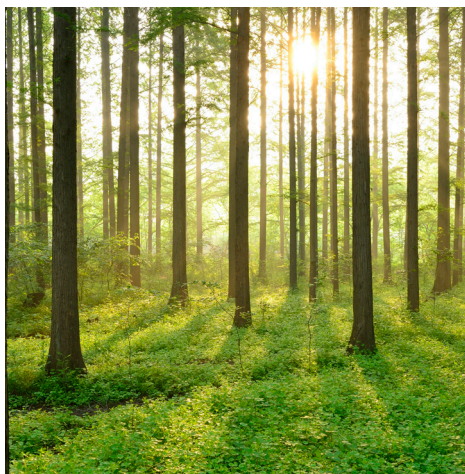


# MODELLERING AV FISKVÄGARS BETYDELSE FÖR FISKBESTÄNDEN

RAPPORT 2021:765



VATTENKRAFT

VATTENKRAFTENS  
MILJÖFORSKNINGSPROGRAM



Energiforsk



# Modellering av fiskvägars betydelse för fiskbestånden

Verktyg för att utvärdera åtgärdsförslag

KJELL LEONARDSSON

KARIN NILSSON



## Förord

**Vattenkraftens utbyggnad har påverkat många fiskbestånd negativt. Förlust av strömhabitat och konnektivitet är de två viktigaste orsakerna till de negativa effekterna. I denna rapport beskrivs ett antal populationsmodeller för att utvärdera nyetablering eller förbättring av fiskvägar för vandrande fisk.**

Baserat på modellerna har interaktiva beräkningsverktyg utvecklats. Verktygen kan användas för att utvärdera åtgärder som förbättrar vandringsmöjligheter eller skapar passande strömhabitat för fisk i specifika vattendrag. Verktygen finns tillgängliga på Energiforsks hemsida. I en fristående och utökad sammanfattning beskrivs dessa populationsmodeller i Energiforskrapport 2021:780 *Modellering av fiskvägars betydelse – en sammanfattning*.

Projektet har genomförts av Karin Nilsson och Kjell Leonardsson (SLU) inom Energiforsks program Vattenkraftens miljöforskningsprogram, som verkar för ny kunskap och en ökad kompetens om åtgärder inför beslut om investeringar i vattenkraft, och EcoHab, som syftar till att ta fram och utvärdera åtgärder som ökar den biologiska mångfalden och förbättrar förbindelsen i reglerade vattendrag. Miljöforskningsprogrammet finansieras av Vattenfall Vattenkraft, Fortum, Sydkraft Hydropower, Statkraft Sverige, Skellefteå Kraft, Holmen Energi, Jämtkraft, Tekniska verken i Linköping, Mälarenergi, Karlstads Energi och Jönköping Energi, och EcoHab finansieras utöver industrifinansiärerna även av Energimyndigheten och Havs- och vattenmyndigheten. SLU har även medfinansierat projektet genom egeninsatser. Energiforsk koordinerar båda programmen.

Projektet följts av styrgruppen för Vattenkraftens miljöforskningsprogram, bestående av Birgitta Adell (Fortum), Erik Sparrevik (Vattenfall), Johan Tielman (Sydkraft Hydropower), Linda Olofsson (Holmen), Susann Handler (Jämtkraft), Jakob Bergengren (Tekniska verken i Linköping), Angela Odelberg (Statkraft), Sandra Åström (Skellefteå kraft) och Olivia Langhamer (Havs- och vattenmyndigheten).

Bertil Wahlund, Energiforsk

Maj 2021

Här redovisas resultat och slutsatser från ett projekt inom ett forskningsprogram som drivs av Energiforsk. Det är rapportförfattaren/-författarna som ansvarar för innehållet.

## Sammanfattning

**Vattenkraftsutbyggnaden i Sverige har haft stor påverkan på många fiskpopulationer och har medfört minskade möjligheter för vandring och minskad tillgång på strömhabitat. I syfte att förbättra miljön i vattendrag som påverkas av vattenkraft har regeringen beslutat att vattenkraften ska omprövas för att ges moderna miljövillkor. Vattenmyndigheterna har föreslagit konnektivitesåtgärder vid många av kraftverken/dammarna för att förbättra förutsättningarna för fiskbestånden, i syfte att nå miljö kvalitetsnormen god ekologisk status/ potential.**

Vattenkraftsutbyggnaden bygger på dämning av forsar för att skapa fallhöjd som genererar energiproduktion, vilket fått till följd att forsmiljöer för strömlevande fauna är bristvara i vattenkraftreglerade vattendrag. Det är därför inte självklart att konnektivitesåtgärder i alla lägen leder till en avsevärd förbättring för strömvattenlevande fiskpopulationer. För att undersöka om nyetablering eller förbättring av fiskvägar förväntas leda till att miljöstatusen förbättras föreslås här att man använder matematiska modeller av fiskpopulationer. Fem olika modeller har utvecklats för att kunna täcka upp olika scenarier för merparten av de svenska fiskarterna som antingen vandrar till och leker i strömvatten eller vandrar via vattendrag för att nå lekområden i anslutande vattenförekomster.

I rapporten beskrivs dessa populationsmodeller, som är utvecklade för att utvärdera åtgärder som förbättrar vandringsmöjligheter och till att skapa passande strömhabitat för fisk. I tillägg till rapporten finns det separata beräkningsverktyg som baserar sig på dessa modeller, och som kan användas för att utvärdera åtgärder i specifika vattendrag. Verktygen är interaktiva och finns tillgängliga för alla på Energiforsks hemsida. I en utökad sammanfattning beskrivs dessa populationsmodeller i Energiforskrapport 2021:780 *Modellering av fiskvägars betydelse – en sammanfattning*.

Modellerna som beskrivs här representerar olika situationer, där fiskpopulationerna har olika livshistoria och där olika stadier av fiskpopulationen (t.ex. yngel och vuxen fisk) befinner sig på olika platser i förhållande till vandringshinder. Det finns fem grundmodeller (FiMod1-5), där reproduktion, uppväxtområden för yngel samt tillväxten hos större individer kan ske i olika habitat, ovan eller nedan vandringshinder. Typexempel på arter som kan passa in på de olika modellerna är lax/asp, öring, abborre och harr. Enklare modellversioner med engångslekare och mer komplicerade versioner med flergångslekare finns. Med hjälp av modellerna går det att undersöka vilka förutsättningar som krävs för att individer med en uttalad vandringsstrategi ska kunna existera.

I modellerna förekommer resurskonkurrens ofta i yngelstadiet, och ibland hos adulta fiskar. I en av modellerna avgörs vilket stadium som regleras av resurskonkurrens av hur bärkapaciteten fördelar sig mellan olika habitat. Att öka bärkapaciteten i olika habitat är också ett sätt att undersöka hur habitatförbättring (t.ex. att återskapa strömhabitat) kan påverka populationerna. Andra parametrar

kan också justeras för att reflektera skillnaden mellan olika populationer eller olika arter. En viktig aspekt här är honors fekunditet och hur den ändrar sig när fisken växer och blir äldre.

Fokus i rapporten är främst passageeffektivitet och den mortalitet som upp- och nedströmsvandring kan medföra. Här finns också möjlighet för olika scenarier, med en eller flera fiskpassager efter varandra. I en av modellerna kan ett nätverk av strömsträckor och passager modelleras. Vi presenterar en del resultat och ger exempel och perspektiv. Det främsta syftet med rapporten är dock att underlätta förståelsen och användningen av modellverktygen för att dessa ska kunna tillämpas på olika fiskpopulationer. Även om modellverktygen är utvecklade med omprövningarna av vattenkraften i åtanke, kan de med fördel även användas inom fiskeförvaltningen, oavsett om vattendraget är reglerat eller oreglerat.

## Summary

**The expansion of hydropower in Sweden has had a major impact on many fish populations and has led to reduced opportunities for migration and less available stream habitat. In order to improve the environment in watercourses that are affected by hydropower, the government has decided that hydropower should be reassessed to follow modern environmental standards. The water authorities have proposed measures to improve connectivity at many of the power plants / dams to improve the conditions for fish stocks, in order to achieve the environmental quality standard good ecological status or potential.**

The hydropower expansion is based on damming of rapids to create drop heights that generate energy production, which has resulted in stream environments for fauna being in short supply in hydropower-regulated watercourses. It is therefore not obvious that connectivity measures in all situations would largely benefit stream living fish populations. To investigate whether new establishment or improvement of fishing routes is expected to lead to improved environmental status, it is proposed here that mathematical models of fish populations be used. Five different models have been developed to be able to cover different scenarios for most of the Swedish fish species that either migrate to and play in stream water or migrate via watercourses to reach spawning areas in adjacent water bodies.

This report describes a number of population models that are particularly well suited for evaluating measures that improve migration opportunities and that create suitable stream habitats for fish. In addition to the report, there are separate calculation tools - based on these models - that can be used to evaluate management actions in specific watercourses. The tools are interactive and are available to everyone on Energiforsk's website. These population models are described in a Swedish extended summary, Energiforskrappport 2021:780 *Modellering av fiskvägars betydelse – en sammanfattning*.

The models described here represent different situations, where the fish populations have different life histories and where different stages of the fish population (fry and adult fish) are in different places in relation to migration barriers. There are five basic models (FiMod1-5), where reproduction, growth areas for fry and the growth of larger individuals can take place in different habitats, above or below migration barriers. Typical examples of species that can fit into the different models are salmon / aspen, trout, perch and grayling. Simpler model versions with single player and more complicated versions with multiple spawning are available. With the help of the models, it is possible to investigate what conditions are required for individuals with a pronounced migration strategy to be able to exist.

In the models, resource competition often occurs in the fry stage, and sometimes in adult fish. In one of the models, the stage that is regulated by resource competition is determined by how the carrying capacity is distributed between different habitats. Increasing the carrying capacity of different habitats is also a way of



investigating how habitat improvement (e.g. recreating stream habitats) can affect populations. Other parameters can also be adjusted to reflect the difference between different populations or different species. An important aspect here is the females' fecundity and how it changes when the fish grows and gets older. The focus of the report is primarily passage efficiency and the mortality or loss of reproduction opportunities that unsuccessful upstream and downstream migration can entail. It is also possible to model different scenarios, with one or more fish passages in a row, or a network of stream habitats and passages. We present some results and give examples and perspectives. However, the main purpose of the report is to facilitate the understanding and use of the model tools so that they can be applied to different fish populations in management situations. It should be noted that the models can also be used in the fisheries management independent on whether there are connectivity issues or not.

# Innehåll

<b>1</b>	<b>Introduktion</b>	<b>10</b>
1.1	Uppdraget	12
1.2	Kunskap om fiskvägars effektivitet	13
1.3	Betydelsen av konnektivitet för populationen	15
<b>2</b>	<b>Populationsmodeller</b>	<b>16</b>
2.1	Scenario 1 - Arten finns endast nedströms innan konnektivitetåtgärd	20
2.1.1	Jämviktspopulation med semelpar livshistoria (engångslekare)	20
2.1.2	Jämviktspopulation med iteropar livshistoria (flergångslekare)	23
2.1.3	Grundekvationer med chans att föröka sig igen för de som misslyckades med tidigare lekvandring(ar)	33
2.1.4	Utvärdering av konnektivitetåtgärder i ett avrinningsområde	34
2.2	Scenario 2 – Arten finns både nedströms och uppströms före konnektivitetåtgärd	34
2.2.1	Alternativa strategier och populationsegenskaper för engångslekare	35
2.2.2	Resurskonkurrens i det adulta stationära stadiet – vandrande och stationära populationer med återlekare	37
2.2.3	Exempel Siljansöringar	47
2.3	Scenario 3 – Fiskbeståndet som leker uppströms har pelagiska yngel som driftar nedströms (Typart Abborre)	49
2.3.1	Selektion för och emot ett uppströmslekande beteende	49
2.3.2	Två populationer med engångslekare där den ena är stationär och den andra vandrar för lek – med driftande yngel	50
2.3.3	Två populationer med flergångslekare där den ena är stationär och den andra vandrar för lek – med driftande yngel	53
2.4	Scenario 4 – Fiskbestånd som leker uppströms och nedströms där yngel kan drifva nedströms (Typart Harr)	64
2.5	Scenario 5 – Andra typer av vandring än lekvandring	75
<b>3</b>	<b>Hur lång tid tar det innan åtgärden får full effekt?</b>	<b>77</b>
<b>4</b>	<b>Hantering av osäkerhet</b>	<b>82</b>
<b>5</b>	<b>Vad krävs för att en population ska vara livskraftig?</b>	<b>83</b>
<b>6</b>	<b>Val av modell och arbetsätt</b>	<b>90</b>
<b>7</b>	<b>Parameterisering</b>	<b>92</b>
7.1	Fekunditet	92
7.2	Överlevnad	92
7.3	Bärkapacitet	94
7.4	Passageeffektiviteter	96
<b>8</b>	<b>Diskussion</b>	<b>97</b>
<b>9</b>	<b>Slutsatser</b>	<b>100</b>

<b>10</b>	<b>Acknowledgements</b>	<b>101</b>
<b>11</b>	<b>Referenser</b>	<b>102</b>
<b>Bilaga A:</b>	<b>Ytterligare ekvationer</b>	<b>106</b>

# 1 Introduktion

**Utbyggnaden av vattenkraften under 1900-talet i Sverige har påverkat många fiskbestånd negativt. Förlust av strömhabitat och konnektivitet är de två viktigaste orsakerna till de negativa effekterna. Det är främst de strömlevande/strömlekanade arterna öring, harr, lax och asp som drabbats av minskade arealer av strömhabitat.**

Konnektivitetsförlusterna har påverkat fiskbestånd med utpräglade vandringsbeteenden, vilket slagit speciellt hårt mot de havsvandrande arterna, lax, havsöring, flodnejonöga och ål, samt sötvattensarter som t.ex. asp. I och med EU:s vattendirektiv (2000/60/EG, infört i svensk lagstiftning via Miljöbalken och Vattenförvaltningsförordningen) har den svenska miljöpolitiken angående vattenmiljön ändrats drastiskt. I samband med vattenkraftsutbyggnaden i Sverige har man tidigare sällan tagit hänsyn till miljön, med enstaka undantag. Miljöhänsyn togs främst genom att skydda hela eller delar av vattendrag från utbyggnad, och då främst i vattendrag eller sträckor med låga fallhöjder i forsarna.

Enligt miljöbalken ska vattenkraften förSES med moderna miljövillkor (11 kap. 27-28 § miljöbalken 1998:808). Detta ska genomföras inom ramen för den nationella planen som handlar om omprövning av tillstånden för att införa de villkor som behövs för att kvaliteten på de vatten som verksamheterna påverkar ska kunna uppfylla EU-rättens krav (M2019/01769/Nm). Planen ger en nationell helhetssyn i frågan om att verksamheterna ska förSES med moderna miljövillkor på ett samordnat sätt med största möjliga nytta för vattenmiljön och för nationell effektiv tillgång till vattenkraftsel. Vattenförekomsterna har delats in i prövningsgrupper, och för varje grupp anges när i tiden omprövningarna ska ske och hur mycket "vatten" som det får kosta. Eftersom mängden "vatten" är given behövs någon form av prioritering mellan objekt och den förväntade ekologiska nyttan bör därför utvärderas innan åtgärdsförslagen lämnas in till domstolen. Den enklaste typen av värdering av miljönyttan är att utvärdera om den föreslagna åtgärden kan tänkas ge önskad effekt på miljön. Till exempel om fiskvägar och/eller habitatförbättringar kan väntas leda till att miljö kvalitetsnormen nås.

Verksamhetsutövarna har ansvar för att ta fram de underlag som behövs för omprövningen. Därefter beslutar domstolen i de enskilda omprövningarna vilka villkor som är lämpliga för att de enskilda verksamheterna inte ska äventyra uppnåendet av den beslutade miljö kvalitetsnormen. För varje enskild vattenförekomst finns fastställd miljö kvalitetsnorm, dvs. den ekologiska status eller potential som ska gälla, och när den senast ska vara uppnådd. Alla vattenförekomster ska uppnå god ekologisk status eller potential om det inte finns skäl till undantag. Undantag gäller vattenförekomster som är nationellt mycket värdefulla ur energiproduktionssynpunkt, men även andra skäl kan finnas till att besluta om mindre stränga krav.

Klassningen av miljökvaliteten, ekologisk status/potential, görs för olika kvalitetsfaktorer. Naturvårdsverket och Havs- och vattenmyndigheten har tagit fram föreskrifter som anger vilka bedömningsgrunder och gränsvärden som ska gälla för de aktuella kvalitetsfaktorerna (HVMFS 2019:25). Vid normsättningen görs en sammanvägd bedömning där även faktorer som t.ex. reglernytta, ekonomisk rimlighet och kulturarv ingår. I vattenförekomster där miljökvalitetsnormen inte är uppnådd behöver det antingen vidtas åtgärder för att förbättra miljötillståndet eller så fastställs undantag från normen.

Det är en stor utmaning att veta vilka åtgärder som krävs för att kunna uppnå miljökvalitetsnormen. Vattenmyndigheterna har dock tagit fram åtgärdsförslag för i stort sett samtliga vattenförekomster där miljön inte uppnår normen. Dessa åtgärdsförslag är dock inte juridiskt bindande. Åtgärdsförslagen baseras ofta på Vattenmyndigheternas generella bedömningar eftersom det i många fall saknats resurser och kunskapsunderlag för att kunna göra närmare utvärderingar av vilka effekter olika åtgärder kan tänkas ha. Detta kan ha lett till att man antingen överskattat eller underskattat effekter av t.ex. konnektivitetsåtgärder eller habitatförbättringar. För att belysa vilka konsekvenser felaktiga åtgärdsförslag kan få ger vi följande exempel; När åtgärdsförslaget enbart omfattar en konnektivitetsåtgärd kan det visa sig att den ekologiska statusen inte förbättrades av fiskpassagelösningen. Om den ekologiska statusen inte förändras trots att åtgärden genomförts så uppnås inte heller miljökvalitetsnormen. Vid närmare analyser efteråt inser man att det troligen krävs mer drastiska åtgärder, som att riva ut kraftverket/dammen för att återskapa strömhabitat. Man står då inför valet att bibehålla miljökvalitetsnormen och vidta ner drastiska åtgärder, eller att ändra miljökvalitetsnormen. För att minska risken att sådana scenarier inträffar kan experters och verksamhetsutövares analyser av åtgärder och rimlighetsbedömningar därför behöva stöd av utvärderingsverktyg för att förutse effekterna av t.ex. konnektivitets- och habitatåtgärder.

Utvecklingen av utvärderingsverktyg har påbörjats, där Kriström et al. (2010) presenterar en enkel beräkningsmodell för att bedöma den förväntade effekten av etablering av fiskvägar. Beräkningsmodellen implementerades i en interaktiv applikation (Leonardsson, FiMod1) som finns tillgänglig på Energiforsks hemsida. Beräkningsverktyget avser situationen när ett fiskbestånd endast kan reproducera sig uppströms det översta kraftverket, medan individernas huvudsakliga storlekstillväxt sker nedströms det nedersta kraftverket. Den ursprungliga modellen byggde även på att arten har en semelpar livshistoria, vilket innebär att den endast leker en gång. Dessa antaganden begränsar verktygets användbarhet. Därför har vi i denna rapport vidareutvecklat detta modellverktyg samt utvecklat ytterligare modellverktyg för att kunna utvärdera flera olika scenarier med mer realistiska antaganden och som överensstämmer med förhållandena i merparten av vattenförekomsterna som påverkas i anslutning till vattenkraftverken. För de arter som modellerna är tillämpbara på så kan modellerna användas i områden där arterna finns eller förväntas finnas.

Målsättningen med detta projekt har varit att utveckla lättanvända beräkningsmodeller för fler arter än öring och lax, samt att inkludera möjligheten till upprepade lektillfällen för individerna och fler fiskpassager. Vi utvärderar

också vad som krävs för att en vandringspopulation ska kunna återetablera sig som en livskraftig population i områden som tillgängliggörs tack vare konnektivitetsåtgärder och där stationära bestånd finns etablerade. Dessutom presenterar vi modeller och resultat för arter med andra egenskaper än lax och öring, som exempelvis abborre och harr.

## 1.1 UPPDRAGET

I denna rapport analyseras effekterna av skötselåtgärder på beståndsutvecklingen för fiskarter med olika typer av vandringsbeteenden. Målet med det aktuella arbetet har varit att utveckla modeller för att utvärdera:

- Hur påverkas fiskbestånden av fiskvägars effektivitet?
- Hur påverkas fiskbestånden av habitatförbättringar som ökar bärlkapaciteten?
- Finns det möjlighet för ett vandringsbestånd med en alternativ livshistoria att etableras i ett vattendrag?

Här beaktas olika situationer, där fiskpopulationer kan ha olika livshistoria och vandringssegenskaper. Fiskarna kan vara engångs- eller flergångslekare, och betydelsen av resurskonkurrens för adulta fiskar varierar. Dessa situationer återspeglas i olika modellversioner. Det finns fem grundmodeller beskrivna i rapporten. För dessa modeller har vi också utvecklat interaktiva beräkningsverktyg. Modellerna och modellverktygen representerar fiskbestånd med följande egenskaper:

- **FiMod1** - Uppströmsvandrande bestånd med lek och täthetsberoende ägg- eller yngelöverlevnad uppströms kraftverk/damm/vandringshinder, följt av nedströmsvandring för tillväxt före och efter könsmognad. Stationärt bestånd saknas uppströms. Detta scenario omfattar t ex havsvandrande arter med lek i sötvatten samt arter som lever i sjömiljö men leker i strömvatten som till exempel asp.
- **FiMod2** – Liknar FiMod 1, men här finns även ett stationärt bestånd etablerat uppströms. Invasionsanalys ingår för att avgöra om vandringsbeståndet kan etablera sig i området där det stationära beståndet finns. Även det "stationära" beståndet kan tillåtas vandra, men då inom närområdet som inte berörs av vandringshinder. Detta scenario omfattar t ex havsöring eller vandringsbestånd av insjööring.
- **FiMod3** - Uppströmsvandrande bestånd med lek och täthetsberoende ägg- eller yngelöverlevnad uppströms vandringshinder, följt av nedströmsvandring för tillväxt före och efter könsmognad. Verktyget hanterar ett helt eller delar av ett avrinningsområde där passagera och habitatn anges i en förenklad karta. Detta scenario omfattar t ex lax, öring eller asp.
- **FiMod4** - Arter som huvudsakligen lever i sjöar, dammar, sel, men där vandringsbeteende för lek i t.ex. mindre biflöden förekommer eller har förekommit och kan medföra positiva konsekvenser för individer som uppvisar det. Typexempel är fiskarter med frisimmande, pelagiska, yngel som hos abborre och mört.

- **FiMod5** - Bestånd med lek och uppväxt uppströms vandringshinder men där en del av ynglen driftar nedströms. De driftande yngel som överlever växer huvudsakligen upp nedströms men försöker återvända till området där de föddes för att leka. Täthetsberoende inträffar efter yngelstadiet. Fiskarter med ett sådant beteende är t ex harr och sik.

I rapporten beskriver vi populationerna som uppströmsvandrande (för lek) i stället för att i alla lägen använda uttrycket uppströms- eller nedströmsvandrande. Dessutom är uppströmsvandrande populationer den vanligaste situationen. Modellerna går även att använda för populationer som vandrar nedströms för lek.

Med hjälp av populationsmodellerna kan man analysera effekter av olika åtgärder som t.ex. nyanläggning eller förbättrad passageeffektivitet på förväntat antal vuxna fiskar. I rapporten redovisas härledningarna av modellerna och deras analytiska lösningar. Dessutom visas med ett antal exempel vilken typ av resultat som kan förväntas. En del generella slutsatser diskuteras. Som en del i arbetet har även interaktiva beräkningsverktyg utvecklats där populationsmodellerna är implementerade. Verktygen finns tillgängliga på Energiforsks hemsida ([www.energiforsk.se](http://www.energiforsk.se)). De interaktiva verktygen möjliggör analys av förväntade effekter av konnektivitetsåtgärder på fiskbestånd i specifika vattendrag, där värden på olika parametrar kan justeras utifrån information om de existerande fiskpopulationers egenskaper och habitatets beskaffenhet. I applikationerna går det också att utvärdera effekten av åtgärder som förbättrar yngelhabitat. Rapporten är tänkt att fungera som hjälp vid användandet av modellverktygen, samt att ge insyn i hur modellerna är formulerade och vilka antaganden som modellerna bygger på. Modellverktygen innehåller även text som beskriver hur de ska användas. Texten i verktygen beskriver även vilka data som behövs för att modellerna ska ge användbara resultat.

Projektet har genomförts av Kjell Leonardsson och Karin Nilsson vid Institutionen för vilt, fisk och miljö vid Sveriges lantbruksuniversitet, Umeå (SLU VFM).

## 1.2 KUNSKAP OM FISKVÄGARS EFFEKTIVITET

Det finns ett flertal åtgärder som kan motverka de försämringar av konnektivitet som vattenkraften orsakar. Dessa behandlas inte här, men det har nyligen skrivits en rapport som behandlar olika passagelösningar. Val av passagelösningar, deras utformningar, när under året som passagelösningen behöver vara i drift, samt uppföljningsmetoder och kontroller av fiskpassagelösningar diskuteras i Persson och Leonardsson (2020). Denna rapport ligger även till grund för HaV:s webbvägledning gällande fiskpassager (<https://www.havochvatten.se/vattenkraft-och-arbete-i-vatten/vattenkraftverk-och-dammar/miljo--och-skyddsatgarder/vagledning-for-fisk--och-faunapassager.html>).

Passageeffektiviteten har en central roll i vår rapport och i modelleringsverktygen, och det är viktigt att ha en väl fungerande metod för att uppskatta den samt en tydlig definition. Total passageeffektivitet (TPE, ekvation 1) avser den andel av de

fiskar som tänkt passera som genomför passagen i ett sådant skick att de kan reproducera sig när det är dags för lek.

$$TPE = \frac{\text{Antal fiskar som passerar levande förbi kraftverksområdet}}{\text{Totalt antal fiskar som kommit till kraftverksområdet och som tänkt passera}} \quad \text{ekvation 1}$$

Passagen avser hela området som påverkas i anslutning till kraftverket eller dammen från den punkt uppströms kraftverket och dammen där flödet är  $X \text{ m}^3/\text{s}$  till den punkt i vattendraget nedströms där flödet från damm och kraftverk sammanstrålar för att åter ha flödet  $X$  i vattendraget. Det innebär att passageeffektiviteten i samband med uppströmsvandring är den sammanlagda effektiviteten från området nedströms utloppet från kraftverket, alternativt nedströms fiskvägens utlopp om detta befinner sig nedströms kraftverksutloppet, till dess att fisken passerat uppströms dammen (ekvation 1). För nedströmsvandring gäller samma definition.

Notera också att fisken behöver vara i sådant skick efter passagen att fortsatt tillväxt och reproduktion är möjlig. I praktiken kan detta vara svårt att avgöra i empiriska studier, t ex med hjälp av telemetri. Även om man konstaterar att fisken lever direkt efter en nedströmspassage så behövs uppföljning längre nedströms för att bekräfta överlevnad. För stor fisk torde en sådan uppföljning vara relativt enkel, men för liten fisk försvåras tolkningen av att det förutom förluster på grund av direkta skador i samband med passagen även förekommer naturliga förluster till följd av predation. För liten fisk behöver man därför göra en justering av den totala passageeffektiviteten med den förväntade naturliga predationsförlusten. Dessutom kan predationsdödligheten för liten fisk öka som en indirekt effekt av ett vandringshinder, till exempel om fiskarna uppehåller sig en längre tid uppströms hindren innan passage.

Antagandet om passageeffektiviteten i samband med nedströmsvandring skiljer sig från den vid uppströmsvandring genom att alla individer antas vilja simma nedströms och passageförlusten är därför i form av ren dödlighet. Utebliven vandringsframgång i samband med uppströmsvandring leder till att individerna blir kvar nedströms. Det innebär inte nödvändigtvis att de dör. Om det inte finns något reproduktionsområde nedströms kan de individer som fortfarande lever försöka nå reproduktionsområdet uppströms på nytt, kommande år.

I denna rapport är det den totala passageeffektiviteten som hanteras och som används som parameter i modellerna. Detta är inte samma sak som effektiviteten i en konstruerad fiskväg, eftersom den endast utgör en del av den totala passageeffektiviteten. En teknisk fiskväg, fisktrappa eller omlöp, kan ha hög passageeffektivitet trots att den totala passageeffektiviteten är låg. Vid utvärdering av passageeffektiviteten är det därför viktigt att studierna omfattar ett tillräckligt stort område nedströms och uppströms. Det är en fördel att dela upp utvärderingen i olika avsnitt av passagen för att fastställa eventuell förekomst av flaskhalsar. Om den totala passageeffektiviteten är låg är det i första hand flaskhalsarna där de största förlusterna sker som behöver åtgärdas. Olika typer av passageeffektivitet och förslag till utvärdering av dessa finns återgivet i den europeiska standarden (prEN 17233).



