

Bäckrödingen – effekter på ekosystemet och metoder för att ta bort den

Johan Höjesjö, Benedikte Austad

RAPPORT 7215 | FEBRUARI 2026



Bäckrödingen – effekter på ekosystemet och metoder för att ta bort den

av Johan Höjesjö och Benedikte Austad

NATURVÅRDSVERKET

Naturvårdsverket
Tel: 010-698 10 00
E-post: registrator@naturvardsverket.se
Postadress: Naturvårdsverket, SE-106 48 Stockholm
Internet: www.naturvardsverket.se

ISBN 978-91-620-7215-5
ISSN 0282-7298

© Naturvårdsverket 2026

Tryck: Arkitektkopia AB, Bromma 2026
Omslagsfoto: Johan Höjsesjö

Förord

Här presenteras resultaten från forskningsprojektet ”Nya metoder för att ta bort den invasiva bäckrödingen och hur dessa metoder påverkar ekosystemet”. Projektet är ett av nio forskningsprojekt som genomförts inom forskningssatsningen Hantering av invasiva främmande arter.

Med de nio forskningsprojekten ville Naturvårdsverket och Havs- och vattenmyndigheten, i samarbete med Formas och Trafikverket, ta fram kunskap om hantering av invasiva främmande arter och att utveckla och/eller identifiera nya eller förbättrade metoder att permanent utrota eller hindra införsel respektive vidare spridning av invasiva främmande arter i naturen. Med arter avsågs främmande växter i terrestra livsmiljöer samt invasiva främmande djur i akvatiska livsmiljöer.

Projektet har finansierats med medel från Naturvårdsverkets miljöforskningsanslag och från Formas. Rapporten har skrivits av Johan Höjesjö och Benedikte Austad och den har granskats för vetenskaplig kvalitet av Olle Calles (Karlstad universitet) samt för praktisk relevans av Lina Tomasson (Havs- och vattenmyndigheten).

Författarna svarar för rapportens innehåll.

Stockholm i februari 2026

Marie Uhrwing

Avdelningschef, Avdelningen för samordning, regeringsuppdrag
och internationellt samarbete

Innehåll

Förord	3
Sammanfattning	5
Summary	7
1. Bakgrund	9
1.1 Olika personligheter hos fisk	10
1.2 Varför är bäckrödingen ett problem?	10
1.3 Hur tar vi bort bäckrödingen?	11
2. Metoder	13
2.1 Lokaler och experimentell fisk	13
2.2 Fångst- och märkningsmetoder	13
2.3 Skattning av djärvhet	14
2.4 Morfometrisk analys	15
2.5 Analys av Stabila Isotoper (SIA)	15
2.6 Evertebratprovtagning	16
2.7 Mesokosm-experiment	16
2.8 Interaktioner mellan flodpärlmussla och öring/bäckröding	19
3. Resultat	20
3.1 Metoder för utfiskning av bäckrödingen	20
3.2 Hur påverkas öringen och ekosystemet av bäckrödingen?	21
3.2.1 Födonischer	21
3.2.2 Morfometri	22
3.2.3 Effekter på bottenfaunan	23
3.2.4 Mesokosm-experiment	26
3.3 Hur återhämtar sig ekosystemets efter utfiskning av bäckrödingen	28
3.4 Hur påverkar bäckrödingen samspelet mellan öringen och flodpärlmusslan	30
3.4.1 Interaktioner mellan flodpärlmussla, öring och bäckröding	30
4. Diskussion och råd till förvaltning	31
5. Tack	35
6. Publicerade arbeten och studentrapporter	36
7. Källhänvisning	38

Sammanfattning

Invasiva främmande utgör ett av de största hoten mot den biologiska mångfalden och kan resultera i både att inhemska arter utrotas, och förändra grundläggande ekologiska funktioner. Laxfiskar, främst regnbåge och bäckröding fördes in till Sverige i slutet på 1800-talet och bäckrödingen har nu etablerat bestånd i hela Sverige. Medan det finns få exempel på reproducerande bestånd av regnbåge så har bäckrödingen nu etablerat sig i större delen av Sverige. Tidigare studier har visat att öring som lever tillsammans med bäckrödingen förändrar sitt habitatutnyttjande och övergår till att äta mer landbaserade evertebrater vilket resulterar i en sämre tillväxt. Det är dock mycket man fortfarande inte vet om interaktionen mellan öring och bäckröding samt ev. indirekta ekosystemeffekter. De senaste 15 åren har det gjorts flera försök med reduceringsfiske av den invasiva bäckrödingen, men många försök har misslyckats då man ofta förlitar sig på metoder som inte tar bort alla individer och ofta selekterar för ett visst beteende. Det saknas också exempel på hur sådan artificiell selektion med avseende på olika beteenden, såsom variationer i aggressivitet hos överlevande individer, kan påverka ekosystemets funktion och återhämtning.

Både bäckrödingen och öringen förekommer i mindre vattendrag och sjöar och konkurrerar således om både föda och ståndplatser. I dessa miljöer lever också flodpärlmusslan som under en kritisk del av sin livscykel är beroende av laxfisk som värdjur för sina larver.

Det övergripande målet med projektet NOBROOK, var att studera interaktionerna mellan dessa tre arter och ta fram rekommendationer kring vilka metoder som bör användas för att framgångsrikt och långsiktigt minska effekterna av bäckrödingens påverkan på ekosystemet. Projektet fokuserade på att studera 1) metoder för utfiskning av bäckrödingen. 2) hur öringen och ekosystemet påverkas av bäckrödingen 3) hur ekosystemets återhämtar sig efter utfiskning av bäckrödingen samt 4) spelet mellan öringen, bäckrödingen och flodpärlmusslan.

Vi har jobbat i flera mindre vattendrag främst i södra Sverige med kända populationer av antingen endast öring, eller med både bäckröding och öring. Dessutom har vi gjort detaljerade lab försök under kontrollerade former både inomhus i kontrollerade akvariemiljöer och utomhus i artificiella miljöer.

Vi testade elfiske och olika typer av passiva fällor som metoder för att fiska ut bäckrödingen i små vattendrag. Resultaten visar att fällorna selekterade för mer aktiva individer än elfisket. Elfisket är den vanligaste metoden i dag för att försöka fiska bort bäckrödingen men rekommendationerna baserat på våra resultat är att i tillägg använda olika passiva fångstmetoder såsom fällor för att inte riskera att de kvarvarande individerna har en oönskad mer aggressiv /aktiv fenotyp. Våra studier visade vidare att öring som lever tillsammans med bäckröding förändrar sin kroppsform, förmodligen som en respons på ett förändrat födosöksbeteende. I enlighet med det fann vi också indirekta effekter på bottenfaunans sammansättning som skilde sig åt mellan miljöer med respektive utan bäckröding. De reduceringsfiske som bedrevs under 2 år visade också på ett bredare nischutnyttjande av öringen efter reduceringsfisket vilket indikerar att konkurrens med bäckrödingen kan leda till förändrat bytesval för öringen. I mer kontrollerade miljöer på lab. såg vi en tydlig korrelation mellan

dominans och tillväxt hos öring som levde i miljöer utan bäckröding men att detta samband försvann i miljöer där öringen levde tillsammans med bäckrödingen. Detta kan förklaras av att bäckrödingen generellt är mer aktiv och tvingade öringen till ett suboptimalt födosöksbeteende med mindre aktivitet under dagen. Bäckrödingen var också mer flexibel i sitt habitatval vilket kan vara en förklaring till varför bäckröding sprider sig och har lätt för att etablera sig i lediga nischer.

Våra resultat visar också tydligt att bäckrödingen inte är en funktionell värd för flodpärlmusslans glochidielarver även om den initialt kan bli infesterad. Tidigare studier har visat hur infestering av glochidielarver negativt påverkar öringens förmåga att försvara ett territorie. Det innebär att då alla tre arterna lever tillsammans så kommer flodpärlmusslan att vara den stora förloraren; där glochidielarver som fastnar på bäckrödingen inte kommer att utvecklas till juvenila musslor. Den öring som blir infesterad kommer också att få svårare att konkurrera om habitat och föda med bäckrödingen som i mindre utsträckning blir infesterad.

Våra resultat visar tydligt att bäckrödingen har en negativ effekt både direkt på öringens habitatval, födonisch och tillväxt men även indirekt genom att störa samspelet mellan flodpärlmusslan och vår inhemska öring.

Summary

Invasive alien species pose one of the greatest threats to biodiversity and can result in the extinction of native species, as well as altering fundamental ecological functions. Salmonids, mainly rainbow trout and brook trout, were introduced to Sweden in the late 19th century, and brook trout have now established populations throughout Sweden. While there are few examples of reproducing populations of rainbow trout, brook trout have now established themselves in most of Sweden. Previous studies have shown that brown trout living alongside brook trout change their habitat utilization and switches to eating more land-based invertebrates, resulting in poorer growth. However, much remains unknown about the interaction between brown trout and brook trout and any indirect ecosystem effects. Over the past 15 years, several attempts have been made to reduce the invasive brook trout population through mainly electrofishing, but many attempts have failed because they often rely on methods that do not remove all individuals and often select for a certain behavior. There are also no examples of how such artificial selection with regard to different behaviors, such as variations in aggressiveness among surviving individuals, can affect the functioning and recovery of the ecosystem.

Both brook trout and brown trout occur in small streams and lakes and thus compete for both food and habitat. These environments are also home to the river pearl mussel, which during a critical part of its life cycle is dependent on salmonids as host animals for their larvae.

The overall objective of this “NOBROOK” project was to study the interactions between these three species and develop recommendations on methods that should be used to successfully and sustainably reduce the impact of brook trout on the ecosystem. The project focused on studying 1) methods for removing brook trout from the water, 2) how brown trout and the ecosystem are affected by brook trout, 3) how the ecosystem recovers after the removal of brook trout, and 4) the interaction between brown trout, brook trout, and freshwater pearl mussels.

We have worked in several small watercourses, mainly in southern Sweden, with known populations of either trout alone (allopatry) or both brook trout and trout (sympatry). In addition, we have conducted detailed laboratory experiments under controlled conditions, both indoors in controlled aquarium environments and outdoors in artificial environments.

We tested electrofishing and various types of passive traps as methods for removal of brook trout in small watercourses. The results show that the traps selected for more active individuals than electrofishing. Electrofishing is the most common method used today to try to remove brook trout, but based on our results, we recommend using various passive capture methods such as traps in addition, so as not to risk the remaining individuals having an undesirable more aggressive/active phenotype. Our studies also showed that trout living alongside brook trout change their body shape, probably in response to a change in foraging behavior.

In accordance with this, we also found indirect effects on the composition of the benthic fauna, which differed between environments with and without brook trout. The removal of brook trout using electrofishing over two years also showed a broader niche utilization by trout after the electrofishing, indicating that competition with

brook trout can lead to changes in prey selection for trout. In more controlled environments in the laboratory, we saw a clear correlation between dominance and growth in trout living in environments without brook trout, but this correlation disappeared in environments where trout lived together with brook trout. This can be explained by the fact that brook trout is generally more active and forced brown trout into suboptimal foraging behavior with less activity during the day. Brook trout were also more flexible in their habitat selection, which may explain why brook trout spread and easily establish themselves in vacant niches.

Our results also clearly show that brook trout is not a functional host for freshwater pearl mussel glochidia larvae, even though they may initially become infested. Previous studies have shown how infestation with glochidia larvae negatively affects trout's ability to defend their territory. This means that when all three species live together, the river pearl mussel will be the big loser, as glochidia larvae that attach to brook trout will not develop into juvenile mussels. Infested brown trout will also find it more difficult to compete for habitat.

1. Bakgrund

Invasiva främmande arter är arter som introducerats av människan till områden utanför sitt ursprungliga utbredningsområde, men som nu sprider sig av egen kraft och skadar ekosystemet. De utgör ett av de största hoten mot den biologiska mångfalden och kan resultera i att inhemska arter utrotas. Invasiva främmande arter kan också förändra grundläggande egenskaper hos ekologiska system, såsom artdominans, näringstransporter och produktivitet (Simon och Townsend 2003) och därmed indirekt påverka ekosystemtjänster (Pejchar & Mooney 2009).

Laxartade fiskar, särskilt de från släktena *Salmo*, *Salvelinus* och *Oncorhynchus*, är bland de mest frekvent introducerade fiskarna med mer än ett sekels historia av introduktioner över hela världen främst på grund av deras kommersiella och rekreationsmässiga betydelse för sportfisket (Hutchings 2014). Introduktion av släktena *Salmo* och *Oncorhynchus* har resulterat i en global homogenisering av fiskfaunan (Rahel 2000) eftersom släktena har etablerat självreproducerande bestånd i alla kontinenter förutom Antarktis (MacCrimmon m.fl. 1968, Crawford m.fl. 2008). De negativa ekologiska effekterna samt risken för utrotning av inhemska arter i rinnande vatten är av stor oro, vilket lett till massiva utrotningsförsök av invasiva laxfiskar i bland annat Nordamerika (till exempel Finlayson m.fl. 2005). Både Bäckrödingen (*Salvelinus fontinalis*) och Regnbågen (*Oncorhynchus mykiss*) fördes in till Sverige i slutet på 1800-talet men det är bara bäckrödingen som har etablerat bestånd i hela Sverige (MacCrimmon m.fl. 1969), främst i de övre delarna av mindre vattendrag (Korsu m.fl. 2007). Interaktionen mellan bäckröding och öring (*Salmo trutta*) är av särskilt intresse och invasionshistoriken är en spegelbild på vardera sidan av Atlanten där öringen är invasiv i Nordamerika och bäckrödingen invasiv i Europa. Både bäckrödingen och öringen förekommer i liknande miljöer, mindre vattendrag och sjöar och konkurrerar således om både föda och ståndplatser.

