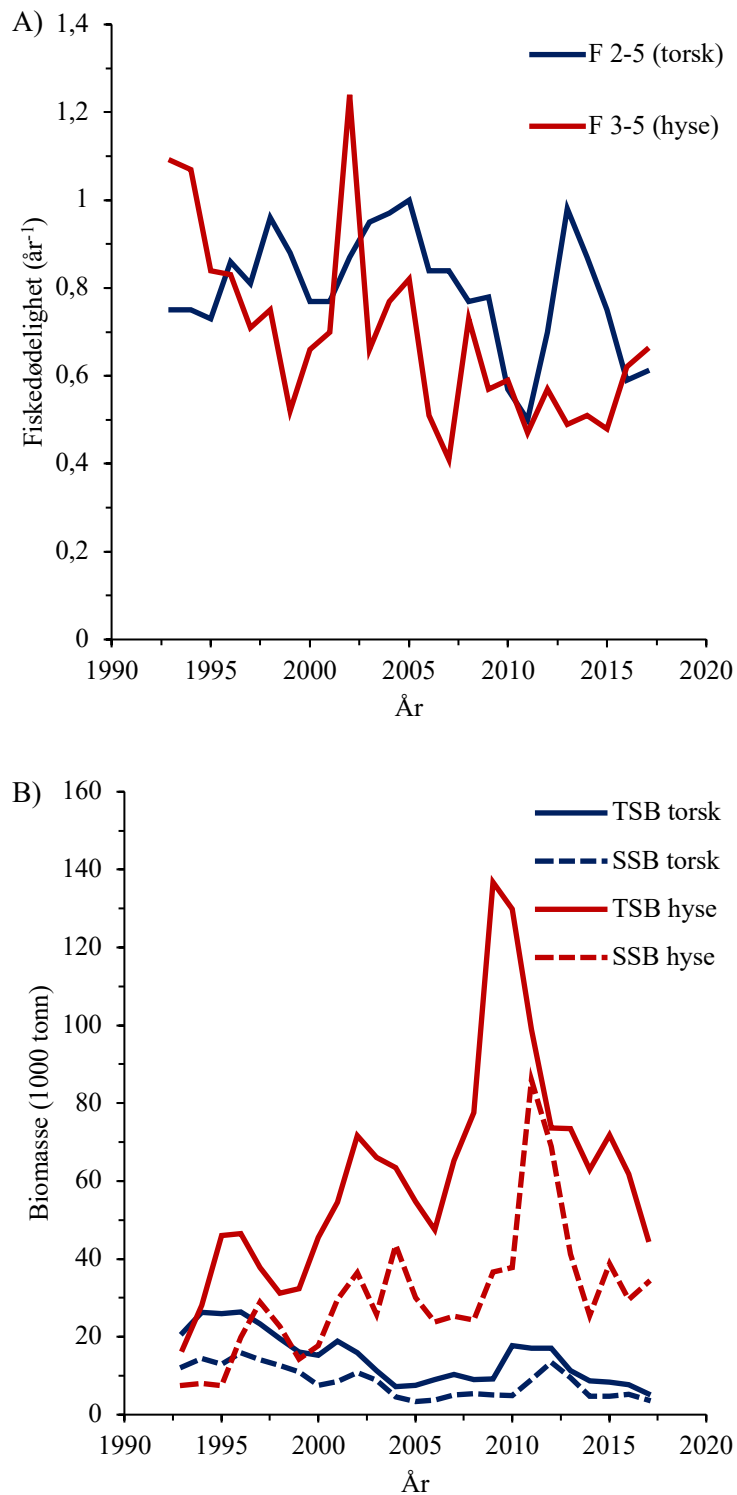


Fig. 20. A: Fiskedødelighet for torsk og hyse i Det Keltiske hav; B: Totalbestandsbiomasse (TSB) og gytebestandsbiomasse (SSB) for torsk og hyse.

TSB for hyse har hatt tre tydelige toppår. Det siste og største fant sted i 2009 med 137 000 tonn. Siden den gang har bestanden gått ned og i 2017 var TSB på hyse estimert til å være på 45 000

tonn. SSB for hyse var i 2017 estimert til å være på 34 000 tonn. Disse to bestandene har en negativ korrelasjon ($r_s = -0,35$, $n = 25$, $p = 0,08$) som ikke er signifikant.

I en oppsummering av resultatene for de historiske endringene i bestandsbiomassene for torsk og hyse kan det nevnes at for noen av disse økosystemene (Barentshavet, Island, Færøyene og Nordsjøen) var det positive korrelasjoner mellom bestandene i motsetning til negative korrelasjoner mellom hyse- og torskbiomasse som ble observert i Irskesjøen og Det Keltiske hav. Barentshavet var det eneste økosystemet med to ulike endringsmønstre, der torskbiomassen avtok først i perioden 1950-1959, og hysebiomassen avtok først i andre periode, 2006-2015. Ved Island og Færøyene avtok torskbiomassen først i begge periodene med endringsmønstre. I disse tre økosystemene viser historiske biomassedata at i periodene med endringsmønstre der torskbiomasse avtok først hadde torskbestandene nedadgående trender og økende eller høy fiskedødelighet. I perioden der hysebiomassen avtok først, i Barentshavet, hadde torskbestanden en økende trend og en avtagende fiskedødelighet. Denne likheten hadde også Det Keltiske hav og Irskesjøen, men fiskedødeligheten hos torsk i Irskesjøen var minkende i perioden med endringsmønstret. Nordsjøen skilte seg ut her ved at i perioden med endringsmønstret avtok hysebiomassen først, men torsk hadde en nedadgående trend. Fiskedødeligheten var høy i denne perioden. Det var ingen klar tendens til forskjellig endringsmønstre i økosystem med ulike temperaturer, men det var flest ($n=6$) endringsmønstre der torsk avtok først og færre ($n=3$) der hyse avtok først.

3.3 Økosystemmodellering

3.3.1 Barentshavet

Resultatene for scenariene med økning i hysebiomasse i modellene med (original modell) og uten justert husediett (justert modell) ble sammenlignet og for noen grupper ble det endringer (Fig. 21). Voksen torsk fikk en større reduksjon i den originale modellen enn i den justerte modellen, der relativ biomasse var tilnærmet lik biomasse ved start i 2020. For juvenil torsk var det ikke ulikheter i relativ biomasse ved sammenligning av modellene. De største endringene viste seg i gruppen sjøgress og alger. I den originale modellen var det store mengder av denne gruppen i dietten til hyse. Med justeringer ble det laget en ny gruppe, fiskeavfall, og dette ga dermed også en forskjell for de to modellene. Tendensene med hvilke grupper som øker og minker er ganske like for de to modellene. Videre i resultatdelen har jeg fokusert på scenariet

for modellen med justert hysediett. Biomasseendringene viser til relativ biomasse ved tidsseriens slutt i 2077.