### 1.3 BETYDELSEN AV KONNEKTIVITET FÖR POPULATIONEN

Behovet av att vandra och betydelsen av konnektivitet varierar mellan olika arter och mellan populationer med olika livshistoria (Roff 1988). Individer inom en population kan också skilja sig i vandringsbeteende och olika miljöfaktorer kan påverka beslutet att vandra (Nevoux et al. 2019). Anledningen och fördelarna med att vandra kan variera, men här går vi igenom några grundläggande aspekter.

Anledningen till att vandra är att få bättre tillgång till resurser eller för att öka chansen till överlevnad. Tillgången på föda och utrymme kan vara större i ett annat habitat och det kan ge en stor fördel att kunna tillgodogöra sig dessa extra resurser. Individer kan få högre tillväxt och fekunditet (högre produktion av ägg), och kan undkomma både inom- och mellanartskonkurrens eller predation. För populationen kan det betyda att tätheterna av fisk blir högre och att populationsstruktur, kondition, tillväxt och maxstorlek hos fisken förändras. Från individens perspektiv måste fördelarna med migration vägas mot den energetiska kostnaden för vandring och mot risken för förhöjd mortalitet, där predation och mortalitet i samband med kraftverk, dammar och olika vandringshinder kan vara betydande.

Vidare kan olika livsstadier ha behov av olika slags resurser, som olika typer av habitat kan tillhandahålla. Tillgången på reproduktions- och uppväxtområden, med en fysikalisk miljö som lämpar sig för yngel, och som kan erbjuda skydd mot predation är ett exempel. Vuxna fiskar kan vandra till mer produktiva habitat för att tillgodogöra sig extra resurser som ger högre tillväxt och fekunditet. Ett av de tydligaste exemplen på detta är havsvandrande öring. Vandringsbeteende hos denna art kan också möjliggöra två olika strategier, där det kan vara fördelaktigt både att vandra och att stanna kvar i det ursprungliga området. Det kan t.o.m. finnas hanar inom samma population som har olika strategier – där en är att stanna som "sneaker" och en att vandra till havet (Gross 1985). Vandring för reproduktion kan vara ett nedärvt beteende -och inte nödvändigtvis adaptivt-, och vandringen kan dessutom vara kopplad till fysiologiska orsaker, som att vissa arter inte kan reproducera sig i söt- eller saltvatten.

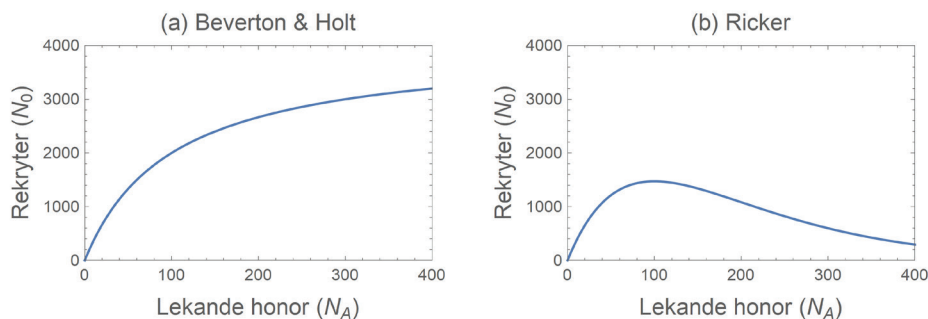
Behovet av olika habitat kan utgöra en sårbarhet för populationen om ett av habitaterna förstörs, eller om vandringen mellan habitat omöjliggörs eller försvåras. Samtidigt kan vandringsbeteendet ge ett slags skydd (buffert) när lokalt utdöende kan motverkas av immigration, och områden kan både koloniserats och återkoloniserats. En annan aspekt att beakta är att ökad konnektivitet också medför ökade vandringsmöjligheter för invasiva arter, vilket kan ha negativa konsekvenser på ekosystemen. Även ökad spridning av inhemska arter, som t.ex. gädda kan ha starkt negativ påverkan på salmonider som öring (Öhlund et al. 2015) och röding (Henriksson et al. 2014).

Hög konnektivitet som möjliggör vandring upprätthåller också genflödet mellan olika populationer och minskar risken för genetisk utarmning och inavel. Samtidigt kan genetisk särart hos populationer hotas av migration. Dessa frågor är viktiga för bevarande av bland annat vissa lokala bestånd av salmonider – men hanteras inte närmare i denna rapport.

## 2 Populationsmodeller

### Introduktion populationsmodeller: konkurrens och täthetsreglering

En av de mest grundläggande aspekterna hos populationer i naturen är att de regleras av täthetsberoende, antingen orsakad av inom- eller mellanartskonkurrens eller predation. Kannibalism -som är vanlig hos en del fiskarter- är en form av predation, men den brukar beskrivas som en extrem variant av inomartskonkurrens i enklare populationsmodeller. Traditionellt inom fiskerivetenskapen har man oftast antagit att täthetsregleringen sker i rekryteringsfasen, vanligen under yngelstadiet. Det är framför allt två matematiska funktioner som brukar användas för att beskriva täthetsregleringen i rekryteringsfasen; Beverton & Holt eller Ricker-funktionen (B&H funktionen kan även användas för att beskriva täthetsberoende i andra faser). Båda funktionerna beskriver ett positivt samband mellan rekryter och antal reproduktiva honor vid låga populationstätheter, men det är formen på täthetsberoendet vid högre tätheter som skiljer sig (Fig. 1). Beverton & Holt-funktionen beskriver ett avtagande antal rekryter per hona när antalet reproduktiva honor ökar, där antalet rekryter går mot en asymptot som utgör bärkapaciteten i systemet (Fig. 1a, Beverton and Holt 1957). I Ricker-funktionen minskar det totala antalet rekryter vid väldigt höga tätheter av honor (Fig. 1b, Ricker 1954). Det innebär att Ricker-funktionen omfattar en fas med "överkompensation", då det produceras mer rekryter när tätheten av honor ligger på en mellannivå, än vad det gör vid högre populationsstorlek (Fig.1b).



**Figur 1. Rekryteringsfunktioner: a) Beverton & Holt och b) Ricker vilka beskriver förhållandet mellan lekande honor och antalet rekryter. Beverton & Holt funktionen beskrivs närmare nedan, se ekv. 2.  $N_0 = p_0 * N_F * \overline{Fek} / (1 + p_0 / K * N_F * \overline{Fek})$  och Ricker funktionen kan beskrivas såhär – här med motsvarande parametrar:  $N_0 = p_0 * \overline{Fek} * N_F * e^{-(p_0 * \overline{Fek} / K) * N_F}$ , men andra varianter används också, t.ex. mer generellt:  $N_0 = p_0 * \overline{Fek} * N_F * e^{(-b * K * N_F)}$ , där  $b$  justerar täthetsberoendet ( $K$ =bärkapacitet=4000,  $Fek$  = antal ägg = 200,  $p_0$  = täthetsberoende överlevnad från ägg till rekryteringsstadiet = 0,2).**

Det finns ett visst stöd för att använda Ricker-funktionen för att beskriva fiskpopulationer. Elliott (1985) visade med data från öring i en å i nordvästra England (Black Brows Beck i English Lake District, North West England) att det förekom ett täthetsberoende med överkompensation så att rekryteringen minskade med ökat antal ägg, vilket överensstämmer med Ricker-funktionen. Det är dock svårt för populationer att upprätthålla en mycket hög äggproduktion när yngelöverlevnaden minskar med ökad äggproduktion. Detta kan vara förklaringen till varför man sällan ser den nedåtgående fasen i data från naturen. När

rekryteringen bäst beskrivs av en Ricker-funktion, kan det leda till att populationen uppvisar cykliska fluktuationer (Ricker 1954). Under merparten av tiden inträffar regleringen i den del av Rickerkurvan som även kan beskrivas relativt väl av Beverton & Holt funktionen. För majoriteten av de kommersiella fiskbestånden där man följer beståndsutvecklingen, har det visat sig att täthetsberoendet i de flesta fallen uppvisar en form som passar med Beverton & Holt funktionen (ICES 2018, 2019, men se även diskussion i Milner et al. 2003). Därför har vi valt denna funktion för att beskriva rekryteringen i vår rapport, och den ligger till grund för merparten av analyserna. En konsekvens av det valet blir att de jämvikter som räknas fram med modellverktygen kan bli något högre än vad de skulle blivit om modellerna hade baserats på Ricker-funktionen.

Täthetsregleringen inträffar inte nödvändigtvis i rekryteringsfasen för alla fiskbestånd. Hos en del fiskbestånd kan regleringen inträffa senare i livet, till exempel när vuxna fiskarna konkurrerar om föda (Lorenzen and Enberg 2002, Lorenzen 2008). Detta betyder att vi också behöver kunna modellera täthetsberoende i det adulta stadiet. Det enklaste sättet att modellera en begränsning här är att lägga in en bärkapacitet för antalet vuxna fiskar med hjälp av t.ex. en logistisk funktion (Verhulst 1845). För stationära bestånd är det relativt välbelagt att en bärkapacitet för vuxna är relevant. Interferens och territorialitet kan också spela in här. För havsvandrande vuxna så bör det i teorin finnas en bärkapacitet för alla bestånd, men om bärkapacitet är väldigt hög jämfört med begränsningarna vid t.ex. reproduktionslokalerna så kan det vara motiverat att använda en enklare modell (utan begränsning i det adulta stadiet).

Resurskonkurrens eller annat täthetsberoende i det adulta stadiet kan påverka både tillväxt och reproduktion. En viktig parameter som vi fokuseras på i denna rapport är medelfekunditeten hos honorna. Det kan vara svårt att veta hur och om medelfekunditeten påverkas när t.ex. dödligheten och populationsstrukturen förändras i samband med täthetsreglering. I många fall får man helt enkelt utgå från vilken medelfekunditet man har för tillfället i populationen eller i liknande populationer som den man avser att modellera. Det går alltså att använda data från andra vattendrag, eller från litteraturen, för att skapa sig en bild av hur fekunditeten kan förändras. Även när det saknas betydande resurskonkurrens i det adulta stadiet är skaleringen av fekunditet mot honans storlek och ålder viktigt, eftersom ålders- och storleksstrukturen – och därigenom medelfekunditeten – påverkas av förändringar i mortalitet och även av passageeffektiviteten. Betydelse av fekunditetsparametrar och relationen mellan ålder/storlek och fekunditet är alltså även viktig när populationsreglering sker i rekryteringsstadiet. Däremot behövs inte kunskap om hur de täthetsberoende förlusterna, som passageförluster innebär, påverkar medelfekunditeten eftersom modellerna hanterar detta.

Notera att formen på täthetsberoendet eller när det inträffar under livscykeln inte behöver vara artspecifikt, vilket framgår av Elliotts studier (Elliott and Hurley 1998), utan är snarare en konsekvens av artens egenskap i kombination med förhållandena i dess miljö. Något som banar väg för att täthetsreglering sker under ynglens första levnadsveckor är att föräldrarna lägger stora mängder ägg inom ett begränsat område och speciellt om ynglen har liten möjlighet att sprida ut sig.

Detta kan inträffa om föräldrafiskarna har mycket hög fekunditet (stort antal ägg) eller om många föräldrafiskar samlas och leker inom ett litet område. På liknande sätt kan reglering i det adulta stadiet förstärkas om utomstående faktorer bidrar till ökad resurskonkurrens eller interferens. Det är alltid ett stadium som är det mest reglerande för en viss population – men det betyder inte att det andra stadiet nödvändigtvis helt saknar resurskonkurrens eller täthetsberoende effekter.

I denna rapport använder vi modeller med olika grad av komplexitet. Vi utgår först ifrån en relativt enkel Beverton-Holt modell med två stadier och täthetsberoende i rekryteringen (sektion 2.1). Vi använder endast två stadier - juveniler och aduler - för att kunna förenkla jämviktslösningarna. Eftersom vi är intresserade av hur populationen ser ut vid jämvikt blir tiden från födsel till könsmognad inte avgörande. Det är istället överlevnaden som är viktig. Vi klumpar därför ihop överlevnaden från juvenilstadiet till adultstadiet istället för att fördela överlevnaden på olika åldersklasser (vilket skulle ge en mer komplicerad modell). Slutresultatet blir detsamma, men fördelen är att vi enklare kan analysera jämviktstätheterna. Vi varierar bl.a. passageeffektivitet kopplat till vandringshinder för att undersöka vad vandringsförlusterna för vandrande fisk innebär för populationsjämvikterna. Medelfekunditeten för honor och bärkapacitet i det juvenila habitatet är andra viktiga parametrar här. Vi redovisar versioner med en- och flergångslekare (FiMod1 i sektion 2.1.1 respektive 2.1.2 - 2.1.3), där flergångslekarna har flera adulta stadier, samt ger möjlighet för fler passager i samma vattendrag. Här modelleras endast *en* population som vandrar uppströms för lek.

Efter detta behandlas situationen när en population kan vandra upp- eller nedström och när det kan finnas *två* populationer, t.ex. ovanför och nedanför ett vandringshinder (sektion 2.2, FiMod2). Denna version kan också användas för att undersöka om en existerande strategi är evolutionärt stabil, t.ex. om ett vandringsbeteende är det bästa för individen, så att beteendet kommer att upprätthållas av den naturliga selektionen. Alternativt ger vandrigen lägre fitness än att stanna kvar och endast reproducera sig nedströms. Vi antar här att det finns en genetisk bas för olika grad av vandringsbenägenhet. Vi redovisar olika varianter (med en- och flergångslekare). Täthetsberoende i rekryteringen ingår (Beverton-Holt, som ovan) men vi lägger också till möjligheten att det kan finnas resurskonkurrens i det adulta stadiet (sektion 2.2.2).

Vi fortsätter med modeller som avser fiskarter med frisimmande, pelagiska, yngel som kan drifva nedströms om de föds i strömmande vatten. I dessa modeller saknas täthetsberoende i yngelstadiet. Först beskriver vi en situation där vuxna kan vandra upp i vattendrag för att leka, vilket kan ge en fördel gentemot de som stannar kvar i sjö eller hav (denna modell kan passa för t.ex. abborre, sektion 2.3, FiMod4 ABBORRE). Sen beskriver vi en situation där en population har blivit uppdelat av ett kraftverksbygge och där yngel kan drifva nedströms. De individer som drifvat nedströms försöker, när de blivit tillräckligt stora för att klara uppströmsvandring, vandra tillbaka uppströms för tillväxt och lek (denna modell kan passa för t.ex. harr, sektion 2.4, FiMod5 HARR). Därefter finns ett avsnitt där vi analyserar andra typer av vandring än regelrätta lekvandringar och hur dessa individer kan påverkas av passagelösningar. Det kan till exempel handla om

säsongsmässig födosöksvandring eller för att söka refuger för att öka sannolikheten att överleva.

Avslutningsvis ägnar vi några avsnitt som kopplar till användandet av modellerna och tolkningen av resultaten. Ett avsnitt beskriver vilket tidsperspektiv det handlar om innan man kan förvänta sig se de förväntade resultaten på fiskbestånden i naturen efter att man åtgärdat konnektivitetsproblemen. Ett annat avsnitt handlar om osäkerheten i resultaten, något som hanteras och redovisas i modellverktygen men inte i modellerna i denna rapport. Förhoppningen när man anlägger fiskpassager är att kunna förstärka svaga fiskbestånd eller att återetablera tidigare utslagna vandringsfiskbestånd. Vad som krävs för att uppnå detta kopplar till begreppet hållbara fiskbestånd. Av den anledningen finns även ett avsnitt i rapporten som ägnas åt begreppet minsta hållbara eller livskraftiga populationsstorlek (MVP = Minimum Viable Population size). De två sista avsnitten före den avslutande diskussionen handlar om val av modell och hur man parameteriserar modellerna.

#### *Metoder*

I rapporten använder vi analytiska lösningar (som presenteras med ekvationer med symboler) till att besvara frågeställningarna så långt detta är möjligt, och vi redovisar en del härledningarna till lösningarna i själva rapporten. Man behöver inte förstå alla ekvationer och omvandlingar av formler, men det är viktigt att förstå vilka antaganden som gjorts i modellerna. Stycken med härledningarna och omvandlingar av ekvationer kan "skumläsa", men härledningen av den analytiska lösningen för jämviktsnivåer redovisas dock i början av resultatdelen eftersom en stor del av de scenarier som analyseras bygger på denna lösning. I några situationer har dynamisk modellering använts för att verifiera de analytiska lösningarna och i ett fall har vi använt dynamisk modellering för att de analytiska lösningarna var väldigt komplicerade.

Det är viktigt att förstå grundstrukturerna i modellerna för att kunna välja rätt modell och instruktionerna för egen parameterisering är viktiga att gå igenom om man ska använda modellverktyget för egna vattendrag. Vi visar ett flertal exempel på hur resultat från modellen kan se ut och vi går igenom en del slutsatser och intressanta resultat.

## 2.1 SCENARIO 1 - ARTEN FINNS ENDAST NEDSTRÖMS INNAN KONNEKTIVITETSÅTGÄRD

### 2.1.1 Jämviktspopulation med semelpar livshistoria (engångslekare)

Här beskriver vi den enklaste populationsmodellen, med täthetsberoende i det juvenila stadiet och utan resurskonkurrens i det adulta stadiet, och med engångslekare. Med en rekryteringsfunktion av typen Beverton-Holt blir antalet avkomma efter täthetsberoende:

$$N_0 = p_0 * N_F * \overline{Fek} / (1 + p_0 / K * N_F * \overline{Fek}) \quad \text{ekvation 2}$$

där  $N_0$  är antalet 0+ (eller rekryter av annan ålder, se nedan),  $p_0$  är den täthetsberoende överlevnaden efter kläckning,  $N_F$  är antalet honor vid lektillfället,  $\overline{Fek}$  är honornas genomsnittliga fekunditet och  $K$  är bärkapaciteten, se även för teckenförklaringen i Tabell 1.

Tabell 1. Teckenförklaring till de beteckningar och symboler som används i ekvationerna.

Symbol	Förklaring	Enhet
a	Lektillfälle nummer, a=1 för förstagångslekare, a=2 för andragångslekare	Antal
$Fec[a]$	Genomsnittlig fekunditet för honor i varje enskild ålderskategori	Antal
$\overline{Fek}$	Genomsnittlig fekunditet vid lektillfälle a. Medelfekunditeten för a=1, $Fec[1]$ , beräknas med hjälp av förstagångslekarnas fekunditet.	Antal
$K$	Bärkapacitet uttryckt i antal 0+ individer. $K = K_U =$ uppströms, $K_N =$ nedströms.	Antal
$N_0$	Antal 0+ individer	Antal
$N_F$	Antal vuxna honor vid lektillfället	Antal
$p_0$	Täthetsberoende överlevnad efter kläckning, till 0+-stadiet	
$p_1$	Täthetsberoende överlevnad från 0+-stadiet till första lektillfället	
$p_{1S}$	Överlevnad från 0+-stadiet till första lektillfället för fiskbeståndet uppströms fiskvägen	
$p_A$	Vuxenöverlevnad mellan reproduktionstillfällena	
$p_{AS}$	Vuxenöverlevnad mellan reproduktionstillfällena för det stationära fiskbeståndet uppströms fiskvägen	
$q_0$	Passageeffektivitet för nedströmsvandrande juveniler	

$q_N$	Passageeffektivitet för nedströmsvandrande vuxna individer	
$q_U$	Passageeffektivitet för uppströmsvandrande vuxna individer	
Begrepp		
Iteropar	Individerna kan leka upprepade gånger (år) under sin livstid	
Semelpar	Individerna leker endast en gång i livet, jfr stillahavslax	

Vi låter rekryterna ( $N_0$ ) ha åldern  $A_0$  vid någon lämplig tidpunkt efter att täthetsberoendet avtagit. För öring och lax motsvarar  $A_0$  lämpligen ensamrig fisk, alltså 0+ under sommaren eller hösten, vilket ger fördelen att årsrekryteringen från elfiskedata kan användas som underlag. Detta förutsätter att det huvudsakliga täthetsberoendet har skett innan elfisket genomförs. I populationer med storvuxen vandrande öring och lax inträffar täthetsberoendet tidigt under utvecklingen, vanligen redan under första sommaren, eftersom den lokala tätheten av yngel blir hög samtidigt som ynglen är relativt stationära (e.g. Einum & Nislow, 2005). Ett tecken på detta är att tillväxten efter första hösten är oberoende av tätheten. Om täthetsberoendet håller i sig till en högre ålder kan  $A_0$  höjas och  $N_0$  beskriver då t.ex. 1+ eller annan lämplig ålder.

Det som sker efter åldern  $A_0$  uppnåtts kommer att beskrivas i ekvationen för honornas täthet (ekv. 3). I detta fall är det endast överlevnaden som är viktig under denna fas. Med överlevnaden  $p$  från åldern  $A_0$  blir antalet honor vid lek  $N_F = p * N_0 / 2$  om könsfördelningen vid åldern  $A_0$  är 50:50 honor:hanar (ekv. 3). Här antar vi att det inte finns några betydande skillnader mellan andelen honor och hanar som vi måste ta hänsyn till under yngelstadiet. För öring och lax skiljer sig vanligen hanarnas och honornas könsmognadsmönster genom att en större andel av hanarna könsmognar tidigare än honorna. Andelen hanar och honor behöver därför inte vara 50:50 vid lek trots att fördelningen hos avkomman var 50:50. Av den anledningen har vi valt att fokusera modellerna på honor. Vi motiverar också vårt val att fokusera på honorna med att det är honornas ägg som är begränsande för antalet avkomma och inte hanarnas spermier. Uppräkningen till totalt antal lekande individer kan enkelt göras genom att dividera antalet lekvandrande honor som erhålls i beräkningarna med andelen honor (antal honor/ totala antalet lekande individer) som vanligen förekommer i kända lekfiskpopulationer för den art som utvärderas.

I de fall vandrigen sker efter åldern  $A_0$  kan  $p$  delas upp i vanlig överlevnad ( $p_1$ ) och passageeffektivitet ( $q$ ), d.v.s.  $p = p_1 * q$ , för att förenkla analysen av vad passageeffektiviteten betyder för fiskbeståndet. Det är den totala passageeffektiviteten som avses (TPE, ekv. 1). Passageeffektiviteten kan dessutom skrivas om för att gälla mer än en fiskväg eller passage (FP = antal passager) och kan även delas upp i komponenter för nedströmsvandring ( $q_0$ ) och uppströmsvandring ( $q_U$ ),  $q = (q_0 * q_U)^{FP}$ . Här används  $q_0$  för nedströmsvandringen för juvenilerna (smolten), medan  $q_N$  används i kommande avsnitt för flergångslekarnas nedströmsvandring. Om det finns flera fiskvägar kan man sätta in olika

värden på  $q_0$  och  $q_U$  där  $q = (q_{01} * q_{U1}) * (q_{02} * q_{U2})$  osv. Men det går också bra att använda  $q = (q_0 * q_U)^{FP}$  och sätta in värden på  $q_0$  och  $q_U$  som motsvarar de geometriska medelvärdena för samtliga fiskvägar. I vilken ordning fiskvägarna ligger är bara av betydelse (ur modellsynpunkt) om fisken kan leka emellan dem. I den vanliga överlevnad ( $p_1$ ) ingår all övrig mortalitet under den fasen, vilket inkluderar mortalitet vid utvandring och havsöverlevnad.

I denna enkla modellversion blir ekvationen som beskriver lekmogna honor (ekv. 3) följaktligen en funktion av överlevnad och passageeffektivitet framför allt, vilka bestäms av dödlighet och förluster vid vandringshindren. Vi antar alltså att hälften av rekryterna är honor och att överlevnaden från rekrytering till könsmognad gäller honorna. Honornas överlevnad kan vara lägre än för hanarna, vilket bl.a. gäller för lax eftersom en större andel av honorna stannar längre i havet än hanarna.

$$N_F = p_1 * (q_0 * q_U)^{FP} * N_0 / 2 \quad \text{ekvation 3}$$

När vi har ekvationer som beskriver både antalet avkomma (ekv. 2) och antalet honor (ekv. 3) så kan vi lösa ut jämviktstätheter som funktioner av våra olika parametrar, för att sedan enkelt kunna se på effekten av att ändra olika aspekter (som t.ex. passageeffektivitet eller bärkapacitet i yngelhabitatet). Antalet honor vid jämvikt erhålls genom att lösa ekvation 3 med avseende på antalet honor, efter att ha ersatt  $N_0$  med ekvation 2:

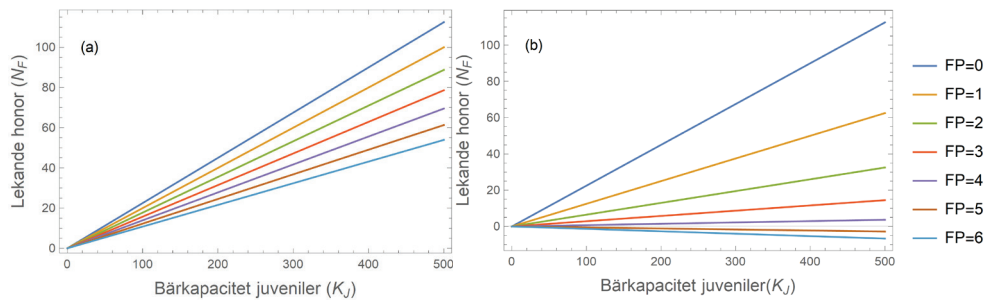
$$\hat{N}_F = \frac{K * (\overline{Fek} * p_0 * p_1 * (q_0 * q_U)^{FP} - 2)}{2 * \overline{Fek} * p_0} \quad \text{ekvation 4}$$

Nu har vi ett uttryck som beskriver antal lekmogna honor vid jämvikt (ekv. 4), och vi kan se hur jämvikten beror av bärkapaciteten i det juvenila habitatet, medelfekunditet, överlevnad, passageeffektivitet och antal passager. På motsvarande sätt kan vi få uttrycket för rekryternas täthet vid jämvikt. I ekvation 2 ersätts då  $N_f$  med ekvation 3, och sedan förenklas uttrycket och vi löser ut  $N_0$ ,

$$\hat{N}_0 = K \left( 1 - \frac{2 * (q_0 * q_U)^{-FP}}{\overline{Fek} * p_1 * p_0} \right) \quad \text{ekvation 5}$$

Vi får då ett uttryck för rekryter ( $N_0$ ) som inte beror av tätheten av honor direkt, utan som – likt ovan – är en funktion av bärkapaciteten i det juvenila habitatet, medelfekunditet, överlevnad, passageeffektivitet och antal passager (ekv. 5). Med hjälp av dessa ekvationer (4 och 5) kan populationstätheter för en mängd olika situationer beräknas. I Fig. 2 ges ett exempel på hur antalet honor ( $N_F$ ) påverkas av bärkapaciteten i det juvenila habitatet och antalet passager.





**Figur 2.** Antalet lekande honor som en funktion av bärkapaciteten i det juvenila habitatet och antal passager. I (a) med hög sammanlagd överlevnad vid passage ( $q_o * q_U = 0,9$ ), och i (b) med lägre överlevnad ( $q_o * q_U = 0,6$ ). Semelpar modell med  $p_o = 0,1$ ,  $p_1 = 0,5$  och  $Fek = 400$ , Notera att i panel (b) är 5 och 6 passager för mycket för att populationen ska kunna existera (gäller även 4 passager etc. i praktiken). Här har ett mycket högt värde använts för  $p_1$  av pedagogiska skäl.

I modellverket (FiMod1) kan användare lägga in parametrar för sitt aktuella vattendrag och få fram jämviktstätheter för sin fiskpopulation. Sedan kan de olika parametrarna varieras för att se på t.ex. hur stor påverkan förändrad passageeffektivitet har. Hur man matar in eget data beskrivs i modellverket och i senare avsnitt om parameterisering (sektion 7). Modellen som beskrivs i denna sektion (2.1.1) kan passa för populationer med t.ex. storvuxen vandrande öring och lax där täthetsberoendet i hög utsträckning tycks vara över efter den första sommaren och där betydelsen av återlekare verkar vara liten.

Avslutningsvis bör nämnas att formlerna som redovisats ovan och som används i FiMod1 även kan användas för att utvärdera effekten av habitatåtgärder. Som framgår av ekvationerna 4 och 5 kommer såväl yngeltätheterna som antalet vuxna honor att öka direkt proportionellt i takt med de habitatförbättringar som görs. Om man kan återskapa ytterligare 10 % habitat av samma kvalitet som redan finns kommer det att bli 10 % mer fisk. Detta samband skulle upphöra att gälla om täthetsregleringen snarare skulle ske i den miljö där de vuxna tillväxer än i yngelhabitatet.

