



Aqua reports 2013:1

## **Förvaltning av signalkräfta i sjöar – en litteraturstudie**

Per Nyström, Marika Stenberg, Alfred Sandström, Lennart Edsman,  
Patrik Bohman, Anders Asp, Fredrik Engdahl, Arne Fjälling, Mattias Ågren



Sveriges lantbruksuniversitet  
Swedish University of Agricultural Sciences

Institutionen för akvatiska resurser

## Förvaltning av signalkräfta i sjöar – en litteraturstudie

Per Nyström<sup>1</sup>, Marika Stenberg<sup>1</sup>, Alfred Sandström<sup>2</sup>, Lennart Edsman<sup>2</sup>,  
Patrik Bohman<sup>2</sup>, Anders Asp<sup>2</sup>, Fredrik Engdahl<sup>2</sup>, Arne Fjälling<sup>2</sup>, Mattias Ågren<sup>2</sup>

### Adress

<sup>1</sup> Ekoll AB, Majgatan 17 b, 215 65 Malmö

<sup>2</sup> SLU, Institutionen för akvatiska resurser, Sötvattenslaboratoriet,  
Stångholmsvägen 2, 178 93 Drottningholm

februari 2013

SLU, Institutionen för akvatiska resurser

Aqua reports 2013:1

ISBN: 978-91-576-9120-0 (elektronisk version)

### Vid citering uppge:

Nyström, P., Stenberg, M., Sandström, A., Edsman, L., Bohman, P., Asp, A., Engdahl, F.,  
Fjälling, A., Ågren, M. (2013). Förvaltning av signalkräfta i sjöar – en litteraturstudie.  
Aqua reports 2013:1. Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm. 46 s.

Rapporten kan laddas ned från

<http://www.slu.se/aquareports>

### E-post

Lennart.Edsman@slu.se

Rapportens innehåll har granskats av:

Magnus Appelberg, SLU, Institutionen för akvatiska resurser

Mats Ulmestrand, SLU, Havsfiskelaboratoriet

### Finansiärer

Europeiska fiskerifonden, Havs- och vattenmyndigheten

Framsida: Signalkräfta. Foto: Anders Asp.

Baksida: Provfiske av signalkräfta. Foto: Jennie Dahlberg.



Havs  
och Vatten  
myndigheten

## Sammanfattning

Fisket efter signalkräfta har fått allt större ekonomisk och social betydelse i Sverige. Trots detta saknas väl underbyggda råd för hur ett hållbart fiske ska bedrivas.

Projektet ”Utveckling av fisket efter signalkräfta – hur ska man optimera fiske och förutsäga risken för populationskollaps?” är ett projekt som delfinansieras av Europeiska fiskerifonden 2009-2013. Som en inledande del i detta projekt gjordes en litteratursammanställning, och baserat på denna har planeringen av det framtida arbetet kunnat konkretiseras.

Målsättningen med litteraturgenomgången var att identifiera vilken information om signalkräftans biologi och ekologi som behövdes för att kunna ta fram bra fiskerimodeller för hur ett hållbart fiske bör bedrivas. Dessutom var det viktigt att förstå varför vissa bestånd av signalkräfta har kollapsat.

Fångsterna av signalkräfta varierar mellan sjöar. Denna variation kan, i sjöar som inte är försurade, till stor del förklaras med hur stor andel av sjöns botten som är täckt med sten. Finns det mycket sten i en sjö finns det också mycket signalkräftor. Det finns några få studier i Sverige på signalkräftan där populationer har följts under en längre tid (minst 15 år). Dessa visar att fångst per mjärde och uttag av konsumtionskräftor varierar mellan olika år inom en sjö. Dessa variationer kan till viss del förklaras med temperaturen under föregående år, men mekanismen bakom detta är inte känd. Studier av andra arter sötvattenskräftor och en del marina skaldjur (t.ex. hummer) tyder på att rekryteringen (reproduktionsframgången) till viss del kan förklara variationerna i fångstnivåer mellan olika år.

Denna litteraturgenomgång visar att det saknas väsentlig information om signalkräftans ekologi och biologi för att kunna ta fram teoretiska modeller som ska ligga till grund för rekommendationer om hur ett hållbart fiske ska bedrivas. De beståndsanalyser som bedömts vara intressanta för signalkräfta kräver vissa dataunderlag för att ge tillförlitliga resultat. De enskilt viktigaste faktorerna är rekryteringsframgång, tillväxt, naturlig dödlighet, och detaljerad fiskeristatistik (ansträngning, selektivitet, fångster etc.). Med anledning av resultaten från denna litteraturgenomgång bedömdes följande insatser som prioriterade:

- undersöka betydelsen av honans storlek för rekryteringsframgång
- utveckla tekniken för märkning av kräftor i olika typer av bestånd för att sedan kunna använda återfångstdata för att bestämma individuell tillväxt, naturlig dödlighet och fiskeridödlighet
- uppskatta ytan tillgängligt kräfthabitat för olika kräftbestånd och bedöma i vilken mån det påverkar potentiellt fiskeuttag
- analysera ett flertal sjöar med och utan populationskollaps och undersöka vilka miljöfaktorer som kan förklara uppkomsten av kollaps
- analysera såväl pestfrekvens som infektionsgrad i enskilda kräftor och utvärdera om det finns en koppling mellan populationskollaps och ökade pestangrepp i sjöar

## Summary

The signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) was introduced to Sweden in 1969 to replace the native noble crayfish (*Astacus astacus*). Today signal crayfish fisheries in Sweden are of high commercial and recreational values. Despite this, there is an apparent lack of fisheries assessment models that can be used to give recommendations for sustainable signal crayfish fisheries in lakes. Moreover, there are several alarming reports of crashes of signal crayfish populations, and these crashes appear without any known reasons. This report was part of the project “Development of commercial fishing of signal crayfish - how can fishing be optimised and how can we predict the risk for population crashes?” and was partly financed by the European Union. The aim of the study was to review a number of potential assessment models. Furthermore we wanted to identify and summarise the available literature information needed to develop and implement crayfish population models, and to understand why populations of signal crayfish may crash.

Assessments of the status of crayfish fisheries need to be able to take into account and predict variation in catches between and within lakes. Variation in catches between non-acidified lakes seems to mainly be depended on substrate. Catches of signal crayfish are higher in lakes with a high proportion of the littoral zone covered with cobbles. Only limited information exists on temporal variation in catches within lakes. Studies on freshwater crayfish and lobsters indicate that one important factor for annual variation in recruitment may be the temperature in previous years.

There are several studies published on freshwater crayfish biology that all-together cover a vast range of their life-history. Nevertheless, we conclude that there are still crucial knowledge gaps needed to be bridged in order to develop and evaluate new assessment models for freshwater crayfish. The most important ones are growth (particularly for adults), natural mortality, recruitment and detailed fisheries statistics (selectivity, effort, catches, etc). Reliable estimates of these factors only exist for a very limited number of Scandinavian water bodies and results are often scattered and inconclusive.

The review revealed the following key aspects that should be given high priority within the project:

- validate if female size can be used as an indirect measurement of reproductive potential
- develop and use marking techniques for estimating growth and natural mortality in signal crayfish populations
- estimate carrying capacity for populations in lakes based on habitat availability and quality
- analyse if environmental factors can explain population crashes
- evaluate if crayfish plague can be a part of the explanation of population crashes

## Innehåll

1	Inledning.....	1
1.1	Bakgrund.....	1
1.2	Syfte med rapporten.....	2
2	Fisket efter signalkräfta .....	4
2.1	Yrkesfiske, kommersiellt fiske och fritidsfiske.....	4
2.2	Mellanårsvariation i kräftfångst inom en sjö .....	6
2.3	Kräftfångst varierar mellan sjöar.....	8
3	Vilka underlag behövs för att bedöma om fisket är hållbart? .....	13
3.1	Beståndsanalyser för skaldjur .....	13
3.2	Reproduktion och rekrytering .....	16
3.3	Tillväxt och åldersstruktur.....	21
3.4	Mortalitet och miljöns bärande förmåga .....	26
3.4.1	Fiskeridödlighet .....	26
3.4.2	Naturlig dödlighet .....	28
3.4.3	Habitatval, rörelsemönster och täthet.....	30
4	Slutsatser och visioner .....	36
5	Tack .....	38
6	Referenser .....	39





# 1 Inledning

## 1.1 Bakgrund

Signalkräftan har under det senaste decenniet ökat markant i betydelse för det svenska insjöfisket. Arten är numera, näst efter gösen, den mest betydelsefulla för fisket om man ser till infiskat värde. År 2009 utgjorde fångstvärdet av signalkräfta 27 % av det totala värdet i insjöfisket. Det sammanlagda värdet i första handelsledet har ökat med en faktor tio under perioden 2000-2009. Det samlade värdet i förstahandsledet för kräftfisket år 2008 var drygt 19 miljoner kronor, vilket kan jämföras med det samlade kommersiella värdet av torskfisket på Västkusten samma år, som uppgick till 10,7 miljoner kronor (SCB, 2010).

Mycket tyder på att denna ökning i signalkräftans betydelse för fisket kommer att fortsätta, åtminstone på kort sikt, förutsatt att bestånden förvaltas och utvecklas väl. Huvuddelen av det infiskade värdet härrör från Vättern och



Sortering på rist i Vättern. Foto: Fredrik Engdahl.

Hjälmmaren men stora fångster görs också i mindre sjöar. Utöver dessa finns också en stor framtida potential i Vänern och Mälaren förutsatt att kräftbestånden där utvecklas på samma sätt som i andra, liknande sjöar. I Vättern är yrkesfisket nästan helt beroende av signalkräftorna som står för cirka 95 % av det infiskade värdet i sjön.

Signalkräftan är också av stor betydelse för fisket på enskilt vatten samt för fritidsfisket i många sjöar och vattendrag. I Vättern har fångsterna i fritidsfisket skattats till 56 ton per år (Fiskeriverket, 2008). Signalkräftans ekonomiska betydelse för landsbygden är svår att skatta exakt eftersom en stor del av fisket sker på privat vatten och i liten skala, men sannolikt överstiger värdet 300 miljoner kronor (Fiskeriverket, 2000).

Trots att en del grunddata finns tillgängligt i den nationella KräftDataBasen (KDB, 2012), baseras den nuvarande förvaltningen av signalkräfta delvis på ett otillräckligt faktaunderlag. I viss mån beror detta på att förvaltningen inte hunnit svara på de krav och behov som ett snabbt växande fiske ställer. Även om det byggts upp en stor erfarenhetsmässig kunskapsbas saknas mer omfattande, sammanhållna och vetenskapligt väl underbyggda studier av hur signalkräfter i varierande typer av vatten reagerar på olika fiskestrategier. Vidare saknas kunskap om vad som kan ha orsakat de markanta och bestående fångstminskningar som rapporterats från vissa vatten. För att kunna utveckla ett hållbart fiske i framtiden är det också mycket viktigt att kunna bedöma hur variationer i kräftfångst och beståndsstruktur kan relateras till miljön och fiskets bedrivande. Detta är särskilt angeläget eftersom klimatförändringar (exempelvis ändrade nederbörds- och temperaturförhållanden) kan ha stor påverkan på signalkräftbestånden.

