



En jämförelse i metabolisk hastighet och furagerings beteende mellan yngel av Gullspångsöring och Klarälvsöring (*Salmo trutta*)

A comparison of metabolic rate and feeding behavior of juvenile
Gullspångsälven and Klarälven brown trout (*Salmo trutta*)

Jenny Wanke Eriksson

Fakulteten för hälsa, natur- och teknikvetenskap

Biologi

Grundnivå 15 hp

Handledare: John Piccolo

Examinator: Larry Greenberg

Datum: 2016-06-09

Löpnummer: 16:106

Abstract

Salmonid fish such as brown trout (*Salmo trutta*) are known to adapt to local environments in large water systems such as in Lake Vänern. Since brown trout returns to spawn at the location of birth, they become reproductively isolated from populations spawning elsewhere. Thus, genetically-based physiological and ecological differences may develop between them. There is evidence that two of the stocks of Lake Vänern brown trout, Gullspångälven brown trout (G-trout) and Klarälven brown trout (K-trout) differ, with G-trout growing faster and becoming bigger than K-trout, but there is no study identifying why this is the case. The purpose of this study was therefore to investigate whether there were differences in three variables: metabolic rate (gill-beat frequency, referred to as ventilation rate), foraging rate (number of captured prey per unit time) and aggressive behavior (number of displays) between the two stocks of brown trout. By conducting laboratory experiments on G-trout and K-trout in artificial streams with a constant supply of food through drift, behavioral observations were made to quantify these variables. The results showed that G-trout had significantly higher gill-beat frequency and foraging rate than did K-trout. In terms of aggression there was no significant difference observed between the two stocks, though there was a trend for G-trout to show more display behavior. The differences in metabolic rate and foraging rate are consistent with the different growth rates reported for the two stocks. The differences between the stocks suggest that they have developed local adaptations and have maintained these after a number of years of being raised in hatcheries. The observed differences should be taken into account when it comes to management and restoration of populations adapted to local environments.

Keywords: brown trout, *Salmo trutta*, Gullspångälven, Klarälven, local adaptation, genetic differences, metabolic rate, foraging, display

Sammanfattning

Laxfisk som till exempel öringen (*Salmo trutta*) är kända att anpassa sig till lokala miljöer i stora vattensystem, såsom i sjön Vänern. Eftersom öringen återvänder och leker där de är födda blir de reproduktivt isolerade från populationer som leker på annan plats. Därmed kan ärftliga fysiologiska och ekologiska skillnader utvecklas dem emellan. Där finns bevis på att Gullspångsöringen tillväxer snabbare och blir större än Klarälvsöringen men det finns ingen riktig vetenskap om varför. Syftet med denna studie var därmed att undersöka om där fanns skillnader i tre variabler: metabolisk hastighet (gäslagsfrekvens), furagering (antal tagna byten) och aggressivt beteende (antal display uppvisanden) mellan öringstammarna. Med separata försök av G-öring och K-öring i ett försöksakvarium med en konstgjord vattenström och konstant tillförsel av mat genom drift, gjordes beteendeobservationer av dessa variabler. Resultaten visade på att G-öring hade en signifikant högre gäslagsfrekvens och furageringshastighet än K-öring. Vad gällde displaybeteende fanns ingen signifikantskillnad mellan stammarna, dock observerades en trend att G-öringen uppvisade mer display. Dessa resultat tyder på att metabolisk hastighet och furagering kan ha en roll i tillväxttakten. Skillnaderna mellan stammarna kan tyda på att de har utvecklat lokala anpassningar och har kvar dessa efter ett antal års fiskodling. De observerade skillnaderna är viktiga att ta med i beräkning när det kommer till förvaltning och restaurering av populationer anpassade till lokala miljöer.

Nyckelord: öring, *Salmo trutta*, Gullspångälven, Klarälven, lokal anpassning, genetiska skillnader, metabolisk hastighet, furagering, display

Inledning

Laxfisk som till exempel öringen (*Salmo trutta*) är kända att anpassa sig till lokala miljöer i stora vattensystem (Jonsson & Jonsson 2011; Piccolo et al. 2012; Ricker 1972; Taylor 1991). I och med att öringen utvecklar ett ”homing” beteende som innebär att de återvänder och leker där de är födda blir de reproduktivt isolerade från populationer som leker på andra platser och därmed kan de utveckla ärftliga skillnader (lokala anpassningar) (Taylor 1990). Flera egenskaper som till exempel ålder och maximal storlek kan vara genetiskt anpassat till den lokala miljön (Hecht et al. 2013; Taylor 1991). Studier har visat att en del av sådana lokal anpassningar kan finnas kvar efter mer än 70 år av fiskodling (Thrower et al. 2004), dock finns det effekter av domesticering (Fraser 2008). Eftersom många populationer av laxfisk har blivit påverkade av habitat förlust från till exempel upprättande av vattenkraftverk som utgör vandringshinder för fisken har kompensationsodling blivit vanligt. En viktig fråga är hur ursprungliga fiskstammar behåller sina lokala anpassningar i sådana lägen (Fraser 2008).

