

Signalkräftans påverkan på Vätterns ekosystem

Patrik Bohman & Per Nyström



- Signalkräftans påverkan på Vätterns ekosystem

Titel	Signalkräftans påverkan på Vätterns ekosystem
Rapport	149
År	2022
Författare	Patrik Bohman och Per Nyström, SLU Aqua, Sötvattenslaboratoriet Drottningholm
Kontakt	vatternvardsforbundet@lansstyrelsen.se
Webbplats	www.vattern.org
ISSN	1102-3791
Upplaga	Digital publicering.
Omslagsbild	Anders Asp, SLU

Förord

Vissa arter i Vättern berör mer än andra, signalkräftan i Vättern är just en sådan art. Det finns många olika frågeställningar kring signalkräftan i Vättern som skapar diskussioner. Den ses både som en resurs och ett hot. Samtidigt är arten komplex som kan ha olika roller i ekosystemet vilket gör det svårt att ge enkla svar på frågeställningar och att dra slutsatser. I denna rapport har experter i området gjort en djuplodad genomgång av signalkräftan i akvatiska ekosystem och mer specifikt koncentrerat till Vätterns ekosystem samt definierat kunskapsluckor och åtgärder för att täppa till dessa. Vi hoppas att rapporten med dess innehåll kan bidra till en ökad kunskap för alla intresserade, bidra till ett bättre discussionsunderlag, vara ett underlag för beslutsfattare och på så vis bidra till förvaltningen av signalkräftan i Vättern.

*Karl-Magnus Johansson
Samförvaltning Fiske
Vätternvårdsförbundet*

Innehållsförteckning

Sammanfattning	8
Syfte och struktur	9
Hur allt började.....	10
De första utsättningarna 1969	10
Signalkräftans ursprung	12
Signalkräftan är inte en art utan flera.....	12
Signalkräftan sprider kräftpest även i egna bestånd	13
En påverkad sjö.....	14
Signalkräftan i Vättern.....	16
Etablering av en invasiv främmande art	17
Var håller kräftorna till?.....	19
Vättern består av många delpopulationer.....	22
Hur sprider sig kräftorna?	23
Hur mycket kräftor finns det i Vättern?.....	25
Kräftors livscykel och temperaturberoende	27
Från ung till gammal.....	27
Hur mäts kräftornas tillväxt och rekrytering?.....	29
Temperaturen styr kräftans liv.....	30
Ömsning kopplas till temperatur och fångstbarhet	32
Hur påverkar kräftor sjöars ekosystem?	33
Skillnader mellan flod- och signalkräfta	33
Vad äter kräftor?	35
Rovdjur och kannibaler.....	37
Kräftor är nyckelarter i ekosystemet.....	39
Direkt och indirekt påverkan	40
Fysisk påverkan på habitatet.....	41
Kräftors påverkan på olika organismgrupper	42
Generell sammanfattning – kräftors födoval och påverkan	44
Signalkräftans påverkan på Vätterns ekosystem	46
Stabila isotoper identifierar kräftans roll	46
Miljöövervakningen av Vättern	49
Påverkan på Vätterns fysiska habitat	49
Påverkan på Vätterns makrofyter.....	50
Påverkan på Vätterns bottenfauna.....	53
Påverkan på Vätterns fiskfauna	54
Komplexa samband inom Vätterns ekosystem	58
Mot en ekosystembaserad förvaltning av signalkräfta	60
Datainsamling och beståndsovervakning	61
Fisketillsyn och det samlade fisket efter kräfta.....	62
Är signalkräftan svårförvaltnad?.....	64
Småkräftor: orsaker och åtgärder	65

Går det att utrota kräftor lokalt i Vättern?.....	67
Kunskapsinhämtning och specifika försök i Vättern	69
Prioriterade insatser	69
Hur påverkar kräftorna Vätterns ekosystem?	70
Hur övervakas kräftbeståndens status?	70
Hur bör kräftorna förvaltas?	71
Specifika detaljer för undersökningar i Vättern	72
Studier om kräftors påverkan på Vätterns ekosystem.....	72
Studier om kräftbeståndens status.....	77
Studier om hur kräftor bör förvaltas	84
Slutord	93
Referenser.....	94

Sammanfattning

Signalkräfta introducerades i Vättern 1969 för att ersätta den inhemska flodkräftan som försvann på grund av kräftpest på 1930-talet. Tidigare höll flodkräftan till i vattendragsmynningarna och vid strandkanterna men arten var inte talrik ute på större djup. Till en början verkade det samma gälla för signalkräftan men i slutet av 1990-talet upptäcktes en kraftig ökning av kräftor i de norra delarna av Vättern med en påföljande stark fångstutveckling inom yrkesfisket från år 2000.

Den kraftigt ökade spridningen och tätheten av signalkräftbestånden i sjön kan ha skapat förändringar i ekosystemet. Men frågan är vilka effekter man kan förvänta sig baserat på dagens kunskap och vilken mer information som behöver samlas in för att öka kunskapsläget? Det finns några skillnader mellan signal- och flodkräftans beteende och födointag vilka gör att man kan förvänta sig olika effekter av kräftarterna i stora djupa sjöar som Vättern.

Signalkräftorna kan påverka Vätterns ekosystem på flera olika sätt. Hur stor denna påverkan är beror bland annat på kräftornas tätheter, vilken typ av föda de föredrar samt hur känsliga olika organismgrupper är för kräftornas konsumtion. Något som också inverkar är att Vättern består av ett kallt vattensystem med relativt låg produktion av föda. Trots att vi vet ganska mycket om signalkräftors ekologi och levnadsmönster så kvarstår det viktiga biologiska frågeställningar om signalkräftans roll i Vättern. Det är därför angeläget att besvara dessa frågor genom att utföra specifika försök och undersökningar direkt i sjön.



Bild 1. Utsikt över Vättern från Hjo (foto: Patrik Bohman, SLU).

Syfte och struktur

Vätternvårdsförbundets ”Förvaltningsplan för fisk och fiske i Vättern 2017-22” definierar följande åtgärdsbehov: ”Utreda signalkräftans effekter på Vätterns ekosystem” (Setzer 2017). Detta är den huvudsakliga anledningen till att föreliggande rapport har färdigställs. I detta sammanhang är det också viktigt att poängtera att signalkräfta är en kontroversiell art. Samtidigt som det är en betydelsefull art för många är det flera andra som ser arten som ett hot mot Vätterns ekosystem. Rapporten bör betraktas som en litteraturstudie med ett generellt fokus på signalkräftan i akvatiska system och mer specifikt koncentrerat till Vätterns ekosystem. Den ska därmed ses som ett underlag till att öka förståelsen för signalkräftans potentiella ekologiska betydelse i Vättern samt att inspirera till fler undersökningar om signalkräftans roll i sjön och dess tillrinnande vattendrag. En förbättrad förståelse för dess påverkan ger också möjlighet att hantera och förvalta arten enligt ett ekosystembaserat synsätt vilket är en förutsättning för kommande förvaltningsplaner för fisk och fiske i Vättern.

- Först ges en bakgrund till signalkräftans dess ursprung, hur den successivt har etablerats i Vättern, var den fiskas idag och dess biologi.
- Sedan går vi igenom den ekologiska roll signalkräftan kan ha i sjöar och vattendrag och hur kräftorna påverkar sin omgivning.
- Därefter följer en diskussion om vilken roll och betydelse signalkräftan kan förväntas ha i Vättern baserat på de undersökningar som redan är genomförda i sjön. Det kan påpekas att trots att mycket forskning har gjorts gällande signalkräftan och dess påverkan på olika akvatiska system och dess arter så är det viktigt att vi överför kunskapsläget för förutsättningarna på just Vätterns ekosystem.
- Vidare diskuteras kort komplexiteten att hantera och förvalta arten på ett långsiktigt hållbart sätt.
- Slutligen identifieras några kunskapsluckor som behöver fyllas i för att vi bättre ska kunna förstå vilken roll signalkräftan har i Vättern, inte minst för sjöns framtida funktion och biologiska mångfald. I samband med detta ges även rekommendationer på olika försök och projekt som skulle kunna utföras direkt i Vättern. Vikten att studera signalkräftan i den miljö som den sedan fiskas i kan inte nog poängteras. Fisket är en starkt påverkande faktor gällande beståndens storleksstruktur och kräftornas numerära antal.

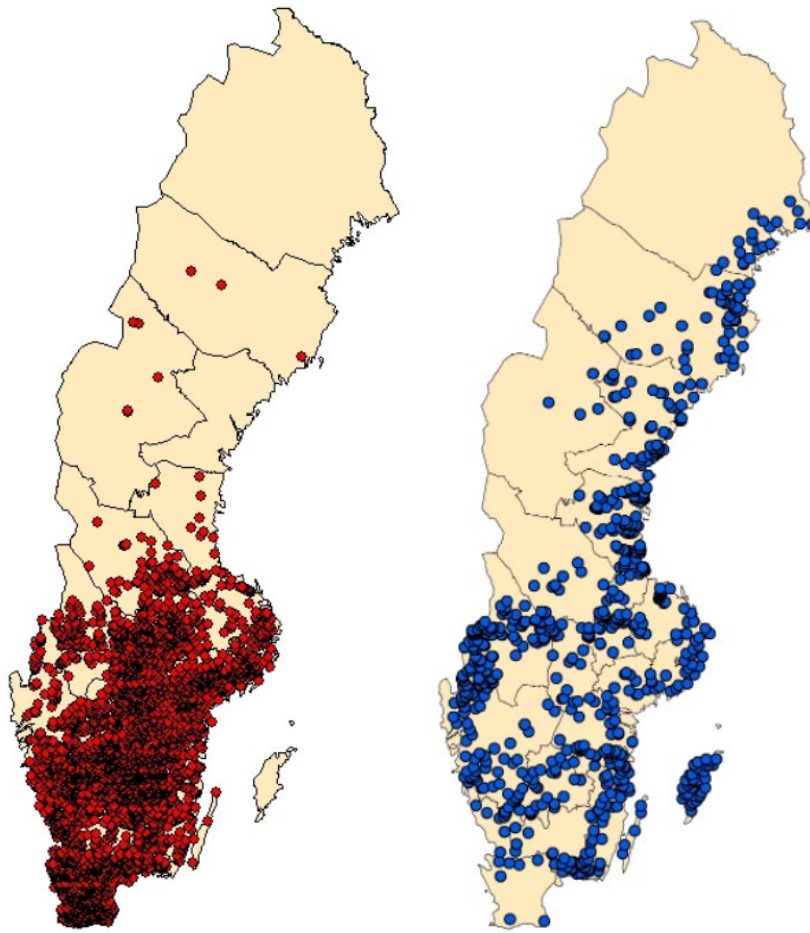
Sammanställningen baseras på befintlig kunskap om Vättern som tillhandahållits av Länsstyrelsen i Jönköping, Vätternvårdsförbundet, SLU, Havs- och vattenmyndigheten, yrkesfiskarna i Vättern samt från forskningsresultat inom ämnesområdet. Vi har även gått igenom undersökningar från den regionala miljöövervakningen.

Hur allt började

Vättern, som är Sveriges näst största sjö, är mycket näringsfattig och kall med ett stort medeldjup (40 m). Det är en exceptionell sjö i södra/mellersta Sverige med sitt specifika kallvattenssystem. I denna sjö inleddes 1969 omfattande utsättningar av signalkräfta. Signalkräftorna kom från en sjö med liknande förutsättningar som Vättern: Lake Tahoe i nordöstra Kalifornien. Även om 60-talet åtminstone delvis fortfarande inspirerades av 1950-talets tankar om teknisk nydaning, där människan kunde forma naturen lite efter sina egna behov (Worster 1994), så fanns det en försiktighet hos forskare under denna tid. Det gällde framför allt signalkräftans potentiella negativa effekter vid en eventuell storskalig utsättning i Sverige. Däremot fanns det uppenbara politiska och ekonomiska intressen som skapade stora förhoppningar på att en storskalig utsättning av signalkräftor skulle ge en snabb utdelning i form av många och stora ätbara kräftor påföljande år (Krögerström och Bohman 2015). Det var också långt senare (först under 1980-talet) som invasiva främmande arter erkändes som ett diskret studieområde ("invasionsekologi") inom det vetenskapliga samfundet (Richardson och Pysec 2008). Under denna tid var det därför relativt få som hade invändningar på om eller hur signalkräftan skulle komma att förändra Vätterns ekosystem. Detta kom långt senare. Det visade sig dröja över 30 år innan sjön överhuvudtaget gav några kommersiella fångsterna att tala om. Successivt har signalkräftan etablerat sig i så pass stort antal att man slutligen har börjat ställa sig frågan över hur denna art påverkar Vätterns ekosystem. En sak vi måste vara medvetna om är att signalkräftan idag utgör det absolut största hotet mot vår enda inhemska storkräfta i sötvatten (flodkräftan) eftersom signalkräftan sprider kräftpest. Signalkräftan har etablerat sig i vårt land med över 10 000 bestånd (figur 1) vilket gör det omöjligt att utrota arten i Sverige (se Går det att utrota kräftor lokalt i Vättern?).

De första utsättningarna 1969

Innan signalkräfta introducerades till Vättern fanns det flodkräfta i sjön. Flodkräftan höll tidigare mestadels till i vattendragsmynningarna och vid strandkanterna och arten var aldrig talrik ute i själva Vättern. Flodkräftfisket för hela sjön var försumbart. Endast några 100 kilo fångades vissa år fram till dess att pesten slog till på 1930-talet (Degerman 2004). Pesten fördes successivt till Vättern från Mälaren där pestsjuka flodkräftor dumpats 1907 (Bohman m.fl. 2005). Eftersom bestånden av flodkräfta förekom så pass fläckvis i Vättern så tog det lång tid för pesten att slå ut bestånden. Det fanns t.ex. enstaka bestånd av flodkräfta in på 1960-talet i norra delen av sjön och i några få av Vätterns tillflöden fanns flodkräfta åtminstone fram till slutet av 1990-talet (Halldén, muntligen 2021).



Figur 1. Rapporterade förekomster av signalkräfta (röda punkter) och flodkräfta (blå punkter) i Sverige. Punkterna representerar separata bestånd 2020. Källa: Bohman 2021.

Signalkräfta började introduceras i Vättern 1969, ca 35 år efter att de flesta flodkräftbestånden slagits ut. De första 1000 kräftorna direktimporterades från Nordamerika och sattes ut i den avsnörda fjärden Alsen i norra Vättern. Utsättningarna fortsatte, mestadels med initiativ från enskilda fiskerättsägare, framför allt mot slutet av 1980-talet (Degerman 2004). Det är svårt att ha kontroll på hur många och hur stora utsättningar som gjordes i sjön under dessa år eftersom de utfördes både med och utan tillstånd. Mellan 1969 till 1994 gjordes en hel del utsättningar och kompensationsutsättningar (förflyttningar) av kräftor inom många sjöar och det är troligt att det även gjordes i Vättern (Bohman m.fl. 2006). Kompensationsutsättningar och förflyttning av kräftor mellan sjöns olika delar kan sannolikt ha pågått fram till idag eftersom det varit lätt att få tag på kräftor i och från sjön. Dessa utsättningar har påskyndat den kraftiga etableringen av signalkräfta i Vättern. Utsättning har även skett i många av Vätterns större tillflöden. Signalkräftbeståndet i den södra delen av Vättern har föreslagits härstamma från utsättningar i tillrinnande vatten t.ex. Huskvarnaån där man startade med drygt 1000 yngel år 1970 (Vätternvårdsförbundet 2009c). Det är dock en stor dödlighet av utsatta kräftyngel i naturvatten så det mest sannolika är att olika

former av kompensationsutsättningar av vuxna individer har påskyndat beståndens utveckling även i södra Vättern.

Signalkräftans ursprung

En arts ursprung och genetiska uttryck kan berätta mycket om hur arten beter sig i en viss miljö. Därför är det intressant att kort redogöra för hur signalkräftan först kom till Sverige. Signalkräftan i Vättern kommer ursprungligen från gränsområdet mellan Kalifornien och Nevada i USA. Från detta område importerades signalkräfter i flera omgångar till Sverige, först ifrån Tahomafloren (1960), sedan från Lake Tahoe (1969-70), Lake Natoma (1969) och slutligen från Lake Donner (1971-76). Det var stora mängder som importerades. 1969 importerades t.ex. 58 100 köns-mogna kräfter i en last enbart från Lake Tahoe för direktutsättning i svenska sjöar (Ackefors 1995). En av anledningarna till att man slutligen valde att importera från Lake Donner var att kräftorna där bedömdes ha bättre egenskaper för etablering i Sverige med god tillväxt, tidig köns-mognad och stort äggantal (Först, muntligen 2021). I en tidigare studie diskuteras genetiska skillnader mellan bestånd från den oligotrofiska Lake Tahoe (med tätare bestånd av signalkräfter) och den mesotrofiska Lake Donner (Goldman och Rundquist 1977). Svenska myndigheter blev dock allt mer tveksamma eftersom det inte var så klokt att flytta levande organismer från en kontinent till en annan. Risken för överföring av andra oönskade organismer och parasiter bedömdes som avsevärd. Kräftorna förädlades därför i stället vidare på odlingsanläggningen vid Simontorp innan de sattes ut i bl.a. Vättern (Ackefors 1995; Fjälling, muntligen 2021). Simontorp akvatiska avelslaboratorium, som det största produktionsbolaget då hette, producerade stora mängder utsättningskräfter, huvudsakligen yngel, till svenska vatten. Årliga importer av vuxna kräfter kom direkt från Lake Donner till anläggningen belägen i Sjöbo kommun fram till 1976 (detaljer för detta diskuteras i Ackefors 1995). I slutet av 1970-talet började de första naturvattnen som erhållit kräfter 1969 att ge så pass god produktion av kräfter att fiskerättsägarna började sälja småkräfter för utsättning till nya vatten. När denna försäljning väl kom igång började signalkräftan spridas på riktigt bred front till svenska sjöar och vattendrag (Halldén, muntligen 2021). Det är intressant att konstatera att hela Sveriges (och i stort sett hela Europas) signalkräftbestånd kommer från några få sjöar och vattendrag (huvudsakligen Lake Donner) belägna inom ett mycket begränsat område i nordöstra Kalifornien.

Signalkräftan är inte en art utan flera

Då alla våra svenska signalkräfter härstammar från några få isolerade bestånd i Nordamerika är det inte helt orimligt att anta att de lider av en del genetiska ”följdsjukdomar”. Om den ursprungliga genpoolen är liten kan man t.ex. få problem med inavel med bl.a. sjukdomar kopplade till recessiva anlag som följd. Man skulle kunna tänka sig att påföljande flaskhal-seffekter som genetisk drift då kan minska den genetiska diversiteten hos

bestånden och därmed inverka negativt på deras anpassningsförmåga. Genetisk drift är en slumpmässig förändring av genfrekvensen inom en population och förekommer naturligt inom arters evolution. Den inträffar i synnerhet i mindre populationer och innebär att dessa löper högre risk att förlora gener som förekommer sparsamt vilket då kan minska populationens genetiska diversitet. *Men om så vore fallet borde inte tecken på t.ex. en försämrad anpassningsförmåga ha upptäckts tidigare inom de svenska signalkräftbestånden?* Trots att alla signalkräfter i Sverige härstammar från ett isolerat område i USA så verkar signalkräftans genetiska ursprung inte ha hämmat dess etablering eller spridningstakt i Sverige. Men detta är svårt att överblicka och ingen forskning har ännu gjorts inom området. Teoretiskt sett kan det också vara så att signalkräfter i olika vatten (med skiftande ursprung och historik) skiljer sig genetiskt vilket kan ha kopplingar till överlevnad och spridningsförmåga. Det är möjligt att det då är de mest ”diversa” som lyckas bäst. Vi har dock sett tecken på kraschade signalkräftbestånd (Sandström m.fl. 2014a) där orsakssambanden bör utredas vidare. Tvärtemot vad man skulle kunna tro, med tanke på ovanstående resonemang, så uppvisar signalkräfter i stället vissa fenotypiska färgskillnader samt en mycket stor genetisk diversitet. På grund av detta har amerikanska forskare kommit fram till att signalkräften i Nordamerika inte är en enhetlig art utan i stället består av flera mer eller mindre morfologiskt lika underarter (Larson m.fl. 2012). Detta kan medföra vissa genetiska komplikationer då man studerar släktskapet hos arten eftersom t.ex. stabila mikrosatelliter för släktskapsanalys har visat sig svåra att utveckla. Rent praktiskt innebär signalkräftans genetiska diversitet t.ex. att spårningen av artens historiska ursprung och släktskap i Europa är svår att utföra med nuvarande genetiska metoder (se bl.a. Petrusek m.fl. 2017).

Signalkräften sprider kräftpest även i egna bestånd

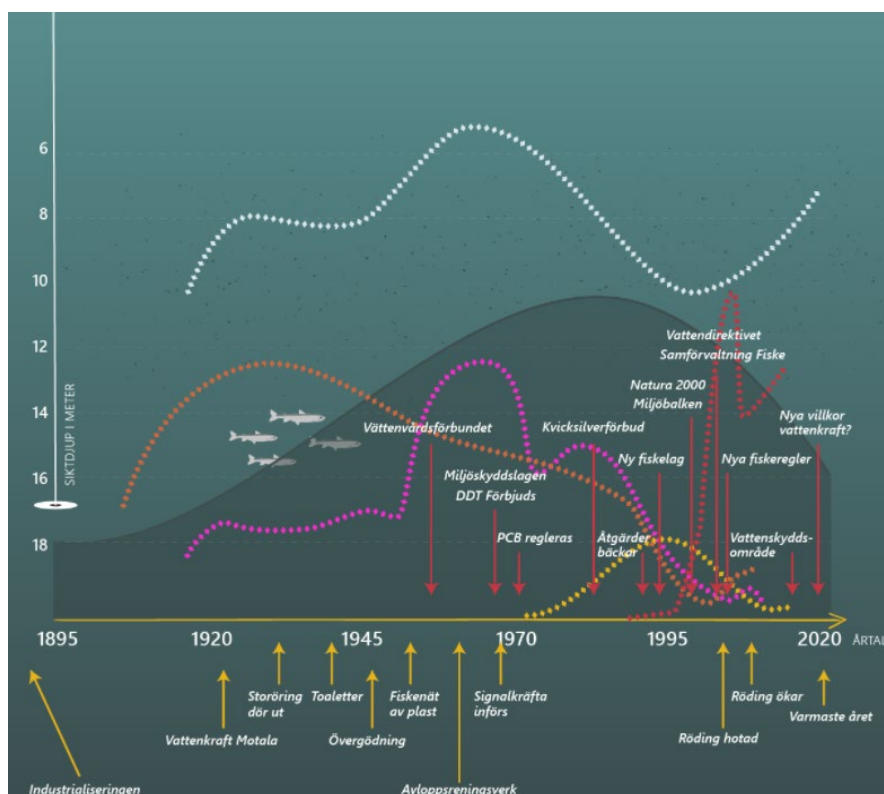
Idén att importera signalkräfta till Sverige uppkom på 1960-talet och den ursprungliga anledningen var att förbättra förutsättningarna för ett inhemskt kräftfiske. Vid denna tid visste man dock inte att denna art var en kronisk bärare av kräftpest och den storskaliga introduktionen av signalkräfta (under 1970- och 80-talen) ledde så småningom till att flodkräftans utbredning minskade ytterligare (Bohman m.fl. 2006). Kräftpest orsakas av en svamp (oomyceten *Aphanomyces astaci*) som fäster sig i kräftornas skal. Parasiten behöver kräftor för att växa och överlever högst några veckor utan värddjur. Flodkräftan dör inom kort vid kontakt med kräftpestsporer. Signalkräften kan däremot hantera kräftpest genom att ”kapsla in” pestens mycel med färgämnet melanin men om signalkräften utsätts för stress kan pestparasiten bli dödlig (Söderhäll och Cerenius 1999). Pest har t.ex. konstaterats i de inplanterade bestånden i Sacramentofloden i Kalifornien när ovanligt kallt smältvatten dominerar i vårflo-den (Degerman 2004). Pest finns även naturligt hos de inplanterade bestånden i svenska sjöar. I Vättern har det vissa år lokalt förekommit hög kräftdödlighet t.ex. under 2003. Bestånden har dock snabbt återhämtat

sig påföljande år troligen till följd av stor invandring från omkringliggande områden (Norrgård 2010). SLU Aqua (Institutionen för akvatiska resurser vid Sveriges lantbruksuniversitet, SLU) studerade pestmängden (pestprevalensen) på signalkräftor från olika sjöar och upptäckte att den varierar beroende på sjö och möjligen även tid på säsong (Bohman m.fl. 2014). I och med att olika bestånd kan ha olika mängd pestsporer så finns möjligheten att vissa individer drabbas mer allvarligt än andra speciellt om de på något sätt blir stressade i miljön. Forskare har även konstaterat att om honornas simben hos signalkräftor skadas av pest så kan deras bristande förmåga att behålla äggen påverka beståndens reproduktionsförmåga negativt (Jussila m.fl. 2021).

En påverkad sjö

Det är inte bara introduktionen av signalkräftan som skulle kunna initiera förändringar inom Vätterns ekosystem. Vättern har under 1900-talet påverkats på flera olika sätt. Sjön var tidigare t.ex. betydligt mer eutrof bl.a. beroende på dålig punktrensning från utsläpp. Detta förändrades dock radikalt under slutet av 1960-talet då reningsverk infördes (figur 2). Idag är det totala fosforutsläppen i sjön endast några få ton per år (Vätternvårdsförbundet 2021a). Detsamma gäller suspenderande ämnen, organiska ämnen (COD/BOD) och klororganiska ämnen som har minskat radikalt från 1980-talet bl.a. tack vare miljölagar och processförändringar inom industrin. Ett bevis på detta är t.ex. att siktdjupet avsevärt har förbättrats från 1990-talet och fram till idag (figur 2). Det finns dock fortfarande vissa punktutsläpp i sjön som kan påverka specifika geografiska områden och under vissa perioder t.ex. vid breddning av reningsverk. Tidigare dumpning av militär ammunition skulle också kunna påverka ekosystemet genom att läcka tungmetaller. Beräkningar har dock visat att det är en mycket liten del tungmetaller som frigörs till vattnet varje år (Tröjbom 2015). Vätternvårdsförbundet har bedömt att det framför allt föreligger tre framtida hot mot sjön (Vätternvårdsförbundet 2021b):

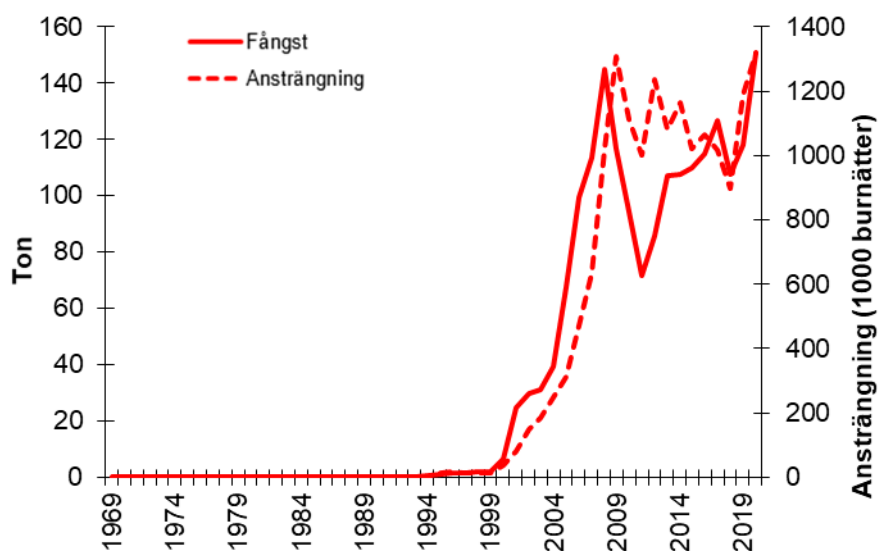
- Sjön är särskilt känslig för miljögifter pga. dess långa omsättningstid och näringsfattiga miljö. Dessa gifter kan ackumuleras högre upp i näringskedjan speciellt i fet fisk.
- Högre vattentemperaturer kan påverka Vätterns vattenkvalitet och ekosystem på ett mer eller mindre svårtolkat sätt (Sandström 2014c). SMHI har beräknat att Vätterns ytvattentemperatur kommer att öka långsamt med ca en grad till 2050 och ca 1,5°C till 3°C till slutet av seklet. Bottenvattnets temperatur förväntas inte ändras till 2050 men däremot öka med upp till en grad i slutet av seklet. Antalet år då Vättern är islagd beräknas minska kraftigt till slutet av seklet (Eklund m.fl. 2016).
- Invasiva arter, inklusive signalkräftan, kan påverka hela ekosystemet negativt.



Figur 2. Vätterns påverkan utmed en tidslinje från 1895 och fram till idag. Sjön har blivit allt mer oligotrof och siktdjupet har förbättrats från 1940-talet. Streckade linjer visar hur yrkesfiskets fångster varierat under åren (beroende på art) där röd streckad linje visar signalkräftans fångster. För detaljerade förklaringar se www.vattnernliv.se. Källa: www.vattnernliv.se.

Signalkräftan i Vättern

Det tog alltså 30 år från den första utsättningen tills dess att yrkesfiskets fångster började stiga till lönsamma nivåer (figur 3). Det är intressant att konstatera att kräftornas spridningstakt varit svår att upptäcka fram till år 2000. Mellan 2000 och 2008 ökade yrkesfiskets ansträngningar och fångster successivt men etableringen i Vättern inträffade språngvis. Studier har också visat att signalkräftan ofta spider sig oregelbundet (se Hur sprider sig kräftorna?). Flera provfiske som utfördes av länsstyrelsen under 2003 gav t.ex. ingen fångst utmed sjöns västra och södra strandzoner (Ljung 2004).



Figur 3. Fiskeansträngning och landad fångst för signalkräfta i yrkesfisket i Vättern 1969-2020. Från 1969 till 1994 gav yrkesfisket ingen fångst (data hämtat från Havs- och vattenmyndigheten 2021a).

De första områdena med goda fångstbara bestånd av signalkräfter (dvs. kräftor över 100 mm) var de norra delarna (figur 4). Därför fiskades det intensivt redan från början av 2000 t.ex. runt revet Tängan. Utvecklingen av fisket på signalkräfta har sedan successivt gått från sjöns norra delar och söderut. Idag genomförs det yrkesmässiga fisket i stort sett i sjöns alla delar. På flera platser ser yrkesfiskarna dock tendenser till allt mindre storlekar samtidigt som kräftorna blir allt fler. Runt 2017 började yrkesfiskarna t.o.m. att överge de tidigare så goda fiskevattnen kring Tängan pga. att alltför små storlekar. Små kräftor i mycket stora tätheter är något som fortsätter att uppmärksammas av yrkesfiskarna på olika platser runt sjön och som ytterligare kan komma att påverka sjöns ekosystem (se Småkräftor: orsaker och åtgärder). Figur 3 visar att fångsterna ligger över

100 ton varje år under de senaste åtta åren. År 2020 var den totala yrkesmässiga fångsten av signalkräfta i Vättern ca 145 ton. Detta var en ökning från 2018 och en av de högsta inrapporterade fångsterna. Endast fångsterna från 2008 och 2017 var högre. Det ska dock påpekas att yrkesfiskestatistiken för Vättern inte är fullständigt kvalitetssäkrad vilket kan innebära en del felaktigheter. Enligt fritidsfiskerapporten från 2015 uppskattades kräftfisket på allmänt och enskilt vatten dessutom årligen generera fångster på ca 40 ton (Linderfalk m.fl. 2018). Dessa fångster ska därmed läggas till yrkesfisket för att få en uppskattning av de totala årliga fångsterna i Vättern.



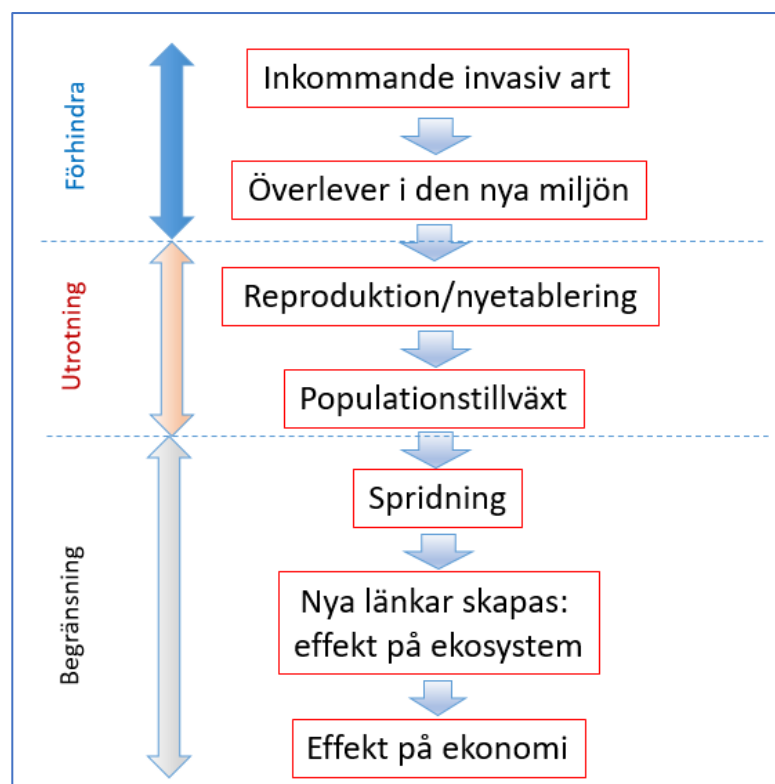
Figur 4. Utsikt över delar av norra Vättern i närheten av Sörviken. Norra Vättern har andra karaktärer än mellersta och södra delarna av sjön vilket ändrar förutsättningarna för kräftorna (foto: Patrik Bohman, SLU).

Etablering av en invasiv främmande art

Signalkräftan är den mest spridda främmande kräftarten inom hela EU (Capinha m.fl. 2012). Eftersom signalkräftan sprider pest är den klassad som en art som både är främmande och invasiv enligt EU:s förordning över invasiva arter (EU 2014). En främmande art har med människans hjälp passerat spridningsbarriärer och därmed lyckats sprida sig utanför sitt naturliga utbredningsområde (Strand m.fl. 2018). En främmande invasiv art är en ”främmande art vars introduktion och/eller spridning hotar biologisk mångfald, orsakar socioekonomiska skador eller skador på människors och djurs hälsa” (Naturvårdsverket 2008). Målen med EU-förordningen är goda eftersom de syftar till att ”förebygga, minimera och mildra effekter av invasiva främmande arter på djur och natur, människors hälsa och ekonomi” (EU 2014; se Är signalkräftan svårföraltad?).

Det är framför allt en vidare spridning av arten till andra områden som förordningen vill minimera.

När invasiva arter kommer till nya områden så genomgår de vissa ”faser” under etableringen efter en utsättning (figur 5). Ur ett populationsdynamiskt perspektiv uppträder de första viktiga faserna efter att den invasiva arten 1) överlever i den nya miljön och börjar 2) reproducera, 3) tillväxa, 4) sprida sig samt 5) skapa nya länkar i näringsväven. Just dessa ”nya länkar” kan komma att påverka ekosystemet på flera nivåer vilket denna rapport handlar om. I områden där många invasiva arter har etablerats kan ekosystemet förändrats i grunden då arternas funktionella roller, egenskaper och ekologiska nischutrymmen påverkar hela näringsväven (Haubrock m.fl. 2021).



Figur 5. De olika faser som en invasiv främmande art passerar då den etablerar sig i en ny miljö samt de åtgärdstyper som kan förhindra eventuella skadeverkningar. Efter Sakai m.fl. 2001.

Precis som mönstret är för signalkräftan i Vättern så är det inte ovanligt att populationstätheten inledningsvis ökar kraftigt i samband med att arten expanderar över större områden (Sandström m.fl. 2014a). Efter en tid sker dock ofta en minskning av populationen, ibland en mycket drastisk sådan (Copp m.fl. 2007). Mellan 2010-2013 samlade SLU Aquas Sötvattenslaboratorium in data från 44 sjöar där fångsterna av signalkräfta plötsligt minskat kraftigt med över 70 %. Resultatet visade via modellering att sjöar med kollapsande signalkräftbestånd, till skillnad från sjöar med icke kollapsande bestånd, påverkades av framför allt tre variabler:

utsättningsår, populationens ålder och områdets medeltemperatur (Sandström m.fl. 2014a). Det finns flera anledningar till att en instabil populationsdynamik hos introducerade arter uppkommer. Invasiva främmande arter kan t.ex. vara särskilt känsliga vid förändrat predationstryck, sjukdoms- och parasitangrepp samt konkurrens inom arten och med inhemska arter om gemensamma resurser. Sannolikt kan även ett intensivt fiske påverka dessa processer på ett betydande sätt (Bohman m.fl. 2014).

Var håller kräftorna till?