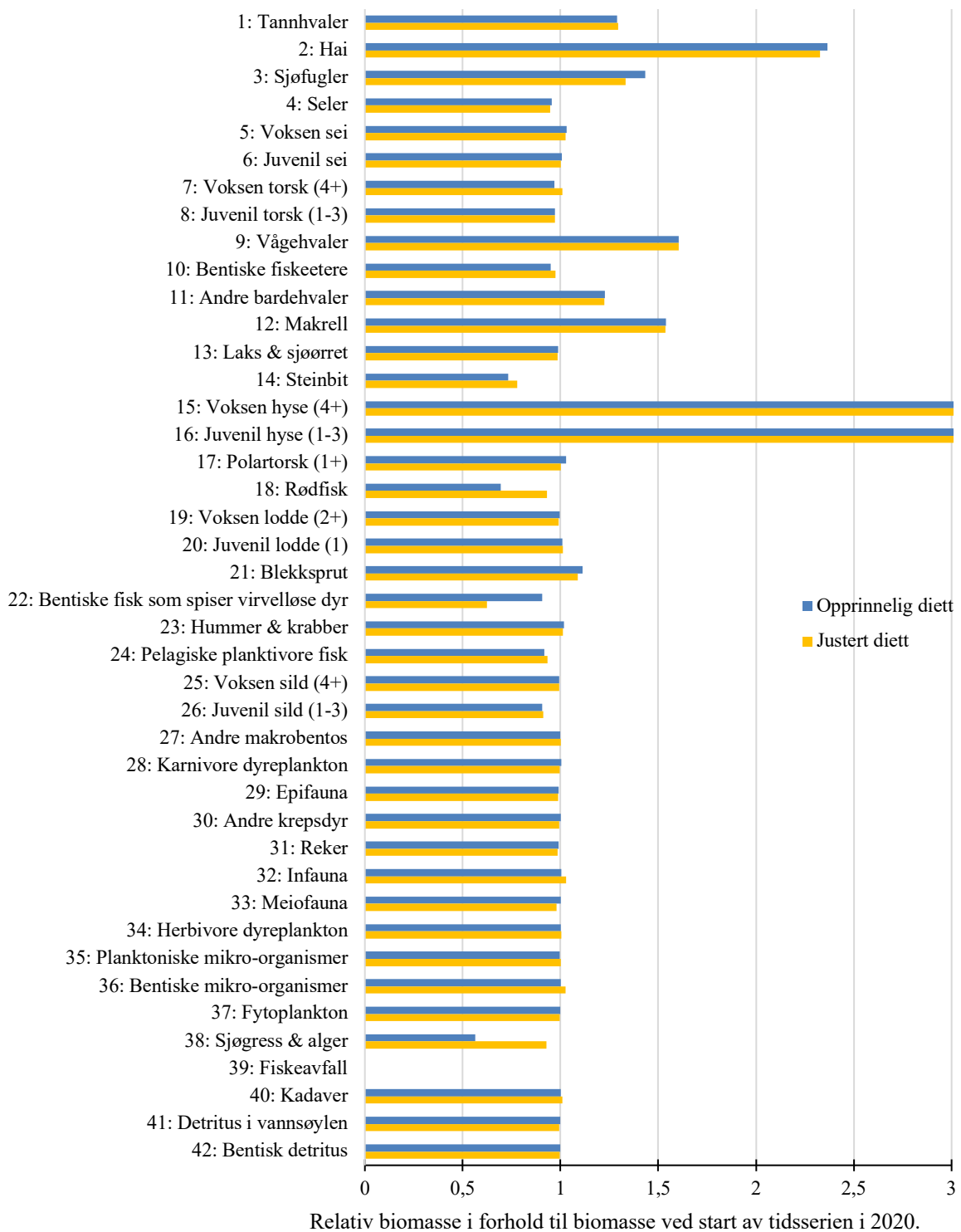


Fig. 21. Biomasseendringer fra scenarier for modell med opprinnelig og justert diett. Relativ biomasse (RB) i 2077 i forhold til biomassen ved start i 2020, med verdi 1. Juvenil og voksen hyse har en relativ biomasse på henholdsvis 4,29 og 7,43 ved slutten av tidsserien (2077).

Voksen torsk fikk tilnærmet endring i biomasse (RB= 1,01), men juvenil torsk fikk en liten reduksjon (RB= 0,97) og økt predasjon fra vågehval. Dietten til disse to gruppene var ikke endret. Tannhval, vågehval og andre bardehvaler fikk en markant økt biomasse (Fig. 21) som fortsatt var økende ved tidsseriens slutt, med relativ biomasse (RB) på henholdsvis 1,28, 1,60 og 1,22. I alle disse gruppene ble det mindre sild og lodde og mer hyse i dietten. Hai, makrell og sjøfugl fikk også en økning i RB (2,32, 1,54 og 1,34), men sjøfugl viste nedadgående trend ved tidsseriens slutt. Biomassen til de andre to gruppene ble stabilisert. Hai er gruppen med den største økningen i modellen. Disse tre gruppene fikk mer hyse i dietten, og makrell fikk også økt predasjon fra hai. Blekksprut fikk en svak økning og fikk mer hyse i dietten. Biomasse for voksen og juvenil sei hadde en liten økning ved starten av hysebiomassens økning, men denne økningen gikk tilbake og disse gruppene endte opp nær utgangspunktet (1,03 og 1). Dietten viste ingen endring, men juvenil sei fikk en liten økning i predasjon fra makrell og vågehval, og redusert predasjon fra juvenil torsk.

Relativ biomasse til steinbit og bentiske fisk som spiser virvelløse dyr ble redusert til 0,77 og 0,63. Steinbit fikk økt predasjon fra hai, og bentiske fisk som spiser virvelløse dyr fikk økt predasjon fra juvenil hyse. Biomassene til juvenil sild hadde økt predasjon fra vågehval og en litt svakere reduksjon til 0,90. Dietten til alle disse gruppene var uendret. Sel, bentiske fiskeetere, pelagiske planktivore fisk og andre krepsdyr fikk svak reduksjon i biomassene.

Ingen av disse gruppene fikk merkbare endringer i dietten, men sel hadde mindre sild i dietten etterhvert som sildebiomassen minket. Alle gruppene fikk økt predasjon fra predatorer som hadde økt biomasse, men bare gruppen med andre krepsdyr fikk en økt predasjon fra juvenil hyse. Resterende grupper fra modellen hadde tilnærmet ingen endring i biomasse.

3.3.2 Ullsfjord

Stor og liten torsk fikk ulike effekter i denne modellen (Fig. 22). Stor torsk fikk en liten økning (RB = 1,10), mens biomassen til liten torsk fikk først en økning, men denne ble redusert etterhvert (RB = 0,98). Begge gruppene fikk økt predasjon av sjøpattedyr og kystbunden dykkende sjøfugl. Stor torsk spiste mer i høyere trofisk nivå etter økningen av hysebiomasse, da det var mer stor og liten hyse i dietten. Liten torsk fikk mer av små krill i dietten og begge torskegruppene fikk mindre stor krill i dietten.

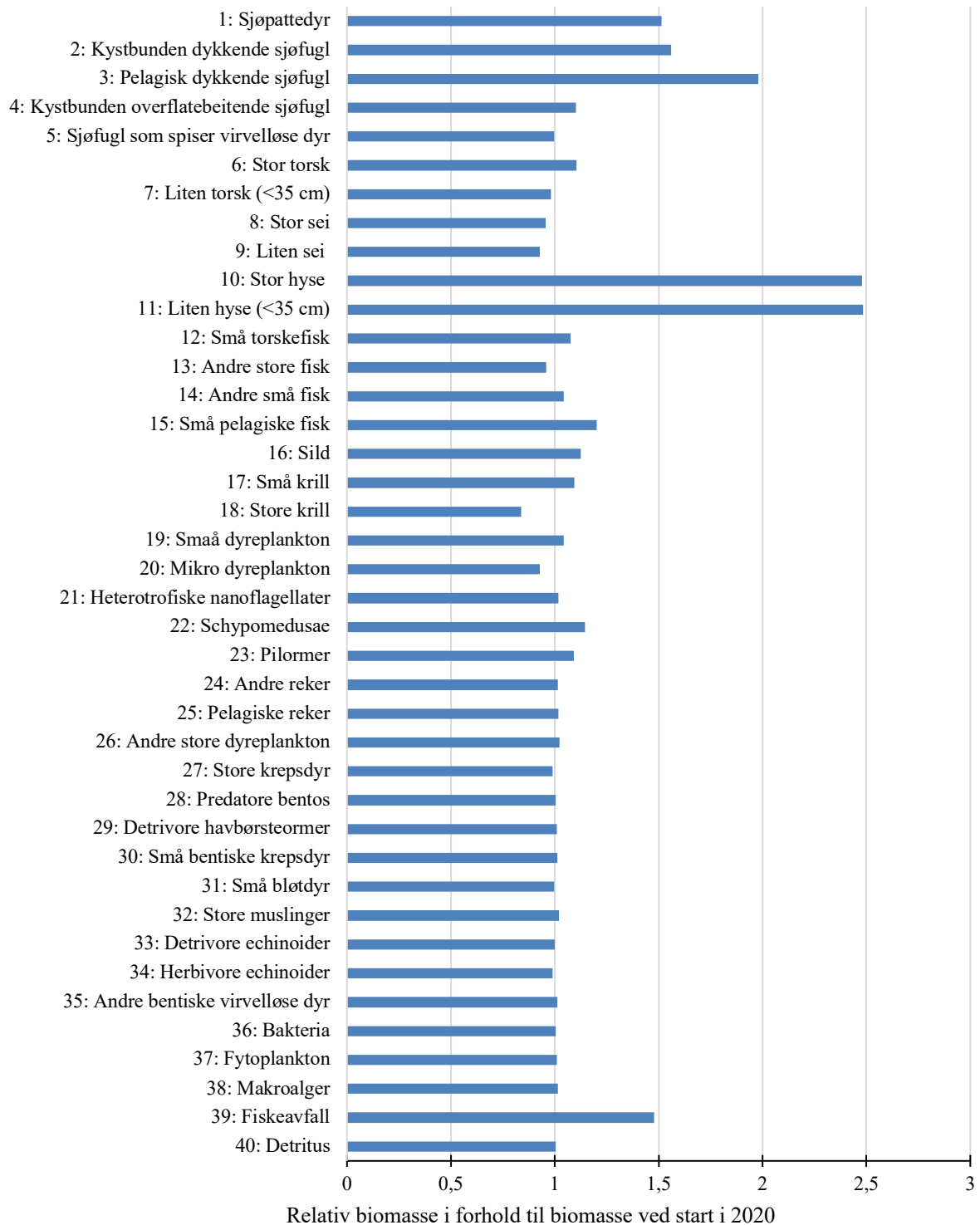


Fig. 22. Histogrammet viser relativ biomasse i 2076 i forhold til gruppenes biomasse i Ullsfjord ved start i 2020 med verdien 1. Juvenil og voksen hyse har en relativ biomasse på henholdsvis 2,48 og 2,47 ved slutten av tidsserien i 2076.

Pelagisk dykkende sjøfugl omfatter lunde, lomvi og alke og denne gruppen fikk den største biomasseøkningen (RB = 1,98) i Ullsfjordmodellen (Fig. 22). Sjøpattedyr fikk også en økt

biomasse (RB = 1,51) og begge disse gruppene hadde en økende trend ved tidsseriens slutt i 2077. Det var mer liten hyse i dietten til begge gruppene, men sjøpattedyr hadde også mer stor hyse i dietten. Dietten inneholdt mindre liten sei for begge gruppene, og pelagisk dykkende sjøfugl hadde også mindre sild og små pelagiske fisk. Kystbunden dykkende sjøfugl fikk en økning (RB = 1,55), men ved slutten av tidsserien viste biomassen en nedadgående trend. Dietten inneholdt mindre torsk og torskefisk, og mer av liten hyse.