Efter den senaste istiden och landhöjningen för 10 000 år sedan blev öringen isolerad i Vänern och sedan dess har de anpassat sig till ett liv i sötvatten (Piccolo et al. 2012; Ros 1981). Vänern är Europas tredje största sjö med en vattenyta på 5650 km² (Willén 2001) och till Vänern rinner Gullspångsälven och Klarälven, vilka utgör lek- och uppväxtområden för stammarna Gullspångsöring (G-öring) respektive Klarälvsöring (K-öring) (Piccolo et al. 2012). Det finns bevis för att tillväxtmönstren ser olika ut mellan fiskstammarna när de är unga, ålder 0-3 år, där G-öringen växer snabbare än K-öringen och blir större (Ros 1981; Runnström 1940). Enligt Ros (1981) är G-öringen i Vänern den största laxfisken som finns i sjön, de väger normalt upp till 5-10 kg, men kan väga uppåt 20 kg, medan K-öringen väger upp till ungefär 6 kg. Även G-laxen är större än K-laxen. År 1997 fångades en Gullspångslax i Vättern som vägde 20,4 kilo, vilket slog världsrekord i vikt för största insjöslax (Blomqvist 2014). G-öringen har även visats spendera kortare tid i älven innan den vandrar ut till sjön, vilket också tyder på att den växer snabbare i vattendraget (Runnström 1940).

Eftersom Vänerlaxen har blivit mycket påverkad av mänskliga aktiviteter, har kompensationsodling blivit nödvändigt för att upprätthålla en livskraftig population (Gustafsson et al. 2015; Ros 1981). Även om G och K fiskstammar har blivit separerade i odlingsprogram och att de uppvisar genetiska skillnader (Palm et al. 2012) finns ingen vetenskap om till vilken grad de behåller deras lokala anpassningar. Ett sätt att testa det på är att göra undersökningar om deras fysiologiska och ekologiska egenskaper som till exempel metabolism, furagering och antagonistiskt/aggressivt beteende (Ricker 1972).

Det finns några studier som har börjat kolla på lokala anpassningar i så kallade tidiga livshistoria egenskaper (Jensen et al. 2008) men ingen som jag har hittat har kollat på metabolisk hastighet och furagerings förmåga. Enligt Hayes et al. (2000) beror tillväxten hos de juvenila fiskarna på deras metabolism och furagerings framgång. Exakt vad som gör att G-öringen växer snabbare än K-öringen (personligt samtal, Johnny Norrgård 8 maj 2015) verkar inte vara helt känt. Det gjorde att syftet med denna studie var att undersöka tre variabler (i) metabolisk hastighet (mätt som gälslagsfrekvens), (ii) furageringshastighet (hur många byten fisken tog per tidsenhet) och (iii) aggressivt beteende (display) för att se om det fanns någon skillnad mellan stammarna och om de kan ha betydelse för tillväxten hos öringen.

Min hypotes för studien var att det skulle finnas en beteendeskilnad mellan G-öring och K-öring, där G-öringen skulle ha högre metabolisk hastighet (mätt som gällocksfrekvens), att de skulle ta flera byten och att de skulle uppvisa fler aggressiva beteenden än K-öringen.