## 1.2 Syfte med rapporten

Denna kunskapssammanställning om signalkräftans biologi och populationsdynamik fyller två huvudsyften. Den ska (1) ge en samlad bild av

de vetenskapliga underlag som finns fram till 2010 och (2) identifiera områden där det idag råder en brist på kunskap, särskilt med avseende på underlag som är viktiga för förvaltningen. Särskild tonvikt kommer därför att läggas på underlag som behövs för att utveckla beståndsanalyser, som kan användas för att bedöma om ett kräftfiske är hållbart, och hur det ska kunna utvecklas på både kort och lång sikt. Denna rapport är en del av ett pågående projekt som genom ett samarbete mellan kräftfiskare, forskare och regionala myndigheter syftar till att ge en förbättrad rådgivning om kräftfiske. Projektet ”Utveckling av fisket efter signalkräfta -hur ska man optimera fisket och förutsäga risken för populationskollaps?” är delfinansierat av Europeiska fiskerifonden och tänkt att pågå mellan 2009-2013.



Agnad bur med märkta signalkräftor. Foto: Gustav Almqvist.

## **2 Fisket efter signalkräfta**

### **2.1 Yrkesfiske, kommersiellt fiske och fritidsfiske**

Totalt hade cirka 80 yrkesfiskare lämnat uppgift om kräftfiske under åren 2005-2009. Av dessa var cirka 75 verksamma i de stora sjöarna, de flesta i Vättern och Hjälmarén. De fem övriga var verksamma i mindre sjöar i södra Sverige. Endast ett mindre antal fiskare förädlar fångsten själva. Majoriteten säljer kräftorna direkt till särskilda uppköpare.

Det svenska insjöfisket efter signalkräfta är i de flesta hänseenden ett småskaligt fiske. Båtarna är sällan större än 8 meter. Fisket sker också med få undantag nära hemorten. Transporterna till och från fångstplatserna är företrädesvis korta, under 50 km i de flesta fall. Det dominerande redskapet är agnade burar eller mjärdar av olika slag. En sammanställning och jämförelse av olika redskap som används i kräftfiske visade att det är tydliga skillnader i antal fångade kräftor per natt och kräftornas storleksfördelning (Fjälling, 1990). Standardmjärden (Lini-typ, 14 mm maskvidd), som bland annat används vid provfisken (Edsman & Söderbäck, 1999), var jämförelsevis rymningssäker samtidigt som flera olika storlekklasser fångades.

I Vättern används oftast olika varianter av mjärdar och från och med 2008 ska två flyktöppningar (vilket underlättar för småkräftor att lämna buren) finnas på varje redskap, för att sortera bort kräftor under det gällande minimimåttet på 100 millimeter i Vättern. Om en sorteringsrist istället är monterad i båten behöver inte mjärdarna vara utrustade med flyktöppningar. Sorteringsrister är den vanligaste metoden i det yrkesmässiga fisket i Vättern. I Hjälmarén sorteras kräftorna huvudsakligen manuellt.

I det yrkesmässiga fisket läggs mjärdarna (betade med vitfisk) på en lang (en lång lina) med 25-50 mjärdar på varje lang. De flesta yrkesfiskare fiskar, när det är säsong i juli till september, med 50 och upp till 500 mjärdar per natt. Ett

fåtal fiskare använder upp mot 1500 redskap per natt. I de flesta fall sätts mjärdarna på grunt vatten (1-10 meters djup). Undantaget är Vättern där fisket sker även ända ned till cirka 30 meters djup och i undantagsfall ända ned till 50 meter. Fisket bedrivs på lokaler med stenbotten, vilken anses vara den mest fördelaktiga för kräftor (se vidare avsnittet ”Kräftfångst varierar mellan sjöar”). Under den mest intensiva fiskeperioden i augusti och början av september vittjas mjärdarna dagligen. Vanligtvis flyttas langan 10-15 meter efter varje vittjning för att ett nytt område ska fiskas av.

I både Vättern och Hjälmaran är det vanligt att den enskilda fiskaren flyttar stora mängder småkräftor från ett område till ett annat, för att på så sätt gradvis bygga upp ett bestånd på eget vatten.

Förutom det licensierade yrkesmässiga fisket i de stora sjöarna, där fångsterna de senaste åren varit ca 170 ton per år, finns ett omfattande kommersiellt fiske på enskilt vatten både i stora och små sjöar. Detta fiske bedrivs oftast på samma sätt som yrkesfisket, men är mer småskaligt. Det saknas säkra uppgifter om detta fiskes omfattning eller omsättning. Man har däremot försökt skatta omfattningen av kommersiellt fiske på enskilt vatten, bland annat utifrån enkätstudier. Fångstmängden i dessa fisken skattades år 2006 till 1200-1300 ton (Fiskeriverket, 2008). Några sjöar där detta småskaliga fiske bedrivs är Båven, Erken, Åmänningen och Nömmen. Till det småskaliga kommersiella fisket kan även räknas ”företagskräftfischen”. Dessa arrangeras ofta som kvällsfisken med övernattnig och kan lokalt vara viktiga för landsbygdsutvecklingen.

En stor andel av de årliga fångsterna i Sverige sker i fritidsfisket. Det här fisket utövas i huvudsak under augusti-september och bedrivs normalt med ett mindre antal mjärddar där fångsten är för egen konsumtion. Utifrån enkätundersökningar skattade man år 2005 den totala fångsten av fritidsfiskad signalkräfta i Sverige till 2200 ton varav 129 ton fångades i de stora sjöarna (Fiskeriverket, 2005). Vättern står här för en stor andel av den fritidsfiskade

fångsten. Fritidsfiskets fångst har skattats till 56 ton per år (Fiskeriverket, 2008). Uppgifter från 2006 indikerar att allmänhetens fångst av signalkräfta i Vättern det året, tillsammans med det som fiskas med stöd av enskild rätt, sannolikt var ungefär lika stor som yrkesfiskets fångst dvs. ca 99 ton (Fiskeriverket, 2008).

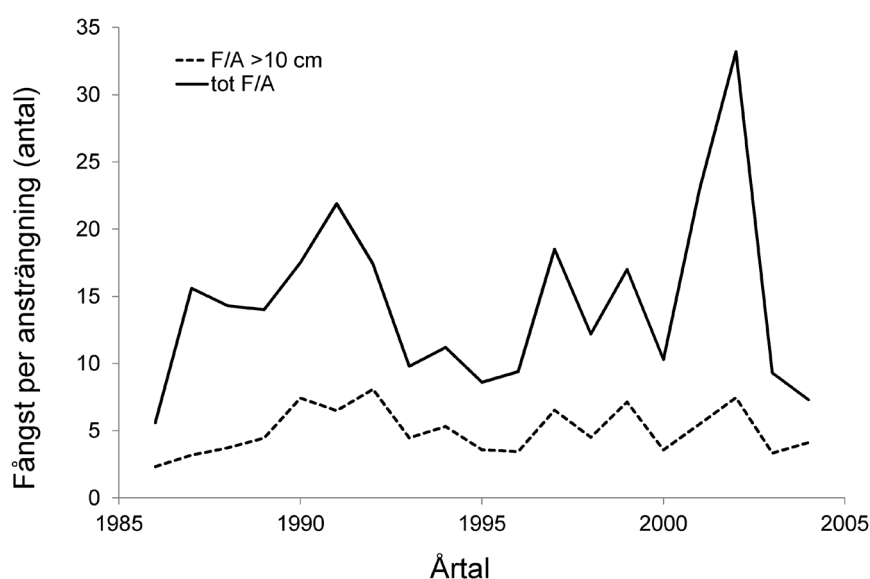
## 2.2 Mellanårsvariation i kräftfångst inom en sjö

Det finns många faktorer som kan påverka hur många kräftor som fångas på en viss lokal i en sjö. Vissa år fångas många kräftor för konsumtion (vanligtvis  $\geq 10$  cm) medan det andra år fångas färre. Om kräftbeståndet fortfarande är fiskbart och återhämtar sig från sämre år rör det sig förmodligen om naturliga mellanårsfluktuationer (Olsson m.fl., 2010; Figur 1). Några få studier finns där man försökt kvantifiera och förklara varför kräftfångsten inom en sjö varierar mellan olika år. Två sådana studier på signalkräfta har utförts på sjöar i Mellansverige; Bunn, där man modellerat effekterna av temperatur (Olsson m.fl., 2010; Figur 1) och Hövern, där man bland annat modellerat fiskeuttag,



Kräftbiotop i svensk insjö. Foto: Fredrik Engdahl.

och kunnat påvisa överfiske (Leifland, 2007). Långa tidsserier (minst 15 år) på fångster i kombination med data på temperaturer kan användas för att delvis förstå mellanårsvariationerna i fångst. Olsson (2008) bedömde att variationer i vattentemperatur och täthet påverkar reproduktionsframgång och överlevnad, och i förlängningen fångsten av konsumtionskräftor nästkommande år.



Figur 1. Fångst per ansträngning (F/A) av signalkräfta fiskade på samma lokal under olika år i sjön Bunn (Jönköpings län). Signalkräftan planterades in år 1982. I figuren anges såväl totala antalet fångade kräftor som antalet kräftor som tagits upp (>10 cm). Data från Olsson m.fl. (2010).

Kräftornas reproduktion störs i sjöar som är försurade (dvs. med ett pH-värde under 6), i samband med att kräftorna lägger sin rom på hösten eller när ynglen kläcks på sommaren (Appelberg, 1984; Morales & Appelberg, 1984; sammanfattat i Nyström, 2002). Överlevnaden påverkas också av förekomst av sjukdomar och rovfisk, och ofta en kombination av båda dessa faktorer. I situationer då signalkräftan kan vara stressad (till exempel av sämre vattenkvalitet och för hög eller för låg temperatur) kan dödligheten i kroniska sjukdomar som kräftpest öka (Svärdson m.fl., 1991; Lewis, 2002; Söderhäll &

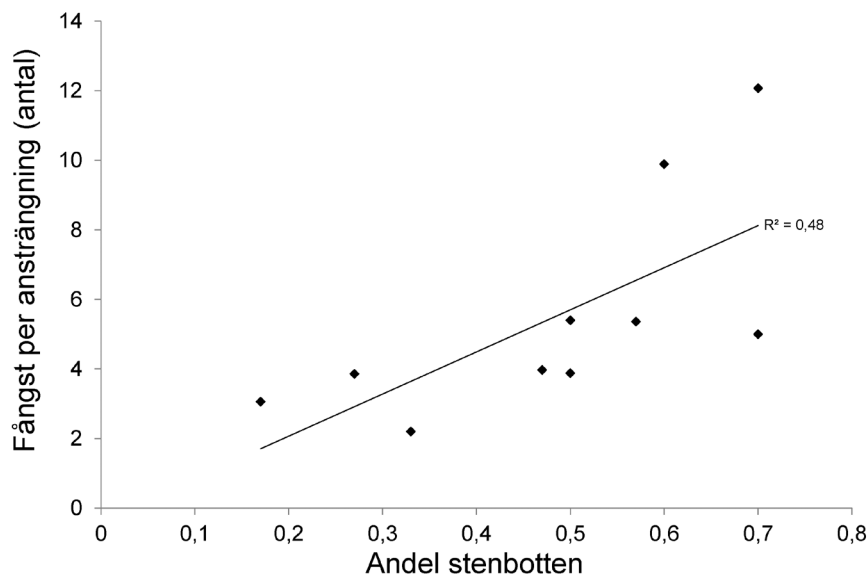
Söderhäll, 2002). Detta gäller både överlevnad hos de vuxna kräftorna och troligen även förmågan att hålla rommen vital. Variationer i fisketryck kan också påverka hur många honor som finns kvar (produktionen av yngel; Jones m.fl., 2005; MacMillan m.fl., 2009). Även om det finns få undersökningar om tätheter, så tyder de få som gjorts på att det är rekryteringen (reproduktionsframgången) som styr fluktuationerna hos bestånd av både kräftor och humrar (Kirjavainen & Westman, 1999; Wahle m.fl., 2004; Chen m.fl., 2005; Jones & Coulson, 2006; MacMillan m.fl., 2009).