Mange av gruppene i modellen hadde ingen endring i dietten, og i disse gruppene ble det svake økninger i biomasse. Store krill fikk en reduksjon i biomasse (0,83) og det var økt predasjon fra stor og liten hyse. Dette førte til at grupper som har krill i dietten, spiste mindre store krill og mer små krill. Grupper i høyere trofisk nivå (stor sei, liten sei og andre store fisk) fikk svak reduksjon, mens i de lavere trofiske nivåer (pelagiske reker og andre store dyreplankton) var det svake økninger. De resterende gruppene hadde ingen endringer.

3.3.3 Trofisk nivå, trofisk effekt og nøkkelarter

Det ble laget næringsnett for begge økosystem basert på diettdata i modellene. For å lettere kunne sammenligne interaksjonene i de to ulike økosystemene ble gruppene for Barentshavet og Ullsfjorden plassert i egne grupper (Appendiks, Tab. 3), slik at næringsnettene inneholdt like kategorier. I Barentshavet spiller lodde en stor rolle, både som byttedyr og predator (Olsen et al., 2009). Lodde er plassert i gruppen «små fisk» i næringsnettet (Fig. 23A), og viser sterke tilknytninger til «dyreplankton», «sjøpattedyr», «bentiske fisk», «pelagiske fisk» og «voksen torsk». Det er tilknytninger mellom hysegruppene og «voksen torsk» som viser at torsk spiser hyse, men disse er ikke veldig sterke. Det er ingen tilknytning mellom hysegruppene og «juvenil torsk», men sistnevnte gruppe har sterk tilknytning til «krepsdyr». Reker er en del av «krepsdyr»-gruppen. Begge hysegruppene har sterke tilknytninger til «bunndyr» og det ser ut til at «ung hyse» også beiter mye på «dyreplankton». Det er liten tilknytning mellom «voksen hyse» og gruppene «dyreplankton» og «krepsdyr».

Interaksjonene som berører voksen og juvenil hyse i næringsnettet for Barentshavet viser at hyse er både byttedyr og predator for flere av gruppene. Det ser også ut til at gruppene i de øvre trofiske nivåene har en diett som er meget diverse, men at fiskegruppene i det midterste trofiske nivå utgjør en stor del av interaksjonene med tilknytninger som er kraftige. Torskegruppene har kraftige tilknytninger med flere trofiske nivå («små fisk», «krepsdyr» og «dyreplankton»). Det er også kraftige tilknytninger fra «sjøpattedyr» til flere trofiske nivå.

I næringsnettet for Ullsfjorden (Fig. 23B) er det kraftige tilknytninger til flere av gruppene i de lave trofiske nivåene, «planteplankton», «dyreplankton», «bunndyr» og «krepserdyr».

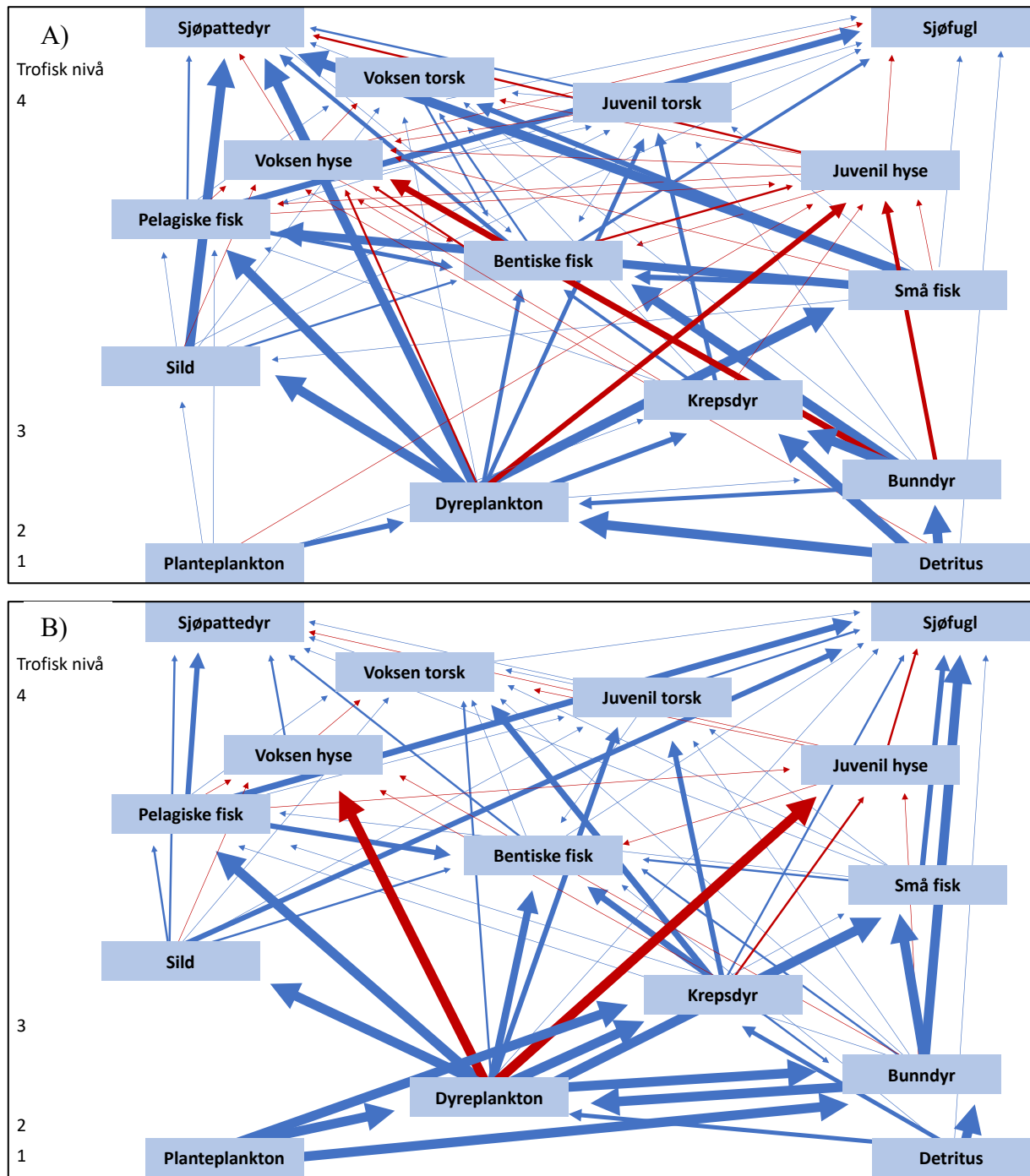


Fig. 23. Næringsnett som viser interaksjoner mellom gruppene i ulike trofiske nivå. Tykkelsen på pilene viser andel av diett og røde piler viser interaksjoner som berører hyse. A: Næringsnett basert på diettdata i «justert modell» for Barentshavet; B: Næringsnett basert på diettdata fra Ullsfjordmodellen.

I dette næringsnett er «planteplankton» sterkt tilknyttet tre andre grupper, deriblant «dyreplankton» som inneholder krill. Hysegruppene har også sterke tilknytninger til denne gruppen, som dominerer dietten til både voksen og juvenil hyse. Det er tilknytninger mellom «voksen torsk» og «små fisk», men disse er svak og «krepsdyr» ser ut til å være en større del av torskens diett. For «juvenil torsk» er også «dyreplankton» en stor del av dietten. Også i næringsnett for Ullsfjorden er hyse både byttedyr og predator, men det er færre grupper som har hyse i dietten. Det er kraftige tilknytninger fra «sjøfugl» til flere trofiske nivå, og torskegruppene har sine sterkeste tilknytninger til «krepsdyr» og «dyreplankton». Det ser ut til at gruppene i dette næringsnett har færre men sterkere interaksjoner som er sentrert i de lave trofiske nivåene.

4 Diskusjon

I dette kapitlet vil jeg diskutere resultatene mine, der jeg først tar for meg spørsmålet om torsk- og hysebiomasse er avhengig av temperatur. Deretter vil endringsmønstrene og variasjonen til torsk- og hysebestandene diskuteres for å svare på om de historiske endringene i biomasse er forskjellig ved ulike temperaturer. Så vil jeg diskutere resultatene av scenariene fra modellene til Barentshavet og Ullsfjord og svare på hva som kan skje med torskbiomassen ved en økning av hysebiomasse. Til sist vil jeg svare på om ulike strukturer i ulike økosystem kan gi forskjellige utfall ved en økning av en hysebiomasse.

Temperaturene som er brukt i denne oppgaven er mest sannsynlig under dagens temperaturer, da de er hentet fra Brander (1994). Dette forandrer ikke biomasserresultatene, men kan ha betydning for tolkning av temperaturoptimum. Data for hyse i Irskesjøen var noe mangelfull, og i perioder viste tallene at TSB for hyse var lavere enn SSB. Disse tallene ble brukt, og kan gi noe feilestimeringer i biomasseforholdene. Modellene baserer seg på diettdata, og viser en mulig framtidsutsikt med dagens utgangspunkt. Endringer i fiskeri kan inkluderes i en økosystemmodell, men formålet i oppgaven omhandlet de biologiske trekk i et økosystem.