Material och metod

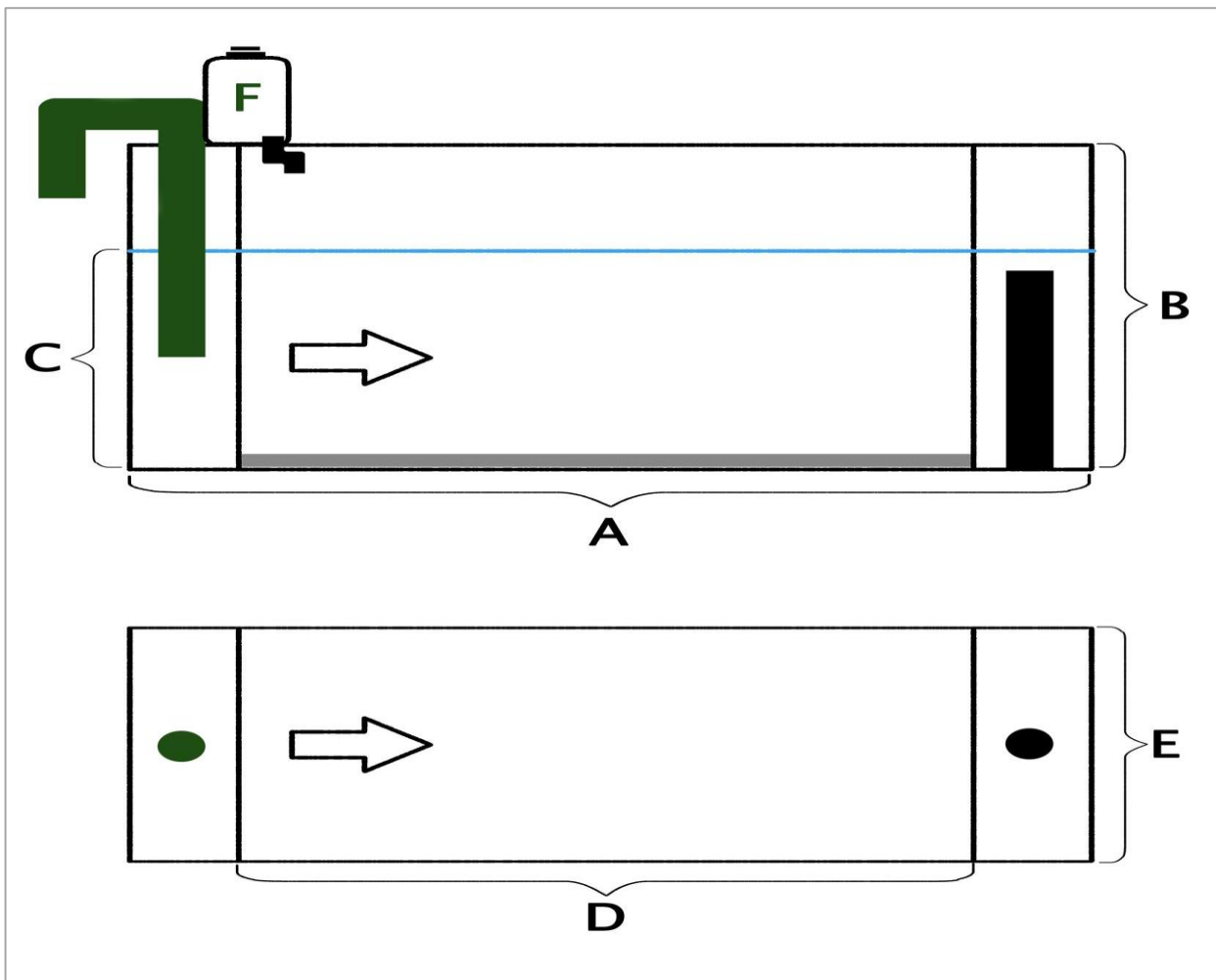
Fisk och förvaringsakvarier

Studien genomfördes på Karlstad universitets akvarieanläggning under perioden 20 maj till 1 juni 2015. Ynglen (ålder 0+) av G-öring (M (Mean) = 0,275 g, SE (Standard Error) = 0,002) och K-öring (M = 0,155 g, SE = 0,001), som användes i försöken tillhandahölls av Gammelkroppa Lax AB:s fiskodling utanför Filipstad (59°43'N 14°10'Ö) i Värmland, Sverige. Den odlade fisken i försöket lades i kläckeriet på fiskodlingen under hösten 2014 och kläcktes våren 2015. De cirka 150 fiskarna av varje stam hölls i ett varsitt 200 liters akvarium på Karlstads universitet innan de skulle användas till försök. I akvarierna hölls en vattentemperatur på 10°C och de var försedda med fint grus på botten och en svag konstgjord ström för att efterlikna öringens naturliga habitat. Taklamporna i rummet var tända i 14 timmar mellan 07.00-21.00 och släckt i 10 timmar mellan 21.00-07.00. Fiskarna matades varje dag under perioden som studien utfördes med frysta röda dafnier som löstes upp i vatten, cirka 0,5 gram dafnier i 1 deciliter vatten, sedan tillsattes 2 ml x 2 av födan till varje akvarium. Fisken matades efter det att de fiskar som skulle användas i försöket tagits ut ur akvariet.

Försöksdesign

Dagarna vid försökstillfällena gjordes separata försök med G-öring och K-öring, ett försök med G-öring och ett försök med K-öring. Det gjordes 20 försök totalt, 10 försök med G-öring och 10 försök med K-öring. Försöken kom att utföras i ett försöksakvarium som var 20,3 centimeter brett, hade en längd på 195 centimeter, varav 130 centimeter var tillgänglig till fisken och höjden var 40,7 centimeter med ett

vattendjup på 16 centimeter (Fig. 1). Akvariet var försett med fint grus på botten, en vattentemperatur på 10 °C och en konstgjord vattenström på cirka 0,05 m/s.



Figur 1. Bild och mått (mätt i centimeter) över försöksakvariet. Bilden överst är akvariet sett från sidan och bilden nederst är akvariet sett från ovan. A = längden; 195 cm, B = höjden; 40,7 cm, C = vattendjupet; 16 cm, D = tillgängliga arean för fisken; 130 cm, E = bredden; 20,3 cm och F = fiskmataren. Gröna och svarta rören är inlopp respektive utlopp för vattnet. Den gröna slangen är den som konstruerar vattenströmmen.

Innan försökens början hade en automatisk fiskmatare preparerats ovanför akvariet. Den sattes upp ovanför den konstgjorda strömmens start. I fiskmataren blandades 3 liter vatten och cirka ett halvt till ett gram dafnier (fiskföda), maten blandades hela tiden om med hjälp av en luftslang i mataren. Fiskfödan räckte till att mäta den så kallade "functional response" till två försök varefter det tillbereds ny vid nästa försök. För att det vid varje försök skulle komma ut ungefär lika stor mängd ur mataren gjordes en markering vid öppningen på den, för att veta hur mycket den skulle öppnas.