För att kunna förstå de fluktuationer som verkar ske naturligt i signalkräftbestånd behöver man på ett betydligt bättre sätt koppla mellanårsvariationerna till olika omvärldsfaktorer. Detta gäller inte minst i de sjöar där signalkräftbestånden minskat dramatiskt och i praktiken inte längre är fiskbara.

### **2.3 Kräfftångst varierar mellan sjöar**

Kräfftångsten (fångst/ansträngning i mjärdar) och storleken på kräftorna varierar mellan sjöar. Data från 10 signalkräftsjöar i södra Sverige, som är opåverkade av försurning, visar att såväl näringsstatus som tillgången på sten i sjöarna är viktiga (Nyström m.fl., 2006). Det finns ett positivt samband mellan fångst/ansträngning och andelen stenbotten i strandmiljön (Figur 2; Nyström m.fl., 2006). Troligen ger stenrika botten kräftorna skydd från predation och kannibalism (Olsson & Nyström, 2009). För signalkräftan är det rimligt att anta att det är arealen stenbotten som finns i syrgasrika miljöer (ofta ned till det dubbla siktdjupet) som anger den tillgängliga ytan för kräftor i en sjö och därmed hur många kräftor det teoretiskt kan finnas (miljöns bärande förmåga).



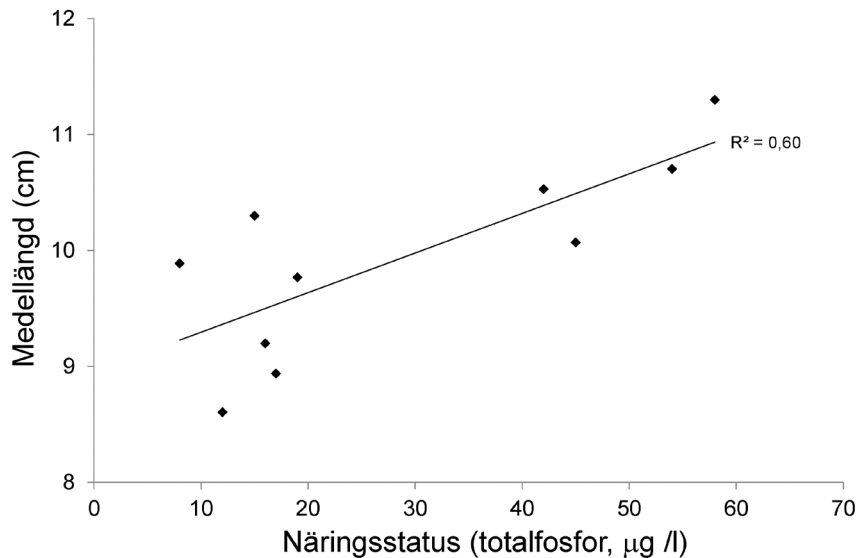


Figur 2. Samband mellan hur mycket kräftor man fångar och hur stor andel av botten i sjön som består av sten. Andel stenbotten förklarar 48 % av kräftfångsten. Baserat på 10 st provfiskade signalkräftsjöar i Sydsverige. Efter Nyström m.fl. (2006).

Storleken på mjärdfångade signalkräfter i sjöar verkar öka med näringsstatusen (Figur 3; Nyström m.fl., 2006). En trolig mekanism bakom detta är att det i näringsrika sjöar finns mycket evertebrater, vilka är en mycket viktig proteinkälla för signalkräfter och deras tillväxtmöjligheter (Stenroth m.fl., 2008). Därför kan man förvänta sig en ökad tillväxt hos signalkräfter i näringsrika sjöar jämfört med näringsfattiga (Kirjavainen & Westman, 1994).

Baserat på dessa undersökningar av signalkräfta kan man förvänta sig störst produktion av kräftor i näringsrika sjöar med riklig stenförekomst. Temperaturen påverkar också kräftornas möjligheter att tillväxa, vid temperaturer under 10° C avstannar tillväxten (Kirjavainen & Westman, 1999). I södra Sverige innebär detta att småkräftor samt köns mogna hanar har en tillväxtperiod från slutet av maj till september. Köns mogna honor som bär sin rom har däremot en tillväxtsäsong efter det att ynglen lämnat honan, från slutet

av juni till september. Förutsättningarna är sämre för signalkräftan i norra Sverige som en följd av det kallare klimatet (Olsson, 2008).



Figur 3. Samband mellan hur stora kräftor man fångar och näringsstatus. Näringsstatus förklarar 60 % av medellängden. Baserat på 10 st provfiskade signalkräftsjöar i Sydsverige. Efter Nyström m.fl. (2006).

I vilken utsträckning olika predatorer kan påverka ett signalkräftbestånds täthet och produktion diskuteras ofta både i fiskeribiologiska sammanhang och bland allmänheten. En tidig svensk studie som undersökte historiska data från 1600 svenska sjöar visade att i sjöar med förekomst av ål var flodkräftan mindre vanligt förekommande än förväntat (Svärdson, 1972). Fångsterna av kräftor var rikliga endast i sjöar utan ål.

I samband med introduceringen av signalkräfta i Sverige under 1960- och 70-talen analyserade man orsakerna till varför utsättningar av signalkräfta misslyckades i 44 svenska vatten (Fürst, 1977). Man fann att förekomsten av ål var den vanligaste tänkbara begränsande faktorn för framgångsrik introduktion.



Signalkräftor. Foto: Jennie Dahlberg.

Dessa studier stödjer hypotesen att ålen är en predator som skulle kunna reglera storleken på signalkräftbestånd och även förhindra etableringar.

Abborre anses allmänt vara en annan predator som kan vara begränsande för kräftbestånd (Svärdson, 1972; Kossakowski, 1973; Blake & Hart, 1995). I laboratorieförsök visades att både ål och abborre framkallar samma slags flyktrespons hos signalkräfta vid en simulerad predatorattack. Även om man bör vara försiktig med att relatera resultat från laboratorieförsök till naturvatten visar studien att signalkräftor beteendemässigt kan vara lika känsliga för predation från abborre som från ål. Betydelsen av signalkräfta som födokälla för abborre och sambandet mellan fångsten av signalkräfta och fångsten av abborre utvärderades också i de 10 sydsvenska signalkräftsjöarna som nämnts tidigare (Nyström m.fl., 2006). I abborrar större än 15 cm förekom signalkräfta i ca 50 % av magarna. Vidare visade analyser med stabila isotoper, av kväve och kol, att abborrens tillväxt till ca 80 % baserades på signalkräftor (de övriga

20 % kom från småfisk). Trots detta fanns ett positivt samband mellan fångsten av abborre och fångsten av signalkräfta. En förklaring till detta kan vara att i sjöar med goda förutsättningar för signalkräfta kan abborrens predation troligen inte beta ned signalkräftan till sådana låga nivåer att beståndet minskar. En annan förklaring till detta är att signalkräftan har en positiv effekt på bestånden av abborre.

Sammantaget indikerar studierna i dessa sjöar utan ålförekomst att stenförekomsten sätter gränsen för tätheten på signalkräftbeståndet, troligtvis genom att reglera predationsrisk och risken för kannibalism. Däremot påverkas inte beståndstätheten av sjöns näringsstatus.



Signalkräfta. Foto: Anders Asp.

### **3 Vilka underlag behövs för att bedöma om fisket är hållbart?**

För att kunna bedöma hur ett hållbart fiske på signalkräfta skall kunna bedrivas i olika sjöar måste man förstå varför fångsterna i kräftbestånd varierar i storlek och hur bestånden påverkas av olika fisketryck. Detta kräver kunskap om en rad faktorer som man kan dela upp i reproduktion och rekrytering (kap 3.2), tillväxt och åldersstruktur (kap 3.3) samt dödlighet och miljöns bärande förmåga (orsakat av fiske, predation, parasiter, sjukdomar och habitatförändringar; kap 3.4). Därför är det nödvändigt att sammanställa befintlig kunskap om kräftornas habitatpreferenser, beteende och rörelsemönster, tätheter, tillväxt, könsfördelning, könsmognad och yngelproduktion samt om överlevnad från yngel till fångstbar storlek. Det krävs också ingående kunskaper om fisket, hur mycket som fiskas (ansträngning), hur mycket som fångas, samt om köns- och storleksfördelningen på fångsten. I denna del av rapporten har vi därför gjort en genomgång av den vetenskapliga litteraturen för att få fram underlag till fiskestrategier för signalkräftan i svenska sjöar. I den mån kunskap saknas, för att kunna bedöma underlaget för ett hållbart fiske på signalkräfta i sjöar, lyfter vi fram det och ger förslag på hur den kunskapen ska kunna inhämtas i en sammanfattande analys.

#### **3.1 Beståndsanalyser för skaldjur**

För att kunna bedöma hur ett hållbart fiske på signalkräfta ska kunna bedrivas i olika sjöar måste man förstå varför fångsten av kräftor kan variera över tiden. För många marina skaldjur har man, precis som för många kommersiella fiskarter, utvecklat mer sofistikerade beståndsanalyser för att bättre kunna bedöma vad som är ett långsiktigt hållbart fiske. En beståndsanalys kan vara alltifrån en bedömning av ett bestånds status med enkla indikatorer baserade på

fiskets fångster till mycket omfattande modeller med detaljerad information om artens biologi och det givna beståndets speciella egenskaper, till exempel parametrar som åldersstruktur, tillväxt, dödlighet, rekrytering (Chen m.fl., 2005; Sadykova m.fl., 2009).

Sett över en längre tidsperiod kan man anta att en population av fisk/skaldjur som utsätts för en ökad dödlighet på grund av fiske kommer att kompensera för uttaget i fisket genom ökad tillväxt, reproduktion och minskad naturlig dödlighet. Vid ett givet fisketryck kommer därför denna kompensationsproduktion att vara som högst. Schaefer (1954) och därefter Fox (1970) utvecklade en analys för att optimera fiskeuttaget som bygger på denna princip. Med hjälp av statistik över fångst och ansträngning i fisket beräknade man MSY ("maximum sustainable yield"), dvs. det maximalt möjliga fiskeuttag som fortfarande kompenseras i form av tillväxt och minskad naturlig dödlighet. Schaefers (1954) logistiska produktionsmodell har använts tidigare för att analysera fiske efter sötvattenskräftor (i det fallet *Orconectes virilis*) i en studie av Momot m.fl. (1990). De konstaterade bland annat att analysen gjorde det möjligt att anpassa fiskeintensitet för att maximera uttaget.