4.1 Sammenheng mellom biomasse av torsk og hyse og temperatur

Det ble gjort rede for temperatur, primærproduksjon og alder og lengde ved kjønnsmodning hos torsk og hyse i seks ulike økosystem. Temperaturene som ble brukt er hentet fra Brander (1994), og er nok lavere enn dagens temperaturer. TSB til torsk og hyse er avhengig av temperatur, med størst torskbiomasse i kaldere økosystem, som i Barentshavet og Island (Fig.

4A). Det er et tydelig skille ved Færøyene, der bestandene er tilnærmet like store. Også i Irskesjøen er biomassene av torsk og hyse tilnærmet like store. I områdene med varmere temperaturer endrer forholdet mellom artene seg og hysebiomassen er større enn torskebiomassen. Dette støttes av litteraturen, da hyse trives best ved temperaturer som er varmere enn 1 °C, mens torsk kan vise seg i temperaturer ned til 0,5 °C (Olsen et al., 2009) og at torsk øker sin nordlige utbredelse i varme år (Yaragina et al., 2009). TSB for hyse har en bratt kurve med en topp som strekker seg fra 7,4- 8,6 °C, og dette kan indikere et smalere temperaturoptimum for hyse, mens TSB for torsk har en rundere kurve, der en bøydd topp strekker seg fra 4- 7,4 °C.

Sammenhengen for gytebestandsbiomasse (SSB) og temperatur (Fig. 4B) viser også at torskebiomassen er størst ved kaldere temperaturer. At SSB for torsk er størst også ved Færøyene, kan skyldes at torsk klekker levedyktige larver i temperaturer opp til 10 °C. Hyse har et smalere temperaturoptimum, og klekker hyselarver med størst levedyktighet i temperaturer mellom 4-10 °C (Laurence et al., 1976). Hysebiomassen blir størst ved temperaturer varmere enn 7,4 °C. Totalbestandsbiomasse (TSB) per enhet årlige primærproduksjon (per ppr) for torsk er høyest ved 5,8 °C, som indikerer gode næringsområder for torsk. TSB per ppr er lavest for både torsk og hyse ved 10 °C (Fig. 5A). Den årlige primærproduksjonen ($\text{g C m}^{-2} \text{ år}^{-1}$) er lavere ved Island enn ved Irskesjøen (Tab. 2), men Island har et større areal (Tab. 3), som gir artene et større utbredelsesområde. Ved Færøyene er TSB per ppr for både torsk og hyse tilnærmet like store. Færøyene er et svært produktivt område med høy primærproduksjon, og historiske reduksjoner i torskebestander i dette området har vært etterfulgt av raske økninger. Disse opp- og nedgangene i biomasse har sammenheng med variasjoner i primærproduksjon (Laurence et al., 1976). Gytebestandsbiomasse (SSB) per ppr er høyest ved Færøyene, og lavere i kaldere og varmere temperaturer (Fig. 5B). Dette kan skyldes at primærproduksjonen er svært høy ved Færøyene.

Temperaturene i Barentshavet er forventet å stige ytterligere (Fig. 7) og denne temperaturendringen kan ha en positiv effekt på torsk. Opp- og nedganger i torskebiomasse kan ses i sammenheng med endringer i temperatur i Barentshavet (Fig. 8). Men de langvarige effektene er uvisse, da endringer i temperatur ikke har innvirkning på kun enkeltbestander, men på hele økosystemet.

4.2 Historiske biomasseendringer i seks ulike økosystem

Det er noen ulikheter i de historiske endringene i torsk- og hysebiomasse ved ulike temperaturer. Det har vært opp- og nedganger i bestandsbiomassene for torsk og hyse i samtlige økosystemer, men i de to nordligste, Barentshavet og Island, har bestandene hatt en betraktelig større økning enn for økosystemene med varmere temperaturer. I Barentshavet, ved Island, Færøyene og i Nordsjøen har bestandene en positiv korrelasjon mellom torsk og hyse, men ved Island er ikke denne sammenhengen signifikant. I disse områdene kan det være at en felles faktor påvirker begge bestandene eller at torsk og hyse har en positiv effekt på hverandre. At bestandsbiomassene korrelerte negativt i Irskesjøen og i Det Keltiske hav, kan skyldes at torsk og hyse har en negativ effekt på hverandre.

Endringsmønstrene i de ulike økosystem viser at i de fleste tilfeller der torskebiomassen først avtok hadde torskebestanden en nedadgående trend, og endringsmønster der hyse avtok først hadde torskebestanden en oppadgående trend. Men Nordsjøen hadde et endringsmønster der hysebiomassen avtok først og torskebestanden hadde nedadgående trend. Da hysebiomassen begynte å øke igjen, fortsatte torskebestanden reduksjon. I Irskesjøen avtok biomassen av torsk først og hadde nedadgående trend, mens hysebiomassen økte. At endringsmønstrene i Nordsjøen og i Irskesjøen viste en hysebiomasse som fortsatte å øke når torskebiomassen minket, indikerer at i disse økosystemene kan hysebiomassen drive ned torskebiomassen.

Fiskeriene er ulike, med høyere fiskedødelighet i varmere strøk, og dette skyldes nok at torsk og hyse blir tidligere kjønnsmoden (Tab. 4) i de varmere områdene enn i Barentshavet og Island. At fiskedødeligheten til torsk har stort sett vært høyere enn for hyse i samtlige økosystem, kan skyldes at fiskeriene har vært mer rettet mot torsk enn hyse. Dette kan gjøre at torskebiomassen avtar først etter at hyse- og torskebestanden først har økt. Lav fiskedødelighet og gunstig klima er årsaken til at torsk i Barentshavet har hatt rekordstore bestander rundt 2010 (Fossheim et al., 2015), og ulik fiskedødelighet kan være en mulig forklaring på forskjellen endringsmønstret i Nordsjøen utgjør. Torsk i Nordsjøen hadde høyere fiskedødelighet (nær 1 år⁻¹) og en nedadgående trend i motsetning til torsk i Barentshavet og i Det Keltiske hav, som hadde noe lavere fiskedødelighet (under 0,7 år⁻¹) og en økende trend.

4.3 Variasjoner i biomasse hos torsk og hyse

Bestandsbiomassen til torsk i Barentshavet har hatt store nedganger, etterfulgt av oppganger. Disse økningene i biomasse kan forklares med den positive effekten av et varmere klima så

langt, da næringsområder er blitt større som følge av issmelting og har resultert i mindre konkurranse for mat (Årthun et al., 2018). Men en medvirkende årsak til denne økningen i torskebestandene kan også være en bevisst forvaltningsstrategi. TSB for torsk og hyse har tilnærmet lik variasjon i varmere temperaturer (Fig. 6A), og hysebiomassen har en større variasjon enn torsk i Barentshavet og Island. Dette kan være en indikasjon på at i disse temperaturene trives torsk bedre enn hyse. At variasjonskoeffisienten (CV) til SSB for torsk og hyse er høy i Barentshavet (Fig. 6B), kan skyldes at det er et stort kommersielt fiske på disse artene i Barentshavet.

I Nordsjøen, Irskesjøen, og i Det Keltiske hav har ikke torskebestanden kommet opp på tidligere nivå. Torsk har lavest CV i Nordsjøen. I disse varme havområdene er det som regel høy diversitet av fiskearter, samt en sterk evne til gjenoppbygging av bestander etter en kollaps (Frank et al., 2007). Men torskebiomassen har ikke vært dominerende i disse økosystemene, og konkurranse og stor predasjon fra pelagiske fisk på torskelarver, i tillegg til høy fiskedødelighet kan være en årsak til at torskebestanden ikke har økt. Arter i kalde havområder kan ha en svak evne til gjenoppbygging etter en kollaps (Frank et al., 2007), men i Barentshavet utgjør torskebestanden majoriteten av demersale fisk i tillegg til at torsk har et stort utbredelsesområde som minsker sjansen for konkurranse.

4.4 Trofiske interaksjoner og drivkrefter i et modellert økosystem

Når hysebiomassen ble tvunget til samme nivå som torskebiomassen i modellen for Barentshavet, var forventningen at det ville bli økt konkurranse mellom torsk og hyse og at dette ville påvirke torskens biomasse negativt. Torsk fikk ikke endringer i diett, noe som indikerer at hyseøkningen hadde ingen konkurrerende effekt på torsk. Det viste seg at hvaler, hai, sjøfugl, makrell og blekksprut hadde mer hyse i dietten enn før økningen av hysebiomasse. Hai, sjøfugler og tannhvaler hadde også mindre torsk i dietten, og dermed ble det ingen direkte negativ effekt på bestandsbiomassen til voksen og juvenil torsk (Fig. 21). Det ble imidlertid en kraftig økning av makrell, som fikk mer hyse og mindre dyreplankton og lodde i dietten, og det resulterte i at flere grupper fikk økt predasjon fra makrell. Dette kan være en trussel for fremtidige torskebestander, da det er ventet at torskebestanden i Barentshavet vil minke på grunn av økt predasjon fra pelagiske fiskearter, som makrell (Bentley et al., 2017). Endringer i byttedyrs sammensetninger er et resultat av et varmere klima (Fossheim et al., 2015), og atlantisk dyreplankton øker utbredelse i Barentshavet. Disse er mindre og inneholder mindre fett enn

arktiske dyreplankton. En sammensetning der store deler av byttedyr består av atlantisk dyreplankton kan være uheldig for arktiske fiskearter.