En pilot studie hade gjorts innan de riktiga försöken påbörjades för att hitta en lämplig mängd vatten och mat samt ett bra utflöde ur mataren, där lite mat kontinuerligt skulle komma ut åt gången. Om en för stor

mängd mat kom ut samtidigt skulle det kunna innebära att fisken uppvisat ett annat beteende vid födosök och inte något konkurrensbeteende (aggressivt beteende), vilket var något som skulle undersökas.

Vid försökens början håvades fyra fiskar upp av den stam som skulle användas i kommande försök och placerades i försöksakvariet. När fisken satts ner fick det 15 minuter på sig att akklimatisera sig och hitta sin plats i akvariet. Efter fiskarna fått en stund att anpassa sig kunde försöket påbörjas, där de tre försöksvariabler undersöktes: (1) gälslagsfrekvens, (2) furagering – antal byten och (3) antagonistiskt beteende – ”display”. ”Display” fungerar som en alarmsignal hos fisken, med en stereotypisk rörelse eller förändrad kroppshållning kan den påverka beteendet hos en annan fisk/fiskar (Hine & Martin 2015). Med dessa signaler visar fisken upp sin stridsförmåga och på så vis få konkurrenten att ge upp istället för att strida och därmed förhindra att ådra sig allvarliga skador (Krebs & Davies 1993).

Försöksvariabler

Gälslagsfrekvens

Gälslagsfrekvensen syftade på den hastighet som gällocken slog och har ansetts motsvara ett mått på fiskens metaboliska hastighet. Det var första variabeln som undersöktes, innan själva födosöksförsöket initierades. Den beräknades genom att räkna antal gälslag hos fisken, som var stilla och i vila, under 30 sekunder. Gälslagsfrekvensen mättes hos alla 4 individer i varje replikat och i slutet togs medelvärdet av alla hos G-öring respektive K-öring.

Furagering och beteenden

För att få fiskarna att börja födosöka innan själva födosöksförsöket påbörjades pipetterades det i lite mat en gång per minut i fem minuter, varefter födosöksförsöket påbörjades. Ett födosöksförsök tog 8 minuter, där varje fisk (4 stycken) studerades i två minuter åt gången. Under de två minuterna antecknades hur många byten fisken tog och om de uppvisade ett displaybeteende och hur många gånger.

Efter försöken placerades fiskarna i två nya förvaringsakvarier, ett för G-öring och ett för K-öring, eftersom de fiskarna inte skulle användas igen i några försök och därmed fanns inte risken att de skulle kunna komma med i nästkommande försök.

Analys och statistik

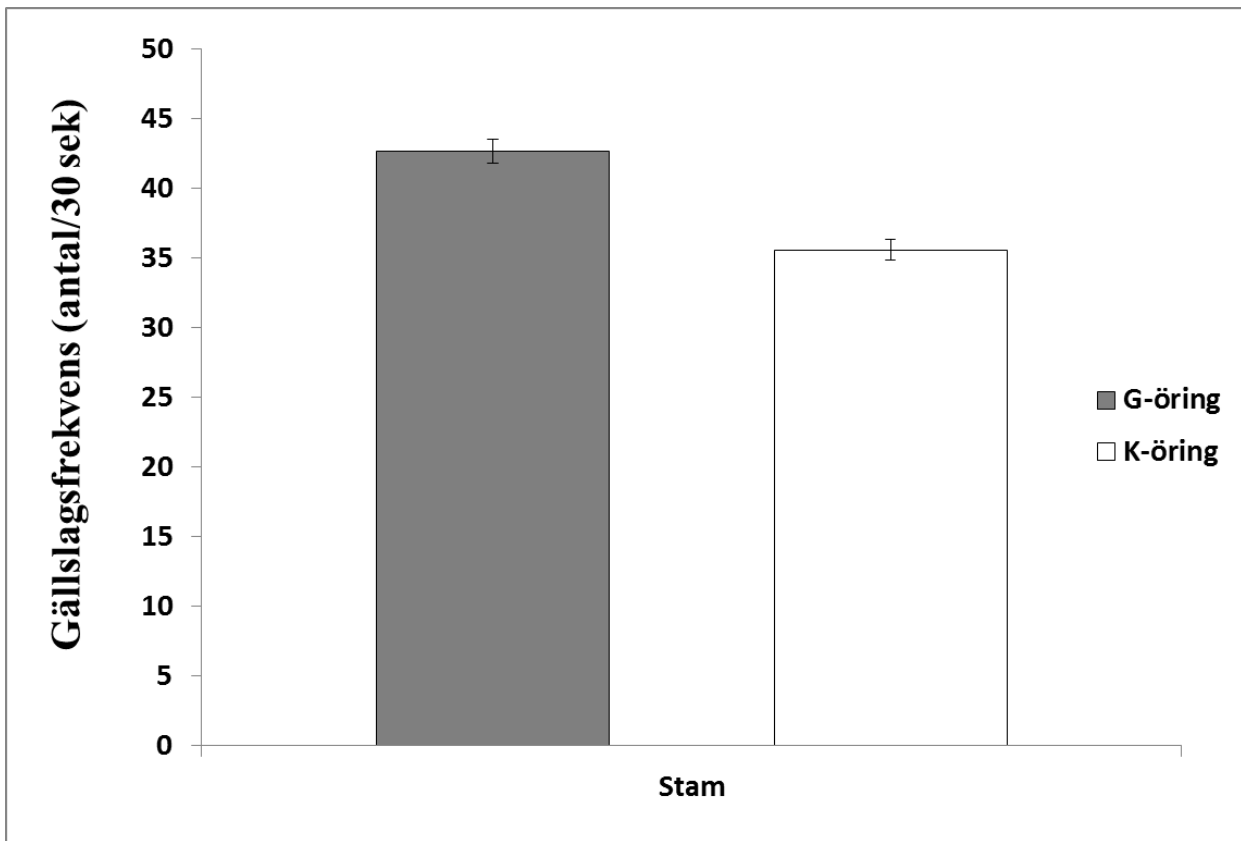
De statistiska analyserna gjordes i programmet Microsoft Office Excel 2010. För att se om det fanns någon signifikant skillnad mellan G-öring och K-öring hos de undersökta variablerna gjordes ett ”Students t-test: Två sampel antar olika varianser” för varje variabel med signifikansnivån 0,05. T-testen för furagering och beteenden gjordes på 2 minuters försöken.