### 2.1.2 Jämviktspopulation med iteropar livshistoria (flergångslekare)

I denna sektion behandlar vi situationen när det bara finns en population närvarande, men där de vuxna kan leka flera gånger och där flera vuxna stadier modelleras. Här blir det viktigt att hålla reda på antal lektillfällen och att veta hur honorernas fekunditet ändras när de växer. Först går vi igenom ekvationerna, sen visar vi några grundläggande resultat och till sist ger vi ett exempel med parametrar som gäller Vindelälvens laxbestånd. I senare delar av rapporten beskriver vi modeller av flergångslekare där samtliga adulta stadier hanteras in en ekvation.

Vi antar liksom i föregående avsnitt att det finns ett täthetsberoende hos juvenilerna, vilket är beskrivet med en Beverton-Holt funktion (ekv. 6, Fig. 1a). Som tidigare är  $p_o$  den täthetsberoende överlevnaden efter kläckning och  $K$  är bärkapaciteten i juvenilernas habitat.  $F$  är honorernas genomsnittliga fekunditet vid första leken och  $g$  är en justeringsfaktor, tillväxtfaktor, som höjer fekunditeten för återlekare (mer nedan). Här beskrivs alla yngel oavsett kön ( $N_o$ ), när dessa sen blir

vuxna delas  $N_0$  med 2 så att vi får antalet honor (ekv. 7). Passageeffektiviteten för juvenilernas nedströmsvandring beskrivs av  $q_0$  vilken är avsevärt högre än passageeffektiviteten för större fisk för de individer som passerar via kraftverksturbiner (ekv. 7).

Honorna som leker består av första-, andra-, tredje- och fjärdegångslekare. I juvenilekvationen (ekv. 6) fås antalet av dessa honor genom att multiplicera antalet honor i olika stadier (indelade efter lektillfällen) med uppströms passageeffektivitet ( $q_u$ ). Produkten  $q_u * A_1$  representerar alltså de honor som tagit sig upp till lekområdet för första gången, medan  $q_u * A_2$  representerar de som tagit sig dit andra gången o.s.v. (ekv 10). Honorna påverkas av nedströms passageeffektivitet när de lämnar lekområdet. Följaktligen kommer antalet honor som flyttar vidare till nästa stadie bero av både hur många som vandrade upp och hur många som överlevde nedpassagen. Dessa honor beskrivs med  $p_a * q_N * q_u * A$  (i ekv. 8-10), och där  $p_a$  är vuxenöverlevnaden mellan varje lektillfälle (medelvärde för varje steg). Vi antar här att de honor som misslyckas med att vandra uppströms kommer att försöka leka nedströms eller i andra vattendrag och att de inte längre är en del av den aktuella vandringspopulationen. Det är inte alls säkert att det förhåller sig på det viset, ett alternativ är att de som misslyckas försöker vandra upp och leka i samma vattendrag även kommande år. I modellverket presenterar vi även en sådan modellversion (ekvationerna för denna presenteras också kortfattat nedan i sektion 2.1.4). Notera att vi här modellerar antalet honor när de befinner sig i området nedströms vandringshindret i samband med lekvandringen. När man vill se på antalet honor vid lekplatsen behöver man därför multiplicera antalet honor i  $A_1$ - $A_4$  med  $q_u$  (uppströms passageeffektivitet).

Indelning av stadier beror alltså av hur många gånger en hona har möjlighet att leka. Här väljer vi att fisken kan leka 4 gånger. Det betyder inte att de nödvändigtvis leker årligen, utan tiden mellan lektillfällen kan variera. Om det handlar om en art som endast leker vartannat år kommer numreringen av lektillfällen inte att förändras, och den årliga vuxenöverlevnaden  $p_a$  kommer att gälla överlevnad per tvåårsperiod.

#### *Om skalering av fekunditet när det finns återlekare*

I sektionerna ovan har vi använt oss av parametern  $Fek$  som beskriver medelfekunditeten för alla honor. I fallet med flergångslekare finns det möjlighet att justera medelfekunditeten för de olika adulta stadierna. Fekunditeten hos olika stadier i modellen är inte densamma som fekunditeten för honor av en viss ålder, eftersom förstagångslekare kan utgöras av individer med olika åldrar och storlekar. Den genomsnittliga fekunditeten vid första lektillfället, beror därför dels på honornas tillväxt och dels på vilken ålderssammansättning förstagångslekarna har. Hos till exempel laxhonor utgörs förstagångslekarna av individer med en till fem havsvintrar, med flest individer som återvänder efter två-tre havsvintrar. På motsvarande sätt kommer medelfekunditeten vid det andra lektillfället, att bero på storleksfördelningen för de som leker för andra gången.

Fekunditeten hos fisk är vanligen storleksberoende och den ökar vanligen med ålder på grund av tillväxt. Exakt hur förhållandet mellan fekunditet och ålder ser ut varierar mellan olika populationer och det finns sällan tillräckligt med

information för att göra en komplett beskrivning av förhållandet mellan ålder (eller lektillfälle) och fekunditet för en viss population. Vi väljer därför att hantera förändringen i fekunditet på ett förenklat sätt genom att lägga in en justeringsfaktor ( $g$ ) som beskriver ökningen i fekunditet per lektillfälle. Vi utgår från medelfekunditeten för förstagångslekarna ( $\bar{F}$ ), och sedan kommer justeringsfaktorn att ge en ökning i fekunditet i varje steg. Om till exempel justeringsfaktorn ( $g$ ) är 1.2 ger det 20 % högre fekunditet för varje nytt lektillfälle.

*Ekvationer med skalering av fekunditet ( $F$  och  $g$ ):*

$$N_0 = p_0 * q_U * (A_1 + g * A_2 + g^2 * A_3 + g^3 * A_4) * \bar{F} / (1 + (p_0 * q_U * ((A_1 + g * A_2 + g^2 * A_3 + g^3 * A_4) * \bar{F}) / K)) \quad \text{ekvation 6}$$

$$A_1 = p_1 * q_0 * N_0 / 2 \quad \text{ekvation 7}$$

$$A_2 = p_a * q_N * q_U * A_1 \quad \text{ekvation 8}$$

$$A_3 = p_a * q_N * q_U * A_2 \quad \text{ekvation 9}$$

$$A_4 = p_a * q_N * q_U * A_3 \quad \text{ekvation 10}$$

När vi löser ekvationerna för antal vuxna honor nedströms vandringshindret ( $A_1$ - $A_4$ ) vid jämvikt får vi ett uttryck som kan förenklas till ekvation 11.

Jämviktstäthet vuxna (ekv.11):

$$\hat{n}A_{\text{nedströms}} = \frac{(1 + p_a q_N q_U + p_a^2 q_N^2 q_U^2 + p_a^3 q_N^3 q_U^3) (-2 + \bar{F} p_0 p_1 q_0 q_U (1 + g p_a q_N q_U + g^2 p_a^2 q_N^2 q_U^2 + g^3 p_a^3 q_N^3 q_U^3))}{2\bar{F}/K p_0 q_U (1 + g p_a q_N q_U + g^2 p_a^2 q_N^2 q_U^2 + g^3 p_a^3 q_N^3 q_U^3)} \quad \text{ekvation 11}$$

Detta uttryck kan förenklas vidare. Den fetmarkerade delen ( $1 + p_a * q_N * q_U + p_a^2 q_N^2 q_U^2 + p_a^3 q_N^3 q_U^3$ ) skulle fortsätta på samma sätt ( $+ p_a^4 q_N^4 q_U^4 + \dots$ ) om det fanns fler vuxna stadier (fler lektillfällen). Det går därför att skriva om uttrycket med en summaformel där man kan ange hur många gånger de vuxna i populationen kan leka ( $aMax$ , ekv. 12):

$$(1 + p_a q_N q_U + p_a^2 q_N^2 q_U^2 + p_a^3 q_N^3 q_U^3 + \dots + p_a^{aMax-1} q_N^{aMax-1} q_U^{aMax-1}) = \sum_{a=1}^{aMax} (p_a * q_N * q_U)^{a-1} \quad \text{ekvation 12}$$

Den typen av förenkling kan även användas när fekunditetsskaleringen ( $g$ ) finns med i deluttrycket (ekv. 13):

$$(1 + g p_a q_N q_U + g^2 p_a^2 q_N^2 q_U^2 + g^3 p_a^3 q_N^3 q_U^3 + \dots + g^{aMax-1} p_a^{aMax-1} q_N^{aMax-1} q_U^{aMax-1}) = \sum_{a=1}^{aMax} (g * p_a * q_N * q_U)^{a-1} \quad \text{ekvation 13}$$

Detta ger uttrycket för antalet vuxna honor nedströms (ekv. 14):

$$\hat{nA}_{\text{nedströms}} = \frac{\sum_{a=1}^{\text{aMax}} (p_a q_N q_U)^{a-1} (-2 + F p_0 p_1 q_0 q_U \sum_{a=1}^{\text{aMax}} (g * p_a q_N q_U)^{a-1})}{\frac{2 F p_0 q_U}{K} \sum_{a=1}^{\text{aMax}} (g * p_a q_N q_U)^{a-1}} \quad \text{ekvation 14}$$

För att få antalet vuxna honor uppströms – alltså de som tagit sig till lekområdet ett givet år- multiplicerar man antalet honor vid jämvikt med uppströms passageeffektivitet.  $q_U$  försvinner då ur första delen av nämnaren, vilket ger ekv 15. Vi flyttar också upp  $K$  från nämnaren till täljaren.

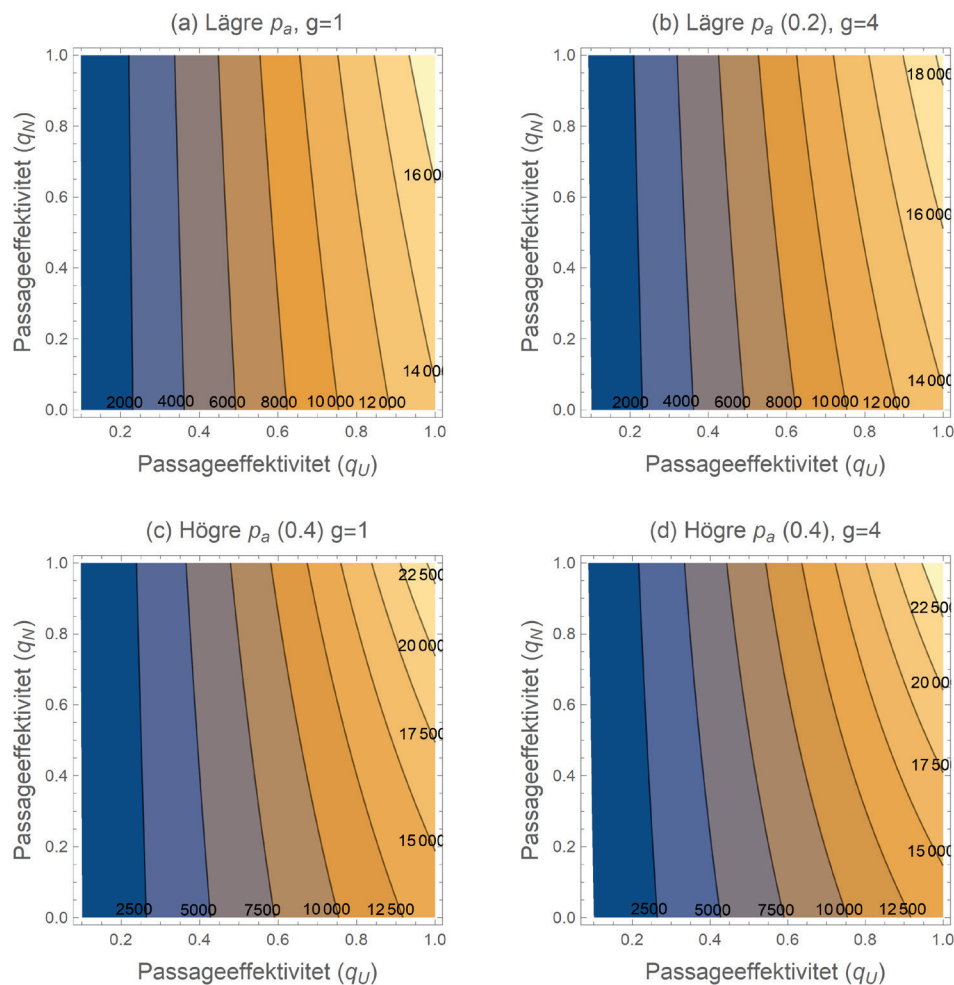
$$\hat{nA}_{\text{uppströms}} = \frac{K \sum_{a=1}^{\text{aMax}} (p_a q_N q_U)^{a-1} (-2 + F p_0 p_1 q_0 q_U \sum_{a=1}^{\text{aMax}} (g * p_a q_N q_U)^{a-1})}{2 F p_0 q_U \sum_{a=1}^{\text{aMax}} (g * p_a q_N q_U)^{a-1}} \quad \text{ekvation 15}$$

$$\hat{nA}_{\text{uppströms}} = \frac{K \sum_{a=1}^{\text{aMax}} (p_a q_N^{FP} q_U^{FP})^{a-1} (-2 + F p_0 p_1 q_0^{FP} q_U^{FP} \sum_{a=1}^{\text{aMax}} (g * p_a q_N^{FP} q_U^{FP})^{a-1})}{2 F p_0 q_U^{FP} \sum_{a=1}^{\text{aMax}} (g * p_a q_N^{FP} q_U^{FP})^{a-1}} \quad \text{ekvation 15b}$$

För att möjliggöra analys av flera fiskpassager skriver vi om  $q_U$ ,  $q_N$  och  $q_0$  till  $q_U^{FP}$ ,  $q_N^{FP}$  och  $q_0^{FP}$ , där FP är antal fiskpassager, på samma sätt som i den semelpara versionen (ekv. 15b).

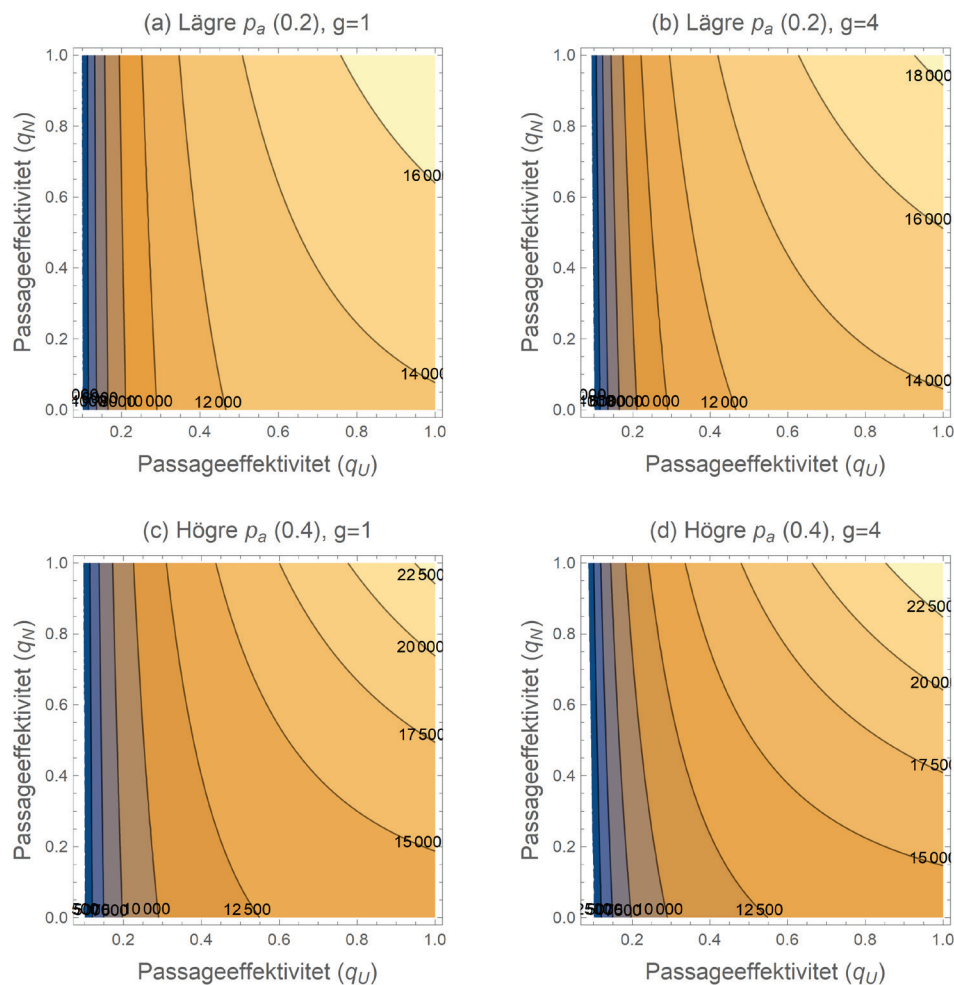
Ett resultat som är enkelt att läsa ut ur ekvation 15 är att antalet honor vid jämvikt är direkt proportionellt mot bärcapaciteten, dvs. mängden och kvaliteten på yngelhabitatet. Det innebär att om en art har samma tillväxtförhållanden, könsmognadsmönster och passageeffektiviteter i flera områden räcker det att göra beräkningar för ett område och sedan räkna om resultaten med hjälp av bärcapaciteten. Om till exempel alla förhållanden utom bärcapaciteten är lika mellan två områden, men bärcapaciteten är dubbelt så hög i ett område så kommer det förväntade antalet honor vid jämvikt att bli dubbelt så många i det området jämfört med i det andra området.

I modellverktyget som utvecklats i anslutning till denna rapport kan man välja om man vill se på förväntat antal honor vid jämvikt ovan eller nedan vandringshindret. Man kan även välja att visa förväntad täthet av årsyngel för att kunna jämföra med elfiskedata. Nedan visar vi exempel på hur antalet vuxna uppströms (Fig. 3) och nedströms strax före uppvandringen (Fig. 4) vandringshindret påverkas av passageeffektivitet, samt ett exempel på hur adult överlevnad och fekunditet kan påverka antalet fiskar (Fig. 5).



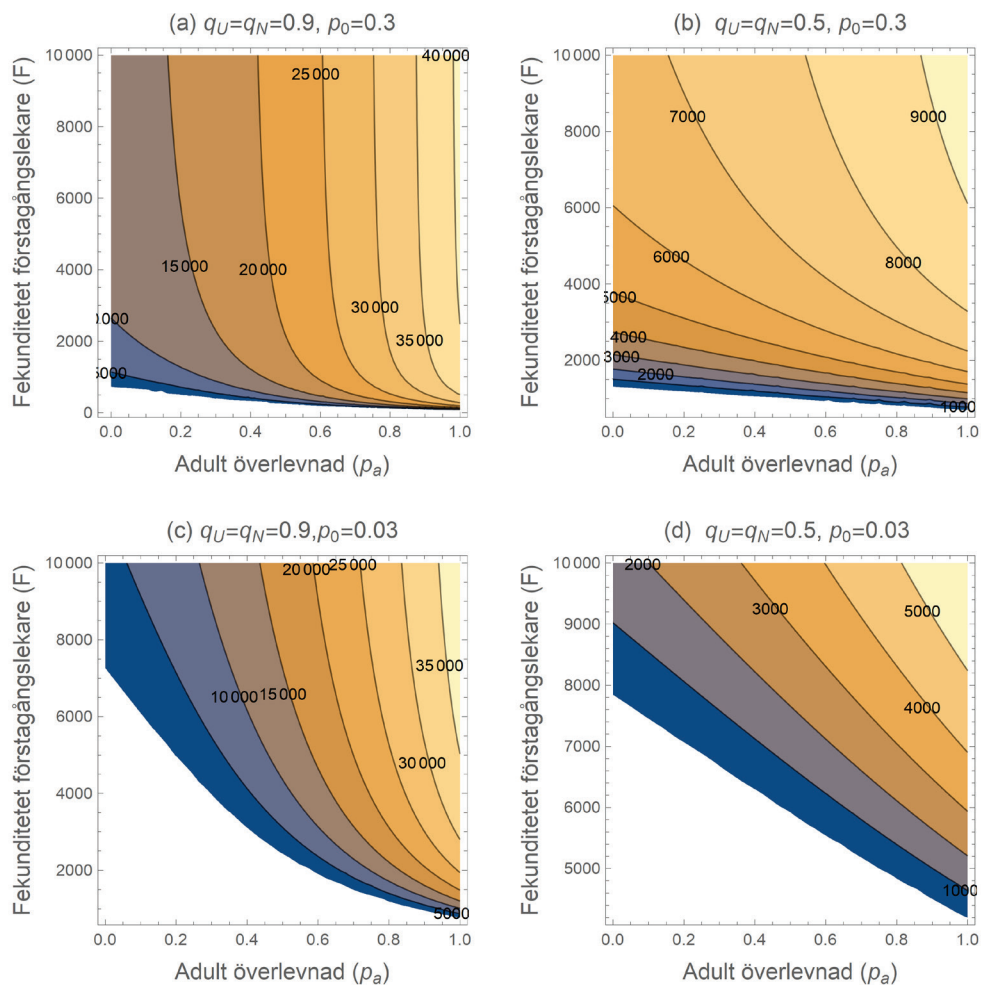
**Figur 3.** Antal vuxna honor uppströms ( $A_1-A_4$ ) som en funktion av passageeffektiviteter för vuxna ( $q_U, q_N$ ) med olika bakgrundsöverlevand för vuxna och olika skalering av fekunditeten. Fyrstagslekare med parametervärden:  $K = 3\,000\,000$ ,  $F = 6\,500$ ,  $p_o = 0,3$ ,  $p_a = 0,2$  (överst) eller  $0,4$  (underst);  $q_o = 0,85$ ;  $p_1 = 0,012$ ,  $g = 1.0$  eller  $4$ .

Det är tydligt att antalet vuxna fiskar uppströms gynnas mer av en hög passageeffektiviteten uppströms än hög passageeffektiviteten nedströms (Fig. 3). Passageeffektiviteten nedströms ( $q_N$ ) får större betydelse när  $q_U$  är hög. Väldigt förenklat skulle man kunna uttrycka det som att för att kunna vandra nedströms efter lek så behöver individerna först ha klarat av uppströmsvandringen. I den här situationen (Fig. 3) är förstagslekarna viktiga och skaleringen av fekunditeten ( $g$ ) har liten betydelse. När passageeffektivitet är högre ser vi att  $g$  har en större påverkan eftersom fler honor överlever och kan bli större. Vi har dock valt ett mycket högt värde på  $g$  ( $g = 4$ ) för att vi ska kunna se någon effekt (paneler till vänster jämfört med höger Fig. 3). Det torde vara ovanligt med värden på  $g$  över 2.0, vilket grovt skulle kräva mer än en fördubbling av fekunditeten mellan lektillfällen, för fisk som blir könsmogna vid en längd av 50 cm eller mer. Grovt räknat kan man beräkna  $g$  som längden vid andra lektillfället dividerat med längden vid första lektillfället, upphöjt till tre.



Figur 4. Antal vuxna honor nedströms ( $A_0$ - $A_4$ ) som en funktion av passageeffektiviteter för vuxna ( $q_U$ ,  $q_N$ ) med olika bakgrundsöverlevand för vuxna och olika skalering av fekunditeten. Fyrångslekare ( $a_{Max} = 4$ ) med parametervärden:  $K = 3000\ 000$ ,  $F = 6500$ ,  $p_0 = 0,3$ ,  $p_a = 0,2$  eller  $0,4$ ,  $q_0 = 0,85$ ,  $p_i = 0,012$ ,  $g = 1.0$  eller  $4$ .

Även antalet vuxna fiskar nedströms gynnas mer av en hög passageeffektivitet uppströms än hög passageeffektiviteten nedströms (Fig. 4). Passageeffektiviteten nedströms ( $q_N$ ) har dock större betydelse, speciellt när  $q_U$  är högt. Skaleringen av fekunditeten ( $g$ ) har fortfarande liten betydelse. Det är värt att notera att även om man fokuserar på hur många individer som tar sig till lek uppströms när man planerar åtgärder så påverkas antalet vuxen fisk nedströms också av passageeffektiviteten eftersom dessa utgörs av både de som kommer att lyckas respektive misslyckas med uppvandringen.



**Figur 5.** Antal vuxna honor uppströms ( $A_1$ - $A_4$ ) som en funktion av adult överlevnad ( $p_a$ ) och fekunditet hos förstagsångslekare ( $F$ ) med olika passageeffektivitet ( $q_U, q_N$ ) och yngelöverlevnad. Fyrstagsångslekare med parametervärden:  $K = 300\,000$ ,  $p_0 = 0,3$  (övre paneler) eller  $0,03$  (nedre paneler),  $p_a = 0,2$ ,  $q_0 = 0,85$ ,  $p_1 = 0,012$ ,  $g = 2,0$ .

När passageeffektiviteten för lekvandrande individer är relativt hög har den adulta överlevnaden stor betydelse medan fekunditeten verkar ha mindre betydelse (Fig. 5a). Men om passageeffektiviteten är lägre får fekunditeten en relativt större betydelse (Fig. 5b). Även lägre yngelöverlevnad ökar betydelsen av fekunditeten (Fig. 5c-d). Överlevnaden hos juveniler har samma relativa betydelse som fekunditeten vilket förklaras av att de alltid finns tillsammans i ekvationen som beskriver jämviktslösningen (ekv. 14-15). Den underliggande förklaringen till dessa resultat är att vid hög passageeffektivitet och hög yngelöverlevnad kommer populationen att hamna nära bärcapaciteten, vilket gör att ytterligare ägg inte bidrar nämnvärt till att höja jämvikten.

*Kort om parameterisering, antal lektillfällen, överlevnad och fekunditetsskalering*

Vi började med att presentera en modell med max fyra lektillfällen för fisken. Jämviktslösningen för den modellen gick dock att formulera om så att det fritt går

att välja hur många lektillfällen man vill ha (även engångslekare). För vandrande storvuxen öring och lax torde däremot antal lektillfällen för en hona sällan överstiga tre. Harr kan bli äldre än 12-15 år, samtidigt som de börjar reproducera sig vid ca fyra-fem år, så där kan antalet lektillfällen bli högre. Man bör dock fundera på var i populationen det finns täthetsberoende och om t.ex. en viss harrpopulation bör modelleras med denna typ av modell (med täthetsberoende i det juvenila stadiet) eller en annan typ av modell (se sektion 2.2.2 nedan för täthetsberoende i det adulta stadiet). Förutsättningarna för harr utvärderas troligen mer realistiskt med de modeller som beskrivs i avsnitt 2.4.

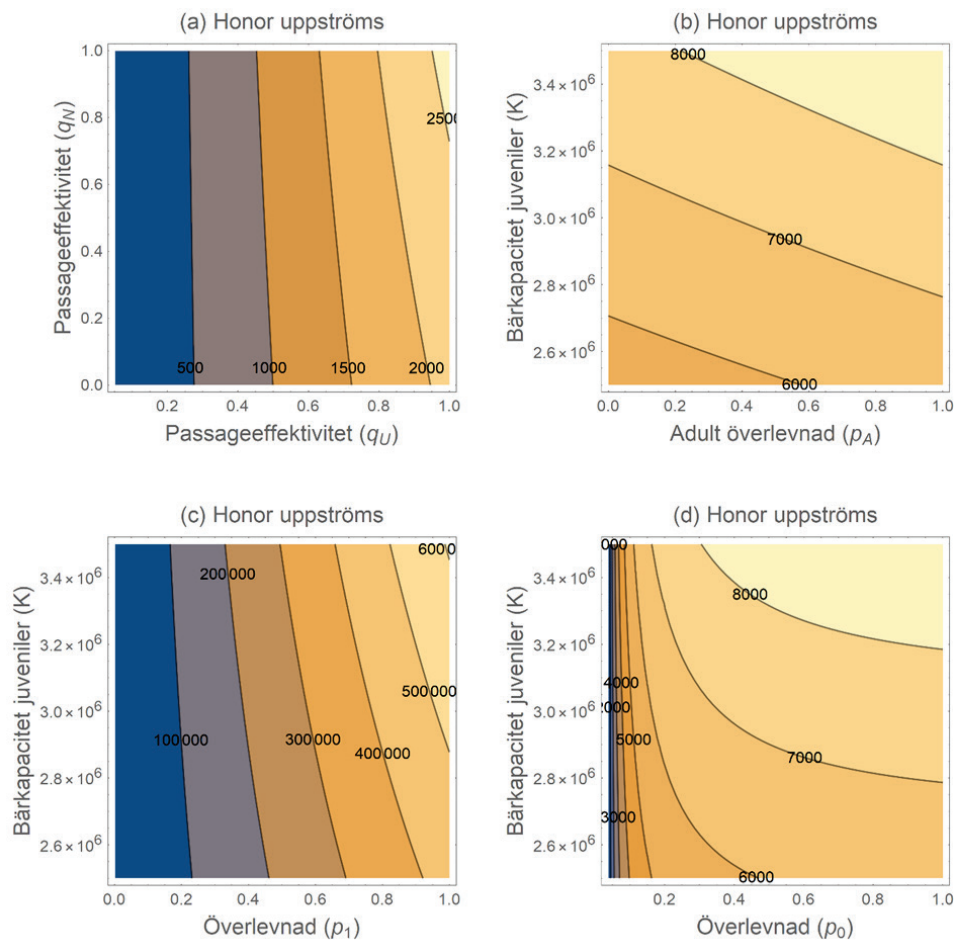
Utifrån data på fekunditet för förstagångslekare, andragångslekare, osv, kan man räkna ut ett lämpligt värde på justeringsfaktorn ( $g$ ). Det går också att söka information från fishbase ([www.fishbase.se](http://www.fishbase.se)) om antalet ägg vid en viss ålder och storlek för olika arter. Men det bästa är att försöka få tag på lokala data, eller åtminstone data från jämförbara populationer. Vi anger också en del referensvärden i modellverktyget som kan användas när information saknas, men dessa bör användas med försiktighet. Det är också viktigt att poängtera att relationen mellan ålder, storlek och fekunditet inte alltid är konstant över tid, speciellt i system som uppvisar inomartkonkurrens och/ eller förändringar i fisketryck eller andra faktorer. Beräkning av fekunditet i beräkningsverktyget bör därför baseras på ett medelvärde över tid för den information som finns tillgänglig. Se även avsnitt 7 om parameterisering.