Hvaler, som også økte i biomasse, fikk økt mengde juvenil hyse i dietten som resulterte i en reduksjon i dietten av juvenil sild, lodde, bentiske fiskeetere, torsk og karnivore dyreplankton. Dette er arter som torsk selv har i dietten, og dermed har økningen av hval i Barentshavet en så langt positiv indirekte effekt på torskebestanden. Biomasse av sjøfugler økte også og dietten inneholder mer juvenil hyse, som erstattet blant annet juvenil torsk. Seler fikk en økning i starten av tidsserien da de spiste mer av juvenil sild, og dette kunne vært negativt for torsk som er en del av selens diett. Men den økende trenden for seler endret seg ettersom haier fikk en kraftig økning i biomasse. Dermed fikk seler et høyt predasjonspress fra haier, og seler endte opp med en reduksjon i relativ biomasse.

Scenariet i Ullsfjord viste at en økning av hysebiomasse hadde ulik effekt på stor og liten torsk (Fig. 22). Stor torsk, som fikk økt biomasse, endret diett og spiste mer i høyere trofisk nivå, da det var en økning av hyse i dietten. At liten torsk fikk en reduksjon i biomasse, kan skyldes økt biomasse hos predatorer og at det var mindre stor krill i dietten. Mange av gruppene med svake reduksjoner eller økninger hadde ingen endringer i dietten, og dette kan indikere at effekten av endringer i diett er stor.

Jeg konkluderer med at modelleringsscenarioet for Barentshavet viste at biomassen av torsk ikke endret ved en økning av hysebiomasse i Barentshavet, men biomassen av andre arter, som sjøpattedyr og sjøfugler, økte. En tydelig årsak til dette var økt juvenil og/eller voksen hyse i dietten. Ullsfjorden har et økosystem med en annen struktur enn i Barentshavet. Biomassene for torsk og hyse var tilnærmet like store i dette tempererte økosystemet i 1996 (Pedersen et al., 2016). I scenariet for Ullsfjord, der hysebiomassen ble økt til to ganger torskebiomassen, ble det en økning i biomassen til stor torsk ($RB = 1.10$). I motsetning til Barentshavmodellen fikk stor torsk i Ullsfjord økt proporsjon av hyse i dietten, noe som kan forklare biomasseøkningen. Sjøpattedyr og sjøfugler fikk også økt proporsjon av hyse i dietten og fikk økt biomasse. Predasjonen på liten torsk ble dermed økt, og dette er sannsynligvis årsaken til reduksjonen av biomassen til liten torsk i modellen. Men konkurranse kan også vært en medvirkende årsak, da flere av gruppene som deler diett med liten torsk («stor torsk», «små fisk», «sjøfugl», «pelagiske fisk», «sild» og begge hysegruppene) hadde økninger i biomassen. Dette scenariet

viste at en økning i hysebiomasse i Ullsfjorden vil gi en økning i biomassen til stor torsk og en reduksjon i biomassen til liten torsk.

4.5 Topp-ned (top- down) versus bunn-opp (bottom-up) effekter

I et økosystem med struktur som i Barentshavet, ble biomassen av toppredatorer økt og det var endringer i dietten. Torsk i dette systemet beiter ikke nok på hyse til at dietten forandret seg, og følgelig ble det ingen effekt på bestandsbiomassen. Torsk i Barentshavet har en stor «top-down»- effekt på andre arter, og ved en reduksjon i torskebiomassen ville sannsynligvis lodde økt i biomasse. Dette ville vært fordelaktig for andre arter som har lodde i dietten, men lodde har også en regulerende «top-down»- effekt på dyreplankton, i alle fall i noen tidsperioder (Johannesen et al., 2012). En reduksjon av loddebestanden, som følge av en økning av torskebestanden, ville sannsynligvis gitt effekter hos arter i gruppene «pelagiske fisk», «bentiske fisk» og «sjøpattedyr». Eksempler på mulige effekter er endring i diett, andre vandringsmønster eller reduksjon av biomasse. Disse effektene ville vært forårsaket av mangel på tilgjengelige byttedyr, som er avgjørende for en arts bestandsbiomasse og habitat.

I Ullsfjorden, som har en annen struktur der økosystemet er mer ressursdrevet, ble det også en økning av toppredatorer, men i de nedre trofiske nivåer skjedde det også endringer når hysebiomassen ble økt i scenariet. Biomassen av stor krill ble redusert, og fikk økt predasjon fra begge gruppene med hyse. Biomassen til små krill økte som følge av mindre predasjon fra stor krill, og flere grupper i de øvre trofiske nivåer erstattet store krill med små krill i dietten.

De to ulike økosystemstrukturene som Barentshavet og Ullsfjorden representerer kan være avgjørende for utfallet av en biomasseendring hos en art. Årsaken til dette er at predatorer av samme art kan ha en diett som varierer geografisk. Det vil bety i tilfellet for Ullsfjorden at begge gruppene med hyse beiter hovedsakelig på krill i gruppen «dyreplankton», men i dietten til hysegruppene i Barentshavet er «bunndyr» en større del. I Ullsfjorden er «dyreplankton» også en stor del av dietten til torskegruppene (Ramsvatn et al., 2012), men i Barentshavet er det liten overlapp (0,29) i dietten til torsk og hyse (Burgos et al., 1987). Torsk i Barentshavet har også sterke interaksjoner med grupper i flere trofiske nivå, mens i Ullsfjord har torsk sterke interaksjoner med de nedre trofiske nivå. I tillegg til dette vil en økning eller reduksjon av torsk i Ullsfjord sannsynligvis ikke hatt stor effekt på andre grupper, da dette er et økosystem som i stor grad er kontrollert fra de nedre trofiske nivå (Pedersen et al., 2016). Derimot kan en kraftig

reduksjon i «dyreplankton» mest sannsynlig påvirket arter som tilhører de øvre trofiske nivåene i Ullsfjord.

Temperaturen er ventet å øke ytterligere i Barentshavet, og dette kan gi positive effekter på bestander av torsk og hyse, men det kan også skape en mismatch med klekking av fiskelarver og mattilgang (Landa et al., 2014). Temperaturendringer kan også medføre at habitater forflyttes og endres, og utbredelsen til torsk og hyse kan endres ulikt. Dersom hyse i Barentshavet beiter hovedsakelig på bunndyr, forventes det at hyse vil følge den sibirske sokkelen i Barentshavet. Torsk kan få en mer nordøstlig utbredelse fordi den beiter hovedsakelig på pelagiske fiskearter. Effektene av dette kan også skje raskere for torsk, da pelagiske arter har evnen til å forflytte seg raskere enn bunndyr (Landa et al., 2014). Men hyse kan også beite på små pelagiske fisk (Pedersen et al., 2016), og dermed kan torsk og hyse også få en lik endring i utbredelse. Uforutsette endringer, som påvirker for eksempel habitat, gytevandring og livsløpet til en art, kan ha store effekter på et økosystem. Det er derfor viktig med kontinuerlig overvåking av de biologiske forhold i et økosystem. Mange tidligere studier har basert seg på torsk, men for fremtiden bør det inkluderes flere arktiske arter i forskningen. Mekanismer og relasjoner i Barentshavet er i forandring, og det vites lite om hvilke langtidseffekter disse endringene vil bringe (Johannesen et al., 2012). For fremtiden bør det også forskes mer på hvordan bunndyr påvirker økosystemet i de frie vannmassene, da bunndyrene har stor betydning for økosystemet i Barentshavet (Sunnanå et al., 2011). Klimaendringene skjer raskt i områder med lave temperaturer, og det er ekstremt viktig å hele tiden innhente ny kunnskap om dynamikken i et økosystem. For en økosystembasert fiskeriforvaltning betyr dette at alle arter, kommersielle og ikke-kommersielle, i alle trofiske nivå må medberegnos.

5 Konklusjon

En sammenligning av biomassen til torsk og hyse i økosystemer med ulike temperaturer viser at Færøyene danner et skille. I områder med kaldere temperaturer enn 7,4 °C, som ved Færøyene, dominerer torskebiomassen. Ved varmere temperaturer endrer biomasseforholdet mellom torsk og hyse seg, og det blir relativt høyere hysebiomasse. I Barentshavet, Island, Færøyene og Nordsjøen hadde torsk- og hysebestandene positive korrelasjoner, som kan indikerer at artene påvirkes av en felles faktor eller at de har en positiv effekt på hverandre i disse økosystemene. I Irskesjøen og i Det Keltiske hav korrelerte artene negativt med hverandre, som kan skyldes at torsk og hyse har negativ effekt på hverandre. Historiske

endringer i bestandsbiomassene til torsk og hyse viser ingen klar tendens til forskjellig endringsmønster i økosystem med ulike temperaturer, men det var flest (n= 6) endringsmønster der torsk avtok først og færre (n= 3) der hyse avtok først. At torsk blir hardere beskattet enn hyse kan føre til at torskebiomassen avtar først etter en økning av torsk- og hysebestanden. TSB for torsk og hyse har lik variasjon ved Færøyene, og begge artene har lavest variasjon ved Island. Det er større variasjon i Barentshavet for SSB av torsk og hyse, enn for de resterende økosystemene. En modellert økning av hysebiomasse i Barentshavet og i Ullsfjorden påvirket de gruppene som hadde interaksjoner med denne arten. Toppredatorer i begge økosystemene fikk en økning i biomasse, men torsk i Barentshavet fikk ingen endringer verken i dietten eller i biomassen. For stor torsk i Ullsfjorden økte andelen hyse i dietten, og dette var medvirkende til at torskebiomassen økte. Som følge av økt predasjon fra flere grupper, blant andre hyse, fikk liten torsk fikk en reduksjon. Ulike strukturer i økosystem kan være avgjørende for utfallet av biomasseendringer av en art.