Som tidigare nämnts visar provfisken från Vättern att signalkräftan finns i mycket stora tätheter i vissa områden, med över 100 kräftor per bur, men relativt glest i andra delar av sjön (Spjut 2020; Bohman 2021; Figur 7a). Under 2020 har t.ex. signalkräftan fortfarande begränsade förekomster i de sydvästra delarna av Vättern samt utmed Vätterns västra strandlinje norr om Visingsö och söder om Karlsborg. Nyetablering av fiskbara bestånd upptäcks också årligen av yrkesfiskare t.ex. på västsidan vid Hjo-Karlsborg, norr om Visingsö samt på Rosenlundsgundet utanför Huskvarna.

Då Vättern tidigare hyste flodkräftor höll dessa till på grunt vatten och i tillrinnande vattendrag. De förekom inte i särskilt stora fiskbara bestånd förutom i norra delen (Degerman 2004). Det är en betydande skillnad jämfört med hur signalkräftornas utbredning ser ut idag. Numera har signalkräftor etablerats i de flesta områden i Vättern och de förekommer även sparsamt i de djupare delarna av sjön (Johansson 2010; Spjut 2020; Persson m.fl. 2021). Dessa skillnader i djuputbredning verkar bero på olikheter hos de båda arternas beteenden vilket bl.a. påverkar deras möjlighet att kolonisera nya områden i sjön. Ruokonen m.fl. (2012c) har tidigare rapporterat att signalkräftor kan kolonisera djupare vatten i finska sjöar jämfört med flodkräftor som i stället föredrar grunda strandnära områden (se även Westman m.fl. 2002).

Bottensubstratet är en viktig påverkande faktor över var vi finner kräftor i Vättern. Då de kemisk-fysikaliska förhållandena (t.ex. temperatur, syrgashalter, ljustillgång och pH) är godtagbara i ett vatten blir tillgången på skydd avgörande för hur tätt ett signalkräftbestånd kan bli, eftersom detta är väsentligt för överlevnaden hos kräftor (se t.ex. Mason 1978). Kräftorna undviker alltför mjuka bottenar, plana hållar och sandbottenar där de lätt kan upptäckas av rovdjur och har svårt att hitta skydd (Elser m.fl. 1994). Signalkräftor, som tillhör de ”icke-grävande” kräftarterna, kan gräva bohålor då det behövs, speciellt i lermiljöer med låg heterogenitet och ibland i stor mängd (Kirjavainen och Westman 1999; Guan 1994) vilket kan påverka den fysiska miljön (se Fysisk påverkan på habitatet). Det finns en tydlig utvecklingsmässig (ontogenetisk) fördelning mellan yngel och vuxna individer när det gäller vilken miljö de väljer. Unga kräftor väljer ofta marginaler i miljön där substratet är finare och mer komplext samtidigt som de vuxna ofta väljer djupare och mindre komplexa habitat (Lewis och Horton 1997). Provfiskedata från 2003-

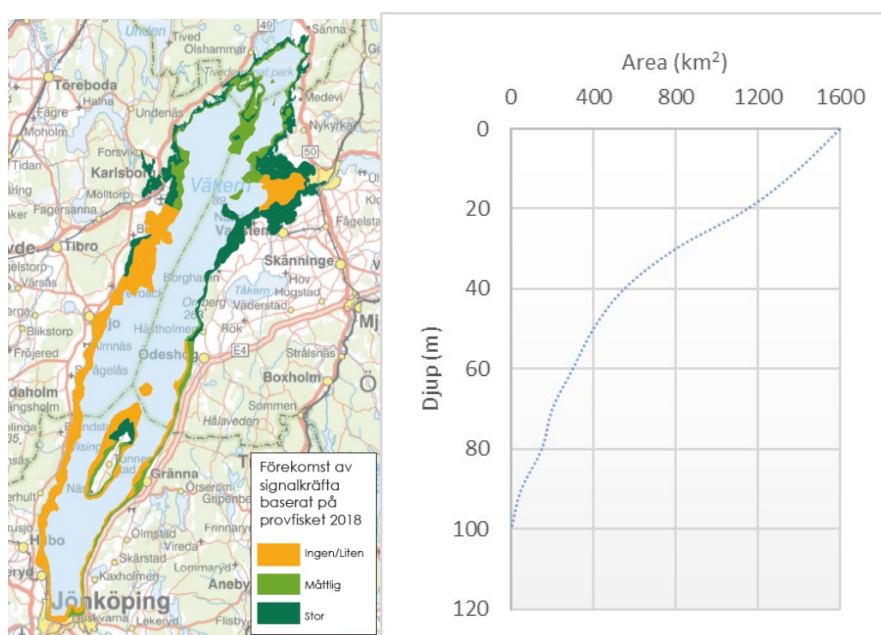
2020 (Spjut 2020; Bohman 2021; Figur 7a) visar att signalkräftans fångster i Vättern huvudsakligen kan förklaras av bottensubstratet med störst fångster på stenbottnar. Orsaken är att stenbottnar erbjuder rikligt med gömslen för bl.a. småkräftor vilket är särskilt viktigt för en god överlevnad av nya årsklasser. Kräftornas täthet har visat sig vara högre där det finns fler gömslen, speciellt för våra nordiska kräftarter som inte gräver djupa hålor (Lodge och Hill 1994). Kräftor i Sverige föredrar därmed heterogena stenbottnar med många håligheter och stenar av olika storlek (figur 6; Foster 1993). Signalkräftor förekommer dock även, som tidigare nämnts, på lerbottnar där de kan gräva bohålor (se Fysisk påverkan på habitatet). I områden med mycket täta bestånd har de iakttagits på i stort sett all typ av botten förutom mjuksediment (dy). Abrahamsson (1983) fann också att individer i täta bestånd av signalkräftor var mer aktiva och letade efter föda under dagen. Ett beteende som även har iakttagits i Vättern.



Figur 6. Kräftor har behov att hitta gömslen och då helst under medelstora stenar. På bilden pekar dykaren ut ingången till kräftans bohåla. Foto: Patrik Bohman, SLU.

Provfisken i Vättern visar även att ***djup och temperatur*** har stor betydelse för var signalkräftan fångas (Johansson 2010; Spjut 2020). Djupet i Vättern är starkt relaterat till vattentemperaturen vilket även styr en kräftas liv och tillväxt (se Temperaturen styr kräftans liv). Eftersom Vättern är en djup sjö (maxdjup: 120 m) med ett medeldjup på hela 40 m, är det också en mycket kall sjö med en årsmedeltemperatur i ytvattnet (5 m djup) på ca 10,4°C (Eklund 1998). Tidigare provfisken i sjön har visat att kräftorna under de varmare säsongerna (juli-september) mestadels håller sig ovanför 20 m djup (Spjut 2018; Persson m.fl. 2021). Sommarmedeltemperaturen på detta djup är som lägst ca 9,3°C (Eklund 1998). Störst fångster fås i djupintervallet 6 till 10 m. Fiske på djup större än 20 m resulterade i signifikant mindre fångster än i de grundare djupzonerna (Johansson 2010) och det verkar finnas en brytpunkt vid ca 30 m djup. Vid större djup än så fångas bara enstaka kräftor men det finns kräftor ned

till nästan 60 m djup. Enstaka individer har ibland påträffats djupare, t.ex. då länsstyrelsen fångade en kräfta i nät på 90 m djup (Halldén, muntligen 2021). Brytpunkten vid ca 30 m verkar sammanfalla med språngskiktet. Om vi studerar en hypsograf över Vättern (ett diagram som visar hur stor areal sjön har på olika djup) så ser vi att endast ca 400 km² (av en total area på över 1600 km²) ligger ovanför 20 m djup (figur 7b). Tillsammans med kartan i figur 7a så ser vi att kräftfångsterna i provfisket 2018 koncentreras till Vätterns grundare områden. De svenska signalkräftornas ursprungssjö, Lake Tahoe i USA, uppvisar vissa likheter med Vättern (storlek, djup och näringsstatus) och därför kan det vara intressant att jämföra kräftbeståndens tätheter i de båda sjöarna. Redan 1969 visade Abrahamsson i en studie i Lake Tahoe att signalkräftornas antal minskar kraftigt om djupet överstiger 40 m (Abrahamsson och Goldman 1970). Dessutom upptäckte Flint (1977) att signalkräftorna säsongsvandrar i Lake Tahoe. Det har också visat sig att det finns en skillnad när det gäller hanar och honors migrationsmönster i Lake Tahoe (Flint 1975). I augusti befann sig de flesta kräftor av båda kön på mellan



Figur 7a-b. Kartan till vänster (7a) visar förekomster av signalkräfta baserat på provfiskets fångst per ansträngning 2018 (Källa: Spjut 2020). Grafen till höger (7b) är en hypsograf över Vättern som visar hur stor areal sjön har på olika djup (efter Eklund 1998).

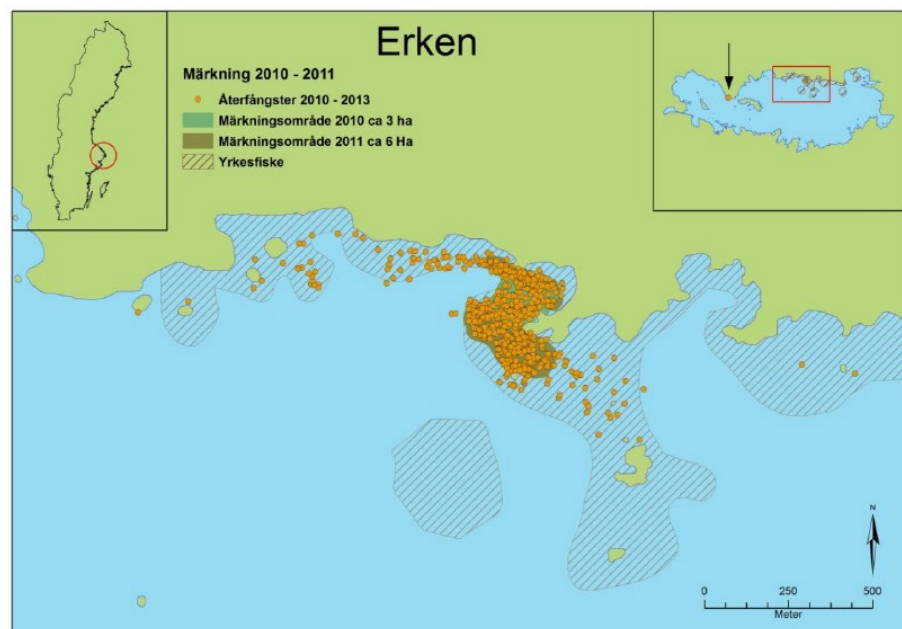
5 och 20 m djup. Fram till december hade kräftorna förflyttat sig till djup över 20 m där honorna flyttade sig något efter hanarna. I mars befann de flesta hanarna på mellan 40 och 50 m djup medan honorna höll sig grundare (mellan 10 till 30 m). En trolig anledning till detta var att honorna då kunde dra fördel av temperaturökningen som snabbare inträdde på de grundare bottnarna vilket därmed kunde påskynda äggutvecklingen. Under juni började hela populationen åter migrera till grundare områden med honorna något senare än hanarna eftersom de då bar på rom. Det är

möjligt att signalkräftan i Vättern rör sig på liknande sätt men detta har ännu inte studerats i detalj.

Vätterns stränder kan vara väldigt *exponerade för vågor* vilket delvis kan förklara att signalkräftorna inte trivs i så stor utsträckning på dessa oskyddade och grunda lokaler. Kräfter har svårt att röra sig och hålla sig kvar då vattenströmmarna är kraftfulla vilket innebär att de helst undviker sådana områden (Peay 2002). Tidigare studier av Abrahamson och Goldman (1970) visade också att signalkräftors tätheter var lägre vid vågexponerade stränder i lake Tahoe än i mer skyddade områden.

Vättern består av många delpopulationer

Kräftors rörelse- och aktivitetsmönster är avgörande för att förstå deras livsmiljökrav, kolonisering till nya områden och användning av viktiga resurser såsom föda, skydd och tillgängliga partners. Kräfter rör sig mestadels relativt korta distanser inom ett s.k. ”hemområde” (eng. home range). Detta hemområde kan liknas vid ett område där kräftorna lever och rör sig dagligdags. Det likställs inte med ett revir eftersom det inte försvaras. I stället upprättas många individuella revir inom ett bestånds hemområde. SLU:s egna studier har också visat att signalkräfter är mycket stationära i sjöar och rör sig relativt lite i förhållande till den plats de väljer att bo och födosöka på. I ett märkningsförsök som SLU Aqua utförde 2010-2013 i sjön Erken utanför Norrtälje höll sig 80 % av de återfångade märkta signalkräftorna inom en radie av 125-250 m från märkningsplatsen (figur 8 och figur 9; Bohman m.fl. 2014).



Figur 8. Märkningsförsök av vuxna signalkräfter i sjön Erken visar var återfångsterna av märkta kräftor gjordes i förhållande till två märkningsområden. Märkningsområden för 2010 (ljusgrönt) respektive 2011 (mörkgrönt) ligger under den täta massan av orange prickar (återfångster). Den svarta pilen på den lilla kartan markerar var en långväga migrerande kräfta återfanns av fiskare. Källa: Bohman m.fl. 2014.

Även andra försök som studerat kräftornas hemområden har kommit fram till liknande resultat (Guan och Wiles 1997). I ett engelskt vattendrag var signalkräftornas hemområde inom 190 m. Dock förekom rörelser även ut- anför detta område men då av betydligt färre kräftor. Förutsättningarna för migration i rinnande vatten är dock större än i sjöar bland annat pga. större fysiska störningar i form av hög- och lågflöden. Resultaten indikerar att när en kräftpopulation väl har etablerat sig på en lokal så lämnar de sällan denna plats förutom ett fåtal som hela tiden verkar röra sig i utkanten av området. Detta stationära beteende kan ha stor betydelse för hur vi hanterar våra kräftbestånd i svenska sjöar. Det kan t.ex. underlätta för lokala fiskevattenägare att förvalta kräftbestånden på sina egna vatten. Det är också viktiga uppgifter då vi bedömer provfisken i en stor sjö som Vättern. Signalkräftan i Vättern består alltså inte av en enda population utan av mängder av olika delpopulationer.

Hur sprider sig kräftorna?

Många studier av signalkräftors rörelsemönster är genomförda i rinnande vatten (t.ex. Momot 1966; Bubb m.fl. 2004). I dessa vatten kan förutsättningarna snabbt skifta vilket kan påkalla migrationsrörelser hos signalkräftan som kan röra sig långa sträckor både uppströms och nedströms. I sjöar, där förhållandena ofta är mer stabila, har det visat sig att kräftor migrerar säsongsvist t.ex. mellan djupt och grunt vatten (Flint 1975; Flint 1977). Kräftor rör sig också stötvis till helt nya områden. Yrkesfiskarna i Vättern följer varje år kanten på kräftans expanderade spridningsområden eftersom dessa ofiskade delbestånd har stora individer (Ståhl, muntligen 2021). Det är ju inte helt ologiskt då kräftorna har större medelstorlekar i ett icke fiskat bestånd till skillnad från ett bestånd som fiskas hårt och där de större kräftorna kontinuerligt plockas bort från beståndet. Varje år verkar därmed olika signalkräftbestånd sprida sig till nya områden i Vättern och kan då växa utan större konkurrens om föda vilket snabbar på individernas tillväxt. Det innebär samtidigt att medan huvuddelen av beståndet håller sig relativt stationärt på en plats, så fortsätter vissa individer sannolikt att migrera till nya områden i sjön. Dessa ”nykoloniserande” signalkräftors rörelsemönster verkar därmed ligga långt ut- anför beståndets egentliga hemområde. Att ett mindre antal individer fångas in långt ifrån märkningsplatsen har tidigare iakttagits i flera studier (Guan och Wiles 1997; Bohman m.fl. 2014) men exakt hur dessa spridningsfronter koloniserar nya områden vet vi inte. Det är därför viktigt att studera hur mekanismerna bakom ett tätt bestånd i Vättern delvis stannar kvar inom sitt hemområde och delvis migrerar ut till nya områden (se Studier om kräftbeståndens status). Studier från vattendrag kan svara på liknande frågeställningar som för sjöar även om denna miljö begränsar kräftornas rörelsemönster (till uppströms och nedströms vandringar). Bubb m.fl. (2004 och 2006) spårade signalkräftors rörelser med PIT-telemetri i bestånd med olika tätheter och konstaterade att signalkräftor har längre inaktiva perioder (flera veckor) följt av stötvisa rörelser upp- eller

nedströms i vattendragen. En intressant iakttagelse var att kräftorna sällan verkade återvända till sitt hemområde efter att de uppsökt nya områden. Även Peay och Rogers (1999) visade att signalkräfta expanderade stötvis snarare än genom en jämn och kontinuerlig spridning i ett engelskt vattendrag. Anledningen till detta ansågs vara att kräftorna inte var villiga att flytta till eller passera ogynnsamma livsmiljöer vilket fördröjde spridningen tills tätheterna mötte den kringliggande miljöns bärande förmåga. När detta väl var uppnått verkar de mer benägna att söka sig till nya områden. Detta beteende kan vara en av anledningarna till att signalkräftans expansion i Vättern har tagit så pass lång tid. Det måste dock påpekas att om spridningen enbart hade skett på naturlig väg så hade det tagit betydligt längre tid för signalkräftan att etableras i Vättern. Som tidigare nämnts observerade även Peay och Rogers (1999) att vissa individer kontinuerligt söker nya och mer gynnsamma platser dvs. de fortsätter spridningen relativt oberoende av det övriga beståndets stationära beteende.



Figur 9. Signalkräfta med streamermärke från sjön Erken (foto: Anders Asp, SLU).

I ett intressant försök i Tyskland upptäckte Wutz och Geitz (2013) att större hannar migrerade längst bort från beståndets hemområde till skillnad från mindre individer och honor. Detta har tidigare styrkts även av Guans studier av kräftors rörelser (2000). Det här är intressanta iakttagelser eftersom det delvis stödjer de tankar som tidigare funnits om att mestadels större individer kontinuerligt söker upp nya områden i Vättern. Varför yrkesfiskarna fångar fler stora individer på nya platser kan visserligen även bero på andra faktorer t.ex. mindre konkurrens om föda

och därmed snabbare tillväxt samt ett lågt fisketryck. Det är många frågor som uppkommer i samband med kräftors rörelsemönster: *Hur stor andel stannar kvar och hur stor andel fortsätter spridningen? Finns det någon skillnad i storlek, kön och hälsostatus bland de spridningsbenägna kräftorna? Är spridningen säsongsbetonad eller styrs den av andra påverkande faktorer? Kan vi se skillnader på beståndets säsongsmässiga migration (till djupare vatten) och spridningen till helt nya habitat? Hur påverkar beståndets täthet kräftornas benägenhet att migrera? När når beståndet en täthet i nivå med miljöns bärande förmåga?* För att besvara några av dessa frågor vore det mycket intressant att studera kräftornas migration och tillväxt genom märkningsstudier eller telemetri direkt i Vättern (se Studier om kräftbeståndens status).

Extrema förhållanden som täta bestånd, begränsat skydd, dåliga miljöförhållanden, predation samt inomarts- och mellanartskonkurrens kan också få kräftor att kolonisera nya områden (Westman 1973). Sker dessa störningar under kräftans mer inaktiva eller känsliga perioder (t.ex. vid vintertvila, ömsning eller kläckning) kan i stället stor dödlighet uppkomma inom bestånden (Blake och Hart 1993). Kräftor kan också välja att stanna kvar och i stället gräva ner sig för att försöka överleva fysiska påfrestningar.

Hur mycket kräftor finns det i Vättern?

Det är mycket svårt att uppskatta det totala antalet kräftor i en sjö. Teoretiskt sett är en möjlighet att provfiska utvalda ytor i sjön och sedan multiplicera fångsten med den resterande ytan av optimala kräftbottnar t.ex. stenbottnar inom en viss djupzon. Ett villkor för att det skulle fungera är att de betade burarna måste fånga en hög andel av beståndets kräftor. Tyvärr är det dock så att ett provfiske endast fångar en bråkdel av det vuxna beståndet på en viss plats dvs. kräftor över 70 mm. Mindre kräftor (juveniler och subadults med storlekar under 52 mm) går överhuvudtaget inte in i burarna. Enligt en engelsk studie var endast 2,3 % av individerna i den undersökta populationen tillräckligt stora för att fångas med vanliga kräftburar (Chadwick m.fl. 2021). Det innebär att en mycket stor andel av beståndet inte kan fångas vid ett provfiske. Mer specifikt får vi inte någon uppfattning om hur stor andel av beståndet som utgörs av dessa mindre kräftor. Signalkräftor börjar dessutom bli könsmogna precis innan de uppnår fångstbar storlek (vid ca 65 mm). Det betyder att en stor del av bestånden fortfarande kan föröka och sprida sig utan att fångas in vid ett burfiske. Dessutom väger andra faktorer in som t.ex. att kräftorna i beståndet kan befinna sig i olika ömsningsfaser. Burfångst blir därigenom ett oprecist mått på populationens storlek speciellt då det verkar som om den större andelen består just av mindre kräftor. För att kunna uppskatta populationers utveckling i en sjö så används i stället provfisken som en ungefärlig uppskattning för att mäta olika beståndsparametrar. Dessa relativa värden kan då jämföras med provfisken som utförts på ett likvärdigt sätt under tidigare år. För att minska variationer mellan år bör längre och regelbundna tidsserier användas. Vi kan då dra

slutsatser angående viktiga beståndsparametrar som antal kräftor, storleks- och könsfördelning samt olika trender i bestånden.

Om hela beståndet, från yngel till vuxna individer, ska bedömas behövs andra typer av metoder t.ex. elfiske. Elfiske riktat mot kräftor kan fånga alla typer av storleksklasser även om årsyngel (18 – 30 mm) fångas i betydligt mindre mängd (Westman m.fl. 1978; Jansson 2018). Tidigare studier har visat att kräftor kan vara svåra att kvantifiera med elfiskemetodik (Jansson m.fl. 2008). En anledning till detta är att de gömmer sig under stenar och endast successivt lockas fram av elström vilket ger en annorlunda utfiskningskurva. En förutsättning för elfiske efter kräfta är att undersökningsområdet är vadbart vilket begränsar elfisket till grunda vattenområden med ett vattendjup mindre än 0,8 m. Det är också viktigt att vattnet är tillräckligt klart och lugnflytande så att sikten är god eftersom det blir svårt att fånga upp kräftorna annars. För sjöar med branta stränder innebär detta att det fiskbara området ofta är relativt litet. Vid flacka steniga stränder fungerar metoden relativt bra för signalkräfta och andra som gömmer sig i strandkanten främst under stenar (Sjöstrand 2003). Vid elfiske i vattendrag är det i regel vattendragens storlek och botten typ som avgör om det är möjligt att genomföra (Havs- och vattenmyndigheten 2016). Oavsett om elfisket sker vid en sjöstrand eller i ett vattendrag så kan det vara svårt att fånga upp mindre kräftor på stenig botten. Även blandkonstruktioner mellan ryssja och burar kan vara en effektiv metod att fånga flera storleksklasser i framför allt vattendrag (figur 22). Ytterligare metoder är t.ex. yngelsugning (Odelström 1983), specifikt tillverkade yngelfångare för yngel och juvenila kräftor (Engdahl m.fl. 2013; Bohman och Sjöberg 2020) eller dykning för att studera romhonor och deras reproduktiva förmåga. Många av dessa övriga metoder befinner sig i ett utvecklingsstadium vilket innebär att det saknas gemensamma standarder och att många olika metoder används. Då metodernas fångsteffektivitet varierar stort är jämförelser svåra att göra. Det verkar dock främst vara de större kräftorna som genom konsumtion mest påverkar sin omgivning inom ekosystemet. Detta innefattar därmed de storleksklasser som fångas i burar vid provfisket. Det innebär att kräftor under 60 mm troligen är av mindre betydelse i detta sammanhang. Det är också därför som kunskapen vi får via provfisket är mycket viktig (se Vad äter kräftor? och Kräftors påverkan på olika organismgrupper).

Kräftors livscykel och temperaturberoende

Kräftans plats och funktion i sjöars ekosystem är viktig att identifiera för att senare kunna dra slutsatser om deras påverkan på sin akvatiska omgivning. Därför presenteras här en del fakta om kräftor mer generellt men även om signalkräftor mer specifikt. För att förstå signalkräftans relation till (och påverkan på) andra arter i Vättern är det först och främst viktigt att förstå deras livsmönster (biologi) och relation till vattentemperaturen. Följande frågor blir då viktiga att besvara: *Hur ser en kräftas livscykel ut? När blir kräftorna könsmogna så de kan börja bygga upp bestånden? Hur aktiv är kräftan under säsongen? Hur påverkar vattentemperaturen en kräftas liv och tillväxt?*

Från ung till gammal

Kräftor blir könsmogna vid en storlek på ca 65 mm (men det kan variera mellan 60 till 100 mm) då kräftan är mellan två till fyra år (Abrahamsson 1971). Hanarna mognar något tidigare än honorna. Kräftorna går in i fisket (dvs. de uppnår en storlek av 100 mm) vid ca fyra års ålder (Bohman m.fl. 2014). Parningen sker på senhösten (runt oktober). Efter befruktningen fäster honan rommen under stjärtens simfötter med små trådar (figur 10). Honan ”fläktar” med simfötterna med jämna mellanrum så att äggen syresätts. Hon bär sedan rommen ända fram till sommaren (juni/



Figur 10. Upp och nervänd flodkräffthona med äggsamling under stjärten. Det vit-beiga är lämningar av hanens spermiepaket. Foto: Patrik Bohman, SLU.

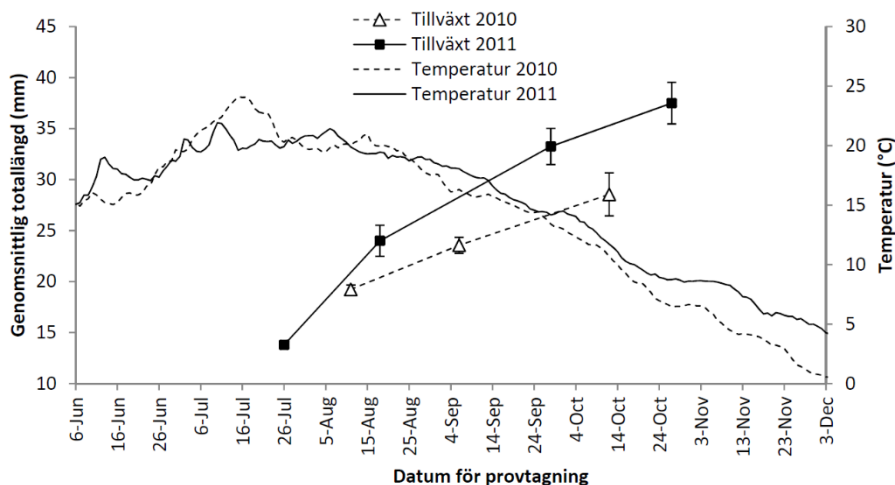
juli) då de kläcks (figur 11). Honan behöver spara all energi hon kan för att under senvåren söka sig till grundare områden och släppa sina yngel. Ynglen håller sig kvar vid honan i ytterligare någon vecka tills de kan klara sig på egen hand. De letar då upp gömslen och filtrerar plankton och tillväxer ganska snabbt. Ynglen är ca 9 mm då de lämnar honan men kan växa upp till 35 mm redan under första året. Kräftornas tillväxt sker genom upprepade skalömsningar. Ju mindre de är desto fler skalömsningar sker under deras aktiva säsong (juni till oktober). Första sommaren ömsar ynglen mellan fyra till sju gånger och som vuxna ömsar de en till tre gånger. Fullvuxna honor ömsar oftast skal en till två gånger per år och hanarna vanligen två till tre. Detta beror på att honorna ibland kan bli sena med första ömsningen pga. att de är rombärande. Tillväxten begränsas också av vattentemperatur och födotillgång. Kräftarerna i Sverige kan bara tillväxa och föröka sig i sötvatten men de vuxna kräftorna kan överleva långa perioder på land så länge den kan hålla gälarna fuktiga. Det finns rapporter om kräftor i odling som har rymt och därefter överlevt månader i fuktiga källare (Nyström m.fl. 2018) samt uppgifter om förekomster i Östersjöns brackvatten (Bohman 2021). Signalkräftan kan bli mellan 5 till 20 år gammal.



Figur 11. Signalkräfthona med färdigkläckta yngel fortfarande under stjärten. Det dröjer fortfarande någon dryg vecka innan de lämnar honan helt och hållet. Foto: Patrik Bohman, SLU.

Hur mäts kräftornas tillväxt och rekrytering?

För att kunna uppskatta förändringar i bestånden, förutsäga kommande bestandsfluktuationer samt analysera påverkan från t.ex. fiske, är det viktigt att veta någonting om kräftornas tillväxt, dödlighet och rekrytering. För fisk är dessa parametrar naturliga att inkludera i bestandsanalyser men för kräftor (där vi inte vet åldern) är det betydligt svårare. Framför allt tillväxt och dödlighet varierar också stort mellan olika livsstadier, var bestånden finns (spatialt) och mellan år (temporalt). Det innebär att tillväxten i kräftbestånden kan vara mycket god under vissa år, inklusive en låg dödlighet, medan det andra år sker en sämre tillväxt med ibland en högre dödlighet. Normalt är dödligheten från ägg till vuxen individ mycket hög: ungefär hälften av äggen som honan bär på kläcks (Perez m.fl. 1999) och det är troligt att endast 1-5 % av ynglen överlever fram till vuxen ålder. Som tidigare diskuterats så växer de mindre kräftorna snabbare i förhållande till sin kroppslängd det första året än vad de gör under påföljande år. Tillväxten kan vara över 35 mm under ett bra första år med optimala vattentemperaturer (figur 12). I ett försök i Erken fångade SLU Aqua årskräftor (0+) med hjälp av specialkonstruerade yngelfällor. Fällorna vittjades regelbundet och försöket pågick under två



Figur 12. Tillväxten hos fångade årsyngel av signalkräfta i sjön Erken 2010-2011. Källa: Bohman m.fl. 2014.

säsonger (Bohman m.fl. 2014). Kräftorna växte långsammare (med färre ömsningar) det första året 2010 då temperaturen var något lägre i jämförelse med året efter (2011). Det stödjer tidigare studier där varmare temperatur resulterade i snabbare tillväxt och fler ömsningar hos yngel (Kozak m.fl. 2009). Detta visar också att det kan vara stora skillnader i tillväxt mellan år. Ska tillväxten hos större kräftor än årsyngel beräknas så behöver man använda märkningsstudier (se Studier om kräftbeståndens

status). Det är då bra att kunna följa kräftorna över flera år. Märkningsstudier bör inte utföras på mindre kräftor än 70 mm pga. den ökade dödligheten (Bohman m.fl. 2014). Eftersom den initiala åldern inte går att fastställa vid sådana försök så beräknar man istället tillväxten relativt till storleken. Att man inte kan märka kräftor i storlekar mellan 40 och 70 mm kan utgöra ett problem, speciellt om kräftorna har en mycket låg tillväxt. Det innebär t.ex. att fler åldersklasser liknar varandra i storlek och man vet då inte hur gamla de egentligen är (se Småkräftor: orsaker och åtgärder). Ålder kan vara viktigt att fastställa eftersom den kan vara knuten till andra egenskaper, t.ex. hälsostatus, dödlighet och fertilitet. Om tillväxt behöver relateras mer exakt till ålder behövs tillväxtstudier i akvarier genomföras där bl.a. temperaturen kan manipuleras. Alternativet som kan vara knepigt att genomföra (och dessutom olagligt om det gäller signalkräftor) är att odla upp en stor mängd kräftor av känd ålder, märka dessa och sätta ut dem på den plats i sjön där man vill mäta tillväxten. Tyvärr är återfångsten av märkta kräftor så låg att detta inte skulle bli genomförbart mer än som ett tankeexperiment.

För att uppskatta beståndsutvecklingen påföljande år hos fiskar brukar den ”reproduktiva biomassan” uppskattas vid beståndsmodelleringen. Relationen är mer känd som ”stock-recruitment” inom fiskeriforskningen. Begreppet associerar till relationen mellan *beståndets storlek* under ett år och *rekryteringen* som är resultatet från yngelsläppet samma år (FAO 2003). Det är dock mycket svårt att uppskatta bl.a. antalet kräftor i reproduktiv ålder, främst beroende på svårigheten att bestämma ålder samt den låga fångsteffektiviteten av kräftor inom beståndet (se Hur mycket kräftor finns det i Vättern?). Könsmognaden hos kräftor varierar också ganska kraftigt framför allt hos honor eftersom de generellt både mognar senare och har ett större storleksspann än hanar innan de mognar (Abrahamsson 1971). Därför används inte denna parameter vid beståndsanalyser av insjökräfta. Istället går det att uppskatta reproduktionsunderlaget i ett bestånd genom att mäta andra egenskaper hos kräftorna, t.ex. honornas fortplantningskapacitet (fekunditet; se Studier om kräftbeståndens status). Vid beräkning av fekunditet kan honans ägg och deras tillstånd studeras. I en studie utförd av SLU Aqua upptäcktes att ägganlagen i ovarierna ökar med storleken på honan (Bohman m.fl. 2014). De större honorna föreföll dock tappa väsentligt fler romkorn under vintern och våren/försommaren. Det är alltså inte självklart att större honor ger fler avkommor. Istället visar studien att det var medelstora honor som bäst producerar levande yngel. Liknande försök kan ge oss viktig kunskap vid förvaltning av kräftbestånd. Alternativa metoder för hur rekrytering kan beräknas och kopplas till experimentella fältförsök för tiofotade kräftdjur diskuteras bl.a. av Wahle (2003).

Temperaturen styr kräftans liv

Signalkräftans liv styrs till stor del av temperaturen. Temperaturen bestämmer t.ex. aktiviteten och tillväxthastigheten hos kräftorna (hur många gånger de ömsar skal), när parningen börjar och när rommen ska

kläckas. Det har också visat sig att temperaturen kan initiera säsongsmässiga migrationer till djupare vatten. Då temperaturen understiger 12°C under hösten så sätter parningen i gång. Under vinterns kalla temperaturer sker ingen tillväxt eftersom ingen skalömsning sker och rörelsemönstret hos kräftorna begränsas för att spara energi. Honan bär romen under stjärten under hela vintern tills de är färdiga att kläckas under sen vår/försommar. Abrahamssons studier (1973) av flodkräftor från sjöar i norra och södra Sverige visar också att det finns en stark koppling mellan sjöns geografiska position, vattnets medeltemperatur och honans reproduktionsframgång. Temperaturen styr till viss del var vi fångar kräftor under sommaren. Orsaken till att de flesta kräftor inte går djupare under sommaren kan framför allt anses bero på skillnader i temperatur och syrgasförhållanden. Låga temperaturer på djupare vatten gör tillväxtsäsongerna kortare. Kräftor behöver i stället något varmare vatten, och därmed grundare områden, för att kunna ömsa skal oftare och därmed tillväxa samt för att öka yngelöverlevnaden. Honan kläcker nämligen sina ägg och ynglen lämnar henne i strandnära områden med gynnsam temperatur (Nyström m.fl. 2018). Med tanke på att Vättern är en kall sjö även sommartid så är det mycket möjligt att kräftorna säsongsvandrar mellan olika temperaturgradienter. Detta har man tidigare iakttagit hos signalkräftor i lake Tahoe, en sjö som inte är helt olik Vättern. Flint (1977) upptäckte t.ex. att signalkräftorna säsongsvandrade mellan den grunda litoralen (tre till 20 m djup) på sommaren och den djupare profundalen (20 till 50 m djup) på hösten/vintern. Då både soltimmar och temperatur började sjunka under hösten så vandrade kräftorna helt sonika ut till djupare områden. Migrationen ansågs vara en anpassning för att undvika vinterstormar som kan framkalla stor dödlighet hos de kräftor som fortfarande är kvar på grunt vatten. Ett liknande scenario har iakttagits för Vättern i och med att yrkesfiskarna fiskar djupare på hösten och grundare på sommaren (Bergström, muntligen 2021).

Genom att studera temperaturen i Vättern kan vi dra viktiga slutsatser om kräftornas reproduktion och tillväxt. Först kan vi konstatera att temperaturen i hela sjön är låg både sommar- och vintertid. Att temperaturen på vintern är låg beror på att sjön isläggs sent eller inte alls och därför kyla ner. Detta förstärks genom att Vättern utsätts för stor vindpåverkan vilket gör att det avkylda vattnet blandas ner i sjön. Att vattnet dessutom är kallt sommartid beror på att sjöns medeldjup är stort (40 m) och att det därmed tar lång tid att värma upp sjön. Under sommaren förekommer det ”seicher” i sjön vilket är stora svängningar som för med sig kallt djupvatten upp till ytan och påverkar temperaturvertikalens utseende (Eklund 1998). Denna interna variation i temperatur gör det svårt att beräkna Vätterns temperaturpåverkan på kräftornas tillväxt. Temperaturen i Vättern är också viktig för yrkesfisket eftersom det bl.a. styr kräftornas skalömsning.