#### *Exempel från Vindelälven*

Vi ger här ett exempel med lax från Vindelälven. Parametervärden för lax under nuvarande förutsättningar är i storleksordningen:  $K = 3000\ 000$ ;  $p_0 = 0,3$ ;  $p_1 = 0,015$ ;  $p_A = 0,2$ ;  $q_0 = 0,85$ ;  $q_U = (0,2-0,6)$   $0,6$ ;  $q_N = 0,2$ ;  $a_{\text{Max}} = 2$  (ICES 2020 WGBAST). Bärkapaciteten för yngel ( $K$ ) kommer ifrån en beräkning där lämpligt yngelhabitat skattas till ca 750 ha och där tätheten av yngel är ungefär 40 ind/100 m<sup>2</sup>. Notera att det finns nyare beräkningar som kommit fram till högre värden på  $K$ , men då ska man också komma ihåg att laxbeståndet i dagsläget inte återkoloniserat hela Vindelälvsystemet ännu. Till exempel är det få laxar som återkoloniserat Laisälven. Enligt de utvärderingar som gjorts med hjälp av telemetristudier varierar passageeffektiviteten mellan år i samband med uppströmsvandring ( $q_U$ ) mellan 0,2 och 0,6. Beräknad passageeffektivitet i samband med nedströmsvandring är för kelt ( $q_N$ ) ca 0,2-0,4 (Ferguson et al. 2008, Vikström et al. 2020), och högre för smolt ( $q_0$ ) - här satt till 0,85 baserat på Vikström et al. (2020). Enligt WGBAST är yngelöverlevnaden ( $p_0$ ) i storleksordningen 0,15-0,4, där vi har valt  $p_0 = 0,3$  i exemplet. Eftersom det knappt finns flergångslekare i Vindelälven i nuläget blir medelfekunditeten för förstagångslekare densamma som den totala medelfekunditeten, dvs ca 10000 ägg per hona (data från fisktrappan i Norrfors). Vi väljer ändå att ha med andragångslekare i modellen. Vi har relativt lite data för att skatta ökningen i fekunditet men utifrån antaganden om den relativa längdtillväxten och en viss reduktion i tillväxt när fisken är utlekt får vi ett  $g$  i storleksordningen  $g = 1.3$ .

Om man tillämpar ekvation 15 på lax i Vindelälven kan man se att det förväntade antal honor vid jämvikt blir ca 6800 när man använder rimliga parametervärden för nuvarande förutsättningar.





**Figur 7.** Förväntat antal vuxna laxhonor uppströms i Vindelälven i a) som en funktion av olika passageeffektivitet ( $q_U$ ,  $q_N$ ) samt som en funktion av yngelhabitatets bärrapacitet  $K$  och överlevnad, i b) med adult överlevnad ( $p_A$ ), i c) med postsmolt överlevnad ( $p_1$ ), i d) med smoltöverlevnad ( $p_0$ ). Baserat på ekvation 15. Tvågångslekare ( $\alpha_{Max} = 2$ ) med parametervärden;  $K = 3000\ 000$ ,  $p_0 = 0,3$ ,  $p_1 = 0,015$ ,  $p_a = 0,2$ ,  $q_0 = 0,85$ ,  $p_1 = 0,012$ ,  $q_N = 0,2$ ,  $q_U = 0,4$ ,  $q_N = 0,3$ ,  $q_0 = 0,85$ ,  $p_0 = 0,3$ ,  $F = 10000$  (ägg per hona) och  $g = 1.2$ .

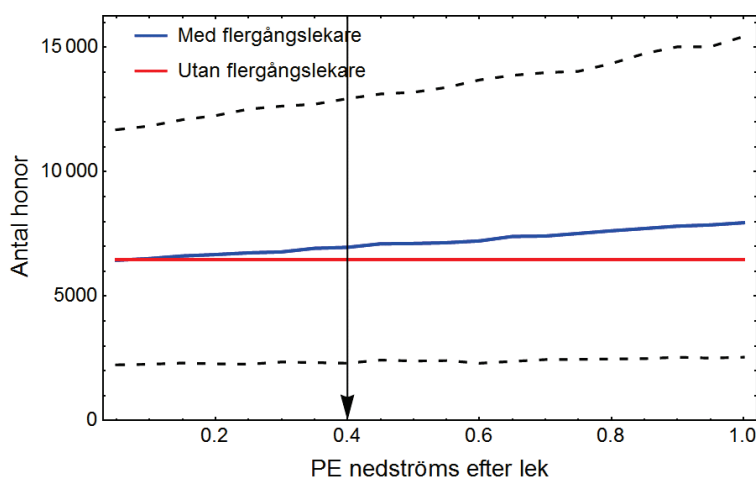
Likt resultaten ovan skulle en förbättring av nedströmsvandringen för vuxen fisk knappt ha någon effekt på beståndet i den nuvarande situationen (Fig. 7a). För att en lösning på nedströmsvandringens problem ska kunna få någon märkbar effekt på beståndet krävs att passageeffektiviteten i samband med uppströmsvandringen kommer upp i nivåer över 60 %, vilket är högre än vad den varit i genomsnitt sedan mätningarna av vandringsframgång påbörjades 1995. Ur åtgärdssynpunkt borde man därför prioritera uppströmsvandringen före nedströmsvandringen. En aspekt som påverkar resultatet är den höga dödligheten hos postsmolt i havet (reflekterad i  $p_1 = 0,015$ ), samt överlevnaden för aduler och smolt (Fig. 7).

#### Resultat från modellverktyget

Den typ av konturplot som redovisas i Fig. 7 är även inkluderad i modellverktyget så att man enkelt ska kunna bilda sig en uppfattning om hur jämviktspopulationen påverkas av passageeffektiviteterna i båda riktningarna för vuxen fisk. Förutom

konturplotten visas även en figur med förväntat antal uppströmslekande honor vid jämvikt med konfidensintervall (Fig. 8).

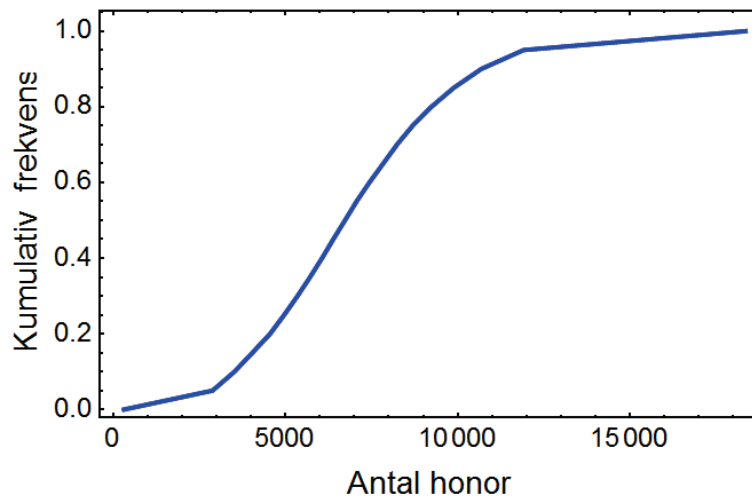
I modellverktyget finns möjlighet få resultat i tabellform. Det finns även en möjlighet att få ut en tabell med parametrar och parametervärden som kan kopieras och redovisas i anslutning till de scenarier som utvärderas. Detta gör det möjligt för andra att verifiera resultaten. Tabellen innehåller även information om vilken version av modellverktyget som använts för beräkningarna (vilket kan vara viktigt om det kommer uppdateringar av modellverktyget).



**Figur 8.** Antal uppströmslekande honor vid jämvikt i relation till passageeffektiviteten i samband med nedströmsvandringen för vuxna individer. De streckade linjerna visar 2,5 och 97,5 percentilerna för fallet med flergångslekare. Pilen markerar den passageeffektivitet för vilken en kumulativ fördelningsfunktion av förväntat antal uppströmslekande honor vid jämvikt som visas i Figur 9.

#### Osäkerhet

Det går även att få ut mer information om osäkerheten i resultaten genom att ange för vilken passageeffektivitet (nedströmsvandring för vuxen fisk) man vill se utökad information. För det tvärsnitt som markeras (t.ex. PE = 0,4, se pil i Fig. 8) ges den kumulativa frekvensen (fördelningsfunktionen) av förväntat antal honor vid jämvikt (Fig. 9). De heldragna linjerna som visas i Fig. 8 motsvarar antalet honor vid den kumulativa frekvensen 0,5. Kurvan i Fig. 9 återger sannolikheten för att den nya fiskvägen kommer att resultera i färre antal honor vid jämvikt än det som återges på x-axeln (för den passageeffektivitet som markerats). Den praktiska användningen av denna information är att man kan få en uppfattning hur stor risken (sannolikheten) är att fiskpassagen inte resulterar i den mängd fisk som behövs för att uppnå ett livskraftigt bestånd. I samband med beräkningen i modellverktyget anger man den passageeffektivitet man förväntar sig (motsvarande pilen i figur 8) och läser därefter av sannolikheten i motsvarande figur 9, i modellverktyget för den populationsstorlek som man bedömer utgör en livskraftig population. Sannolikheten motsvarar risken att fiskpassagen inte kommer att leda till att det önskade målet nås.



Figur 9. Kumulativ frekvens (fördelningsfunktion) för antalet uppströmslekande honor vid jämvikt. Situationen som återges är markerad med en pil i Figur 8. Resultatet i figuren kan tolkas som sannolikheter (y-axeln) att det kommer att bli färre honor än vad som anges på x-axeln.

### 2.1.3 Grundekvationer med chans att föröka sig igen för de som misslyckades med tidigare lekvandring(ar)

Här beskriver vi kortfattat alternativet när honorna som misslyckas med att vandra kommer att fortsätta att försöka att leka i samma vattendrag resten av livet ekv. 16-20). Honor som har lekt beskrivs -likt ovan- med  $p_a * q_N * q_U * A$  (vilket motsvarar den första termen i ekv. 18-20), och där  $p_a$  är vuxenöverlevnaden mellan varje lektillfälle (medelvärdet för varje steg). De honor som misslyckas med att vandra uppströms beskrivs av  $p_a * (1 - q_U) * A$ .

$$N_0 = p_0 * q_U * (A_1 + g * A_2 + g^2 * A_3 + g^3 * A_4) * \bar{F} / (1 + p_0 * q_U ((A_1 + g * A_2 + g^2 * A_3 + g^3 * A_4) * \bar{F} / K)) \quad \text{ekvation 16}$$

$$A_1 = p_a * q_0 * N_0 / 2 + p_a \quad \text{ekvation 17}$$

$$A_2 = p_a * q_N * q_U * A_1 + p_a * (1 - q_U) * A_1 \quad \text{ekvation 18}$$

$$A_3 = p_a * q_N * q_U * A_2 + p_a * (1 - q_U) * A_2 \quad \text{ekvation 19}$$

$$A_4 = p_a * q_N * q_U * A_3 + p_a * (1 - q_U) * A_3 \quad \text{ekvation 20}$$

Uttrycket för jämviktstäheter för vuxna går även här att beskriva med summaformler på liknande sätt som beskrivet ovan (i ekv. 11-15) och resulterar i ekv. 21-24 nedan. Där  $A = A_1 + A_2 + \dots$  blir  $+A_{aMax-1}$ .

Jämviktslösningarna efter förenkling med summaformler blir:

$$N_0 = \frac{K(F p_0^2 q_0 q_U Z - 1)}{F p_0^2 q_0 q_U Z_g} \quad \text{ekvation 21}$$

$$A = \frac{K Z(F p_0^2 q_0 q_U Z_g - 1)}{F p_0 q_U Z_g}, \quad \text{ekvation 22}$$

där

$$Z = \sum_{a=1}^{a_{\text{Max}}} (p_a(1 - (1 - q_N)q_U))^{a-1} \quad \text{ekvation 23}$$

$$Z_g = \sum_{a=1}^{a_{\text{Max}}} (gp_a(1 - (1 - q_N)q_U))^{a-1} \quad \text{ekvation 24}$$

I modellverktyget går det att ta fram resultat även för denna modellversion. Notera att antalet återigen representerar honor nedströms vandringshindret och att detta antal bör multipliceras med  $q_U$  för att få antalet honor vid lek.

#### 2.1.4 Utvärdering av konnektivitetsåtgärder i ett avrinningsområde

Avrinningsområden kan innehålla flera vandringshinder och flera platser som lämpar sig för lek och yngeluppväxt. Därför har vi utvecklat ett modellverktyg där man kan lägga in vandringshinder och lämpliga lek- och yngeluppväxtområden i en förenklad karta när man uppskattar populationstätheter och effekter av förändrad konnektivitet (FiMod3). Likt tidigare inträffar täthetsberoendet hos ynglen (med öring och lax som utgångspunkt) och täthetsberoendet följer en Beverton-Holt funktion. I modellen kan individerna reproducera sig mer än en gång, men det finns i nuläget ingen möjlighet att skalera upp fekunditeten per lektillfälle, alla honor har alltså samma fekunditet i modellen (detta kan komma att uppdateras i senare versioner). I den nuvarande modellversionen har också alla vandringshinder samma passageeffektivitet (vilket kommer att till nästa version). Modellverktyget kan även användas om man vill välja var man ska förbättra yngelhabitat, eftersom man kan se hur stor andel av bärkapaciteten olika delpopulationer ligger på. Det finns också en möjlighet att lägga in kompensationsodlad fisk i modellen för att se hur det kan förväntas påverka antalet lekfiskar i de olika delområdena i vattendrag där utsättning görs av kompensationsodlad fisk, t.ex. smolt.

## 2.2 SCENARIO 2 – ARTEN FINNS BÅDE NEDSTRÖMS OCH UPPSTRÖMS FÖRE KONNEKTIVITETSÅTGÄRD

Analyserna ovan (scenario 1 och sektion 2.1) utgår ifrån att det finns *en* population, som kan vara stationär eller vandra i större eller mindre utsträckning. Här frågar vi oss om två alternativa livshistoriestrategier är möjliga samtidigt, eller om en annan strategi än den nuvarande kan vara mer fördelaktig. Om det tidigare har funnits en population som vandrat långt – men som nu inte längre gör det p.g.a. kraftverksutbyggnad – kan vandringsbeteendet återetablera sig? Eller, vilka åtgärder skulle krävas för det? Detta kan vara relevant t.ex. när ett bestånd har blivit uppdelat av kraftverksbyggen, och en byggnation av en eller flera fiskvägar plötsligt ger möjlighet för vandring. Populationens vandringssegenskaper kan vara begränsade av beteende och evolutionära förutsättningar (i kombination med spridningsbegränsningar). Vandringssegenskaperna kan också påverkas av miljöfaktorer, men här gör vi antagande att viljan eller egenskapen att vandra i alla fall finns kvar hos den ena populationen. I princip kan vandringsbeteendet också finnas kvar i det stationära beståndet, men ligga latent på grund av att yngeltätheten inte blir tillräckligt hög för att trigga vandringsbeteendet. För att få

igång vandringsbeteendet i en sådan situation behövs det troligen manipulering av yngeltätheterna på konstgjord väg, t.ex. genom att göra romutsättningar.

Vi presenterar först en enkel modell med två populationer – en vandrande och en stationär - som är engångslekare. Detta för att visa på en del generella principer och resultat. Sen beskriver vi versioner med flergångslekare där vi även har resurskonkurrens hos adulterna. Modellerna med flergångslekare finns implementerade i verktyg (FiMod2). Sist ger vi exempel med öring från Vindelälven.

### 2.2.1 Alternativa strategier och populationsegenskaper för engångslekare

Här beskriver vi en enkel semelpar modell med två populationer. Vi tänker oss att de två populationerna delar ett uppväxthabitat där ynglen konkurrerar med varandra, men där de äldre fiskarna (mer precist individer äldre än  $A_0$ ) har olika strategi och vandrar i olika utsträckning. Ett bestånd är stationärt (eller vandrar inom området uppströms den aktuella fiskvägen) och ett annat bestånd finns nedströms vandringshindret, men uppvisar ett uppströmslekande beteende. Det nedre beståndet kan eventuellt ha tillgång till uppväxtområden nedströms – men detta är ej explicit modellerat. Båda dessa populationer kan beskrivas med ekvationerna ovan (ekv. 2-5), men där parametrarna är olika.

$$\text{Repetition ekv. 2: } N_0 = p_0 * N_F * \overline{Fek} / (1 + p_0 / K * N_F * \overline{Fek})$$

$$\text{Repetition ekv. 3: } N_F = p_1 * (q_0 * q_U)^{FP} * N_0 / 2$$

$$\text{Repetition ekv. 5: } \hat{N}_0 = K \left( 1 - \frac{2 * (q_0 * q_U)^{-FP}}{\overline{Fek} * p_1 * p_0} \right)$$

Ynglen från de båda populationerna konkurrerar alltså med varandra, men vi antar att det inte är någon skillnad i deras egenskaper. Vi ignorerar alltså att romkornens storlek kan skilja sig åt om de vandrande vuxna honorna är större än de stationära, något som har observerats hos vissa arter och som skulle kunna ge vandringfiskens yngel en konkurrensfördel (diskuteras vidare nedan). Eftersom vi antar att juvenilerna är identiska kommer strategin som producerar mest avkomma att vinna i en konkurrenssituation (proportionen av olika strategier kommer att vara densamma hos rekryter som hos rommen).

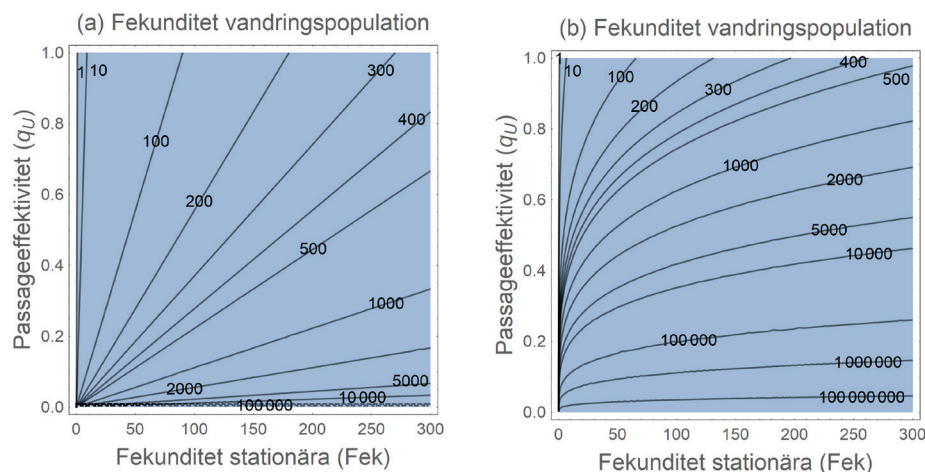
Vi kan här använda oss av ekvation 5 -som beskriver antalet rekryter- och jämföra vilken population som producerar mest rekryter vid jämvikt. Eftersom vi antagit att ynglen inte skiljer sig åt är bärkapacitet och överlevanden i uppväxthabitatet samma för båda populationerna. Detta gör att vi kan förkorta bort bärkapaciteten ( $K$ ) och den basala överlevnaden ( $p_0$ ) i det juvenila habitatet från ekvation som beskriver antalet rekryter (från ekv. 5).

När produktionen av rekryter i två vandrande populationer ska jämföras med varandra ställer vi helt enkelt de förenklade uttrycken för rekryter mot varandra ( $N_0$ ) (ekv. 25). Vilket är större? När en helt stationär population ska jämföras med en vandrande population används ekvation 26 för att se på vilken strategi som är mest fördelaktig (som leder till högst produktion av rom och rekryter). Bokstaven "v" är lagt till i parametrarna för att representera populationen som vandrar (i större utsträckning).

$$\frac{(q_{0v} * q_{Uv})^{-FPv}}{Fekv * p_{1v}} < \frac{(q_0 * q_U)^{-FP}}{Fek * p_1} \quad \text{ekvation 25}$$

$$\frac{(q_{0v} * q_{Uv})^{-FPv}}{Fekv * p_{1v}} < \frac{1}{Fek * p_1} \quad \text{ekvation 26}$$

Om vi tittar närmare på ekvationen som beskriver rekryteringen (ekv. 25-26) ser vi att det centrala, det som skiljer sig åt mellan populationerna, är överlevnaden och medelfekunditeten för honorna. Det är balansen mellan den högre fekunditet och den högre mortalitetsrisken som en längre vandring medför som är avgörande för när det lönar sig att vandra (t ex till havet, en sjö, eller till ett kraftverksmagasin). För att kompensera för de ökade mortalitetsförlusterna krävs att de vandrande honorna producerar flera ägg (Fig.10), vilket de kan göra genom att växa sig större. Även om vi inte specifikt modellerar resurstillgången eller bärkapaciteten i det adulta habitatet här så kan de vandrande populationen ha större tillgång till föda som ger ökad tillväxt och därmed högre medelfekunditet. Dessa honor kommer troligen också att vara äldre än de stationära honorna vid första lektillfället.



Figur 10. Fekunditeten som vandringspopulationen behöver ha för att kunna invadera (gränsen för invasion) som en funktion av fekunditeten hos vandringspopulationen och passageeffektiviteten uppströms, i (a) med en passage och i (b) med fyra passager ( $p_1 = p_{1v} = 0,5$ ,  $q_{0v} = 0,9$ ,  $FPV = 1$  eller 4).

Det går att jämföra specifika populationer genom att helt enkelt plugga in värden på medelfekunditet, överlevnad, antal passager och passageeffektivitet direkt i ekvationen. Det är förstås svårt att veta vilken medelfekunditet man ska ange för en population som inte existerar. Historiska uppgifter eller referensvärden från andra vattendrag kan hjälpa här (Degerman et al. 2016).

I detta fall – med en relativt enkel modell utan resurskonkurrens i det adulta stadiet – finns det rent matematiskt inget utrymme för samexistens av strategier. I realiteten kan det vara annorlunda, men vi återkommer till detta senare, i sektion 2.2.2. Eftersom en ökning av antalet rekryter inte har någon effekt på medelfekunditeten hos honorna, så blir det ingen negativ feedback på den egna populationen av att populationstätheten för en viss strategi blir högre (fler rekryter

tillhörande en viss strategi ger nödvändigtvis högre total reproduktion i nästa steg – aldrig lägre). Det innebär att det endast är en strategi som är bäst och vi får ingen samexistens. Detta syns också tydligt i att det bara finns en lösning på ekvationssystem med 2 olika strategier i denna enkla modell. Den population som vinner kommer att regleras av täthetsberoendet i yngelstadiet och kommer därför inte att kunna fortsätta att växa i all oändlighet.

### 2.2.2 Resurskonkurrens i det adulta stationära stadiet – vandrande och stationära populationer med återlekare

I modellerna ovan saknas explicit modellering av resurskonkurrens i det adulta stadiet, även om det kan finnas en indirekt påverkan via parametervärdena för fekunditet och mortalitet. Här modellerar vi återigen två populationer – en vandrande och en stationär – där det förekommer uttrycklig resurskonkurrens (eller annan begränsning) hos de vuxna. Det finns ett adult och ett juvenilt stadie i varje population, och yngelkonkurrens förekommer likt ovan i det juvenila stadiet. Individer kan leka flera gånger, men vi har till att börja utan skalering av fekunditeten (se sektion 2.1.3 ovan). Det innebär att vi i detta skede låter alla aduler i en population ha samma fekunditet oavsett om de är förstagsångslekare eller andragångslekare.

*Ensam stationär population med täthetsberoende i båda stadierna*

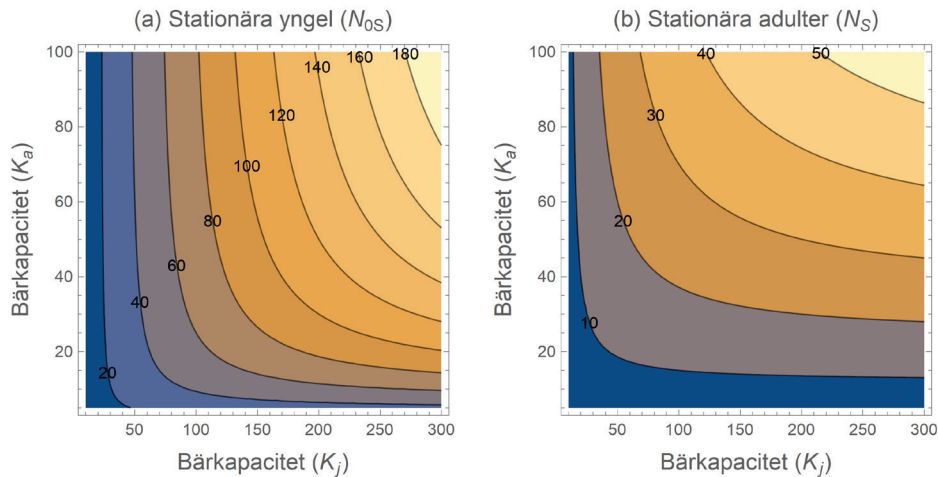
Vi börjar med att beskriva den stationära populationen när den är ensam (27-28). Parametrarna är samma som ovan;  $N_{0s}$  = stationära årsyngel,  $N_s$  = äldre stationära fiskar,  $p_0$  = täthetsberoende yngelöverlevnad under den första sommaren,  $p_{1s}$  = juvenil överlevnad från 0+ till könsmognad för stationär fisk,  $p_{as}$  = täthetsberoende överlevnad för aduler mellan lektillfällena,  $Fek_s$  = medelfekunditeten för stationära honor,  $K_{as}$  = bärkapacitet för vuxen stationär fisk,  $K_j$  = bärkapacitet för yngel (0+). Som vanligt beskriver en Beverton-Holt funktion täthetsberoendet i det juvenila stadiet (ekv. 27, med grundekvation:  $N^*1/(1+N/K)$ ). Vi lägger in samma typ av täthetsberoende i det adulta stadiet (ekv. 28, med grundekvation:  $N^*1/(1+N/K)$ ). Detta kan man också kalla för en diskret logistisk funktion. Täthetsberoendet hos adulterna kan bero på resurskonkurrens eller annan begränsning i habitatet för stationära aduler som gör att det finns ett tak för hur många de kan bli (bärkapaciteten  $K_{as}$ ). Eftersom vi modellerar konkurrens mellan vuxna individer så vill vi ha med hela populationen i det adulta stadiet – både honor och hanar- och därför delas  $N_s$  med 2 i den juvenila ekvationen för att antalet avkomma ska bli korrekt (olikt flera andra modeller i rapporten där honorna modelleras explicit).

$$\text{Stationära juveniler: } N_{0s} = p_0 * \frac{N_s}{2} * Fek_s / \left( 1 + p_0 * \frac{N_s}{2} * Fek_s / K_j \right) \quad \text{ekvation 27}$$

$$\text{Stationära aduler: } N_s = (p_{1s} * N_{0s} + p_{as} * N_s) / \left( 1 + (p_{1s} * N_{0s} + p_{as} * N_s) / K_{as} \right) \quad \text{ekvation 28}$$

Vi kan lösa ekvationssystemet och få uttryck för jämviktstätheter vilka ligger till grund för modellverktyget där det bland annat går bra att se på denna population

när den är själv (FiMod2). I Fig. 11 visas ett exempel på hur tätheten av juveniler och adulters påverkas av bärkapaciteten i de olika habitatet.



**Figur 11.** Tätheten av stationära juveniler (a) och adulters (b), som en funktion av bärkapaciteten i det juvenila och det adulta habitatet ( $p_0 = 0,1$ ,  $Fek_s = 200$ ,  $p_{1s} = 0,5$ ,  $p_{as} = 0,5$ ).