Resultat

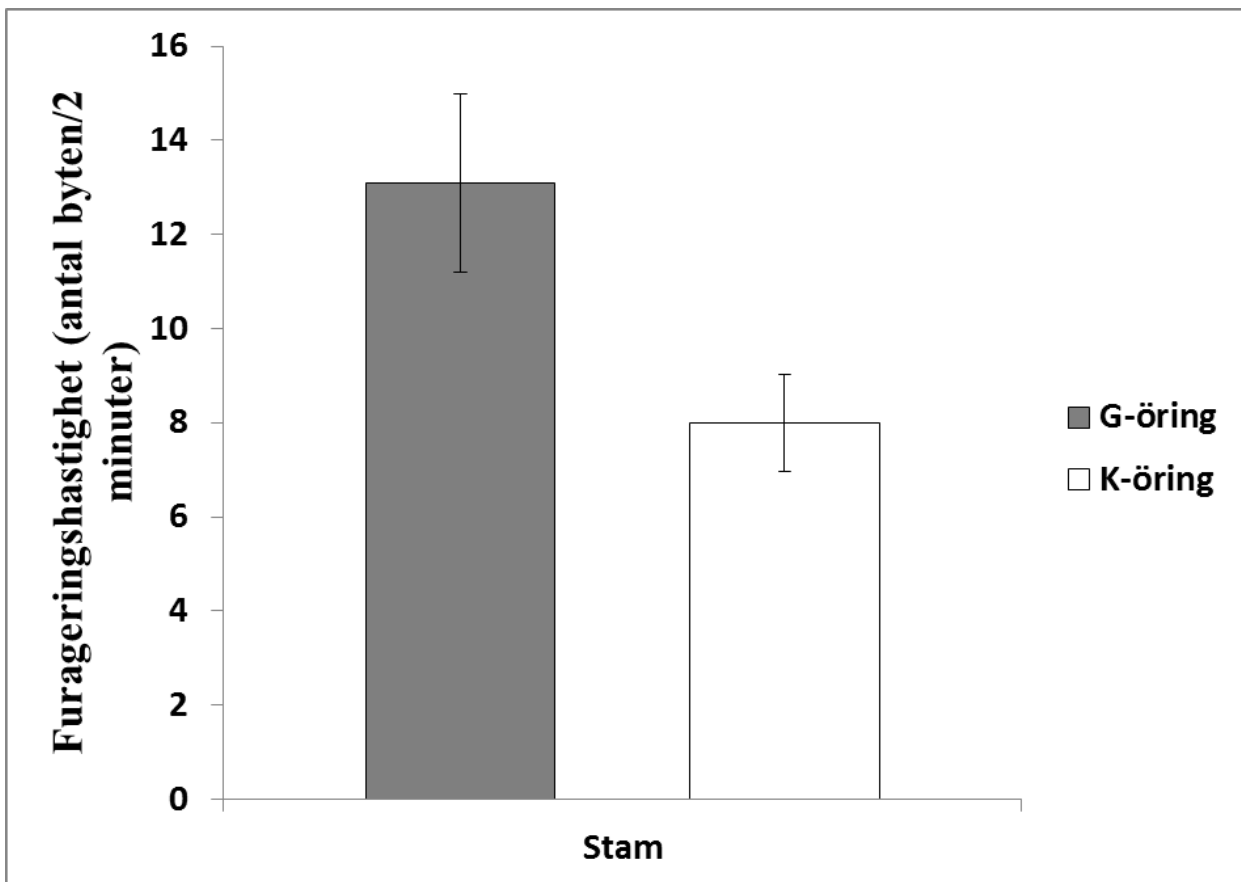
Det fanns en signifikant skillnad i gälslagsfrekvens, där G-öringen ($42,65 \pm 5,28$; Mean \pm SD) hade en högre gälslagsfrekvens än vad K-öringen ($35,58 \pm 4,59$) hade ($n = 40$, $t = 1,99$, $P = 0,00000001$, $df = 78$; Figur 2).