Ömsning kopplas till temperatur och fångstbarhet

Eftersom kräftors tillväxt och aktivitet till stor del beror på vattentemperaturen så kan det ibland vara mycket få kräftor i burarna vid ett fiske. Detta beror på att kräftorna ömsar skal och då är de mindre benägna att gå in i burarna. Skalömsningen hos kräftorna är helt beroende av temperaturen i vattnet. Fisket på Vätterns västra strandsida försenas t.ex. ofta med 1-3 veckor jämfört med andra delar av sjön eftersom det kalla vattnet på västsidan försenar honornas första ömsning efter yngelsläppet. Men så är inte alltid fallet. Detta iakttog yrkesfiskare t.ex. 2021 då svaga vindar och intensiva högttryck under juli månad värmden upp vattnet där kräftorna höll till (Gustafsson, muntligen 2021). Många kräftor hann då ömsa skal, bli hungriga och var därmed mer villiga att gå in i burarna vilket i sin tur ökade fångsterna. Andra år, då vädret är kallare, kan det under samma tid vara helt tomt i yrkesfiskarnas burar. Skalömsningen för en kräfta tar ca en vecka och är en mycket känslig period. I odling har man iakttagit att tiden för skalömsningen ökar ju större kräftan är och vid en högre temperatur förkortas tiden (Länsstyrelsen i Jönköpings län 2006). Under ömsningen är kräftorna mer eller mindre orörliga och kan kraftigt påverkas av förändringar i miljön samt för predation från rovfiskar eller andra kräftor (se Rovdjur och kannibaler). Ibland har det också visat sig att många kräftor dött under ömsning på grunt vatten troligen som ett resultat av hög värme, starka vågrörelser eller möjligen lokal syrebrist (det först- och sistnämnda gäller dock inte för Vättern). Yrkesfiskare i vår allra största sjö Vänern har också gjort intressanta iakttagelser när det gäller sambanden mellan vattentemperatur, ömsningsgrad och kräftornas benägenhet att gå in i burarna. Beroende på vattentemperaturen så varierade kräftornas ömsningsperioder med en återkommande regelbundenhet. Under varma perioder ömsade t.ex. de större kräftorna (ca 105 mm) flera gånger. Fångsterna ökade då först på lite grundare vatten (5 till 6 m djup) sedan gjordes fångsterna successivt allt djupare (ner till ca 15 m) tills kräftorna började om att ömsa på grundare vatten igen. Ömsningsperioderna verkade därmed inträffa vid regelbundet återkommande cykler åtminstone för kräftor av samma storlek (Gustavsson, muntligen 2021). Detta är något man även uppmärksammat i odling då det är vanligt att alla kräftor i en viss storleksklass ömsar ungefär samtidigt (Länsstyrelsen i Jönköpings län 2006).

Hur påverkar kräftor sjöars ekosystem?

När vi väl har svarat på generella frågor angående kräftornas livscykel och temperaturberoende så övergår vi nu till frågor som mer specifikt relaterar till hur kräftor påverkar sjöars ekosystem: *Vad äter en kräfta och vad påverkar en kräftas tillväxt? Konkurrerar kräftor om föda med andra arter? För vilka rovdjur utgör signalkräftan en viktig födokälla och kan signalkräftan bidra till att gynna rovdjur som lever av dem?* Många av dessa frågor kan idag besvaras men som texten nedan förklarar så är det specifika habitatet avgörande för hur signalkräftan påverkar sin omgivning. Många specifika studier har genomförts i vattendrag t.ex. när det gäller signalkräftor i England. Av denna anledning diskuteras även vattendrag i texten. Idag är signalkräftan en av de mest spridda kräftarterna i Europa (Souty-Grosset m.fl. 2006) och definitivt den mest spridda invasiva främmande sötvattenskräftan inom EU. Detta är tankeväckande eftersom arten kom till europeiska länder först under 1960 och 70-talen. Denna nyetablerade art är förhållandevis välstuderad i Europa, inte minst eftersom den är invasiv och kraftigt påverkar Europas inhemska sötvattenskräftor. Detta har inneburit att man tidigt började intressera sig för hur signalkräftor påverkade de ekosystem de introducerades i. I Sverige har den därför varit inkluderad i flera avhandlingar och dess ekologi har även jämförts med flodkräftans i flera studier.

Skillnader mellan flod- och signalkräfta

Eftersom flodkräftan tidigare förekom i Vättern kan det vara intressant att kort presentera likheter och skillnader mellan de båda arterna. Arterna har studerats av många forskare och det finns tydliga likheter och skillnader mellan dem. En av anledningarna till att signalkräftan först importerades till Sverige var ju faktiskt att den liknar flodkräftan och tillhör samma familj (*Astacidae*). Först och främst är arterna snarlika i storlek, utseende (figur 13) och livshistoria. Även deras livscykel sammanfaller (Abrahamsson 1971; Söderbäck 1995). Båda arter är dessutom allätare, nattaktiva och föredrar liknande typ av habitat (Abrahamsson 1983). Deras födoval, beteende och krav på miljön är därmed väldigt lika. Ercoli (2014) fann dock i sin avhandling att de båda arterna skiljer sig åt genom att signalkräftan verkar vara mer effektiv på att utnyttja olika födoresurser. De har en bredare s.k. "nischvidd" (se Kräftor är nyckelarter i ekosystemet). Det gör den också mer förberedd att kunna exploatera fler habitat än flodkräftan. Ett exempel på detta är att signalkräftan migrerar ut till större djup än flodkräftan och har därmed lättare att dra nytta av de sublittorala förhållanden som finns på platsen (Ruokonen m.fl. 2012c). Studier av sublittorala evertibratsamhällen har mycket riktigt visat att signalkräftan skulle kunna påverka dessa samhällen mer negativt än flodkräftan (Ercoli 2014). Skillnader som dessa är mycket relevanta för Vättern med god syretillgång och förekomst av bottnar lämpliga för kräftor

på större djup. Ytterligare en viktig påverkande faktor är att signalkräftan äter mer i förhållande till sin egen kroppsvikt än flodkräftan och då även vid något lägre temperaturer (sammanfattat i Nyström 1999). I experiment åt signalkräftan dubbelt så mycket kransalger (*Chara spp.*) som flodkräftan vid temperaturer kring 15°C. Denna vattentemperatur är väldigt relevant för förhållandena i Vättern där vattentemperaturen ligger omkring 15°C vid 5 till 10 m djup från juni till oktober. På dessa djup finns också ofta de största fångsterna av signalkräfta. I experiment har signalkräftan även visat sig ha en större konsumtion av snäckor än flodkräftan (Nyström och Perez 1998). Maganalyser av signalkräfta i svenska sjöar och vattendrag visar att den är allätare precis som flodkräftan (Stenroth 2005). Däremot visar experimentella studier och undersökningar i sjöar och vattendrag att våra kräftor är selektiva i sina födoval och bättre anpassade att äta vissa organismer framför andra (Ercoli 2014).



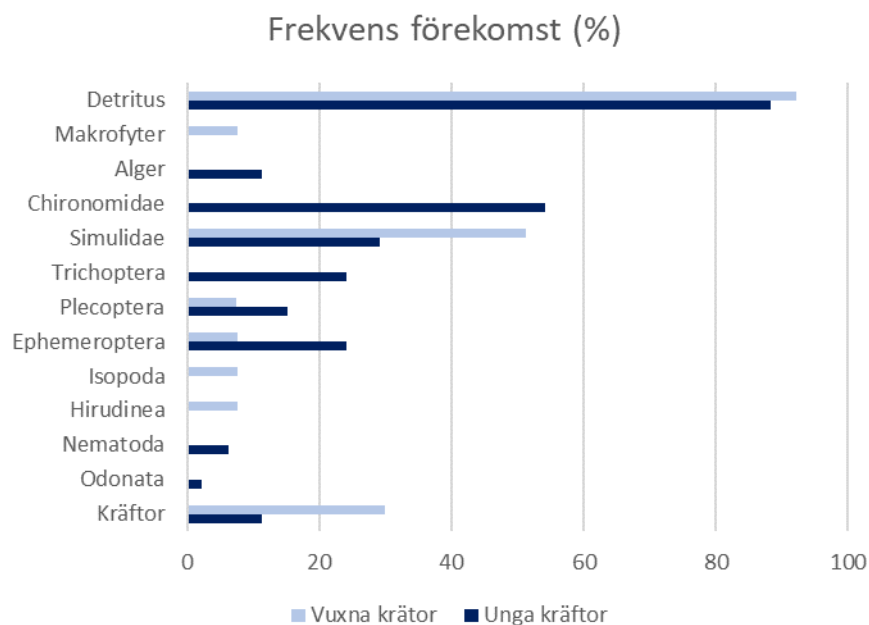
Figur 13. Flodkräfta (vänster) och signalkräfta (höger) och deras skillnader markerade med gula cirklar (Illustration: Linda Nyman). För detaljer se: <https://www.slu.se/krafter>.

Det har också visats i andra jämförande studier att signalkräftan uppvisar ett mer aktivt och risktagande beteende än flodkräftan (Nyström 2005). I experimentella studier med predatorer visade Nyström att signalkräftor var betydligt mer aktiva gällande t.ex. födosök än flodkräftorna som tillbringade mer tid i trygghet. Även i vissa naturliga sjöar, där båda arterna ibland förekommer tillsammans och där signalkräftorna inte bär på pest, har det visat sig att signalkräftan successivt konkurrerar ut flodkräftan genom ett mer aktivt och aggressivt beteende (Fürst 1975; Söderbäck 1995; Westman och Savolainen 2001). Ytterligare utmärkande skillnader

mellan arterna är att signalkräfter 1) anses växa snabbare, 2) ofta har tätare populationer och 3) honorna bär på fler ägg än flodkräftan (Cukerzis 1978; Olsson 2008). Signalkräftan kan dessutom tillväxa vid en lägre temperatur jämfört med flodkräftan. Dessa skillnader är intressanta eftersom en nyintroducerad art som signalkräftan då lättare kan etablera sig i ett nytt område, tillväxa och sedan sprida sig vidare till andra platser. På detta sätt kan signalkräftan komma att påverka ekosystemet betydligt mer än flodkräftan (Nyström 2002). Det har också visat sig i många studier att nyintroducerade arter påverkar sin kringliggande miljö mer än de arter som tidigare funnits på platsen (se t.ex. Holdich m.fl. 2009). Detta kan delvis bero på att nya länkar skapas i ekosystemets födovävar, att den nya arten förekommer i större tätheter och därmed konsumerar mer, har högre reproduktionshastighet och/eller att den lättare exploaterar andra typer av habitat (Ruokonen 2012; Vaeßen och Hollert 2015).

Vad äter kräftor?

Kräfter är som gjorda att vara allätare. Uppbyggnaden av deras mundelar och möjligheten att hålla i föda med gångbenen innebär att kräftan kan konsumera en mängd olika typ av föda (figur 14). Klorna används väldigt sällan när den äter. I stället verkar de huvudsakligen användas till försvar men kan användas för att försöka fånga sådant som simmar förbi t.ex. småfisk eller paddyngel. Kräftornas förmåga att äta olika födoslag beror även på deras storlek. Unga kräftor kan filtrera plankton och skrapa alger från stenar (Budd m.fl. 1978). När de växer blir de mer kapabla att tugga



Figur 14. Frekvens av föda i kräftmagar hos vuxna kräftor (medellängd: 92 mm, n=15) och unga kräftor (medellängd: 36 mm, n = 59) hos signalkräfter efter en månad i försöksburar i Bräkneån i Blekinge. Källa: Nyström 2002.

i sig detritus (dött organiskt material som löv och växtdelar; Stenroth 2005). De kan också börja beta undervattensvegetation (Momot m.fl. 1978) samt konsumera snäckor och musslor med mer eller mindre hårda skal (Nyström och Perez 1998; Sousa m.fl. 2019). Eftersom kräftor är nattaktiva använder de mekaniska receptorer och kemoreceptorer för att upptäcka föda. Kräftor stimuleras att äta när kemiska ämnen släpps ut från bytesdjur (t.ex. aminosyror) och av vattenrörelser som uppkommer då bytet rör på sig (Breithaupt m.fl. 1995). Figur 14 visar exempel på vad signalkräftor kan äta i ett svenskt vattendrag. Födan skiftar givetvis med vad som finns att tillgå på platsen där kräftorna håller till men detritus utgör den absolut största delen av födan för kräftor i just detta vattendrag. Stenroth (2005) kom fram till liknande resultat i sjöar där kräftorna mest åt detritus, sedan evertetrater (snäckor, insekter och maskar) och sist alger och makrofyter. Stenroth upptäckte dock stora skillnader i kräftornas konsumtion mellan näringsfattiga och näringsrika sjöar. I näringsrika sjöar fann han ett positivt samband mellan antalet evertetrater och näringshalten i sjön (totalfosfor). Ett samband som är värt att vidare utreda är att Stenroth därmed upptäckte att kräftor åt mer evertetrater i eutrofa sjöar vilket positivt kan påverka tillväxten hos kräftan eftersom djur innehåller mer högvärdigt protein. Nyström (2002) beskriver sambandet mellan högvärdigt protein och en bättre tillväxt mer i detalj. En eutrof miljö tillsammans med goda förutsättningar till gömslen kan därmed tänkas öka både kräftornas storlek och antal. Detta är även något som några av Vätterns yrkesfiskare iakttagit t.ex. vid utflödet från Tåkern (Ståhl, muntligen 2021). En högre konsumtion av detritus och växtdelar gör att kräftorna inte tillväxer lika snabbt. Däremot behöver kräftan fetter och mineraler från gröna växter för att kunna växa normal och få naturlig pigmentering. Om man föder upp en kräfta på enbart fiskkött kommer kräftan så småningom att förlora sin naturliga färg (bli ljusblå) och slutligen dö i samband med en skalömsning (Nyström och Stenberg 2008). Kräftor kan bilda täta bestånd och klara sig på väldigt mager diet under långa tider. Sannolikheten att en kräfta ska svälta ihjäl i naturen är obefintlig (Nyström m.fl. 2018).

En anledning till svårigheter med att undersöka signalkräftans effekt på ekosystemet är att det har varit knepigt att utföra traditionella maganalyser på kräftor. Kräftorna mal ofta sönder sin föda så den blir näst intill omöjlig att identifiera. Det finns även en risk att det är ett stort inslag av växtdelar och detritus i magarna trots att dessa födoslag sällan bidrar med så mycket till kräftornas tillväxt. Idag finns det mer moderna metoder att tillgå, t.ex. stabila isotoper (se Stabila isotoper identifierar kräftans roll) och genetisk födoanalys (s.k. "metabarcoding"). Stabila isotoper har många gånger använts för att studera kräftors placering i näringsväven (se t.ex. Olsson 2009; Bohman m.fl. 2014; Ercoli 2014). Det ska dock påpekas att ingen av dessa metoder säger något om signalkräftans påverkan på ekosystemen. I stället undersöks vad kräftorna konsumerat och tillväxt av.

Rovdjur och kannibaler

Förutom att äta andra blir signalkräftan i sin tur även uppäten av rovdjur. De mest utsatta perioderna för kräftor (när det gäller predation) är 1) det juvenila stadiet, särskilt tiden mellan kläckning och innan de finner ett lämpligt gömsle (Blake och Hart 1993) och 2) vid ömsningen. De mest utmärkande predatorerna på kräftor är rovfiskar som ål, lake, gädda och abborre. Studier i svenska signalkräftsjöar och vattendrag visar att kräftans förekomst har stor betydelse för hur energi överförs och omvandlas från exempelvis växtmaterial till prima fiskkött (sammanfattat i Stenroth 2005). I de flesta fall visar det sig att när abborren blir över 150 mm lever den till stor del av kräfta i svenska signalkräftsjöar (figur 15). Vid en analys av stabila isotoper kunde hela 80 % av abborrens muskel härledas till konsumtion av signalkräfta och resterande del till småfisk (Nyström m.fl. 2006). Dessa data visar också på att abborren i dessa sjöar gynnas av signalkräftan vilket innebär att om det finns mycket signalkräftor finns det också många större abborrar. Även för större öringar (på minst 150 mm) verkar signalkräftan utgöra en viktig födoresurs. Detta har tidigare observerats i vattendrag (Nyström och Stenberg 2008). Till skillnad från mönstret i sjöar verkar signalkräftan minska i vatten med större öringar och annan rovfisk. Detta mönster, mellan försvagade bestånd av predatorer (i detta fall lake) och ökad fångst av signalkräftor, framhölls i en amerikansk studie (Paragamian 2010). Studien utredde dock inte några orsakssamband. Minken är också en viktig predator på kräftor och har visat sig öka i antal där det finns stora tätheter med kräftor (Melero m.fl. 2014). Minken jagar dock på grundare områden vilket gör Vättern till en sämre jaktmiljö för mink. Minken klarar inte djup större än 3 m eftersom den sedan måste upp till ytan för att få luft. Det hindrar den dock inte från att jaga kräftor i Vätterns tillrinnande vattendrag. Även hägern, vissa dykänder och skarv äter kräftor. I kräftdammar i Louisiana har t.ex. skarv observerats inrikta sitt fiske på kräftor upp till 50 g (Huner och Jeske 2001).



Figur 15. Abborre med en stor signalkräfta i magen fångad i Blanksjön. Foto: Anders Asp, SLU.

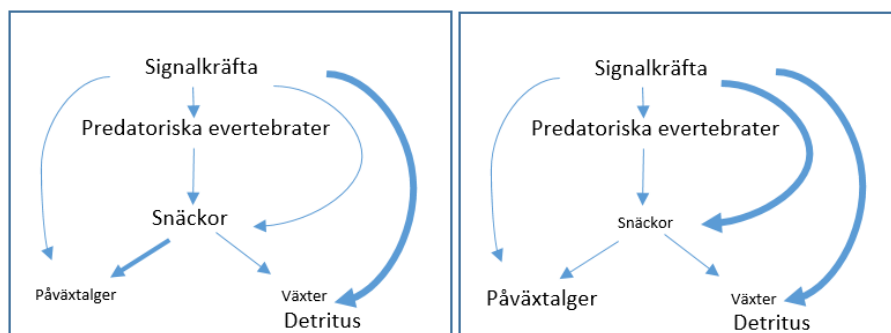
Kräftor är kannibaler och äter då tillfälle ges sina artfränder och påverkar därmed beståndens populationsdynamik (Olsson 2008). Speciellt utsatta är kräftor när de ömsar skal (figur 16) och då särskilt när det är knäppt om föda (Dong och Polis 1992). Vuxna kräftor ömsar vanligtvis under samma period men ofta med skillnader i tidpunkt mellan könen. Detta kan vara en anpassning till att undgå kannibalism (Nyström m.fl. 2018). Ömsningen utgör, speciellt i mycket täta bestånd, möjligheter för både små och stora kräftor att konsumera varandra (Dong och Polis 1992). Det kan vi t.ex. se om kräfttynglen inte hinner undan sin mamma då de lämnar henne efter kläckningen. Hon är då efter lång tid av begränsat med föda och bärande på rom väldigt hungrig. I naturlig miljö med många refuger och gömslen kommer hon dock sällan ifatt dem. Studier har också visat att större individer ofta äter de mindre (Polis 1981). Vid större skillnader i storlek har dock de större individerna svårt att fånga de mindre pga. deras relativa snabbhet i kombination med en preferens till att gömma sig i mindre gömslen som de större har svårt att nå (Länsstyrelsen i Jönköpings län 2006). Houghton m.fl. (2017) visade i ett försök i ett skotskt vattendrag att vuxna signalkräftor i högre grad åt juvenila kräftor. Sannolikheten för kannibalism visade sig vara beroende av den relativa storleken på kannibal-till-byte samt på tätheten hos de mindre kräftorna. Författarna diskuterade vidare att möjligheten att fiska bort stora individer från bestånden skulle kunna leda till minskad kannibalism och därmed en ökad överlevnad av mindre kräftor. Det motsatta, dvs. att lämna kvar större kräftor i beståndet, skulle därmed (hypotetiskt sett) kunna innebära att de storvuxna tillväxer mer om de i högre omfattning äter de mindre kräftorna. Det är i och för sig inte helt osannolikt att små kräftor kan leta sig in i bohålor för större kräftor och äta dessa under ömsningen. I experiment med färre bohålor än kräftor har det visat sig att även mindre kräftor kan ta över bohålor från de större (Ranta och Lindström 1993).



Figur 16. När kräftan ömsar skal blir den orörlig och geléaktig och därför mycket sårbar för predation. Bilden visar en död kräfta under ömsning (foto: Patrik Bohman, SLU).

Kräftor är nyckelarter i ekosystemet

Förutom flodkräftor så är signalkräftor de största rörliga ryggradslösa djuren i våra svenska sötvatten. På grund av att kräftor ofta dominerar den bentiska (bottenlevande) biomassan betraktas de som nyckelarter inom detta system (Mason 1975; Reynolds m.fl. 2013). Man kan säga att en ”nyckelart” utgörs av de organismer som är allra viktigast när det gäller att forma ett systems ekologi, dvs. dess funktion och struktur. En nyckelart kan därmed påverka andra organismer genom t.ex. direkt predation (konsumtion) eller indirekt påverkan (t.ex. genom att beta ner vegetation som skyddar andra arter; se Direkt och indirekt påverkan). Genom att förändra eller skapa nya länkar i näringsväven kan kräftor successivt påverka och förändra ett ekosystems interna strukturer mellan arter, samhällen och deras position i födoväven (deras s.k. ”trofinivåer”). De har därmed även benämnts vara ekosystemingenjörer. En viktig egenskap för att kräftor ska kunna etablera sig som ingenjörer utgörs av att de är allätare (omnivor). Tack vare möjligheten att skifta mellan olika födotyper kan kräftor inta flera unika roller inom ett ekosystem (figur 17a-b). Detta innebär att kräftor dels kan vara herbivorer/primärkonsumenter (de äter vegetation), dels sekundärkonsumenter (de äter djur i form av snäckor och bottenfauna) och dessutom sönderdelare av dött organiskt material (detritus). De kallas av denna anledning även för detritivorer vilket innebär att de intar dött material och smälter i sina kroppar för att få näringsämnen. Kräftans olika roller innebär att kan vara svårt att förutse vilka effekter signalkräftor kan ha på ekosystemet.



Figur 17a-b. Kräftans roll i en förenklad näringsväv i en svensk sjö. Pilarna visar vem som äter vad och deras tjocklek indikerar större eller mindre direkt påverkan. Vänstra bilden visar en normal betning på snäckor och den högra visar på ett ökat predationstryck på snäckor pga. ett mer selektivt födoval. Rovfisk har medvetet tagits bort då det komplicerar sambanden. Efter Nyström 1999.

Genom att studera kräftans födopreferenser i vissa områden, inklusive områden med höga tätheter, kan man bättre förstå kräftornas konsumtionsmönster (se Studier om kräftors påverkan på Vätterns ekosystem). Som sönderdelare utgör kräftorna en viktig funktionell grupp som återcirkulerar grundämnen som kol och kväve tillbaka till sjöns näringsväv. Rollen som sönderdelare är intressant eftersom det finns få stora organismer i våra vatten som äter döda växtdelar. Signalkräftans konsumtion

av växtmaterial medför därmed att de recirkulerar en hel del av växternas kol tillbaka till ekosystemets födovävar. Kräftornas roll har i detta avseende ansetts vara så pass viktig att vissa forskare till och med fört fram den kontroversiella idén om att invasiva främmande kräftor i sjöar kan vara att föredra än inga kräftor alls (Lagrue m.fl. 2014).

Att kräftor är allätare gör dem uppenbarligen komplexa och unika inom våra limniska system. Av denna anledning benämns de ofta vara ”polytrofa” och kan därigenom påverka flera olika trofiska nivåer i födoväven. Tack vare detta beteende upptar de relativt stora födonischer i näringsväven (figur 19). Både deras nischbredd och position i näringsväven beror mycket på det habitat som de lever i (Ruokonen 2014). Beroende på hur stora nischer en organism har så kan de t.ex. lättare övergå från föda till en annan om det t.ex. skulle uppstå stor konkurrens om föda. Signalkräftor kan i sådana fall periodvis övergå från att äta makrofauna till att äta detritus. Det innebär att de även sänker sin trofiska position i näringsväven (och deras tillväxt minskar). Flera studier har visat att kräftor till större del äter växtdelar och detritus och i mindre utsträckning äter andra djur (Stenroth 2005). Studier har också visat att signalkräfta kan uppvisa dubbelt så stor nischbredd som t.ex. flodkräfta. Det innebär att arten lättare skulle kunna anpassa sig till nya miljöer (Olsson 2009). Signalkräftan uppvisar därmed en större plasticitet när det gäller exploatering av nya habitat och presumtiv föda.

Direkt och indirekt påverkan

Kräftor kan skapa oproportionerligt starka ekologiska effekter på kringliggande växt- och djursamhällen i förhållande till sitt eget antal (Nisikawa 2010). Få kräftor kan alltså skapa stora förändringar på miljön. Därför är det inte så konstigt att flera studier har visat att större tätheter av invasiva kräftarter, som signalkräfta, negativt kan förändra både mängden arter (diversiteten) och arternas tätheter (biomassa) hos makrovertebrater som mollusker och sländor (Sousa 2019; Galib 2020), betar ner vegetation som kransalger (Nyström och Strand 1996) och störa fisk (Peay 2010; Velema m.fl. 2012) inom strandnära (littoral) områden. Men sambanden är inte alltid enkla och direkta. Ofta skapar kräftors påverkan både direkta och indirekta förändringar i ett system (figur 17a-b). Ett exempel på indirekt påverkan är t.ex. då Weber och Lodge (1990) studerade kräftors påverkan på snäckor i Trout Lake i USA. De upptäckte att kräftor hade en indirekt positiv effekt på påväxtalger eftersom de konsumerar snäckor. De åt snäckor som annars effektivt betade påväxtalger. Resultatet blev att påväxtalgerna i stället ökade i biomassa (figur 17b). Detsamma kan gälla då signalkräftor betar ner undervattensvegetation som fungerar som skydd åt andra arter, t.ex. sötvattensgräsuggor, och som ägglägningsplats för evertrebrater och groddjur. Just nedbetning av vegetation förväntas ha stor betydelse för hela ekosystem och deras funktion (Nyström 1999). I lugnflytande vattendrag ser man också effekter av kräftornas födosöksbeteende: sedimentation av partiklar och organiskt material på bottenarna minskar. En indirekt effekt av detta är att

påväxtalger på stenar gynnas av ökat ljusinflöde (Nyström m.fl. 2006). Direkt och indirekt påverkan kompliceras också av att kräftor i sin tur även utgör föda för predatoriska insekter, fiskar, fåglar och däggdjur samt (i en sjö som Vättern) utsätts för högt fisketryck. Då flera arter samverkar påverkar detta ekosystemet med ofta synergistiska effekter. En synergistisk effekt är alltid större än summan av de enskilda påverkande faktorerna. Resultaten kan variera men när det gäller invasiva arter som inte har förekommit i en viss miljö tidigare kan det leda till fullständig förändring av ekosystemet i fråga (Haubrock m.fl. 2021).

Fysisk påverkan på habitatet

Kräftor kan fysiskt påverka det habitat de kommer till på flera olika sätt. Guan visade t.ex. redan 1994 att signalkräftor effektivt kan bidra till eroderade strandbrinkar genom att gräva bohålor. De mindre kräftorna i beståndet var mer effektiva än de större då de grävde bohålor på mindre än en timme. De större kräftorna tog betydligt längre tid på sig, ibland upp till ett dygn (Guan 1994). I en studie av Stanton (2004) grävde större signalkräftor bohålor endast om andra gömslen inte fanns och då substratet innehöll tillräckligt med lera. Flera oberoende studier av signalkräfta och röd sumpkräfta (*Procambarus clarkii*) har också visat att kräftor helt kan kollapsa vissa vattendrags strandbrinkar (se t.ex. Sanders m.fl. 2021). Detta beteende kan förstås resultera i mer akuta problem om dessa kräftor gräver i närheten av t.ex. vägar, flodfördämningar (Haubrock m.fl. 2019) eller i jordbrukssystem som t.ex. vattenfyllda risodlingar (Arce och Diéguez-Urbeondo 2015). Kräftor äter också detritus som finns i ytsedimentet och medverkar därmed till en viss bioturbation dvs. omblandning av bottensedimentet. Försök tyder på att täta bestånd (med större individuell biomassa) kan ge kraftigare påverkan på ekosystemets strukturer (Albertson och Allen 2015). I ett försök med taggkindkräfta visade forskarna att större kräftor medverkade mer till förflyttning av bottenmaterial än de mindre (Albertson och Daniels 2018). Ytterligare exempel på detta har visats i laboratorieexperiment med signalkräftor där enskilda individer förflyttade material på upp till 38 mm i diameter och som vägde över sex gånger deras egen vikt (Johnson m.fl. 2010). Kräftor kan därmed effektivt förändra bottenstrukturer och beroende på beståndens densitet och storleksfördelning kan detta innebära en ökad erosion, kraftigare grumlighet och en förhöjd bioturbation. Den kraftigare grumligheten syns ofta i dammar och är troligen mest relevant i stillastående vatten. Det har också visat sig att kräftors direkta och indirekta påverkan i dessa miljöer (mindre dammar) kan leda till stora förändringar på flera trofiska nivåer (växter, bottenfauna och fisk; Dorn och Wojdak 2004). Kräftornas aktivitet kan alltså effektivt förändra sötvattenslivsmiljöers olika biotiska egenskaper vilket inkluderar evertebraters och fiskars sammansättning och densitet (Bobeldyk och Lamberti 2010) samt utbredning, diversitet och täthet hos undervattensvegetation (Roth m.fl. 2007). Återigen är dessa förändringar ett tecken på att kräftan är en nyckelart och en effektiv ekosystemingenjör.

Kräftors påverkan på olika organismgrupper

Kräftor är selektiva i sitt födoval vilket innebär att de föredrar en viss typ av föda (t.ex. kransalger) över annan (t.ex. vattenpest). Det innebär att de på detta sätt blir effektivare konsumenter av vissa arter och därmed kan påverka dessa mer negativt än andra. Frågan är då: *vilka effekter kan kräftor ha på ekosystemen genom sitt selektiva födoval?* Naturligtvis finns en täthetsaspekt då det vid mycket höga tätheter av kräftor lokalt finns en väldigt mager fauna och flora pga. kräftornas höga konsumtion. Detta gäller i högsta grad i en ytterst näringsfattig sjö som Vättern.

Påväxtalger: Trots att signalkräftan till stora delar föredrar animaliskt protein har den även långtgående effekter på förekomsten av påväxtalger (vilken ofta indirekt ökar på grund av kräftornas predation av snäckor). Kräftor kan äta trådformiga påväxtalger (som bl.a. växer på stenar) men ofta finner man att det växer mycket påväxtalger på stenar i vatten där det finns rikligt med kräftor. Detta beror på att kräftornas mundelar inte är väl anpassade till att beta alger (Nyström och Stenberg 2008).

Växter: I kräftvatten minskar utbredningen och artsammansättningen av undervattensvegetation. De artgrupper som minskar mest är ofta kransalger. Däremot verkar arter som är jämförelsevis snabbväxande och som tål betning klara sig bättre (arter som inte är hårt rotade), exempelvis slingeväxter och den introducerade vattenpesten (*Elodea canadensis*). Även om kräftor kan äta vattenpesten är det tveksamt om de kan begränsa den. Vattenpesten klarar, precis som många slingeväxter (släktet *Myriophyllum*), att bli avbitna och betade (Nyström och Stenberg 2008). Även om kräftorna inte äter upp hela växten kan deras födosök på botten (och det faktum att de biter av stjälkarna) ha stor påverkan på den individuella plantan. Därför kan även arter inom natesläktet (*Potamogeton*) minska liksom späda plantor som inte är så hårt rotade i sedimentet. Det senare är en av anledningarna till att nyetablering av vass och kaveldun kan begränsas om signalkräftbeståndet är tätt och de äter/förstör groddplantor. Av denna anledning är det inte ovanligt att småvatten med kräftor helt saknar vegetation och ofta är grumliga på grund av kräftornas bioturbation och att planktonalger gynnas (delvis pga. ökad ljusinstrålning). När det gäller kräftornas effekter på kortskottsväxter är kunskapen mer begränsad. I en studie från Nordamerika fann Hansen m.fl. (2013), efter att de under många år fiskade ut så mycket kräftor de kunde av den introducerade kräftarten *Faxonius rusticus*, ingen respons alls på kortskottsväxter som t.ex. notblomster (*Lobelia dortmanna*) och braxengräs (*Isoetes spp.*). Däremot ökade olika kransalger (*Chara spp.*), nålsäv (*Eleocharis acicularis*) och gräsnate (*Potamogeton gramineus*) markant efter utfiskningen. Även den i Sverige sällsynta sjönajas (*Najas flexilis*) ökade. Trots att kortskottsväxterna förekommer på grunt vatten är de inte särskilt utsatta för betning från kräftor eftersom dessa växter kan innehålla osmakliga substanser (Hansen m.fl. 2013). Även vattenmöjearter (*Ranunculus*) och vattenpilört (*Polygonum*) innehåller försvarssubstanser och undviks också. Forskare har även noterat att utbredningen av vegetation minskar

efter kräftinplanteringar i sjöar men att den återigen ökar när kräftor på något sätt försvunnit t.ex. i samband med kräftpestutbrott (Nyström och Stenberg 2008).

Snäckor och musslor: De flesta studierna av sjöekosystem visar att signalkräftans predation minskar mängden långsamma evertetrater som betar alger, t.ex. sötvattenssnäckor. Man ser ofta en minskning i tätheter men också en förskjutning i både artsammansättning och storleksfördelning. Bland snäckorna är det främst små och mjukskaliga arter som äts av kräftor även om kräftorna i princip kan sätta i sig de flesta snäckarter. I vatten med mycket signalkräfta förekommer därmed en dominans av tjockskaliga snäckarter och ofta större individer som t.ex. trubbig sumpsnäcka (*Viviparus viviparus*). Om vuxna kräftor får välja mellan olika storlekar och arter av snäckor väljer de den som de får i sig mest ”kött” av och på kortast tid (Nyström och Perez 1998). När kräftorna äter snäckor och musslor använder de inte klorna, som krabborna gör, för att krossa dem. Däremot används klorna för att fånga snäckorna. De tar snäckan och vänder den med spiran neråt mot sedimentet, sedan för de snäckan till munnen och börjar bita av skalet vid snäckans öppning. De biter av så pass mycket skal att de kan komma åt köttet och dra ut det med sina mundelar. Trots att kräftan behöver kalk för att bygga upp sitt skal äter den alltså inte själva snäckskalet. Detta beror troligtvis på att kräftan i de flesta fall får i sig tillräckligt mycket kalk via födan och vattnet (Nyström och Stenberg 2008). När det gäller påverkan på musslor finns det flera stormusslor som är hotade och rödlistade och som förekommer i vattendrag med kräftor (t.ex. tjockskalig målarmussla och flodpärlmussla). 2019 visade ett portugisiskt forskarlag att signalkräftan konsumerade flodpärlmusslor både vid försök på laboratorium och i vattendrag (Sousa 2019). Speciellt mindre flodpärlmusslor uppvisade en ökad dödlighet. Det finns även belägg för att småmusslor (t.ex. ärtmusslan) påverkas negativt av kräftor (Ruokonen m.fl. 2014).

Övriga evertetrater: Andra organismer som har visat sig minska till följd av signalkräftans predation är vissa insekter, sötvattensgråsuggor och iglar. Däremot verkar inte snabba frisimmande arter påverkas i någon större utsträckning av direkt predation utan de kan snarare gynnas indirekt (Nyström 1999). Exempel på relativt opåverkade organismer är märkräftar, vattenlevande skalbaggar och skinnbaggar. Bottenfauna kan svara ganska snabbt på plötsliga förändringar i ett akvatiskt system. Ett exempel på detta är om kräftor kraftigt minskar i en sjö så kan den ryggradslösa bottenfaunan snabbt återhämta sig både i antal och mångfald (Hansen m.fl. 2013).