Öringen är vanligtvis mer aggressiv och territoriell men bäckrödingen betydligt mer nyfiken och social vilket kan vara en av anledningen till att den anpassar sig till nya miljöer och tränger undan vår inhemska öring. Bäckrödingen är också bättre anpassad till kallare vatten och dominerar därför uppströms i många vattendrag med kalla källflöden medan den inte klarar sig lika bra nedströms. I många av de små vattendrag som vi jobbat i innebär det att vi har kunnat studera öringens habitatval och födosök både i miljöer uppströms där de båda arten lever tillsammans (**sympatri**) och nedströms där öringen lever ensam (**allopatri**). I dessa miljöer lever också flodpärlmusslan som under en kritisk del av sin livscykel är beroende av laxfisk som värddjur för sina larver. Befruktade ägg av flodpärlmusslan utvecklas på honans gälar till miljoner små glochidaelarver vilka släpps ut i den fria vattenmassan under sensommaren och lever som parasiter på gälarna hos fisk i 8–10 månader. Både lax och öring har visat sig vara funktionella värdfiskar för flodpärlmusslan där vissa fiskar kan bära 100 tals larver vilket innebär kostnader i form av en sämre förmåga att försvara ett territorie och ökad ämnesomsättning. Det är dock fortfarande oklart i vilken utsträckning bäckrödingen är en funktionell värdfisk.

1.1 Olika personligheter hos fisk

Precis som hos människor besitter djur olika personligheter eller temperament vilket har redovisats i flertalet studier och på olika djurgrupper. För att ett beteende ska kategoriseras som en personlighet behöver det finnas en viss grad av repeterbarhet oberoende av sammanhang. I djurriket har man främst studerat fenotypisk variation i djärvhet (risktagande), nyfikenhet (utforskande), aktivitet, aggressivitet och sociala beteende (ex. stimbildning). Laxfiskar, har visat sig ha personlighet, precis som många andra djur. Vissa individer är till exempel djärva och tar risker, medan andra är mer försiktiga. Djärva laxfiskar börjar ofta äta snabbare efter en störning, utforskar nya miljöer och kan vara mer aggressiva. Försiktiga individer håller sig hellre gömda och reagerar starkare på stress. Dessa beteendemönster hänger ihop med hur fiskarnas stresssystem fungerar och hur hormoner som kortisol regleras. Personlighet påverkar också hur bra fisken klarar sig i naturen; Djärva individer växer ofta snabbare och det finns ofta ett samband mellan dominans/aggressivitet och tillväxt men dessa individer löper också större risk att bli uppätta. Försiktiga fiskar överlever bättre i farliga miljöer men växer långsammare vilket dock kan vara en fördel då det är ont om mat eller i mer strukturellt komplexa miljöer. Därför finns ofta en blandning av olika personlighetstyper i samma population. I detta projekt har vi undersökt personligheten hos bäckröding och öring genom att studera fiskens benägenhet att förflytta sig i en främmande artificiell miljö och även använt rörelsemönster och habitatutnyttjande i seminaturella miljöer som ett mått på djärvhet. I den fortsatta texten kommer vi att referera till individer som mer eller mindre djärva.

1.2 Varför är bäckrödingen ett problem?

Öringen äter i stor utsträckning akvatiska insekter från botten men tidigare studier har visat att öring som lever tillsammans med bäckrödingen får ett minskat födosöksområde och övergår till att äta mer landbaserade evertetrater (Cucherousset m.fl. 2007; Syrjänen m.fl. 2011). Öring som lever med bäckröding får också en förändrad kroppsformen med mindre ögon, kortare underkäkar och mer framåtriktade munnar (Zavorka m.fl. 2020). Öringen är dock inte anpassad till de fettsyror som härrör från terrestra insekter och flera studier har visat att terrester föda kan påverka tillväxten och den kognitiva förmågan hos öringen (Zavorka m.fl. 2017; Cucherousset m.fl. 2020). Eftersom Bäckrödingen i större utsträckning livnär sig på terrestra byten kan invasionen av denna art tillsammans med den kostförändring som har hittats hos inhemsk öring leda till förändringar i biomassan av akvatiska makroinvertebrater i de vattendrag som invaderats av bäckröding (Baxter m.fl. 2004). Detta är inte så väl undersökt men skulle kunna få stora konsekvenser för både akvatiska och terrestra konsumenter såsom fiskar och fåglar i strandskogen, eftersom akvatiska makroinvertebrater är den huvudsakliga källan till fleromättade fettsyror (omega-3) som är avgörande för dessa organismers utveckling och överlevnad (Twining m.fl. 2019; Zavorka m.fl. 2019). Det finns idag ingen tydlig förklaringsmodell till varför öring som lever med bäckröding delvis förändrar sitt födosöksbeteende, ev. kan det vara en social överföring i beteendet där bäckrödingen normalt kläcker tidigare och öringen imiterar bäckrödingens födosöksbeteende.

Bäckrödingen är också mer social i sitt beteende och även om öringen kan vara mer aggressiv och dominant, så är bäckrödingen ofta mer flexibel i sitt beteende och kan utnyttja lediga habitat (Wallerius m.fl. 2017, 2022). I miljöer där öringen lever själv finns det ofta ett tydligt samband mellan dominans och tillväxt, ett samband som visat sig delvis förvinna då arterna lever tillsammans. Bäckrödingen kan även påverka relationen mellan etablerade ekologiska funktioner som den mellan öringen och flodpärlmusslan där musslans larver (glochidier) är beroende av öringen som värd för sin överlevnad (Salonen m.fl. 2016).

1.3 Hur tar vi bort bäckrödingen?

Betydande resurser används globalt för att minska förekomsten av invasiva främmande arter. Tyvärr misslyckas de flesta försök att permanent minska eller utrota invasiva främmande arter (Kopf m.fl. 2017; Pluess m.fl. 2012).

Fullständig utrotning med hjälp av kemiska bekämpningsmedel såsom rotenon har använts bl.a. i Norge för att utrota laxparasiten *Gyrodactilus Salaris* från drabbade vattendrag. Denna behandling dödar all fisk i vattendraget, som sedan fylls på med befruktade ägg och juveniler från den lokala genbanken eller med migrerande fisk från havet. Detta skulle också kunna vara ett alternativ för att avlägsna bäckröding, men rotenon kommer också att öka dödligheten hos bentiska ryggradslösa djur och musslor (Arnekleiv m.fl. 2001) och i system som inte har vandrande bestånd av laxfisk kommer återhämtningen att ta längre tid. Det kan också vara svårt att behandla med rotenon i alla invaderade livsmiljöer och undvika icke-målarter samt tackla allmänhetens oro. Därför måste förvaltare ofta använda, och förlita sig på, metoder som innebär en mer selektiv borttagning och bara delvis utrota de invasiva arterna. Det är viktigt att hänsyn tas till detta, eftersom olika metoder för att ta bort invasiva arter vanligtvis involverar selektiva metoder såsom fiske där metoderna ofta selekterar för ett visst beteende (Britton m.fl. 2011; Myers m.fl. 2000). Det saknas dock tillräckligt med kunskap och underlag om hur ett selektivt fiske eller andra borttagningsmetoder kan påverka specifika fenotypiska egenskaper såsom beteende och morfologi, men även livshistoria (Fugère & Hendry, 2018; Mimura m.fl. 2017). Därför kan en möjlig förklaring till bristen på framgång med att eliminera bäckröding vara att de ekologiska och evolutionära (Des Roches m.fl. 2018; Palkovacs m.fl. 2018; Raffard m.fl. 2019) effekterna av bäckrödingen inte enbart bestäms av antalet individer i de invasiva populationerna, utan också av vilka egenskaper till exempel i djärvhet och aggressivitet som återfinns hos de enskilda individerna (Dick m.fl. 2017; Parker 1999). Fördelningen av fenotypiska egenskaper i en population av invasiva arter före och efter decimering kan därför påverka hastigheten, omfattningen och de ekologiska effekterna både av deras invasion (Britton m.fl. 2011; Evangelista, Cucherousset, & Lecerf, 2019) och möjligheterna till ekosystemets återhämtning (Zavorka m.fl. 2020). Det är således av yttersta vikt att de överlevande individerna i en population efter borttagningsförsök inte besitter egenskaper såsom djärvhet/aggressivitet som kan förvärra situationen för de inhemska arterna vilket i så fall kan drabbas av ytterligare ekologiska negativa effekter (Závorka, Lang, m.fl. 2018). I stort saknas dock exempel på hur olika beteenden såsom variationer i djärvhet hos överlevande individer påverkar ekosystemets funktion och återhämtning. Ett undantag är dock den invasiva arten röd sumpkräfta (*Procambarus clarkii*), där kräftor som överlevde en utfiskning i en sjö hade en större andel djärva och glupska individer

än en population i en sjö utan fiske. Invasiva kräftor ökar generellt nedbrytningen av organiskt material och kan reducera primärproduktionen i ekosystemen, men studien påvisade att även om antalet kräftor minskar så kan effekterna kvarstå eller t.o.m. öka om de överlevande kräftorna är glupskare (Zavorka m.fl. 2018).

Detta projekt fokuserade på bäckrödingen och ett syfte har varit att ta fram en balanserad fångstmetod med en fångstbarhet som inte skiljer sig beroende på individens fenotypiska egenskaper, ex. aggressivitet eller aktivitet. Vi har jobbat i flera mindre vattendrag med kända populationer av antingen endast öring, eller med bäckröding och öring. I dessa system har vi testat både vilka fenotypiska egenskaper som olika fångstmetoder fungerade bäst för och om fångstbarheten skilde sig mellan öring och bäckröding. Vi har också studerat effekterna på ekosystemet genom att studera hur bäckrödingen påverkade sammansättningen av bottenfauna och dieten hos den inhemska öringen. Indirekta ekosystemeffekter har även studerats genom att vi undersökt vilka effekter bäckrödingen har på interaktioner mellan öringen och flodpärlmusslan. Vi har också gjort en del experiment i mer kontrollerbara miljöer för att i detalj studera interaktionerna mellan arterna. Det övergripande målet med projektet är att ta fram rekommendationer kring vilka metoder som bör användas för att framgångsrikt och långsiktigt minska effekterna av bäckrödingens påverkan på ekosystemet. Projektet har följande fyra komponenter:

1. Metoder för utfiskning av bäckrödingen.
2. Hur påverkas öringen och ekosystemet av bäckrödingen?
3. Hur återhämtar sig ekosystemets efter utfiskning av bäckrödingen.
4. Hur påverkar bäckrödingen samspelet mellan öringen och flodpärlmusslan.

2. Metoder

2.1 Lokaler och experimentell fisk

Stationär öring och/eller bäckröding från små bäckar användes i alla experiment utom två vilket även inkluderade vandrande havsöring, och ett experiment med odlad öring. Lokaler valdes ut utifrån dess fördelning av öring och bäckröding inom vattendragen. Framför allt riktade vi in oss på vattendrag som följer den generella spridningen/uppdelningen av arterna, dvs, där öring förekommer nedströms i allopatri (endast öring) och högre upp i systemen där båda arterna förekommer inom samma habitat (sympatri). I resten av rapporten kommer vi enbart att benämna detta som öring i allopatri resp. öring och bäckröding i sympatri.

De flesta fältstudier genomfördes i vattendrag inom Viskans avrinningsområde nära Borås, Sverige, specifikt Lindåsabäcken och Ringsbäcken. Ytterligare provtagning skedde i Rödån i södra Sverige. Alla svenska vattendrag innehöll naturliga populationer av öring med varierande förekomst av invasiv bäckröding. Ett mesokosm-experiment i en konstgjord bäck genomfördes även vid HyTec Flumes-anläggningen i Lunz, Österrike. Bäckröding och öring för detta experiment hämtades från olika vattendrag i Österrike, samt från en odling där avelsmaterialet var vilda öringar.

2.2 Fångst- och märkningsmetoder

Elfiske med batteridrivna elfiskeutrustning (Smith-Root LR-20B) var den primära fångstmetoden i alla fältstudier, både i syfte att fånga experimentfisk och för att utvärdera elfiske som en elimineringsmetod. Dessutom användes olika fällor både för att jämföra mängden bäckröding som fångades totalt, och för att utvärdera om olika fångstmetoder selekterade för olika fenotyper (dvs. djärvhet). Fällorna var antingen en 8,5 meter lång tunnelfälla (40 cm fångsthöjd, 50 cm djup, 15 mm nät, och 17 ingångar (Figur 1b), eller en paraplyfälla med 100 cm i diameter med 9 ingångar (Figur 1a).

Fisk bedövades med Benzokain (1,5 mL/L) eller 2-phenoxyetanol (0,5 mL/L) före hantering och märktes i vissa fall med passiva märken (Passive integrated transponders (PIT), 12 mm, Oregon RFID).



Figur 1. a, b) De två typerna av fällor som användes för att fånga bäckröding samt c) elfiske av Benedikte Austad i Ringsbäcken.

2.3 Skattning av djärvhet

För bedömning av fiskens fenotypiska egenskaper (djärvhet) placerades varje fisk individuellt i runda behållare (30 cm diameter) fyllda med 10 cm vatten. Behållarna täcktes med ogenomskinliga lock under 2 minuter, sedan togs locken bort och fisken observerades i 5 min (Figur 2). Rörelse definierades som att förflytta sig minst en halv kroppslängd, med tid till första rörelse registrerad som ett mått på djärvhet. Om inte annat anges, avser alla beskrivningar av djärvhet i rapporten denna metod.