#### *Ensam vandrande population med täthetsberoende i båda stadierna*

Här beskriver vi en ensam vandrande population med ett juvenilt ( $N_{ov}$ ) och ett adult ( $N_v$ ) stadie (ekv. 29-30). Antaganden och ekvationerna för den vandrande populationen är samma som för den stationära, men här måste vi också ta hänsyn till passageeffektiviteterna uppströms och nedströms. I den vandrande populationen påverkar passageeffektiviteten nedströms först juvenilernas nedströmspassage ( $q_0 * N_{ov}$  i ekv. 30). Större fisk behöver inte ha samma överlevnad vid nedströmspassage, vilken beskrivs med ( $q_N$ ). Uppströms passageeffektivitet kommer att påverka hur många vuxna fiskar honor som kan vandra upp till lekområdet ( $q_u * N_v$  i ekv. 29). Dessa fiskar kommer dessutom att påverkas av passageeffektiviteten nedströms ( $q_N$ ) när de vandrar tillbaka ner efter leken ( $q_u * q_N * N_v$ ). De vuxna fiskar som inte vandrar upp ( $1 - q_u$ ) kommer inte att påverkas av  $q_N$  (utan beskrivs av  $(1 - q_u) * N_v$ ). Individerna i det adulta stadiet måste alltså delas upp i två delar; de som vandrar för att reproducera sig och de som inte vandrar (och därmed misslyckas med reproduktionen) ett givet år (ekv. 30). Båda dessa två kategorier av adulters, plus de som flyttar över från det juvenila stadiet kommer att påverkas av bakgrundsöverlevnaden för vuxen fisk i vandringspopulationen ( $p_{av}$ ). Likt för den stationära populationen väljer vi att modellera hela den adulta populationen (både hanar och honor), och delar  $N_v$  i 2 i juvenilekvationen (så att fekunditeten fortfarande är per hona).



Parametrar för den vandrande populationen är;

$N_{0V}$  = årsyngel vandringspopulationen,

$N_V$  = äldre fiskar i vandringspopulationen,

$p_{av}$  = adultöverlevnad för vandrande fisk,

$p_{1V}$  = juvenil överlevnad från 0+ till könsmognad för vandrande fisk,

$p_0$  = täthetsoberoende yngelöverlevnad till ett års ålder,

$K_j$  = bärlkapacitet för yngel (0+),

$q_N$  = passageeffektivitet nedströms,

$q_U$  = passageeffektivitet uppströms,

$Fek_V$  = medelfekunditeten för vandrande honor.

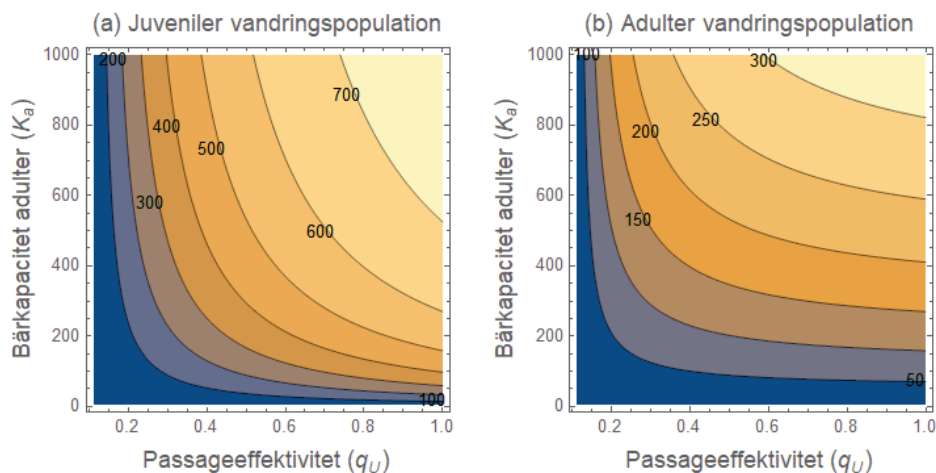
Vandrande juveniler:

$$N_{0V} = p_0 * q_U * N_V / 2 * Fek_V / \left( 1 + p_0 * q_U * \frac{N_V}{2} * Fek_V / K \right) \quad \text{ekvation 29}$$

Vandrande aduler:

$$N_V = (p_{1V} * q_N * N_{0V} + p_{av} * q_U * q_N * N_V + p_{av} * (1 - q_U) * N_V) / (1 + p_{1V} * q_N * N_{0V} + p_{av} * q_U * q_N * N_V + p_{av} * (1 - q_U) * N_V) / K_{av} \quad \text{ekvation 30}$$

Vi kan återigen lösa ekvationssystemet (ekv. 29-30) och få uttryck för jämviktstätheter. Jämviktslösningarna blir dock långa och komplexa och utelämnas här. I modellverktygen finns jämviktslösningarna inlagda och det går bra att se också på denna population ensam i modellverktyget (FiMod2). Där har vi även lagt in möjligheten för fler fiskpassager (genom att skriva om  $q_U$ ,  $q_N$  och  $q_0$  till  $q_U^{FP}$ ,  $q_N^{FP}$  och  $q_0^{FP}$ , där  $FP$  är antal fiskpassager, på samma sätt som i tidigare versioner). I Fig. 12 visas ett exempel på hur tätheten av juveniler och aduler påverkas av bärlkapaciteten i det adulta habitatet samt uppströms passageeffektivitet.



Figur 12. Tätheten av juveniler (a) och vandrande aduler (b), som en funktion av uppströms passageeffektivitet och bärlkapaciteten i det juvenila habitatet ( $p_0 = 0,1$ ,  $Fek_V = 200$ ,  $p_{av} = 0,5$ ,  $p_{1V} = 0,5$ ,  $K_j = 1000$ ).

*Två olika populationer med täthetsberoende hos stationära adulter men inte hos vandrande adulter (enkel iteropari)*

Här beskriver vi situationen med två populationer där det stationära beståndet har en begränsning hos adulterna - medan de vuxna i vandringsbeståndet inte har något täthetsberoende. Juvenilerna från båda populationerna konkurrerar med varandra, därför summeras deras tätheter i den del som beskriver täthetsberoendet i juvenilekvationerna ( $N_S/2 * Fek_S + N_V/2 * Fek_V$  i ekv. 31 och 33).

Parametrarna är:

$N_{0S}$  = stationära årsyngel,

$N_S$  = äldre stationära fiskar,

$p_0$  = täthetsberoende yngelöverlevnad under första sommaren (samma för båda populationerna),

$p_{1S}$  = juvenil överlevnad från 0+ till könsmognad för stationär fisk,

$p_{AS}$  = täthetsberoende överlevnad för adulterna mellan lektillfällen,

$Fek_S$  = medelfekunditeten för stationära honor,

$K_{AS}$  = bärkapacitet för vuxen stationär fisk,

$K_J$  = bärkapacitet för yngel (0+, gäller båda populationerna),

$N_{0V}$  = årsyngel i vandringspopulationen,

$N_V$  = äldre fiskar i vandringspopulationen,

$p_{1V}$  = juvenil överlevnad från 0+ till könsmognad för vandrande fisk,

$p_{AV}$  = adultöverlevnad för vandrande fisk,

$Fek_V$  = medelfekunditeten för vandrande honor,

$q_N$  = passageeffektivitet nedströms,

$q_U$  = passageeffektivitet uppströms.

*Stationära juveniler:*

$$N_{0S} = p_0 * \frac{N_S}{2} * Fek_S / \left( 1 + p_0 * \left( \frac{N_S}{2} * Fek_S + q_U * \frac{N_V}{2} * Fek_V \right) / K_J \right) \quad \text{ekvation 31}$$

*Stationära adulter:*

$$N_S = (p_{1S} * N_{0S} + p_{AS} * N_S) / \left( 1 + (p_{1S} * N_{0S} + p_{AS} * N_S) / K_{AS} \right) \quad \text{ekvation 32}$$

*Vandrande juveniler:*

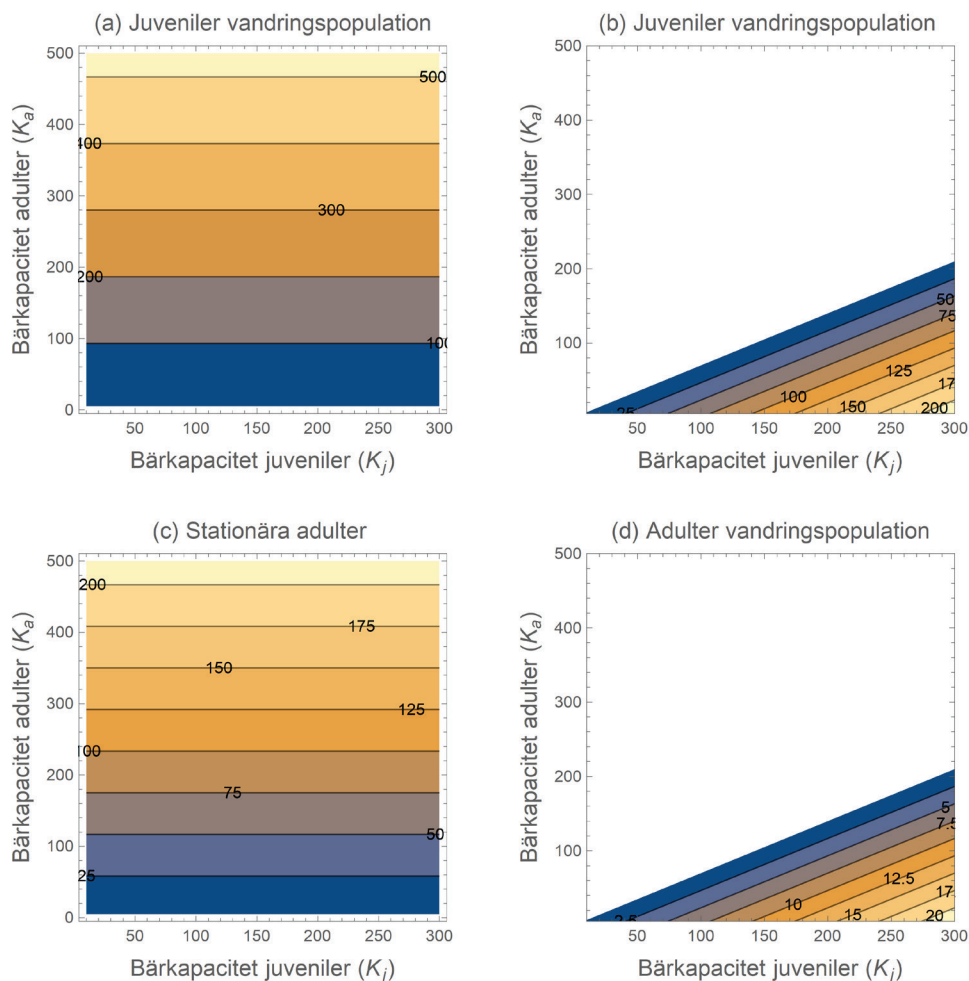
$$N_{0V} = p_0 * q_U * N_V / 2 * Fek_V / \left( 1 + p_0 * \left( \frac{N_S}{2} * Fek_S + q_U * \frac{N_V}{2} * Fek_V \right) / K_J \right) \quad \text{ekvation 33}$$

*Vandrande adulter:*

$$N_V = p_{1V} * q_0 * N_{0V} + p_{AV} * q_U * q_N * N_V + p_{AV} * (1 - q_U) * N_V \quad \text{ekvation 34}$$

När vi löser för jämviktstätheter medger en av lösningarna samexistens mellan de två populationerna (redovisas i Bilaga A, ekv. A1-A4). Denna används i modellverket där man kan ändra olika parametrar och få ut jämviktstätheterna för båda populationerna. I Fig.13 visas ett exempel på hur tätheten av juveniler och adulter i de olika populationerna påverkas av bärkapaciteten för juveniler samt för

vuxna stationära fiskar. En sak som är intressant att notera med uttrycken för jämviktståtheter är att bärkapaciteten ( $K_j$ ) är viktig för tätheten av stationära juveniler ( $N_{os}$ ) i situationen när den stationära populationen är själv, men inte när den finns tillsammans med vandringspopulationen. Då är det istället begränsningen i det adulta stadiet som är viktigt ( $K_{as}$ , se även Fig. 13 a, c). När den stationära populationen har en begränsning hos adulterna (Fig. 11) så kan vandringspopulationen etablera sig när vi höjer bärkapaciteten ( $K_j$ ) i det juvenila habitatet. (Fig. 13).



Figur 13. Tätheten av juveniler (a-b) och vandrande adulter (c-d), som en funktion av bärkapaciteten i det juvenila habitatet samt det adulta stationära habitatet ( $p_0 = p_{1v} = p_{1s} = 0,1$ ,  $Fek_s = 200$ ,  $Fek_v = 800$ ,  $p_{av} = p_{as} = 0,5$ ).

Nu vill vi även undersöka vilka gränserna är för samexistens mellan de olika strategierna. Vi utgår här ifrån situationen när de båda populationerna finns tillsammans (alltså ekv. 31-34) och ser på vad som krävs för att de olika strategierna ska beskrivas av ett positivt uttryck.

Vi börjar här med att se på gränsen för den stationära populationen och sätter uttrycket för stationära adulter till större än noll. Detta uttryck kan förenklas genom att vi definierar gränser för vilka värden olika parametrar kan ha (t.ex. att de är måste vara positiva tal med vissa gränser som 0-1). Efter förenkling kan

gränsen för när den stationära populationen inte kan samexistera beskrivas med olikheten (ekv. 35):

$$\frac{Fek_S p_{as}}{Fek_V p_{av}} \leq \frac{p_{1v} q_0 q_U (1 - p_{as})}{1 - p_{av} (1 - q_U + q_N q_U)} \quad \text{ekvation 35}$$

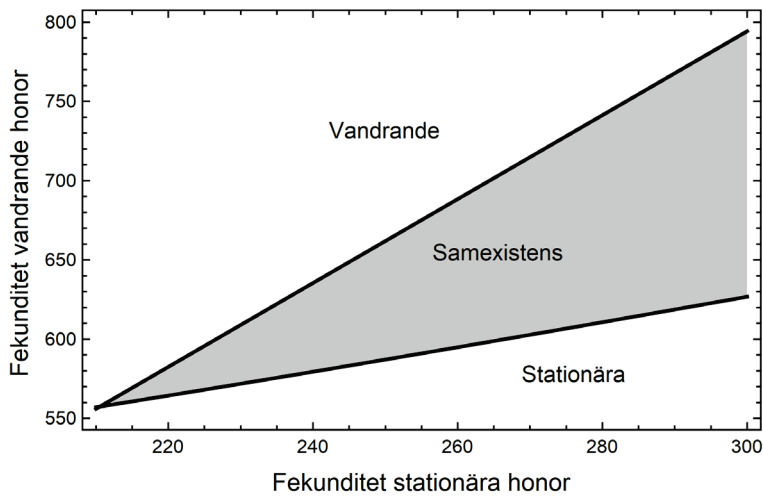
Vi går vidare och ser på vad som krävs för att vandringspopulationen ska finnas kvar i systemet. Vi tar då uttrycket för jämviktstätheten av vandrande juveniler och sätter det till större än noll, flyttar om och löser för fekunditeten ( $Fek_v$ ). Då får vi ett uttryck som beskriver gränsen för när vandringspopulationen kan samexistera med en stationär population, alltså vilken fekunditet som behövs för att en vandrande population ska kunna finnas kvar systemet givet olika parametrar (ekv. 36).

$$Fek_V \leq \frac{U_2 (2K_j p_{as} + p_0 Fek_S ((K_{as} - K_j) p_{as} - K_{as}))}{2K_j p_0 p_{1v} q_0 p_{as} p_{av} q_U} + \frac{U_2 \sqrt{K_{as}^2 p_0^2 Fek_S^2 - 2K_{as} p_0 Fek_S U_1 p_{as} + U_1^2 p_{as}^2}}{2K_j p_0 p_{1v} q_0 p_{as} p_{av} q_U} \quad \text{ekvation 36}$$

där  $U_1 = (2K_j + (K_{as} + K_j) p_0 Fek_S)$  och  $U_2 = (1 - p_{av} (1 - (1 - q_N) q_U))$

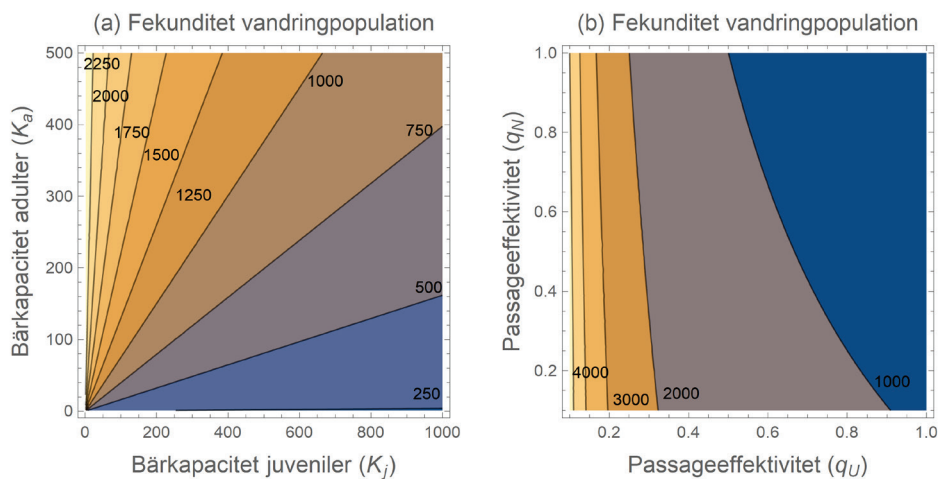
Här har vi alltså utgått ifrån att båda populationerna finns tillsammans och sett på vad som kan göra att den ena eller den andra blir exkluderad. Detta är inte nödvändigtvis inte samma sak som att fråga sig vad som behövs för att en population ska kunna invadera ett system. När man undersöker gränsen för när en vandringspopulation kan invadera systemet utgår man ifrån att den stationära populationen befinner sig vid jämvikt när den är själv. Därefter undersöker man om vandringspopulationen kan ha en positiv populationstillväxt när det bara finns enstaka vandringsindivider. Just i detta fall blir det ingen skillnad mellan gränsen för invasion och gränsen för samexistens (visas ej).

Vi kombinerar ekvationerna som beskriver vad som krävs för att populationerna ska kunna existera för att få utrymmet för samexistens. I Fig. 14 ser vi på vilken fekunditet vandringspopulationen behöver ha (ekv. 35 och 36) som en funktion av fekunditeten hos stationära honor.



Figur 14. Den nedre linjen beskriver den fekunditet som en vandrande population behöver ha för att kunna invadera systemet givet en viss fekunditet hos stationära honor. Den övre linjen beskriver den kombination av fekunditeter som ger en övre gräns för vad den stationära populationen klarar av. Området emellan (gråfärgat) beskriver alltså parameterutrymmet där de två populationerna kan samexistera. Exempel för parametrar;  $K_j = 100\ 000$ ,  $p_{AS} = 0,4$ ,  $p_{AV} = 0,3$ ,  $p_D = 0,3$ ,  $K_{os} = 2000$ ,  $p_{IS} = 0,019$ ,  $p_{IV} = 0,014$ ,  $q_N = 0,6$ ,  $q_D = 0,85$ ,  $q_U = 0,8$  (modell utan fekunditetsskalering).

Det går även att se på hur andra parametrar - som bärcapacitet och passageeffektivitet- påverkar vilken fekunditet vandringspopulationen behöver för att kunna existera eller etablera sig (Fig. 15).



Figur 15. Den fekunditet som en vandrande population behöver ha för att kunna invadera systemet som funktion av bärcapaciteten i det juvenila och det stationära adulta habitatet (a), och som en funktion av passageeffektiviteten upp- och nedströms (b). Parametrar;  $s_0 = 0,1$ ,  $q_D = 1$ ,  $p_{IV} = 0,1$ ,  $Fek_S = 200$ ,  $p_{AS} = 0,5$ ,  $p_{AV} = 0,5$ ,  $q_U = 0,9$ /varierad,  $q_N = 0,9$ /varierad,  $K_a = 200$ /varierad,  $K_j = 800$ /varierad).

Tidigare så visade vi att fekunditeten måste vara högre hos de vandrande populationen om den ska ha en chans att invadera. Det gäller fortfarande för den största delen av parameterutrymmet. Men när de stationära adulterna är begränsade - vid hög bärcapacitet i det juvenila habitatet och låg bärcapacitet för det stationära adulterna - kan det räcka med relativt låg fekunditet för att en

vandringspopulationens ska etablera sig (Fig. 15a). Passageeffektiviteten har naturligt nog en stor påverkan på vilken fekunditet vandringspopulationen behöver ha för att kunna invadera (Fig. 15b).

Denna modell (samt nästa) hanterar inte ett eventuellt täthetsberoende som skulle kunna inträffa för de vandrande individerna som lämnar yngeluppväxtområdena. Om de vandrande individerna har sitt huvudsakliga tillväxtområde i mindre sjösystem, reglermagasin eller stora sel skulle deras bärkapacitet kunna nås. Det scenariot kan inte modelleras explicit här, men om man bedömer att miljön inte har tillräckligt med resurser för det antal vandrande aduler som modellen förutsäger så är det troligt att modellen överskattar antalet vandrande aduler. I dessa fall blir det de vandrande adulternas bärkapacitet som sätter taket. Men om modellen resulterar i färre antal aduler än den bedömda bärkapaciteten tyder det på att populationsregleringen snarare sker i yngelstadiet och då är modellens resultat mer tillförlitligt.

*Två olika populationer med täthetsberoende hos stationära aduler men inte hos vandrande aduler inklusive tillväxtfaktor*

Här har vi lagt in flera stadier hos den vandrande populationen och även en justering för ökning av fekunditet i varje stadie. Likt tidigare så är stadieindelning baserad på lektillfälle (sektion 2.1.3). Här får adulterna en chans att leka igen även om de misslyckats med tidigare uppvandring. Vi antar att de som misslyckas ändå "leker av sig" så att de följer samma tillväxtmönster som de andra fiskarna och att de kommer att vara andragångslekare vid nästa lektillfälle. Medelfekunditeten vid första lektillfället beror av ålderssammansättning på förstagångslekarna och hur god tillväxt det haft. Återigen (likt sektion 2.1.3) hanterar vi ökning i fekunditet per lektillfälle genom att lägga in en justeringsfaktor ( $g$ ). Fekunditeten vid första lektillfället ( $F$ ), justeras i varje steg med  $g$ . Här visar vi en modell med tre adulta stadier (honor och hanar) för vandringspopulationen (ekv. 40-42 som liknar ekv. 6-10 men där modelleras endast adulta honor). Parametrarna är samma som ovan.

*Stationära juveniler:*

$$N_{0S} = p_0 * \frac{N_S}{2} * Fek_S * \left( 1 + p_0 * \left( \frac{N_S}{2} * Fek_S + q_U * \frac{(A_1 + g * A_2 + g^2 * A_3)}{2} * Fek_V \right) / K_j \right)$$

ekvation 37

*Stationära aduler:*

$$N_S = (p_{1S} * N_{0S} + p_{aS} * N_S) / (1 + (p_{1S} * N_{0S} + p_{aS} * N_S) / K_{aS})$$

ekvation 38

*Vandrande juveniler:*

$$N_{0V} = p_0 * q_U * \frac{(A_1 + g * A_2 + g^2 * A_3)}{2} * \frac{F}{\left( 1 + p_0 * \left( \frac{N_S}{2} * Fek_S + q_U * \left( \frac{(A_1 + g * A_2 + g^2 * A_3)}{2} * F \right) / K_j \right) \right)}$$

ekvation 39

*Vandrande aduler:*

$$A_1 = p_{1v} * q_0 * N_{0V}$$

ekvation 40

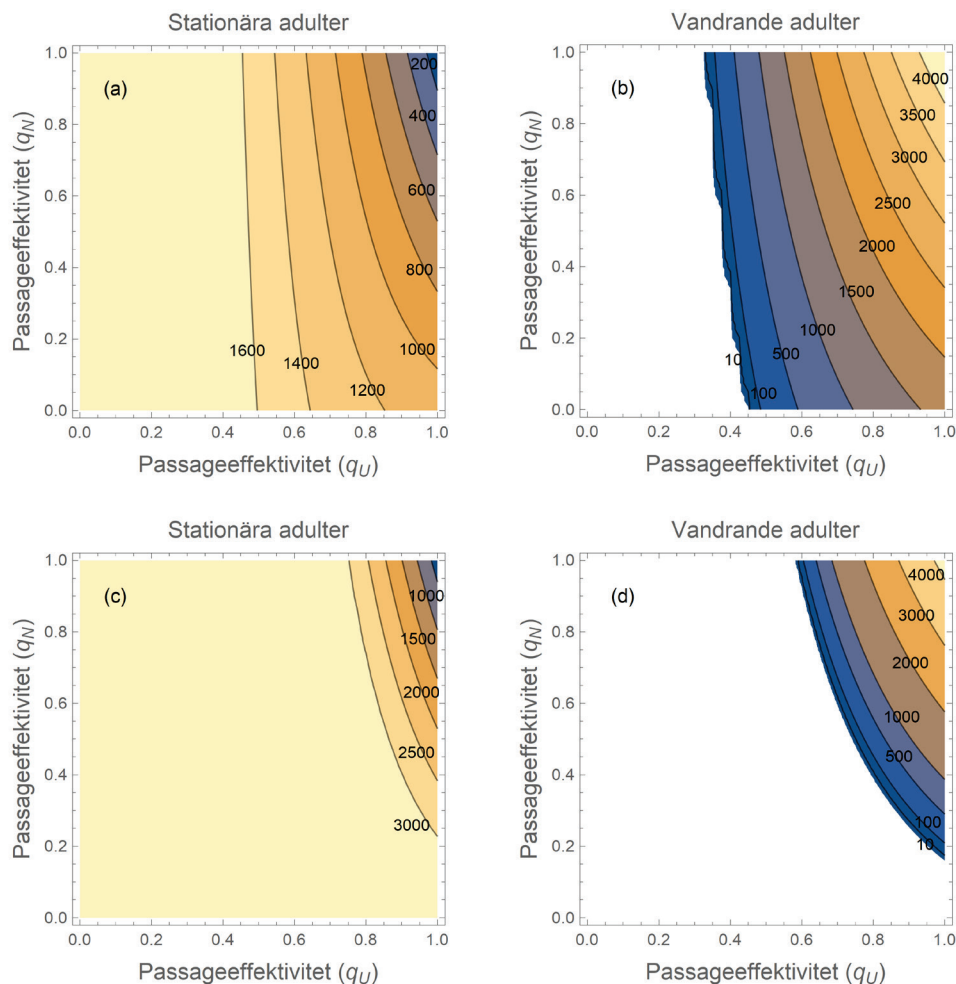
$$A_2 = p_{av} * q_N * q_U * A_1 + p_{av} * (1 - q_U) * A_1$$

ekvation 41

$$A_3 = p_{av} * q_N * q_U * A_2 + p_{av} * (1 - q_U) * A_2$$

ekvation 42

Lösning av ekvationssystemet ger en jämvikt med utrymme för samexistens mellan stationära och vandrande öringpopulationer. Om det faktiskt blir samexistens beror på parametervärdena. Lösningarna används i modellverket. Ett exempel på hur passageeffektivitet ( $q_U$  och  $q_N$ ) påverkar antalet vuxna fiskar i den stationära och den vandrande populationen ges i Fig. 16. Här har vi valt att visa en situation där det vandrande och det stationära beståndet har samma fekunditet (Fig. 16). När det stationära beståndet kan begränsas av bärkapaciteten i det adulta stadiet kan det vandrande beståndet klara av att etablera sig även om det inte har högre fekunditet. Med högre bärkapacitet för det stationära adulterna behövs en högre passageeffektivitet uppströms för att de vandrande ska kunna invadera (Fig. 16d).



Figur 16. Antal stationära (vänster) och vandrande (höger) adulter uppströms vandringshindret, som en funktion av passageeffektiviteten upp- och nedströms. Övre raden visar ett exempel med låg bärkapacitet ( $K_{as} = 3000$ ) för stationära adulter och nedre raden visar ett exempel med högre bärkapacitet ( $K_{as} = 10000$ ). Parametrar:  $K_j = 300\,000$ ,  $K_{os} = 3000$ ,  $F_v = 6500$ ,  $F_s = 6500$ ,  $p_0 = 0,3$ ,  $p_{ov} = 0,4$ ,  $p_{os} = 0,4$ ,  $q_0 = 0,85$ ,  $p_{1s} = 0,012$ ,  $p_{1v} = 0,012$ ,  $g = 1,4$ ,  $aMax = 3$ . Se även Fig. 19 för ett liknande exempel.