Fisk: När det gäller påverkan på fiskarter kan kräftor påverka dem på flera sätt: de kan konsumera ägg, juveniler och adult fisk samt konkurrera om föda och gömslen. Det finns dock flera motstridiga resultat beroende på studerad fiskart och miljö (sammanfattat i Degerman m.fl. 2007). I en omfattande studie i svenska vattendrag kunde Degerman m.fl. inte se några betydande skillnader på fiskfaunan (gällande öringdominerade vattendrag) före och efter signalkräftans introduktion. Några skillnader upp-

täcktes inte heller efter det att flodkräftorna försvunnit på grund av kräftpest. Ruokonen (2012b; 2014) kunde inte heller se någon effekt av signalkräfta på bottenlevande fiskarters tätheter eller tillväxt i några undersökta finländska sjöars strandzon trots att de äter i stort sett samma föda. Dock bör det påpekas att kräfttätheterna i dessa finska sjöar inte var lika höga som på vissa lokaler i Vättern. I engelska vattendrag kunde man däremot notera att bottenlevande fiskarter som grönling och simpa minskade i vattendrag med tätt bestånd av signalkräfta (Galib m.fl. 2020). En möjlig förklaring till detta resultat kan vara att mindre simporna söker liknande gömslen som signalkräftor och att simporna då exkluderas från skydd och blir mer utsatta för predation. Konkurrensen om bohålor är dock inte helt entydig. Konkurrens om bohålor har t.ex. uppmärksammats i laboratoriestudier med taggkindkräfta (*Faxonius limosus*) och svartmunnad smörbult (*Neogobius melanostomus*; Church 2017) vilka båda är invasiva arter. I detta fall visade det sig att det var den svartmunnade smörbulten som oftast var den mer aggressiva parten och därmed erövrade bohålan från kräftan. Liknande aggressiva beteende mellan svartmunnad smörbult och marmorkräfta har också studerats (Roje 2021). Det är dock inte helt omöjligt att konkurrens mellan signalkräfta och bottenlevande fisk, både gällande föda och bohålor, blir mer aktuellt vid mycket höga tätheter av kräfta dvs. då antal hålor minskar i förhållande till antal kräftor. Signalkräftan kan helt klart fånga både fisk och äta deras rom men i detta läge finns inte tillräckligt med underlag för att kunna bedöma signalkräftans eventuella påverkan på fiskbestånd. Intressanta diskussioner om konkurrens angående boplatser, predation och föda mellan signalkräftor och bottenlevande fisk i vattendrag finns sammanfattat i Findlay (2013).

Generell sammanfattning – kräftors föd- oval och påverkan

- Alla storlekar av kräftor föredrar animaliskt protein framför vegetabiliskt om de får välja. Animaliskt protein ger bäst tillväxt för kräftor även om de behöver vegetabilier för sin överlevnad (inte minst för att få i sig kolhydrater och mineraler).
- Signalkräftans position i födoväven kan bestämmas genom att analysera stabila kväve- och kolisotoper i stjärtmuskeln och dessa visar att i de flesta svenska sjöar och vattendrag har signalkräftan (och flodkräftan) en position i födokedjan strax över evertebraterna. De är alltså rovdjur snarare än växtätare. Signalkräftan verkar ha ett något bredare födospektrum än flodkräftan.
- Kräftornas födointag av animaliskt protein begränsas av tillgängligheten på lättfångade småkryp. Kräftorna har svårt att fånga exempelvis fiskar och andra frimimande organismer. De verkar speciellt väl anpassade till att äta sötvattenssnäckor men föredrar då de mest

mjukskaliga arterna. Detsamma gäller för musslor då en vuxen kräfta har svårt att äta levande musslor som är större än 20 mm.

- Kräftor är ineffektiva betare av påväxtalger på stenar jämfört med snäckor eftersom kräftornas mundelar inte är anpassade till att beta fastsittande mikroalger. Om kräftorna äter mycket snäckor i ett vatten är det ofta mycket påväxtalger på stenar och växter (indirekt effekt).
- Vuxna kräftor äter makrofytter selektivt. De föredrar arter som är lätta att tugga i sig (kostar mindre energi att hantera) och arter som de kan smälta väl. Det senare är späda arter med högt proteininnehåll men litet innehåll av kemiska försvarssubstanser. Exempel på växter som de smälter väl är gruppen kransalger (*Chara*; figur 18). Arter som undviks är etablerade plantor av vass, säv och kaveldun. Däremot äter de gärna dessa arters späda groddplantor. Arter som har försvarssubstanser som exempelvis vattenmöjearter (*Ranunculus*) och vattenpilört (*Polygonum*) undviks också. Troligen tillhör också de långsamt växande kortskottsväxterna den senare gruppen.



Figur 18. Kräftor föredrar växter som kransalger (*Chara spp*). Bilden visar ett område med mycket kransalger i ett mindre vatten med lägre tätheter av kräftor (foto: Ekoll AB).

Signalkräftans påverkan på Vätterns ekosystem

I Vättern tog det ungefär 30 år för signalkräftor att etablera fiskbara bestånd i norra Vättern och ytterligare 15 år för att etablera mer eller mindre täta bestånd i resterande områden. Idag är de flesta optimala miljöer för kräftor i Vättern koloniserade av signalkräftan. Trots det ser vi varje år tendenser till att spridning sker till nya områden i södra och mellersta Vättern. Efter varje framgångsrik etablering från signalkräftans sida skapas nya länkar i de nykoloniserade habitatens näringsvävar. Detta sker successivt allt eftersom kräftorna exploaterar de nya habitaterna: de konsumerar olika arter, de konkurrerar om föda med andra arter och utgör samtidigt föda åt rovfisk. Vättern har flera hotade och nationellt värdefulla arter av makrofyter, evertebrater och fisk som är värda att bevara. I bevarandeplan för NATURA 2000 i Vättern (Lindell m.fl. 2008) identifierar man signalkräftan som ett potentiellt hot mot reproduktionen av röding och harr samt mot kransalger och kortskottsvegetation. I texten nedan försöker vi reda ut vilka arter i Vättern som påverkas av signalkräftans födopreferenser och beteende. Men först reder vi ut var i Vätterns födoväv som signalkräftan befinner sig.

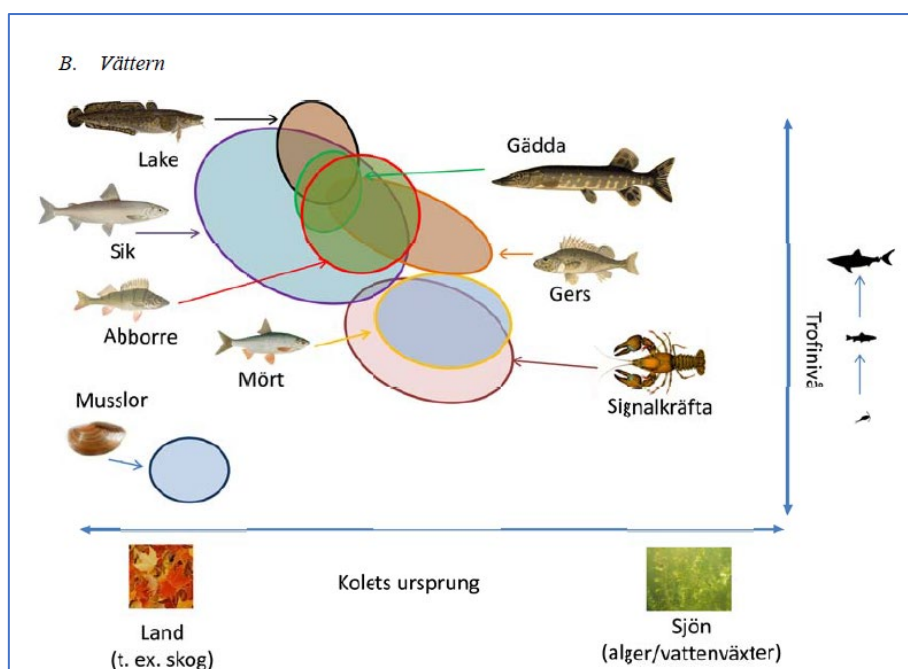
Stabila isotoper identifierar kräftans roll

Som tidigare nämnts är stabila isotop-analyser (SIA) ett bra komplement till maganalyser när akvatiska näringsvävar studeras. Maganalyser visar vad ett djur ätit den närmaste tiden innan det fångas. Fördelen med stabila isotoper är att dessa analyser i stället visar vad djuren assimilerat under en längre tid eftersom födan lagras in i djurets vävnader (för kräftor under den senaste periodens ömsning). Stabila isotoper är därmed ett mycket användbart redskap för att undersöka strukturen i ett ekosystem och var i näringsväven som olika arter (bl.a. signalkräfta) befinner sig. Hos konsumenter återspeglar isotopvärden deras diet, trofiska position, fysiologiska tillstånd och geografiska plats. SIA är också en förhållandevis kostnadseffektiv metod för att få en bra överblick av de näringsvävar som signalkräftan utgör en del av. Med hjälp av SIA går det inom ett visst område och under en viss säsong att bl.a. analysera:

1. På vilken *trofinivå* som signalkräftan befinner sig dvs. om den befinner sig ”hög” eller ”låg” i födoväven (jämför kvävesignalen på y-axeln i figur 19).
2. Var i födoväven som kräftan befinner sig med avseende på *dietsammansättningen* dvs. dess nischutrymme (förhållandet mellan kol- och kväve-signaler i figur 19).

Det är inte helt orimligt att anta att kräftor i allt tätare bestånd successivt ökar sin nischbredd (tvingas övergå till olika typer av föda). Vid stora tätheter, och då födotillgången blir knapp, kan det leda till en sämre tillväxt

beroende på om kräftorna tvingas övergå till att äta en större andel detritus. Men sämre tillväxt behöver inte alltid vara beroende enbart av föda utan kan även kopplas till annat som är täthetsberoende t.ex. energikrävande interaktioner med artfränder, undvikande av predatorer, förlängda perioder av födosökande och bråk med andra kräftor. Därför kan det vara svårt att skilja på effekter av just föda och andra täthetsberoende faktorer. Oavsett detta så är nischbreddens plasticitet hos signalkräftor viktigt att utreda vidare. En intressant idé för Vättern är att koppla kräfttätheter till kräftornas nischbredder. Genom att utföra SIA med material från flera platser samtidigt i Vättern skulle man kunna undersöka hur beståndens tätheter påverkar kräftornas resursutnyttjande. Det är också intressant att se på vilken trofinivå kräftorna befinner sig vid olika lokaler i Vättern (se Studier om kräftors påverkan på Vätterns ekosystem).



Figur 19. Bilden visar födovävens struktur efter analys av stabila isotoper i norra Vättern. Arterna är positionerade efter andelen av olika kol-isotoper (X-axeln) och kväve-isotoper (Y-axeln). Värdet på x-axeln (kolsignalen) anger hur stor andel av kolet som djuret hämtar från olika källor. Ju längre höger ut i diagrammet desto mer av kolet kommer från produktionen i sjön och ju längre vänster ut desto mer kommer via avrinning från land (Källa: Bohman m.fl. 2014).

Vi behöver då också veta lite mer om kräftornas tillväxt i dessa områden, om de har stannat upp eller fortfarande tillväxer samt hur de rör sig inom området. Detta kan t.ex. genomföras med märkningsstudier (med fångst-återfångst metodik) på olika djup så att tätheterna då förändras (se Studier om kräftbeståndens status). Man kan sällan analysera samtliga organismer i en födoväv med avseende på dietsammansättningen. Detta faktum påverkar även tolkningen vid SIA eftersom noggrannheten då minskar. Därför är metabarcoding av eDNA och analyser av maginnehåll

med mikroskop viktiga komplement inte minst för att bedöma vilka organismgrupper som senare ska analyseras med SIA. Resultaten mellan mikroskopundersökning och eDNA kan skilja sig åt eftersom eDNA även kan detektera bytesdjurs maginnehållet. Beroende på frågeställning kan det också vara intressant att notera om kräftmagar är tomma vilket kan visa på födobrist inom det undersökta området.

Utvecklingen av SIA och dess fördelar och nackdelar diskuteras grundligt av Whiteman m.fl. (2019). Den största fördelen med dagens metodik, så kallade "ämnesspecifika isotopsanalyser" (eller CSIA-AA), är att man kan uttala sig om trofinivåer mycket mer precist eftersom kväveisotoper i essentiella aminosyror analyseras. Dessutom behöver man inte ha spatio-temporalt matchande baslinjeorganismer i datasetet. Det innebär att det räcker med att provta kräftor och inte kringliggande fauna och flora vilket bland annat sparar tid i projektet. Tidigare var man tvungen att analysera väldigt många organismer inom samma område och under samma tidsperiod för att skapa denna baslinje som används som referens till kräftans isotopsignaler. Dessutom kunde det ibland vara svårt att identifiera olika organismer med samma isotopsignal (Whiteman m.fl. 2019). Det ställde till det då kräftan ska placeras i rätt trofinivå eftersom man då inte vet vad en organism högre upp i näringskedjan har levt av. Vid en utförd SIA 2012-2013 studerade SLU Aqua trofinivå och dietsammansättning hos flera arter i norra Vättern (Bohman m.fl. 2014; figur 19). Projektet gav en del intressanta resultat:

- Analyserna visade att kräftorna oftast baserar sin tillväxt på djur av olika slag och inte på alger, detritus eller växter vilket tidigare oftast ansetts vara viktiga komponenter i födan. Det skulle därför vara relevant att i en fördjupad analys inkorporera fler arter av de djur som lever i den miljön där kräftorna befinner sig, t.ex. snäckor och insektslarver. Det är viktigt att genomföra analyser av maginnehåll och eDNA för att tydligare definiera födoorganismer (se Studier om kräftors påverkan på Vätterns ekosystem).
- Större kräftor placerades högre upp i näringskedjan vilket troligen betyder att de äter mer animaliskt protein. Högre trofinivå behöver dock inte alltid innebära att konsumenterna äter mer animaliskt protein. Därför kan det vara en god idé att studera maginnehåll hos de olika storleksklasserna eftersom både mindre och större kräftor äter evertebrater (fjädermygglarver respektive trollsländor).
- Mört var den fiskart vars födoval låg närmast kräftans och konkurrerar därför sannolikt mest med kräftorna om föda. Det finns dock få indikationer på att mörtens skulle ha minskat i de områden där signalkräfta förekommer. Mörtens livnär sig till stor del även av djurplankton vilka inte ingick i analysen.
- I Vättern kommer det mesta av kräftans tillväxt från föda som produceras direkt i sjön till skillnad från mer humösa sjöar.

Miljöövervakningen av Vättern

För att kunna förstå hur signalkräftan påverkar Vätterns ekosystem är det viktigt att hitta undersökningar som utförts innan kräftorna etablerade täta bestånd i sjön. Speciellt angeläget är det att hitta undersökningar som utförts på botten där kräftorna trivs (steniga och relativt grunda). Det samordnade regionala miljöövervakningsprogrammet i Vättern och dess tillflöden sträcker sig bak till 1970-talet (Wilander och Willén 1996). SLU är i många fall datavärd för både regionala och nationella inventeringar inom miljöövervakningen (SLU 2021b). Idag sker följande övervakning mer eller mindre regelbundet i Vättern:

- Vattenkemi och temperatur
- Despositions-mätning
- Sedimentkemi
- Miljögifter i fisk
- Växtplankton
- Undervattensvegetation (Makrofyter)
- Påväxtalger
- Djurplankton
- Glacialmarina relikter
- Bottenfauna i djupområden
- Bottenfauna i strandnära områden
- Kräftprovfisken
- Nätprovfisken
- Ekoräkning
- Harr- och öringlek
- Yrkesfiskestatistik

Flera rapporter från dessa inventeringar har studerats för att veta vilka arter som lever i Vättern och som kan komma att påverkas av signalkräftan. Det gäller främst inventeringar av makrofyter och bottenfauna. Vi har dock inte gjort någon specifik analys baserad på dessa undersökningars data då rapporten om signalkräftans påverkan på Vätterns ekosystem är utformad som en litteraturstudie. Det är önskvärt att data från inventeringarna utvärderas för att se om en yttre påverkan, från t.ex. signalkräfta, kan upptäckas (se Studier om kräftors påverkan på Vätterns ekosystem).

Påverkan på Vätterns fysiska habitat

Som tidigare redovisats kan signalkräftor både genom sitt antal och sin storlek mer eller mindre genomgripande påverka bottenhabitatet i sjöar och vattendrag (se Fysisk påverkan på habitatet). Det är allmänt känt att signalkräftor gräver bohålor i lerbotten, letar föda i botten-sediment, betar vegetation och äter detritus. Detta beteende förändrar så klart bottenstrukturen och kan innebära att delar av sedimentet recirkuleras till vattenet. Det är möjligt att även oönskade ämnen t.ex. från historiska miljöfarliga lämningar i sjön kan påverkas men detta är inte studerat. Tidigare beräkningar har dock visat att det frigörs en mycket liten del tungmetaller från ammunitionsdeponier i sjön varje år (Tröjbom 2015). Att mer finsediment och sedimenterade ämnen frigörs till vattenmassan pga. kräftors påverkan på bottenhabitatet verkar vara synnerligen beroende på sjöbottenarnas struktur. Turley och hans forskargrupp kom t.ex. fram till att kräftors aktivitet ibland till och med kan minska mängden finsediment på botten

(Turley m.fl. 2017). Hur alla mekanismer för detta hänger ihop behöver dock utredas vidare. Det är också oklart hur större tätheter av mindre kräftor kan påverka Vätterns bottenstrukturer. Vid väldigt stora tätheter, som vissa delar av Vättern idag uppvisar, kan det finnas så lite gömslen att kräftorna går runt helt öppet även under dagtid. Detta har även uppmärksammats av Abrahamsson (1983). Olika anledningar till detta beteende kan t.ex. vara 1) att det finns för många kräftor i förhållande till antal gömslen eller 2) att det finns så lite föda tillgängligt på platsen att kräftorna oavbrutet söker av ytor i jakt på något att äta. Detta riskbeteende öppnar dock upp för en ökad predation från rovfisk vilket kan öka dödligheten inom ett bestånd. I brist på levande föda är det också troligt att dessa kräftor i stället äter rikligt med detritus vilket ytterligare kan förstärka recirkulering av bottensediment upp i vattenmassan. Hur detta påverkar ekosystemet som helhet är dock svårutrett.

Påverkan på Vätterns makrofyter

Undersökningar av makrofyter genomförs kontinuerligt i Vättern inom det nationella miljöövervakningsprogrammet. Den senaste publicerade rapporten från makrofytinventeringar redovisar undersökningar från 2015-2017 (Kyrkander och Örnberg 2018). I de artlistor som redovisas i tidigare publicerade makrofytinventeringar finns flera växter som kräftor äter eller borde kunna äta. Vid inventeringarna 2012-2014 hittades t.ex. totalt 44 arter av makrofyter (Kyrkander m.fl. 2015). Av dessa bedöms åtminstone 19 arter (huvudsakligen kransalger och natearter) kunna utsättas för stark eller mindre stark påverkan från kräftors betning (enligt bl.a. Nyström 1999; Hansen m.fl. 2013; tabell 1). Naturtyperna för de inventerade områdena varierade från relativt näringsrika skyddade vikar till exponerade näringsfattiga öppna stränder. Inventeringarna koncentrerades fram till 2011 till de norra och östra delarna av Vättern dvs. där också de tätaste kräftbestånden funnits en längre tid (Johansson 2010; Persson m.fl. 2021). Under perioden 2015-2017 tillkom flera nya undersökningsområden i norra Vättern (Kyrkander och Örnberg 2018). Samtliga av dessa nya områden har etablerade bestånd av kräftor sedan tidigare. Detta kan eventuellt göra det svårare att påvisa förändringar i makrofyternas utbredning och arternas täthet, då uppgifter om bakgrundsförhållanden saknas för perioden innan kräftorna kom till platsen. Värt att notera är att det finns flera undersökningsområden som sammanfaller med områden som uppvisar både goda och relativt låga fångster av signalkräfta (Spjut 2020; Persson m.fl. 2021). Ett område med relativt låga fångster av signalkräfta är t.ex. Kråksviken söder om Karlsborg. I detta område finns det rikliga förekomster av kransalger (Kyrkander och Örnberg 2018) vilket signalkräftor föredrar (Nyström 1999). Det är möjligt att kräftor redan har kommit till dessa platser men detta har inte gått att verifiera med fångstdata. Flera av undersökningsområdena har dock bottnar som i teorin inte är helt optimala för kräftor (med sand- och mjukbotten) t.ex. Kärrafjärden och Norrviken i norra Vättern. I flera av dessa områden har dock dykare iakttagit bohålor från kräftor samt att

botten upplevs som väldigt ”stökig” vilket kan innebära att växligheten på botten är påverkad av betning (Örnborg, muntligen 2021).

Tabell 1. Makrofyter funna i Vättern 2012-2014 och deras bedömda påverkan av kräftor. Baserat på uppgifter från bl.a. Nyström och Stenberg 2008; Hansen m.fl. 2013; Kyrkander m.fl. 2015.

Vetenskapligt namn	Svenskt namn	Typ av påverkan	Kommentar
Unga/späda skott av samtliga arter	Unga/späda skott av samtliga arter	Stark påverkan	Födopreferens
<i>Chara aspera</i>	borststräfs	Stark påverkan	Födopreferens
<i>Chara globularis</i>	skörsträfs	Stark påverkan	Födopreferens
<i>Chara virgata</i>	papillsträfs	Stark påverkan	Födopreferens
<i>Nitella flexilis</i>	glansslinke	Stark påverkan	Födopreferens
<i>Nitella opaca</i>	mattslinke	Stark påverkan	Födopreferens
<i>Callitriche sp.</i>	länkar	Mindre påverkan	
<i>Elatine hydropiper</i>	korsslamkrypa	Mindre påverkan	
<i>Eleocharis acicularis</i>	nålsäv	Mindre påverkan	
<i>Equisetum fluviatile</i>	sjöfräken	Mindre påverkan	
<i>Fontinalis antipyretica</i>	stor näckmossa	Mindre påverkan	Ej preferens, försvarsubstanser?
<i>Potamogeton berchtoldii</i>	gropnate	Mindre påverkan	
<i>Potamogeton crispus</i>	krusnate	Mindre påverkan	
<i>Stuckenia filiformis</i>	trådnate	Mindre påverkan	
<i>Potamogeton gramineus</i>	gräsnate	Mindre påverkan	
<i>Potamogeton natans</i>	gäddnate	Mindre påverkan	
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	ålnate	Mindre påverkan	
<i>Potamogeton praelongus</i>	långnate	Mindre påverkan	
<i>Potamogeton pusillus</i>	spädnate	Mindre påverkan	
<i>Calla palustris</i>	missne	Liten påverkan	
<i>Elodea canadensis</i>	vattenpest	Liten påverkan	Ej preferens, växer snabbt, klarar bete
<i>Elodea nuttallii</i>	smal vattenpest	Liten påverkan	Ej preferens, växer snabbt, klarar bete
<i>Glyceria maxima</i>	jättegröe	Liten påverkan	
<i>Hippuris vulgaris</i>	hästsvans	Liten påverkan	
<i>Iris pseudacorus</i>	svärdslilja	Liten påverkan	Försvarssubstans
<i>Isoetes echinospora</i>	vekt braxengräs	Liten påverkan	
<i>Isoetes lacustris</i>	styvt braxengräs	Liten påverkan	
<i>Juncus articulatus</i>	ryltåg	Liten påverkan	
<i>Juncus bulbosus</i>	löktåg	Liten påverkan	
<i>Littorella uniflora</i>	strandpryl	Liten påverkan	
<i>Lobelia dortmanna</i>	notblomster	Liten påverkan	
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	hårslinga	Liten påverkan	Klarar bete
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	kransslinga	Liten påverkan	Klarar bete

<i>Nuphar opaca</i>	gul näckros	Liten påverkan	
<i>Nymphaea alba</i>	vit näckros (aggregat)	Liten påverkan	
<i>Persicaria amphibia</i>	vattenpilört	Liten påverkan	Ej preferens, försvarsubstanser?
<i>Phragmites australis</i>	vass	Liten påverkan	
<i>Ranunculus aquatilis</i>	vattenmöja (aggregat)	Liten påverkan	Försvarssubstanser hos Ranunculus
<i>Ranunculus circinatus</i>	hjulmöja	Liten påverkan	Försvarssubstanser hos Ranunculus
<i>Ranunculus peltatus</i>	sköldmöja (aggregat)	Liten påverkan	Försvarssubstanser hos Ranunculus
<i>Ranunculus reptans</i>	strandranunkel	Liten påverkan	Försvarssubstanser hos Ranunculus
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	säv	Liten påverkan	
<i>Sparganium</i>	igelnopp	Liten påverkan	
<i>Subularia aquatica</i>	sylört	Liten påverkan	
<i>Typha latifolia</i>	bredkaveldun	Liten påverkan	
Äldre "träiga" arter	äldre "träiga" arter	Liten påverkan	

Av inventeringarna kan man utläsa olika arters maximala djuputbredning och täckningsgrad baserat på snorkling och vid större djup utifrån inventering med Lutherräfsa. Undersökningarna visar trots det att det finns rotade undervattensväxter ned till mer än 15 m djup och sannolikt även djupare (t.ex. vid Brunstorp i södra Vättern). Det stora siktdjupet i Vättern tyder på att exempelvis kransalger skulle med hänsyn till ljusförhållandena teoretiskt kunna finnas ner till språngskiktet på ca 30 m. Kräftorna finns ned till detta djup i förhållandevis stora tätheter och skulle därmed kunna påverka utbredningen av makrofyter. Det är både tidskrävande och mycket ansträngande att fridyka en hel dag i en sjö där vegetationen förekommer så djupt som i Vättern. Dykarna måste även kontinuerligt kontakta båtpersonalen som för anteckningar om djup och artförekomst. Ett alternativ till fridykning kan därför vara att använda ett team med lättdykare (lufttuber) eller någon form av högupplöst ekolodning (t.ex. side-scan sonar), fotografering eller videofilmning (ROV). Detta kan till viss del öka möjligheterna att genomföra fler transekter, föra mer homogena anteckningar samt gå ut på djupare vatten. Det är dock omständligt att genomföra makrofytinventeringar med lufttuber på mycket grunt vatten (djup mindre än 0,5 m). Även användning av ROV är begränsat när det gäller artbestämning av t.ex. kransalger (*Nitella* och *Chara*) eftersom dessa släkten måste tas upp och bestämmas av personal vid ytan, ibland även med hjälp av mikroskop. Ekolodning eller videofilmning kan då i stället ge möjlighet att genomföra enklare typer av undersökningar, t.ex. djuputbredning av makrofyter, vilket underlättas av den goda sikten i vattnet.

Det finns idag inget tillräckligt underlag för att bedöma signalkräftans effekter på makrofyter i Vättern. Det vore därför önskvärt att studera data från inventeringarna med avseende på förändring över tid för att se om det går att utvärdera signalkräftans påverkan på makrofyter. Det ska dock påpekas att undersökningarna, eftersom de baseras på MÖ-programmet, bedöms enligt kriterier för ekologisk status. Flera av dessa klassningar

använder semikvantitativa tillståndsbedömningar och är delvis subjektiva (Kyrkander m.fl. 2015). Det är därför inte helt säkert att data kan användas för att påvisa förändringar på grund av yttre påverkan (se Studier om kräftors påverkan på Vätterns ekosystem).

Påverkan på Vätterns bottenfauna

Det generella miljöövervakningsprogrammet av Vätterns bottenfauna har tidigare innefattat lokaler i den fria vattenmassan (profundalen) och de djupa bottenarna på ca 100 m djup (Wilander och Willén 1996; Vätternvårdsförbundet 1997). Kräftdjur som glacialrelikter har undersökts ett flertal gånger i Vättern (enligt Vätternvårdsförbundets rapporter: 2011 till 2019). Dessa är av mindre intresse för kräftornas direkta påverkan eftersom många är alltför snabba för att fångas. Sjösyrsa, vitmärla, pungräka och taggmärla påverkas möjligen indirekt beroende på hur själva ekosystemet påverkas av signalkräftans etablering och betning. Det har vid flera tillfällen betonats att sjöns strandzon bör undersökas eftersom denna utgör en mycket viktig del av Vätterns ekosystem. Bottenfaunan i dessa grundare områden prederas mer direkt av fisk och kräftor vilket skulle kunna påvisa eventuella förändringar något snabbare. Vättern har tidigare undersökts vid ett flertal tillfällen med avseende på bottenfaunan i litoralen (strandzonen). 1992 genomfördes t.ex. provtagningar på 10 strandnära lokaler runt om i Vättern (Naturvårdsverket 2009). 2014 återupprepades undersökningarna på de 10 lokalerna och resultatet var mycket likartade (Vätternvårdsförbundet 2015).

I Vättern finns mer än 30 arter på djupbotten inkluderat glacialrelikta kräftdjur som ishavsmärla och skorv. Skorven finns även på grundare områden i Vättern (< 12 m) men verkar huvudsakligen fångas i trål på 20-70 m djup beroende på årstid. Relikter verkar utgöra basföda för många av Vätterns fiskarter. Vitmärlor dominerar i profundalen (djupbottenzonen) följt av glattmaskar och även en del musslor (Kinsten m.fl. 2012). Med tanke på signalkräftans födoval och djuputbredning är det troligen bara skorven och musslorna som borde kunna påverkas negativt av direkt predation. De flesta andra kräftdjur som utgör basföda för fisken är för snabba och glattmaskarna för talrika.

I litoralzonen (strandzonen) finns betydligt fler arter av evertebrater som skulle kunna påverkas negativt av kräftorna. I en studie av Motalaviken 2002 hittade Calluna AB mer än 100 arter i litoralen och flera arter som annars bara hittas i rinnande vattenmiljöer (Calluna AB 2002). Medins havs- och vattenkonsulter AB kunde i en senare studie av bottenfauna vid Vätterns stränder 2014 inte se någon avgörande skillnad på bottenfaunasamhällets struktur mellan två lokaler med höga respektive låga tätheter av kräfta (Vätternvårdsförbundet 2015). Det saknades dock underlag för att slutgiltigt bedöma om det fanns någon effekt av kräftorna. Det noterades inte signalkräftor på någon av de övriga tolv lokalerna i undersökningen. Jämfört med artantalet i Väneren och Mälaren i motsvarande undersökningar var Vättern något artfattigare och när det gällde individtäthet hade Vättern de lägsta tätheterna (Vätternvårdsförbundet

2015). Det är tydligt att både artantal och individtäthet avspeglar sjöarnas näringsstatus och biologiska produktion. En ökad tillgång på näring leder generellt till högre tätheter och, till en viss nivå, även till ett högre artantal vilket även kräftforskare har konstaterat (bl.a. Stenroth 2005). Även bottenfaunans sammansättning visade en gradering i näringsnivå där Vättern var mest näringsfattig av de tre sjöarna. I litoralzonen kan man förvänta sig störst effekt av kräftorna på långsamma nattsländor, vattengråsuggor samt på små och mjukskaliga arter av snäckor. På grund av signalkräftans nuvarande djuputbredning i sjön borde effekterna vara störst i djupintervallet 6-10 m. Kräftorna har vid detta djup, enligt analys av stabila isotoper, en position i födoväven strax ovanför evertebrater som lever av alger i litoralzonen (figur 19). Signalkräftans påverkan på bottenfaunan kan också skilja sig mellan olika habitat. Ruokonen (2014) kom t.ex. fram till att signalkräftan påverkade makrofaunan (speciellt snäckor) i litoralen mer på stenig än på vegetationsrik botten. En mer omfattande fältundersökning av bottenfaunans artsammansättning i en gradient av kräfttätheter skulle kunna ge oss bättre kunskap (se Studier om kräftors påverkan på Vätterns ekosystem). Höga kräfttätheters påverkan på bottenfauna skulle t.ex. kunna ändras beroende på om det finns fisk. Om arter gömmer sig på botten för fisk kan predationen från kräftor öka och då även tvärt om. Så kräftorna kan, speciellt om vegetation betats ned, både indirekt och direkt öka predationen (dvs. kräftpredation, fiskpredation eller båda) på vissa artgrupper.

Påverkan på Vätterns fiskfauna

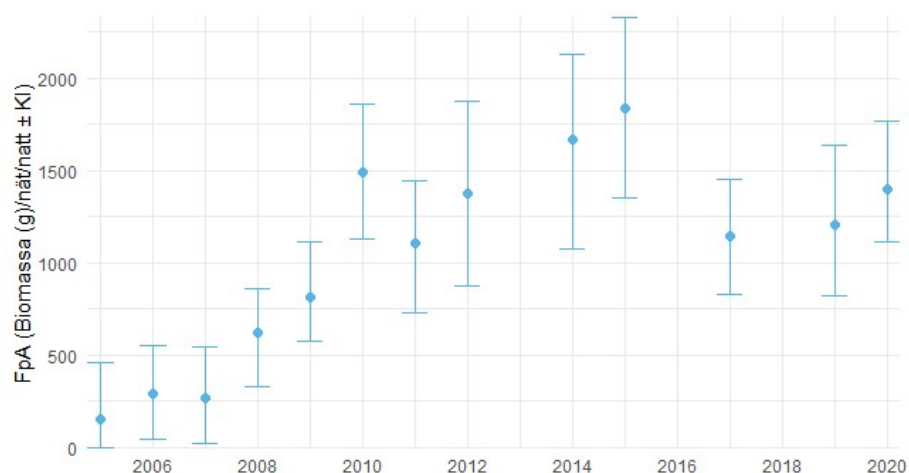
Sammantaget finns ett 30-tal fiskarter i sjön, däribland naturliga bestånd av röding, öring, sik, abborre och gädda vilka även är attraktiva arter för yrkes- och sportfisket. Vätterns storröding- och harrbestånd har tidigare fått stor uppmärksamhet på grund av deras kraftiga beståndsminskningar och ekologiska värden. Följande frågor har därför regelbundet återkommit under senare år:

- *Kan predation från signalkräfta på fiskarnas rom vara ett hot mot fiskarternas produktion?*
- *Kan signalkräftan konkurrera med fisken om föda och gömslen?*

Om vi svarar ja på dessa frågor är den kraftiga ökningen av signalkräfta från 2000 fram till idag oroväckande.

Röding: En fråga som ofta återkommer är om predation från signalkräfta på rödingens rom kan påverka produktionen av röding. Det har också föreslagits att det kan finnas en potentiell konkurrenssituation om gemensamma bytesdjur mellan ung röding och kräftor eftersom signalkräftan i Vättern går ned på relativt stora djup (Hammar 2006). Enligt officiella källor om röding i Vättern inträffade minskningen av röding i nätprovfiskena och i yrkesfiskestatistiken redan långt innan 2000 (Havs- och vattenmyndigheten 2021b), dvs. innan det egentliga fisket på signalkräfta kommit i gång. Den långsiktigt negativa trenden antas också bero

på att den generella ökningen av mängden rovfiskar troligen lett till ökad konkurrens om föda samt att tillgången på den viktiga bytesfisken siklöja periodvis varit sämre under senare år (Havs- och vattenmyndigheten 2021b). Åtgärder som t.ex. regeländringar inom fisket har därefter genomförts med bl.a. utökad lekfredning, fiskefria områden och ändrade redskapsdispenser (Sandström m.fl. 2014b). En minskad ansträngning på rödingen bl.a. eftersom fiskare gått över till signalkräfta har också stärkt beståndet. Rödingens bestånd i Vättern har de senaste åren påbörjat en återhämtning som dock avstannat varför beståndet kan betraktas som relativt stabilt men sårbart (Havs- och vattenmyndigheten 2021). Ett beräknat fångstindex visar att röding i Vättern ökade 2005-2010 och att beståndet därefter har varit relativt stabilt, både mätt som antal och biomassa röding (Sundblad m.fl. 2021; Figur 20). Signalkräftans ökning kan därför inte direkt kopplas till rödingens upp- och nedgång i hela Vättern i alla fall inte om direkt predation på rödingens rom skulle vara huvudorsaken till rödingbeståndets storleksförändring. Man skulle dessutom förvänta sig en ”lag-fas” (fördröjning) på 5-8 år som det tar innan rödinghorna blir könsmogna och innan rödingar blir så stora att de går in i fisket. Detta innebär dock inte att signalkräftan är oväsentlig för rödingbeståndet lokalt i Vättern. Fältexperiment under rödingleken i Vättern 2009 visade att signalkräftan kan minska mängden rödingrom lokalt och därigenom försvåra för rödingens återhämtning i vissa områden (Setzer m.fl. 2011). Trots det finns det idag inte tillräckligt med underlag för att dra slutsatsen att ökad predation från signalkräfta på romen påverkar rekryteringen till vuxet stadium. Det finns flera komplicerande faktorer bl.a. att fiskar generellt är mer effektiva rompredatorer av synlig rom än kräftor (Nyberg och Degerman 2012). Det är därför ännu för tidigt att dra några definitiva slutsatser. Det går dock inte att utesluta att signalkräftan faktiskt utgör ett extra predationstryck (speciellt i höga tätheter) utöver fiskars predation av synlig rom. De kan därmed, på vissa för rödingen viktiga lekplatser, potentiellt försvåra rödingens återhämtning. Skulle signalkräftan gynna rovfiskar som abborre och lake kan detta indirekt eventuellt öka konkurrensen med och predationen på andra fiskarter i Vättern men detta har inte utretts.



Figur 20. Beståndsutveckling av röding i Vättern 2005-2020. Fångstindexet visar biomassa (g) röding per nät och natt med 95 % konfidensintervall. Indexet är baserat på en modell som visar rödingbeståndets utveckling sammanvägt över provfiskelokaler. Källa: Sundblad m.fl. 2021.