Referanser

- Bentley, J. W., Serpetti, N. & Heymans, J. J. (2017). Investigating the potential impacts of ocean warming on the Norwegian and Barents Seas ecosystem using a time-dynamic food-web model. *Ecological Modelling*, 360, 94-107.
- Blanchard, J., Pinnegar, J. & Mackinson, S. (2002). Exploring Marine Mammal-fishery Interactions Using 'Ecopath with Ecosim': Modelling the Barents Sea Ecosystem. *Science Series Technical Report*, 117, 52.
- Brander, K. M. (1994). Patterns of distribution, spawning, and growth in North Atlantic cod: the utility of inter-regional comparisons. *ICES marine science symposia*, 198, 406-413.
- Brander, K. M. (2007). The role of growth changes in the decline and recovery of North Atlantic cod stocks since 1970. *ICES Journal of Marine Science/Journal du Conseil*, 64(2).
- Buch, E., Horsted, S. A. & Hovgaard, H. (1994). Fluctuations in the occurrence of cod in Greenland waters and their possible causes. *ICES marine science symposia*, 198, 158-174.
- Burgos, G. & Mehl, S. (1987). Diet overlap between North-East Arctic cod and haddock in the southern part of the Barents Sea in 1984-1986. *ICES CM*, 7.
- Christensen, V. & Walters, C. J. (2004). Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172(2-4), 109-139.
- Christensen, V., Walters, C. J. & Pauly, D. (2005). Ecopath with Ecosim: a user's guide, 154, 130.
- Dalpadado, P., Arrigo, K. R., Hjøllø, S. S., Rey, F., Ingvaldsen, R. B., Sperfeld, E., ... Ottersen, G. (2014). Productivity in the Barents Sea-response to recent climate variability. *PLoS one*, 9(5), 15.
- Debes, H., Gaard, E. & Hansen, B. (2008). Primary production on the Faroe shelf: Temporal variability and environmental influences. *Journal of Marine Systems*, 74(1-2), 686-697.
- Dolgov, A. V. (2009). Trophic structure of the Barents Sea fish assemblage with reference to the cod stock recoverability. *Progress in Oceanography*, 81, 165-173.
- Dolgov, A. V. (2016). Composition, formation and trophic structure of the Barents Sea fish communities. *PINRO*, 336.
- Dolgov, A. V., Johannesen, E., Heino, M. & Olsen, E. (2009). Trophic ecology of blue whiting in the Barents Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 67(3), 483-493.
- Drinkwater, K., Loeng, H., Titov, O. V. & Boitsov, V. D. (2011). Global warming and climate change. I T. Jakobsen & V. K. Ozhigin (Red.), *The Barents Sea-ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation* (s. 777-807). Trondheim: Tapir Akademisk Forlag.
- Fossheim, M., Primicerio, R., Johannesen, E., Ingvaldsen, R. B., Aschan, M. & Dolgov, A. V. (2015). Recent warming leads to a rapid borealization of fish communities in the Arctic. *Nature Climate Change*, 5(7), 673-677.
- Frank, K. T., Petrie, B. & Shackell, N. L. (2007). The ups and downs of trophic control in continental shelf ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 22 (5), 236-242.
- Fridriksson, A. (1948). Boreo-tended changes in the marine vertebrate fauna of Iceland during the last 25 years. *ICES Rapports et Procès-Verbaux des Réunions*, 125, 30-32.
- Gowen, R., Mills, D., Trimmer, M. & Nedwell, D. (2000). Production and its fate in two coastal regions of the Irish Sea: the influence of anthropogenic nutrients. *Marine Ecology Progress Series*, 208, 51-64.
- Guénette, S., Christensen, V. & Pauly, D. (2001). Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: models and analyses. *Fisheries Centre Research Reports*, 9(4), 350.
- Guénette, S. & Gascuel, D. (2012). Shifting baselines in European fisheries: the case of the Celtic Sea and Bay of Biscay. *Ocean & Coastal Management*, 70, 10-21.

- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9.
- Havforskningsinstituttet. (2009, 24.03.). Begrepet fiskedødelighet i forskning og forvaltning. Hentet fra https://www.imr.no/nyhetsarkiv/2001/september/begrepet_fiskedodelighet_i_forskning_og_forvaltning/nb-no
- Havforskningsinstituttet. (2019a, 29.03.). Hyse i Nordsjøen, Skagerrak og vest av Skottland. Hentet fra <https://www.imr.no/hi/temasider/arter/hyse/hyse-i-nordsjoen-skagerrak-og-vest-av-skottland>
- Havforskningsinstituttet. (2019b, 26.03.). Nordøstarktisk hyse. Hentet fra <https://www.imr.no/hi/temasider/arter/hyse/nordostarktisk-hyse>
- Havforskningsinstituttet. (2019c, 01.04.). Tema: Torsk- Nordsjøen/ Skagerrak og Den østlige engelske kanal. Hentet fra <https://www.imr.no/hi/temasider/arter/torsk-nordsjoen-skagerrak-og-den-ostlige-engelske-kanal>
- Havforskningsinstituttet. (2019d, 01.04.). Tema: Torsk- nordøstarktisk (skrei). Hentet fra <https://www.imr.no/hi/temasider/arter/torsk-nordostarktisk-skrei>
- Heymans, J. J., Coll, M., Link, J. S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C. & Christensen, V. (2016). Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. *Ecological Modelling*, 331, 173-184.
- Hiddink, J., MacKenzie, B., Rijnsdorp, A., Dulvy, N., Nielsen, E. E., Bekkevold, D., ... Ojaveer, H. (2008). Importance of fish biodiversity for the management of fisheries and ecosystems. *Fisheries Research*, 90(1), 6-8.
- Holt, J., Schrum, C., Cannaby, H., Daewel, U., Allen, I., Artioli, Y., ... Harle, J. (2016). Potential impacts of climate change on the primary production of regional seas: a comparative analysis of five European seas. *Progress in Oceanography*, 140, 91-115.
- ICES 1995: Assess:1. (1994). *Report of the working group on the assessment of northern shelf demersal stocks*. København: International Council for the Exploration of the Sea. Hentet fra <http://www.ices.dk/publications/library/Pages/default.aspx>
- Ingvaldsen, R. B. (2017). Hav. I I. E. Bakketeig, M. Hauge & C. Kvamme (Red.), *Havforskningsrapporten 2017* (bd. 1-2017, s. 11-28). Havforskningsinstituttet.
- Johannessen, E., Ingvaldsen, R. B., Bogstad, B., Dalpadado, P., Eriksen, E., Gjørseter, H., ... Stiansen, J. E. (2012). Changes in Barents Sea ecosystem state, 1970-2009: climate fluctuations, human impact, and trophic interactions. *ICES Journal of Marine Science*, 69, 880-889.
- Johannessen, A., Tufte, P. A. & Christoffersen, L. (2010). Beregning av forskjeller mellom grupper- hypotesetesting. I *Introduksjon til samfunnsvitenskapelig metode* (4. utg., s. 339-353). Oslo: Abstrakt forlag AS.
- Joint, I. & Pomroy, A. (1993). Phytoplankton biomass and production in the southern North Sea. *Marine Ecology-Progress Series*, 99, 169-182.
- Kortsch, S., Primicerio, R., Fossheim, M., Dolgov, A. V. & Aschan, M. (2015). Climate change alters the structure of arctic marine food webs due to poleward shifts of boreal generalists. *Proc. R. Soc. B*, 282(1814), 9.
- Landa, C. S., Ottersen, G., Sundby, S., Dingsør, G. E. & Stiansen, J. E. (2014). Recruitment, distribution boundary and habitat temperature of an arcto-boreal gadoid in a climatically changing environment: a case study on Northeast Arctic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). *Fisheries Oceanography*, 23(6), 506-520.
- Laurence, G. C. & Rogers, C. A. (1976). Effects of temperature and salinity on comparative embryo development and mortality of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus* (L.)). *ICES Journal of Marine Science*, 36(3), 220-228.