Analysen av hur många byten de olika stammarna tog per 2 minuter visade att det fanns en signifikant skillnad mellan G-öring ($13,1 \pm 5,97$) och K-öring ($8 \pm 3,23$). G-öringen tog i regel ett högre antal byten än vad K-öringen gjorde ($n = 10$, $t = 2,14$, $P = 0,03$, $df = 18$; Figur 3).

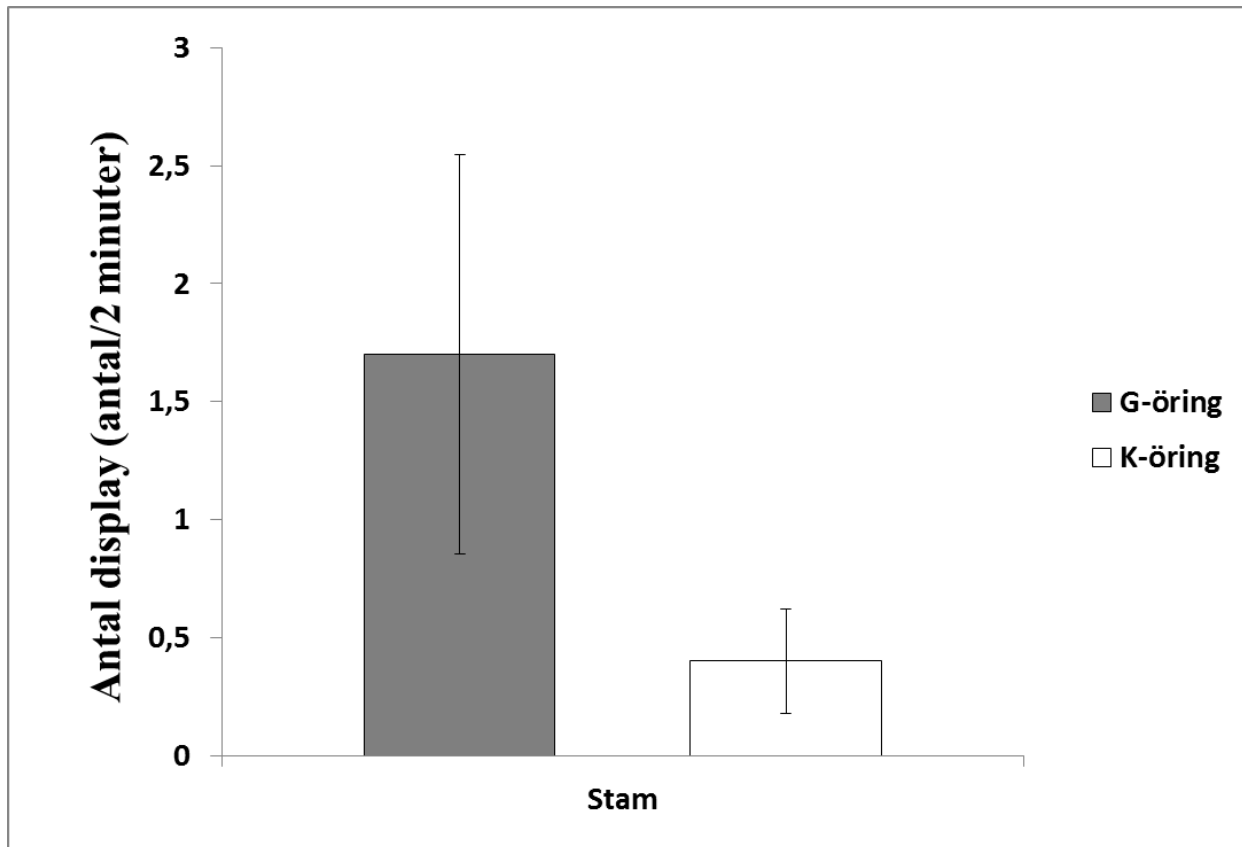
Det fanns ingen signifikant skillnad när det kom till display per 2 minuter uppvisande mellan G-öring ($1,7 \pm 2,67$) och K-öring ($0,4 \pm 0,70$). Där fanns dock en trend när det kom till display uppvisande mellan de olika stammarna, där G-öringen tenderade att uppvisa mer display än K-öringen ($n = 10$, $t = 2,29$, $P = 0,167$, $df = 18$; Figur 4).