Harr: Även orsakerna till harrens nedgång har många gånger riktat blicken mot signalkräftan. Harren i Vättern leker i april till maj i bland annat de tillrinnande vattendragen. Dessutom sker lek även ute i Vättern. Som vuxen lever harren i Vätterns strandzon och inte i vattendragen. Storleken på harrbeståndet i Vättern är okänt. Den har varit en populär sportfisk sedan lång tid tillbaka även om den idag fångas alltmer sällan. Något riktat yrkesfiske efter harr finns inte. Harren i Vättern (och mängden lekande fisk i dess bäckar) verkar dock ha minskat markant efter 2000 (Nilsson 2009). Detta sammanfaller i tid med signalkräftornas uppsving. Det fanns drygt 10 vattendrag med lekande harr i början av 2000, huvudsakligen i Vätterns sydvästra delar. Harren verkar föredra vattendragen med hög diversitet av bottenfauna (Karlsson 2013). I samband med harrens lek våren 2013 genomfördes ett försök med decimeringsfisken av signalkräftor i sex av Vätterns tillflöden som utnyttjas eller har utnyttjats av Vätterharren som reproduktionsområde (Nilsson 2014). Fisket skedde under harrens lekperiod i maj 2013 med ca 1900 ansträngningar men bara 439 signalkräftor fångades. Vattentemperaturen var vid de flesta fiskena under 12° C vilket är ganska lågt för kräftorna även om de börjar bli aktiva runt 8° C. Ska kräftbestånden reduceras effektivt bör detta ske vid varmare temperaturer, helst i slutet av sommaren (augusti till september; Havs- och vattenmyndigheten 2016). Om signalkräftans effekter på harrens lek ska studeras, eller kräftans tätheter ska uppskattas, bör därför decimeringsfiske eller provfiske av kräftor påbörjas redan året innan. Andelen honor var också lägre eftersom de under denna period bär på rom och därför mestadels håller sig passiva. Ytterligare ett problem med utfiskningsförsök av kräftor är att burarna inte fiskar alla storlekar på ett effektivt sätt (Chadwick m.fl. 2021). Burarna (oavsett maskstorlek) tenderar att 1) endast fiska ut en mycket liten del av det lokala beståndet och 2) fiska effektivt enbart på de större storleksklasserna (se Går det att utrota kräftor lokalt i Vättern?). Kvar efter ett sådant fiske

blir därmed en större andel mindre kräftor som därmed kan komma att konkurrera än mer om utrymme och föda. De mindre kräftorna är dessutom smidigare än de större vilket kan innebära att de bättre kommer åt ägg i mindre utrymmen mellan stenar och grus. Ett pilotförsök med befruktad rom av harr i öppna burar respektive nättäckta burar i två av de kräftförande vattendragen visade att färre romkorn överlever om de inte ligger i nätburar. Predation från kräftor, fisk och fåglar (änder) kan vara en förklaring. När det gäller harrens födoval och tillväxt är det mindre troligt att direkt konkurrens från signalkräfta skulle vara av betydelse. Harren är ingen specialist på snäckor, som signalkräftan kan äta av, och lever i stället av rörliga kräftdjur och sländor (Nilsson 2009). Det finns dock tecken på att harr under vissa perioder kan äta mängder av små snäckor (Halldén, muntligen 2021). Det ska vara väldigt höga tätheter av kräftor i Vättern för att födotillgången för harren överhuvudtaget ska påverkas men det kan vara värt att undersöka närmare. En eventuell minskad kondition hos större harr skulle också kunna innebära att den lider av brist på föda (Vätternvårdsförbundet 2009b). Dessa indikationer gör det lämpligt att analysera stabila isotoper i harr.

Det kan poängteras att signalkräftan även utgör ett viktigt byte för flera av fiskarterna som finns i Vättern (speciellt gädda, ål, lake och abborre). I förhållande till övriga stora sjöar i Sverige så fångas dock ål, gädda och abborre relativt sparsamt i Vättern (Havs- och vattenmyndigheten 2021b). Däremot så är gädda och abborre ganska storvuxna i sjön. Något de snabbt kan bli om de äter mycket kräftor (Nyström och Stenberg 2008). Ökade fångster av ”kräftabborrar” i Vättern har tidigare uppmärksamats av både Norrgård (2010) och Sandström m.fl. (2009). Tillgången på abborre har varit relativt stabil i Vättern de senaste åren. Vissa år har provfiskefångsterna varit högre än andra år (t.ex. 2007) vilket anses bero på tillfälligt högre vattentemperaturer som då ökar tillväxten hos fiskyngel (Sandström m.fl. 2009). Provfisken 2020 visade att norra Vättern gav större fångster av abborre jämfört med övriga delar av sjön. Norra Vättern är mer näringsrik än övriga delar och fångsterna här korrelerade med större lekbiomassa, högre temperaturer och mindre siktdjup (Vätternvårdsförbundet 2021c). En eventuell påverkan av abborrens lek- och uppväxthabitat i norra Vättern skulle kunna påverkas negativt om kräftorna betar ner mycket vegetation men detta har inte utretts. För att bekräfta iakttagelser av påstådda kraftiga ökningar av lokala abborrebestånd i framför allt norra Vättern är det viktigt att säkerställa detta med provfisken och eventuellt även maganalyser (se Studier om kräftors påverkan på Vätterns ekosystem). Detta är speciellt angeläget om man t.ex. vill studera kräftors påverkan på tillväxten hos abborre. Lake, som inom yrkesfisket endast fångas till kräftbete, visar en mer positiv beståndsutveckling efter 2010 (Havs- och vattenmyndigheten 2021b). I två oberoende studier gjordes maganalyser på lakar i Vättern (Setzer 2012; Sandström m.fl. 2014). I maganalyser av totalt 297 lakar (mellan 201 mm och 702 mm) hittades endast en kräfta. Med tanke på att lake alltid har ansetts vara en viktig predator på kräftor så är resultatet intressant. Det är möjligt att endast vissa av dessa lakar äter kräftor, eller så jagar lakarna

på större djup än vad de flesta kräftorna för närvarande håller till (provfiskena genomfördes på 30 till 60 m djup under sommaren). Det finns också en stor plasticitet när det gäller lakens födoval av kräftor och det är vanligt att dietens sammansättning hos fisk varierar över tid och rum beroende på bytets tillgänglighet samt miljöförhållanden på platsen.

Andra fiskarter som lever strandnära och skulle kunna påverkas av kräftornas konkurrens om t.ex. bohålor och föda är gärs och spigg. I en nyligen utgiven provfiskerapport diskuterade Spjut (2021) om minskade fångster av gärs eventuellt kan kopplas till höga tätheter av signalkräfta i Vättern. Gärs finns fortfarande i god mängd i Vättern även om bestånden minskat kraftigt sedan tidigare decennier (Vätternvårdsförbundet 2021c). Eventuella samband mellan litoral gärs och kräftor är dock inte vetenskapligt klarlagt. Trots det har interaktionen mellan strandnära gärs och kräfta uppmärksamats av SLU Aqua i en sjöstudie av juvenila flodkräftor (Bohman och Sjöberg 2021). Gärsen (32 – 80 mm) återfanns ofta i samma fångströr som de mindre kräftorna (15 – 54 mm). Om de lockades dit av möjligheten till gömsle eller föda (viss bottenfauna gömde sig också i rören) vet vi dock inte. Det finns rapporter om kräftors eventuella påverkan på storspigg (Clavero m.fl. 2009; Velema m.fl. 2012). Vid provfiske av storspigg 2020 beräknades fångsterna (via logistisk regression) gynnas av ett ökat siktdjup, ett minskat djup samt en minskad mängd kräftor (Vätternvårdsförbundet 2021c). Även om man skulle kunna tänka sig att kräftor kan störa spiggens tätheter eller utbredning (genom att t.ex. påverka deras bobyggande eller reproduktiva beteende) i Vättern finns det ännu inga vetenskapliga belägg för detta.

Det är intressant att konstatera att signalkräftan även kan påverka den regionala fiskerioberoende datainsamlingen av fisk. Då länsstyrelsen genomförde strandnära provfisken (0-20 m djup) 2020 fastnade över 4500 signalkräftor i fångstnäten (Spjut 2021). Kräftorna klättrar helt sonika upp i fångstnäten vid provfiske och åt av arterna som fångats. Detta kan avsevärt påverka fångstresultatet genom att bidra negativt till nätets fångstbarhet, identifiering av arter samt även fördyra undersökningen då det går åt betydligt mer tid för hanteringen av fångsten.

Komplexa samband inom Vätterns ekosystem

Vi har försökt att beskriva signalkräftans tänkbara effekter på övriga arter i Vättern. De intrikata förhållanden som råder i sjöns olika typer av kallvattenshabitat är dock svåröverskådliga. Dessutom är det en sjö med ett allomfattande fiske på många nyckelarter högre upp i näringsväven. Det blir därmed sällan tydligt att nedgången hos t.ex. vissa fiskarter enbart beror på direkta eller indirekta effekter från endast en annan art (signalkräfta). I enklare system med färre arter skulle man dock kunna tänka sig att man lättare kan peka ut en specifik art för tydlig påverkan (Dorn och Wojdak 2004). I ett större och mer komplicerat system där olika arter kan växla mellan olika habitat (t.ex. pelagiskt och litoralt) under vissa

perioder, samt har tillgång till mer varierad föda, gör det hela mer komplicerat. I de fall där påverkan är otydlig eller indirekt är det dock mycket möjligt att stora tätheter av kräftor slutligen påverkar, eller kommer att påverka, vissa av de lokala fiskpopulationerna negativt (eller positivt) men det är långt ifrån säkert. De dominoeffekter som eventuellt uppkommer på grund av kräftors predation och konkurrens är därmed svårutredda (Reynolds 2011). Som exempel kan nämnas att forskare har studerat flera invasiva arters samtidiga påverkan (fisk och kräftor) på akvatiska ekosystem (s.k. "co-invasion") och kommit fram till att de sammanlagda effekterna inom ekosystemet kan vara stora (Nyström m.fl. 2001). Däremot är de synergistiska effekterna mellan olika påverkade habitat (pelagiskt och bentiskt) mycket svåra att förutse trots en god insikt om hur var och en av de olika arterna fungerar (Fryxell m.fl. 2016).



Bild 2. Röd signalkräfthona i fångsten hos yrkesfiskare i Vättern. Foto: Patrik Bohman, SLU.

Mot en ekosystembaserad förvaltning av signalkräfta

Signalkräftans etablering i Vättern är fascinerande eftersom kräftan inte bara påverkar det ekologiska systemet i sjön. Kräftan interagerar (om än indirekt) även med sociala och ekonomiska nätverk runt sjön. Ett bevis på detta är att kräftan bl.a. inkluderas inom Leader Vättern som syftar till lokalt ledd utveckling kring Vättern med stöd från Europeiska Havs- och Fiskerifonden 2014-2022 (Setzer 2017). Flera kommuner (bl.a. Motala) samarbetar också med föreningar som t.ex. Kräftriket för att utveckla en besöksnäring med kräftan som resurs (Norrgård 2010). Kommuner har även anordnat årligt återkommande ”Kräftivaler” där Vätterkräftorna står i centrum. Anledningen till detta fokus på signalkräfta är det kommersiella intresset för arten som markant har ökat i betydelse under de senaste två decennierna:

- Mellan 2000-2005 ökade det sammanlagda värdet i första handelsledet med en faktor fem i Vättern (Bohman m.fl. 2014).
- Signalkräftan stod 2008 för 94 % av det infiskade värdet för hela Vättern. För många av Vätterns yrkesfiskare var signalkräftan därmed den enda arten som gav tillräcklig avkastning för att möjliggöra ett fortsatt fiske (Nyström m.fl. 2013).
- Det sammanlagda värdet av det yrkesmässiga fisket efter signalkräfta i Vättern har under de senaste tio åren utgjort ca 90 % av värdet på det totala fisket årligen i sjön (Persson m.fl. 2021).
- Företagsverksamhet kring fisketurism har börjat få ett uppsving och allmänhetens intresse för arten är stort (Linderfalk m.fl. 2018).

Allt detta intresse för arten innebär också ett hårt fisketryck på signalkräftan och om man vill behålla ett långsiktigt hållbart fiske på arten så krävs en genomtänkt fiskevårdsplanering med en ekosystembaserad förvaltning. En sådan förvaltning är intimt sammanknutet med ekosystemansatsens olika principer. Dessa principer går ut på att ha hela ekosystemet som utgångspunkt (ekologiska aspekter) och härigenom skapa en integrerad förvaltning som även väger in intresset hos de människor (sociala och ekonomiska aspekter) som lever i och av ekosystemet (Nolfi 1978; Naturvårdsverket 2007). För att finna lämpliga strategier både för övervakning och nyttjande av signalkräftan innebär detta att arten behöver sättas i sitt ekologiska sammanhang. Som vi har beskrivit tidigare i texten så interagerar signalkräftan med sin omgivande biologiska och abiotiska miljö. Det innebär att de förändringar som orsakas av kräftorna även inverkar på dem själva. I och med att kräftan nyttjas från flera håll av yrkesfiskare, fiskevattenägare och allmänhet samt inom fisketurism så finns det ett behov att se över 1) förändringar av beståndens utveckling, 2) hur bestånden påverkas av ett intensivt fiske, 3) hur kräftan påverkar

andra arter och 4) hur övriga arter influerar signalkräftans beståndsdynamik.

En ekosystembaserad förvaltning ställer höga krav på samverkan och kommunikation mellan aktörer samt behöver en stabil och tillfredsställande finansiering för att kunna genomföras (Wikström m.fl. 2020). Vätternvårdsförbundet har tidigare föreslagit att ta fram en förvaltningsstrategi för signalkräfta som baseras på både ekonomiska och ekologiska perspektiv (Norrgård 2010). Tanken är att denna plan justeras kontinuerligt. Det finns även en grupp inom Vätterns samförvaltning (Samförvaltning Fiskes kräftgrupp) som hanterar frågeställningar kring Vätterns kräftbestånd (Setzer 2017). Samarbete mellan SLU Aqua och yrkesfiskarna har pågått under en längre tid vilket är mycket värdefullt. 2021 initierade SLU Aqua även fältförsök tillsammans med yrkesfiskare (se t.ex. Rogell och Bohman 2021). Syftet med dessa fältförsök är att få en bättre förståelse för artens ekologi samt för fiskets effekter på arten. I slutändan är förhoppningen att SLU Aquas biologiska råd för arten blir tydligare och säkrare.

Datainsamling och beståndsovervakning

För att kunna bedöma signalkräftans status och beståndens utveckling i Vättern genomför SLU och länsstyrelserna runt sjön både provfiske (fiskerioberoende datainsamling; Spjut 2020; Persson m.fl. 2021) och provtagningar av yrkesfiskets fångster (fiskeriberoende datainsamling; Persson m.fl. 2021). Dessutom förs statistik av yrkesfisket på bl.a. landningar och redskapsanvändning (Havs- och vattenmyndigheten 2021a). Det sker även en grov sammanställning av statistik över fångster från det allmänna fisket som sker under en begränsad tid i slutet av augusti och början av september (Havs- och vattenmyndigheten 2019). Övrigt fritidsfiske på enskilt vatten har hittills endast bedömts genom uppskattningar (Linderfalk m.fl. 2018). För att kunna bedöma beståndens utveckling på ett tillfredsställande sätt är det viktigt att datainsamlingen omfattas av både en tidsmässig och geografisk täckning. En optimal tidsmässig täckning betyder att provfiske och provtagningar av yrkesfiskets fångster genomförs tillräckligt regelbundet, minst en gång per år. SLU Aqua har identifierat en relativt hög mellanårsvariation i fångsterna (gällande fångst per ansträngning, antal småkräftor per bur och andel stora kräftor över minimimåttet) vilket innebär en ”slumpmässig” variation mellan olika år (Persson m.fl. 2021). Därför är risken med att tolka fisken utförda med längre tidsintervall att man förlorar mellanårsvariationer. Det innebär att tidsserierna kan bli så pass avhuggna att de statistiska beräkningarna av trender blir väldigt osäkra (och därmed svåra att dra slutsatser från). Vi vet då inte om förändringar går upp eller ner. Om det finns en mellanårsvariation som inte explicit modelleras finns det därmed en risk för felaktiga slutsatser. En optimal geografisk täckning innebär att dessa undersökningar genomförs på lokaler jämnt fördelade runt hela sjön. Denna fördelning beror delvis på att signalkräftan rör sig relativt

lite när den väl har etablerat sig (se Vättern består av många delpopulationer) och vi kan därmed dela in Vätterns signalkräfter i många olika geografiskt mer eller mindre distinkta delpopulationer. Då vi ser en förändring vid ett fiske i norra Vättern är det alltså inte frågan om en förändring av hela sjöns bestånd utan endast för ett delbestånd i norra Vättern.

Fisketillsyn och det samlade fisket efter kräfta

Tillsammans utgör det samlade fisket på signalkräfta en markant påverkan på signalkräftbeståndens utveckling i sjön. 2020 beräknades de samlade landningarna till ca 185 ton signalkräfta (figur 3). Yrkesfisket utför det största uttaget på ca 110 ton årligen (dock ca 145 ton 2020). Fisket på enskilt och allmänt vatten landar tillsammans uppskattningsvis ca 40 ton kräftor årligen (Linderfalk m.fl. 2018). Med tanke på en konstant ökning av antalet kräftor under minimimåttet i Vättern kan en mer detaljerad fiskevårdsplanering behöva verkställas (se Hur bör kräftorna förvaltas?). Det är då viktigt att detta genomförs inom ramen av ekosystembaserade fiskestrategier, att de viktigaste aktörerna medverkar i utformningen samt att hänsyn tas till övriga arter i sjön.

Fisketillsyn: Fisketillsynen är omfattande i en så pass stor sjö som Vättern och bedrivs gemensamt av länsstyrelserna runt sjön med Jönköpings län som huvudansvarig. En stor del av fisketillsynen riktas till allmänhetens fiske på kräftor under slutet av augusti till mitten av september. Då förstärks även verksamheten med personal ifrån Västra Götalands län. Även polisen deltar i arbetet med fisketillsynen i samband med kräftfiskeperioden, främst genom sjöpolisen Väst från Göteborg. Fokus vid fisketillsynen är att informera om vilka regler som gäller även om en stor mängd kontroller av redskap och personer som fiskar utförs. Många tillsynskontroller gäller antal kräftor per person samt minimimått på fångade kräftor och genomförs antingen direkt i båtarna eller på land. Polisen kontrollerar även nykterhet på sjön.

Yrkesfiske: Yrkesfiskarna har stor kunskap om fiskfaunan i Vättern. Det finns idag 20 licensierade yrkesfiskare i Vättern som främst riktar sitt fiske efter signalkräfta men även efter röding, sik, öring och abborre. Två av dessa licenser utgör en stegvis överlämning av fiskeriverksamhet vilket innebär 18 ordinarie licenser. I takt med ett växande kräftbestånd i kombination med jämförelsevis bra avkastning för signalkräfta har också fisket ökat vilket gjort att fiskeintresset efter andra arter minskat. Det innebär att det yrkesmässiga fisket efter signalkräfta i Vättern successivt har ökat under de två senaste decennierna och numera utgör stommen i Vätternfisket. Under de senaste åren har kräftfisket utgjort hela 90 % av yrkesfiskarnas samlade inkomst. Men detta innebär också en tydlig sårbarhet vid en eventuell beståndsminskning (eller individuell storleksminskning) hos arten (Setzer 2017). Yrkesfiskarna fiskar både ute på allmänt vatten, i det som kallas Storrättern, och inne bland öarna i norra Vättern

där de arrenderar fiskevatten. Fisket bedrivs främst under sensommar till början av hösten men fiske förekommer även under andra tider på året.

Fisketurism: I och med en ändring i fiskeriförordningen avseende fisketurism efter kräfta har en försiktig utveckling av ett turistfiske riktat mot signalkräfta i Vättern påbörjats. Det krävs idag särskild dispens för att genomföra turistfiske av kräfta på allmänt vatten. 2017 fanns det tre sådana licenser (Setzer 2017) och idag finns sju företag som har dispens. Länsstyrelsen förutspår att det finns en god potential i att utveckla detta fiske.

Fiske på enskilt vatten & upplevelsefiske: Runt hela Vättern, med koncentration i de norra delarna, fiskar fiskevattenägare på enskilt vatten. Fisket på enskilt vatten har generellt ökat i omfattning runt hela sjön allt medan signalkräftan ökat i utbredning (Spjut 2020). Detta fiske kan pågå året runt men koncentreras till den egentliga säsongen i slutet av augusti till september då den huvudsakliga efterfrågan på kräftor sker. På enskilt vatten i Vättern kan missförstånd och oklarheter om vem som egentligen äger fiskerätten vara vanliga. Fiskerätten kan t.ex. vara samfälld, dvs. delad med andra fastigheter, eller vara avstyckad i flera mindre enskilda fiskerätter. Det är därför inte alltid självklart att strandägaren förfogar över fiskerätten. I samband med att kräftbestånden i Vättern expanderade uppkom även frågan om vem som äger strandnära vatten kring vissa tätorter (Norrgård 2010). Idag finns det ett fåtal entreprenörer runt sjön som inriktat sig på upplevelsefiske med signalkräfta. Det är framför allt fiskerättsägare i Vätterns norra delar. Enligt länsstyrelsen finns det även en ökad förfrågan från fiskecharterfirmors kunder efter organiserade kräftfiskepaket (Setzer 2017).

Fritidsfiske för allmänheten: Det är bara i Vättern som allmänheten öppet får fiska kräftor i Sverige. I alla andra sjöar och vattendrag måste du inneha fiskerätt eller ha fiskerättsinnehavarens tillstånd. Hösten 2000 gav länsstyrelserna runt Vättern för första gången allmänheten tillstånd att fiska signalkräfta på allmänt vatten (Johansson 2010). Fyra av Vätterns åtta kommuner (Hjo, Motala, Vadstena och Jönköping) upplåter även sitt enskilda vatten till allmänheten för kräftfiske under högsäsongen. Kräftfiske för allmänheten får ske i Vättern från den fjärde fredagen i augusti och under tre på varandra följande helger. Vanligtvis börjar allmänt vatten 300 m ut från land och djupet man börjar fiskar på blir därför ganska stort, runt nio meter. Specifika regler gäller för samtliga som fiskar (tider, redskapstyper och antal redskap). 2015 lades omkring 40 000 kräftburar ut under de fem helger då allmänheten får bedriva kräftfiske på Vätterns allmänna vatten (Linderfalk m.fl. 2018). 2018 bedrevs allmänhetens fiske mestadels i Motalaviken, kring Karlsborg, Tängan, Visingsö, samt i något mindre omfattning kring Rosenlundsgrundet (Spjut 2020). Även utmed stranden från Granvik till Röknaöarna och runt dessa bedriver allmänheten ett omfattande fiske.

Är signalkräftan svårförvaltnad?

Signalkräftan har länge varit en mycket omdiskuterad art. Ända sedan de storskaliga utsättningarna genomfördes under 1970- och 80-talen, så har signalkräftan skaffat sig idoga försvarare och motståndare, inom såväl forskarvärlden som hos myndigheter och allmänhet. I heta diskussioner, som många gånger varit onyanserade, har försvarare och motståndare ofta varit blinda för respektive motståndarsidas argumentation. Signalkräftan har därmed kommit att bli en kontroversiell art. Det är även en art som inte är helt lätt att förvalta. Ett par av anledningarna till detta är att den är invasiv, sprider kräftpest och därmed omfattas av unionsförteckningen över invasiva främmande arter i enlighet med EU-förordningen (se Etablering av en invasiv främmande art; EU 2014). Förordningen med dess underakter tillåter att arter som definieras ha stor spridning får ”hanteras i förhållande till medlemsstaternas särskilda omständigheter som till exempel genom fiske” (EU 2016). Det är EU-förordningen tillsammans med riktlinjerna i det nationella hanteringsprogrammet för signalkräfta som avgör vad man får och inte får göra med arten (Havs- och vattenmyndigheten 2020). Programmets riktlinjer när det gäller hanteringsåtgärder utgår från bestämmelserna i EU-förordningen och syftar till att begränsa artens spridning. Man får t.ex. inte förbättra förutsättningarna för signalkräftan om detta kan tänkas öka artens spridning. Det är inte heller tillåtet att öka bestånden genom utsättning eller flyttning inom eller mellan sjöar och vattendrag. Det finns dock inga restriktioner eller formuleringar angående om att långsiktigt sträva för att nå ett hållbart fiske på signalkräfta. Det måste härmed poängteras att det är viktigt att kunna hantera en resurs (signalkräfta) som man vill fiska på och inte bara förespråka ett ökat uttag av arten. De förhållanden som signalkräftan fiskas under kan eventuellt komplicera förvaltningen av arten. Anledningen är att det huvudsakliga yrkesfisket idag sker på allmänt vatten där många får fiska inom samma områden. Staten har dock det samlade mandatet att reglera fisket. Detta är en stor skillnad från t.ex. yrkesfisket i Hjälmarén som mestadels sker på arrendevatten och där fiskaren har större möjligheter att själv bestämma över förändringar i fisket.

För närvarande finns följande förvaltningsmål för signalkräfta i Vättern (2017-2022): Beståndet bör beskattas hårt men hållbart (maximal hållbar avkastning eftersträvas) så länge det inte äventyrar ekosystemets höga värden (arter och habitat; Setzer 2017). Fler förvaltningsmål har tidigare diskuterats men avstannade då arten hamnade på EU:s lista över invasiva främmande arter och hanteringsprogrammet för arten togs fram. Idag påkallar situationen i Vättern vikten att återuppta dessa diskussioner så att mer detaljerade förvaltningsstrategier kan sättas in i händelse av att fisket på signalkräfta minskar kraftigt och/eller plötsligt i Vättern (se Småkräftor: orsaker och åtgärder). Det är dock oklart exakt hur dessa strategier ser ut rent konkret eftersom ett långsiktigt hållbart fiske på signalkräfta kan inkludera många olika typer av förvaltningsstrategier. Då storleksfördelningen inom bestånden ändras (inklusive kräftornas tätheter) så förändras troligen påverkan på ekosystemet. Det är därför vik-

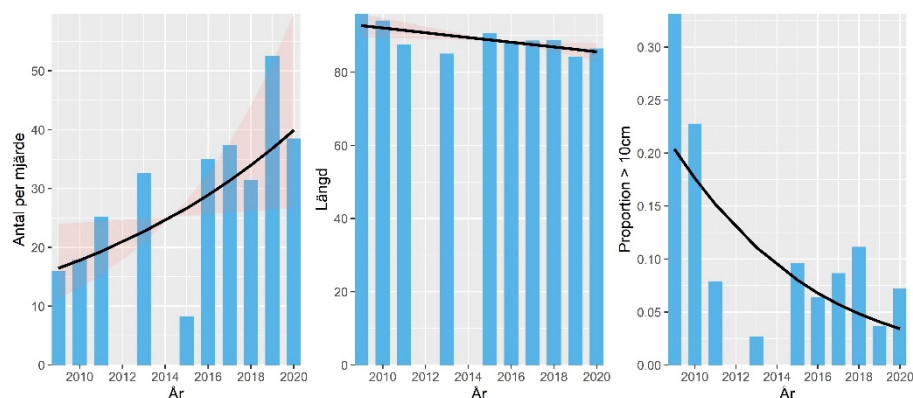
tigt att finna mätbara indikatorer så att dessa förändringar och en eventuell påverkan på ekosystemet kan analyseras. I Vätterns förvaltningsplan för fisk och fiske 2017-2022 specificeras inga detaljerade förvaltningsstrategier gällande signalkräfta eftersom man då inväntade hanteringsprogrammets rekommendationer (Setzer 2017; Havs- och vattenmyndigheten 2020). Författarna rekommenderar att sådana strategier definieras och sammanställs. I samband med detta är det också viktigt att välja strategier som bedöms minska risken för att arten påverkar övriga arter ställt i relation till fisket (se Studier om hur kräftor bör förvaltas).

Småkräftor: orsaker och åtgärder

Idag ser vi allt större områden i Vättern där kräftorna blir fler samtidigt som medelstorleken i bestånden minskar (Persson m.fl. 2021; Havs- och vattenmyndigheten 2022). Att kräftorna i ett vatten blir mindre är inga nyheter utan har förekommit i många andra sjöar i Sverige där fiske på signalkräfta bedrivs (se t.ex. Lessmark 2002). De två mest sannolika orsakerna bedöms vara konkurrens om föda och ett intensivt fiske på konsumtionskräftor. Båda faktorerna föreslås också samverka till att fler små kräftor tvingas dela samma utrymme. Det kan också vara frågan om en naturlig process då en ny art som signalkräftan koloniserar nya områden. Kräftornas storlekar kan öka snabbt i ett nykoloniserat bestånd (Andersson m.fl. 1983). Inomartskonkurrensen är då relativt låg och födotillgången hög vilket innebär att en allätare som kräftan har möjlighet att välja föda som ger god tillväxt. Detta är en trolig orsak till att yrkesfiskarna i Vättern ibland får stora kräftor där de slumpar ut burar längs signalkräftans spridningsfronter och fiskar där inget tidigare fiske nyligen har skett i någon större omfattning. Efter en viss tid då kräftorna har etablerats inom ett område ökar inomartskonkurrensen om föda. Det bidrar till att kräftorna får en allt långsammare tillväxt vilket också beror på hur pass optimal miljön är för kräftorna. I mindre optimala miljöer sker inte heller långsiktigt någon större tillväxt. Denna utveckling av kräftbestånd har tidigare beskrivits av bl.a. Andersson (1983). Individtillväxten blir då successivt allt långsammare, antalet kräftor ökar och beståndets medelstorlek minskar. Konkurrens om föda uppkommer eftersom kräftornas antal kraftigt ökar och att de samtidigt är kvar på samma plats. Ett resultat av detta kan då bli att många kräftor tvingas gå över till att äta mer föda som t.ex. växtdelar och detritus (dött organiskt material). Denna typ av föda har inte det högvärdiga proteininnehåll som behövs för en god tillväxt (Nyström 1999) vilket leder till att kräftorna inte ömsar skal i den omfattning de normalt brukar göra. Men även om skalömsning fortfarande sker så innebär den mycket låga tillväxten att det blir allt fler småvuxna kräftor samt att olika åldersklasser överlappar varandra i storlek. En del talar därför om så kallade ”tusenbrödrabestånd”. Trots det så sker tillväxt fortfarande i hela sjön på storlekar över 100 mm dock i allt långsammare takt. Det ska också tilläggas att Vätterns ekosystem, som är kallt och väldigt näringsfattigt, rimligen får svårt att producera föda i

samma takt som kräftorna konsumerar. Samtidigt finns det andra täthetsberoende aspekter som kan leda till en sämre tillväxt inom beståndet t.ex. energikrävande revirhållning, undvikande av predatorer och förlängda perioder av födosökande.

Som tidigare nämnts så selekterar ett intensivt fiske också för mindre och mer långsamväxande kräftor genom att kontinuerligt fiska bort kräftor över minimimåttet. Resultaten från ett hårt fiske har vi tidigare sett t.ex. runt revet Tängan som fiskades mycket intensivt mellan 2005 och 2016. Figur 21 visar att medelstorleken successivt minskade vid hårt fiske på Tängan från 2010 till 2020 samtidigt som antalet kräftor i burarna ökade (Persson m.fl. 2021). Den minskade medelstorleken i området anses vara ett direkt resultat från intensivt fiske inriktat på kräftor över 100 mm. Idag är det inte längre gångbart att fiska på Tängan pga. alltför små storlekar. Det gäller också stora delar av Vadstenviken, områden kring Visingsö samt vid några av de större öarna i den norra delen (Stora och Lilla Röknen). Faktum är att många yrkesfiskare upplever att allt fler områden i norra Vättern, inklusive vissa delar av skärgården, utgörs av stora tätheter av små (icke kommersiellt gångbara) kräftor. Så har det naturligtvis inte alltid varit eftersom det tidigare (innan det intensiva fisket) fanns stora mängder storvuxen kräfta i norra Vättern. Även vid tiden då flodkräftor fanns i sjön (tidigt 1900-tal) så hyste den norra delen flera fiskbara bestånd än övriga delar av Vättern (Degerman 2004). Några av anledningarna till detta ansågs bl.a. vara ett mer fördelaktigt habitat, högre och stabilare vattentemperaturer samt att de första utsättningarna skett i denna del (Persson m.fl. 2021). Norra delarna är också mer näringsrika än övriga Vättern (Vätternvårdsförbundet 2021c). Ända fram till och med 2018 utgjorde yrkesfisket i norra Vättern över 50 % av det totala fisket på signalkräfta i hela Vättern (Havs- och vattenmyndigheten 2021a). Idag är som sagt bilden annorlunda med lägre kräftfångster i norr och allt fler spridda fångstområden längre söderut. Trots detta är det årliga uttaget i hela Vättern fortfarande högt (med över 140 ton).



Figur 21. Trender av förändring över tid vid SLU:s provfiske på Tängan. Förändring i antal kräftor per bur (vänster), förändring i kräftornas medellängd (mitten) samt förändring i andel kräftor över minimimåttet (höger). De rosa fälten representerar lutningen över tid med 95 % konfidensintervall. (Källa: Persson m.fl. 2021).

För att komma åt problemet med mindre och fler kräftor i Vättern krävs åtgärder på flera nivåer. Dessa typer av åtgärder har varken formulerats eller diskuterats ännu och kräver både gemensamma insatser från förvaltare, forskare och fiskare. Exempel på regeländringar som kan vara bra att diskutera är begränsningar i fisket 1) under vissa perioder, 2) för vissa storlekar (t.ex. fönsteruttag) och 3) eventuellt fredade områden för att se hur lång tid det tar för bestånden att återhämta sig efter ett intensivt fiske. Som baslinje för ett återhämtat fiske i Vättern kan man använda sig av tidigare provfisken och studera den normala storleksfördelningen och andelen kräftor över och under minimimåttet. Det kan också behövas specifika förvaltningsstrategier (genom försök) som riktar in sig på att förbättra kräftornas tillväxt t.ex. att skörda mer småkräftor eller genomföra någon typ av burförsök (se Studier om hur kräftor bör förvaltas). I samband med dessa diskussioner måste kräftornas påverkan på Vätterns ekosystem effektivt vägas in vid alla typer av försök eller regeländringar gällande kräftfisket. Problemet är att tydligt avgränsade områden för detta kan vara svåra att hitta och kontrollera på ett tillfredsställande sätt. Det är bl.a. svårt att hindra folk från att fiska och migrerande kräftor från att påverka bestandsstrukturerna i dessa områden.

Går det att utrota kräftor lokalt i Vättern?

Då vi diskuterar kräftors påverkan på Vätterns ekosystem är det lätt att komma in på hur stora och täta kräftbestånd eventuellt ska kunna kontrolleras eller kanske t.o.m. lokalt utrotas t.ex. som ett sätt att minska kräftornas påverkan på andra känsliga arter. Eftersom effekterna av exploatering på många ekonomiskt värdefulla arter har dokumenterats väl så finns det data som tyder på att arters bestånd mycket väl skulle kunna kontrolleras och/eller minskas genom effekterna av mekanisk borttagning (se t.ex. Cheung m.fl. 2005). Detta gäller tyvärr inte signalkräftor och enligt tidigare resonemang (se Hur mycket kräftor finns det i Vättern?) fungerar helt enkelt inte utfiskning med burar som en effektiv metod att utrota lokala bestånd inom större sjöar som Vättern. För att mekaniskt (med redskap) minska signalkräftornas antal genom utfiskning behövs mycket stora redskapsinsatser göras under en längre tid (se sammanställning av utrotningsmetoder i appendix Bohman och Edsman 2013). I en sjö som Vättern är det mycket tveksamt om detta överhuvudtaget är möjligt med tanke på att inflödet av kräftor ”fylls på” från andra områden. För kontroll och minskning av lokala bestånd behövs kombinerade metoder utvecklas som mer effektivt fångar in flera livsstadier och dessutom minimerar en snedvridning mot t.ex. specifika storlekar eller kön (Stebbing 2011). Men detta har också visat sig svårt. Dana m.fl. (2010) lyckades minska populationerna vid första utfiskningen under det första året i ett litet tidigare ofiskat vattendrag i Spanien. Men under de påföljande fyra åren minskade inte beståndet märkbart. De använde sig av flera olika metoder (burar, handplockning och elfiske) och insatserna

var mycket omfattande: över 30 000 signalkräfter samlades in vid kontinuerligt fiske under sammanlagt fem år. Detta innebär dock att man lokalt ändå kan reducera bestånd av signalkräfta ganska kraftigt och det underlättar om området som ska fiskas ut är begränsat i storlek, t.ex. mindre lekbäckar med harr (se Studier om hur kräftor bör förvaltas). Kombinerade metoder som fiske med ”burryssjor” (figur 22) och elfiske har visat sig fånga flera olika storleksklasser (även mindre). Konstruktionen av en burryssja efterliknar sammankopplade mjärddar där kräftorna kommer in via flera ingångar på båda sidor. Kräftorna kan sedan passera fritt inne i burryssjan men kommer inte ut eftersom dess båda ändar är hopknutna. Burryssjorna behöver vittjas regelbundet eftersom även fisk kommer in i dem. De behöver också rengöras från blad och alger. Vid elfiske kan årsklasser ner till 15 mm (0+) fångas in om än i liten mängd (se Hur mycket kräftor finns det i Vättern?).