Andra, mer omfattande, beståndsanalyser bygger i hög grad på att man har kännedom om åldersstrukturen hos det fiskade beståndet. Eftersom det är svårt att skatta ålder hos skaldjur på samma sätt som hos fisk (som har benstrukturer som tillväxer i takt med att fisken åldras) är det inte lämpligt att använda sådana analyser för kräftor. En lösning har varit att anta att det finns ett givet samband mellan ålder och storlek (France m.fl., 1991). Då kan man för varje längd-kohort med en given ålder under jämviktsförhållanden skatta effekterna av fiske och naturlig dödlighet för en given kohort. Sådan så kallad "längdbaserad kohortanalys" har utvecklats av Jones (1984) och Pope (1972), och har bland annat använts av Eggert och Ulmestrand (2000) i en bioekonomisk analys av trålfisket efter havskräfta.

Studier på andra marina skaldjur som till exempel hummer (Gendron & Brêthes, 2002; Chen m.fl., 2005) visar på att det behövs en mycket ingående kunskap om djurens biologi och demografi för att kunna konstruera mer sofistikerade och precisa beståndsanalyser. Viktiga faktorer är bland annat habitatpreferens, beteende och rörelsemönster, täthet, tillväxt, könsfördelning, könsmognad och yngelproduktion, överlevnad från yngel till fångstbar storlek, statistik över fiskets selektivitet (storlek/kön mm), samt fångster och ansträngning.

På hummer har man testat effekten av olika fiskestrategier, såväl i teori som i praktik, och gjort bedömningar om hur ett hållbart fiske ska bedrivas. Även om hummer till viss del skiljer sig från kräftor (inte minst när det gäller reproduktionsbiologi) finns det flera likheter som gör att studier på hummer kan vara en bra utgångspunkt för att ta fram hållbara fiskestrategier även för signalkräfta. Studier på hummer har visat att en möjlig väg är att följa överlevnaden och tillväxten för den enskilda hummern genom livet. Detta kräver dock mycket data, exempelvis behövde man 120 olika parametrar för att kunna förstå 16 års dynamik hos den amerikanska hummern (Chen m.fl., 2005). Det behövs data (på fångster, kön och storlekar, tillväxt, könsmognad m.m.) som är kopplade till själva fisket och data kopplat till hela populationen (även den del som inte fiskas upp). En annan individbaserad modell är PVA ("Population Viability Analysis") som använts främst inom bevarandearbete för att titta på populationsutveckling för hotade arter (Coulson m.fl., 2001; Ellner m.fl., 2002). I denna försöker man förstå vilka faktorer (till exempel yngelöverlevnad och inavel) som spelar störst roll för om en population kommer att dö ut. Tyvärr verkar det inte som att denna modell går att tillämpa på kräftor eftersom det är för många individer i en kräftpopulation. Men man kan använda den för att få en fingervisning om vad som är viktigt. Exempelvis visade en enkel modellering (PVA) av en liten och avgränsad signalkräftpopulation att små förändringar i rekrytering från yngelstadiet hade

stor betydelse för populationens överlevnad på sikt (Stenberg & Nyström, opublicerat).

Sammanfattningsvis visar genomgången att det finns ett flertal beståndsanalyser som kan vara relevanta även för signalkräfta men att samtliga kräver någon form av basal information om både fisket och beståndet ifråga för att kunna fungera tillfredsställande. Vår bedömning är att de viktigaste kunskapsunderlagen som behövs för att utveckla bättre beståndsanalyser för signalkräfta är relaterade till reproduktion och rekrytering (kap 3.2), tillväxt och åldersstruktur (kap 3.3), samt dödlighet och miljöns bärande förmåga (kap 3.4). För detta krävs bland annat följande information:

- bra statistik från fisket (ansträngning, fångst och selektivitet)
- kännedom om kräftornas tillväxtmönster och åldersstruktur, särskilt de vuxna stadierna
- kännedom om naturlig dödlighet för kräftor
- kunskap om vad som styr rekryteringsframgång för kräftor
- kunskap om kräftornas habitatval och rörelsemönster

I följande avsnitt (kapitel 3.2 – 3.4) redovisas en sammanställning av vetenskapliga studier inom de områden som listas ovan. Sammanställningen är inriktad på att först beskriva de tillgängliga underlagen och därefter att bedöma i vilken mån det saknas underlag och vilka områden som bör prioriteras.

## 3.2 Reproduktion och rekrytering

Könsfördelningen i kräftbestånd är jämn. Allt tyder på att även fiskade bestånd har en jämn könsfördelning. Provfisken på signalkräfta i södra Sverige visar att signalkräftorna, i de flesta fall, börjar bli könsmogna vid en totallängd av 7 cm. Ungefär samma mönster fann man vid undersökningar i Lake Tahoe (Abrahamsson & Goldman, 1970). Hanarna började bli könsmogna vid drygt 6





Kräfttyngel. Foto: Fredrik Engdahl.

cm och honorna vid 7,5 cm. Vid en storlek av 10 cm var alla hanar könsmogna medan motsvarande siffror för honorna var 90 %. Signalkräftan verkar i genomsnitt bli könsmogen vid en storlek av 7,5-9 cm. I en del vatten i norra Finland förökar sig kräfthonorna bara vartannat år på grund av att det är kallt (Huner & Lindqvist, 1986). I sjöar i södra Finland blir honorna könsmogna efter 3 år. Ungefär 30 % av honorna är könsmogna vid 8 cm och alla vid 9,2 cm. När honorna blir större minskar dock andelen honor som deltar i reproduktionen. Vid 12 cm var det bara 70 % av honorna som var reproduktiva (Westman m.fl., 1999). Studier på flodkräfta i norra Sverige visar på samma mönster, däremot är det sannolikt mindre effekter av temperatur på könsmognaden hos signalkräftan inom det nuvarande utbredningsområdet i södra Sverige. Födottillgången kan, liksom kalla temperaturer, påverka andelen könsmogna honor i ett bestånd. Vid ett utfodringsförsök i skånska dammar med signalkräfta var könsmognaden 82 % för vuxna honor som blivit stödutfodrade

jämfört med 51 % för honor som inte fått extra föda (Nyström & Granéli, 1997).

När honan lagt äggen i september/oktober fästs dessa vid undersidan av stjärten (Figur 4). Det finns ett antal underökningar (från flera olika kontinenter) på hur många ägg en signalkräfthona lägger. Genomsnittsvärden ligger mellan 110 och 200 ägg per hona. Värdet 110 kommer från Lake Tahoe (Abrahamsson & Goldman, 1970). Det finns data från Skillötsjön i Sverige på signalkräfthonor och antal ägg som de bar precis innan kläckningen i maj/juni. Ju större honor, desto fler ägg hade de. Storleken på honan kunde dock endast förklara 25 % av variationen i antalet ägg. En hona som var 7 cm hade ca 80 ägg medan en hona som var 10 cm hade ca 170 ägg (Söderbäck, 1995). Antalet ägg som förekom på signalkräfthonor i november i ett nyetablerat bestånd i Skåne visade också att antalet ägg ökade med kroppslängden (Abrahamsson, 1971). Detta får ses som ett exempel på optimala förhållanden, dvs. precis efter parningen och med krafter som är i god kondition. Man kan förvänta sig att antalet lagda romkorn ökar med storleken men riktigt små honor (6-7 cm) och riktigt gamla honor (>12 cm) tappar troligen en del av de lagda romkornen. I odlingsmiljö förlorade ca 30 % av honorna rommen (Savolainen m.fl., 1997). Data från mer naturliga förhållanden är få. I ett burförsök med signalkräfta i en sjö i Vetlandatrakten (Nyström & Stenberg, 2011) tappade en av 8 signalkräfthonor rommen (12,5 %). Detsamma gällde för flodkräfta. Honorna var mellan 9,1–10,8 cm (medellängd 9,8 cm) och för de honor som inte tappat rommen var antalet producerade yngel i intervallet 10-266 (medelvärde 113). I Nordamerika (Lake Billy) tappade ca 20 % av honorna rommen fram till mars månad (Lewis & Horton 1997). Även om man i en del modelleringar av kräftors populationsdynamik använt antalet ovarieägg och längden på honan som ett mått på fekunditet (Sadykova m.fl., 2009), är rekommendationen för signalkräfta att uppskatta antalet romkorn för honor strax innan kläckning. Detta ger ett bättre mått på hur många yngel som förväntas kläckas under ett visst år (Lewis, 2002).



Figur 4. Signalkräftshona (9,9 cm) med rom. Bild är tagen den 29 oktober 2007 i Fjärasjö. Denna hona kläckte fram 266 yngel i juni 2008. Foto: Ekoll AB.

De signalkräftbestånd som studerats finns i södra Sverige, där det är rimligt att anta att låga temperaturer inte påverkar andelen könsmogna kräftor. Det finns data som visar vid vilken storlek de blir könsmogna. Däremot kan könsmognaden (Figur 5) bara bedömas i slutet av augusti och i september, vilket inte alltid sammanfaller med tidpunkten för fiske eller provfiske. Man kan förvänta sig att frekvensen könsmogna honor minskar om det finns dåligt med mat. Det finns data på hur många ägg honor generellt lägger, men man vet i stort sett inget om hur många honor som tappar sina ägg eller hur många yngel som faktiskt kläcks. Studier på andra kräftarter tyder på att färre ägg per hona produceras vid höga tätheter.



Figur 5. Könsmogen och parod flodkräfhona (9,7 cm). Att honan är könsmogen syns på de ljusa cementkörtlarna som finns på undersidan av stjärten (pil). Att honan är parod syns på de vita spermatoforena mellan det bakersta benparet. Bilden är tagen 30 oktober 2007. I juni 2008 hade hon 83 ägg, som höll på att kläckas. Foto: Ekoll AB.

Rekryteringen, dvs. hur många kräftor som överlever sina första år i livet och till slut blir så pass stora att de kan gå in i det fiskbara beståndet, är en viktig faktor som kan styra variationer i fångsten. Förhållandet mellan rekryteringen och den vuxna beståndsstorleken är dessutom av betydelse för att man ska kunna förstå hur fisket kan påverka ett bestånd. Det är dock endast i sällsynta fall man lyckats hitta signifikanta förhållanden mellan mängden vuxna, könsmogna individer och rekryteringen hos skaldjur (Wahle, 2003). De flesta studier har dock inriktats mot marina skaldjur med pelagiska larver som sprids med strömmar och, indirekt, vindar. Detta kan ge upphov till mer komplexa mönster. Signalkräftans yngel är istället bentiska och betydligt mer stationära.

Det finns dock ytterst få detaljerade och välunderbyggda studier över vad som styr rekryteringen hos sötvattenskräftor. I en studie gjord av Olsson m.fl. (2010) fanns samband mellan vintertemperaturen och fångsterna av signalkräfta två år senare. Resultatet kan tolkas som att hög vintertemperatur är fördelaktigt för signalkräftornas populationstillväxt.