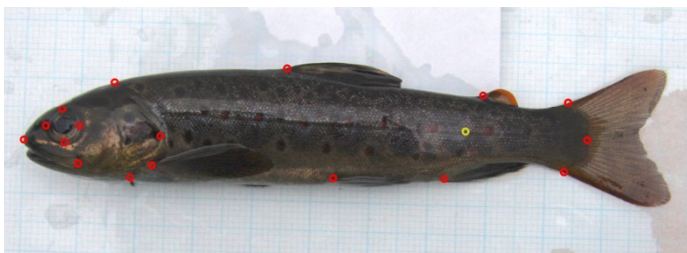
Figur 2. Bild som visar hur fiskarnas nivå av djärvhet bedömdes i fält. I detta specifika exempel bedömdes sex individuella fiskar samtidigt.

En separat studie genomfördes för att validera denna metod både genom att undersöka förhållandet mellan fiskens längd (cm) och det binära måttet för djärvt beteende (rörde sig/rörde sig inte) samt genom att jämföra djärvhet mellan storleksklasser av öring och mellan tidiga och sena migranter av havsöringssmolt. Metoden stödde våra hypoteser och metoden kunde valideras där mindre öringar visade sig vara djärvare än större ($p < 0,001$) och smolt som migrerade tidigt var djärvare ($p = 0,01$) än smolt som migrerade sent.

2.4 Morfometrisk analys

Morfometriska analyser gjordes för att studera eventuella förändringar hos öring kopplat till dess födokonkurrens med eller utan bäckröding. Kroppsformen analyserades genom standardiserad fotografering på bedövd fisk där 13–17 morfometriska referenspunkter digitaliserades (RStudio geomorph, Figur 3.). PCA analys (principal-komponentanalys) utfördes för att jämföra variation i öringarnas kroppsform, och om kroppsformen skiljde sig mellan fångstmetoder, personligheter, bäck och allopatri/sympatri.

Fotografier analyserades med RStudio (geomorph), för att sedan importeras till morphJ för vidare bearbetning. CVA analys (Kanonisk korrelationsanalys) genomfördes för att jämföra utseendet mellan fiskar från olika populationer.



Figur 3. Referenspunkterna som användes för den morfometriska analysen. Röda cirklar indikerar punkterna som är viktiga för att representera morfologiska egenskaper och skillnader.

2.5 Analys av Stabila Isotoper (SIA)

För att jämföra födonischer studerades stabila isotoper mellan bäckröding och öring från främst 2 bäckar (Lindåsabäcken och Ringsbäcken) med olika fördelning av arterna. Upprepade jämförelser gjordes i Ringsbäcken efter att flera reduceringsfisker av bäckröding utfördes (2022 och 2023). För att undersöka hur öringens födoval påverkas då den lever i allopatri respektive sympatri samt om det sker en förändring från var födan kommer ifrån studerades nivå av stabila isotoper i fiskens vävnad (Kväve ($\delta^{15}\text{N}$) och kol ($\delta^{13}\text{C}$)). För analys av stabila isotoper klipptes en liten bit av fiskens bukfena och bottenfaunaprov (sparkprov) samlades in för att uppskatta potentiella akvatiska bytesdjur på tre slumpmässiga platser i varje provtagningssektion. Terrestra insekter samlades in med hjälp av håvar på tre platser nära bäcken. Fenklipp och bytesdjur sköljdes med destillerat vatten, hölls på is och fördes sedan till laboratoriet och torkades i 60 °C i 48 timmar. Prover analyserades vid 2 externa laboratorier; ISOGOT-anläggningen vid Institutionen för geovetenskaper, Göteborgs universitet, Sverige och vid WasserCluster Lunz, Österrike.

Analysen av nischstorlek och ev. överlapp utfördes genom att skapa 2 dimensionella ellipser utifrån isotopdatan (Stable Isotope Bayesian Ellipses (SIBER)). Ytan av ellipsen (The standard ellipse area (SEA)) användes som ett mått både på nischstorleken och ev. överlapp i nischutnyttjande mellan lokaler. Multivariat variansanalys (MANOVA) användes för att testa skillnader i stabila isotopnischer ($\delta^{13}\text{C}$ och $\delta^{15}\text{N}$) mellan miljöer med både öring och bäckröding (sympatri) samt bara öring (allopatri), men även före respektive efter reduceringsfiske av bäckröding. GLM modeller (Generaliserade linjära modeller) användes för att undersöka förhållanden mellan individuella isotopnischer och individernas djärvhet.

2.6 Evertebratprovtagning

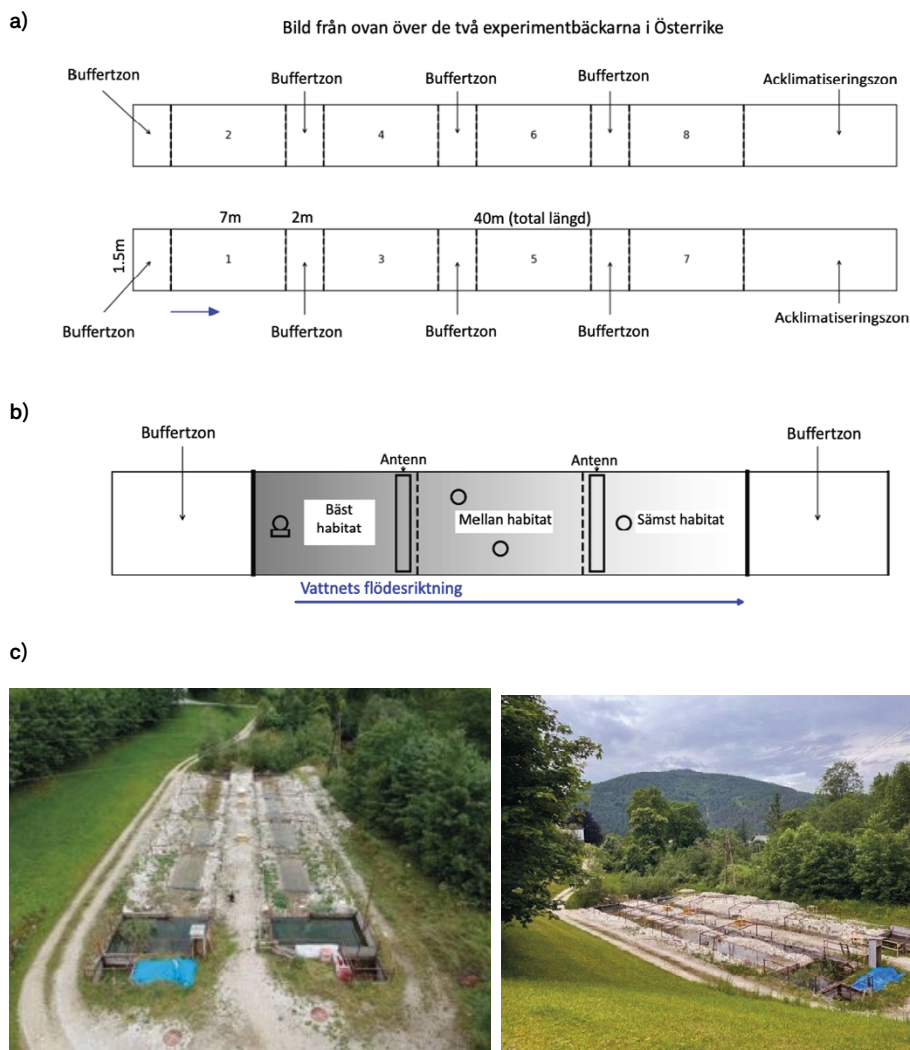
Bottenfauna samlades in genom standardiserad sparkprovtagning (Havs och Vattenmyndigheten, 2016). Varje prov grovsållades i fält och förvarades sedan i 95 % etanol. Sammansättningen av evertebrater jämfördes med två kompletterande verktyg: icke-parametrisk multidimensionell skalning (NMDS) för att visualisera skillnader mellan prover, och hierarkisk klustring baserad på Bray–Curtis-olikheter för att gruppera liknande prover (Oksanen m.fl. 2019). För båda analyserna slogs evertebrater identifierade till artnivå samman till släktnivå. För att undvika en oproportionerlig effekt av sällsynta arter togs alla taxonomiska grupper bort som utgjorde mindre än 3 % av den totala förekomsten i något enskilt prov (Clarke & Warwick, 2001). En vidare analys av likheter gjordes med hjälp av programmet ANOSIM där avstånden mellan de taxonomiska grupperna rankades och jämfördes mellan vattendrag och konkurrenstyper (sympatriska och allopatriska förhållanden). För att identifiera vilka taxa som drev observerade skillnader använde vi RStudio (indicspecies-paketet, De Caceres & Legendre, 2009) det vill säga taxa vars abundans är starkt kopplad till ett visst tillstånd (till exempel taxa som är mer typiska för sympatriska än allopatriska sträckor). För dessa analyser använde vi den finaste tillgängliga taxonomiska upplösningen och behöll även sällsynta taxa. En två vägs ANOVA användes både för att jämföra antalet evertebrater mellan lokaler och mellan sympatri och allopatri samt för jämföra fördelningen mellan Dag-, Bäck- och Nattsländor.

2.7 Mesokosm-experiment

Mesokosm-experimentet genomfördes för att bättre kunna kontrollera och manipulera habitat och konkurrens mellan öring och bäckröding. Genom detta experiment kunde vi även studera de potentiella selektiva effekter som reduceringsfiskerna kan ha genom att ta bort individer som klassificerades som djärva. För experimentet användes två stycken konstgjorda bäckar (40 m långa och 1,5 m breda, uppdelade i åtta 7 m sektioner) belägna vid HyTec Flumes-anläggningen i Lunz, Österrike. Dessa höll ett konstant vattenflöde på 25 L/s med en temperatur på 8–12 °C. Sektionerna hade både djupa och grunda partier och vattennivån kunde justeras. Både innan och under försöket adderades akvatiska evertebrater från en närliggande å till en uppskattad täthet av 5 000–6 000 individer/m² densitet. Barriärer av nät (maskstorlek 0,5 cm²) förhindrade att fiskarna kunde simma mellan sektioner, men tillät fri rörlighet av evertebrater. Varje sektion delades in i tre

zoner som representerade olika kvalitéer på habitat: uppströms ”bästa” habitatet med grussubstrat och mer komplexa miljöer som kan ge skydd (halvt nedgrävd blomkruka med små trädpinningar), mellersta ”mellan” habitatet med grus och mer enkla skydd, och nedströms ”sämsta” habitat med sandsubstrat och enstaka skydd (Figur 4). Varje sektion innehöll sex storleksmatchade fiskar i antingen en behandling med bara öring (allopatrisk) eller en behandling med tre öringar och tre bäckrödingar (sympatrisk). Varje sektion hade en blandning av vildfångad och odlad fisk. Experimentet pågick under 10 dagar där vattennivån sänktes under dag 3 för att simulera variationer i vattenståndet och en större konkurrens om habitat. Fiskens rörelsemönster och habitatutnyttjande övervakades kontinuerligt med hjälp av stationära och portabla antenner som kunde detektera de passiva sändarna i fisken (PIT tags). Den djärvaste (baserat på habitatutnyttjande) bäckrödingen i sympatri och öringen i allopatri plockades bort under dag 7 för att studera ev. förändringar i dominanshierarkin och habitatutnyttjande.

För att bedöma förhållande mellan dominans och tillväxt utförde vi linjära regressionsanalyser separat för de varje behandlingsgrupp. Position inom varje sektion jämfördes med hjälp av Kruskal-Wallis-tester där antal meter från en fast position nedströms sattes som responsvariabel och jämfördes mellan behandlingsgrupper. Sannolikheten att fisk hittades på platser med skydd analyserades med en generaliserad linjär blandad modell (GLMM) och jämfördes mellan behandlingarna och över tiden. Aktivitet analyserades med hjälp av Wilcoxon rank summa test genom att jämföra antalet förändringar i position per timme mellan arter och behandlingar.



Figur 4. a) Schematisk bild av de två artificiella bäckarna sedda ovanifrån och de experimentella sektionerna (1–8), b) en schematisk bild som visar en individuell sektion. c) ett foto över de artificiella bäckarna.

2.8 Interaktioner mellan flodpärlmussla och öring/bäckröding

För att studera om bäckröding är en funktionell värd för flodpärlmusslans larver gjordes en artificiell infestering av fisk under kontrollerade former; Gravida flodpärlmusslor (*Margaritifera margaritifera*) samlades in från Lindåsabäcken i mitten av augusti när honmusslorna var redo att släppa sina larver vilka sedan användes för att på lab infektera öring eller bäckröding. Infektionen gjordes i mindre hinkar (5 l) med en koncentration av cirka 100 000 glochidier/L med konstant vattenrörelse där de juvenila fiskarna blev exponerade för larver. Fiskarna klassificerades utifrån olika infektionsklasser från 0 till 2, där 0 är ingen infektion, 1 är 10–100 larver och 2 är mer än 100 larver på gälarna hos den infesterade fisken (Figur 5). Vi studerade sedan hur interaktionerna mellan bäckröding och öring påverkas av en infektion av glochidier. Dessa fiskar användes för att studera konkurrensförmågan mellan olika individer där interaktionerna mellan olika kombinationer av infesterad/ickeinfesterad öring och bäckröding studerades. Infesteringsgrad kontrollerades regelbundet och ANCOVA-tester användes för att testa om de olika infesteringsnivåerna skiljde sig åt mellan öring och bäckröding samt i vilken utsträckning det påverkar dominansförhållandet och födosöksbeteende.