Figur 22. Länsstyrelsen i Värmlands län tillsammans med Kräftmannen AB använder burryssjor för att kontrollera om flodkräftor finns kvar efter ett kräftutbrott i Billan (foto: Tomas Jansson, Kräftmannen AB).

Kunskapsinhämtning och specifika försök i Vättern

Vätterns förvaltningsplan för fisk och fiske (2017-2022) specificerar att ”forskning och undersökningsverksamhet de närmaste åren bör genomföras för att följa kräftbeståndets utveckling och belägga dess effekter på Vätterns ekosystem” (Setzer 2017). Som tidigare presenterats i denna rapport har många studier utförts om signalkräftans roll i olika limniska system. Det är dock oklart hur vi kan dra generella slutsatser från dessa studier för en så pass speciell sjö som Vättern. Flertalet försök med signalkräfta har dessutom genomförts i akvarier, mesokosmer eller isolerade dammar. Det finns flera goda anledningar till varför experimentella studier har genomförts i akvarier och inte i naturvatten. Några av dessa är att erhålla bättre kontroll över olika parametrar (temperatur, tätheter, tillgång av viss föda etc.) samt möjligheten att utföra replikerade experiment. Det kan dock vara vanskligt att extrapolera resultat från mekanistiska försök till naturliga, och mer komplexa, system. På grund av detta kvarstår viktiga biologiska frågeställningar om signalkräftans roll i just Vättern. Dessa frågor är angelägna att försöka besvara med olika försök och undersökningar direkt i sjön.

Prioriterade insatser

För att studera kräftornas påverkan på Vätterns ekosystem behöver de frågor som anses viktigast prioriteras. Därför följer här ett förslag till prioriteringsordning när det gäller kräftförsök i Vättern. I texten nedan förklaras *vad* som behöver göras, *varför* detta är viktigt och *hur* det bör utföras. De frågeställningar som anses mest prioriterade är:

- 1) *Hur påverkar kräftorna Vätterns ekosystem?*
- 2) *Hur övervakas kräftbeståndens status?*
- 3) *Hur bör kräftorna förvaltas?*

Efter det ges förslag på undersökningar som bör utföras i Vättern för att försöka besvara dessa frågeställningar. Slutligen följer en mer teknisk detaljbeskrivning av hur föreslagna försök och undersökningar kan utföras (se Specifika detaljer för undersökningar i Vättern). Eftersom kräftor är så pass stationära så behöver undersökningarna också utföras på flera platser samtidigt i Vättern. I annat fall kan det bli svårt att utläsa något om den naturliga variationen hos olika bestånd i sjön.

Hur påverkar kräftorna Vätterns ekosystem?

Vi behöver veta mer om i vilken omfattning påverkan sker och vilka arter som berörs. För att kunna analysera detta behövs data om vad kräftorna äter, hur stor påverkansgraden är på kringliggande fauna och flora samt uppgifter om kräftbeståndens täthet och storleksstruktur.

- *Vad äter kräftorna?* För att undersöka signalkräftans påverkan på Vätterns ekosystem så är det helt centralt att genomföra dietstudier och studier av kräftans placering i näringsväven på olika platser i Vättern. Generellt bör stabila isotopanalyser (se Stabila isotoper identifierar kräftans roll) kombineras med analyser av maginnehåll och eDNA (för en redogörelse av eDNA se Bohman 2018). Vid dessa kombinerade analyser kan samma individ följas genom hela förloppet: kräftan fångas och fryses, isotopprov tas på stjärten, maginnehållet analyseras i preparatmikroskop och skickas sedan till sekvensering (metabarcoding) av eDNA. Både vuxna och subadult kräftor bör analyseras. Se Stenroth m.fl. (2006) när det gäller minsta antal kräftor som bör tas med i sådana analyser.
- *Påverkansgrad.* Transektinventeringar av bottenfauna och makrofytter (med inriktning på yttre påverkan från kräftor) är ett konkret sätt att dokumentera kräftors potential för betning och predation. Dykarna mäter ut flera transekter inom ett område som sedan undersöks med avseende på arternas mångfald och tätheter. Ofta bedöms också hur jämt fördelade arterna är inom området.
- *Koppling till täthet och storleksstruktur.* En anledning till att det är viktigt att samtliga analyser utförs på flera platser i sjön är att miljöerna i sjön varierar med avseende på arternas mångfald och täthet. Det innebär att förutsättningarna för hur effektivt kräftan kan påverka olika organismer också ändras. Det vore därför angeläget att genomföra diet- och näringsvävsanalyser relaterat till tätheter och storleksfördelning av kräftor på några olika lokaler samt kopplat till förekomst av både bottenfauna och makrofytter. Då kan vi möjligen erhålla en bättre helhetsbild av hur kräftan påverkar Vätterns ekosystem. Genom att provfiska på de platser som undersöks kan ett relativt mått på dessa samband erhållas. Datainsamling kan utföras med provfisken av vuxna kräftor och med alternativa metoder för de yngre kräftorna. Det finns också andra metoder för att dokumentera kräftornas täthet (t.ex. dykinventeringar).

Hur övervakas kräftbeståndens status?

Det har tidigare i texten poängterats att för att kunna uppskatta förändringar i bestånden, förutsäga kommande beståndsfuktuationer samt ana-

lysera påverkan från t.ex. fiske är det viktigt att veta någonting om kräftornas tillväxt, dödlighet och rekrytering (se Hur mäts kräftornas tillväxt och rekrytering?). Eftersom vi ser tendenser till att kräftorna blir fler och mindre så är det viktigt att mäta hur tillväxten ser ut i Vättern. Detta är inte minst viktigt i ett förvaltningsmässigt sammanhang: genom att förstå tillväxten inom bestånden kan man börja räkna på maximala hållbara uttag (MSY från eng. "Maximum Sustainable Yield") även om dessa beräkningar kan vara problematiska (Lindqvist 1977).

- *Tillväxt hos större kräftor (över 70 mm).* Märkningsförsök kan ge en uppfattning om hur tillväxten ser ut inom ett visst bestånd av vuxna kräftor. Bestånden behöver då följas under flera år. De vuxna kräftorna är viktiga att studera speciellt eftersom de börjar gå in i mjärdarna från ca tre års ålder (då de passerat 70 mm) och därmed påverkas av fisket.
- *Relation till tätheter och storlek:* Tillväxthastigheten kan även vara kopplat till födotillgång, vattentemperatur och miljöförhållanden, dvs. variabler som skiljer sig mellan olika lokaler. I samband med tillväxt vore det bra att uppskatta tätheter och storleksstrukturer i undersökta områden eftersom tillväxt kan vara täthetsrelaterat.

Hur bör kräftorna förvaltas?

En viktig uppgift som ligger till grund för ett hållbart fiske på arten är att definiera en bättre detaljnivå på de förvaltningsstrategier som bör användas. "Ett minskat fiske" är t.ex. ett biologiskt råd, baserat på fiskeriberoende och fiskerioberoende data, och inte en detaljerad förvaltningsåtgärd. För att kunna genomföra en god förvaltning kan även direkta förvaltningsstrategiska försök utföras i Vättern. Strategierna måste naturligtvis vara i samklang med riktlinjerna i hanteringsprogrammet för signalkräfta (Havs- och vattenmyndigheten 2020), EU:s förordning över invasiva arter (EU 2014) samt ta hänsyn till övriga arter i Vättern.

- *Vad är godkända förvaltningsstrategier för signalkräftan i Vättern (litteraturstudie)?* Idag finns det redan en fiskevårdsplan för Vättern men det behöver klargöras hur denna ska anpassas till en adaptiv förvaltning med ett ekosystembaserat synsätt gällande kräfta. Det är mycket möjligt att allt fler bestånd i sjön snabbt kan förändras till det sämre och inte längre blir fiskbara. Det är därför önskvärt att göra en litteraturgenomgång angående olika förvaltningsstrategier för signalkräfta samt hur dessa skulle kunna appliceras på kräftan i Vättern. Rapporten kan t.ex. specificera detaljer för vad ett "långsiktigt hållbart fiske på signalkräfta i Vättern" bör inkludera, bl.a. vilka typer av strategier som rekommenderas och olika scenarier för när de kan tänkas appliceras. Dessutom behöver tydliga indikatorer för att mäta detta definieras. En riskanalys för olika scenarier skulle därför vara bra att ta med.

- *Kontrollerad återhämtning efter intensivt fiske.* Det är viktigt att studera hur ett tidigare hårt fiskat bestånd kan återhämta sig med avseende på bl.a. storleksklasser och antal kräftor över minimimåttet 100 mm. Detta är av intresse eftersom många hårt fiskade områden upplever samma problematik: där finns väldigt många kräftor med en mycket stor andel under minimimåttet. Det kan därför vara värt att lägga fisket i träda för att beräkna hur lång tid det tar att återetablera en naturlig storleksfördelning. Detta bör samtidigt kombineras med undersökningar av stabila isotoper, maginnehåll och födotillgång (inventering av bottenfauna och makrofyter). Grundet Tängan är ett exempel på område som skulle kunna användas. Grundet har fiskats hårt sedan 2005 och fram till ca 2016 då kräftorna blev alltför små för den kommersiella marknaden. Det kan vara en god idé att fortsätta övervakningen av området med fiskerioberoende provfiske flera år efter att det yrkesmässiga fisket har minskat eller lämnat platsen. Om grundet ska användas som testlokal behöver det ske en mer detaljerad kontroll av området gällande redskapsinsatser och landad fångst, både när det gäller yrkesfisket och det allmänna fisket.

Specifika detaljer för undersökningar i Vättern

Vi har försökt sammanställa ett så pass heltäckande dokument som möjligt när det gäller vad som behövs utredas kring kräftorna i Vättern. Nedan ges en mer detaljerad förklaring för dessa undersökningar inklusive förslag på ytterligare studier som kan öka vår förståelse för signalkräftan i Vättern. Studierna är uppdelade enligt tidigare prioriterade frågeställningar (se Prioriterade insatser). Vissa av försöken är mer kortvariga och andra ger resultat först efter några år vilket gör dem svårare att binda till ettåriga kontrakt. Det gäller framför allt märkningsförsök men även andra, mindre omfattande, försök där syftet är att studera eller skatta skillnader mellan år.

Studier om kräftors påverkan på Vätterns ekosystem

Idag har kräftorna troligen uppnått en slags jämvikt med sin omgivning på många platser i Vättern. Anledningen är att de under 30 år (med människans hjälp) haft tid att etablera sig på platser som har en optimal miljö för kräftor. Det innebär att det kan vara svårt att hitta ”nya”, och av kräftor, opåverkade miljöer i Vättern. Detta problematiserar också möjligheten att hitta platser med olika gradienter av kräfttätheter. När det gäller uppskattning av påverkansgrad med hjälp av transektinventeringar så saknas det oftast uppgifter som styrker hur förhållandena såg ut på platsen innan kräftorna kom dit. Det innebär att det inte finns material att

jämföra med. Det är dock inget ovanligt vid liknande studier med invasiva arter eftersom det ofta saknas tidsserier för dessa påverkade miljöer. Anledningen till detta är att man inte undersöker om ett område är påverkat förrän en invasiv art redan har etablerat och reproducerat sig på platsen, dvs. då den upptäcks i fångsterna. En klassisk metod för att undersöka påverkan av en invasiv art är att jämföra områden med och utan arten i fråga. Alternativet är att upprätta någon typ av schablonvärden för ett ”icke påverkat” område. Man kan också arbeta med generella index för diversitet och täthet hos de makrofytt- och bottenfaunasamhällen som ska studeras.

Förslag på försök:

- **Grundläggande diet- och födovävsstudier i Vättern.** Det är viktigt att reda ut hur kräftornas dietsammansättning och placering i födoväven ser ut i olika områden i Vättern. Anledningen är att allätare som signalkräftor äter det som erbjuds och miljöerna där de lever ser olika ut beroende på var i Vättern de är belägna. Förslagsvis kan detta genomföras på platser där provfisken redan görs. På så sätt kan man direkt koppla dietanalyser till tätheter och storleksfördelning. Önskvärt är också att utföra sådana analyser i områden där det finns längre tidsserier av provfisken för att jämföra hur beståndsförändringar skett över tid. Den säsongsmässiga variationen i födointag mellan vår/sommar och höst/vinter är något vi vet väldigt lite om. Signalkräftor (både juvenila och vuxna) skiftar föda beroende på storlek och kan variera sin konsumtion beroende på säsong. Relationen mellan kräftors tillväxt och konsumtion är centralt och det kan vara angeläget att studera om trofinivå och dietsammansättning skiljer sig åt mellan kräftor under och över en viss storlek. Det ska dock påpekas att detta kan vara svårutrett eftersom det finns många miljöfaktorer som kan påverka tillväxten. Det är också relevant att studera om tätheter av kräftor kan kopplas till en förändring av deras födobeteende dvs. om de tvingas övergå till annan typ av föda vid höga tätheter. Detta kan mätas med stabila isotopanalyser (SIA) av kräftornas födonischi-bredd. SLU Aquas tidigare SIA-studie i Vättern behöver kompletteras med insamling av organismer från fler trofinivåer och från fler platser (se Stabila isotoper identifierar kräftans roll). SLU-studien genomfördes endast i norra Vättern och vill man studera kräftans roll i andra delar av sjön så måste insamlingar från dessa områden göras.
- **Undersökning av kräftor under 50 mm.** En viktig frågeställning är att ta reda på var juvenila och subadult kräftor hamnar i Vätterns näringsväv. Vid en studie av Chadwick m.fl. (2021) så utgjorde kräftor under 52 mm huvuddelen av populationen (97,7 %). Dessa storlekar kan därmed vara de som åstadkommer störst påverkan på exempelvis bottenfauna. För detta behöver man samla in kräftor i stor-

lekar upp till 60 mm med alternativa fångstmetoder som kan inkludera de kräftor som normalt inte fångas in vid burfiskeri (figur 23; se Hur mycket kräftor finns det i Vättern?).



Figur 23. En juvenil (2+) flodkräfta tittar ut från en yngelfälla från projektet Skärgårdskräftan. Foto: Patrik Bohman, SLU.

- **Koppling mellan djupa och grunda områden.** Det saknas idag uppgifter angående kräftor som lever på lite djupare vatten samt mer detaljerad information av potentiella födoorganismer som lever på lite grundare områden i litoralzonen. *Vad äter t.ex. kräftor i profundalen (skorv)?* Dietstudier kan därmed utföras samtidigt som kräftornas säsongsvandringar undersöks (se Studier om kräftbeståndens status). Undersökningar i finska sjöar tyder också på att signalkräftor som lever djupare i en viss sjö har ett annat födoval än de som lever lite grundare (Ruokonen m.fl. 2012c). Dessutom verkar signalkräftorna bidra till att det finns ett visst utbyte av kol från grundare till djupare områden. Dessa undersökningar kan kompletteras med SIA i bottenfauna, sediment och kräftor från större djup.
- **Studier av påverkansgrad i ”kräftfria” områden.** I Vättern är alla bottenar med lämpliga kräft habitat numer sannolikt koloniserade av kräftor. Det är därför inte möjligt att få en god uppfattning över hur dessa områden såg ut innan kräftorna kom till platsen. Det är möjligt att detta istället kan utföras i andra sjöar, t.ex. i Vänern. I Vänern sker idag ett begränsat fiske på signalkräfta eftersom kräftorna fortfa-

rande anses befinna sig i ett expansionsskede. Det innebär att kräftorna ännu inte har hittat till många nya, optimala områden i Vätern. Problemet blir dock, som tidigare påpekats, att försöken då inte sker i Vättern vilket innebär att studierna utgår från helt andra förutsättningar (näringsstatus, artsammansättning, produktion av föda mm.). Det blir därmed svårt att direkt jämföra med Vättern. Men det finns ändå många poänger med att studera områden innan och under en etablering av en invasiv främmande art som signalkräftan. För det första finns det mycket få sådana studier eftersom man sällan vet när en invasion kommer att inträffa. *Påverkansstudier som pågår då kräftor gradvis ökar i antal (till större tätheter) kan ge oss ovärderlig information när det gäller hur omkringliggande miljö påverkas av signalkräftan.* Tidsaspekten för dessa studier är svår att beräkna och hur kraftigt området sedan påverkas blir bl.a. ett resultat av 1) kräftornas etableringsgrad, 2) tillväxt och 3) reproduktion. I dessa studier behöver flera områden utses med bottnar som uppskattas vara optimala för kräftor. Eftersom studierna måste påbörjas vid relativt låga kräfttätheter så är det svårt att förutse i vilka områden som antalet kräftor kommer att bli omfattande. Vid sådana studier behövs följande data samlas in mer eller mindre regelbundet: provfiskedata, tillväxtdata, stabila isotoper, maganalys, transektinventering av makrofyter och bottenfauna med avseende att studera yttre påverkan från kräftor.

- **Fältstudier av makrofyter.** Generellt behövs mer kunskap om makrofytssamhällen i Vättern och då i förhållande till olika djup och bottensubstrat samt till kräftornas täthet. Det finns t.ex. ett stort behov av att genomföra fältstudier som undersöker sambandet mellan signalkräftornas förekomst i Vättern och makrofyternas djuputbredning och artsammansättning. Detta kan göras genom att planera in områden för makrofytransekter i bestånd där kräfttätheten uppskattas med provfisker samt utmed fasta positioner och vid speciellt utvalda områden. De fasta positionerna är viktiga för att stabilisera vissa parametrar som underlättar vid en utvärdering (t.ex. djup, temperatur, ljusinflöde, exponeringsgrad och bottensubstrat). Specifika studier av kräftornas födoval och förekomst i förhållande till i strandzonen med kortskottsväxter är också viktigt. *Finns kräftorna där kortskottsväxterna finns? Ingår dessa överhuvudtaget i signalkräftans föda?* Detta kan även kompletteras med ett enkelt födovalsförsök av makrofyter i akvariemiljö och/eller i burar på olika platser i sjön (se t.ex. Nyström och Strand 1996). När det gäller metodutveckling så kan man undersöka om det går att analysera arter med hjälp av ekolodning eller ROV (fjärrstyrd videokamera från eng. "Remote Operated Vehicle") på större djup än 20 m. Är det svårt med artidentificeringen kan enklare frågeställningar besvaras: *Hur djupt ner sträcker sig makrofyter?* Det är också önskvärt att studera om tidigare genomförda

makrofyтинventeringar kan påvisa påverkan från kräftor. Undersökningarna av makrofytsamhällen i Vättern genomförs med statusklassningar enligt miljöprogrammet. Dessa bedömningar är inte i samklang med en bedömning av yttre påverkan från kräftor. En analys av redan insamlade och tillgängliga datamängder skulle kunna bedöma om markofytters diversitet och tätheter överhuvudtaget går att utvärdera på utvalda platser med avseende på kräftors påverkan.

- ***Transektinventeringar av bottenfauna.*** Det finns behov att utföra transektinventeringar av bottenfauna på liknande sätt som de som redogjorts för makrofyterna i texten ovan. Precis som för makrofyterna behövs mer fältdata på förekomsten av evertebrater i förhållande till kräftornas täthet i litoralzonen, t.ex. bottenfaunans artsammansättning utmed uppskattade kräfttätheter. Detta kan möjligen samordnas med undersökningar av makrofyter. Bottenfauna behöver också utvärderas i samband med undersökningar av kräftors tillväxt inom områden med högre näringsstatus (se Studier om kräftbeståndens status).
- ***Försök med fiskfauna.*** Kräftor kan predera på fiskägg, konkurrera om livsmiljöer med bottenlevande fiskar och utgöra bytesdjur till rovfisk. Insamling av kräftor i olika storlekar kan därför vara relevant i fiskars lekområden då det verkar finnas en misstanke om att kräftorna äter mycket fiskägg. Undersökningar av kräftans födopreferenser kan även göras i anslutning till lekplatser för olika fiskarter med hjälp av metabarcoding av eDNA. *Kan eDNA-metodik svara på om kräftor äter rom i större utsträckning vid höga kräfttätheter?* Det finns inte klarlagt, men det är möjligt att signalkräftan direkt eller indirekt kan påverka strandnära fiskarter speciellt om de utnyttjar samma typ av gömslen eller interagerar vid parning/bobyggande. En minskning av dessa fiskarter kan så klart indirekt påverka andra länkar i näringsväven. Signalkräftans betydelse för fiskarter som lever och födosöker på botten i profundalzonen (ner till språngskiktet på ca 30 m) behöver utvärderas för att man ska få en bättre bild över kräftans betydelse för näringscirkulationen i Vättern. Även studier av rovfisk (t.ex. abborre och lake) skulle kunna genomföras. Vid provfisken i norra Vättern, där abborrbestånden verkar vara tätast enligt provfisken från 2020 (Vätternvårdsförbundet 2021c), kan maganalyser göras för att studera andelen kräftätande abborrar. Vidare kan man undersöka vilka storlekar hos rovfisken som äter mer kräftor samt vilka kräftstorlekar som relaterar till rovfiskens storlek. Abborrar som äter kräftor får en rödaktig färg på buken vilket innebär att man inte alltid behöver dissekera fisken för att utläsa om den äter mycket kräftor. När det gäller lake så kan SIA genomföras i olika områden.

Studier om kräftbeståndens status

Kräftbeståndens status kan övervakas på flera sätt. Här har vi valt ut studier av tillväxt, reproduktion, rekrytering och rörelsemönster som samtliga är viktiga delar för att erhålla en bättre bild av beståndens utveckling.

TILLVÄXT

Vid beståndsanalyser av fisk och andra akvatiska resursarter används ofta modeller där livshistorieegenskaper som ålder, tillväxthastighet och dödlighet anses vara centrala för robusta slutsatser. I följande text diskuteras vilka av dessa egenskaper som kan användas gällande kräftor och varför andra kan vara svåra att samla in data på.

I beståndsmodeller används åldern hos ett stickprov av populationen för att skatta dödlighet (antal vid olika åldrar) och tillväxt (storlek vid olika åldrar). Kräftor är svåra att beståndsmodellera genom att de, till skillnad från fisk, inte kan åldersbestämmas på ett enkelt sätt (se sammanställning av åldersmetodik för kräftor i Kilada och Driscoll 2017). I och med att vuxna kräftor byter skal, en till flera gånger per år, så försvinner de fasta strukturer som hos andra organismer används för åldersbestämning. Sammantaget behövs data som minskar beroendet av ålderslästa individer. För att analysera kräftors tillväxt används ofta märkning med fångst-återfångstmetodik. Denna metod ger ett mått på tillväxt, som förändring i storlek över tid, men är inte beroende på att man vet individens ålder. I sådana försök behöver ganska många kräftor märkas inom samma område eftersom återfångsterna är relativt få och dessutom minskar efter varje år. Vid en studie under fyra år kan mellan 1000 och 2500 individer behöva märkas beroende på områdets topografi och avgränsning. Ju längre tiden går så minskar dock mängden återfångade kräftor och återfångsterna kan under det fjärde året vara så låga som någon enstaka procent av tidigare märkta. Vid återfångstförsök går det att erhålla data som kan analyseras för att skatta kräftornas tillväxt, dödlighet, rörelsemönster och i vissa fall även beståndstätheter (Nowicki m.fl. 2008). Eftersom flera faktorer påverkar kräftornas tillväxthastighet, som temperatur, populationstäthet samt födotillgång, skulle det vara mycket bra att utföra återfångstprojekt på flera lokaler. I sådana fall skulle flera av dessa faktorer kunna modelleras och deras påverkan på tillväxt skulle kunna implementeras i förvaltningsprogram. Det kan t.ex. vara intressant att studera tillväxten hos kräftor på de platser i Vättern som är lite mer eutrofierade t.ex. i norra Vättern och vid utloppet från Tåkern. Det har tidigare spekulerats om att näringsstatus i en sjö direkt kan kopplas till tätare bestånd av makrofauna vilket kan ge kräftor en snabbare tillväxt (Stenroth 2005). Vid lokalerna bör därför både kräftor och bottenfauna undersökas. Vuxna kräftor undersöks via märkningsstudier och yngel genom yngelfångst. Det är viktigt att jämförande referensområden (som är mindre eutrofierade) undersöks på liknande sätt.

Förslag på försök:

- **Tillväxtsförsök med märkning.** Idag saknas tillväxtdata för kräftor i Vättern. Det är därför önskvärt att utföra märkningsförsök för att framför allt samla in basdata över tillväxten för de individer som fångas med burar (över 70 mm). Förslagsvis kan ett samarbete med yrkesfiskare inledas. Dessutom bör märkningsförsöken ske inom provfiskade områden för att erhålla data över beståndets storleksstruktur och samtidigt kunna utnyttja längre tidsserier. Det finns flera typer av märkningsmetodik. SLU Aqua har tidigare använt streamer-märkning av polyetylen med goda resultat (figur 24; se Vättern består av många delpopulationer). Individer med sådana märken har visat sig vara lättare att sortera ut direkt från yrkesfiskarnas fångster till skillnad från t.ex. PIT-märken (från eng. ”Passive Integrated Transponders”). Tiden på året då märkningen utförs kan ha betydelse för resultaten. Det bör därför framgå om märkningen utförs *före* eller *efter* skalömsningsperioden. Märks kräftorna på senhösten (efter skalömsningen) och sedan återfångas nästa år kan vinterdödligheten analyseras. Märks de istället på våren kan inte denna dödlighet beräknas för den första hösten. Modelleringar tyder på att vinterstress (fluktuationer i vattentemperatur) två år tidigare kan förklara fångsterna av konsumtionskräftor nästa år (Bohman m.fl. 2016).



Figur 24. Kräfta som är på väg att märkas med ett streamer-märke. Nålen sticks in i mjukdelarna precis i kanten mellan ryggsköld och buk. Nålen tas bort och kräftan behåller märkningen mellan ömsningar. De minsta kräftorna som märks på detta sätt är ca 70 mm. Foto: Gustav Almqvist, SLU.

Vid märkningen får varje individ ett specifikt nummer och kräftorna mäts, vägs, könsbestäms och kontrolleras för skador innan de släpps ut på platsen. Återfångster sker sedan med jämna mellanrum då de märkta kräftorna först sorteras ut från fångsten sedan mäts och könsbestäms och slutligen släpps tillbaka på fångstplatsen. Denna fångst-återfångst upprepas på samma sätt och kan pågå under flera år

för att erhålla en mer omfattande datamängd. I samband med märkningsförsök i fält kan olika tillväxtmodelleringar testas för att analysera ett eventuellt överensstämmande. Ett sätt att beräkna tillväxt inom bestånd är t.ex. att använda längdfrekvensdata från provfisken tillsammans med Von Bertalanffy-modellering (Ricker 1975).

- **Beräkning av tillväxt hos yngel och juvenila kräftor.** Yngel och juvenila kräftor kan regelbundet fångas in under den varmare säsongen med specialkonstruerade yngelfällor (se t.ex. Bohman och Sjöberg 2020). Deras tillväxthastighet kan då beräknas eftersom vi vet hur stora yngel är då de lämnar honan. I samband med dessa försök behöver vi veta var ynglen håller till (se Rörelsemönster). SLU Aqua har tidigare utfört ett liknande försök i Hövern (se Reproduktion och rekrytering).
- **Definition av konditionsindex för olika bestånd i Vättern.** Relationen mellan vikt och längd har ofta används inom fiskeriförvaltningen som ett mått på kondition och mognad inom fiskade bestånd (Bolger och Connolly 1989). Även hos kräftor kan detta ”konditionsindex” säga en del om beståndens utveckling och välmående. Vetenskapen om att detta index kan variera stort mellan olika sjöar, men även inom sjöar, gör att det kan vara värt att övervaka kräftornas konditionsindex i samband med regelbundna provfisken. Kräftor ökar normalt snabbt sin relativa vikt under försommaren men i augusti sker en försämring av deras konditionsindex pga. ömsning (Lindqvist och Lahti 1983). Vattentemperaturen påverkar troligen kräftans kondition mycket starkt. Genom att väga och mäta ett urval av provfiskefångsten på olika platser kan konditionsdata samlas in. Detta görs delvis vid övervakningen av signalkräftan i Vättern idag men metodik och resultat behöver utvärderas mer utförligt.
- **Studier av ömsningsstatus.** Antalet ömsningar påverkar tillväxthastigheten och är starkt kopplat till temperatur och kön samt varierar spatiotemporalt (mellan lokaler och år). Ömsningen inverkar dessutom på kräftornas fångstbarhet vid fisket eftersom ömsande kräftor inte går in i burarna (se Ömsning kopplas till temperatur och fångstbarhet). Idag vet vi ganska lite om ömsningens relation till fångstbarhet i Vättern. *Uppträder ömsningsperioder i regelbundna cykler? Hur många ömsningar går vuxna kräftor igenom på en säsong i Vättern? Går det att förut säga när ömsningar inträffar?* Visserligen noteras om kräftorna har ömsat eller är på väg att ömsa vid standardiserade provfisken men mer data kan vara nödvändigt att samla in för att analysera ömsningens relation till fångstbarhet. Ömsningsdata kan därför erhållas i samband med märkningsförsök (se t.ex. Price och Payne 1978). Vid behov kan även metodutveckling och justering av ömsningsstatusbedömningen från provfiske göras. Ömsningsstatus kan då studeras genom att dissekera ett urval individer från provfiskefångsterna. Alla kräftor har

två kräftstenar (gastroliter) i förtarmen som fungerar som lagringsplatser för kalk (figur 25). När ömsning närmar sig ökar de två gastroliterna i storlek eftersom de absorberar kalk från skalet. Genom att dissekera gastroliter hos vuxna kräftor och mäta deras tjocklek till närmaste 0,1 mm kan ömsningsmönster upptäckas (Lowery 1988). Även kräftor som har hårda skal och ännu inte har ömsat kan därmed få sin ömsningsstatus bedömd.



Figur 25. Kräftstenen är en struktur som hjälper kräftan att lagra upp kalk vid ömsningen. Denna kräftsten hittades i magen på en abborre (foto: Ekoll AB).

REPRODUKTION OCH REKRYTERING

Rekrytering är en avgörande faktor för att kunna bedöma hur kräftbestånd utvecklas och varierar i antal. Det är därför viktigt att veta mer om kräftornas rekrytering för att mer långsiktigt kunna förvalta bestånden. Idag saknas information om signalkräftans rekrytering i Vättern vilket gör det än mer angeläget att samla in dessa data. För att få en bättre helhetsbild av vad som är viktigt för beståndens rekryteringsframgång kan könsmognad, romhonors fortplantningskapacitet (fekunditet) och ynglens rekrytering studeras.

Könsmognad är ett mått på reproduktionspotentialen inom ett bestånd. Individernas storlek vid könsmognad är en nyckelfaktor vid bedömning och förvaltning av kommersiellt exploaterade kräftbestånd. I en studie från lake Tahoe (en sjö som påminner mycket om Vättern) påbörjar könsmognaden hos hanar vid drygt 60 mm och honor vid 75 mm (Abrahamsson och Goldman 1970). Detta innebär att de storleksmässigt börjar fångas med bur precis då könsmognaden påbörjas. Födottillgången kan liksom kalla temperaturer påverka andelen könsmogna honor i ett

bestånd (Nyström m.fl. 2013). Frågor som kan vara intressanta att försöka besvara är: *Hur ser andelen könsmogna banar och honor ut i storleksklasserna från 60 mm till 100 mm? Skiftar könsmognaden mellan olika bestånd?*

Honornas fortplantningskapacitet är en viktig pusselbit då det gäller beståndets fortlevnad. Hur många ägg honorna i ett bestånd kan bära i förhållande till äggens kvalitet innan yngelsläpp är centralt för beståndens tillväxt. För att beräkna signalkräfthonors fortplantningskapacitet är rekommendationerna att uppskatta antalet romkorn strax innan kläckning vilket ger ett bättre mått på hur många yngel som förväntas kläckas under ett visst år (Lewis 2002). En signalkräfthona bär normalt på mellan 100 och 200 ägg (Söderbäck 1995) och antalet ägg förväntas öka med honans storlek (Maguire m.fl. 2005; Capurri 2015). Vid en studie av romhonor i sjön Erken visade det sig att stora honor tappade mer rom i förhållande till de mindre (Bohman m.fl. 2014). Det innebär att trots att de större honorna bär på fler ägg så har dessa ägg sämre kvalitet (figur 26a-b). Resultatet är betydelsefullt utifrån ett förvaltningsperspektiv eftersom det skulle kunna innebära att om stora honor tappar mycket av sin rom borde fisket på dessa spela mindre roll för rekryteringen av småkräftor.



Figur 26a-b. Vänster bild (a) visar en rombärande signalkräfthona. Höger bild (b) visar en stor hona med många tappade ägg. Foto: Fredrik Engdahl, SLU.

Rekrytering av yngel. Det finns en märkbar brist på data om täthet och tillväxt av unga kräftor i naturliga livsmiljöer vilket bl.a. behövs för att bedöma beståndens rekryteringsframgång. Idag saknas data från yngel (0+) och juveniler (1+ och 2+) i Vättern. Detta är anmärkningsvärt eftersom dessa årsklasser kan utgöra en omfattande del av bestånden (Chadwick m.fl. 2021). Data från de första årsklasserna i ett kräftbestånd kan därmed vara avgörande för att förutsäga storleks- och täthetsförändringar. En anledning till att vi har så lite data är att kräftor som är under 60 mm inte fångas i de burar som används vid provfischen. De lockas helt enkelt inte in i vanliga kräftburar oavsett burarnas maskstorlek. En orsak till detta kan vara att de skräms bort av de större kräftorna och att småkräftor generellt inte är lika aktiva som större kräftor. Många olika metoder, med inneboende för- och nackdelar, har därför föreslagits för att fånga in de mindre storlekarna (se t.ex. Bohman och Sjöberg 2020). SLU Aqua har tidigare genomfört projekt där yngel samlats in med alternativa meto-

der (Fjälling 2011; Engdahl m.fl. 2014). Resultaten visar att rekryteringsframgången för yngel varierar stort mellan olika år och att dödligheten per vecka är hög (upp till 17 % under första månaderna efter kläckning) vilket även bekräftas av andra studier. Resultaten visar också att botten-substratets heterogenitet är en viktig faktor för yngel: ju större heterogen botten desto fler yngel.

Förslag på försök:

- **Skatta rekrytering genom undersökningar av antal och reproduktionsstatus hos rombärande honor.** Antal och reproduktionsstatus hos honor i en population borde kunna ses som en adekvat proxy för rekrytering. I ett första steg skattas könsmognad som görs vid standardiserade provfisken på hösten. För detta krävs att de som provfiskar lär sig en metodik för snabb igenkänning av könsmognad. Eftersom honornas storlek relaterar till deras ägganlag, mängden ägg de bär och antalet förlorade romkorn bör förhållandet mellan honors storlek och dessa fekunditetsegenskaper studeras. De rombärande honorna kan lättast analyseras innan yngelsläppet sker i juni/juli (beroende på vattentemperaturerna) och kan med hjälp av dykare, och eventuellt med burfångster, samlas in under maj. Ett arbetslag med lätta dykare (med tuber) kan plocka tillräckligt med honor genom att lyfta på stenar i undersökningsområdet under en arbetsdag. Antal ägg och deras storlek räknas därefter med lupp. Resultaten jämförs sedan med antalet ägganlag i ovariet hos honorna vilka räknas vid provfisken innan parning. Från dessa data kan förändringar i förväntad rekrytering över år skattas.



Figur 27. Ett årsyngel av signalkräfta. Foto: Anders Asp, SLU.

- **Platser med yngelförekomst.** För att undersöka rekrytering av yngel hos signalkräftor så kan man genomföra yngelprovfisken (figur 27). Det utförs med specifika yngelfällor (figur 23) vid olika avstånd från land och på olika djup. Viktiga miljövariabler att studera då är bottenstrukturer och möjlighet till gömslen. Ynglens överlevnad ökar vid fler gömslen vilket innebär att man även kan analysera kräfttätheten av vuxna individer på platsen där yngel fångas. Idag vet vi inte om reproduktion sker på större djup i Vättern och det som är betydelsefullt i detta sammanhang är att studera om yngel även finns på andra typer av botten än i grundområden nära land.