Jämviktslösningarna kan återigen användas för att se på gränsen för samexistens. Detta kan göras genom att sätta ekvationen som beskriver de adulta tätheterna till noll, och sedan se på hur olika parametrar påverkar uttrycket. Vi har förenklat dessa ekvationer, lagt in summaformler (likt ekv. 11-15) och parameterbegränsningar (t.ex. att  $0 \leq q_U \leq 1$ ). Från detta kan vi få relativt enkla uttryck för samexistensgränserna (se nedan). Vi visar ett exempel på samexistensgränserna påverkas av honornas fekunditet i Figur 17.

Existens av stationär fisk kräver:

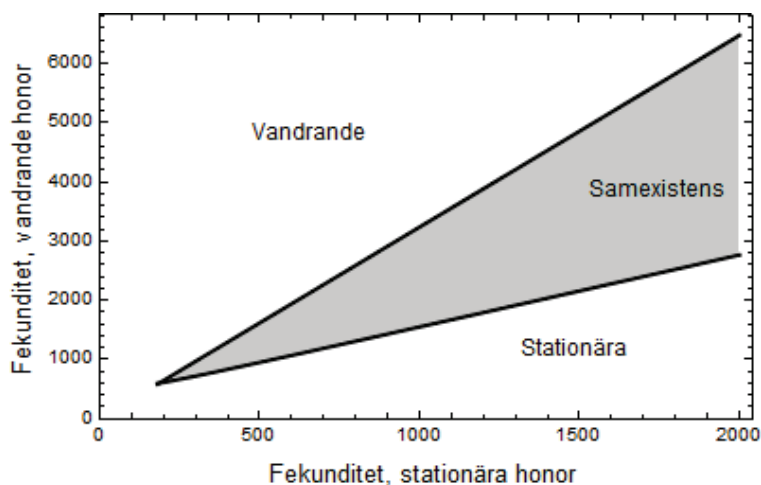
$$\frac{Fek_S p_{1S}}{Fek_V p_{1V}} > (1 - p_{as}) q_0 q_U \sum_{a=1}^{aMax} (g^{a-1} p_{av}^{a-1} (1 - (1 - q_N) q_U)^{a-1}) \quad \text{ekvation 43}$$

Existens av vandrande fisk kräver:

$$F_V > \frac{\sqrt{Fek_S^2 p_0^2 (K_{as} + K_j p_{1S})^2 + 2 Fek_S p_0 (2K_j + Fek_S K_{as} p_0) (-K_{as} + K_j p_{1S}) p_{as} + (2K_j + Fek_S K_{as} p_0)^2 p_{as}^2}}{2 K_j p_0 p_{1V} p_{as} q_0 q_U Z_g} + \frac{1}{p_0 p_{1V} q_0 q_U Z_g} \quad \text{ekvation 44}$$

$$\text{Repetition ekv 24: } Z_g = \sum_{a=1}^{aMax} (g p_a (1 - (1 - q_N) q_U))^{a-1}$$

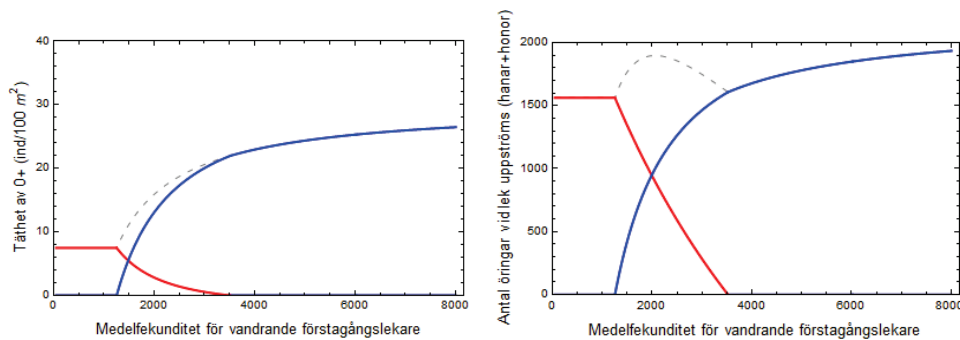
där  $Z_g$  beskrivs av ekv. 24. Existensgränser för den vandrande och den stationära populationen visas grafiskt i figur 17.



Figur 17. Den nedre linjen beskriver den fekunditet som en vandrande population behöver ha för att kunna invadera systemet givet en viss fekunditet hos stationära honor. Den övre linjen beskriver den kombination av fekunditeter som ger en övre gräns för vad den stationära populationen klarar av. Området emellan (gråfärgat) beskriver alltså parameterutrymmet där de två populationerna kan samexistera. Exempel för parametrar;  $K_j = 20\,000$ ,  $p_{as} = 0,5$ ,  $p_{av} = 0,3$ ,  $p_0 = 0,3$ ,  $K_{as} = 6000$ ,  $p_{1S} = 0,018$ ,  $p_{1V} = 0,013$ ,  $q_N = 0,6$ ,  $q_0 = 0,8$ ,  $q_U = 0,8$ ,  $g = 1,3$ ,  $aMax = 3$  (modell med fekunditetsskalering).



Vi ser återigen att fekunditeten hos vandringsfisk måste vara högre än hos den stationära för att vandringspopulationen ska kunna invadera systemet. Är den tillräckligt hög så exkluderas det stationära beståndet, men med rätt balans kan populationerna samexistera. Detta ser vi exempel på i Fig. 18, som visar hur tätheter av 0+ samt antalet aduler vi lek påverkas av medelfekunditeten (från Siljansöring). Vi använder denna modellversion i nästa avsnitt för att visa några tänkbara scenarier för de Siljansöringar som kommer att ha Rotälven som lek område.

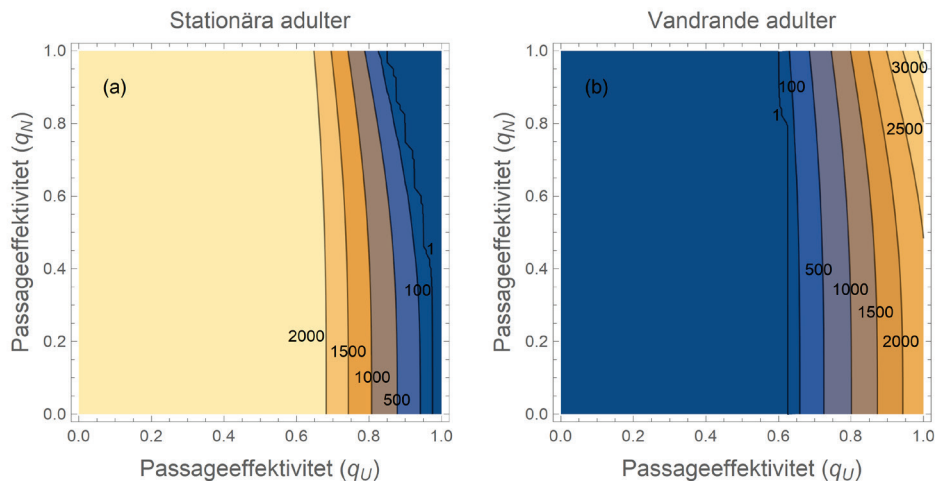


**Figur 18. (a) Tätheten av yngel (0+) och (b) antal öringar vid lek som en funktion av medelfekunditeten för vandrande förstagångslekare (Fekv). Stationär population visas i rött och vandrande i blått. Exemplet är baserat på Siljansöring. Parametrar:  $p_{as} = 0,4$ ,  $q_0 = 0,9654^3$ ,  $q_U = 0,8^3$ ,  $aMax = 3$ ,  $g = 1,4$ ,  $p_{av} = 0,3$ ,  $q_N = 0,95^3$ ,  $p_{1v} = 0,01$ ,  $p_{1s} = 0,03$ ,  $K_{as} = 3000$ ,  $p_0 = 0,3$ ,  $F_s = 500$ ,  $K_j = areaHa * max0Density * 100$ ,  $areaHa = 117$ ,  $max0Density = 30$ .**

### 2.2.3 Exempel Siljansöringar

Här använder vi ett exempel med vandrande Siljansöringar som tar sig till Rotälven för lek för att belysa hur passageeffektiviteterna uppströms och nedströms påverkar möjligheten att få ett livskraftigt vandringsbestånd. I Rotälven finns även ett stationärt öringbestånd. Här presenteras ett scenario där medelfekunditet för "stationär" öring uppströms fiskvägen (Fig. 19a) är satt till 500 ägg och där en medelfekunditet för vandringspopulationen (Fig. 19b) är satt till 3000 ägg. För den stationära öringen motsvarar det en vikt på 0,5 kg för förstagångslekande honor och för vandringsöringen motsvarar en medelvikt på 2,7 kg. I detta exempel har bärkapaciteten satts till 351 000 individer (0+, baserat på arean 117 ha och maxtäthet 30 ind./m<sup>2</sup>), men eftersom resultaten är direkt proportionella mot bärkapaciteten kan resultaten enkelt skalas om. Om bärkapaciteten är t ex 1/100 blir också antalet honor vid lek 1/100 av de som redovisas i dessa scenarier. Exemplet syftar också till att belysa betydelsen av storleken på de stationära lekfisharna (vilket påverkar deras fekunditet). Parametervärden presenteras och diskuteras i Asklund (2021). Där visas exempel med olika smoltöverlevnad, vilken har en osäker uppskattning. Vi använder till skillnad från Asklund (2021) en modell med bärkapacitet för stationära aduler. Nedan visar vi påverkan av passageeffektivitet, där det finns tre fiskpassager som de vandrande individerna behöver passera. I Fig. 19 anges det geometriska medelvärdet för passagerna, vilket betyder att om t.ex. 0.8 i figuren motsvarar  $q_U = 0,8^3$  i modellen. Modellversionen är beskriven ovan (ekv. 37-42), men i detta fall är

det 3 lektillfällen. I denna version har fisken chans att leka igen om den misslyckas, men man bör också beakta att fiskar kan "fastna" mellan kraftverk och att det inte vore orimligt att använda en modellversion där de inte får en ny chans när det finns flera passager.



**Figur 19.** Antalet av stationära aduler (a) och vandrande aduler uppströms vandringshindret (b) som en funktion av passageeffektiviteten upp- och nedströms där stationära öringar har låg fekunditet ( $F_s = 500$ ) jämfört med de vandrande ( $F_v = 3000$ ). Parametrar representerar Siljansöring:  $K_j = 351\ 000$ ;  $p_0 = 0,3$ ;  $p_{av} = 0,4$ ;  $p_{as} = 0,4$ ;  $q_0 = 0,9654^3$ ;  $p_{1s} = 0,03$ ;  $p_{1v} = 0,01$ ;  $aMax = 3$ ;  $g = 1,4$ ;  $Kas = 4940$  (relativt låg bärkapacitet motsvarande 10 individer av 0+ per 100 m<sup>2</sup>).

Vi ser återigen att passageeffektiviteten uppströms är avgörande för den vandrande populationen. Liksom i exemplet med laxarna i Vindelälven uteblir effekten av åtgärder för att öka passageeffektiviteten för nedströmsvandrande fisk om passageeffektiviteten för uppströmsvandrande fisk är lägre än 50-60 %. Man behöver i dessa fall komma upp i minst 80-90 % passageeffektivitet för att det ska bli några större effekter av åtgärder för nedströmsvandrande fisk.

Dessa exempel visar att det är viktigt att ha tillgång till realistiska skattningar av fekunditeterna för både det stationära och det uppströmslekande beståndet. Resultaten visar också att man generellt behöver uppnå hög passageeffektivitet i uppströmsvandringen för att det ska bli en påtaglig positiv effekt av åtgärder för att öka passageeffektiviteten i nedströmsvandringen för vuxna individer. I Asklund (2021) diskuteras även andra aspekter, som påverkan av fiske mm.

## 2.3 SCENARIO 3 – FISKBESTÄNDET SOM LEKER UPPSTRÖMS HAR PELAGISKA YNGEL SOM DRIFRAR NEDSTRÖMS (TYPART ABBORRE)

### 2.3.1 Selektion för och emot ett uppströmslekande beteende

En del arter som lever i sjöar och reproducerar sig där kan även uppvisa vandringsbeteende och leka i närliggande vanligen mindre vattendrag. Här behandlas situationen när larverna som kläcks i ett vattendrag drifrar eller vandrar nedströms till en sjö (eller ett kraftverksmagasin) i ett tidigt stadie och ingen resurskonkurrens förväntas uppstå i själva vattendraget. Detta kan passa populationer av till exempel abborre och mört (möjligen även färna och vissa sikpopulationer). Scenariot gäller även för populationer som huvudsakligen lever i havet och som har - eller har haft- möjlighet att vandra upp i mindre vattendrag för lek, antingen direkt i vattendraget eller i mindre sjöar en bit uppströms i vattendraget.

Anledningen till att vissa populationer uppvisar ett uppströmslekande beteende torde vara att den livshistoriestrategin är tillräckligt framgångsrik jämfört med en helt stationär strategi. I samband med vattenkraftsutbyggnaden skars vandringsvägarna av för många av dessa populationer vilket innebar att de inte längre kunde nå de ursprungliga lekområdena uppströms. Genom att bygga fiskvägar eller riva ut kraftverken skulle man kunna göra det möjligt för sådana populationer att återuppta det uppströmslekande beteendet. Däremot är det inte självklart att det uppströmslekande beteendet kommer att vara fördelaktigt i ett reglerat vattendrag även om konnektiviteten förbättras. Om förlusterna i samband med passagera är högre än fördelarna med vandringsbeteendet kommer sannolikt det uppströmslekande beteendet att selekteras bort, om detta inte redan inträffat eftersom det vanligen gått rätt många år sedan kraftverken byggdes.

Ett av syftena med modellverktyget här är att kunna identifiera populationer där den förväntade responsen till fiskvägar medför att ett framgångsrikt vandringsbeteende kan återetableras. Detta kan ske när de individer som uppvisar det beteendet får en fördel och det är en evolutionärt lyckad strategi. Man kan också fråga sig när vandringsbeteendet medför ett betydande tillskott till populationen som helhet. En evolutionärt lyckad strategi leder ofta till ökad rekrytering, men det är inte säkert att det i sin tur resulterar i en betydande ökning av antal aduler. Här har vi valt att fokusera på vad som är en gynnsam strategi för individen och därigenom en evolutionärt stabil strategi, medan vi också presenterar en del populationstätheter.

Med hjälp av modellen går det alltså att analysera t.ex. vilken passageeffektivitet som skulle behövas för att en vandringsstrategi ska vara lönsam. Det går också att identifiera intressanta populationer där man kan förvänta sig att ett vandringsbeteende skulle kunna återuppstå utifrån t.ex. hur hög dödligheten är i sjön. Flera av parametrarna i modellen kan vara relativt svåra att skatta, och kräva stora arbetsinsatser, men modellen kan ändå hjälpa oss att förstå vad som kan vara viktigt att undersöka (litteraturvärden och antaganden kan också användas i en analys). Först presenteras en modellversion med engångslekare (2.3.2) eftersom det ger enklare lösningar som är lättare att förstå och sedan en version med flergångslekare (2.3.3). I nästa i sektion (2.4) behandlas harr och liknande arter.

### 2.3.2 Två populationer med engångslekare där den ena är stationär och den andra vandrar för lek – med driftande yngel

Här modelleras två populationer, dels en helt stationär population (ekv. 45-46), och dels en population som försöker vandra uppströms för lek och där yngel vandrar eller drifrar tillbaka nedströms (ekv. 47-48). Det saknas täthetsreglering hos ynglen i båda populationerna och större fisk upplever ett täthetsberoende som beskrivs med en bärkapacitet i en logistisk funktion och där fisk från båda populationerna antas konkurrera med varandra (ekv. 46, 48). Detta fungerar även om populationerna regleras av en predator, som t.ex. gädda. I det senare fallet använder man vanligen begreppet jämviktsnivå istället för bärkapacitet, men det fungerar på samma sätt om predatorpopulationen är stabil. Parametrarna som används har samma betydelse som tidigare (Tabell A1).

Som i fallet med öring är det hela den adulta populationen som modelleras, alltså både honor och hanar, och fekunditeten delas därför med 2 i juvenilekvationen. Anledningen till detta är att könsmognadsmönstret är likartat mellan hanar och honor hos abborre och samtidigt blir det nödvändigt att hantera alla individer eftersom vi modellerar en begränsning hos adulterna. Eftersom vi antar att det inte finns något täthetsberoende hos de stationära juvenilerna, beskrivs antalet juveniler i sjön av överlevnaden i sjön ( $s_0$ ) gånger den totala fekunditeten (medelfekunditeten multiplicerad med antal aduler/2, ekv. 45). Stationära aduler påverkas av bakgrundsmortalitet (överlevnaden  $s_1$  från yngel till könsmognad) och av ett täthetsberoende som beskrivs med en logistisk ekvation där även den vandrande populationen ingår ( $N_U$ ) och bärkapaciteten är  $K$  (ekv. 46).

$$N_1 = s_0 * \frac{N_2}{2} * F \quad \text{ekvation 45}$$

$$N_2 = \frac{N_1 * s_1}{1 + \frac{N_{1U} * s_1 + N_1 * s_1}{K}} \quad \text{ekvation 46}$$

$$N_{1U} = s_{0U} * q_0 * q_U * \frac{N_{2U}}{2} * F + s_0 * (1 - q_U) * N_{2U} * \frac{F}{2} \quad \text{ekvation 47}$$

$$N_{2U} = \frac{N_{1U} * s_1}{1 + \frac{N_{1U} * s_1 + N_1 * s_1}{K}} \quad \text{ekvation 48}$$

Ekvation 47 beskriver all avkomma som kommer från populationen som vill vandra, oavsett om vandringen lyckas eller ej. Här antar vi att de som misslyckas med vandringen leker i sjön. Den första termen i ekvationen beskriver tillskottet av juveniler som kläckts i rinnande vatten, och den andra termen beskriver tillskottet av juveniler som kläckts i sjön. En fraktion av honorna kommer att lyckas att vandra uppström ( $q_U$ ), medan fraktionen som misslyckas beskrivs av  $(1 - q_U)$ . Yngel som kläckts uppströms i vattendraget upplever dels en annorlunda bakgrundsmortalitet (som beskrivs med överlevnaden  $s_{0U}$ ), samt en extra mortalitetsrisk i samband med passagen av vandringshindret på väg nedströms (passageeffektiviteten  $q_0$ ). Ynglen som inte fick kläckas i vattendraget har samma överlevnad som de stationära ynglen i sjön ( $s_0$ ). Adulterna som vill vandra för lek (ekv. 48) beskrivs på samma sätt som de stationära adulterna (i ekv. 46), och konkurrerar med dessa.

Uppströmsvandringen kan ge flera möjliga fördelar för ynglen och därigenom för de vuxnas fitness. Vattendraget – som vanligen är mindre än den miljö de kommer ifrån - kan vara en refug från predation, vilket medför högre överlevnad hos ynglen där jämfört med i sjön. Mortalitet för ägg och yngel kan vara hög hos arter som abborre, bland annat på grund av kannibalism. Dessutom kommer troligen ynglen från vattendraget att ha en större storlek än de som kläckts i sjön, vid en given tidpunkt, eftersom temperaturen i vattendraget sannolikt kommer att vara varmare tidigare på året. En större storlek kan medföra att juvenilerna snabbare kan blir så stora att de kommer att de bli mindre utsatta för predation i sjön jämfört med de som föddes i sjön (Claessen et al. 2002), vilket också leder till en ökad överlevnad. En större storlek kan också möjliggöra dietskiften vid en tidigare tidpunkt – vilket kan ha en positiv påverkan på tillväxten (Byström et al. 2012). Dessutom kommer en större storlek att öka överlevnadschanserna under deras första vinter (visat för abborre, Heerman et al. 2009). Här reflekteras både en ökad vinteröverlevnad och en lägre risk att bli uppäten i parametern  $s_{OU}$ . Det är dock viktigt att reflektera över hur den är sammansatt vid eventuell parameterisering. Dessutom är det viktigt att precisera hur man delar in de olika stadierna ( $N_1$  och  $N_2$ ) och därigenom vad som påverkar  $s_0$  och  $s_{OU}$  respektive  $s_1$ .

När vi löser uttrycken för jämviktstätheterna från ekv. 45-48, kan vi se att det inte finns något utrymme för samexistens mellan de två strategierna i denna modellversion (när den ena populationen har en positiv populationstäthet är jämvikten 0 för den andra populationen). Man kan dock tänka sig att andra faktorer - som t.ex. mellanårsvariation, habitatheterogenitet och homingbeteende - kan möjliggöra samexistens (behandlas mer nedan). Jämviktstätheterna beskrivs i ekv. 49-52 och gäller alltså för den stationära respektive den vandrande populationen när de finns ensamma.

Uttrycken för jämviktstätheter för den stationära populationen:

$$N_1 = N_1 = \frac{K(F*s_0*s_1-2)}{2s_1} \quad \text{ekvation 49}$$

$$N_2 = K - \frac{2K}{F*s_0*s_1} \quad \text{ekvation 50}$$

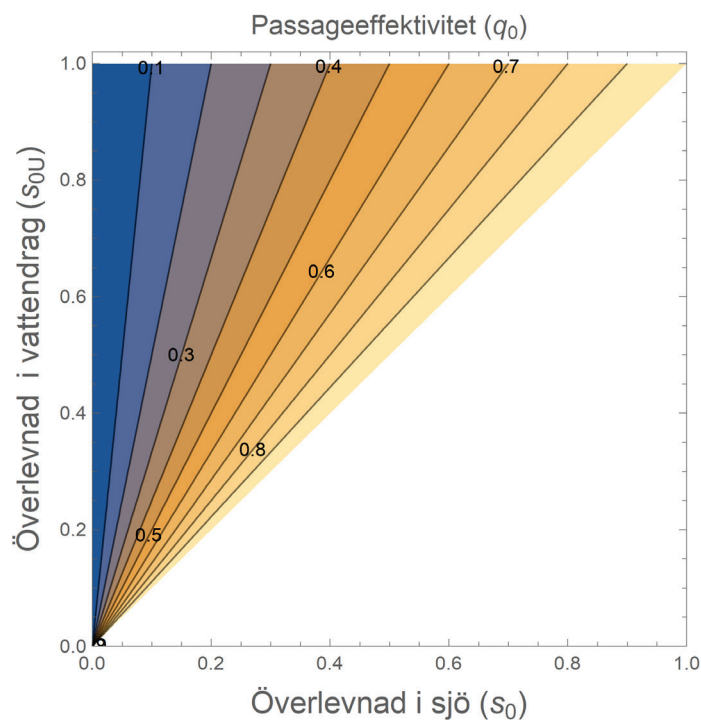
Uttrycken för jämviktstätheter för den vandrande populationen:

$$N_{1U} = \frac{K(F(s_0-q_U*s_0+q_0*q_U*s_{0U})s_1-2)}{2s_1} \quad \text{ekvation 51}$$

$$N_{2U} = K - \frac{2K}{F*s_0*s_1-F*q_U*s_0*s_1+F*q_0*q_U*s_{0U}*s_1} \quad \text{ekvation 52}$$

I detta fall är adulternas situation identiska för de två populationerna, och det är ynglen som skiljer sig åt i mortalitetsparametrar. Alltså blir den population som producerar flest yngel mer framgångsrik, vilket endast beror på skillnader i överlevnad. Mer explicit uttryckt så har den vandrande populationen en mer

fördelaktig strategi (ekv. 51 > ekv. 49) när  $s_{0U} * q_0 > s_0$ . Uttrycket fås av att olikheten  $N_{1U} > N_1$  (ekv. 51 > ekv. 49) förenklas och att man sedan löser ut  $s_0$ . Här vägs den ökade överlevnaden ( $s_{0U} > s_0$ ) - som kan komma av att t.ex. kläckas tidigare i ett habitat utan predation - mot mortaliteten (passageeffektiviteten  $q_0$ ) som ett vandringshinder medför. Produkten av dessa ( $s_{0U} * q_0$ ) bör alltså vara större än överlevnaden i sjön ( $s_0$ ) för att vandrigen ska var fördelaktig, vilket är ett ganska självklart resultat, men ändå relevant. Figur 20 visar vilken passageeffektivitet ( $q_0$ ) som behövs vid olika överlevnad ( $s_{0U}$  och  $s_0$ ) för att vandringsstrategin ska vara gynnsam. I denna enkla modellversion med engångslekare är det alltså bara en strategi som vinner – och resultatet beror av hur mycket överlevnaden hos yngel ökar p.g.a. fördelarna av att kläckas i ett annat habitat, samt hur mycket den minskar p.g.a. vandringshinder. Notera att i fallet med engångslekare (denna modell) antar vi att de vuxna dör efter sitt första reproduktionstillfälle så  $q_0$  påverkar bara ynglen som drifrar nedströms och inte adulterna (parametern  $q_N$  för vuxna introduceras i nästa modellversion, nedan som hanterar flergångslekare).



Figur 20. Ynglens passageeffektivitet nedströms ( $q_0$ ) som behövs för att en vandringsstrategi ska vara gynnsam som en funktion av överlevnaden hos yngel som fötts i ett vattendrag, och överlevnaden hos stationära yngel för alla engångslekare. Notera att  $q_0$  endast påverkar yngel eftersom engångslekare modelleras.

### 2.3.3 Två populationer med flergångslekare där den ena är stationär och den andra vandrar för lek – med driftande yngel

Här modelleras en stationär och en uppströmsvandrande population på liknande sätt som ovan, men i denna modellversion leker fisken flera gånger. Det innebär att passageeffektiviteten för nedströmsvandring hos vuxen fisk också är relevant. Den ökade adulta mortaliteten vid nedströmsvandringen efter lek bestäms av hur många som lyckats vandra upp ( $q_U$ ) och passageeffektiviteten i nedströms riktning för aduler ( $q_N$ ) (se ekv. 56:  $q_U * q_N$ ).

Vi antar nu att det inte tillkommer någon förhöjd mortalitet för honorna vid uppströmsvandringen, även om förflyttningen i sjön och vattendraget innan passagen nås kan var riskabel. På samma sätt som ovan antar vi också att honorna som misslyckas att vandra kommer att leka i sjön, och att deras avkomma kommer att uppleva samma förutsättningar som de stationära juvenilerna (beskrivet i andra termen i ekv. 55). När den avkomman växer upp kommer den att bli en del av populationen med vandringsbeteende - vi antar alltså att det här finns en genetisk bas för beteendet. Alternativt skulle man kunna anta att beteendet är inlärt och endast de fiskar som föds i vattendraget kommer att försöka återvända dit (se sektion med "homing" nedan). Fekunditeten antas i detta fall vara identiskt för återlekare och förstagångslekare ( $F$ ). Överlevnaden för aduler ( $s_A$ ) är också en faktor, som bestäms av mortaliteten för vuxna i sjön.

$$N_1 = s_0 * \frac{N_2}{2} * F \quad \text{ekvation 53}$$

$$N_2 = (N_1 * s_1 + N_2 * s_A) / (1 + U) \quad \text{ekvation 54}$$

$$N_{1U} = s_{0U} * q_0 * q_U * \frac{N_{2U}}{2} * F + s_0 * (1 - q_U) * \frac{N_{2U}}{2} * F \quad \text{ekvation 55}$$

$$N_{2U} = (N_{1U} s_1 + (1 - q_U) N_{2U} s_A + q_U q_N N_{2U} s_A) / (1 + U) \quad \text{ekvation 56}$$

$$\text{där } U = \frac{s_1 * (N_{1U} + N_1) + s_A * (N_2 + N_{2U} * ((1 - q_U) + q_U * q_N))}{K}$$

Som tidigare går det att lösa ekvationssystemet (ekv. 53-56) för att få uttryck för jämviktstätteter. Det finns ingen lösning där alla jämviktstätteter beskrivs av ett positivt uttryck så vi har ingen samexistens i detta fall. Uttrycken för när delpopulationerna är själva presenteras nedan i ekv. 60-63. Det kan dock finnas andra mekanismer som möjliggör samexistens. Om det finns en kostnad för att vandra till biflödet för lek, i form av ökad dödlighet (från predation och/eller energetisk kostnad) så borde de som har långt till biflödet få betala ett högre pris. En sådan rumslig variation skulle kunna leda till att vi får ett bestånd med partiell migration, där det är lönsamt att vandra om man befinner sig nära biflödet. Även "hemvändande" eller "homing beteende" kan leda till samexistens (diskuteras i senare delar).