En annan faktor som är utmärkande för signalkräftan i Sverige är att den ofta, till skillnad från flodkräftan, är bärare av kräftpest. Som tidigare nämnts

(avsnittet ”Mellanårsvariation i kräftfångst inom en sjö”) medför detta att signalkräftans immunförsvar försämras kraftigt vid ytterligare stress. Detta skulle kunna påverka såväl reproduktion, som rekrytering och överlevnad. Generellt verkar kräftdjurs immunförsvar kunna försvagas vid syrebrist, temperaturförändringar och vid ökade halter av föroreningar och metalljoner (Le Moullac & Haffner, 2000). Därför är det befogat att undersöka om populationskollapser hos signalkräfta kan orsakas av att miljöförändringar inducerar pestangrepp, som i sin tur påverkar honornas förmåga att behålla sin rom.

### Sammanfattning

- Könsfördelningen är relativt jämn i de flesta kräftbestånd.
- Signalkräftan blir könsmogen vid en storlek av 7-9 cm.
- Könsmognaden påverkas i viss mån av klimat och födotillgång.
- En signalkräftshona lägger i genomsnitt 110-200 ägg. Antalet ägg varierar med honans storlek.
- Honorna tappar ofta rommen under vintern-våren. Det finns få studier som visar hur många ägg som tappas innan kläckning och mekanismen bakom är i stort sett okänd.
- Det finns mycket få studier av signalkräftans rekryteringsbiologi. De studier som trots allt finns indikerar att temperaturen under vintern kan vara viktig för överlevnaden och därmed rekryteringen.

### 3.3 Tillväxt och åldersstruktur

Åldersbestämning av kräftor är svårt eftersom de saknar strukturer med årsringar liknande de som finns hos fiskar (fjäll eller hörselstenar). Och precis som hos fiskar finns det inte något perfekt samband mellan längd och ålder. Detta beror på individuella skillnader i tillväxt. Även om åldern kan bestämmas

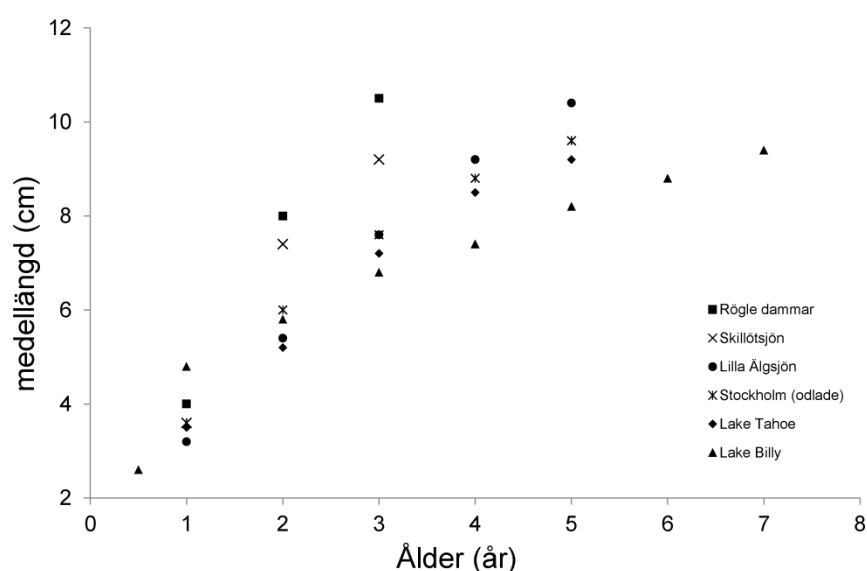
under de första åren är det betydligt svårare när signalkräftorna väl har blivit könsmogna (Abrahamsson & Goldman, 1970). Med hjälp av sofistikerade metoder, som analys av lipofysinhalten i nervceller, har man visat att signalkräfter i svenska naturvatten kan bli upp till 16 år gamla (Belchier m.fl., 1998). I Lake Tahoe, som får betraktas som en sjö som inte är helt olik våra stora sjöar, undersöktes ett stort antal kräftor i december. Man fann ingen skillnad i storlek mellan hanar och honor fram till könsmognad. Ettåriga kräftor var 3,5 cm och de som var tre år var 7 cm (Figur 6; Tabell 1; Abrahamsson & Goldman, 1970). Det finns storleksdata från vatten av olika karaktär, från den näringsfattiga och djupa Lake Tahoe (Abrahamsson & Goldman, 1970), till de näringsrika Röggle dammar i Skåne med ett bestånd som etablerades under 1970-talet (Abrahamsson, 1971). Det finns även data från några mellansvenska sjöar (Söderbäck, 1995). Data från lake Tahoe kan representera Sveriges djupa sjöar, Röggle dammar kan representera vatten med maximal tillväxt för signalkräftan i Sverige och övriga sjöar kan representera den ”typiska” svenska sjön. Medelstorleken (totallängden) för kräftor i den ”typiska” svenska sjön baserat på dessa data är: år 1 = 3,6 cm; år 2 = 6,4 cm; år 3 = 8,4 cm (Tabell 1). Fram till det tredje året finns det ingen skillnad i tillväxt mellan hanar och honor. I Röggle dammar uppnådde signalkräftan fångstbar storlek (10 cm) på tre år medan det tog mer än fem år i Lake Tahoe. Om man generaliserar tar det 4-5 år för kräftorna att uppnå fångstbar storlek i de flesta svenska sjöar (Figur 6).



Längdmätning av signalkräfta. Foto: Jennie Dahlberg.

Tabell 1. Längd vid olika ålder från olika sjöar. I Lake Billy (Oregon, USA; Lewis & Horton, 1997) är kräftorna mätta i september, Lake Tahoe (Sierra Nevada, USA; Abrahamsson & Goldman, 1971) i december, Røgle dammar (Lund; Abrahamsson, 1971) i november och Skillötsjön (Södertälje; Söderbäck, 1995) i oktober. För Lake Tahoe och Røgle dammar används medelvärde för honor och hanar som mätts separat. För de andra sjöarna är kön inte angivet. Lilla Älgsjön ligger intill Norrköping (Morales & Appelberg, 1984) och de odlade kräftorna är odlade i Stockholm och är baserade på lipofysinanalyser (Belchier m.fl., 1998).

Ålder	Längd (mm)					
	Lake Billy	Lake Tahoe	Lilla Älgsjön	Røgle dammar	Skillötsjön	Odlade kräftor
0+	26					
1	48	34	32	40	36	36
2	58	52	54	80	74	60
3	68	72	76	103	92	76
4	74	83	92			88
5	82	88	104			96
6	88					
7	94					



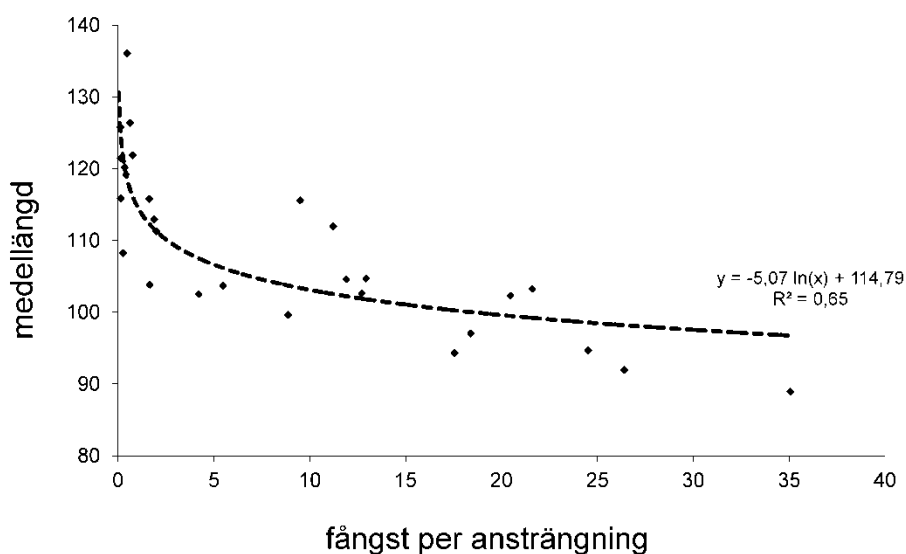
Figur 6. Uppskattning av ålder utifrån längddata från olika vatten. Røgle dammar ligger i Skåne (Abrahamsson, 1971), Skillötsjön i Uppland (Söderbäck, 1995) Lilla Älgsjön i Östergötland (Morales & Appelberg, 1984), Lake Tahoe (Abrahamsson & Goldman, 1971) och Lake Billy i Nordamerika (Lewis & Horton, 1997). Uppgifterna från Stockholm är baserade på lipofysinanalyser (åldersbestämning, Belchier m.fl., 1998).

Tillväxtbedömningar har gjorts genom olika märkningsförsök och genom att man fångat in ett stort antal kräftor och därefter behandlat data statistiskt för att identifiera och separera olika åldersklasser (Bhattacharya, 1967; France m.fl., 1991). Märkningsförsök på vuxna signalkräfter i södra Sverige (Nyström & Granéli, 1997) visar att de växer ungefär 8-9 mm varje gång de byter skal, och att en vuxen signalkräfta ömsar skal 2-3 ggr per år (hanar). Motsvarande siffror för honor är 1-2 gånger per år. Experimentella studier i dammar visar också att födotillgången påverkar tillväxten. Tillväxten under maj till augusti var 15 mm för vuxna hanar som stödfodrats medan den var 7,5 mm för icke stödfodrade hanar (Nyström & Granéli, 1997). Studier i näringsfattiga sjöar i centrala Finland (Westman m.fl., 1993, Westman & Savolainen, 2002) har visat att kräftanar växer något snabbare än kräftanor. Hanarna (storlek 7,4–8,6 cm) ökade i genomsnitt med 10-14 mm per år (två ömsningar) medan större hanar (8,8–11,4 cm) växte 5-7 mm per år (en ömsning). Honorna som var 6,8–8,6 cm ömsade två gånger och tillväxten var mellan 7-11 mm per år. Honor som var lite större (8,2–9,8 cm) ömsade bara en gång och ökade 3-6 mm, medan de största honorna (11-13,4 cm) bara växte 1-3 mm per år.

Generellt finns det ett negativt samband mellan täthet (mätt som fångst per ansträngning i provfisken) och medelstorlek hos signalkräfta. Mönstret finns både om man jämför lokaler i en sjö (figur 7; modifierat från Johansson, 2010) och om man jämför olika sjöar med varandra (KDB, 2012). I områden där kräftor nyligen etablerats, och därmed endast förekommer i lägre täthet, är signalkräftorna i regel storväxta (Abrahamsson, 1971). Det kan antingen bero på att kräftorna har en snabbare tillväxt i områden där de nyligen etablerats på grund av låg konkurrens om föda. Det kan också bero på att fisket, som selektivt tar bort stora individer, inte är lika omfattande som på platser där kräftor funnits en längre tid. En annan tänkbar förklaring är att storväxta individer är mer rörliga och därför i större utsträckning koloniserar nya områden. I vilken mån fisket påverkar tillväxten hos kräftor i svenska vatten är idag inte känt. Teoretiskt borde ett hårdare fiske, som glesar ut tätheten av



kräftor, öka tillväxten. Det finns dock enstaka uppgifter som menar att ett ensidigt och för hårt fiske istället ger upphov till så kallade ”tusenbrödrabestånd” av kräftor. Det innebär att bestånden nästan enbart består av mycket små individer (KDB, 2012).