Figur 2. Medelvärde \pm standardfel för gällslagsfrekvensen (antal slag/ 30 sekunder) av G- och K-örings yngel (n = 40 st var).



Figur 3. Medelvärde \pm standardfel för antal byten tagna under 2 minuter av G- och K-öring yngel (4 st fiskar per försök) (n = 10 var).



Figur 4. Medelvärde \pm standardfel för antal uppvisade display under 2 minuter av G- och K-öring (4 st, fiskar per försök), (n = 10 var).

Diskussion

Min studie visade att där fanns skillnader i metabolisk hastighet och furagering mellan de två närbesläktade stammarna av öring. Detta styrker tidigare studier som visar att fysiologiska och ekologiska-relevanta faktorer kan ha minst en del ärftliga komponenter (Ricker 1972; Piccolo 2016). G- och K-öring har visat sig upprätthålla deras genetiska skillnader efter cirka 50 år av fiskodling (Palm et al. 2012). Tidigare ekologiska studier har visat att tillväxttakt och ålder när öringen blir smolt och mogen skiljer sig åt mellan G- och K- öring (Runnström 1940), samt tillväxttakt skiljer sig fortfarande åt mellan stammarna (personligt samtal, Johnny Norrgård 8 maj 2015). Min studie antyder att skillnader i metabolisk hastighet delvis kan förklara de observerade skillnaderna i tillväxt, som ett resultat av förhöjd furagerings aktivitet hos G-öring.

Metabolisk hastighet har bevisats påverka beteende och tillväxt hos öring (Watz et al. 2013), men det har inte kopplats direkt till furagerings framgång. Fiskar med högre metabolisk hastighet kan vara mer djärva och aggressiva (Cutts et al. 1998), det är alltså inte förvånande att de fångar mer byten i min studie. G-öring fångade cirka 50 % fler byten än K-öring, så även om G-öring hade högre metaboliska krav, är troligen deras netto energiintag (Hughes & Dill 1990) högre än K-öringens.

Fiskarna i min studie var väldigt unga (vikt på cirka 0,2 gram). Så vitt jag vet är det här det första experimentet som undersöker drift furageringshastighet hos så pass små fiskar. Det maximala antalet byten per minut för dessa fiskar var 8 per minut, vilket är likt antalet hos större juvenila fiskar (Österling et al. 2014). Jag använde hög bytensdensitet, vilket gjorde att fiskarna hade en konstant tillgång av driftande byten, detta kan representera den maximala furagerings hastigheten. Resultatet av detta kan vara användbart för framtida modelleringsstudier inom drift furagering (Piccolo et al. 2014).

Metabolisk hastighet och furageringshastighet kan vara relaterat till aggression (Hughes 1992; Cutts et al 1998). Jag använde display som ett mått av aggressivt beteende. Där fanns mer variation i display beteende än i metabolisk hastighet och furagering, men där fanns en trend att G-öringen uppvisade mer display. Det var inte möjligt att kontrollera alla fyra fiskar samtidigt för att uppmärksamma om där skedde fler aggressiva interaktioner, display eller bett. För att kunna gjort det hade filmning av försöken varit ett alternativ.

En begränsning i min studie var att G-öringen hade en högre medelvikt än vad K-öringen hade. Fisk storlek är känt att påverka metabolisk hastighet, där större öring har högre metabolisk hastighet (Norin & Malte 2011). G-öringen i mitt experiment vägde ungefär 2 gånger så mycket som K-öringen. För mycket större fisk, till exempel parr, resulterade en dubblering av vikt i en 50 procentig ökning i metabolisk hastighet (Norin & Malte 2011). Jag använde gälslagsfrekvens som ett mått av metabolisk hastighet och fann att G-öring hade högre gälslagsfrekvens, men jag jämförde inte syrekonsumtion som gjorts av Norin och Malte (2011). Det är därmed möjligt att skillnaderna jag fann i metabolisk hastighet enbart berodde på fiskstorlek, med det verkar osannolikt eftersom tillväxttakt (personligt samtal, Johnny Norrgård 8 maj 2015) och furagerings hastighet också skiljde sig åt. Framtida studier borde därmed jämföra lika stora fiskar, men eftersom G-öringen kläcks tidigare och växer snabbare (Runnström 1940), innebär det att experimenten inte kan göras vid samma tidpunkt.

Experimentet jag utförde inkluderade endast två stammar från ett avrinningsområde/sjösystem, men de visar sig demonstrera att lokalt-anpassade stammar har fysiologiska och ekologiska skillnader. Mer forskning borde fokusera på att sammanföra ekologiska och genetiska faktorer för förvaltning av öring. Skillnader mellan stammar kan vara viktiga att ta i beräkning vid förvaltning och restauration av populationer som är anpassade till lokala förhållanden.

Tack till

Jag vill tacka Gammelkroppa Lax AB:s fiskodling för förseelsen av fisk till mina försök. Sedan vill jag också tacka John Piccolo för att ha hjälpt mig med både vägledning vid försökens gång och bearbetning av uppsatsen.