Eftersom denna rapport handlar om konnektivitetens betydelse så är det av speciellt intresse att analysera vad som krävs för att ett vandringsbeteende ska kunna existera och vilka faktorer som bestämmer vilken strategi som är mest fördelaktig. Vi börjar med att ta fram invasionskriterier för vandringsstrategin. För att få dessa tar vi först den dynamiska ekvationen som beskriver vandrande aduler (ekv. 56), sedan sätter vi in det dynamiska uttrycket för deras juveniler (ekv. 55) samt jämviktuttrycken för stationära juveniler (ekv. 60) och aduler (ekv. 61). Detta ger oss ett uttryck som beskriver vandrande aduler (som en funktion av antalet vandrande aduler samt olika parametrar). Från detta uttryck löser vi (igen) ut antalet vandrande aduler och sedan sätter vi det uttrycket till större än noll ( $N_{2U} > 0$ ). Uttrycket i ekvation 57 beskriver vilka förutsättningar som gäller för att vandringsstrategin ska kunna invadera i ett system där den stationära strategin är vid jämvikt.

$$\frac{K q_U (F s_1 (s_0 - q_0 s_{0U}) + 2 s_A (1 - q_N))}{F s_1 (q_U s_0 - s_0 - q_0 q_U s_{0U}) - 2 s_A (1 - q_U + q_N q_U)} > 0 \quad \text{ekvation 57}$$

Det kan ibland vara svårare för en population att "invadera i ett system" än att "finnas kvar om den är där från början". Men i detta fall blir det ingen skillnad mellan dessa situationer. Det visar sig att det blir samma uttryck (som ekv. 57) när vi jämför jämviktstätheter av aduler med de olika strategierna ( $N_{2U} > N_2$ ). Vi tar då uttrycken för populationstätheterna vid jämvikt – när endast en population är närvarande - och låter uttrycken för juvenil täthet (ekv. 53 och 55) ersätta antal juveniler ( $N_1$  och  $N_{1U}$ ) i respektive adulekvation (ekv. 54 och 56). Efter det löser vi ut tätheten av aduler ( $N_2$  och  $N_{2U}$ ) från dessa ekvationer och undersöker sen när  $N_{2U} > N_2$ . Det ger alltså i det här fallet samma resultat oavsett om vi strikt ser på invasionskriteriet eller om vi jämför jämviktstätheter.

Vi fortsätter med att undersöka olikheten (ekv. 57) för att se vilka kriterier som gäller för när vandringsstrategin är fördelaktig. Vi kan förenkla uttrycket genom att lägga in antagandet om vilka värden olika parametrar kan ha (t.ex. att de är i intervallet 0-1 eller att de är  $>0$  etc.). Efter förenkling av olikheten får vi ett uttryck där vi kan lösa ut olika parametrar, t.ex.  $q_N$ . Ekvation 58 beskriver följaktligen vilket passageeffektivitet nedströms ( $q_N$ ) som behövs för att en vandrande strategi ska lyckas som en funktion av andra parametrar.

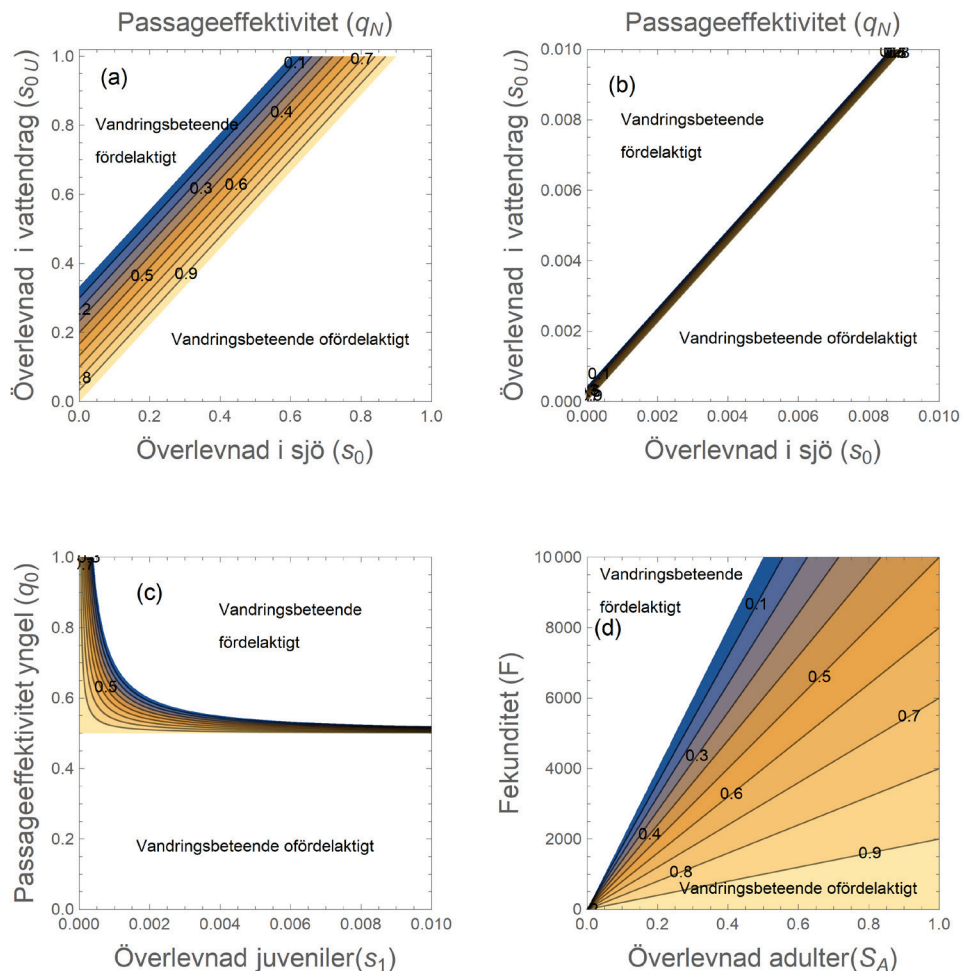
$$q_N > \frac{F s_1 (s_0 - q_0 s_{0U})}{2 s_A} + 1 \quad \text{ekvation 58}$$

En intressant aspekt med invasionskriteriet (ekv. 58) är att uppströms passageeffektivitet inte har någon betydelse. Det följer av att vi har valt att fiskar som misslyckas med uppströmsvandringen kan leka i sjön istället och att den avkomman som föds i sjön också kan vandra. På så vis blir det ingen kostnad för att misslyckas med att vandra jämfört med den stationära populationen och det skapar ett skarpt avbrott i parameterutrymmet mellan när olika strategier är fördelaktiga. Om strategin är vandra är bättre så är den bättre – oavsett om bara en liten del av populationen lyckas att vandra. Om man däremot antar att fiskarna vill återvända till där de själva föddes för att leka, alltså att de som föds i sjön kommer att sakna vandringsbeteende och att det finns ingen eller liten genetisk bas för



beteendet, så kan resultaten se annorlunda ut (se nedan). Vi noterar vidare att invasionskriteriet är oberoende av bärkapaciteten, men att det är mer komplicerat än exemplet med semelpari ovan ( $q_0 > s_0/s_{0U}$ ).

Vi fortsätter med att se vilken passageeffektivitet nedströms ( $q_N$ ) som behövs för adulterna för att den vandrande strategin ska vara lyckosam som en funktion av olika parametrar (Fig. 21). Skillnaden i juvenil överlevnad mellan de olika strategierna ( $s_0$  och  $s_{0U}$ ) är som för det semelpara fallet väldigt viktig för om vandringsstrategin ska vara framgångsrik (Fig. 21 a-b). Likt tidigare måste överlevnaden för yngel som kläcks i vattendraget vara högre. När den "gemensamma överlevnaden" ( $s_1$ ) är relativt låg, Fig. 21a) får vi ett relativt "brett spann av värden på  $s_0$  och  $s_{0U}$ " där  $q_N$  har betydelse för vilken strategi som är bäst. När  $s_1$  är relativt hög (Fig. 21b) får vi en abrupt gräns för när vandringsstrategin blir lyckosam. Det är alltså viktigt hur fördelning av mortalitet sker, inte bara mellan  $s_0$  och  $s_{0U}$  men även  $s_1$ .



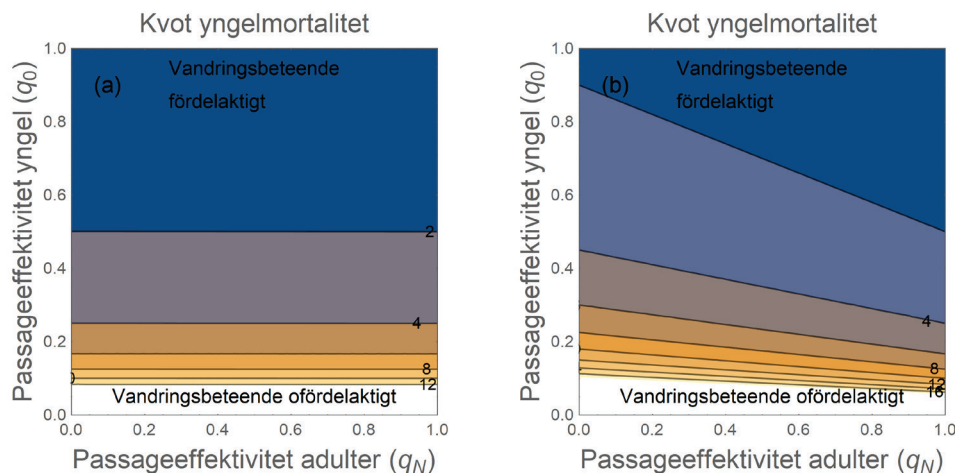
Figur 21. Adulternas passageeffektivitet nedströms ( $q_N$ ) som behövs för att en vandringsstrategi ska vara gynnsam som en funktion av; (a-b) överlevnaden hos yngel som fötts i ett vattendrag samt överlevnaden hos stationära yngel, i (a) med låg gemensam yngelöverlevnad d.v.s.  $s_1 = 0,0005$  (t.ex.  $s_1 * 0,5 = 0,00025$  total juvenilöverlevnad), och i (b) med hög gemensam yngelöverlevnad d.v.s.  $s_1 = 0,25$  (t.ex.  $s_1 * 0,001 = 0,00025$ ), och i (c) som en funktion av passageeffektivitet för yngel och yngelöverlevnad samt i (d) som en funktion av fekunditet och adult överlevnad. Standardparametrar är:  $F = 10\ 000$ ;  $s_{0U} = 0,5$ ;  $s_0 = 0,25$ ;  $s_1 = 0,0005$  eller  $0,25$ ;  $s_A = 0,5$ ;  $q_0 = 0,9$  för flergångslekare. Den lägsta passageeffektivitet som plottas är  $0,1$ .

Passageeffektiviteten för yngel spelar också roll, och måste vara relativt hög för att vandringsbeteendet ska vara fördelaktigt. I Fig. 21c har vandringynglen dubbelt så hög överlevnad som de som kläcks i sjön. Passageeffektiviteten måste i just det exemplet vara minst 0,5 för att vandringsstrategin ska ha en chans. Hög fekunditet gynnar vandringsbeteendet medan hög adult överlevnad gynnar strategin som inte vandrar (Fig. 21d).

Eftersom relationen mellan överlevnaden i vattendraget jämfört med den i sjön är så viktig har vi även gjort en variant av invasionskriteriet där vi lägger in parametern  $z_g$  som beskriver relationen mellan  $s_0$  och  $s_{0U}$ , där  $s_{0U} / s_0 = z_g$  (ekv. 59). Vi ser här hur olika parametrar påverkar hur hög kvoten måste vara för att vandringsstrategin ska lyckas (ju högre överlevnaden för ynglen i vandringspopulationen är – desto högre  $z_g$ ). Notera först att om  $q_N = 1$ , är det bara  $1/q_0$  som avgör, och ju högre  $q_N$  är desto mindre påverkan har de andra parametrarna i högra termen. Vi ser att  $s_0$ ,  $s_1$  och  $F$  har samma effekt (ökande rekrytering),  $q_0$  en liknande och  $s_A$  en omvänd effekt.

$$z_g > \frac{1}{q_0} + \frac{2 s_A(1-q_N)}{q_0 s_0 s_1 F} \quad \text{ekvation 59}$$

Med standardvärden och för en stor del av parameterutrymmet (Fig. 22a) är det  $q_0$  som bestämmer vilken relativ yngelmortalitet som behövs för att vandringsstrategin ska vara fördelaktig. Med väldigt låg fekunditet ( $F$ ), låg gemensam juvenil överlevnad ( $s_1$ ) eller låg överlevnad i sjön ( $s_0$ ) får även  $q_N$  betydelse (Fig. 22b). Detta gäller också när  $s_A$  är högt.



Figur 22. Kvoten mellan överlevnaden hos yngel som fötts i ett vattendrag över överlevnaden hos stationära yngel ( $s_{0U} / s_0 = z_g$ ) som behövs för att en vandringsstrategi ska vara gynnsam som en funktion av passageeffektivitet nedströms för yngel ( $q_0$ ) och adult ( $q_N$ ). I (a) med hög gemensam yngelöverlevnad dvs  $s_1 = 0,25$ , och i (b) med låg gemensam yngelöverlevnad dvs  $s_1 = 0,0005$ . Standardparametrar är  $F = 10\,000$ ,  $s_0 = 0,25$ , och  $s_A = 0,5$ .

### Populationstätheter

Vi fortsätter med att se på hur tätheten av vuxen fisk i populationerna med olika strategi påverkas av olika parametrar. Uttrycken för populationstätheter för populationerna -när de är själva - beskrivs av ekv. 60-61 (stationär) och ekv. 62-63 (vandrande).

För stationära (när själv):

$$N_1 = \frac{K(-2+F s_0 s_1)}{2 s_1} \quad \text{ekvation 60}$$

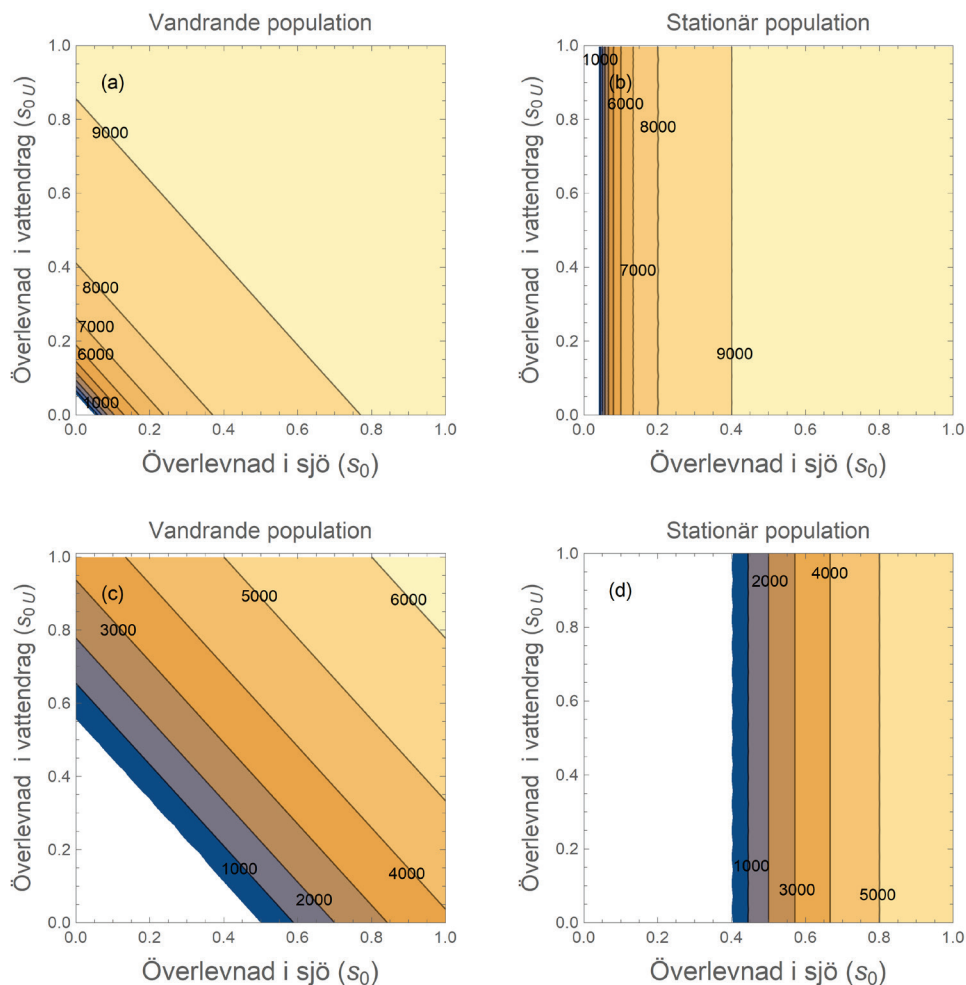
$$N_2 = \frac{K(-2+F s_0 s_1)}{F s_0 s_1} \quad \text{ekvation 61}$$

För vandrande (när själv):

$$N_{1U} = \frac{F K ((q_U-1) s_0 - q_0 q_U s_{0U})(2+F((q_U-1) s_0 - q_0 q_U s_{0U}) s_1 - 2(1+(q_N-1)q_U) s_A)}{2 F (s_0 - q_U s_0 + q_0 q_U s_{0U}) s_1 + 4 (1+(q_N-1)q_U) s_A} \quad \text{ekvation 62}$$

$$N_{2U} = K - \frac{2K}{F(s_0 - q_U s_0 + q_0 q_U s_{0U}) s_1 + 2(1+(q_N-1)q_U) s_A} \quad \text{ekvation 63}$$

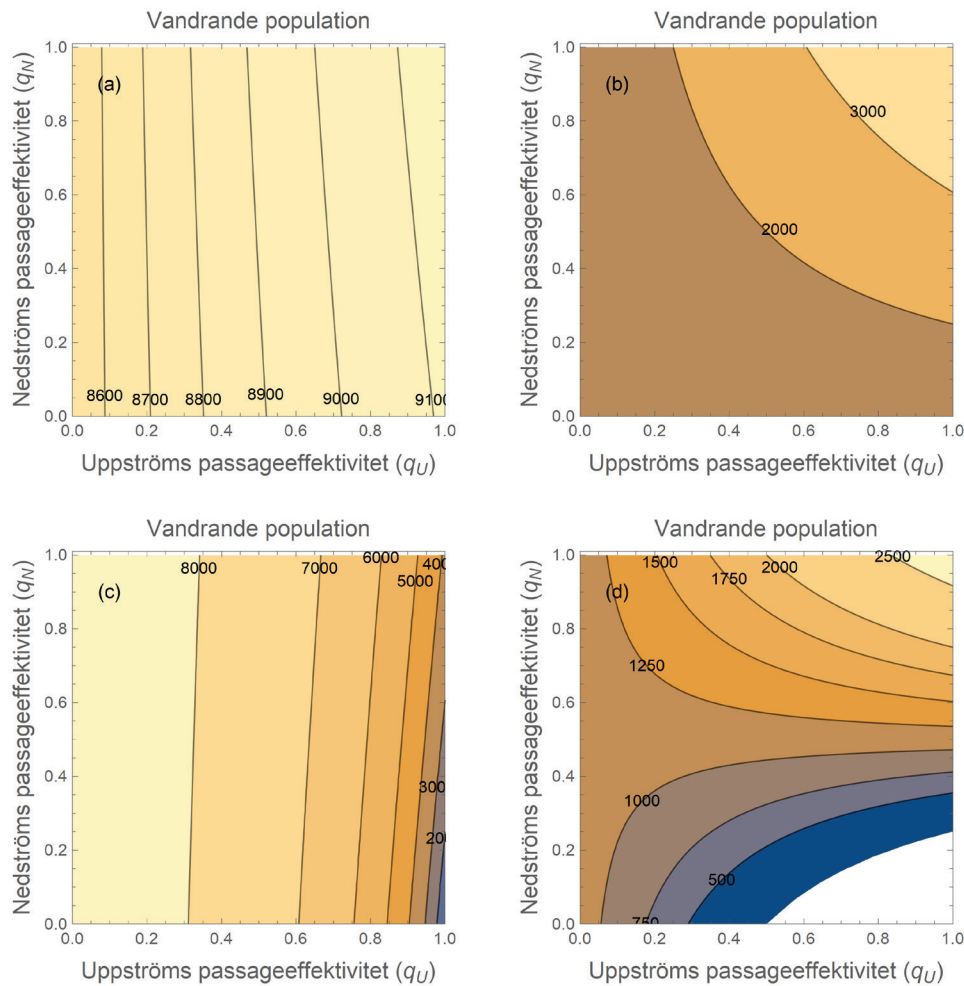
Återigen ser vi på överlevanden hos juveniler från populationerna med olika strategier, men nu visar vi vilken effekt dessa har på antalet vuxna fiskar (Fig. 23). Den stationära populationen påverkas förstås inte av överlevnaden i vattendraget (eller mer specifikt yngelöverlevnaden hos den vandrande populationen), medan den vandrande populationen också påverkas av överlevnaden hos yngel som inte kläckts i vattendraget eftersom en del av dess yngel kläcks i sjön.



**Figur 23.** Adult täthet som en funktion av överlevnaden hos yngel som fötts i ett vattendrag och överlevnaden hos stationära yngel, i a-b) visar ett exempel med relativt hög överlevnad hos ynglen ( $s_1 = 0,005$ ), medan c-d) visar ett exempel där överlevnaden är relativt låg ( $s_1 = 0,0005$ ). Vänstra paneler visar en vandrande och högra paneler en stationär population. Standarsparametrar;  $F = 10\ 000$ ,  $K = 10\ 000$ ,  $q_N = 0,5$ ,  $q_U = 0,5$ ,  $q_0 = 0,9$ ,  $s_A = 0,5$ .

När kombinationen av överlevnaden och fekunditet är relativt hög påverkas tätheten av vuxen fisk inte mycket av yngelöverlevnaden (exempel visas i Fig. 23 a-b), medan ett större parameterutrymme kan undersökas i modellverktyget). Vandringsstrategin kan dock hjälpa arten och leda till fler vuxna i situationer där mortaliteten hos yngel i sjön är hög - vilket är rätt självklart- men ändå värt att påpeka. När fekunditet eller yngelöverlevnad är låg, finns det större utrymme för att få en positiv effekt på antalet vuxna av att en vandringspopulation etablerar sig (Fig. 22 c-d).

Vidare undersöker vi hur passageeffektiviteten ( $q_N$  och  $q_U$ ) påverkar tätheten av vuxna i den vandrande populationen (Fig. 24, med parametrar som gör den jämförbar med den stationära populationen i Fig. 23).



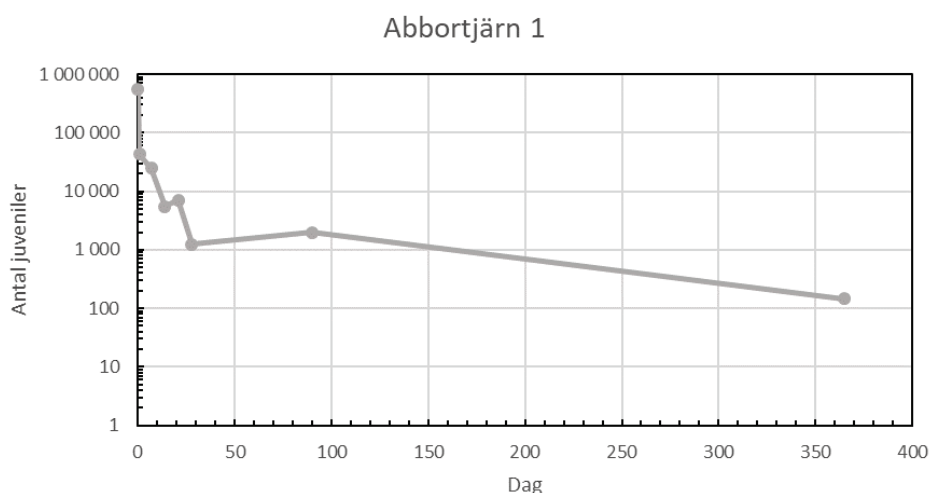
**Figur 24.** Adult täthet hos den vandrande populationen som en funktion av uppströms ( $q_U$ ) och nedströms ( $q_N$ ) passageeffektivitet, i a) med relativt hög överlevnad ( $s_1 = 0,005$ ), och i b) med lägre överlevnad ( $s_1 = 0,0005$ ), i c), med sänkt överlevnad i bäcken ( $s_{0U} = 0,05$ , annars som i a;  $s_1 = 0,005$ ), i d) med låg överlevnad ( $s_1 = 0,0005$  som i b) och med lägre nedströms passageeffektivitet för yngel ( $q_0 = 0,7$ ). Standarsparametrar;  $F = 10\ 000$ ,  $K = 10\ 000$ ,  $q_0 = 0,9$ ,  $s_A = 0,5$ ,  $s_1 = 0,005$  eller  $0,0005$ .

Vid relativt hög yngelöverlevnad (och/eller fekunditet) spelar det relativt liten roll för tätheten av vuxna ifall någon leker i vattendraget (uppströmsvandringen  $q_U$ ) och mortaliteten för vuxna vid nerrvandring har nästan ingen betydelse (Fig. 24a). Kom ihåg att lek sker i sjön om uppströmsvandringen misslyckas. Vid lägre yngelöverlevnad (också vid låg fekunditet) har passageeffektiviteten i båda riktningarna betydelse (Fig. 24b). När passageeffektivitet uppströms är hög (vilket gör att många vandrar upp) samtidigt som passageeffektiviteten ner är låg så blir dödligheten hög för vandringspopulationen (Fig. 24 c-d nedre högra hörnet). Detta blir mycket mer uttalat vid lägre fekunditet (Fig. 24d). Vid lägre uppströms passageeffektivitet ( $q_U$ ) så "buffrar sjön". Passageeffektiviteterna är alltså inte så betydelsefulla för populationstätheterna när fekunditet och överlevnad är relativt hög. Det är vid låg fekunditet och vid låg överlevnad som de kan ha större påverkan. Större parameterutrymme (motsvarande Fig. 24) kan undersökas i modellverktyget (FiMod4 Abborre).

Vi har alltså två olika situationer som återkommer. Vid hög fekunditet och hög överlevnad hos ynglen är återlekare och parametrar som påverkar rekryteringen till det adulta stadiet inte så viktiga. Vid låg fekunditet och låg överlevnad påverkas populationen mer av hur många aduler den kan få fram – och då spelar återlekare och rekryter en större roll. När det som i detta fall saknas täthetsberoende i det juvenila stadiet blir det inte så stor skillnad på om det är minskad fekunditet eller minskad överlevnad hos yngel som göra att det blir färre rekryter.

Återleken blir mindre viktig i en situation när det bara är resursbegränsning i det adulta stadiet. När det inte finns konkurrens mellan yngel (eller andra begränsning i yngelstadiet) så behövs det så lite för att "fylla på" det adulta stadiet. Man skulle kunna argumentera för att arter som abborre, som har relativt hög fekunditet jämfört med salmonider, borde kunna nå en nivå på produkten av fekunditet och överlevnad som resulterar i höga populationstätheter relativt enkelt. Men samtidigt kan yngelöverlevnaden vara mycket låg pga. kannibalism och den kan variera mycket över tid i samma sjö (Persson et al. 2004).

I våra exempel har vi valt fekunditet ( $F = 10\,000$ ) utifrån abborrens reproduktiva förmåga, men denna varierar med storlek (och även resurstillgång). Treasure (1981) uppskattade att en abborre på 14,5 cm lägger 6 711 ägg medan en hona på 34,5 cm lägger 77 978 ägg). I våra standardparametrar har vi valt att lägga mer av juvenilernas mortalitet på  $s_1$  ( $s_1 = 0,0005, 0,001$  eller  $0,005$ ) och sedan plottat  $s_0$  och  $s_{0U}$  (och låtit dessa vara relativt höga). Det kan dock vara väldigt hög yngelmortalitet under den första perioden. Men om vi väljer exempelvis  $s_0 = 0,5$  ger det t.ex.;  $s_0 * s_1 = 0,5 * 0,001 = 0,0005$ . Vilket är jämförbart med en uppskattning av mortalitet ( $s_0 * s_1 = 0,000258$ ) som gjorts i ett enartsbestånd med abborre där kannibalismen under första veckan var väldigt hög (Byström 2000, Fig. 25).



Figur 25. Utvecklingen av antal juveniler över tid från sjön Abbortjärn 3 i Västerbotten. Från kläckning till antalet 1+ året efter. Endast 1 procent av ynglen fanns kvar 2 veckor efter kläckning, och efter ett år uppskattades endast 0,026 % finnas kvar (omarbetad från Byström 2000).

Det är alltså inte självklart att abborre kommer att ha en så hög nivå på fekunditet och överlevnad så att den kommer att gynnas av en passage oavsett hur dåligt den fungerar (hur lågt  $q_N$  är) eftersom yngelmortaliteten kan vara hög. Notera också att förändringen i tätheten av vuxna kan vara rätt abrupt (Fig. 24c). Att se på antalet individer är som sagt inte samma sak som att se på gränsen för när en vandringsstrategi är lönsam (den kan vara lönsam även när reproduktion och överlevnad är hög, Fig. 21). Där var det centrala skillnaden i överlevnad hos yngel som kläckts i sjön ( $s_0$ ) jämfört med överlevnaden hos yngel som kläckts i vattendraget, och att mortalitet i samband med vandringshinder måste balanseras av en högre "grundöverlevnad" hos vandringspopulationen (reflekterat i  $q_0 > s_0/s_{0U}$ , se ovan). Vandringsbeteende kan alltså var fördelaktigt för individen även om det inte leder till några större förändringar i populationstätheter.