Figur 7. Förhållandet mellan medellängd (mm) och fångst per ansträngning (antal per mjärdsnatt) i provfiske efter kräftor i Vättern 2007. Data från Johansson (2010).

Tillväxt och åldersstruktur är kritiska parametrar i många beståndsanalyser. Trots att litteraturgenomgången identifierat ett stort antal studier är tillförlitliga tillväxtdata från kända naturvatten en stor brist. Många studier är förlagda till dammar och mycket små vatten och det är i högsta grad osäkert i vilken mån sådana resultat kan överföras till de större vatten där merparten av kräftorna fiskas. Tillväxten tycks också variera i hög grad både inom och mellan bestånd. På grund av osäkerheter i åldersbestämning och metodologiska svårigheter är det dessutom ytterst få studier som redovisar tillförlitliga tillväxtdata i naturliga, etablerade bestånd. I många studier från sådana vatten gör man istället grova antaganden om åldersstruktur baserat på längdfördelningar.

Sådana antaganden fungerar bra för de yngsta kräftorna, 0-2 åringarna, men i takt med att kräftorna blir äldre blir överlappet i storlek mellan olika årsklasser allt större (France m.fl., 1991). Detta är en stor brist eftersom det är tillväxten hos de äldre kräftorna, som fiskas för konsumtion, som är viktigast för att konstruera tillförlitliga beståndsanalyser. Sammantaget blir bedömningen att nya analysmetoder för bestämning av ålder och tillväxt hos kräftor är ett prioriterat område för att kunna ge bra och precisa rekommendationer för fiske efter signalkräfta i olika vatten. För att kunna ge generella rekommendationer krävs också att tillväxten kan relateras till olika icke täthetsberoende miljöfaktorer i sjöarna som exempelvis temperatur och näringsstatus.

### **Sammanfattning**

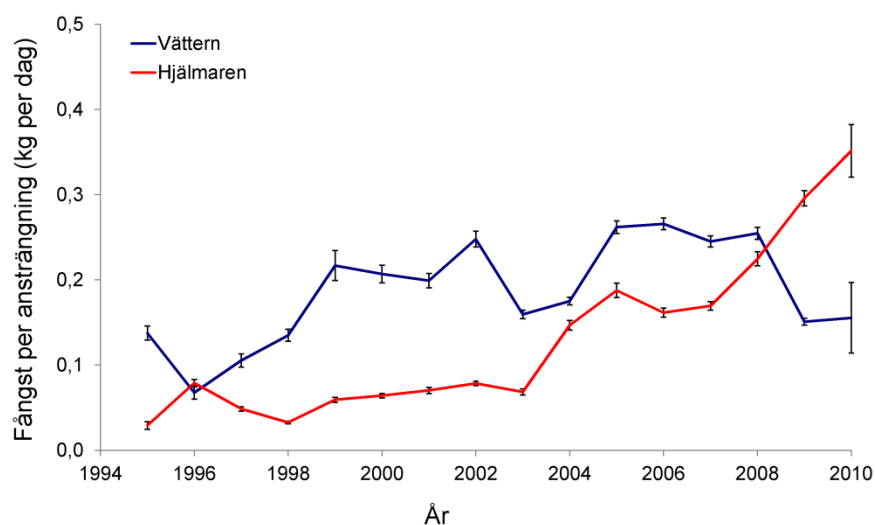
- Det är svårt rent tekniskt att exakt mäta tillväxt och ålder hos naturliga bestånd av kräftor, särskilt hos äldre och större individer där det kan finnas storleksöverlapp mellan olika kohorter.
- Tillgängliga studier visar på en relativt stor spridning i tillväxt mellan och inom bestånd.
- Det finns tecken på att täthetsberoende effekter styr signalkräftans tillväxt i svenska vatten.
- Tillväxt och ålder är kritiska faktorer i många beståndsanalyser och utveckling av nya analysmetoder för dessa parametrar är därför prioriterade forskningsområden.

## **3.4 Mortalitet och miljöns bärande förmåga**

### **3.4.1 Fiskeridödlighet**

Sedan 1994 finns det statistik över fångst och ansträngning i det svenska yrkesfisket i sjöar (Figur 8; Fiskeriverket, 2009). Denna typ av information saknas dock för övriga kategorier fiskare. Från samtliga kategorier fiskare

saknas också statistik som beskriver fiskets selektivitet, både med avseende på ålder och på kön. Pålitlig statistik från fisket är helt avgörande för att kunna bedöma olika kräftfiskens status och långsiktiga hållbarhet.



Figur 8. Fångst per ansträngning av signalkräfta för yrkesfisket i Hjälmaren och Vättern. Data avser medelvärden för juli och augusti åren 1995-2010. De höga värdena i standard error för 2010 härrör från ändringar i inrapportering av fångster. Från och med 2010 rapporteras fångsterna månadsvis. Statistik från SLU.

För att bedöma hur hårt man fiskar behöver man ta hänsyn till hur stor andel av populationen som skördas. Flera studier visar att man bara får fiska upp 10-20 % av en ”stabil” population för att kunna säga att fisket är hållbart (Quinn & Collie, 2005), men om detta även gäller för signalkräftan är idag oklart. Att sötvattenskräftor kan vara känsliga för ett hårt fisketryck med burar har visats i ett antal studier (Hein m.fl., 2006; Hein m.fl., 2007). Man har dock fiskat upp ca 50 % av det totala vuxna beståndet av en nordamerikansk kräfta (*Orconectes virilis*) i en sjö utan att man kunnat konstatera någon förändring i beståndstäthet (Momot, 1993). I signalkräftsjön Bunn (Figur 1) behöll man i genomsnitt 35 % av de mjärdfångade kräftorna och resten sattes tillbaka. Man vet dock inte hur stor andel av den totala populationen som de fångade kräftorna utgör.

## Sammanfattning

- Statistik över fångst och ansträngning finns för det yrkesmässiga fisket sedan 1994.
- Det saknas tillförlitliga uppgifter om övrigt fiske.
- Det saknas data över burfiskets selektivitet i samtliga vatten.

### 3.4.2 Naturlig dödlighet

För att kunna bedöma den totala dödligheten i ett bestånd måste man förutom att känna till fiskeridödligheten också ha en grov uppfattning om den naturliga dödligheten. Det finns få data om överlevnad hos kräftor under naturliga



Märkt signalkräfta. Foto: Anders Asp.

förhållanden, speciellt när det gäller de första åren. Det finns inte heller några mekanistiska studier eller underbyggda analyser som förklarar vad som styr den naturliga dödligheten i olika bestånd. Resultaten i de få studier som beskriver naturlig dödlighet är också motsägelsefulla, och i vissa fall till och med orealistiska. Man kan förvänta sig att den procentuella dödligheten är störst direkt efter kläckning, eftersom ynglen är väldigt predationskänsliga och tillgången på gömslen ibland är begränsad. Det verkar som om överlevnaden fram till år två för signalkräftor varierar i sjöar, och siffror på 10 %, 25 %, och 52 % finns angivna för USA (Lewis, 2002).

Det finns några märkningsförsök gjorda på vuxna signalkräftor där man kan få en indikation om överlevnad. I Finland återfångades 20 % av de märkta honorna efter ett år (Westman m.fl.,1999). Kortare försök (som inte varade över vintern) har visat att överlevnaden av fångstbara kräftor mellan juni och slutet av augusti var 40 % (152 av 386 märkta kräftor återfångades; Nyström & Rönn, 1990). I ett liknande försök i dammar med ett mycket tätt bestånd återfångades 191 av de 400 märkta kräftanarna (48 %) mellan maj och augusti (Nyström & Granéli, 1997). En population av signalkräfta undersöktes i Lilla Älgsjön genom märkning av vuxna individer. Där beräknades dödligheten från oktober till juni vara 67 % (1,5 % per vecka) men i detta fall skedde även kalkning under perioden, vilket kan ha påverkat överlevnaden negativt (Morales & Appelberg, 1984). I denna något försurade sjö var kräftor den huvudsakliga födan för abborren. Därför kan predationen på kräftor ha varit större jämfört med icke-försurade sjöar där abborren har tillgång till andra byten, som småfisk.

### Sammanfattning

- Naturlig dödlighet hos vuxna kräftor är en nyckelfaktor i de flesta fiskeribiologiska analyser.
- Det finns få studier på naturlig dödlighet hos signalkräfta.

- De faktorer som förklarar skillnader i naturlig dödlighet mellan olika bestånd är i stort sett okända.
- Dödligheten varierar mycket mellan de studier som gjorts och är i vissa fall orimligt hög.

### 3.4.3 Habitatval, rörelsemönster och täthet

För att beräkna hur mycket kräftor som teoretiskt sett kan finnas i en viss typ av sjö, måste man veta hur stor yta som finns tillgänglig för kräftor. Därefter kan man bedöma effekterna av fiske, i kombination med naturlig dödlighet, för beståndsutvecklingen. Man måste också ha kunskap om kräftornas preferenser när det gäller födosöksområden och gömslen. Det är även viktigt att känna till deras rörelsemönster och om kräftorna i områden med täta bestånd flyttar på sig om en plats i närheten fiskas hårt (dvs. om beståndet på den utfiskade platsen glesas ut). Det saknas i stort sett information om yngelbeteende och ynglens rörelsemönster hos signalkräftan även om det är troligt att de är stationära eftersom de är predationskänsliga. Observationer har visat att de gärna uppehåller sig på grunt vatten (Blake & Hart, 1993).

För att bedöma hur många kräftor det kan finnas i en sjö måste man känna till den naturliga tätheten av olika åldersklasser av kräftor. Det finns en hel del populationsuppskattningar baserat på fångst per ansträngning. Däremot vet man inte hur väl detta återspeglar det verkliga antalet kräftor i sjön och vilken storleksfördelning de har (Dorn m.fl., 2005). Det saknas även information om kräftors fångstbarhet. En viktig förutsättning för många populationsmodeller är att fångstbarheten för alla individer, oavsett storlek eller kön, är densamma. Det finns en del studier på andra kräftarter som visar att kräftorna inte är lika benägna att gå in i mjärdar i sjöar med mycket rovfisk, i jämförelse med sjöar med färre rovfiskar. Kräftorna är generellt mindre aktiva i sjöar med mycket rovfisk (Collins m.fl., 1983). Det finns också studier från Lake Tahoe med uppgifter om fångst per ansträngning och tätheter för signalkräfta (se ovan).

För att göra korrekta täthetsbestämningar bör man använda alternativa metoder till mjärddar, då dessa sällan fångar kräftor under 6 cm. Därför saknas data på yngeltätheter.



Kräfftiske. Foto: Fredrik Engdahl.