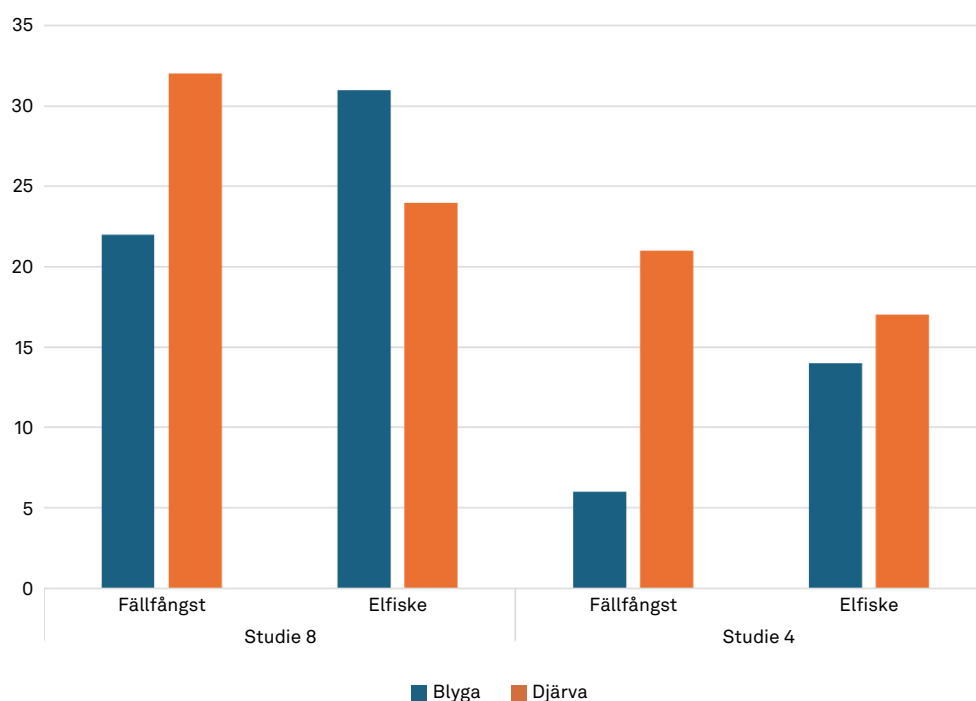


Figur 5. En bild på en öring infesterad med glochidaelarver från flodpärlmusslan.

3. Resultat

3.1 Metoder för utfiskning av bäckrödingen

Två studier syftade till att avgöra om någon av metoderna, elfiske eller fällor, var selektiva mot specifika egenskaper hos fisken. Andelen djärva och blyga fiskar jämfördes därför mellan fisk fångade med respektive metod. I den ena studien fångade båda metoderna lika många fiskar men i fällorna var andelen djärva bäckrödingar cirka 60 % och 40 % blyga ($\chi^2 p = 0,086$). I elfisket var dock förhållande det omvända med en större andel blyga fiskar som fångades (cirka 57 %) (Figur 6). Även i den andra studien fångade fällan signifikant fler djärva bäckrödingar ($\chi^2 = 7$, $p < 0,05$).



Figur 6. Antal fiskar sorterade i blyga/djärva, uppdelade mellan fångstmetoder (elfiske eller fällfångst) för de två studierna.

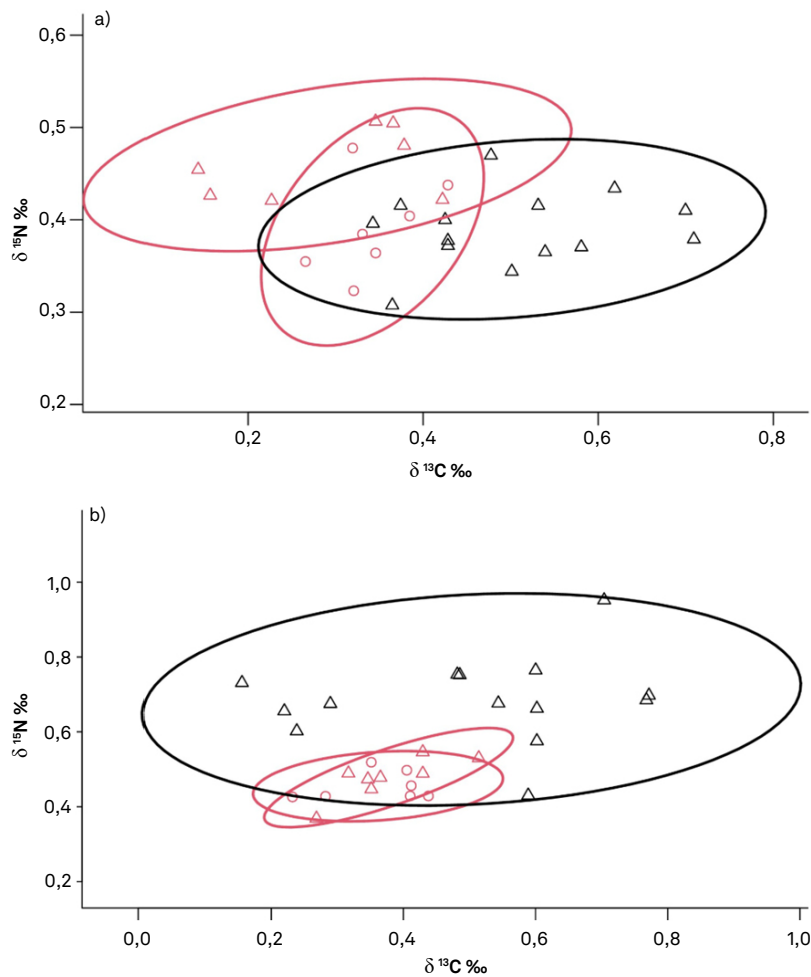
I den andra studie så studerades även fiskarnas beteende i en artificiell strömränna på lab (GU:s lokaler i Göteborg). Här fann vi ingen skillnad i födosöksbeteende eller konkurrensförmåga mellan bäckrödingar fångade med elfiske respektive fälla ($\chi^2 = 2,4$, $p = 0,49$; $\chi^2 = 0,67$, $p = 0,88$).

3.2 Hur påverkas öringen och ekosystemet av bäckrödingen?

3.2.1 Födonischer

Nischöverlappet mellan bäckröding och öring var cirka 52 % i Ringsbäcken men enbart 28 % i Lindåsabäcken (Figur 7). Överlappen i nischutnyttjande mellan allopatrisk öring och öring som levde i sympatri med bäckröding skilde sig också åt mellan systemen och var 9 % i Ringsbäcken och 17 % i Lindåsabäcken (Figur 7). Skillnaden kan bero på en högre andel bäckröding i Lindåsabäcken jämfört med Ringsbäcken (ungefär 80 respektive 50 %). Den bredaste födonischen baserat på ytan av ellipsen ($SEAc = 0,079$) hittades i Ringsbäcken medan motsvarande siffra för öring som levde själv (allopatri) i Lindåsabäcken var lägre ($SEAc = 0,015$). I de områden i Ringsbäcken där de båda arterna levde sympatriskt hade båda arterna ett smalare men sinsemellan liknande nisch ($SEAc = 0,011$ och $0,009$ för öring respektive bäckröding). I Lindåsabäcken fann vi ingen skillnad i nischutnyttjande mellan öring i allopatri och sympatri ($SEAc = 0,015$ respektive $0,016$).

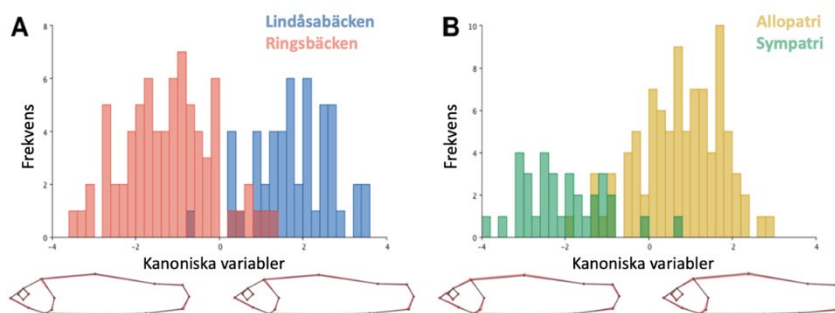
Närvaron av bäckröding påverkade den genomsnittliga isotopnischen för öring i båda bäckarna (Ringsbäcken: Manova, $F_{2,18} = 19,29$, $p < 0,001$ och Lindåsabäcken: Manova, $F_{2,15} = 20,91$, $p < 0,001$) men på olika sätt. I Lindåsabäcken drevs denna skillnad främst av en ökning i kväveisotopen ($\delta^{15}N$, $F_{1,16} = 30,47$, $p < 0,001$) och en minskning av kolisotopen ($\delta^{13}C$, $F_{1,19} = 5,55$, $p = 0,03$); vilket innebär att öringen som lever med bäckröding här i högre grad utnyttjar akvatiska snarare än terrestra byten eftersom akvatiska organismer har mindre kol ($\delta^{13}C$). I Ringsbäcken var denna skillnad istället i en minskning av kväve ($\delta^{15}N$) ($F_{1,19} = 22,1$, $p < 0,001$), ($-26,6 \pm 1,1$ i allopatri og $-26,6 \pm 0,4$ i sympatri men ingen förändring i kol ($\delta^{13}C$). ($F_{1,19} = 3,62$, $p = 0,07$).



Figur 7. Stabila isotopnischer (SEA) mellan bäckröding (cirklar) och öring (trianglar) i de sympatriska (röda symboler) och allopatiska (svarta symboler) sträckorna av (a) Lindåsabäcken (b) Ringsbäcken.

3.2.2 Morfometri

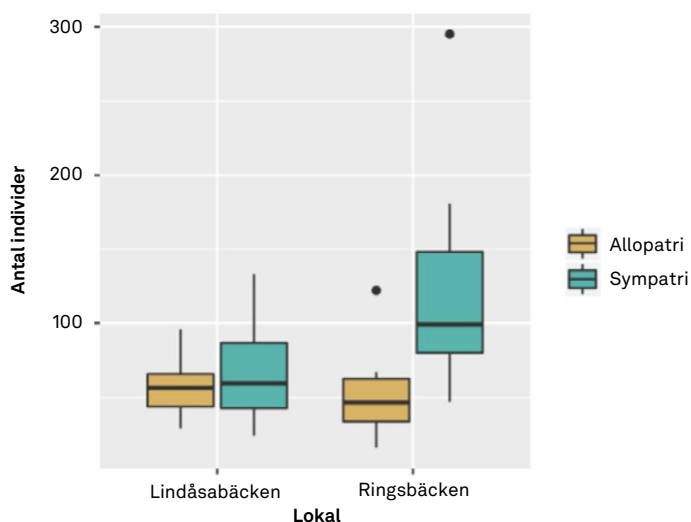
I både Ringsbäcken och Lindåsabäcken förekommer bäckröding och öring i sympatri. Öringens kroppsform varierade både mellan vattendrag och allopatri/sympatri (Figur 8). Öring i Ringsbäcken hade något större huvud och högre kroppshöjd än individer från Lindåsabäcken. Individer som levde tillsammans med bäckröding hade också lägre kroppshöjd, mindre huvuden och mindre ögon än öring som levde utan bäckröding (allopatri).



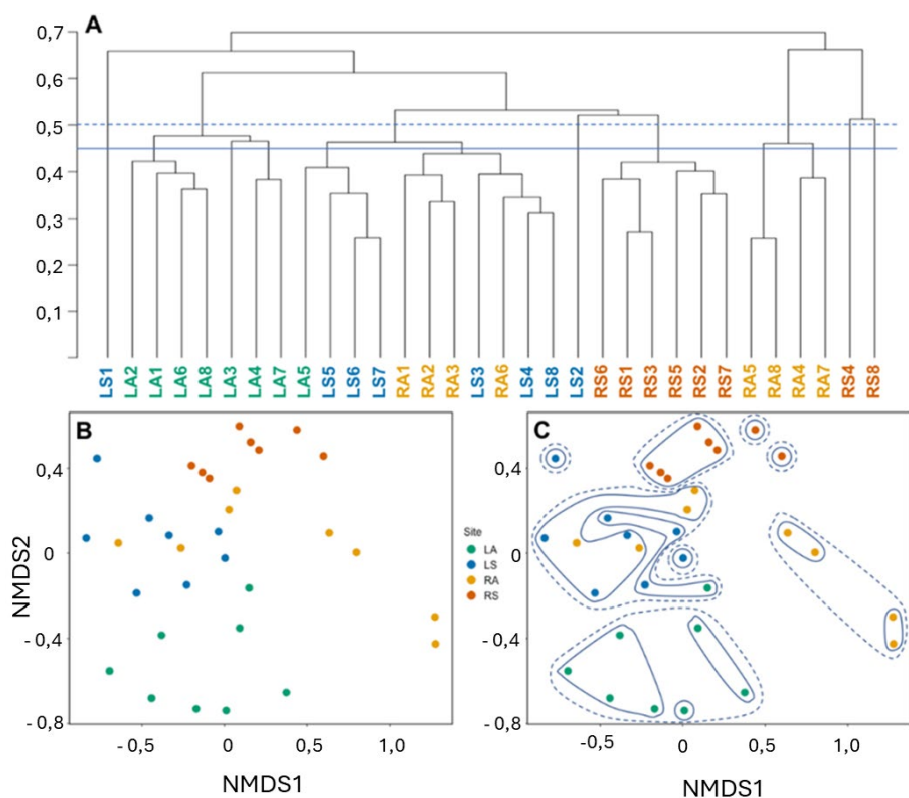
Figur 8. Skillnader i morfometri från CVA analysen för A) öringar i Lindåsabäcken (blått) och Ringsbäcken (rött), samt B) öringar i allopatri (gult) och sympatri (grön).