RÖRELSEMÖNSTER

I dagsläget saknas data på hur kräftor rör sig i Vättern. Kräftors rörelsemönster kan studeras med olika märkningsteknik. Eftersom återfångsten är relativt låg så kan det vara svårt att erhålla tillräckliga dataunderlag från streamermärkning med fångst-återfångstmetodik. Det gäller främst försök för att undersöka spridningsfronter (som inkluderar relativt få kräftor). Studier av hemområden har visat sig fungera tillfredsställande med streamermärkning (Bohman m.fl. 2014). Ett alternativ till märkningsstudier med fångst-återfångst är att genomföra mer kortvariga försök med t.ex. radiotelemetri och datamodellering (se t.ex. Anastácio m.fl. 2015). Dessa försök kräver att en sändare fästs utanpå skalet på kräftan och därför kan försöken bara pågå fram till ömsning. Eftersom signalkräftor är aktiva även vid lägre temperaturer är det intressant att studera deras rörelser under olika delar av året. En möjlighet, då utanpåliggande sändare används, är att studera kräftor under en längre period då de inte tillväxer, t.ex. under vinterhalvåret. Vi vet i dagsläget t.ex. inte om kräftorna i Vättern rör sig djupare under den kallare säsongen. Vi vet inte heller så mycket om kräftors konsumtion under denna tid men eftersom de rör sig (och därmed gör av med energi) så bör de återhämta detta genom att konsumera (se Studier om kräftors påverkan på Vätterns ekosystem).

Förslag på försök:

- **Studier av ”hemområden” och nykolonisering.** Det är relevant att studera omfattningen av kräftornas hemområden men det är lika viktigt att studera hur stor andel av kräftorna som migrerar längre bort från dessa områden (se Vättern består av många delpopulationer). I samma försök kan man därmed undersöka flera frågeställningar: *Över hur stora områden rör sig generellt delbestånden i Vättern? Hur stor andel stannar kvar och hur stor andel migrerar vidare? Finns det någon skillnad i storlek, kön och hälsostatus bland kräftor som är mer spridningsbenägna?* Det finns flera komplicerade frågeställningar som kan vara viktigt att försöka besvara med tanke på tillståndet i Vättern idag. Detta är frågor som kopplar till om och varför kräftor börjar migrera från sina hemområden i större omfattning. *Går det överhuvudtaget att upptäcka tecken på detta?* Att kräftor migrerar i större mängd är något som forskningen tidigare inte har sett några tydliga tecken på. Men det är möjligt att ökade tätheter och brist på föda kan inducera mer

omfattande migrationsmönster inom bestånden. Samtidigt är kräftor mycket stationära vilket innebär att det är mycket möjligt att de helt enkelt stannar kvar inom sina hemområden och låter sig utsättas för en tilltagande stress. Om så är fallet: *går det att upptäcka en ökad dödlighet inom bestånden?* Det måste dock påpekas att sannolikheten att en kräfta dör av svält är obefintlig i naturen (se Vad äter kräftor?). Dåligt med föda kan visserligen stressa kräftan och därmed framkalla andra typer av problem som eventuellt leder till död.

- **Studier av säsongsmigrering.** Signalkräftor kan migrera säsongsmässigt för att t.ex. undvika vinterstormar. Detta är något som kan komma att bli vanligare i framtiden om mildare vintrar innebär utebliven isläggning i Vättern. Kräftorna får därmed välja på att säsongsvandra till djupare vatten eller utsättas för en ökad stress på grundare hemområden. Om delar av bestånden genomför säsongsmässiga förflyttningar så kan de också påverka kringliggande fauna och flora på djupare vatten. Man ska dock ha klart för sig att även om kräftorna rör sig till djupare områden så vet vi ännu inte hur stora tätheter som migrerar eller hur mycket de konsumerar under vintern. Dessa studier kan därför med fördel genomföras tillsammans med diet- och täthetsanalyser. Problemet är att provfiskingen då behöver genomföras under de kalla månaderna, en tid då fångsterna ofta är få pga. den låga vattentemperaturen.
- **Studier om var yngel och unga kräftor befinner sig.** Det finns behov av att undersöka var de yngre kräftorna håller till i förhållande till den vuxna populationen. Unga kräftor är dock svåra att följa genom märkning eftersom detta ofta innebär en ökad dödlighet. Radiotelemetri skulle kunna genomföras om den nya utvecklingen tar fram mycket små aktiva sändare som är överkomliga i pris. Unga kräftor kan tillfälligt märkas med t.ex. vattenbeständig färg på skölden och fångas in med yngelfällor (se Reproduktion och rekrytering). Dock är återfångsten i dessa försök ofta så låg att insamlad data kan bli alltför knapphändig.

Studier om hur kräftor bör förvaltas

Studier om hur kräftor bör förvaltas kan delas in i två delområden:

- 1) Förvaltningsstrategier
- 2) Förbättrad datainsamling

FÖRVALTNINGSSTRATEGIER

Kompletterande och mer detaljerade fiske- eller förvaltningsstrategier är viktigt att definiera i händelse av att fisket på signalkräfta skulle minska kraftigt och/eller plötsligt i Vättern. Det är så klart helt avgörande att först och främst bestämma syfte och mål med denna förvaltning. *Vad är egentligen målet med förvaltningsstrategin? Är syftet med förvaltningsstrategin att ha ett hållbart, fiskbart bestånd eller är det att minska antalet småkräftor eller både*

och? Fiskevattenägare och kräftodlare har under lång tid diskuterat hur olika fiskestrategier påverkar kräftbestånd, och det finns många olika förslag till lösningar på denna svåra fråga. För att reda ut förhållanden mellan fiskestrategi, tätheter och tillväxt kan man behöva genomföra fältstudier som analyserar sambanden mellan skördade storlekar och hur de kvarvarande kräftorna ”svarar” på detta. Det kan då vara intressant att försöka besvara frågor som dessa: *Hur kan man genom olika förvaltningsstrategier förändra beståndens antal och storleksstrukturer? Är konkreta försök med olika förvaltningsstrategier överhuvudtaget mätbara (och därmed genomförbara) i en så pass stor sjö som Vättern? Under hur lång tid bör man genomföra förvaltningsstrategier för att göra försöken tydligt mätbara?* I ett tidigare EU-projekt studerade man tre olika fiskstrategier (inget fiske, fiske med minimimått och fiske där all fångst togs upp) inom begränsade ytor på 100 gånger 100 m. 100 burar placerades inom området och fick fiskas tre gånger per säsong (augusti till september). Försöket pågick i tre år och försök med samma upplägg genomfördes i fyra olika sjöar (Tengelin, muntligen 2021). Alla sjöar hade under lång tid haft medelgoda till goda fångster av signalkräfta och fiskades aktivt för avsalu. Resultaten var intressanta då de inte visade på något signifikant samband mellan fiskestrategi och förändringar av beståndsstrukturerna. Lärdomen från detta försök är att fiskestrategiers påverkan på kräftornas beståndsstrukturer inte alltid är lätta att genomföra i naturvatten. Det kan finnas flera anledningar till att det inte upptäcktes någon större effekt:

Invandrande kräftor. Det finns en stor risk att kräftor vandrar in från närbelägna områden och ”stör” utgången av en fiskestrategisk insats. Det är därför viktigt att välja ut områden som topografiskt skiljer sig från omkringliggande bottnar vilket gör det svårare med naturlig migration. Tängan skulle kunna vara ett sådant område. Det kan också vara värdefullt att genomföra märkningsförsök med fångst-återfångst i området för att studera hur mycket kräftorna rör sig och hur stort deras hemområde är (se Studier om kräftbeståndens status).

Tjuvfiske. Störningar kan också komma från tjuvfiske vilket är svårare att kontrollera och skydda sig från. Detta har SLU Aqua erfarit vid flera försök i t.ex. Vadstenaviken i Vättern och på Brearen i Hjälmaren.

Tidsaspekt. Det kan ta olika lång tid att förändra kräftbeståndens antal och storleksfördelningar genom olika fiskestrategier. Det är därmed möjligt att större fiskeinsatser måste göras för att upptäcka någon påverkan på bestånden. Det är möjligt att det finns en nivå för jämnvikt inom bestånden (mellan miljön och kräftorna) och om denna nivå passeras så kan både antal och medelstorlekar förändras. Jämnvikten kompliceras beroende på flera olika bestånds- och miljöparametrar, t.ex. täthet, tillväxt, storleksstruktur och naturlig dödlighet samt miljöns förmåga att producera föda och tillgång på predatorer.

I flera av de förslag som ges nedan är det värdefullt med hjälp och deltagande från yrkesfisket. Förslag på försök:

- **”Fönster”-uttag för kräftor.** Ett projekt som ligger i nära anknytning till det som diskuterats ovan är om det finns ett behov att införa

fönsteruttag för kräftor i sjön samt hur man i så fall kan utforma detta. Ett fönsteruttag är en fångstbegränsning utifrån storlek (max- & minimimått) på de fångade kräftorna. Idag finns endast ett minimimått. Det innebär att fisket slår hårt mot storlekar över 100 mm som är en storleksklass i vilka de flesta redan är könsmogna. Det innebär att fisket i sig inte kommer att ”knäcka” beståndets fortlevnad då den sexuella mognaden ofta påbörjas vid 60-70 mm, dvs. precis under kräftornas fångstbarhet. Däremot har SLU Aqua, som tidigare påpekats, upptäckt att ett hårt fiske ger fler och mindre kräftor i bestånden. Ett eventuellt fönsteruttag bör utformas i samklang med utvecklingen av ett ekosystembaserat och hållbart fiske, baserade på både fiskeriberoende och fiskerioberoende datainsamling.

- **Försök med tre förvaltningsstrategier.** Vid försök med olika förvaltningsstrategier bör man utse områden där kräftorna inte befinner sig i någon expansionsfas utan visar på en stabil utveckling inom bestånden. Man kan tänka sig att utföra praktiska försök inom tre begränsade områden i Vättern där man skördar 1) samtliga kräftor, 2) enbart individer under minimimåttet och 3) endast individer över minimimåttet. Även fönsteruttag kan inkluderas dessa försök (se ovan). Utvalda områden bör ömsesidigt uppvisa liknande tätheter och storleksfördelningar innan försöken sätts igång. Även referensområden behövs där inget fiske bedrivs (se Hur bör kräftorna förvaltas?). Vid dessa undersökningar är det också viktigt att upprätta flera replikat eftersom det påverkar vilka slutsatser man kan dra från försöken. Resultaten kan bli intressanta med visst förbehåll enligt tidigare diskussion. Det finns också en osäkerhet i resultaten eftersom även om fisket skulle öka på vissa storlekar (så att det generellt blir större och färre kräftor) så kanske det fortfarande är födobrist inom området. Det kan då innebära att kvarvarande individer ändå inte kommer att växa snabbare eller att det kommer ta lång tid för bestånden att öka sin storleksstruktur.
- **Tillväxtförsök med småvuxna kräftor.** Om försök ska utföras med kräftor under minimimåttet är det viktigt att söka dispenser för experiment där kräftor mindre än minimimåttet kan manipuleras för att eventuellt förbättra uttaget av större kräftor. Ett förslag är att man kan fiska ut de mindre kräftorna och sedan behålla de större inom ett begränsat område. Olika former av burförsök med småkräftor kan också göras. Försöken kan t.ex. använda kräftor från en lokal där de misstänks växa dåligt. Sedan kan deras tillväxt testas i områden där födotillgången är lika eller större i jämfört med ursprungslokalen. Enligt havs- och vattenmyndigheten finns undantag till regler om att ta upp kräftor under 100 mm inom hanteringsområdet om det är ägnat för fältförsök eller experiment.

- **Beståndsdecimering av kräftor i lekbäckar.** Vill man genomföra beståndsdecimering av kräftor i lekbäckar så finns möjligheter att med burar, elfiske och handplockning reducera bestånden det första året (se Går det att utrota kräftor lokalt i Vättern?). Det krävs dock mycket stora insatser. Dessutom finns risken att andelen mindre istället kräftor ökar i området då de större kräftorna successivt plockas upp. Rekommendationerna är att utföra decimeringsfiske under augusti till september. Metodiken för bur- och elfiske finns beskrivet av havs- och vattenmyndigheten (2016). Eventuella fiskevårdande åtgärder kan tas efter utvärdering av provfiske.

FÖRBÄTTRAD DATAINSAMLING

Datainsamlingen ligger till grund för hur kräftbestånden bedöms och senare förvaltas. Vår kunskap börjar helt enkelt med datainsamling och först i senare steg kan man dra slutsatser för kommande förvaltning. Det innebär att datainsamlingen måste vara robust och pålitlig för att utmynna i en hållbar förvaltning av arten. ”Robusta data” betyder att datainsamlingen är heltäckande, både geografiskt och över tid, och att det går att genomföra statistiska analyser (som ger relativt precisa skattningar). Det är i och för sig viktigt med enstaka observationer, men det är framförallt mängden, regelbundenheten, kvaliteten och repeterbarheten hos observationerna som är avgörande för att vi ska erhålla rättvisande datamängder som sedan kan analyseras statistiskt. I dagsläget håller SLU Aqua på att genomföra en översyn av datainsamlingen för de stora sjöarna.

Förslag på försök:

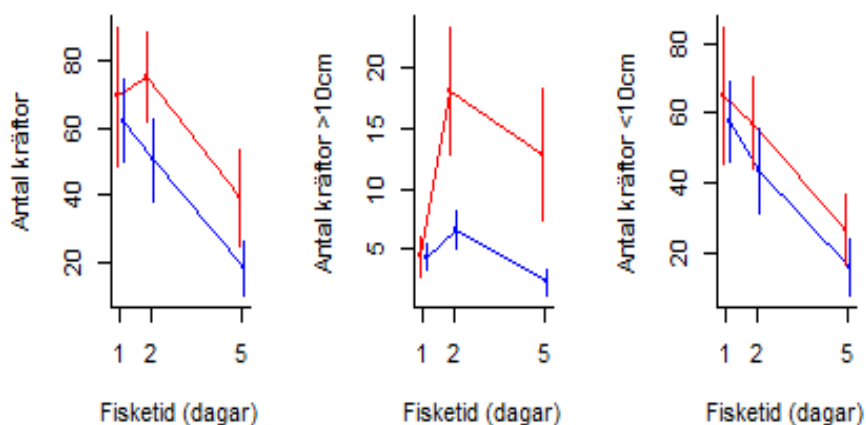
- **Förbättrad utvärdering av fiskerioberoende datainsamling (provfisken).** Jämfört med fiskar har kräftors populationer ofta en stark geografisk struktur, där förändringar hos en viss (del)population ofta inte säger så mycket om förändringar hos andra populationer i samma vatten. Stora förändringar av kräftors populationsstorlekar kan ske snabbt (inom ett par år) men det finns en betydande slumpmässig variation mellan olika år. Med en lägre temporal täckning finns därmed en risk att slumpmässiga skillnader mellan år inte går att skilja från faktiska förändringar av populationsstorleken. Sammantaget är det viktigt att den fiskerioberoende övervakningen av signalkräfta har en god täckning, både temporalt och spatialt. I dagsläget sker den fiskerioberoende övervakningen av SLU (få populationer varje år) och länsstyrelsen (vart fjärde år, flera populationer). SLUs fiskerioberoende övervakning har därför en bättre spatial täckning men en sämre temporal täckning än vad länsstyrelsens fiske har. Utvärderingar av länsstyrelsens och SLU:s fiske sker idag separerat från varandras datamängder (se t.ex. Spjut 2020 och Persson m.fl. 2021). Eftersom dessa fiske utförs med olika tidsmässig och geografisk spridning är det viktigt att de först analyseras och jämförs

tillsammans och sedan gemensamt används för att bedöma signal-kräftans status. Med hjälp av statistiska modeller hoppas vi kunna applicera den slumpmässiga årsvariationen (ifrån SLU:s provfiske) på länsstyrelsernas data. Denna typ av granskning av kräftprovfisken kommer att påbörjas av SLU Aqua under 2021 inom verksamhetsplaneringen för Datainsamling Kräfter.

- ***Jämförelser av temporala (tidsmässiga) skillnader för den fiske-beroende provtagningen.*** Tidigare genomförde SLU provtagning av yrkesfiskets fångster vid två tidpunkter, en i början av sommaren (juli) och en i slutet (september). På detta sätt erhöles två mätpunkter (innan och efter det huvudsakliga fisket) varigenom fiskets påverkan på bestånden bättre kunde beräknas. Tyvärr blev det för kostsamt att genomföra fältprovtagning två gånger per år och SLU Aqua behöll då enbart den tidigare perioden (juli). Förändringen har inneburit att tiden för provtagning av yrkesfiskets fångster blivit mer eller mindre osynkroniserad med tiden för kräftprovfiske. Den optimala tiden för burläggning har ofta bedömts vara efter att honorna ömsat första gången. Detta varierar beroende på var i Vättern som fisket utförs, samt kan kompliceras om hannarna skulle börja ömsa igen. Vad man bör fundera på vid en eventuell omvärdering av tiden i fält är att välja en tid som 1) kan jämföras med provfisken, 2) inkluderar både hanar och honor på ett likvärdigt sätt, samt 3) genomförs då fiske redan skett under en längre tid. Det är möjligt att man då enas om att provtagningarna bör utföras i september innan parningen. Vid en eventuell förändring av tidsperioden för provtagning måste även kostnaderna utvärderas, eftersom det kan innebära fler utfärder i fält. Utvärderingen ingår i översynen av datainsamling kräfter i Vättern och kommer att granskas under 2022.
- ***Undersökning av kräftbestånden i tillrinnande vattendrag.*** Ett mer rättvisande standardiserat provfiske behövs för att kunna bedöma utvecklingen av signalkräftbeståndet i Vätterns tillflöden och därmed en eventuell påverkan på strömlekande fiskbestånd. Tidigare undersökningar som genomförts i lekbäckar för harr är bristfälligt utförda vilket bl.a. beror på att de har utförts på tider då kräftorna ännu inte är fullt aktiva. Skall kräftornas täthet bedömas under själva leken, så är det i så fall bättre att undersöka kräftbestånden med provfisken under kräftornas aktiva period (augusti-september) året innan. Eftersom de flesta kräftbestånd är mycket stationära är det hög sannolikhet att antal och storleksstrukturer inte förändras nämnvärt under tiden från provfisket fram till leken. Dock kan en hög vinterdödlighet hos kräftorna ändra på detta. Alternativa metoder för att fånga in yngel och juvenila kräfter kan användas (se Hur mycket kräfter finns det i Vättern?), och förekomst av kräftyngel kan t.ex. bedömas genom att ta bottenfauna prover (t.ex. med sparkmetod).

Är det klara bäckar med inte för starkt flöde (fors) kan de också räknas med lampa på natten. Eventuella fiskevårdande åtgärder kan tas efter utvärdering av provfiske.

- **Förbättrad yrkesfiskestatistik.** Fiskeriövervakning bör vara baserad på både fiskeberoende och fiskerioberoende data för att uppnå maximal spatial och temporal täckning samt att ge en uppfattning om fisketrycket på populationen. Det är framför allt viktigt i sötvatten där längre fiskerioberoende tidsserier ofta saknas. Det är därför ytterst angeläget att all yrkesfiskestatistik som används för beståndsuppskattning och vidare förvaltningsunderlag är kvalitetssäkrad. I dagsläget är kvalitetssäkringen av denna statistik för de stora sjöarna starkt eftersatt och mycket bristfällig. Dessa brister och osäkerheter är så pass stora att det är orimligt att använda yrkesfiskestatistiken som underlag för statusbeskrivning av fisk och kräftors bestånd. Felaktiga siffror för fiskeriansträngningar har bl.a. gjort att data över fångst per ansträngning (F/A) inte används i resurs och miljööversikten gällande signalkräfta (Persson m.fl. 2021; Havs- och vattenmyndigheten 2021b). Ansträngningen (antal burnätter) är ett mycket viktigt mått för att kunna bedöma fiskets påverkan på kräftbestånden och det är därför avgörande att dessa data kan tolkas på ett korrekt sätt. Dessutom upptäcks ofta specifika felaktigheter som t.ex. att fel art fångas i fel redskap eller att fel art fångas på fel plats. För närvarande behöver yrkesfiskarna inte heller göra några anteckningar om hur länge kräftburarna ligger ute. För yrkesfiskarna brukar detta variera mellan 3-5 dagar.



Figur 28. Förändringen i antal fångade signalkräftor under en, två och fem dagar i SLU:s provfiskerijärdar (Lini 14; blåa linjer) och yrkesfiskarnas cylindermjärdar (röda linjer). I den vänstra panelen visas totalt antal fångade kräftor, i mittenpanelen visas antalet fångade kräftor över 100 mm och i den högra panelen visas antalet fångade kräftor under 100 mm. Punkterna representerar medelvärden, och de vertikala linjerna representerar 95 % konfidensintervall för medelvärdet.

I en studie utförd av SLU i samarbete med Vätterns yrkesfiskare 2021 framkom det att tiden burarna ligger i vattnet kraftigt påverkar antal, vikt och storleksfördelning av fångsten (Rogell och Bohman 2021; figur 28). Det är därför mycket viktigt att yrkesfisket börjar rapportera den tid som mjärdarna ligger ute som en del av deras fiskeansträngning. SLU:s förhoppning är att denna inrapportering blir obligatorisk då journalerna väl digitaliseras.

- ***Burars fångsteffektivitet med avseende på bete.*** Mängden bete i en kräftbur påverkar hur många kräftor som går in i buren samt benägenheten att rymma. Det innebär att om burarna ligger ute i flera dagar och betet tar slut så tenderar kräftorna att gå ur burarna och fångsterna minskar (Rogell och Bohman 2021). Vid upptag av mjärdar vid provfiske har SLU ofta sett att kräftorna redan under 12 timmar har ätit upp allt bete i burarna (Persson m.fl. 2021). Detta kan därför påverka skattningen av fångst per ansträngning, speciellt i områden med stora tätheter. Ett möjligt försök som SLU Aqua planerar att utföra tillsammans med yrkesfiskarna är därför att testa betets påverkan på antal, kön och storleksfördelning av fångsten. Försöket kan t.ex. utformas med att burarna innehåller 1) ingen fisk, 2) för lite betad fisk (som tar slut då kräftorna gått in), 3) mycket eller lagom med fisk, samt 4) betesboxar. Försöket bör locka in kräftor i olika mängd i burarna på ett kontrollerat sätt. Även val av fiskart som bete, t.ex. lake, kan påverka fångstresultaten och bör utredas. Att använda predatorer som kräftbete, t.ex. abborre och gädda, har tidigare visat sig fånga färre men större kräftor än då bete från mört och braxen används (Taugböl m.fl. 1997).
- ***Uppdatera statistik från fritidsfiske på signalkräfta.*** Fritidsfisket i Vättern fångar ca 40 ton av de totala fångsterna (Linderfalk m.fl. 2018). Den senaste enkätundersökningen genomfördes 2015 och innehåller stora osäkerheter. Sedan dess har ny teknik använts för att beräkna fritidsfiskets redskapsinsatser och landade fångster, bl.a. genom räkningar med flyg och fjärrutlösta videokameror (Sundblad m.fl. 2018). För att erhålla bättre skattningar från de nyare insamlingsmetoderna behöver fritidsfiskets dataunderlag från enskilt vatten och det allmänna fisket av signalkräfta uppdateras.
- ***Temperaturens påverkan på kräftfångster.*** Likt andra växelvarma djur påverkas kräftors tillväxt, beteende och fysiologi av omgivningens temperatur (se Temperaturen styr kräftans liv). En varmare miljö gör att kräftorna är mer aktiva, att de äter mer och har en snabbare tillväxt genom fler ömsningar. I en stor sjö, såsom Vättern, finns en betydande temperaturvariation och det är sannolikt att denna variation påverkar dynamiken inom kräftpopulationerna. Till exempel har norra delen av Vättern en högre årsmedeltemperatur än de mellersta delarna av sjön som är djupare. Detta ger en längre tillväxtsång med varmare vatten i de norra delarna. I och med att en varmare

temperatur ger en högre aktivitet och ett större behov av föda är det sannolikt att den varmare temperaturen också ger högre produktion av konsumtionskräftor. Detta påverkar det möjliga fångstuttaget från populationerna. De försök vi föreslår angående tillväxthastighet (se Studier om kräftbeståndens status) bör kompletteras med analyser från temperaturloggrar. Då kan temperaturens effekt på tillväxt lättare skattas. Temperaturloggrar placeras årligen ut vid SLU:s provfisken men de är ibland svåra att återfinna efter att de legat på botten i öppet vatten under ett till två år. En större kartläggning av Vätterns vattentemperaturer skulle även kunna användas i beståndsmodeller, där det förväntade uttagsfönstret skattas. Det kan t.ex. genomföras inom ett projekt relaterat till klimatförändringar eftersom klimatförändringens påverkan på Vättern bedöms ge en förhöjd vattentemperatur och minskade istäcken. Minskade istäcken kan eventuellt innebära en lägre vattentemperatur under vintersäsongen då vindar driver kallare ytvatten djupare, men det innebär också troligen en längre tillväxtsäsong för kräftor. Det kan också innebära en ökad dödlighet för kräftor i och med en ökad vinterstress. Vi vet väldigt lite om hur klimatet kommer att påverka andra processer (kemiska, fysiska och biologiska) i Vätterns kallvattenssystem. Vi vet t.ex. inte hur klimatförändringar eventuellt kan generera olika typer av top-down eller bottom-up effekter i systemet då temperaturförändringar både kan ge positiva och negativa förändringar för arter inom ekosystemet. Tidigare studier har bl.a. föreslagit behovet att utreda kräftors rekrytering vid olika temperaturgradienter för att kunna förutsäga klimatförändringens påverkan på kräftbestånden (Bohman m.fl. 2016).

- **Användning av dykare och uv-video.** Det finns ett behov av att dokumentera kräftors utbredning, tätheter och synliga påverkan i Vättern. Detta kan inte enbart göras med provfiskemetodik utan kompletterande datainsamling i form av dykning och videotransekter kan behöva utföras i olika områden. Dykning och uv-video kan med fördel utnyttja det faktum att Vättern är en klar sjö med stort siktdjup. Utmed transekter på 50 m kan kräftors antal och storlekar



Figur 29. Signalkräfta reagerar på dykarens ljuskälla genom att lyfta klorna i försvar (foto: Anders Asp, SLU).

uppskattas av dykare (eller med fjärrstyrda ROV). Transektdykning bör helst ske nattetid eftersom det är betydligt svårare att uppskatta tätheter dagtid. Kräftor är känsliga för allt typ av ljus som polariserat och ultraviolett ljus och reagerar även på färger (Ruokonen m.fl. 2021). De reagerar därför på dykarnas lampor (figur 29) vilket kan underlätta vid en nattlig inventering eftersom de ofta stannar upp och kan räknas. En del kräftor kan dock reagera annorlunda och istället fly vid ett kraftigt ljussken. Videoupptagning kan eventuellt dokumentera om kräftorna (vid stora tätheter) även är ute under dagtid eller om det går att upptäcka tydliga tecken (spår) på platser där tätheterna är stora. I samband med detta kan dessa metoder även utföras vid transektinventering av bottenfauna eller makrofyter.

Slutord

Det är rimligt att anta att signalkräftan på olika sätt har påverkat Vätterns ekosystem. En anledning till detta är att kräftbestånden markant har vuxit i både antal (geografisk spridning) och tätheter (antal individer) under den relativt korta tid som provfisken utförts i sjön (från 2003). Allmänhet, yrkesfiskare och privata företag har samtidigt kunnat utnyttja situationen genom ett intensivt fiske. Detta speciella förhållande (med ett omfattande fiske på en enskild art) har ytterligare påverkat kräftbeståndens antal och storleksstrukturer. Det som är intressant i detta sammanhang är i vilken omfattning och på vilket sätt arten fortsätter att påverka kringliggande miljö och arter. Dagens unika kräftsituation i Vättern bör användas till att ytterligare förbättra vår kunskap om arten. Vår kunskap begränsas dock av att vi idag inte vet exakt vilka effekter signalkräftan har på Vätterns ekosystem.

Denna rapport är tänkt att öka vår generella kunskap om artens ekologi och förekomst i sjön och samtidigt underlätta och stimulera till fortsatta studier av arten. För att förstå kräftans roll och påverkan i Vättern är det alltså mycket viktigt att vi går vidare och genomför mätbara försök som ger oss möjlighet att kvantifiera påverkansgraden från kräftorna. Det är författarnas önskan att vi kommer allt närmare en bättre förståelse för arten genom att välja ut några av de försök som föreslås i denna rapport. Analyser och modelleringar utifrån föreslagna försök bidrar till att vi på ett mer heltäckande sätt kan sätta arten i ett ekosystembaserat sammanhang. Vi kan t.ex. behöva modellera olika scenarier om hur kräftan kan påverka systemets övriga arter utifrån vissa bestämda kriterier. Vid dessa beräkningar är det därför viktigt att vi vet mer om kräftorna och fiskets påverkan på arten. Övervakning och datainsamling av arten måste därmed fortgå och förbättras. Den stora utmaningen består sedan i att koppla ihop eventuella samband från övervakning, datainsamling och direkta försök så att vi kan utforma en mer långsiktig och ekosystembaserad förvaltning av signalkräftan i Vättern. Det är avgörande att vi fullföljer detta genom goda samarbeten och en kontinuerlig uppdatering av nya fakta kring signalkräftan i Vättern.

Referenser

- Abrahamsson, S. och Goldman, R. (1970) Distribution, density and production of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana in Lake Tahoe, California – Nevada. *Oikos* 21: 83-91.
- Abrahamsson S. (1971) Density, growth and reproduction in populations of *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in an isolated pond. *Oikos*, 22: 373-380.
- Abrahamsson, S. (1973) The crayfish *Astacus astacus* in Sweden and the introduction of the American crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *Freshwater Crayfish*, 1: 27–39.
- Abrahamsson, S. (1983) Trappability, locomotion, and diel pattern of activity of the crayfish *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* Dana. *Freshw. Crayfish*, 5: 239-254.
- Ackefors, H. (2005) Kräftdjur i hav och sjöar – kräfta, hummer, krabba, räka. Kiviksgårdens förlag. ISBN: 91-973515-4-7 (384 sidor).
- Albertson, L. K., and D. C. Allen. 2015. Meta-analysis: abundance, behavior, and hydraulic energy shape biotic effects on sediment transport in streams. *Ecology* 96:1329–1339.
- Albertson, L. K., and Daniels, M.D. (2018) Crayfish ecosystem engineering effects on riverbed disturbance and topography are mediated by size and behavior. *Freshwater Science* 37(4): 836-844
- Anastácio, P. M., Banha, F., Capinha, C., Bernardo, J. M. m.fl. (2015) Indicators of movement and space use for two co-occurring invasive crayfish species. *Ecological Indicators* 53:171-181.
- Andersson m.fl. (1983) Utveckling och vård av kräftbestånd. Information från Sötvattenslaboratoriet, rapport 1983: 8, Drottningholm (17 sidor).
- Arce, J.A. och Diéguez-Urbeondo, J. (2015) Structural damage caused by the invasive crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in rice fields of the Iberian Peninsula: a study case. *Fundamental and Applied Limnology*, 186(3): 259 – 269.
- Bergström, M. (2021) Ansvarig för fisketillsynen i Vättern, muntligen 2021-11-01
- Blake, M.A. och Hart, P.J.B. (1993) Habitat preferences and survival of juvenile signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* - the influence of water depth, substratum, predatory fish and gravid female crayfish. *Freshwater Crayfish* 9: 318-332.
- Bobeldyk, A.M. och Lamberti, G.A. (2010) Stream food web responses to a large omnivorous invader, *Orconectes rusticus* (Decapoda, Cambaridae). *Crustaceana* 83:641–657.

- Bohman, P. (2018). eDNA i en droppe vatten: vattenprovtagning av DNA från fisk, kräftor och musslor, Aqua reports 2018:18, Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Aquatic Resources, Drottningholm (184 sidor).
- Bohman, P. (Redaktör). (2021). Nationella kräftdatabasen. Sveriges lantbruksuniversitet (SLU), Institutionen för akvatiska resurser. <http://www.slu.se/kraftdatabasen> (2021-06-11).
- Bohman, P. och Edsman, L. (2013). Marmorkräftan i Märstaån. Riskanalys och åtgärdsförslag. Aqua reports 2013:17. Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm (110 sidor).
- Bohman, P., Edsman, L. och Nordwall, F. (2006). The effect of the large-scale introduction of signal crayfish on the spread of crayfish plague in Sweden. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture. 380-381: 1291-1302.
- Bohman, P., Edsman, L., Sandström, A., Asp, A., Engdahl, F. och Dahlberg, J. (2014). Kompletterande uppgifter till uppföljningsrapport för projektet ”Utveckling av förvaltningen av signalkräfta, Fas 3. SJVs Dnr. 18-11740/11, inom ramen för Europeiska fiskerifonden, 74 s.
- Bohman, P., Edsman, L., Sandström, A., Nyström, P., Stenberg, M., Hertonsen, P. och Johansson, J. (2016) Predicting harvest of non-native signal crayfish in lakes - a role for changing climate? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 73(5): 785-792. Doi: 10.1139/cjfas-2015-0241
- Bohman, P. och Sjöberg, N. (2020). Skärgårdskräftan sjöarna på öarna – delprojekt Habitatförbättring inklusive yngelprovfiskemetodik. SLU/FOMA rapport 2020-12-31 (36 sidor).
- Bohman, P. och Sjöberg, N. (2021). Uppföljning av delprojekt Habitatförbättring inklusive yngelprovfiskemetodik inom projekt Skärgårdskräftan. SLU-rapport (under publicering).
- Bolger, T. och Connolly, P. (1989) The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. Journal of Fish Biology. 34. 171 - 182. Doi: 10.1111/j.1095-8649.1989.tb03300.x.
- Breithaupt, T., Schmitz, B. och Tautz, J. (1995) Hydrodynamic orientation of crayfish (*Procambarus clarkii*) to swimming prey. Journal of Comparative Physiology, 177: 481-91.
- Bubb, D.H., Thom, T.J. och Lucas, M.C. (2004) Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. Freshwater Biology 49: 357–368
- Bubb, D.H., Thom, T.J. och Lucas, M.C. (2006) Movement patterns of the invasive signal crayfish determined by PIT telemetry. Canadian Journal of Zoology. 84(8): 1202-1209. Doi: 10.1139/z06-100
- Budd, T.W., Lewis, J.C. och Tracey, M.L. (1978) The filter-feeding apparatus in crayfish. Canadian Journal of Zoology, 56: 695-707.

- Calluna AB (2002) Naturvärdesinventering inför upprättande av miljökonsekvensbeskrivning (MKB) för planerad bro över Motalaviken, Vättern. Projekt: Rv 50 Bro över Motalaviken, 50 sidor.
- Capinha, C., Brotons, L. och Anastacio, P. (2012) Geographical variability in propagule pressure and climatic suitability explain the European distribution of two highly invasive crayfish. *Journal of Biogeography* 40: 548-558.
- Capurro, M., Galli, L., Mori, M., Salvidio S. och Arillo A. (2015) Reproductive cycle of *Pacifastacus leniusculus* (Dana) (Crustacea: Decapoda) from the Brugnato Lake (Liguria, northwest Italy), *Italian Journal of Zoology*, 82:3, 366-377, DOI: 10.1080/11250003.2015.1022235.
- Chadwick, DDA, Pritchard, EG, Bradley, P. m.fl. (2021). A novel 'triple drawdown' method highlights deficiencies in invasive alien crayfish survey and control techniques. *J. Appl. Ecol.* 58: 316– 326. Doi: 10.1111/1365-2664.13758.
- Cheung, W. W. L., Pitcher, T. J. och Pauly, D. (2005) A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biological Conservation* 124: 97-111.
- Church, K., Iacarella, J. och Ricciardi, A. (2017) Aggressive interactions between two invasive species: the round goby (*Neogobius melanostomus*) and the spinycheek crayfish (*Orconectes limosus*). *Biol Invasions* (2017) 19:425–441, doi: 10.1007/s10530-016-1288-x.
- Clavero M, Pou-Rovira Q, Zamora L. (2009) Biology and habitat use of threespined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in intermittent Mediterranean streams. *Ecology of Freshwater Fish* 18: 550–559.
- Copp G.H., Templeton M., Gozlan R.E. (2007) Propagule pressure and the invasion risks of non-native freshwater fishes in Europe: a case study of England. *J Fish Biol* 71 (Suppl D):148–159
- Cott, P.A., Guzzo, M.M., Chapelsky, A.J. m.fl. (2015) Diel bank migration of Burbot (*Lota lota*). *Hydrobiologia* 757: 3–20.
<https://doi.org/10.1007/s10750-015-2257-6>.
- Cukerzis, J.M. (1978) On acclimatization of *Pacifastacus leniusculus* Dana in an isolated lake. *Freshwater Crayfish* 4(1): 445-450.
- Cukerzis, J.M. (1988). *Astacus astacus* in Europe. In: D.M. Holdich and R.S. Lowery (eds), *Freshwater crayfish: biology, management and exploitation*. Croom Helm, London, pp: 309-340.
- Dana, E.D., López-Santiago, J., García-de-Lomas, J., García-Ocaña, D.M., Gámez, V. och Ortega, F. (2010) Long-term management of the invasive *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) in a small mountain stream. *Aquatic Invasions*, 5 (3): 317-322. Doi: 10.3391/ai.2010.5.3.10.
- Degerman, E. (2004). Fisk, fiske och miljö i de fyra stora sjöarna från istid till nutid.