I Lake Tahoe beräknades tätheten av vuxna signalkräftor (minst 7 cm) till 1,4 per kvadratmeter och i genomsnitt fångades 18,5 kräftor per mjärde (Abrahamsson & Goldman, 1970). Även om det finns mycket fångstdata på signalkräfta i Sverige (fångst/ansträngning i mjärddar) finns det ytterst få valideringar av denna metod, när det gäller hur väl den återspeglar beståndstätheten av olika åldersklasser. Därför borde studier om förhållandet mellan tätheter av olika åldersklasser och fångst per ansträngning vid mjärdfiske prioriteras. I Lilla Älgsjön i Östergötland uppskattades den vuxna

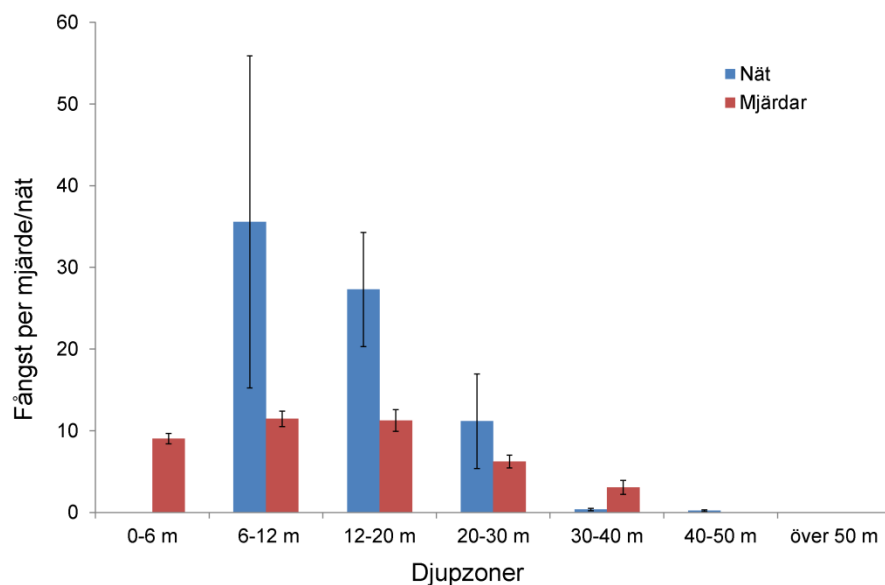
populationen av signalkräfta till 0,3 per kvadratmeter. Data på yngeltätheter i denna sjö visade att ynglen i princip bara förekom grundare än 1,2 m. Tätheterna för årsyngel i oktober varierade mellan 0-10 per kvadratmeter, beroende på djup. För ettårsyngel varierade tätheterna mellan 0-4 per kvadratmeter (Morales & Appelberg, 1984). Studier i Erken (1980-1981) visade att tätheterna av årsyngel varierade mellan 1-4,5 per kvadratmeter under sommar och höst. I samma undersökning varierade tätheten av ettårsyngel mellan 0,2-0,4 per kvadratmeter (Odelström, 1981). I en studie från norra Vättern, där kräftyngel fångades i bottenhugg på strandnära områden, uppskattades tätheterna av årsyngel till 4 individer per kvadratmeter i augusti (Floren, 2007). Liknande resultat fick man i Nordamerika (Lake Billy) där tätheterna av årsyngel var 2 per kvadratmeter och tätheterna för ettårsyngel var 1,5 per kvadratmeter i augusti till september (Lewis & Horton, 1997).

Signalkräftan är ofta knuten till stenbottnar och det är i steniga områden som man hittar de tätaste bestånden inom en sjö (Kirjavainen & Westman, 1999; Nyström m.fl., 2006). Däremot kan man fånga kräftor i alla typer av miljöer och djupet verkar inte vara begränsande för vuxna signalkräftor (Lewis, 2002). Det är snarare tillgången på syrgas som begränsar utbredningen inom en sjö. I Lake Tahoe har man bland annat fångat signalkräftor på 200 m djup (Abrahamsson & Goldman, 1970). I stora sjöar som denna, med vågexponerade stränder, utnyttjar signalkräftan inte de grundare områdena i samma utsträckning som i andra sjöar. Man har sett att kräftor kan "krossas" vid stränderna, vilket troligen beror på att de inte lyckas hålla sig kvar mot botten utan slungas upp mot land om vågexponeringen blir för stor. De tätaste bestånden av kräftor i Lake Tahoe finns på 10-20 m djup (Abrahamsson & Goldman, 1970).

Sommaren 2007 genomfördes ett omfattande kräftprovfiske i Vättern som täckte många områden och djupzoner (Johansson, 2010). Fångsten per ansträngning var signifikant högre på 6-10 meters djup än på 0-6 och 10-20



meters djup (Figur 9). På alla djupzoner grundare än 20 meter var dessutom fångst per ansträngning högre än i djupzoner djupare än 20 meter. Jämfört med



Figur 9. Fångst (i antal) av signalkräfta i provfiske med mjärdar (Johansson, 2010) samt i provfiske med nät på olika djupzoner i Vättern. Observera att det saknas värden för den grundaste djupzonen i nätprovfisket. Felstaplarna representerar  $\pm 1$  SE.

tidigare provfiske från 2003 hade fångst per ansträngning däremot ökat mellan 10-20 meters djup och vid djup större än 20 meter (KDB, 2012). En trolig förklaring till resultatet är att signalkräftan genomgår en koloniseringsfas i Vättern. De ökade tätheterna på större djup kan vara en konsekvens av att konkurrens tvingar en del individer att uppsöka mindre lämpliga habitat. Kompletterande information om signalkräftans djuputbredning finns också att tillgå från de systematiska nätprovfisken som genomförts på olika djup under åren 2005-2011 (Sandström m.fl., 2012). I likhet med provfisket med mjärdar avtog fångsten på djup över 20 meter och var i stort sett obefintlig på djup över 40 meter.

I analysen av resultaten från provfisket i Vättern 2007 undersöktes även vilken av faktorerna bottentyp, djup och temperatur som hade enskilt störst inverkan på fångst per ansträngning (Johansson, 2010). Den enda faktor som hade signifikant påverkan på resultatet var bottentyp. Förklaringsgraden var hög då bottentypen förklarade 54,5 % av variationen i fångst för den modell man använde.

Om kräftorna är tillräckligt stationära finns en möjlighet för de som fiskar på enskilt vatten att själva förvalta sina bestånd, vilket då även gäller för lite större vatten med flera fiskare. Därför är det viktigt att ha kännedom om rörelsemönstret hos signalkräfta i sjöar. I en del av de studier som gjorts på kräftors vandringsbenägenhet har man flyttat kräftorna till andra lokaler än de där de fiskats upp, vilket gör att man inte kunnat följa deras naturliga rörelsemönster. I studier från Finland, där man satt tillbaka kräftorna på samma plats som de fångats, fann man att 75 % av de märkta signalkräftorna rörde sig mindre än 100 m på 15 månader. Några få kräftor rörde sig upp till 600 m (Kirjavainen & Westman, 1999). I Nordamerika (Lake Billy) märktes vuxna signalkräftor. Återfångst efter drygt ett år visade att kräftorna hade förflyttat sig i genomsnitt 588 m, men variationen var mycket stor (Lewis & Horton, 1997).

### Sammanfattning

- Det finns få studier med kvantitativa skattningar av kräftors populationstäthet.
- Tätheten av årsyngel varierar mellan 0-10 per kvadratmeter.
- Tätheten av ettårsyngel varierar mellan 0-1,5 per kvadratmeter.
- Signalkräftan är ofta knuten till bottnar med inslag av sten.
- Signalkräftor tycks vara relativt stationära, de rör sällan mer än drygt 500 meter per år.

- Fångstbarheten hos kräftor i mjärddar är inte tillräckligt väl studerad. Det gör det svårt att veta hur väl provfisken med mjärddar återspeglar den verkliga tätheten och storleksfördelningen i en kräftpopulation.



Mjärddar läggs på lina vid ett provfiske efter kräftor. Foto: Jenny Egardt.

## **4 Slutsatser och visioner**

Denna litteratursammanställning gjordes med huvudsyfte att få en kunskapsgenomgång över signalkräftans livshistoria och ekologi, samt hur bestånden påverkas av fiske. Sammanställningen ger ett värdefullt underlag som kan användas för prioriteringar av framtida arbete med beståndsanalyser och förvaltningsunderlag för kräftfiske. Några viktiga slutsatser kan dras från litteraturgenomgången. För att kunna optimera och förvalta fisket behöver modeller utvecklas som är anpassade för signalkräftan. Det behövs data, helst längre tidsserier (>15 år) på fångster, för att kunna tolka populationsfluktuationer i olika bestånd. Därför bör data över bestånd med långa tidsserier vara prioriterade vid framtida analyser av kräftfångster.

För att kunna ta fram rekommendationer för förvaltning behövs mer data om faktorer som påverkar reproduktion, rekrytering, tillväxt, åldersstruktur, mortalitet, samt miljöns bärande förmåga.

När det gäller reproduktion och rekrytering bör man undersöka om storleken på honan kan relateras till antalet yngel som lämnar honan efter kläckningen. Romantal bör kontrolleras under våren på honor av olika storlek och i olika typer av bestånd (sjöar). Resultaten kan sedan jämföras med yngeltätheter. Metoder för att uppskatta yngeltätheter behöver också tas fram. Eftersom tillväxt och ålder är kritiska faktorer i många beståndsanalyser bör teknik för märkning av kräftor i olika bestånd utvecklas. Återfångster kan sedan användas för att bestämma individuell tillväxt. Märkningsförsök kan också användas för att kvantifiera kräftors mortalitet (naturliga dödlighet), rörelsemönster, samt fångstbarhet vid olika storlekar. Miljöns bärande förmåga för olika kräftbestånd uppskattas genom att dels kvantifiera ytan av stenbotten ned till det dubbla siktdjupet, där syrgashalterna är tillräckliga för kräftor. Bärförmågan uppskattas också genom att bestämma tillväxt för olika bestånd och koppla detta till sjöns näringsstatus och temperaturförhållanden över året.

En viktig del i det fortsatta arbetet med kunskapsunderlag för kräftförvaltning i allmänhet, och det pågående utvecklingsprojektet i synnerhet, är att förstå flera av de populationskollapser som förekommit i signalkräftsjöar och om möjligt förutse dessa. Detta är speciellt relevant med hänsyn till klimatförändringar. För att göra detta analyseras ett flertal sjöar där det finns tillförlitliga data på fångster och miljöfaktorer under flera år. En viktig fråga är om det finns gemensamma nämnare för sjöar med populationskollapser. En särskilt angelägen analys är förekomst av kräftpest. Signalkräftan är ofta bärare av pest och därmed är dess immunförsvar redan belastat vilket gör den känslig för förändringar i miljön. Med den teknik som finns idag är det möjligt att analysera såväl pestfrekvens som infektionsgrad i enskilda kräftor. Man bör därför undersöka om förändringar i miljön, som ökad temperatur eller ökat färgtal, eller sjöns speciella förutsättningar ökar stressen hos signalkräftor. Detta skulle kunna leda till populationskollapser genom utbrott av akut kräftpest i signalkräftsjöar.



Provtagning av signalkräfter. Foto: Fredrik Engdahl.

## **5 Tack**

Vi vill tacka alla yrkesfiskare och andra fiskare som bidragit till information i denna rapport. Ett stort tack till Magnus Appelberg och Mats Ulmestrand som faktagranskat rapporten. Projektet finansierades av Europeiska fiskerifonden och Fiskeriverket.



Skymning i svensk kräftsjö. Foto: Fredrik Engdahl.

## 6 Referenser

Abrahamsson, S. A. A. & Goldman, C. R. (1970). Distribution, density and production of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana in Lake Tahoe, California – Nevada. OIKOS 21, 83-91.

Abrahamsson, S. A. A. (1971). Density, growth and reproduction in populations of *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in an isolated pond. OIKOS 22, 373-380.