3.2.3 Effekter på bottenfaunan

Mängden evertebrater var generellt högre i Ringsbäcken och i allopatri (Figur 9). Klusteranalysen visade vidare att de båda bäckarna tydligt skilde sig åt vad gäller artsammansättningen av bottenfauna (Figur 10A) medan grupperingen utifrån allopatri/sympatri var mindre tydlig (Figur 10 B, C). Generellt fanns det en tydlig gruppering av Ringsbäcken allopatri och Ringsbäcken sympatri medan det var svårt att skilja ut om vissa prover härrörde från Ringsbäcken allopatri eller Lindåsabäcken sympatri. Analysen som jämförde likheter indikerade att både vattendrag och allopatri/sympatri påverkade bottenfaunasamhället (ANOSIM: $p < 0,001$ för både vattendrag och konkurrenstyp) med 12 taxonomiska grupper som skilde sig åt mellan allopatriska och sympatriska miljöer (Tabell 1).



Figur 9. Skillnader i abundans av akvatiska bottenlevande evertebrater vid allopatriska och sympatriska platser i Lindåsabäcken och Ringsbäcken.

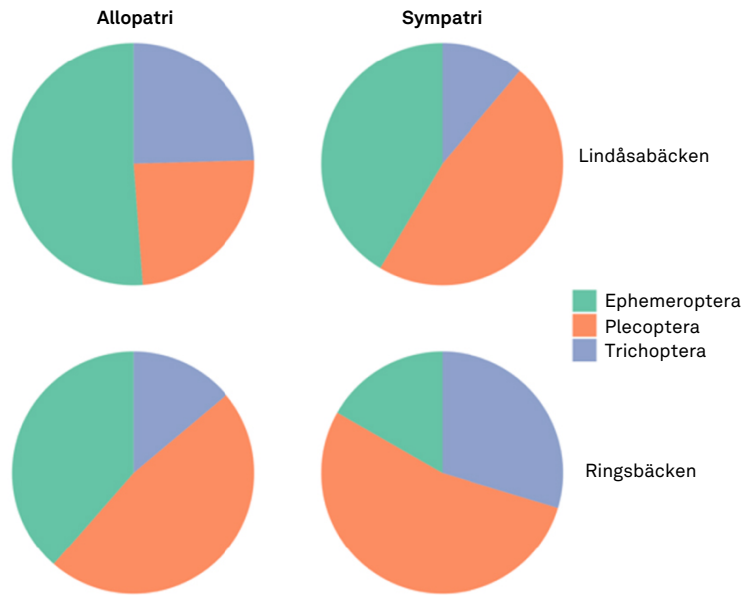


Figur 10. A) Resultatet av en hierarkisk klustring av evertebratsamhället utifrån de olika provtagningslokalerna. I Lindåsabäcken grupperades alla utan en lokal i samma kluster medan prover från de två lokalerna i Ringsbäcken bildade separata små kluster B) Klustring av evertebratsamhället baserat på den icke parametriska skalningen (NMDS), 13 av 16 sympatriska miljöerna bildade ett stort kluster men bara 5 av lokalerna kunde grupperas i de allopatriska miljöerna C) Klustring av evertebratsamhället baserat på den icke parametriska skalningen (NMDS) överensstämde med klusteranalysen i stor utsträckning enligt markeringarna i panel A. Provpunkter är färgkodade efter sträcka: Lindåsabäcken allopatric i grönt, Lindåsabäcken sympatric i blått, Ringsbäcken allopatric i orange och Ringsbäcken sympatric i rött.

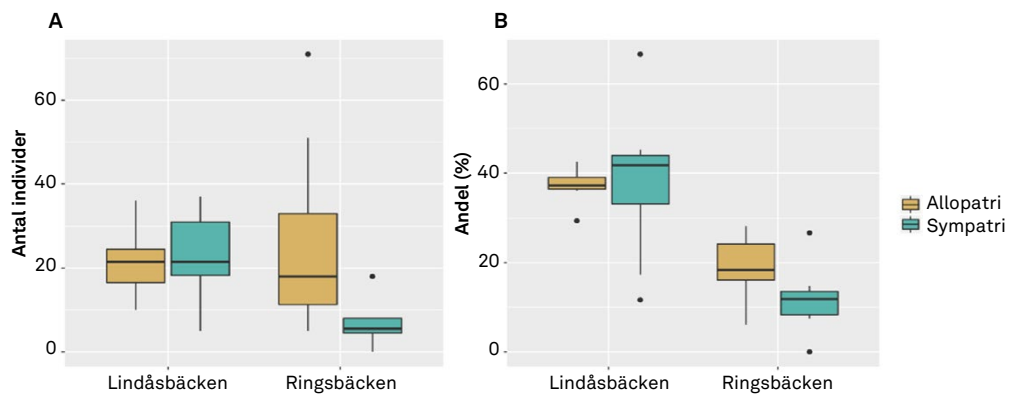
Tabell 1. Taxonomiska grupper associerade med respektive konkurrenstyp (allopatric eller sympatric) eller bäck (Lindåsabäcken eller Ringsbäcken). Signifikanskoder: < 0.001 "****", 0.001 "**", 0.01 "*".

Konkurrenstyp		Lokal	
Allopatric	Sympatric	Lindåsabäcken	Ringsbäcken
Ephemera danica ***	Leuctra nigra ***	Limnius volckmari ***	Chironomidae ***
Heptagenia sulphurea **	Polycentropus flavomaculatus **	Heptagenia sulphurea **	Oulimnius larvae ***
Hydropsyche siltalai **	Centroptilum luteolum **	Baetis **	Limnephilidae **
Leptophlebiidae *	Pediciidae *	Chimarra marginata *	Nemoura avicularis **
Chironomidae *			Asellus aquaticus **
Asellus aquaticus *			Gammarus lacustris *
Gammarus lacustris *			
Chimarra marginata *			

Sammantaget verkar Lindåsabäcken generellt ha en större andel dagsländor (Ephemeroptera) medan Ringsbäcken har en större andel bäcksländor (Plecoptera) (Figur 11). I Ringsbäcken var bäcksländor (Plecoptera) vanligare i lokaler med både öring och bäckröding, än på lokaler med bara öring. Dagsländor (Ephemeroptera) hade en större andel i lokaler med bara öring än på lokaler med både öring och bäckröding (tvåvägs-ANOVA, konkurrenstyp: $p = 0,010$) men andelen var större i Ringsbäcken (tvåvägs-ANOVA, vattendrag: $p < 0,001$) (Figur 12).



Figur 11. Fördelningen mellan dagsländor (Ephemeroptera), bäcksländor (Plecoptera) och nattsländor (Trichoptera) mellan vattendrag och i sträckor med endast öring (allopatri) respektive öring och bäckröding (sympatri).

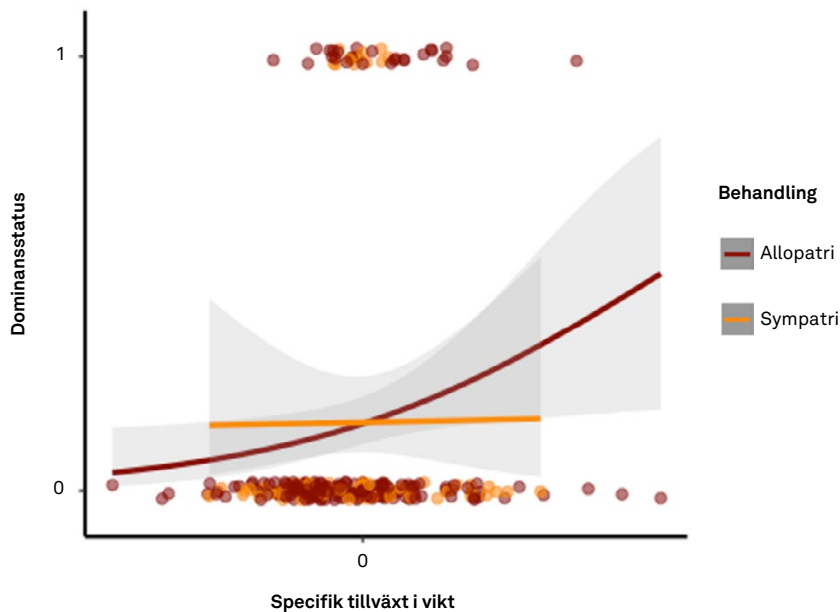


Figur 12. A) Antalet dagsländor (Ephemeroptera) som hittades i proverna mellan bäck och konkurrenstyp. B) Andelen dagsländor (Ephemeroptera) av det totala antalet individer i varje prov mellan bäck och konkurrenstyp.

3.2.4 Mesokosm-experiment

DOMINANS OCH TILLVÄXT

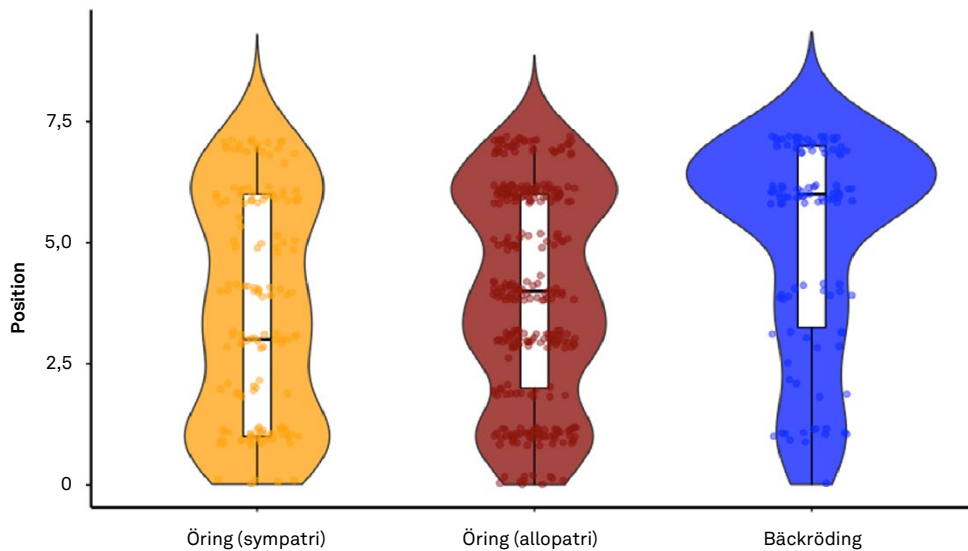
För öring som placerats i allopatriska sektioner så var dominans (baserat på habitatutnyttjande) positivt korrelerat med tillväxt ($t = 2.27$, $p < 0.05$) medan det sambandet inte återfanns då öringen levde tillsammans (sympatriskt) med bäckrödingen (Figur 13). I sympatriska sektioner, var öring den mest dominanta fisken i 67 % av fallen.



Figur 13. Samband mellan tillväxt och dominansstatus för öring i allopatri och sympatri. (1 är dominanta fiskar och 0 är icke-dominanta)

HABITATNYTTJANDE

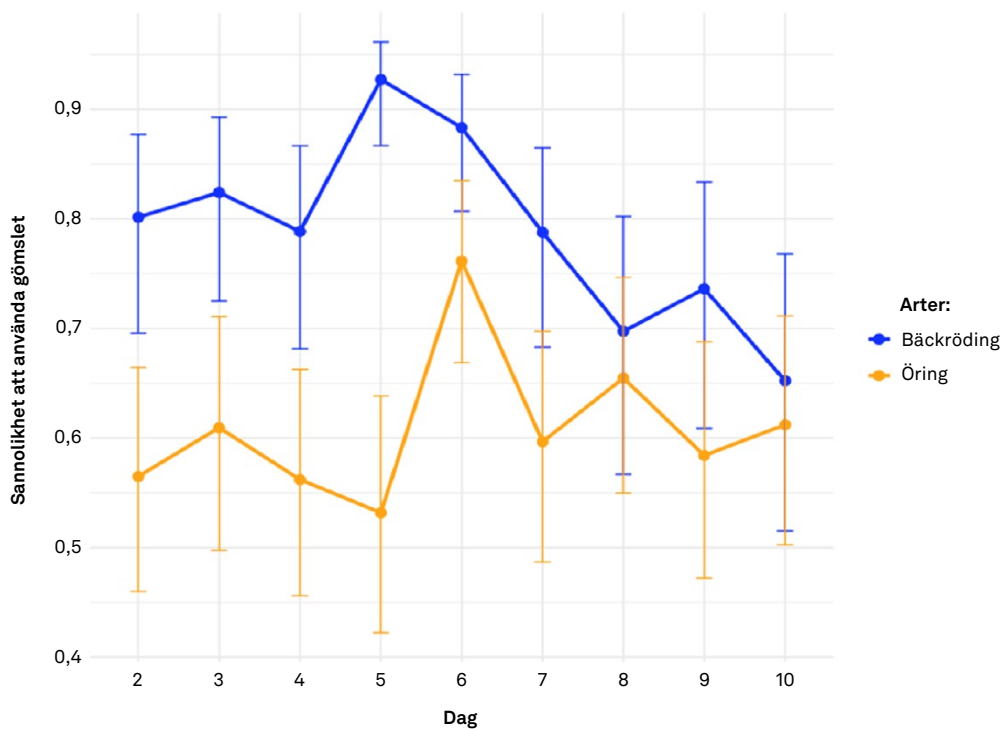
Under den initiala fasen av experimentet hittades inga skillnader i habitatutnyttjande mellan behandlingarna (Dag 3–7). Under dag 7 togs det bort en fisk och det var först under dag 8 som det uppstod skillnader i habitatutnyttjande mellan grupper ($\chi^2 = 11,26$, $df = 2$, $p < 0,001$) och dag 10 var det stora skillnader i habitatutnyttjande mellan bäckröding som lever i sympatri och öring som lever i allopatri ($p < 0,001$, parvis Wilcoxon rank-sum-test) (Figur 15). Sammanfattningsvis verkar det som att efter borttagning av den djärvaste fisken på dag 7 uppstod skillnader som främst drevs av att bäckröding utnyttjade tomrummet och tog över den bättre positionen uppströms i systemet (Figur 14).