- Lees, K. & Mackinson, S. (2007). An Ecopath model of the Irish Sea: ecosystems properties and sensitivity analysis. *Cefas Science Series Technical Report*, 138, 49.
- Lind, D. A., Marchal, W. G. & Wathen, S. A. (2012). *Statistical techniques in business & economics* New York, NY: McGraw-Hill/Irwin.
- Magnussen, E. (2007). Interpopulation comparison of growth patterns of 14 fish species on Faroe Bank: are all fishes on the bank fast - growing? *Journal of fish biology*, 71(2), 453-475.
- Midttun, L., Nakken, O. & Raknes, A. (1981). Variasjoner i utbredelsen av torsk i Barentshavet i perioden 1977-1981., 4, 1-16.
- Myers, R. A., MacKenzie, B. R., Bowen, K. G. & Barrowman, N. J. (2001). What is the carrying capacity for fish in the ocean? A meta-analysis of population dynamics of North Atlantic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(7), 1464-1476.
- Nærings- og fiskeridepartementet. (2018). *Noregs fiskeriavtaler for 2018 og fisket etter avtalane i 2016 og 2017 (Meld. St. 9 (2017-2018))*. Hentet fra <https://www.regjeringen.no/no/dokumenter/meld.-st.-9-20172018/id2593840/>
- Olsen, E., Aanes, S., Mehl, S., Holst, J. C., Aglen, A. & Gjøsæter, H. (2009). Cod, haddock, saithe, herring, and capelin in the Barents Sea and adjacent waters: a review of the biological value of the area. *ICES Journal of Marine Science*, 67(1), 87-101.
- Ozhigin, V. K., Ingvaldsen, R. B., Loeng, H., Boitsov, V. D. & Karsakov, A. L. (2011). The Barents Sea. I T. Jakobsen & V. K. Ozhigin (Red.), *The Barents Sea- ecosystem, resources, management. Half a century of Russian- Norwegian cooperation* (s. 39-76). Trondheim: Tapir Academic Press.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R. & Torres, F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science*, 279, 860-863.
- Pedersen, T., Nilsen, M., Nilssen, E. M., Berg, E. & Reigstad, M. (2008). Trophic model of a lightly exploited cod-dominated ecosystem. *Ecological Modelling*, 214(2-4), 95-111.
- Pedersen, T., Ramsvatn, S., Nilssen, E. M., Nilsen, M., Morissette, L., Ivarjord, T., ... Fause, H. (2016). Species diversity affects ecosystem structure and mass flows in fjords. *Regional Studies in Marine Science*, 3, 205-215.
- Polovina, J. (1984). Model of a coral reef ecosystem. *Coral reefs*, 3, 1-11.
- Ramsvatn, S. & Pedersen, T. (2012). Ontogenetic niche changes in haddock *Melanogrammus aeglefinus* reflected by stable isotope signatures, $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$. *Marine Ecology Progress Series*, 451, 175-185.
- Reynaud, J.-Y., Tessier, B., Proust, J.-N., Dalrymple, R., Marsset, T., De Batist, M., ... Lericolais, G. (1999). Eustatic and hydrodynamic controls on the architecture of a deep shelf sand bank (Celtic Sea). *Sedimentology*, 46, 703-721.
- Sakshaug, E. (1997). Biomass and productivity distributions and their variability in the Barents Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 54, 341-350.
- Sunnanå, K., Vollen, T., Ottersen, G., Frie, A. K. & Selvik, I. (2011). *Forvaltningsplan Barentshavet-rapport fra overvåkingsgruppen 2011* (Rapport fra overvåkingsgruppen 2011). Havforskningsinstituttet.
- Sæmundsson, B. (1934). Probable influence of changes in temperature on the marine fauna of Iceland. *ICES Rapports et Procès-Verbaux des Réunions*, 86, 3-6.
- Tam, J. C., Link, J. S., Large, S. I. B., Bundy, A., Cook, A. M. D., G. E. Dolgov, A. V. Howell, D., Kempf, A. & Pinnegar, J. K. (2016). A trans-Atlantic examination of haddock *Melanogrammus aeglefinus* food habits. *Journal of fish biology*, 88(6), 2203-2218.
- Trenkel, V. M., Pinnegar, J. K., Dawson, W. A., du Bruit, M. H. & Tidd, A. N. (2005). Spatial and temporal structure of predator-prey relationships in the Celtic Sea fish community. *Marine Ecology Progress Series*, 299, 257-268.

- Valtysson, H. & Jonsson, S. (2018). Impact of a Changing Climate on Icelandic Marine Stocks. I F. J. Mueter, M. R. Baker, S. C. Dressel & A. B. Hollowes (Red.), *Impacts of a Changing Environment on the Dynamics of High-latitude Fish and Fisheries*. (s. 1-29). Alaska Sea Grant: University of Alaska Fairbanks.
- van der Meeren, G., Lorentsen, S.-H. & Skjoldal, H. R. (2010). Hav (bunn og pelagisk). I Nybø (Red.), *Naturindeks for Norge 2010* (s. 25-45). Trondheim: Direktoratet for naturforvaltning.
- Yaragina, N. A. & Dolgov, A. V. (2009). Ecosystem structure and resilience- A comparison between the Norwegian and the Barents Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(21-22), 2141-2153.
- Zeller, D. & Reinert, J. (2004). Modelling spatial closures and fishing effort restrictions in the Faroe Islands marine ecosystem. *Ecological Modelling*, 172(2-4), 403-420.
- Aanes, S. (2007). Nordøstarktisk hyse. I M. Skogen, H. Gjøsæter, R. Toresen & Y. Robberstad (Red.), *Havets ressurs og miljø 2007* (bd. 1). Havforskningsinstituttet:
- Årthun, M., Bogstad, B., Daewel, U., Keenlyside, N. S., Sandø, A. B., Schrum, C. & Ottersen, G. (2018). Climate based multi-year predictions of the Barents Sea cod stock. *PloS one*, 13(10), 1-13.

Appendiks

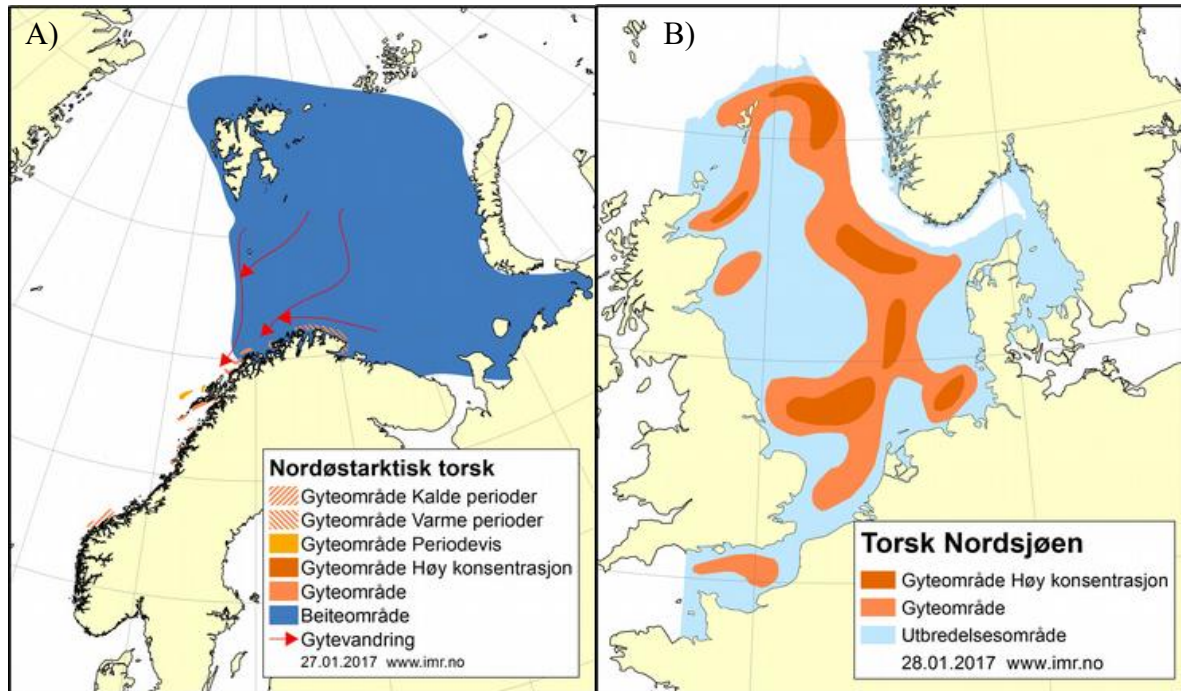


Fig. 1 A: Utbredelsesområdet for torsk i Barentshavet; B: Utbredelse av torsk i Nordsjøen. Kilde: (Havforskningsinstituttet, 2019d).