- Degerman E., Nilsson P.A., Nyström P., Nilsson E. och Olsson K. (2007) Are fish populations in temperate streams affected by crayfish? - A field survey and prospect. *Environmental Biology of Fishes*, 78, 231-239.
- Dong, Q., and Polis, G.A. (1992) The dynamics of cannibalistic populations: a foraging perspective, sidorna 13-37 i M. A. Elgar, and B. J. Crespi, eds., *Cannibalism Ecology and Evolution among Diverse Taxa*, Oxford University Press, Oxford.
- Dorn N.J. och Wojdak J.M. (2004) The role of omnivorous crayfish in littoral communities. *Oecologia*, 140: 150–159, doi: 10.1007/s00442-004-1548-9.
- Eklund, A. (1998) Vattentemperaturer i sjöar, sommar och vinter -resultat från SMHIs mätningar. SMHI rapport om hydrologi nr 74 (36 sidor)
- Eklund, A., Tofeldt, L., Tengdelius-Brunell, J., Johnell, A., German, J., Sjökvist, E., Rasmusson, M. och Andersson, E. (2016) Vattennivåer, tappningar, vattentemperaturer och is i Vättern Beräkningar för dagens och framtidens klimatförhållanden. SMHI klimatologi Nr 42 (46 sidor).
- Elser, J. J., Junge, C. och Goldman, C. R., 1994. Population structure and ecological effects of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* in Castle Lake, California. *Great Basin Naturalist* 54: 162-169.
- Engdahl, F., Fjälling, A., Sandström, A., Bohman, P. och Edsman, L. (2013). A Trial of Natural Habitat Enclosure Traps as a Sampling Tool for Juvenile Crayfish. *Freshwater Crayfish* 19(2): 137-144.
- Ercoli, F. (2014) A comparison of the impacts of introduced signal crayfish and native noble crayfish in boreal lake ecosystems. Doktorsavhandling, University of Jyväskylä (34 sidor).
- EU (2014) Europaparlamentets och rådets förordning (EU) nr 1143/2014 av den 22 oktober 2014 om förebyggande och hantering av introduktion och spridning av invasiva främmande arter.
- EU (2016). Kommissionens genomförandeförordning av den 13 juli 2016 om antagande av en förteckning nr 2016/1141 över invasiva främmande arter av unionsbetydelse i enlighet med Europaparlamentets och rådets förordning (EU) nr 1143/2014.
- FAO (2003) Fish Stock Assessment Manual. Editor: Cadima, E.L. FAO Fisheries Technical paper 393. ISBN 92-5-104505-4.
- Findlay, J.D.S. (2013) Impacts of signal crayfish on stream fishes, Durham theses, Durham University. <http://etheses.dur.ac.uk/6967/>
- Fjälling, A. (2011) The enclosure trap, a new tool for sampling juvenile crayfish. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 401, 09.
- Fjälling, A. (2021) Tidigare forskare vid SLU Aqua:s Sötvattenslaboratorium, muntligen 2021-04-16.

- Flint, R.W. (1975) The natural history, ecology, and production of the crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a subalpine lacustrine environment. Doktorsanhandling, University of California, Davis (150 sidor).
- Flint, R.W. (1977) Seasonal Activity, Migration and Distribution of the Crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in Lake Tahoe. American Midland Naturalist, 97(2): 280-292
- Foster, J. (1993) The relationship between refuge size and body size in the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Lereloulet). Freshwater crayfish, 9: 345-9.
- Fryxell D.C., Diluzio A.R., Friedman M.A., Menge N.A. och Palkovacs E.P. (2016) Cross-habitat effects shape the ecosystem consequences of co-invasion by a pelagic and a benthic consumer. Oecologia. Oct;182(2): 519-28. Doi: 10.1007/s00442-016-3663-9. Epub 2016 May 31. PMID: 27245344.
- Fürst, M. (1975) Introduction of *Pacifastacus leniusculus* (Dana) into Sweden: Methods, results and management. Freshwater crayfish 3(1): 229-247.
- Fürst, M. (2021) Tidigare laboratoriechef vid Sötvattenslaboratoriet i Drottningholm, muntligen 2021-04-26.
- Goldman C.R. och Rundquist, J.C. (1977) A comparative ecological study of the California crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), from two subalpine lakes (Lake Tahoe and Lake Donner). Freshwater Crayfish 3(1): 51-80.
- Guan, R. Z. (1994) Burrowing behaviour of signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), in the River Great Ouse, England. Freshwater Forum 4: 155-168.
- Guan, R.Z., (2000) Abundance and production of the introduced signal crayfish in a British lowland river. Aquat. Int. 8: 59–76.
- Guan, R.Z. och Wiles, P. (1997) The home range of the signal crayfish in a British lowland river Freshw. Forum, 8: 45-54.
- Gustafsson, S. (2021) Yrkesfiskare i Vättern (Hjo), muntligen 2021-07-15.
- Gustavsson, K. (2021) Yrkesfiskare i Vänern (Vänersnäs), muntligen 2021-07-17.
- Halldén, A. (2021) Länsfiskekonsulent vid länsstyrelsen i Jönköpings län, muntligen 2021-10-29.
- Hammar, J. (2006) Varför har den unga storrödingens tillväxt försämrats i Vättern under perioden 1972-2004? Fiskeriverkets Sötvattenslaboratorium. Opublicerat material.
- Hansen, G., Hein, C., Roth, B., Zanden, J.V., Gates, J. och Latzka, A. (2013) Food web consequences of long-term invasive crayfish control. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 70: 1109–1122. DOI: 10.1139/cjfas-2012-0460.

Haubrock, P.J., Inghilesi, A.F., Mazza, G. m.fl. (2019) Burrowing activity of *Procambarus clarkii* on levees: analysing behaviour and burrow structure. *Wetlands Ecol Manage* 27, 497–511. Doi: 10.1007/s11273-019-09674-3.

Haubrock, PJ, Pilotto, F, Innocenti, G, Cianfanelli, S, Haase, P. (2021) Two centuries for an almost complete community turnover from native to non-native species in a riverine ecosystem. *Glob Change Biol*, 27: 606– 623. Doi: 10.1111/gcb.15442

Havs- och vattenmyndigheten (2004) Fiskeriverkets föreskrifter (FIFS 2004:37) om fiske i sötvattensområdena. Uppdaterad 2020-07-01.

Havs- och vattenmyndigheten (2016) Författare: Bergquist, B., Edsman, L. och Bohman, P. Undersökningstyp för miljöövervakning: Provfiske efter kräfta i sjöar och vattendrag (41 s): <https://www.havochvatten.se/download/18.2daa1277152c4afdb30b9ad5/1456319302311/undersokstyp-provfiske-efter-kraftor-i-sjoar-och-vattendrag.pdf>

Havs- och vattenmyndigheten (2019) Fritidsfisket i Sverige. En inblick i fritidsfiskets omfattning under åren 2013-2017. Havs- och vattenmyndigheten. Rapport 2019:5, 34 sidor.

Havs- och vattenmyndigheten (2020) Hanteringsprogram för signalkräfta. Havs- och vattenmyndighetens rapport 2020:27. ISBN 978-91-88727-60-2 (48 sidor): <https://www.havochvatten.se/download/18.634a809a16ec3bc3b78cc440/1593527595611/rapport-2019-27-hanteringsprogram-for-signalkrafta.pdf>

Havs- och vattenmyndigheten (2021a) Grundläggande statistik från yrkesfisket i de stora sjöarna Vänern, Vättern, Hjälmaren och Mälaren 2020.

Havs- och vattenmyndigheten (2021b) Fisk- och skaldjursbestånd i hav och sötvatten 2020 Resursöversikt. ISBN 978-91-89329-05-8 (346 sidor): <https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/aqua/externwebb/sidan-publikationer/resursoversikten/resursoversikt-2020-2021-02-15.pdf>

Havs- och vattenmyndigheten (2022) Fisk- och skaldjursbestånd i hav och sötvatten 2021 Resursöversikt. Under produktion: <https://www.slu.se/institutioner/akvatiska-resurser/sok-publikation/fiskbestand-och-miljo-i-hav-och-sotvatten/>

Holdich, D.M., James, J., Jackson, C. och Peay, S. (2014) The North American signal crayfish, with particular reference to its success as an invasive species in Great Britain, *Ethology Ecology & Evolution*, 26(2-3): 232-262, DOI: 10.1080/03949370.2014.903380.

Houghton, R. J., Wood, C. och Lambin, X. (2017) Size-mediated, density-dependent cannibalism in the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) (Decapoda, Astacidea), an invasive crayfish in Britain, *Crustaceana*, 90(4), 417-435. doi: <https://doi.org/10.1163/15685403-00003653>.

Huner, J. V., and C. Jeske (2001). Observations on the occurrence and food habits of Double-crested Cormorants and Neotropic Cormorants in south Louisiana crawfish ponds. *Journal of Louisiana Ornithology* 5:22–30.

Jansson, T., Degerman, E., Edsman, L., Bergqvist, B. (2008) Utveckling av metodik för kvantifiering av flodkräfta med elfiske i vattendrag. Rapport från Sötvattenslaboratoriet (2008-12-17), 23 sidor.
<https://www.yumpu.com/sv/document/read/19707219/utveckling-av-metodik-for-kvantifiering-av-flodkrafta-lansstyrelserna>

Jansson, T. (2018) Provfiske i Nolbyälvens avrinningsområde 2017. Länsstyrelsen i Västra Götalands län. Rapport 2018:36, 24 sidor.

Johansson, A. (2010). Kräftprovfiske i Vättern 2007. Rapport nr 106 från Vätternvårdsförbundet i samverkan med länsstyrelsernas fiskefunktioner (44 sidor).

Johnson, M. F., Rice, S.P. och Reid, I. (2010) Topographic disturbance of subaqueous gravel substrates by signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Geomorphology* 123:269–278.

Jussila J, Tiitinen V, Makkonen J, Kokko H, Bohman P. och Edsman L. (2021). Eroded Swimmeret Syndrome: Update of the Current Knowledge. *Freshwater Crayfish* 26(1):63-68. doi: 10.5869/fc.2021.v26-1.63

Karlsson, S. (2013.) Harr (*Thymallus thymallus*) i Vätterbäckarna- En studie om samband mellan bottenfauna och harrens förekomst. Kandidatarbete i ekologi vid högskolan i Skövde.

Kilada, R. och Driscoll, J.G. (2017) Age determination in crustaceans: a review. *Hydrobiologia* (2017) 799:21–36.

Kinsten, B., Ragnarsson, H. m.fl. (2012). Glacialrelikter och makrozooplankton i Väner och Vättern 2011. Rapport nr 115 från Vätternvårdsförbundet.

Kirjavainen, K. and Westman, K. (1994) Comparative growth from length composition and mark-recapture experiments for noble crayfish (*Astacus astacus*) and signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Finland. *Nordic J. Freshw. Res.* 69, 153-161.

Kozak, P., Buric, M., Kanta, J., Kouba, A., Hamr, P., Policar. (2009) The effect of water temperature on the number of moults and growth of juvenile signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana. *Czech J. Anim. Sci.*, 54(6): 286–292.

Krögerström, L. och Bohman, P. (2015) Bekräfta dina vatten – en handbok i förvaltning av sötvattenskräftor. Sveriges fiskevattenägareförbund (100 sidor). ISBN: 978-91-637-7968-8.

Kyrkander, T. och Örnberg, J. (2012). Vegetationsundersökning i Vättern 2011. FAKTA från Vätternvårdsförbundet Nr 9: 2012.

- Kyrkander, T. och Örnberg, J. (2018). Makrofyter i Vättern 2015-2017. Vättern-fakta från Vätternvårdsförbundet Nr 6: 2018 (68 sidor).
- Kyrkander, T., Örnberg, J. och Bertilsson, A. (2015) Undervattensväxter. Rapport nr 120 från Vätternvårdsförbundet (60 sidor).
- Lagrange, C., Podgorniak, T., Lecerf, A. och Bollache, L. (2014) An invasive species may be better than none: invasive signal and native noble crayfish have similar community effects. *Freshwater Biology*, 59: 1982-1995. Doi: 10.1111/fwb.12401.
- Larson, E.R., Abbott, C.L., Usio, N., Azuma, N., Wood, K.A., Herborg, L.-M. och Olden, J.D. (2012) The signal crayfish is not a single species: cryptic diversity and invasions in the Pacific Northwest range of *Pacifastacus leniusculus*. *Freshwater Biology*, 57: 1823-1838.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02841.x>
- Lessmark, O. (2002) Små kräftor? En undersökning av signalkräftbeståndens storlekssammansättning i Kronobergs län 2002. ISSN 1103-8209, meddelande 2003:04 (14 sidor).
- Lewis, S. D. (2002) Crayfish of commercial importance - *Pacifastacus*. I: *Biology of freshwater crayfish*. Ed: Holdich, D. M. Blackwell Science pp. 511- 540.
- Lewis S. D. & Horton H. F. (1997) Life history and population dynamics of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in Lake Billy Chinook, Oregon. *Freshwater Crayfish* 11: 34–53.
- Lindell, M., Johansson, T., Erikssen, P., Thörne, L. och Norrgård, J. (2008) Bevarandeplan för Natura 2000 i Vättern. Rapport nr 95 från Vätternvårdsförbundet.
- Linderfalk, R., Halldén, A. och Berndt, K. (2018) Fritidsfisket i Vättern 2015 – Resultat från enkätundersökning och fältobservationer. Rapport nr 130 från Vätternvårdsförbundet (18 sidor).
- Lindqvist, O.V. (1977) On the principles of management strategies of crayfish and fish populations. *Freshwater Crayfish* 3(1): 249-261.
- Lindqvist, O.V. och Lahti, E. (1983) On the sexual dimorphism and condition index in the crayfish, *Astacus astacus* L. in Finland. *Freshwater Crayfish* 5(1): 11-Mar.
- Ljung, M. (2004) Kräftpörfiske i Vättern 2003. Rapport nr 87 från Vätternvårdsförbundet (34 sidor).
- Lodge, D.M. och Hill, A.M. (1994). Factors governing species composition, population size and productivity of coolwater crayfish. *Nordic Journal of Freshwater Research* 69:111-136.
- Lowery, R. S. (1988) Growth, moulting and reproduction. Pages 83-113 in D. M. Holdich and R. S. Lowery, editors. *Freshwater crayfish: biology, management and exploitation*. Croom Helm, London.

Länsstyrelsen i Jönköpings län (2006) Varför minskar signalkräftan? En utvärdering av kräftornas reproduktion 2000-2005. Meddelande nr 2006:30 (23 sidor).

Maguire, I., Klobucar, G.I.V. och Erben, R. (2005) The relationship between female size and egg size in the freshwater crayfish *Austropotamobius torrentium*. Bull. Fr. Pêche Piscic. (376-377) 777-785, DOI: 10.1051/kmae:2005032

Mason, J.C. (1975) Crayfish production in a small woodland stream. Freshw. Crayfish, 2: 449-479.

Mason, J.C. (1978) Effects of temperature, photoperiod, substrate and shelter on survival, growth and biomass accumulation of juvenile *Pacifastacus leniusculus* in culture. Freshwater Crayfish 4(1): 73-82.

Mathers, K.L., Chadd, R.P., Dunbar, M.J., Extence, C.A., Reeds, J., Rice, S.P. och Wood, P.J. (2016) The long-term effects of invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on instream macroinvertebrate communities. Science of The Total Environment, 556: 207-218

Momot, W. T. (1966). Upstream movement of crayfish in an intermittent Oklahoma stream. American Midland Naturalist, 75, 150-159.

Momot, W.T., Gowing, H. och Jones, P.D. (1978) The dynamics of crayfish and their role in ecosystems. The American Midland Naturalist, 99: 10-35.

Montes, C., Bravo, M. A., Baltanás, A., Duarte, C. och Gutiérrez-Yurrita, P. J. (1993) Bases ecológicas para la gestión del cangrejo rojo en el Parque Nacional de Doñana â Instituto Nacional para la Conservacion de la Naturaleza (ICONA), Universidad Autónoma de Madrid (UAM). Madrid, Spain

Naturvårdsverket (2007) Ekosystemansatsen – en väg mot bevarande och hållbart nyttjande av naturresurser. Rapport 5782 (50 sidor).

Naturvårdsverket (2008). Nationell strategi och handlingsplan för främmande arter och genotyper. Rapport 5910. ISBN 978-91-620-5910-1 (249 sidor).

Naturvårdsverket, förf: Lingdell, P-E och Engblom, E. (2009) Vad säger bottenfaunan? Utvärdering av bottenfaunaundersökningar. Rapport 5634 (207 sidor).

Nilsson, E. (2008). Species interactions in streams – effects of predation, competition and ecosystem properties. Doktorsavhandling. Department of Ecology, Lund University.

Nilsson, N. (2009). Vätternharren. Rapport nr 97 från Vätternvårdsförbundet.

Nilsson, N. (2014). Kort sammanställning av kräftfiskena i sex Vätterbäckar våren 2013. FAKTA från Vätternvårdsförbundet Nr 2:2014 (28 sidor).

- Nisikawa, U. (2010). Crayfish as keystone species : roles of omnivory and ecosystem engineering in stream ecosystems (Miyadi Award). Japanese Journal of Ecology 60 (3): 303-317. Doi: 10.18960/seitai.60.3_303.
- Nolfi, J.R. (1978) The social ecology of crayfish fisheries. Freshwater Crayfish 4(1): 207-214.
- Norrgård, J. (2010) Bakgrundsdokument till Förvaltningsplan för fisk och fiske i Vättern 2009-2013. Rapport 103. Vätternvårdsförbundet.
- Nowicki, P., Tirelli, T., Mussat Sartor, R. m.fl. (2008) Monitoring crayfish using a mark-recapture method: potentials, recommendations, and limitations. Biodivers Conserv 17, 3513–3530.
- Nyberg, P och Degerman, E. (2012). Predation på rödingrom från signalkräftor och fisk i Vättern. Rapport nr 108 från Vätternvårdsförbundet.
- Nyström, P (1999). The effects of crayfish on interactions in freshwater benthic communities. Doktorsavhandling. Department of Ecology, Lund University.
- Nyström, P. (2002) Ecology. In Biology of freshwater crayfish. Edited by D.M. Holdich. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp 192-235.
- Nyström, P. (2005) Non-lethal predator effects on the performance of a native and an exotic crayfish species. Freshwater Biology, 50: 1938–1949.
- Nyström, P., Jansson, T. och Edsman, L. (2018). Kräftodlingens ABC. Handbok för odlare. Institutionen för akvatiska resurser, Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm Lysekil Öregrund (33 sidor).
- Nyström, P. och Perez, J.R. (1998) Crayfish predation on the common pond snail (*Lymnaea stagnalis*): the effect of habitat complexity and snail size on foraging efficiency. Hydrobiologia, 368: 201-8.
- Nyström, P. och Stenberg, M. (2008) Våra sötvattenkräftor – spelar de någon roll? Rapport från Stockholm Vatten (25 sidor).
- Nyström, P., Stenberg, M, Sandström, A., Edsman, L., Bohman, P., Asp, A., Engdahl, F., Fjälling, A. och Ågren, M. (2013). Förvaltning av signalkräfta i sjöar – en litteraturstudie. Aqua reports 2013:1. Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm (46 s).
- Nyström, P., Stenroth, P., Holmqvist, N., Berglund, O., Larsson, P. och Granéli, W. (2006). Crayfish in lakes and streams: individual and population responses to predation, productivity and substratum availability. Freshwater Biology 52: 2096-2113.
- Nyström, P. och Strand, J.A. (1996). Grazing by a native and an exotic crayfish on aquatic macrophytes. Freshwater Biology 36: 631-646.
- Nyström, P., Svensson, O., Lardner, B., Brönmark, O. och Granéli, W. (2001) The influence of multiple introduced predators on a littoral pond community. Ecology 82: 1023-1039.

- Odelström T (1983). A portable hydraulic diver-operated dredge-sieve for sampling juvenile crayfish. Description and experiences. *Freshwater Crayfish* 5: 270–274.
- Olsson, A. (2007). Undervattensvegetation i Vättern 2005. Rapport 93 från Vätternvårdsförbundet (60 sidor).
- Olsson, K. (2008). Dynamics of omnivorous crayfish in freshwater ecosystems. Doktorsavhandling. Department of Ecology, Lund University.
- Olsson, K., Stenroth, P., Nyström, P. och Granéli, W. (2009) Invasions and niche width: does niche width of an introduced crayfish differ from a native crayfish? *Freshwater Biology* 54, 1731–1740
- Paragamian, V.L. (2010) Increase in Abundance of Signal Crayfish May be Due to Decline in Predators, *Journal of Freshwater Ecology*, 25:1, 155-157, DOI: 10.1080/02705060.2010.9664369.
- Peay, S. (2002) Guidance on Habitat for White-clawed Crayfish and its Restoration. Environment Agency Technical Report W1-067/TR. English Nature and the Environment Agency (72 sidor).
- Peay, S., Guthrie, N., Spees, J., Nilsson, E. och Bradley, P. (2009) The impact of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on the recruitment of salmonid fish in a headwater stream in Yorkshire, England. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 12: 394-395. Doi: 10.1051/kmae/2010003.
- Peay, S. och Rogers, D. (1999) The peristaltic spread of Signal Crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in the River Wharfe, Yorkshire, England. *Freshwater Crayfish* 12: 665-676.
- Perez, J.R., Carral, J.M., Celada, J.D., Muñoz, C., Sáez-Royuela, M. och Antolin, J.I. (1999). The possibilities for artificial incubation of white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes* Lereboullet) eggs: Comparison between maternal and artificial incubation. *Aquaculture* 170(1): 29–35.
- Persson, J., Bohman, P. och Edsman, L. (2021) Kräftbestånden i Hjälmaren, Vänern och Vättern - En utvärdering av provfisken och provtagningar av yrkesfiskarnas fångster 2020, *Aqua reports* 2021:4, 90 s.
- Petrusek, A., Filipova, L., Kozubíková-Balcarová, E. och Grandjean, F. (2017) High genetic variation of invasive signal crayfish in Europe reflects multiple introductions and secondary translocations. *Freshwater Science*. 36(4): 838–850. DOI: 10.1086/694866.
- Polis, G.A. (1981) The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Ann. Rev. Ecol. Sys.*, 12: 225-251.
- Price, J.O. och Payne, J.F. (1978) Multiple summer molts in adult *Orconectes neglectus chaenodactylus* Williams. *Freshwater Crayfish* 4(1): 93-104.
- Ranta, E. och Lindström, K. (1993) Body size and shelter possession in mature signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*. *Annales Zoologici Fennici*, 30(2): 125-132

- Reynolds, J.D. (2011) A review of ecological interactions between crayfish and fish, indigenous and introduced. *Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst.* 401(10): 1-21. Doi: 10.1051/kmae/2011024.
- Reynolds, J., Souty-Grosset, C. och Richardson, A. (2013) Ecological Roles of Crayfish in Freshwater and Terrestrial Habitats. *Freshwater Crayfish* 9 (2):197-218.
- Richardson, D.M. och Pysek, P. (2008) Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. *Diversity and Distributions*, (Diversity Distrib.) 14: 161–168.
- Ricker, W.E. (1975) Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 191: 882.
- Rogell, B. och Bohman, P. (2021) Sambandet mellan fisketid och fångst i yrkesfisket efter signalkräfta i Vättern: En experimentell undersökning. PM 2021-11-22 (SLU ID: SLU.aqua.2021.5.4225), 9 sidor.
- Roje, S., Richter, L., Worischka, S., Let, M., Vesely, L. och Buric, M. (2021) Round goby versus marbled crayfish: alien invasive predators and competitors. *Knowl. Managt. Aquat. Ecosyst.* 422 (18): 1-9.
- Roth, B.M., Tetzlaff, J.C., Alexander, M.L. och Kitchell, J.F. (2007) Reciprocal relationships between exotic rusty crayfish, macrophytes, and *Lepomis* species in northern Wisconsin Lakes. *Ecosystems* 10:75–86.
- Ruokonen, T. (2012a) Ecological Impacts of Invasive Signal Crayfish In Large Boreal Lakes. Doktorsavhandling. Faculty of Mathematics and Science, University of Jyväskylä, Finland.
- Ruokonen, T.J., Karjalainen, J., Kiljunen, M. m.fl. (2012b) Do introduced crayfish affect benthic fish in stony littoral habitats of large boreal lakes?. *Biol Invasions* 14, 813–825. Doi: 10.1007/s10530-011-0118-4
- Ruokonen, T., Kiljunen, M., Karjalainen, J. och Hämäläinen, H. (2012c) Invasive crayfish increase habitat connectivity: a case study in a large boreal lake. *Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst.*, 407, 08 DOI: 10.1051/kmae/2013034
- Ruokonen, T., Karjalainen, J. och Mämäläinen, H. (2014) Effects of an invasive crayfish on the littoral macroinvertebrates of large boreal lakes are habitat specific. *Freshwater Biology* 59: 12–25.
- Ruokonen, T.J., Keskinen, T., Luoma, M., Leskelä, A. and Suuronen, P. (2021), The effect of LED lights on trap catches in Finnish inland fisheries. *Fish Manag Ecol*, 28: 211-218. <https://doi.org/10.1111/fme.12482>
- Sakai, A., Allendorf, F.W., Holt, J.S. m.fl. (2001) The Population Biology of Invasive Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2001 32:1, 305-33.
- Sanders, H., Rice, S.P. och Wood, P.J. (2021) Signal crayfish burrowing, bank retreat and sediment supply to rivers: A biophysical sediment budget. *Earth Surf. Process. Landforms*. 46: 837– 852. Doi: 10.1002/esp.5070.

Sandström, A., Norrgård, J., Dannewitz, J., Bergstrand, E. (2009) Kan införandet av fiskefria områden vända trenden för fisken i Vättern? Resultat från övervakningsprogram och inventeringar i Vättern 2005-2007. Rapport 96 från Vätternvårdsförbundet, 74 sidor.

Sandström, A., Andersson, M., Asp, A., Bohman, P., Edsman, L., Engdahl, F., Nyström, P., Stenberg, M., Hertonsen, P., Vrålstad, T. och Graneli, W. (2014a) Population collapses in introduced non-indigenous crayfish. *Biological Invasions* 51: 544-533.

Sandström A., Asp A., Axenrot T., Petersson E., Ragnarsson-Stabo H. och Snickars, M. (2014b) Teknisk rapport för projektet: "Utveckling av fredningsområden som förvaltningsinstrument i sötvatten". Pilotprojekt (Dnr: SLU: SLU.aqua.2013.5.1-447) inom ramen för Europeiska fiskerifonden (71 sidor).

Sandström, A., Ragnarsson-Stabo, H., Axenrot, T. och Bergstrand, E. (2014c) Has climate variability driven the trends and dynamics in recruitment of pelagic fish species in Swedish Lakes Vänern and Vättern in recent decades?, *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 17:4, 349-356, DOI: 10.1080/14634988.2014.975668

Savolainen, R., Westman, K. & Pursiainen, M. (1997) Fecundity of Finnish noble crayfish, *Astacus astacus* L., and signal crayfish *Pacifastacus leniusculus*, in various natural habitats and in culture. *Freshwater Crayfish* 11, 319-338.

Setzer, M. (2017) Förvaltningsplan fisk och fiske Vättern 2017-2022. Rapport 127 från Vätternvårdsförbundet (148 sidor).

Setzer, M., Norrgård, J. och Jonsson, T. (2011). An invasive crayfish affects egg survival and the potential recovery of an endangered population of Arctic charr. *Freshwater Biology* 56:2543-2553.

Setzer, M. och Jansson, T. (2012) Stomach content analyses to investigate longterm changes in a pelagic ecosystem. Från The decline of great Arctic charr in Lake Vättern – empirical and theoretical analyses of suggested causes (doktorsavhandling). Linköping Studies in Science and Technology, Dissertation No. 1447.

Sjöstrand, P. (2003) Strandnära elfiske i Högländssjöar en metod för ökad kännedom om fiskarters förekomst. Länsstyrelsen i Jönköpings län. Meddelande 2003:11, 26 sidor. <https://www.diva-portal.org/smash/get/diva2:880527/FULLTEXT01.pdf>

SLU, Sveriges lantbruksuniversitet (2021a) Flodkräfta och signalkräfta: <https://www.slu.se/institutioner/akvatiska-resurser/radgivning/kraftor-och-kraftfiske/sa-skiljer-du-flodkrafta-fran-signalkrafta/> (2021-06-11).

SLU, Sveriges lantbruksuniversitet (2021b). Datavärd för makrofytinventeringar inom miljöövervakningen: <https://www.slu.se/institutioner/vatten-miljo/datavardskap/registersida/> (2021-06-11).

Sousa, R., Nogueira, J.G., Ferreira, A., Carvalho, F., Lopes-Lima, M., Varandas, S. och Teixeira, A. (2019) A tale of shells and claws: The signal

- crayfish as a threat to the pearl mussel *Margaritifera margaritifera* in Europe. Science of The Total Environment, Vol 665: 329-337, doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.02.094.
- Souty-Grosset, C., Holdich, D. M., Noël, P. Y., Reynolds, J. D. och Haffner, P. (eds) 2006. Atlas of Crayfish in Europe. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 187 sidor. (Patrimoines naturels; 64).
- Spjut, D. (2020). Kräftprovfiske i Vättern 2018 – Analys och resultat. Rapport nr 135 från Vätternvårdsförbundet (76 sidor).
- Spjut, D. (2021). Strandnära provfiske i Vättern 2020- Analys och resultat. Rapport från Vätternvårdsförbundet Nr 142 (72 sidor).
- Stanton, J.A. (2004) Burrowing Behaviour and Movements of the Signal Crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana). Doktorsavhandling, Department of Biology, University of Leicester (129 sidor).
- Stebbing, P.D., Longshaw, M., Taylor, N., Norman, R., Lintott, R., Pearce, F., Scott, A. (2011) Review of methods for the control of invasive crayfish in Great Britain. Cefas Contract - Final Report C5471 (106 sidor).
- Stenroth, P. (2005). The different roles of crayfish in benthic food webs. Doktorsavhandling. Department of Ecology, Lund University.
- Stenroth, P., Holmqvist, N., Nyström, P., Berglund, O., Larsson, P. och Granéli, W. (2006) Stable isotopes as an indicator of diet in omnivorous crayfish (*Pacifastacus leniusculus*): the influence of tissue, sample treatment, and season. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 63(4): 821-831. Doi: 10.1139/f05-265.
- Strand, M., Aronsson, M. och Svensson, M. 2018. Klassificering av främmande arters effekter på biologisk mångfald i Sverige – ArtDatabankens risklista. ArtDatabanken Rapporterar 21. ArtDatabanken SLU, Uppsala.
- Sundblad, G., Sundelöf, A., Ovegård, M., Karlsson, M., Blomqvist, G., Carlstrand, H., Thörnqvist, S. (2018) Fritidsfiske inom fisk-, havs- och vattenförvaltningen. Nationell plan för datainsamling. Aqua reports 2018:22. Institutionen för akvatiska resurser, Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm Lysekil Öregrund (65 sidor).
- Sundblad, G., Rogell, B. och Ogonowski, M. (2021) Kunskapsunderlag för förvaltning av röding i Vättern (PM: 2021-11-08), 27 sidor.
- Ståhl, J. (2021) Yrkesfiskare och ordförande för Vätterns fiskareförbund, muntligen (2021-07-01).
- Söderbäck, B. 1995. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish lake: possible causes and mechanisms. Freshw. Biol., 33: 291-304.
- Söderhäll K och Cerenius L (1999). The crayfish plague fungus: history and recent advances. Freshwater Crayfish 12(1): 11-35.

- Taugböl, T., Skurdal, J., Burba, A., Munoz, C. och Sáez-Royuela, M. (1997) A test of crayfish predatory and nonpredatory fish species as bait in crayfish traps. *Fisheries Management and Ecology* 4: 127–134.
- Tröjbom, M., Grolander, S. och Lindeström, L. (2015) Metallbudget och källfördelning för Vättern, utvärdering på landskapsnivå 2010-2012. Rapport nr 123 från Vätternvårdsförbundet (154 sidor).
- Turley, M.D., Bilotta, G.S., Gasparrini, A., Sera, F., Mathers, K.L., Humpheryes, I. och England, J. (2017) The effects of non-native signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on fine sediment and sediment-biomonitoring. *Science of The Total Environment*, 601–602: 186-193. Doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.05.106.
- Vaeßen, S. och Hollert, H. Impacts of the North American signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on European ecosystems. *Environ Sci Eur* 27, 33 (2015). <https://doi.org/10.1186/s12302-015-0065-2>
- Velema, G.J., Rosenfeld, J.S. och Taylor, E.B. (2012) Effects of invasive American signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on the reproductive behaviour of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) sympatric species pairs. *Canadian Journal of Zoology*. 90(11): 1328-1338. <https://doi.org/10.1139/z2012-102>
- Vätternvårdsförbundet (1997) Regionalt program för samordnad miljöövervakning i Vättern och dess tillflöden (reviderad upplaga). Rapport nr 38 (35 sidor).
- Vätternvårdsförbundet (2009a). Förvaltningsplan för fisk och fiske i Vättern 2009-2013. Rapport nummer 102.
- Vätternvårdsförbundet (2009b) Vätternharren. Rapport nr 97 från Vätternvårdsförbundet i samverkan med länsstyrelsernas fiskefunktioner, 64 sidor.
- Vätternvårdsförbundet (2009c) Åtgärdsplan för fisk och fiske i Vätterns tillflöden. Rapport 104 från Vätternvårdsförbundet i samverkan med länsstyrelsernas fiskefunktioner (88 sidor).
- Vätternvårdsförbundet (2015) Författare: Medins havs- och vattenkon-sulter AB. Bottenfauna i Vätterns strandzon. Rapport nr 121 (64 sidor).
- Vätternvårdsförbundet (2020a) Nätprovfisket i Vättern 2015 – Analys och resultat. Rapport nummer 134, 68 sidor.
- Vätternvårdsförbundet (2020b) Nätprovfiske i Vättern 2019 - Analys och resultat. Rapport nummer 137, 52 sidor. <https://www.vattern.org/wp-content/uploads/2020/06/Rapport-137-Provfiske-i-V%C3%A4ttern-2019.pdf>
- Vätternvårdsförbundet (2021a) <https://www.vattern.org/sa-mar-vattern/status-och-hantering-av-utslapp/> 2021-06-22.
- Vätternvårdsförbundet (2021b) <https://www.vattern.org/vatternvards-forbundet/vatterns-tillstand-historiska-och-framtida-utmaningar/> 2021-06-21.

Vätternvårdsförbundet (2021c) Strandnära provfiske i Vättern 2020 - Analys och resultat. Rapport nummer 142 (72 sidor). <https://www.vat-tern.org/wp-content/uploads/2021/08/142-Strandnara-natprovfiske-i-Vattern2020.pdf>

Wahle, R.A. (2003) Revealing stock–recruitment relationships in lobsters and crabs: is experimental ecology the key? Fisheries Research, Volume 65, Issues 1–3, pp 3-32, ISSN 0165-7836.

Westman, K. (1973) Cultivation of the American crayfish *Pacifastacus leniusculus*. Freshwater Crayfish 1:211 -220.

Westman, K. och Savolainen, R. (2001) Long term study of competition between two co-occurring crayfish species, the native *Astacus astacus* L. and the introduced *Pacifastacus leniusculus* Dana in a Finnish lake. Bull. Fr. Pêche Piscic., 361 (2001) 613-627 DOI: 10.1051/kmae:2001008.

Westman, K., Sumari, O. and Pursiainen, M. (1978) Electric fishing in sampling crayfish. Freshwater Crayfish 4(1): 251-255.

Whiteman, J.P., Elliott Smith, E.A., Besser, A.C., Newsome, S.D. (2019) A Guide to Using Compound-Specific Stable Isotope Analysis to Study the Fates of Molecules in Organisms and Ecosystems. Diversity 2019(11):8. <https://doi.org/10.3390/d11010008>

Wikström, S.A., Bryhn, A., Valman, M., Almqvist, G., Blenckner, T., Bodin, Ö., Nilsson, A. och Österblom, H. (2020) Ekosystemansatsen – praktiska erfarenheter från svensk havs- och vattenförvaltning. Naturvårdsverket Rapport nr 6934, ISBN 978-91-620-6934-6 (36 sidor).

Wilander, A. och Willén, E. (1996) Vättern och dess tillflöden 1971-96. Rapport nr 40 från Vätternvårdsförbundet (92 sidor).

Worster, D. (1994) Nature's economy- A history of ecological ideas. 2nd edition. University of Kansas. ISBN: 9780521468343 (526 sidor).

Wutz, S. och Geist, J. (2013) Sex- and size-specific migration patterns and habitat preferences of invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana). Limnologica 43: 59–66

Örnborg, J. (2021), delägare av företaget Örnborg Kyrkander Biologi och Miljö AB, muntligen (2021-07-02).