Appelberg, M. (1984). Effekter av försurning och kalkning på populationer av flod- och signalkräftor. Limnologiska Institutionen Uppsala Universitet, 1984, B7.

Belchier, M., Edsman, L., Sheeny, M. R. J. & Shelton, P. M. J. (1998). Estimating age and growth in long-lived temperate freshwater crayfish using lipofuscin. *Freshwater Biology* 39, 439-446.

Bhattacharya, C.G. (1967). A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components, *Biometrics* 23, 115-135.

Blake, M. A. & Hart, P. J. B. (1993). Habitat preference and survival of juvenile signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* – the influence of water depth, sunstratum, predatory fish and gravid female crayfish. *Freshwater Crayfish* 9, 318-322.

Blake, M.A. & Hart, P.J.B. (1995). The vulnerability of juvenile signal crayfish to perch and eel predation. *Freshwater Biology* 33, 233-244.

Chen, Y., Kanaiwa, M. & Wilson, C. ( 2005). Developing and evaluating a size-structured stock assessment modell for the American lobster, *Homarus americanus*, fishery. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 39, 645-660.

Collins, N. C., Harvey, H. H., Tierney, A. J. & Dunham, D. W. (1983). Influence of predatory fish on trapability on crayfish in Ontario lake. *Canadian Journal and Fisheries and Aquatic Sciences* 40, 1820-1828.

Coulson, T., Mace, G. M., Hudson, E. & Possingham, H. (2001). The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 219-221.

Dorn, J. N., Urgelles, R. & Trexler, J. C. 2005. Evaluating active and passive sampling methods to quantify crayfish density in a freshwater wetland. *Journal of the North American Benthological Society* 24, 346-356.

Eggert, H. & M. Ulmestrand (2000). A bioeconomic analysis of the Swedish fishery for Norway lobster (*Nephrops norvegicus*). *Marine Resource Economics* 14, 225-244.

Edsman, L. & Söderbäck, B. (1999). Standardised sampling methodology for crayfish – the Swedish protocol. *Freshwater Crayfish* 12, 705-713.

Ellner, S. P., Fieberg, J., Ludwig, D. & Wilcox, C. (2002). Precision of population viability analysis. *Conservation Biology* 16, 258-261.

Fiskeriverket (2000). Fiske 2000. En undersökning om svenskars sport- och husbehovsfiske. *Finfo* 2000:1.

Fiskeriverket (2005). Fiske 2005. En undersökning om svenskars fritidsfiske. *Finfo* 2005:10.

Fiskeriverket (2008). Fritidsfisket och fritidsfiskebaserad verksamhet. Regeringsuppdrag.

France, R., Holmes, J. & Lynch, A. (1991). Use of size-frequency data to estimate the age composition of crayfish populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48,2324-2332.



- Fjälling, A. (1990). Crayfish traps in Swedish fisheries. *Freshwater crayfish* 8, 201-214.
- Fox W.W. (1970). An exponential surplus yield model for optimizing exploited fish populations. *Trans. Am. Fish Soc.* 99, 80-88.
- Fürst, M. (1977). Introduction of *Pacifastacus leniusculus* (Dana) into Sweden: Methods, results and management. *Freshwater Crayfish* 3, 229-247.
- Gendron, L. & Brêthes, J.-C. (2002). Simulations of the impact of different temporal and spatial allocations of fishing effort on fishing mortality in a lobster (*Homarus americanus*) fishery. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59, 899-909.
- Hein, C. L., Roth, B. M., Ives A. R. & M. J. Vander Zanden (2006). Fish predation and trapping for rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) control: a whole-lake experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63, 383-393.
- Hein, C. L., Vander Zanden M. J. & J. M. Magnuson (2006). Intensive trapping and increased fish predation cause massive population decline of an invasive crayfish. *Freshwater Biology* 52, 1134-1146.
- Huner, J.V. & Lindqvist, O.V. (1986). A stunted crayfish *Astacus astacus* population in central Finland. *Freshwater Crayfish* 6, 156-165.
- Johansson, A. (2010). Kräftprovfiske i Vättern 2007, Vätternvårdsförbundet rapport 106. 44 sidor.
- Jones, R. (1974). Assessing the long-term effects of changes in fishing effort and mesh size from length composition data. *J. Cons. Int. Expl. Mer.* C.M/1974. F 33, 13 pp.
- Jones, R. (1981). The use of length composition data in fish stock assessment (with notes on VPA and cohort analysis). *FAO Fish.Circ.* (734), 55 pp.

Jones, J. P. G. & Coulson, T. (2006). Population regulation and demography in a harvested freshwater crayfish from Madagascar. *OIKOS* 112, 602-611.

Jones, J. P. G., Andriahajaina, F. B., Hockley, N. J., Balmford, A. & Ravoahangimalala, O. R. (2005). A multidisciplinary approach to assessing the sustainability of freshwater crayfish harvesting in Madagascar. *Conservation Biology* 19, 1863-1871.

KDB (2012). Nationella KräftDataBasen. SLU, Institutionen för Akvatiska Resurser, Sötvattenslaboratoriet.

Kirjavainen, J. & 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 Journal of Freshwater Research* 69, 153-161.

Kirjavainen, J. & Westman, K. (1999). Natural history and development of the introduced signal crayfish *Pacifastacus leniusculus*, in a small, isolated Finnish forest lake from 1968 to 1993. *Aquatic Living Resources* 12, 387-401.

Kossakowski, J. (1973). The freshwater crayfish in Poland. *Freshwater Crayfish* 1, 17-26.

Leifland, K. (2007). Stock assessment of the signal crayfish in Lake Hövern, Sweden. Examensarbete i Miljövetenskap, Lunds universitet.

Le Moullac, G & Haffner, P. (2000). Environmental factors affecting immune responses in Crustacea. *Aquaculture*, 191-131.

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.

Lewis, S. D. (2002). Crayfish of commercial importance - *Pacifastacus*. I: *Biology of freshwater crayfish*. Ed: Holdich, D. M. Blackwell Science pp. 511-540.

MacMillan, R., Comeau, M. & Mallet, M. (2009). Protecting window-size female American lobster, *Homarus americanus*, to increase egg production. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 43, 525-536.

Momot, WT, Hauta, PL, and Schaeffer, JP (1990). Yield estimates for the virile crayfish, *Orconectes virilis* (Hagen) employing the Schaeffer logistic model. *J. Shellfish Res.* 9 (2), 373-381.

Momot, W. T. (1993). The role of exploitation in altering the processes regulating crayfish populations. *Freshwater Crayfish* 9, 101-117.

Morales, J. & Appelberg, M. (1984). Studier av en signalkräftpopulation före och efter en sjökalkning. Rapport LIU (Limnologiska institutionen i Uppsala) 1984 B:13.

Nyström, P. (2002). Ecology. I: Biology of freshwater crayfish. Ed: Holdich, D. M. Blackwell Science pp. 192-235.

Nyström, P. & Rönn, T. (1990). Kräfter och kräftodling. Lts förlag, Stockholm.

Nyström, P. & Granéli, W. (1997). The effect of food availability on survival, growth, activity and the number of mature females in crayfish populations. *Freshwater Crayfish* 11: 170-181.

Nyström, P. & Stenberg, M. (2011). Flodkräftan i sjön Vrängen - möjliga orsaker till ett kräftbestånds nedgång och fall i ett Natura 2000-område. Meddelande 2011:02. Länsstyrelsen i Jönköpings län.

Nyström, P., Stenroth, P., Holmqvist, N., Berglund, O., Larsson, P. & Granéli, W. (2006). Crayfish in lakes and streams: individual and population responses to predation, productivity and substratum availability. *Freshwater Biology* 51, 2096-2113.

Odelström, T. (1981). A portable hydraulic diver-operated drege-sieve for sampling juvenile crayfish. Description and experiences. *Freshwater crayfish* 5, 270-274.

Olsson, K. (2008). Dynamics of omnivorous crayfish in freshwater ecosystems. Doktorsavhandling, Ekologiska institutionen, Limnologi, Lunds universitet.

Olsson, K. & Nyström, P. (2009). Non-interactive effects of habitat complexity and adult crayfish on survival and growth on juvenile crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Freshwater Biology* 54, 35-46.

Olsson, K., Granéli, W., Ripa, J. & Nyström, P. (2010). Fluctuations in harvest of native and introduced crayfish are driven by temperature and population density in previous years. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67(1), 157–164.

Pope, J.G. (1972). An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *Int.Comm. Northwest Atl. Fish. Res. Bull.* 9, 65–74.

Quinn, T. J., II. & Collie, J. S. (2005). Sustainability in single-species population models. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 360, 147-162.

Sadykova, D., Skurdal, J., Sadykov, A., Taugbol, T. & Hessen, D.O. (2009). Modelling crayfish population dynamics using catch data: A size-structured model. *Ecological Modelling*. 220, 2727-2733.

Sandström, A., Andersson, M., Edsman L., Degerman, E., Hammar, J. & H. Ragnarsson-Stabo (2012). Fiskets fångster och trender för Vätterns kommersiella fiskarter. Rapport 112: 91-104. Vätternvårdsförbundet.

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.

SCB (2010). Det yrkesmässiga fisket i sötvatten 2010. Statistiska meddelanden, JO 56 SM 1101

- Schaefer M. B. (1954). Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. *Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm.* 1, 25-56.
- Stenroth, P., Holmqvist, N., Nyström, P., Berglund, O., Larsson, P. & Granéli, W. (2008). The influence of productivity and width of littoral zone on the trophic position of a large-bodied omnivore. *Oecologia* 156, 681-690.
- Svärdson, G. (1972). The predatory impact of eel (*Anguilla anguilla* L.) on populations of crayfish (*Astacus astacus* L.). *Institute of freshwater research, Drottningholm* 52, 149-191.
- Svärdson, G., Fürst, M. & Fjälling, A. (1991). Population resilience of *Pacifastacus leniusculus* in Sweden. *Finnish Fisheries Research* 12, 165-177.
- Söderbäck, B. (1995). Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish lake: possible causes and mechanisms. *Freshwater Biology* 33, 291-304.
- Söderhäll, K. & Söderhäll, I. (2002). Immune reactions. I: Biology of freshwater crayfish. Ed: Holdich, D. M. Blackwell Science pp. 439-464.
- Wahle, R. A. (2009). Revealing stock-recruitment relationships in lobsters and crabs: is experimental ecology the key? *Fisheries Research* 65, 3-32.
- Wahle, R. A., Incze, L. S. & Fogarty, M. J. (2004). First projections of American lobster fishery recruitment using a settlement index and variable growth. *Bulletin of Marine Science* 74, 101-114.
- Westman, K. & Savolainen, R. (2002). Growth of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a small forest lake in Finland. *Boreal Environment Research* 7, 53-61.

Westman, K., Savolainen, R. & Pursiainen, M. (1993). A comparative study on the growth and moulting of the noble crayfish, (*Astacus astacus*) and the signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in a small forest lake in southern Finland. *Freshwater Crayfish* 9, 451-465.

Westman, K., Savolainen, R. & Pursiainen, M. (1999). Development of the introduced North American crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), population in a small Finnish forest lake in 1970-1997. *Boreal Environment Research* 4, 387-407.