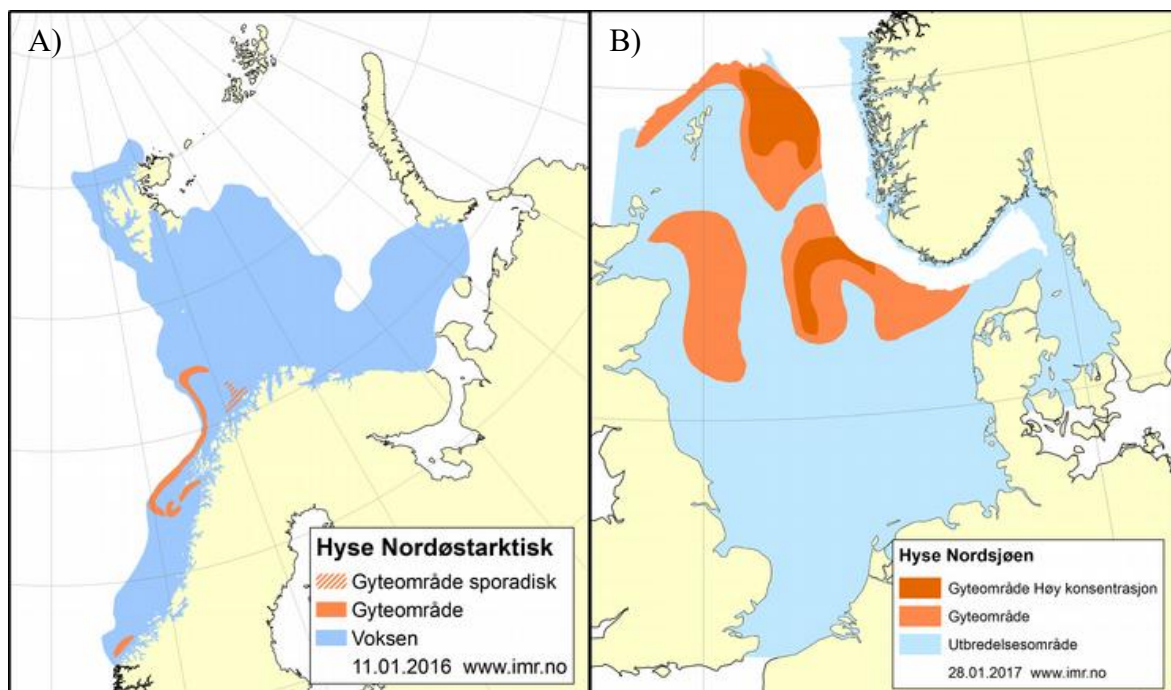


Fig. 2 A: Utbredelsesområde for hyse i Barentshavet; B: hyse i Nordsjøen. Kilde: (Havforskningsinstituttet, 2019b).

Tabell 1. Oversikt over artene i de ulike gruppene i modellen for Barentshavet.

Navn på gruppe	Arter i gruppen i modellen for Barentshavet
Tannhvaler	kvitnos, spekkhogger, nise
Hai	håbrann, håkjerring og pigghå
Sjøfugler	21 arter, derav alkefugler, rissa, fulmarus og måker
Seler	grønlandssel, klappmyss, steinkobbe, havert, ringsel, storkobbe
Voksen sei	
Juvenil sei	
Voksen torsk	
Juvenil torsk	
Vågehval	
Bentiske fiskeetere	blåkveite, kloskate, gapeflyndre og lophius
Andre bardehvaler	finnhval og knølhval
Makrell	
Laks & sjørret	
Steinbit	
Voksen hyse	
Juvenil hyse	
Polartorsk	
Rødfisk	
Voksen lodde	
Juvenil lodde	
Blekksprut	
Bentiske fisk som spiser virvelløse dyr	flyndrefisk og ulkefisk
Hummer & krabber	
Pelagiske planktivore fisk	kolmule, tobis, øyepål og andre
Voksen sild	
Juvenil sild	
Andre makrobentos	omnivore, plante- og åtseletere
Karnivore dyreplankton	krill, tanglopper, mysider, fiskelarver og nauplius
Epifauna	sjøiljer, sjøpiggsvin etc.
Andre krepsdyr	eremittkrabbe, <i>gammaridae</i> , tanglus etc.
Reker	
Infana	muslinger, havbørsteormer etc.
Meiofauna	
Herbivore dyreplankton	hoppekreps, vannlopper, muslingkreps etc.
Planktoniske mikro-organismer	

Fort. Tabell 1

Navn på gruppe	Arter i gruppen i modellen for Barentshavet
Bentiske mikro-organismer	
Fytoplankton	
Sjøgress & alger	
Kadaver	
Detritus i vannsøylen	
Bentiske detritus	

Tabell 2. Oversikt over arter i de ulike gruppene i Ullsfjordmodellen.

Navn på gruppe	Arter i gruppen i Ullsfjordmodellen
Sjøpattedyr	spekkhogger, kvitnos, nise, steinkobbe, grønlandssel og oter
Kystbunden dykkende sjøfugl	storskarv, laksand, siland og teist
Pelagisk dykkende sjøfugl	lunde, lomvi og alke
Kystbunden overflatebeitende sjøfugl	gråmåke, svartbak, fiskemåke, krykkje, rødnebbterne, tyvjo og havørn
Sjøfugl som spiser virvelløse dyr	ærfugl og praktærfugl
Stor torsk	
Liten torsk	
Stor sei	
Liten sei	
Stor hyse	
Liten hyse	
Små torskefisk	øyepål, sølvtorsk, hvitting og kolmule
Andre store fisk	gapeflyndre, rødspette, sandflyndre, gråsteinbit, lomre, smørflyndre, brosmme, lange, kveite, uer og rognkjeks
Andre små fisk	gapeflyndre og langebarn
Små pelagisk fisk	lodde, småsil, lysprikkfisk og laksesild
Sild	
Små krill	
Store krill	
Små dyreplankton	raudåte, <i>Acartia sp</i> , <i>Pseudocalanus spp</i> , <i>Metridia sp</i> , <i>Oithona sp</i>
Mikrodyreplankton	heterotrofiske dinoflagellater, flimmerdyr og tintinnider
Heterotrofiske nanoflagellater	
Schypomedusae	Brennmanet og glassmanet
Pilormer	<i>Sagitta eleganus</i>

Fort. Tabell 2

Navn på gruppe	Arter i gruppen i Ullsfjordmodellen
Andre reker	dypvannsreker, blomsterreker, <i>Eualus gaimardii</i> , dvergreker, spirontocaris spinus, nipiggnudderreker, <i>Sabinea septemcarinata</i>
Pelagiske reker	<i>Phasiphea multidentata</i>
Andre store dyreplankton	pelagiske amfipoder, pelagisk havbørsteormer, halesekkdyr
Store krepsdyr	<i>Hyas araneaus</i> , pyntekrabbe, strandkrabbe, eremittkrabbe, <i>Munidae</i>
Predatory bentos	Asteroids, <i>Buccinum sp.</i> , andre store snegler, karnivore frittlevende havbørsteormer
Detritivore havbørsteormer	Sedentære havbørsteormer, Terebellidae, Flabelligeridae, <i>Myriochele sp.</i> , Maldanidae
Små bentiske krepsdyr	Bentiske amfipoder, mysider, cumaceer, leptostraca, isopoder
Små bløtdyr	små snegler, polyplachophora, små muslinger, sjøtenner
Store muslinger	kuskjell, <i>Musculus niger</i> , blåskjell
Detrivore echinoider	<i>Ctenodiscus crispatus</i> , <i>Ophiopholis aculeata</i> , <i>Ophiura spp.</i> , <i>Ophiuroidea</i>
Herbivore echinoider	<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> , andre herbivore sjøpiggsvin
Andre bentiske virvelløse dyr	Priapulider, igler, havedderkopp, armføttinger, sekkdyr
Bakterie	
Fytoplankton	Diatomeer
Makroalger	grisetang, sagtang, blæretang, stortare, sukkertare
Fiskeavfall	Avfall fra reketralere og torskefiskeriene
Detritus	

Tabell 3. Oversikt på gruppene i næringsnettene.

Gruppe i næringsnett	Grupper i Barentshavetmodellen	Grupper i Ullsfjordmodellen
Sjøpattedyr	Tannhval, vågehval, andre bardehvaler og sel.	Sjøpattedyr
Sjøfugl	Sjøfugl	Samtlige av modellens sjøfugler
Voksen torsk	Voksen torsk (+4)	Stor torsk ≥ 35 cm
Juvenil torsk	Juvenil torsk (1-3)	Liten torsk < 35 cm
Voksen hyse	Voksen hyse (+4)	Stor hyse ≥ 35 cm
Juvenil hyse	Juvenil hyse (1-3)	Liten hyse < 35 cm
Pelagiske fisk	Makrell, pelagisk planktivore fisk og Liten sei	Små torskefisk og liten sei

Fort. Tabell 3

Gruppe i næringsnett	Grupper i Barentshavmodellen	Grupper i Ullsfjordmodellen
Bentiske fisk	Bentiske fiskeetere, stor sei, hai og bentiske fisk som spiser virvelløse dyr	Store andre fisk og stor sei
Små fisk	Voksen og juvenil lodde	Små pelagiske fisk, små andre fisk
Sild	Voksen og juvenil sild	Voksen og juvenil sild
Krepsdyr	Hummer og krabber, Reker, andre krepsdyr	Pelagiske reker, andre reker, store krepsdyr,
Dyreplankton	Karnivore dyreplankton, herbivore dyreplankton, planktoniske mikroorganismer	Små krill, store krill, små dyreplankton, mikrop plankton, andre store dyreplankton
Bunndyr	Epifauna, infauna, andre bentos, bentiske mikroorganismer, meiofauna	Schypomedusae, pilormer, predatory bentos, Detrivore polychaetes, små bentiske krepsdyr, små bløtdyr, store muslinger, sjøpiggsvin, andre bentiske virvelløse dyr.
Planteplankton	Fytoplankton, alger	Heterotrofiske nanoflagellater, fytoplankton, makroalger
Detritus	Åtsel, detritus	Bakterie, fiskeavfall og detritus