Referenser

- Blomqvist, B. (2014, 10 januari). Tillbakablick – så gick det till då världsrekordlaxen fångades i Vättern. *Sportfishing News – På internet sedan januari 1996*. Hämtad från <http://outdoor.se/tillbakablick-sa-gick-det-till-da-varldsrekordlaxen-fangades-i-vattern/> [2016-06-06]
- Cutts, C. J., Betcalfe, N. B., & Caylor, A. C. (1998). Aggression and growth depression in juvenile Atlantic salmon: the consequences of individual variation in standard metabolic rate. *Journal of Fish Biology*, **52**, 1026-1037.
- Fraser, D. J. (2008). How well can captive breeding programs conserve biodiversity? A review of salmonids. *Evolutionary Applications*, **1**, 535-586.
- Gustafsson, P., Hedenskog, M., Qvenild, T. (2015). *Vänerlaxens fria gång – Två länder, en älv* (publ nr 2015:17). Karlstad: Länsstyrelsen i Värmlands län
- Hayes, J. W., Stark, J. D., Shearer, K. A. (2000). Development and test of a whole-lifetime foraging and bioenergetics growth model for drift feeding brown trout. *Transactions of the American Fisheries Society*. **125**, 315–332.
- Hecht, B. C., Campbell, N. R., Holecek, D. E., & Narum, S. R. (2013). Genome-wide association reveals genetic basis for the propensity to migrate in wild populations of rainbow and steelhead trout. *Molecular Ecology*, **22**, 3061-3076.
- Hine, R., Martin, E. (2015). *A Dictionary of Biology (7. ed.)*. Oxford: Oxford University Press.
- Hughes, N. F., Dill, L. M. (1990). Position choice by drift-feeding salmonids: model and test for Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in subarctic mountain streams, interior Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47**, 2039-2048.
- Hughes, N. F. (1992). Ranking of feeding positions by drift-feeding Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in dominance hierarchies. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 1994-1998.
- Jensen, L. F., Hansen, M. M., Pertoldi, C., Holdensgaard, G., Mensberg, K. L. D., & Loeschcke, V. (2008). Local adaptation in brown trout early life-history traits: implications for climate change adaptability. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **275**, 2859-2868.

- Jonsson, B., Jonsson, N. (2011). *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout*. London: Springer.
- Krebs, J. R., Davies, N. B. (1993). *An introduction to behavioural ecology* (3. ed.). Oxford: Wiley-Blackwell.
- Norin, T., Malte, H. (2011). Repeatability of standard metabolic rate, active metabolic rate and aerobic scope in young brown trout during a period of moderate food availability. *Journal of Experimental Biology*, **214**, 1668-1675.
- Palm, S., Dannewitz, J., Johansson, D., Laursen, F., Norrgård, J., Prestegard, T., Sandström, A. (2012). *Populationsgenetisk kartläggning av Vänerlax*. Aqua reports 2012:4. Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm. 64 s.
- Piccolo, J. J. (2016). Conservation genomics: coming to a salmonid near you. *Journal of Fish Biology*. doi:10.1111/jfb.13172.
- Piccolo, J. J., Norrgård, J. R., Greenberg, L. A., Schmitz, M., Bergman, E. (2012). Conservation of endemic landlocked salmonids in regulated rivers: a case-study from Lake Vänern, Sweden. *Fish and Fisheries*, **13**, 418-433.
- Piccolo, J. J., Frank, B. M., Hayes, J. W. (2014). Food and space revisited: The role of drift-feeding theory in predicting the distribution, growth, and abundance of stream salmonids. *Environmental biology of fishes*, **97**, 475-488.
- Ricker, W. E. (1972). Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations. *The stock concept in Pacific salmon*, 19-160.
- Ros, T. (1981). Salmonids in the lake Vänern area. *Ecological bulletins*, **34**, 21-31.
- Runnström, S. (1940). *Vänerlaxens ålder och tillväxt*. Meddelanden från statens undersöknings- och försöksanstalt för sötvattenfisket. **18**.
- Taylor, E. B. (1991). A review of local adaptation in Salmonidac, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture*, **98**, 185-207.

- Thrower, F. P., Hard, J. J., & Joyce, J. E. (2004). Genetic architecture of growth and early life-history transitions in anadromous and derived freshwater populations of steelhead. *Journal of Fish Biology*, **65**, 286-307.
- Watz, J., Bergman, E., Piccolo, J. J., & Greenberg, L. (2013). Effects of ice cover on the diel behaviour and ventilation rate of juvenile brown trout. *Freshwater Biology*, **58**, 2325-2332.
- Willén, E. (2001). Four decades research on the Swedish large lakes Mälaren, Hjälmaren, Vättern and Vänern: the significance of monitoring and remedial measures for a sustainable society. *AMBIO: A Journal of the Human environment*, **30**, 458-466.
- Österling, E. M., Ferm, J., Piccolo, J. J. (2014). Parasitic freshwater pearl mussel larvae (*Margaritifera margaritifera* L.) reduce the drift-feeding rate of juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.). *Environmental biology of fishes*, **97**, 543-549.