Figur 14. Fiskarnas fördelning i vattendraget på dag 10 i experimentet.

ANVÄNDNING AV GÖMSLE

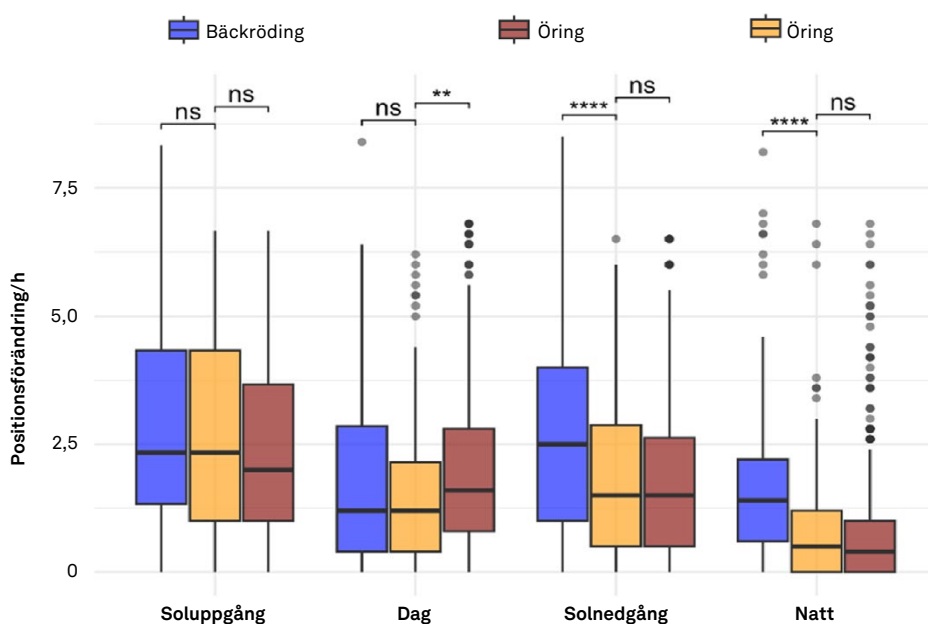
Bäckröding använde gömslen i större utsträckning än öring ($p < 0,05$, GLMM) under hela studien. Under dag 6 tillbringade öringen mer tid i gömslen efter det att vattennivån sänktes ($p < 0,05$, GLMM). Efter att den djärvaste fisken tagits bort dag 7 observerades inga signifikanta skillnader, men efter det att vattennivån steg igen på dag 8 fanns det en interaktion mellan arterna, där öringen ökade användningen av gömslen medan bäckrödingen minskade sitt nyttjande av gömslen konstant från dag 5 till dag 8 ($p < 0,05$, GLMM) (Figur 15).



Figur 15. Sannolikhet att detektera sympatrisk öring (gult) eller bäckröding (blått) i gömslet.

AKTIVITET

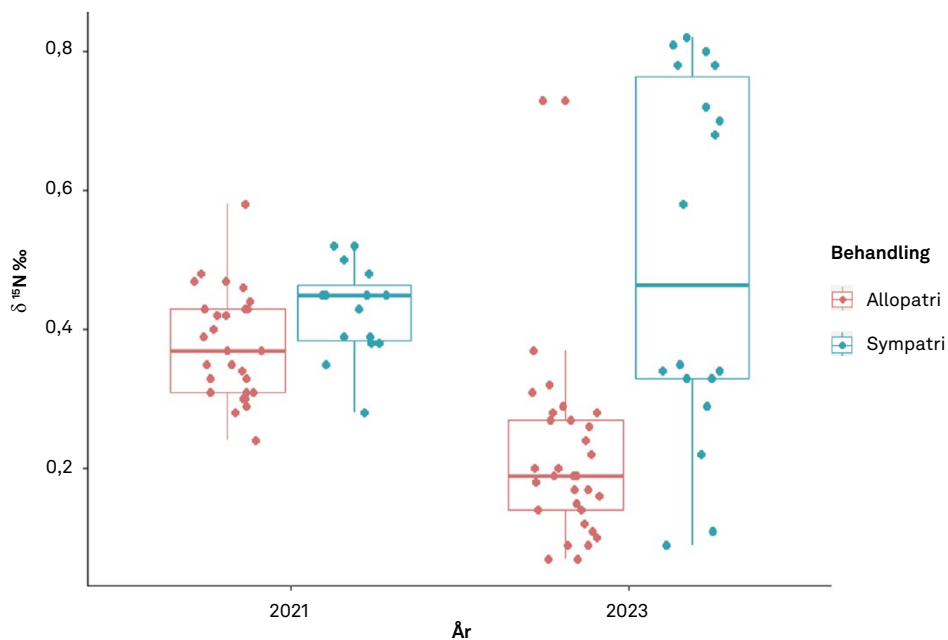
I sympatri var bäckröding generellt mer aktiv jämfört med öringen. Det fanns också skillnader mellan arterna i aktivitet under dygnet där bäckröding som levde tillsammans med öring generellt var mer aktiv under natten ($p < 0,001$, Wilcoxon rank-sum-test) och solnedgången ($p < 0,001$, Wilcoxon rank-sum-test). Öring i behandlingsgrupper utan bäckröding (allopatri) var signifikant mer aktiva under dagen ($p < 0,001$, Wilcoxon rank-sum-test) jämför med öring i grupper med bäckröding (sympatri) Figur 16.



Figur 16. Aktivitet per behandling under dagen, natten, soluppgång och solnedgång. Statistisk signifikans i figurerna indikeras av asterisker: **** betecknar $p < 0,0001$ *** betecknar $p < 0,001$, ** betecknar $p < 0,01$, och * betecknar $p < 0,05$.

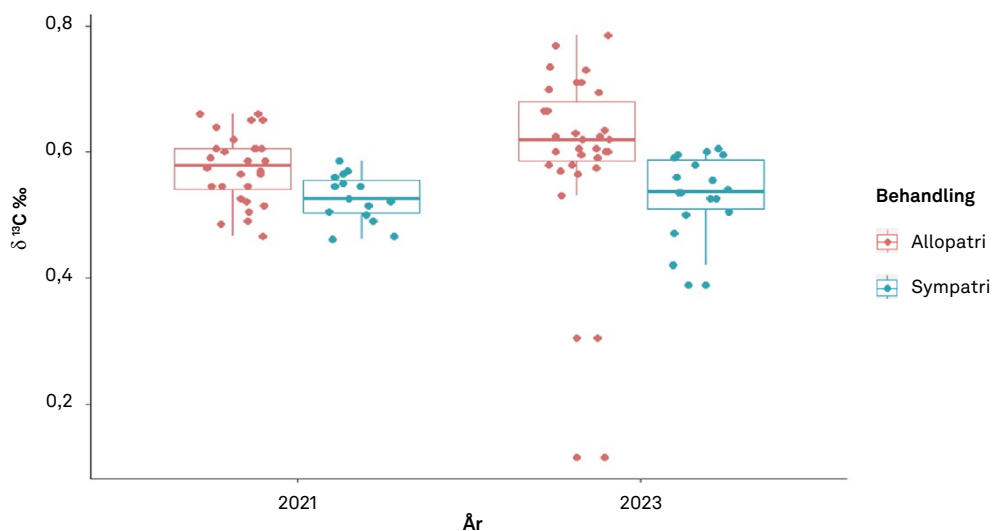
3.3 Hur återhämtar sig ekosystemets efter utfiskning av bäckrödingen

I oktober 2022 och maj 2023 genomfördes en serie reduceringsfisket med hjälp av elfisken för att selektivt avlägsna bäckröding från Ringsbäcken. Under denna period avlägsnades totalt 259 juvenila bäckrödingar och 115 bäckrödingsyngel från en sträcka över cirka 2 km i bäcken. Efter reduceringsfisket expanderade den trofiska nischen för öring i sympatri (Figur 17) vilket visade sig i form av en större variabilitet i kväveisotopen ($\delta^{15}\text{N}$) (Levene's Test: $F_{(1, 31)} = 45,962$, $p < 0,001$). Vi fann också en generell minskning av kväveisotopen ($\delta^{15}\text{N}$) mellan åren för öring i allopatri ($F_{(1, 88)} = 14,836$, $p < 0,001$).



Figur 17. Jämförelse av $\delta^{15}\text{N}$ isotopdata för öring i allopatriska och sympatriska sträckor före (2021) och efter (2023) borttagning av bäckröding från den sympatriska sträckan.

Vad gäller kolisotopen ($\delta^{13}\text{C}$) fann vi ingen skillnad i varians före och efter reduceringsfisket även om trenden var densamma. Det var dock en högre andel av kolisotopen ($\delta^{13}\text{C}$) i den allopatriska miljön jämfört med den sympatriska miljön (Estimate = -0,126, SE = 0,037, $t = -3,383$, $p < 0,001$, Figur 18) vilket indikerar ett större beroende av terrestra byten hos öringen som lever allopatriskt.

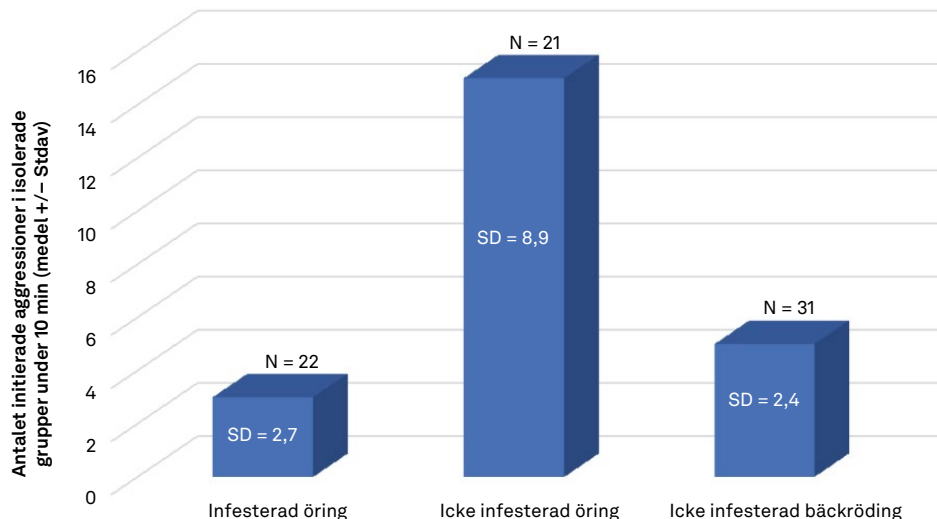


Figur 18. Jämförelse av $\delta^{13}\text{C}$ isotopdata för öring i allopatriska och sympatriska sträckor före (2021) och efter (2023) borttagning av bäckröding från den sympatriska sträckan.

3.4 Hur påverkar bäckrödingen samspelet mellan öringen och flodpärlmusslan

3.4.1 Interaktioner mellan flodpärlmussla, öring och bäckröding

Under två tillfällen, hösten 2023 och 2025 tog vi in både öring och bäckröding på lab för att infesteras dem med glochidier från flodpärlmusslan. Totalt använde vi 43 öringar och 36 bäckrödingar 2023 och 24 öringar och 38 bäckrödingar 2025 (19 1+ öring, 5 0+ öring, 35 bäck 0+ och 3 bäck 1+). Resultaten visar tydligt att bäckrödingen inte är en funktionell värdfisk för larverna av flodpärlmusslan. Under 2023 blev endast 6 bäckrödingar infekterade (cirka 17 %) alla med färre än 5 glochidier vardera, infesteringen varade från 3 dagar till 1.5 månader varefter mussellarverna släppte från fisken utan någon fullbordad metamorfos. Under 2025 blev alla bäckrödingar infekterade (100 %) och infesteringsgraden var också högre med cirka 50 % individer som hade mer än 100 larver. Infesteringen varade också längre men efter 2 månader var det bara 1 individ som fortfarande var infekterad (och i skrivande stund är den det fortfarande). Yngre bäckrödingar (0+) var också infekterade under en längre period medan alla glochidier hade fallit av på äldre individer (1+) redan efter en vecka. Beteendetester på labb visade att öring infekterad med larver från flodpärlmusslan hade en sämre förmåga att upprätthålla ett territorium och var mindre aggressiva än icke-infekterad fisk ($p < 0,05$) (Figur 19).



Figur 19. Antalet initierade attacker under 10 min inom grupper av infekterad öring, icke infekterad öring och icke infekterad bäckröding.

4. Diskussion och råd till förvaltning

Både bäckröding och regnbåge är laxfiskar som har förts in av människan till Sverige för över 100 år sedan. Medan det finns få exempel på reproducerande bestånd av regnbåge så har bäckrödingen nu etablerat sig i större delen av Sverige. Tyvärr saknas det ett bra underlag för att skatta utbredningen då många av de vattendrag där bäckrödingen har etablerat sig är små och inte ingår i något övervakningsprogram. Effekterna av bäckrödingen på den inhemska öringen och ekosystemet är också förvånansvärt lite undersökt och det är först under de sista 15 åren som man har tagit problemet på allvar. Inte minst med tanke på att det omvända scenariot med öringen som invasiv främmande art i Nordamerika har haft stor uppmärksamhet och mycket resurser satsas på att fiska bort öringen. NOBROOK projektet startade 2021 men forskare i projektet har jobbat med bäckrödingen sedan 2010 och haft förmånen att bygga vidare på den kunskap och de nätverk som är etablerade.

Våra resultat visar tydligt att bäckrödingen har en negativ effekt både direkt på öringens habitatval, födonisch och tillväxt men att den även indirekt kan störa samspelet mellan flodpärlmusslan och den inhemska öringen. Vi fann även effekter på bottenfaunans sammansättning med fler evertetrater i sympatri än i allopatri och där några taxonomiska grupper var starkare associerade med sympatri/allopatri än andra. Bäcksländor (Plecoptera) var till exempel vanligare på lokaler med både öring och bäckröding, än på lokaler med bara öring medan dagsländor (Ephemeroptera) i stället hade en större andel i lokaler med bara öring. Trots variationen bland evertetrarter mellan vattendrag och konkurrenstyp fanns det inte något klart mönster i artsammansättningen. Då analysen endast utfördes mellan två vattendrag kan del av variationen bero på habitat skillnader längs med vattendragen, men identifieringen av några taxonomiska grupper som var starkare associerade till någon av konkurrenstyperna i både bäckar indikerar att det kan finnas en viss indikation på att några evertetrater kanske är missgynnade alternativt gynnade i vattendrag där bäckrödingen har invaderat.

Här behövs mer studier för att tydligt kunna validera att de variationer vi ser beror på bäckrödingen och inte andra miljöfaktorer (till exempel vattenkemi).

Våra försök i fält visade att öring som lever tillsammans med bäckröding förändrar sin kroppsform mot kortare kroppshöjd samt mindre huvud och ögon. Det är svårt att säga vad som ligger bakom denna skillnad i utseende, men förmodligen är det en respons på ett förändrat födosöksbeteende. Flera tidigare studier (Závorka m.fl. (2017) och Cucherousset m.fl. (2020) har visat att öring som lever tillsammans med bäckröding äter en större andel landbaserade insekter. Flera studier har också visat att terrestra och akvatiska insekter har olika fettsyror och att öringens mat-smältningssystem främst är anpassad efter akvatiska bottenlevande insekter medan bäckrödingen är bättre anpassad för att äta terrester föda (Závorka m.fl. 2017). I överrensstämme med detta har det också visat sig att öring som får föda som till större del är baserat på landlevande insekter får en sämre kognitiv förmåga och lägre tillväxt (Závorka m.fl. 2017; Cucherousset m.fl. 2020). I NOBROOK projektet fann vi dock inte att öringen som levde tillsammans med bäckröding övergick till terrester

föda i någon större utsträckning, i stället fann vi att öring i sympatri med bäckröding fick en bredare födonisch. En tänkbar förklaring till denna skillnad kan vara tidpunkten på året, då våra experiment genomfördes senare (tidig sommar jämfört med sensommar). Tidigare på året finns det förmodligen både fler bytesdjur för fisken och i högre antal (Sánchez-Hernández m.fl. (2021) och vid perioder på våren då föda inte är begränsande så kan artdiversitet i stället för byteskonkurrens skapa en variation i nischutnyttjande. Under sensommaren då vi tog proverna är antalen och diversiteten av bytesdjur mer begränsande och konkurrens om byten kan generera den ökade variationen i nischutnyttjande i motsats till ett skifte i dietval som tidigare studier har observerat. Sammantaget så påverkas dock öringens födoval av bäckrödingen men på olika sätt baserat på tidpunkten. De reduceringsfiske som bedrevs i Ringsbäcken under 2 år visade också på ett bredare nischutnyttjande av öringen efter reduceringsfisket vilket indikerar att konkurrens med bäckrödingen kan leda till förändrat bytesval för öringen.

Våra försök i mer kontrollerade miljöer i de konstgjorda strömrännorna visade på en korrelation mellan dominans och tillväxt hos öring i allopatri men att detta samband försvann i sympatri. Detta kan förklaras av att i sympatri så var bäckrödingen generellt mer aktiv än öringen, använde de skydd som fanns i större utsträckning och tvingade öringen till ett suboptimalt födosöksbeteende med mindre aktivitet under dagen. Larranaga m.fl. (2018) fann dock det motsatta där öringen i miljöer med bäckröding var mer dagaktiva men med ett mindre territorium vilket indikerar att bäckrödingen har en negativ inverkan på habitatutnyttjandet. Bäckrödingen verkar också vara mer flexibla i sitt habitatval vilket reflekteras i att efter borttagande av den djärvaste individen utnyttjade bäckrödingen i större utsträckning tomrummet och tog över den bättre positionen längst uppströms i systemet. Detta kan vara en förklaring till varför bäckröding sprider sig så fort och har lätt för att etablera sig i lediga nischer. Ur förvaltningssynpunkt innebär det att försök att ta bort bäckrödingen riskerar att skapa tomma nischer som i stället kan fyllas på med ytterligare bäckröding om man inte lyckas reducera beståndet av bäckröding tillräckligt mycket. I dagsläget pågår det därför flera försök i bäckar i Östergötland och i Norrland där man försöker motverka risken att reduceringsfiske skapar tomma nischer genom att samtidigt som man bedriver reduceringsfiske av bäckröding göra stödutsättningar av öring. På så sätt kanske man lyckas flytta jämvikten så att öringen dominerar i antal. Denna förvaltningsmetod är dock endast anpassad till mindre vattendrag, och kräver en noga genomtänkt plan då det förutsätter att öringarna som stödutsätts kommer från samma genetiska bestånd. Vidare är många av bäckarna där arterna överlappar små, och har generellt småväxta individer och det kan därför vara svårt att samla in tillräckligt med ägg och mjölke för att odla upp öring för stödutsättning utan att påverka den naturliga leken och fortplantningen.

Visserligen är metoderna med elfiske och fällor tidskrävande, men i nuläget är dessa metoder de enda lättillgängliga som passar i mindre vattendrag. För att få maximal effekt av reduceringsfisken bör dessa ske innan bäckrödingen leker så att man inte skapar tomma habitat som de nykläckta bäckrödingarna på våren kan utnyttja utan konkurrens med äldre individer. I partier som är svåråtkomliga för elfisken visar våra försök att fällor kan vara ett välfungerande alternativ för att fånga bäckröding.

I och med att bäckrödingen startar sin lek tidigare under hösten, än öringen, kan dessa åtgärder förhoppningsvis ha god effekt, dock är det viktigt att avbryta reduceringsfisket när öringarna börjar leka. För att få maximal effekt av krävs

däremot elfisken och utsättningar av fällor årligen, dock är det bra att vara förberedd på att bäckrödingen kan återkomma i stora antal vissa år (Pers. kommentar Öhlund, Larsson). Varför bäckrödingen kan återkomma i stora antal vissa år, trots riktade insatser, är inte klarlagt men kan vara en viktig nyckel att förstå för att åstadkomma effektiva reduceringsfisken. Våra försök i Boråsområdet och i Östergötland har visat att det krävs fleråriga försök av återkommande elfisken för att minska tätheten av bäckröding, därför krävs ofta finansiering som sträcker sig längre än 5 år fram i tiden. Då projektpengar ofta beviljas för kortare perioder riskerar långsiktiga försök att eliminera bäckrödingen ofta att tappa finansiering, vilket inte är kostnads-effektivt. För att skapa någorlunda rimliga förutsättningar för fiskevårdsföreningar, markägare, intressenter och andra naturförvaltare kan reduceringsfisken av bäckröding vara en tillräcklig åtgärd, trots att det sannolikt inte kommer leda till eliminering av bäckröding från vattendraget. Således kan antalet bäckrödingar i vattendraget hållas nere utan allt för stora tidsmässiga och ekonomiska åtgärder. Dock bör olika reduceringsmetoder kombineras för att undvika eventuell fenotypisk selektion av bäckrödingarna som är kvar, vilket kan leda till att färre individer har samma effekt som tidigare.

Det är alltså av yttersta vikt att hitta en metod för reduceringsfisket som inte selekterar för en viss fenotyp där mer aggressiva fenotyper sprider sig i den kvarvarande populationen. De försök som vi gjort med elfiske och olika fällor visar att fällorna selekterade för mer aktiva individer medan elfisket inte uppvisade samma mönster eller i viss mån selekterade för mer blyga individer. Elfisket är utan tvekan den vanligaste metoden i dag för att försöka fiska bort bäckrödingen men rekommendationerna utifrån ett förvaltningsperspektiv är således att i tillägg använda olika fångstmetoder för att inte riskera att de kvarvarande individerna har en oönskad mer aggressiv /aktiv fenotyp. Ett relativt oprövat koncept som inte är provat i svenska vattendrag är att plantera ut "superhanar" med 2 Y kromosomer i system med vilda bäckrödingar vilket resulterar i att all avkomma blir hanar. Över tid kan framgångsrik reproduktion från superhanar då utrota den vilda populationen. Metoden finns för att ta fram stammar med MYY kromosomer och de simuleringar som gjorts visar på en utrotningsperiod på endast 2–4 år om superhanarnas fitness var jämförbar med vilda hannars (Schill m.fl. 2017).

Slutligen, och i enlighet med tidigare studier, så visar våra resultat tydligt att bäckrödingen inte är en funktionell värd för flodpärlmusslans glochidaelarver. Under 2 säsonger med olika kombinationer av både musslor och fisk vad gäller ursprung och storlek så lyckades vi inte få glochidielarverna att sitta kvar mer än cirka 2 månader på bäckrödingen och i de flesta fallen bara ett par veckor. Tidigare studier (Wengström m.fl. 2016) har också visat det finns en korrelation mellan aktivitet hos öring och graden av infestering av glochidielarver. Bäckrödingen är generellt mer aktiv än öringen vilket skulle kunna resultera i en ökad infesteringsgrad på den mer aktiva bäckrödingen. Flera studier har även påvisat hur infestering av glochidaelarver negativt påverkar förmågan hos öringen att försvara ett territorium, födosöka samt dess syreupptagningsförmåga (Filipsson m.fl. 2017, 2018). Det innebär att då alla tre arterna lever i sympatri (öring, bäckröding och flodpärlmussla) så kommer flodpärlmusslan att vara den stora förloraren med störst negativ påverkan; I miljöer med mycket bäckröding finns det en större risk att flodpärlmusslans larver inte kommer att hitta en funktionell värdfisk och därigenom inte utvecklas till juvenila musslor. Den öring som ändå blir infesterad kan komma att få svårare att konkurrera om habitat och föda med bäckrödingen som i mindre

utsträckning blir infesterade, vilket riskerar att ge bäckrödingen ytterligare en fördel och därigenom expandera ytterligare.

Sammanfattningsvis visar resultaten från NOBROOK-projektet att bäckrödingen 1) Negativt påverkar öringens habitatval, tillväxt och födonisch 2) Indirekt stör samspelet mellan öring och flodpärlmussla samt 3) Påverkar bottenfaunans sammansättning, där vissa insektsgrupper gynnas och andra missgynnas i vattendrag med bäckröding.

Bäckrödingen uppvisar stor flexibilitet i habitatutnyttjande, vilket gör den snabb att kolonisera tomma nischer. Detta innebär att reduceringsfiske riskerar att få motsatt effekt om det inte genomförs tillräckligt konsekvent och långsiktigt.

Baserat på våra resultat ger vi följande rekommendationer:

- Inför riktade inventeringar i små vattendrag där bäckröding misstänks förekomma.
- Genomför fler studier som särskiljer effekter av bäckröding från andra miljöfaktorer (till exempel vattenkemi, temperatur och habitat).
- Reduceringsfiske måste ske årligen och över flera år (ofta > 5 år) för att få effekt.
- Säkerställ långsiktig finansiering för att undvika avbrutna insatser som är kostnadsineffektiva.
- Acceptera att målet i många fall bör vara beståndsreduktion, inte total eliminering.
- Genomför reduceringsfiske före bäckrödingens lek för att undvika att skapa tomma habitat för yngel.
- Avbryt insatser när öringens lek inleds för att undvika negativ påverkan på den inhemska arten.
- Kombinera elfiske och fällor för att minska risken för fenotypisk selektion.
- Använd fällor särskilt i svåråtkomliga partier där elfiske är ineffektivt.
- Vid reduceringsfiske i små vattendrag bör stödutsättning av öring övervägas.
- Prioritera åtgärder i vattendrag med flodpärlmussla, där bäckröding utgör ett direkt hot mot musslans reproduktion.

5. Tack

NOBROOK projektet startades egentligen redan 2012 då undertecknad (Johan Höjesjö) träffade Libor Zavorka på en konferens i Portugal. Libor jobbade med invasiva arter och valde sedan att studera bäckröding i Sverige under flera säsonger. Libor blev snart en trogen vän och har sedan dess jobbat tätt ihop med laxfiskekologi gruppen vid Göteborgs Universitet. Gruppen leddes under den tiden av Jörgen Johnsson som tragiskt gick bort 2018. Jörgen var väldigt intresserad av att studera beteendevariation eller personlighet hos fisk och hur det korrelerar med fitness parametrar såsom tillväxt och överlevnad i olika miljöer. Jörgen var min handledare som doktorand och min mentor. Han är djupt saknad men genom detta projekt har vi kunnat bygga vidare på många av hans idéer och använda vårt gemensamma nätverk och projektet har därför betytt lite extra för mig. Ett stort och hjärtligt tack till hela NOBROOK teamet; Benedikte Austad (doktorand), Libor Zavorka, Julien Cuchorosset och Martin Österling. I projektet har vi också haft förmånen att få jobba med duktiga studenter som gjorde sina examensarbeten inom projektet. Stort tack till: Mitch Olson, Pernilla Hansson, Isac Brander, Chandika N A W Mudiyanseles och Arvid Persson. Tack till Madeleine Berry för fälthjälp. En annan trogen medarbetare i gruppen är Magnus Love´n Wallerius som 2021 skrev en avhandling om samspelet mellan bäckröding och öring. Magnus har varit ovärderlig som bollplank och har granskat innehållet i rapporten. Tack också till Olle Calles och Lina Tomasson för värdefulla kommentarer i era roller som externa granskare. Slutligen, tack till Formas och Naturvårdsverket för finansiering.

Jörgen hade varit stolt!

/Johan Höjesjö

6. Publicerade arbeten och studentrapporter

1. ***Effects of brook trout invasion on brown trout dominance-growth relationship and habitat use in artificial stream channels, in prep***

Benedikte Austad, Libor Závorka, Stefano Mari, Johan Höjesjö

Huvudsyften: Undersöka hur bäckröding påverkar förhållandet mellan dominans och tillväxt hos öring, habitat användning och dygnsaktivitetsmönster i artificiella strömrännor.

2. ***Effects of Brook Trout Invasion on Behavioral and Dietary Shifts in Brown Trout, Ecology and Evolution, 15(3), e70995***

Benedikte Austad, Libor Závorka, Julien Cucherousset, Johan Höjesjö

Huvudsyften: Undersöka hur bäckrödingen påverkar näringsnisch och beteende hos öringen i 2 svenska bäckar, genom att granska nischförändringar och förhållanden mellan personlighet och födosöksbeteende.

3. ***Streamlining boldness measurement in fish: A practical approach to field studies, Behavioural Processes, March 2025***

Benedikte Austad, Madeleine Berry, Johan Höjesjö

Huvudsyften: Utveckla och validera en enkel fältbaserad metod för att bedöma djärvhet hos juvenila laxfiskar.

Studentarbeten:

4. ***Mitch Olsons masterarbete: Potential of Behavioral and Morphological Bias in Invasive Brook Trout Capture Methods***

Huvudsyften: Kvantifiera skillnader i storlek, vikt, djärvhet och huvudform hos bäckröding fångad genom elfiske och fällor, för att avgöra om dessa metoder selekterar för vissa beteenden.

5. ***Pernilla Hanssons masterarbete: Changed morphology in brown trout (Salmo trutta) in the presence of an invasive fish with possible consequences for the benthic invertebrate community***

Huvudsyften: Undersöka morfologiska förändringar hos öring när den exponeras för den invasiva bäckrödingen och granska potentiella konsekvenser för akvatisk bottenfauna.

6. ***Isac Branders masterarbete: Invasive brook trout (Salvelinus fontinalis) threaten native freshwater pearl mussel (Margaritifera margaritifera) populations***

Huvudsyften: Undersöka hur den invasiva bäckrödingen fungerar som värd för flodpärlmusslan, och hur den inhemska öringens konkurrensförmåga påverkas efter infestering av larver från flodpärlmusslan.

7. ***Chandika Nuwansiri Athapaththu Wijekoon Mudiyanseles masterarbete: Investigating Changes in Brown Trout's Dietary Use in Response to Brook Trout Removal***

Huvudsyften: Undersöka hur örings födonisch förändras efter borttagning av den invasiva bäckröding från deras habitat.

8. **Arvid Perssons kandidatarbete: *Fångstmetoder för bäckröding och deras effekt gentemot olika fenotyper***

Huvudsyften: Jämföra effektiviteten av elfiske gentemot fällor för reduceringsfiske av bäckröding och om de selekterar mot vissa beteenden.

7. Källhänvisning

Arnekleiv, J. V., Dolmen, D., & Rønning, L. (2001). Effects of rotenone treatment on mayfly drift and standing stocks in two Norwegian rivers. *Trends in research in Ephemeroptera and Plecoptera*, 77–88.

Baxter, C. V., Fausch, K. D., Murakami, M., & Chapman, P. L. (2004). Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology*, 85(10), 2656–2663.

Britton, J. R., Gozlan, R. E., & Copp, G. H. (2011). Managing non-native fish in the environment. *Fish and Fisheries*, 12, 256–274.

Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (2001). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation* (2 ed.). Plymouth: PRIMER-E.

Cucherousset, J., L. Závorka, S. Ponsard, R. Céréghino, and F. Santoul. 2020. “Stable Isotope Niche Convergence in Coexisting Native and Non-Native Salmonids Across Age Classes.” *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 77: 1359–1365

Crawford, S. S., & Muir, A. M. (2008). Global introductions of salmon and trout in the genus *Oncorhynchus*: 1870–2007. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18(3), 313–344. <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9079-1>

Des Roches, S., Post, D. M., Turley, N. E., Bailey, J. K., Hendry, A. P., Kinnison, M. T., ... & Palkovacs, E. P. (2018). The ecological importance of intraspecific variation. *Nature ecology & evolution*, 2(1), 57–64.

De Caceres, M., & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90(12), 3566–3574.

Dick, J. T., Laverty, C., Lennon, J. J., Barrios-O'Neill, D., Mensink, P. J., Robert Britton, J., ... & Caffrey, J. M. (2017). Invader Relative Impact Potential: a new metric to understand and predict the ecological impacts of existing, emerging and future invasive alien species. *Journal of Applied Ecology*, 54(4), 1259–1267.

Evangelista, C., A. Boiche, A. Lecerf, and J. Cucherousset. 2014. “Ecological Opportunities and Intraspecific Competition Alter Trophic Niche Specialization in an Opportunistic Stream Predator.” *Journal of Animal Ecology* 83: 1025–1034.

Filipsson, K., Brijs, J., Näslund, J., Wengström, N., Adamsson, M., Závorka, L., ... Höjesjö, J. (2017). Encystment of parasitic freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) larvae coincides with increased metabolic rate and haematocrit in juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Parasitology Research*, 116, 1353–1360.

Filipsson, K., Petersson, T., Höjesjö, J., Piccolo, J. J., Näslund, J., Wengström, N., & Österling, E. M. (2018). Heavy loads of parasitic freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) larvae impair foraging, activity and dominance performance in juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish*, 27, 70–77.

Finlayson, B., Somer, W., Duffield, D., Propst, D., Mellison, C., Pettengill, T., ... & Skaar, D. (2005). Native inland trout restoration on national forests in the western United States: time for improvement?. *Fisheries*, 30(5), 10–19.

- Fugère, V., & Hendry, A. P. (2018). Human influences on the strength of phenotypic selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(40), 10070–10075.
- Kopf, R. K., Nimmo, D. G., Humphries, P., Baumgartner, L. J., Bode, M., Bond, N. R., ... Olden, J. D. (2017). Confronting the risks of largescale invasive species control. *Nature Ecology and Evolution*, 1, 1–4.
- Korsu, K., Huusko, A., & Muotka, T. (2007). Niche characteristics explain the reciprocal invasion success of stream salmonids in different continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 9725–9729.
- Myers, J. H., Simberloff, D., Kuris, A. M., & Carey, J. R. (2000). Eradication revisited: Dealing with exotic species. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 316–320.
- Larranaga, N., M. L. Wallerius, H. Guo, J. Cucherousset, and J. I. Johnsson. 2019. “Invasive Brook Trout Disrupt the Diel Activity and Aggregation Patterns of Native Brown Trout.” *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 76: 1052–1059.
- Lovén Wallerius, M., V. Moran, L. Závorka, and J. Höjesjö. 2022. “Asymmetric Competition Over Space Use and Territory Between Native Brown Trout (*Salmo trutta*) and Invasive Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*).” *Journal of Fish Biology* 100, no. 4: 1033–1043.
- Lovén Wallerius, M., J. Näslund, B. Koeck, and J. I. Johnsson. 2017. “Interspecific Association of Brown Trout (*Salmo trutta*) With Non-Native Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*) at the Fry Stage.” *Ethology* 123: 933–941.
- MacCrimmon, H.R., and Marshall, T. 1968. World distribution of brown trout, *Salmo trutta*. *J. Fish Res. Board Can.* 25(12): 2527–2548. doi:10.1139/f68-225
- MacCrimmon, H. R., & Campbell, J. S. (1969). World distribution of Brook Trout, *Salvelinus fontinalis*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 26, 1699–1725.
- Mimura, M., Yahara, T., Faith, D. P., Vázquez-Domínguez, E., Colautti, R. I., Araki, H., ... & Hendry, A. P. (2017). Understanding and monitoring the consequences of human impacts on intraspecific variation. *Evolutionary applications*, 10(2), 121–139.
- Parker, M. A. (1999). Mutualism in metapopulations of legumes and rhizobia. *The American Naturalist*, 153(S5), S48–S60.
- Pejchar L, Mooney HA. Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends Ecol Evol.* 2009 Sep;24(9):497–504. doi: 10.1016/j.tree.2009.03.016. Epub 2009 Jul 3. PMID: 19577817
- Palkovacs, E. P., Moritsch, M. M., Contolini, G. M., & Pelletier, F. (2018). Ecology of harvest-driven trait changes and implications for ecosystem management. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16(1), 20–28.
- Pluess, T., Jarošík, V., Pyšek, P., Cannon, R., Pergl, J., Breukers, A., & Bacher, S. (2012). Which factors affect the success or failure of eradication campaigns against alien species?. *PloS one*, 7(10), e48157.
- Rahel, F. J. (2000). Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288(5467), 854–856.

- Raffard, A., Cucherousset, J., Prunier, J. G., Loot, G., Santoul, F., & Blanchet, S. (2019). Variability of functional traits and their syndromes in a freshwater fish species (*Phoxinus phoxinus*): The role of adaptive and nonadaptive processes. *Ecology and evolution*, 9(5), 2833–2846.
- Sánchez-Hernández, J., A. G. Finstad, J. V. Arnekleiv, G. Kjærstad, and P.-A. Amundsen. 2021. “Beyond Ecological Opportunity: Prey Diversity Rather Than Abundance Shapes Predator Niche Variation.” *Freshwater Biology* 66: 44–61
- Simon, K. S., & Townsend, C. R. (2003). Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology*, 48, 982–994.
- Syrjänen, J., Korsu, K., Louhi, P., Paavola, R., & Muotka, T. (2011). Stream salmonids as opportunistic foragers: the importance of terrestrial invertebrates along a stream-size gradient. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(12), 2146–2156.
- Twining, C. W., Brenna, J. T., Lawrence, P., Winkler, D. W., Flecker, A. S., & Hairston Jr, N. G. (2019). Aquatic and terrestrial resources are not nutritionally reciprocal for consumers. *Functional Ecology*, 33, 2042–2052.
- Wengström, N., Wahlqvist, F., Näslund, J., Aldvén, D., Závorka, L., Österling, M. E., & Höjesjö, J. (2016). Do individual activity patterns of brown trout (*Salmo trutta*) alter the exposure to parasitic freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) larvae?. *Ethology*, 122(9), 769–778.
- Salonen, J. K., Marjomäki, T. J., & Taskinen, J. (2016). An alien fish threatens an endangered parasitic bivalve: the relationship between brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) in northern Europe. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 26(6), 1130–1144.
- Schill, D. J., Meyer, K. A., & Hansen, M. J. (2017). Simulated effects of YY-male stocking and manual suppression for eradicating nonnative Brook Trout populations. *North American Journal of Fisheries Management*, 37(5), 1054–1066.
- Závorka, L., Lang, I., Raffard, A., Evangelista, C., Britton, J. R., Olden, J. D., & Cucherousset, J. (2018). Importance of harvest-driven trait changes for the management of invasive species. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16(6), 317–318.
- Závorka, L., Lassus, R., Britton, J. R., & Cucherousset, J. (2020). Phenotypic responses of invasive species to removals affect ecosystem functioning and restoration. *Global Change Biology*, 26(10), 5693–5704.
- Závorka, L., M. L. Wallerius, M. J. Kainz, and J. Höjesjö. 2021. *Linking Brain Size in Wild Stream-Dwelling Brown Trout With Dietary Supply of Omega-3 Fatty Acids. Authorea*.
- Závorka, L., B. Koeck, J. Cucherousset, et al. 2017. “Co-Existence With Non-Native Brook Trout Breaks Down the Integration of Phenotypic Traits in Brown Trout Parr.” *Functional Ecology* 31: 1582–1591.
- Závorka, L., Larranaga, N., Walletrius, M.L., Näslund, J., Koeck, B., Wengström, N., Cucherousset, J & Johmsson, J.I. 2017. Within-stream phenotypic divergence in head shape of brown trout associated with invasive brook trout. *Biological Journal of the Linnean Society*, Volume 129, Issue 2, February 2020, Pages 347–355.

Rapporten uttrycker nödvändigtvis inte
Naturvårdsverkets ställningstagande.
Författaren svarar själv för innehållet
och anges vid referens till rapporten.

Bäckrödingen – effekter på ekosystemet och metoder för att ta bort den

I svenska sötvatten har den nordamerikanska bäckrödingen, introducerad i slutet av 1800-talet, etablerat sig i stora delar av landet och konkurrerar i dag med vår inhemska öring om föda och livsutrymme. Samtidigt kan även flodpärlmusslan påverkas, vars livscykel är beroende av laxfiskar som värdfisk. Denna rapport sammanfattar resultaten från forskningsprojektet NOBROOK, som genom fältstudier, reduceringsfiske och kontrollerade laboratorieförsök studerade direkta och indirekta effekter av bäckrödingens närvaro.

Resultaten visar tydligt att bäckrödingen har en negativ effekt både direkt på öringens habitatval, födonisch och tillväxt men även indirekt genom att störa samspelet mellan flodpärlmusslan och vår inhemska öring. Projektet lyfter också vikten av att använda olika metoder såsom passiva fällor för att fiska ut bäckrödingen eftersom enbart elfiske riskerar att lämna kvar mer aggressiva och aktiva individer.



Havs
och Vatten
myndigheten