#### *Återvändare eller "homing beteende"*

I det vi presenterat hittills har vi låtit fiskarna i vandringspopulationen uppvisa ett vandringsbeteende oavsett om det kläckts i vattendraget eller i sjön. Vi har alltså antagit att vandringsbeteendet har en genetisk bas. Nu antar vi istället att de fiskar som kläcks i sjön kommer att leka i sjön och endast de som kläckts i vattendraget kommer att uppvisa ett vandringsbeteende. Vi antar alltså att fisken uppvisar ett "homing beteende" eller "återvändarbeteende" likt det som finns hos öring och lax. Med detta antagande kan vi få samexistens mellan den stationära och den vandringsstrategin.

Reproduktionen från den delen av vandringspopulationen som leker i sjön beskrivs av den andra termen i ekv. 64 och bidrar till de juveniler som kommer att bli en del av den stationära populationen ( $N_1$ ). Denna term saknas nu förstås från ekvationen som beskriver juveniler som kommer att försöka vandra ( $N_{1U}$ , ekv. 66). Annars är ekvationssystemet (64-67) likt tidigare (ekv. 53-56).

$$N_1 = s_0 * \frac{N_2}{2} * F + s_0 * (1 - q_U) * \frac{N_{2U}}{2} * F \quad \text{ekvation 64}$$

$$N_2 = \frac{K(N_1 * s_1 + N_2 * s_A)}{K + s_1 * (N_{1U} + N_1) + s_A * (N_2 + N_{2U} * ((1 - q_U) + q_U * q_N))} \quad \text{ekvation 65}$$

$$N_{1U} = s_{0U} * q_0 * q_U * \frac{N_{2U}}{2} * F \quad \text{ekvation 66}$$

$$N_{2U} = \frac{K(N_{1U} * s_1 + s_A * N_{2U} * ((1 - q_U) + q_U * q_N))}{K + s_1 * (N_{1U} + N_1) + s_A * (N_2 + N_{2U} * ((1 - q_U) + q_U * q_N))} \quad \text{ekvation 67}$$

När vi löser ekvationssystemet får vi möjlighet till samexistens mellan de olika strategierna. Uttrycken för jämviktstätheterna blir dock långa och komplicerade och vi väljer därför att enbart redovisa invasionskriterierna för vandringsstrategin. Vi får dessutom en lösning där det stationära beståndet existerar självt, men ingen lösning där endast vandringsbeståndet finns. Detta är logiskt med tanke på att all

fisk i vandringspopulationen som misslyckas att vandra blir en del av sjöpopulationen. Vi får här följande invasionskriterium för vandringspopulationen, beskrivet med kvoten mellan yngelöverlevanden i strömhabitatet och i sjön ( $z_h = s_{ou}/s_o$  med homing och  $z_g$  är motsvarande med genetisk bas för beteendet);

$$z_h > \frac{1}{q_0 q_U} + \frac{2 s_A (1 - q_N)}{q_0 s_0 s_1 F} \quad \text{ekvation 68}$$

$$z_h - z_g = \frac{1}{q_0 q_U} - \frac{1}{q_U} \quad \text{ekvation 69}$$

Ser vi på skillnaden mellan detta invasionskriterie och det som beskrev populationer utan homing kan vi konstatera att skillnaden ( $z_h - z_g$ ) beror på  $q_U$  och även  $q_0$  men ej  $q_N$ . Alltså hur stor del av populationen som vandrar uppströms, samt nedströms passageeffektivitet för ynglen. Slutsatsen av denna jämförelse blir att det krävs betydligt större överlevnadsfördelar för ynglen om vandringsbeteendet baseras på homing jämfört med om det har en genetisk bas (om ynglens nedströmsvandringen orsakar dödlighet). I frånvaro av konnektivitesproblem är dock de två scenarierna likvärda.

#### *Diskussion bestånd med driftande yngel - abborre*

Vi beskriver populationerna med en relativt enkel modell, i denna version utan resurskonkurrens hos yngel och med en logistisk tillväxt som begränsar antalet aduler i sjön. Vi beskriver ett yngelstadium och ett stadium för äldre fisk. Vi antar alltså att fekunditet och överlevnad hos äldre fisk inte varierar beroende på ålder och storlek. Betydelsen av återlekare skulle kunna vara större om de hade högre fekunditet – men fortfarande bara i situationer där rekryteringen till det adulta stadiet spelar roll. I praktiken kan konkurrensförmåga bero av storlek och påverka överlevnad, och dessutom kan konkurrens om föda förekomma mellan yngel och vuxna. I storleksstrukturerade modeller av mört och abborre har konkurrensförmågan hos individer av olika storlek visat sig väldigt viktig för dynamiken som uppstår (Persson et al. 1998, Claessen et al. 1999). Juveniler är som regel de bästa konkurrenterna när det gäller en gemensam resurs (Persson et al. 1998), så det är inte orimligt att just detta stadiet saknar resursbegränsning här och att resursbegränsning eller konkurrens främst påverkar det adulta stadiet.

Överlevanden påverkar också hur mycket konkurrens det blir. Kannibalism och predation kan vara viktiga här. I allmänhet gör minskad överlevnad hos vuxen fisk ( $s_A$ ) att situationen bli mer som exemplet med engångslekare (FiMod4 Abborre). Hög mortalitet hos vuxna kan bero på t.ex. förekomst av gädda i sjön. En annan aspekt att beakta är att en ökad rekrytering (pga. att en vandringsstrategi etablerar sig eller ändrade parametrar), kan medföra ett ekologiskt värde för att det produceras mer byten till olika predatorer. Ökad reproduktion kan alltså ha ett ekologiskt värde även om det inte leder till högre populationstätheter och "all extra rekrytering" äts upp av rovfiskar eller andra predatorer. Det är också värt att beakta att en ökad reproduktion kan ge en konkurrensfördel gentemot andra arter. Det kan även finnas situationer när man inte vill gynna t.ex. abborre gentemot andra arter. Till exempel om man misstänker att en ökning av abborre kan



missgynna arter som röding eller harr. Ett annat exempel kan vara att man vill minska eutrofiering som eskalerats av cyprinider som mört. Det är dock ingen garanti att ökad konnektivitet skulle vara lösningen på det problemet eftersom även cyprinider kan vandra till och leka i mindre vattendrag jämfört med där de kom ifrån.

Samexistens mellan strategier förekom inte i modellen där vandringsbeteendet antogs vara nedärvt, men som vi diskuterat kan samexistens vara möjlig om miljön varierar i rummet och/eller över tid, så att det ibland är fördelaktigare med ett stationärt beteende och ibland ett vandringsbeteende. Om det blir väldigt många som leker i vattendraget (uppströms vandringshindret), är det möjligt att det skulle kunna uppkomma täthetsberoende i rekryteringen. Detta är inget vi inkluderat i modellerna, men det skulle kunna leda till samexistens.

Täthetsberoende hos yngel i sjön skulle också kunna skapa möjligheter för samexistens, eller rent generellt andra mekanismer som begränsar den strategi som ökar i täthet.

Vi såg tydligt att "homing beteende" kunde leda till samexistens mellan olika strategier. Det är dåligt känt vad som styr vandringsbeteendet – hur mycket det är drivet av genetik respektive inlärning. Detta är förstås möjligt att detta beror på miljöfaktorer, vilken art och t.o.m. vilken population det handlar om. Det är dock känt att det kan uppstå ekologiska fällor orsakade av vandringsbeteende, dvs. att vissa populationer vandrar trots att detta inte är fördelaktigt och att de då kan uppleva hög mortalitet eller till och med dö ut (Pelicice and Agostinho 2008). Detta tyder på att vandringsbeteendet kan vara djupt rotat och att det kan vara svårt att "evolvera bort", vilket styrker argumentet att nedströmpassagen alltid bör beaktas när man förbättrar uppströmpassagen.

I modellverktyget (FiMod4 Abborre) finns en iteropar version av modellen implementerad (motsvarande sektion 2.3.3). Där går det att få ut populationstätheter när de två populationerna är själva som funktion av olika parametrar, där det enkelt går att ändra t.ex. passageeffektivitet och se vilken effekt det ger. Dessutom kan man undersöka vilken strategi som vinner under olika förutsättningar.

## 2.4 SCENARIO 4 – FISKBESTÅND SOM LEKER UPPSTRÖMS OCH NEDSTRÖMS DÄR YNGEL KAN DRIFTA NEDSTRÖMS (TYPART HARR)

Typarten som beskrivs i detta avsnitt är harr, men denna modell kan även passa in på sik, asp och färna. Här beskriver vi en situation där en population har blivit uppdelad av ett kraftverksbygge men där yngel fortsatt kan drifta nedströms från det övre området till det nedre. I takt med att de växer i storlek försöker de vandra tillbaka uppströms för ytterligare tillväxt och lek. Det kan vara en strömsträcka som blivit uppdelad, men det kan även gälla för situationer när fisken främst växer upp i sjöar och leker i strömvatten. Modellen hanterar bestånden uppströms respektive nedströms som delvis skilda populationer där täthetsberoende och möjlighet till lek finns i båda habitaterna. I denna modellversion beskrivs flergångslekare och delpopulationerna delas in i juvenila och adulta stadier. Täthetsberoendet inträffar i det adulta stadierna och inte i det juvenila stadierna.

Delpopulationen uppströms vandringshindret består av tre komponenter; juveniler som produceras i uppströmshabitatet och stannar där ( $N_{uju}$ , ekv. 70), den adulta stationära delen av populationen ( $N_u$ , ekv. 71), och juveniler som föds i uppströmshabitatet men som drifftar nedströms ( $N_{ujn}$ , ekv. 73). Fraktionen som drifftar nedströms bestäms av  $p_N$ , och passageeffektiviteten nedströms ( $q_0$ ) påverkar ynglens överlevnad (ekv. 72). Juvenilerna som drifftar nedströms försöker vandra tillbaka till uppströmshabitatet. Passageeffektiviteten uppströms ( $q_u$ ) bestämmer hur många som tar sig tillbaka uppströms ( $q_u * N_{uju}$ ). Om de misslyckas blir de kvar i nedströmshabitatet och bidrar till den adulta populationen där ( $N_n$ , ekv. 74, där  $N_{ujn} * (1 - q_u)$  beskriver tillskottet).

Reproduktion förekommer också i nedströmshabitatet och juvenilerna som produceras där ( $N_{nj}$ ) beskrivs av ekv. 73. Vi antar att dessa juveniler inte försöker vandra uppströms. Täthetsberoendet beskrivs med hjälp av en logistisk funktion och återfinns i de adulta stadierna, både nedströms och uppströms vandringshindret. Här antar vi att de fiskar som återvänt uppströms inte kommer att vandra eller drifta nedströms igen, utan att de blir kvar i uppströmshabitatet (alltså kommer passageeffektivitet nedströms inte att påverka vuxna återlekare). Adulter i nedströmshabitatet påverkas av ett täthetsberoende där även fisk som drifftar ner från habitatet uppströms och blivit kvar ingår ( $(1 - q_u) * N_{ujn}$ ), samt bärkapaciteten ( $K_n$ ) i habitatet nedströms (ekv. 73).

Notera att vi här har valt en relativt enkel modell och att de yngel som vandrar tillbaka uppströms inte påverkas av konkurrensen i nedströmshabitatet. Däremot kommer yngel som misslyckats att vandra tillbaka att bli en del av delpopulationen nedström (och då uppleva täthetsberoende). Det innebär att vi antar att fisken antingen vandrar tillbaka tidigt (innan täthetsberoendet), eller inte alls. I realiteten är det troligt att en del individer vandrar vid en senare tidpunkt (efter att täthetsberoendet slagit in, men innan könsmognad).

Ekvationssystem Flergångslekare:

$$N_{uju} = s_J (1 - p_N) N_u f/2 \quad \text{ekvation 70}$$

$$N_U = \frac{s_A N_u + N_{uju} + N_{ujn} q_U}{1 + \frac{s_A N_u + N_{uju} + N_{ujn} q_U}{K_u}} \quad \text{ekvation 71}$$

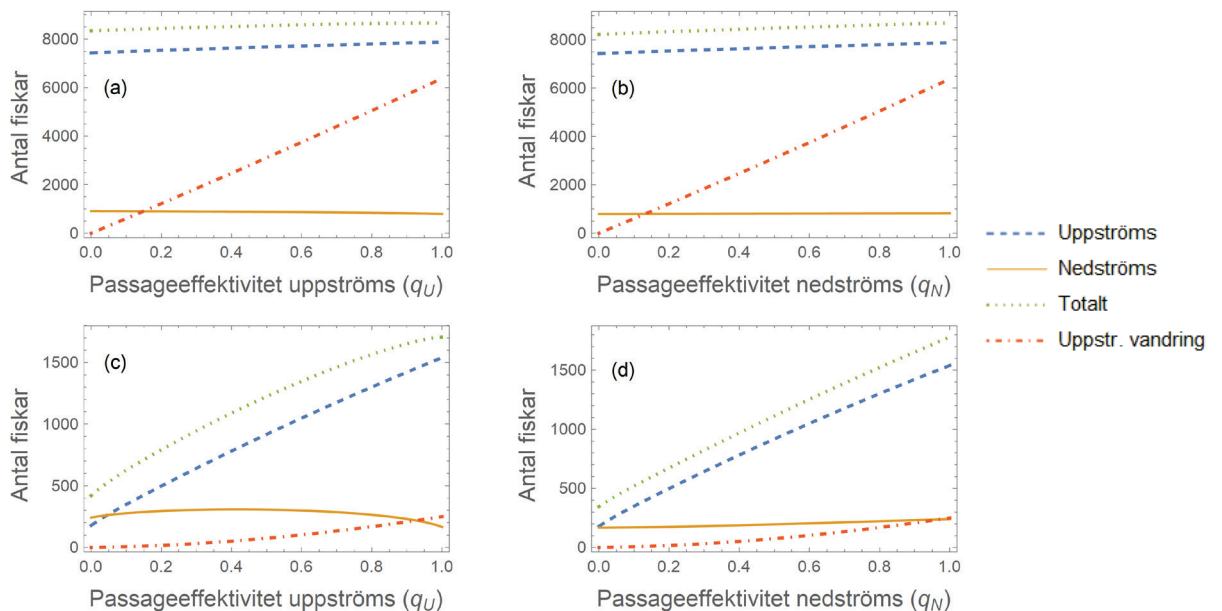
$$N_{ujn} = s_J q_0 p_N N_u f/2 \quad \text{ekvation 72}$$

$$N_{nj} = s_J * N_n * f/2 \quad \text{ekvation 73}$$

$$N_n = \frac{s_A * N_n + N_{nj} + N_{ujn} * (1 - q_U)}{1 + \frac{s_A * N_n + N_{nj} + N_{ujn} * (1 - q_U)}{K_n}} \quad \text{ekvation 74}$$

När vi löser ekvationssystemet för att få uttryck för jämviktstätheter får vi en lösning när båda delpopulationerna är närvarande. Jämviktslösningen är relativt komplicerad och ligger till grund för modellverktyget (FiMod5 Harr). Här undersöker vi hur populationstätheterna svarar på olika parametrar, framför allt passageeffektiviteten. Vi visar olika scenarier där fekunditeten och bärkapacitet i de olika habitaterna varieras. Ett mer fullständigt parameterutrymme finns att tillgå i modellverktyget.

**Produktivt uppströmshabitat iteropar HARR:**



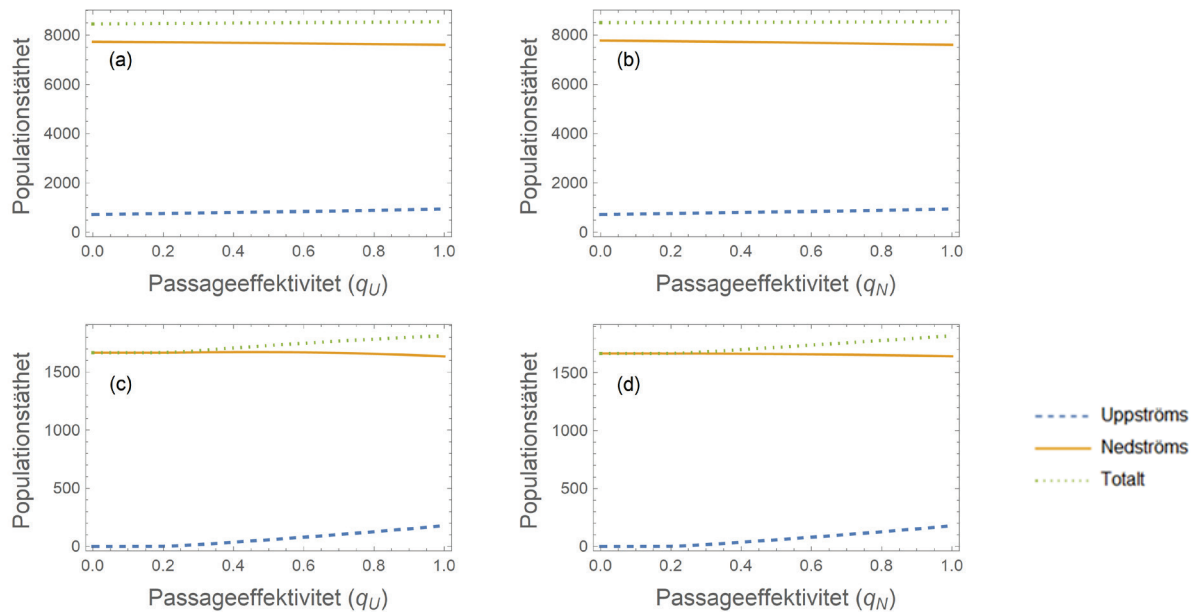
Figur 26. Vuxna fiskar uppströms (blå streckad linje), nedströms (heldragen orange) och det sammanlagda antalet (prickad grön linje), samt antal fiskar som vandrar tillbaka till uppströmshabitatet (röd streck-prickad linje) som en funktion av uppströms passageeffektivitet i (vänster) och nedströms passageeffektivitet i (höger). Uppströmshabitatet är mycket mer produktivt än nedströmshabitatet ( $K_u = 10000$ ,  $K_n = 1000$ ). I (a-b) är fekunditeten relativt hög ( $f = 15\ 000$ ), och i (c-d) är fekunditeten låg ( $f = 3000$ ). Andra parametervärden är  $p_N = 0,2$ ,  $q_0 = 0,9$  (vänster),  $q_U = 0,9$  (höger) och  $s_J = 0,0003$ ,  $s_A = 0,3$ .

Återigen ser vi att fekunditeten är avgörande för betydelsen av passageeffektivitet, men responsen är mer kontinuerligt här (alltså inte lika abrupt som tidigare exempel, sektion abborre). När fekunditeten är hög fyller den lokala rekryteringen på i habitatet uppströms så att passageeffektiviteten har mindre betydelse (Fig. 26 a-b). Med lägre fekunditet kan man tydligt se att det "saknas reproduktion" i det övre produktiva habitatet och att upp- och nedströmsvandring då har stor betydelse för att "fylla på" i det produktiva habitatet (Fig. 26 c-d). En låg överlevnad har samma effekt som låg fekunditet (på liknande sätt som förut, sektion abborre). En högre överlevnad ger alltså resultat som liknar de övre panelerna (Fig. 26 a-b). Notera också att populationerna med låg fekunditet ligger långt ifrån den totala bärkapaciteten som ligger på 11000 individer (adulter) (Fig. 26 c-d).

Om vi tittar närmare på uppströmsvandringen av individer (Fig.26), ser vi två processer. I de övre panelerna (a-b) är det bara själva individerna som vandrar uppströms (röd streck-prickad linje, Fig. 26) som bidrar till ökad täthet ( $N_u$ ) uppströms och dessutom inte i särskilt hög grad eftersom rekryteringen är hög i uppströmshabitatet. Medan när fekunditeten är lägre (c-d) kan vi se att det är uppströmshabitatets positiva effekt på det stationära beståndet som ger upphov till ökningen i antalet fiskar (ökningen i antalet vuxna uppströms är brantare än ökningen i uppströmsvandrande fisk). Det är alltså brist på rekrytering här och reproduktionen från individerna som vandrar tillbaka är viktiga för att upprätthålla den stationära populationen i uppströmshabitatet. Det är inte bara själva individerna som vandrar upp (röd streck-prickad linje) som läggs till, utan deras avkomma som stannar i uppströmshabitatet är också viktig för uppströmsbeståndet. Detta innebär att om ett harrbestånd uppströms bedöms som svagt samtidigt som medelfekunditeten är relativt låg kan det finnas goda förutsättningar att förbättra beståndet genom att åtgärda konnektivitetsproblemen, förutsatt att det är mer än enstaka yngel som driftar nedströms förbi dammen/kraftverket.

En hög överlevnad i passagen nedströms för yngel ( $q_0$ ) resulterar i nästa steg i en större uppströmsvandring vilket förklarar varför responsen till en ökad nedströms passageeffektivitet ( $q_0$ , högra panelerna i Fig. 26) liknar responsen till ökad uppströms passageeffektivitet ( $q_u$ , vänstra panelerna i figur 26). Notera att standardvärdet för uppströms passageeffektivitet är satt högt här ( $q_u = 0,9$ ). Eftersom de flesta avledningsanordningarna för att styra fisk till flyktöppningar och flyktrännor inte fungerar på yngel (ofta galler) torde passageeffektiviteten för nedströmsdriftande yngel vara likvärdigt med överlevnaden via turbiner eller via spill. När fekunditeten är relativt låg kan vi se att nedströmsvandringen bidrar till populationen i nedströmshabitatet vid moderat uppströmsvandring, men effekten är liten (Fig. 26 c-d).

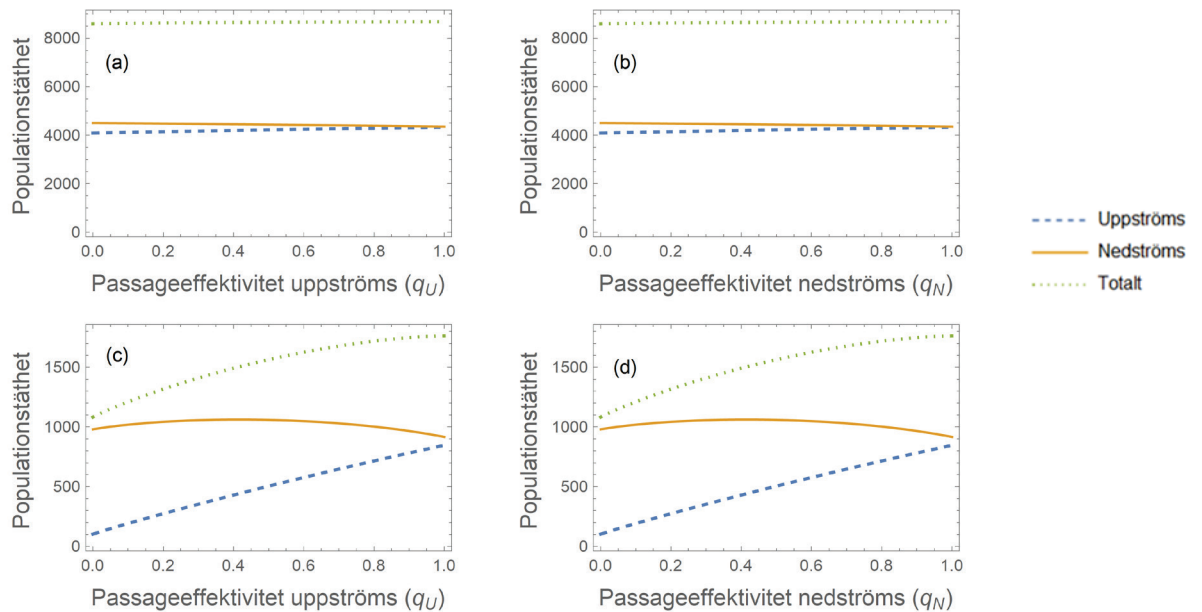
**Produktivt nedströmshabitat iteropar HARR:**



**Figur 27.** Antal vuxna fiskar uppströms (streckad), nedströms (heldragen) och den sammanlagda tätheten (prickad linje) som en funktion av uppströms passageeffektivitet i (vänster) och nedströms passageeffektivitet i (höger), med olika fekunditet. Notera att nedströmshabitatet är mycket mer produktiv ( $K_u = 1000$ ,  $K_n = 10000$ ). I (a-b) är fekunditeten relativt hög ( $f = 15000$ ), i (c-d) är fekunditeten låg ( $f = 3000$ ) Default parametervärden är  $p_N = 0,2$ ,  $q_o = 0,9$  (vänster),  $q_U = 0,9$  (höger) och  $s_j = 0,0003$ ,  $s_A = 0,3$ .

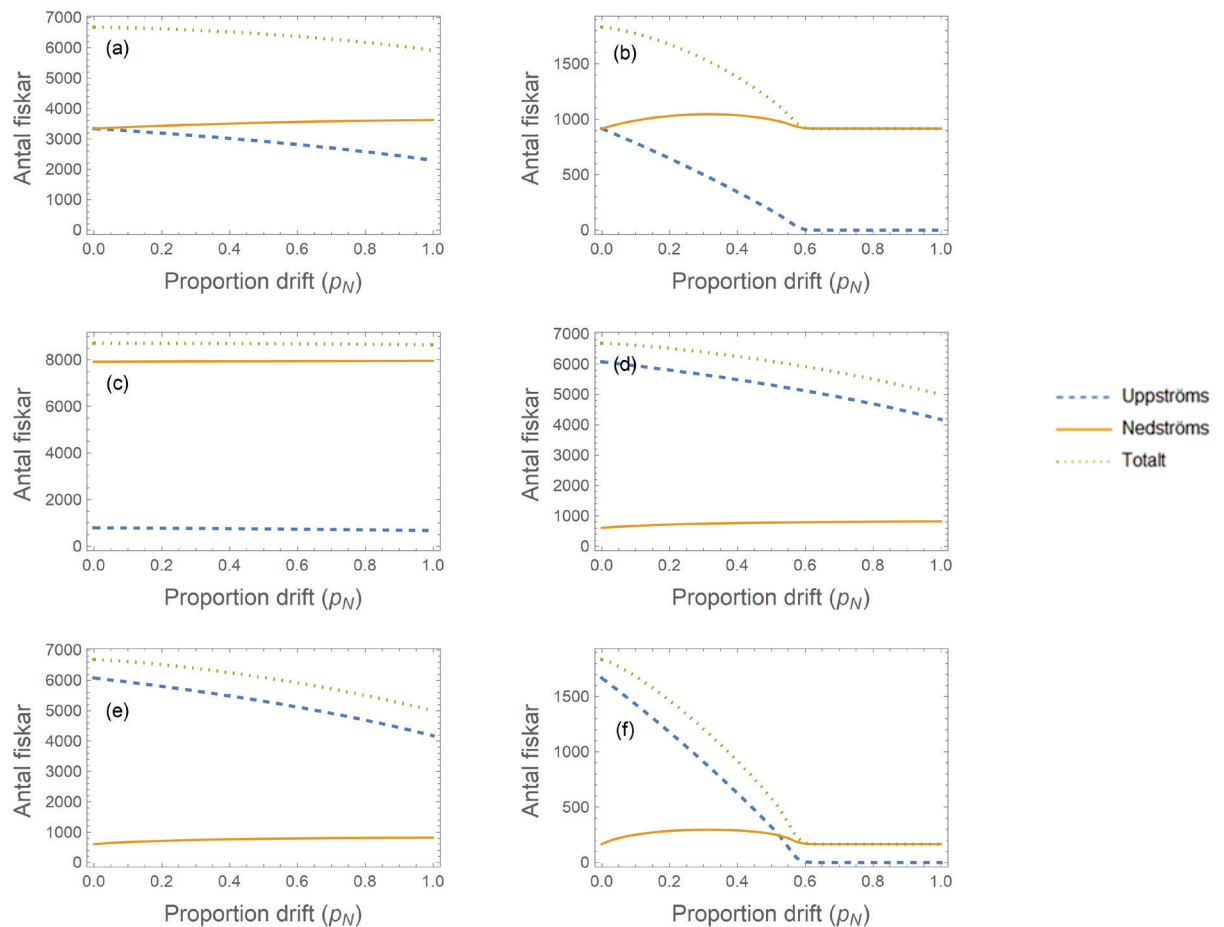
När nedströmshabitatet är mer produktiv har passageeffektiviteten uppströms och nedströms liten betydelse för den totala populationstätheten (Fig. 27). Vid låg fekunditet (Fig. 27 c-d) eller låg överlevnad har passageeffektiviteten en relativt stor betydelse för tätheterna i uppströmshabitatet, men bidraget är så litet att det inte blir så viktigt för totalantalet. Notera att populationstätheterna är väldigt låga i c-d, och ligger långt ifrån bärkapaciteten även när passageeffektiviteten är hög.

**Samma bärkapacitet i båda habitatet iteropar HARR:**



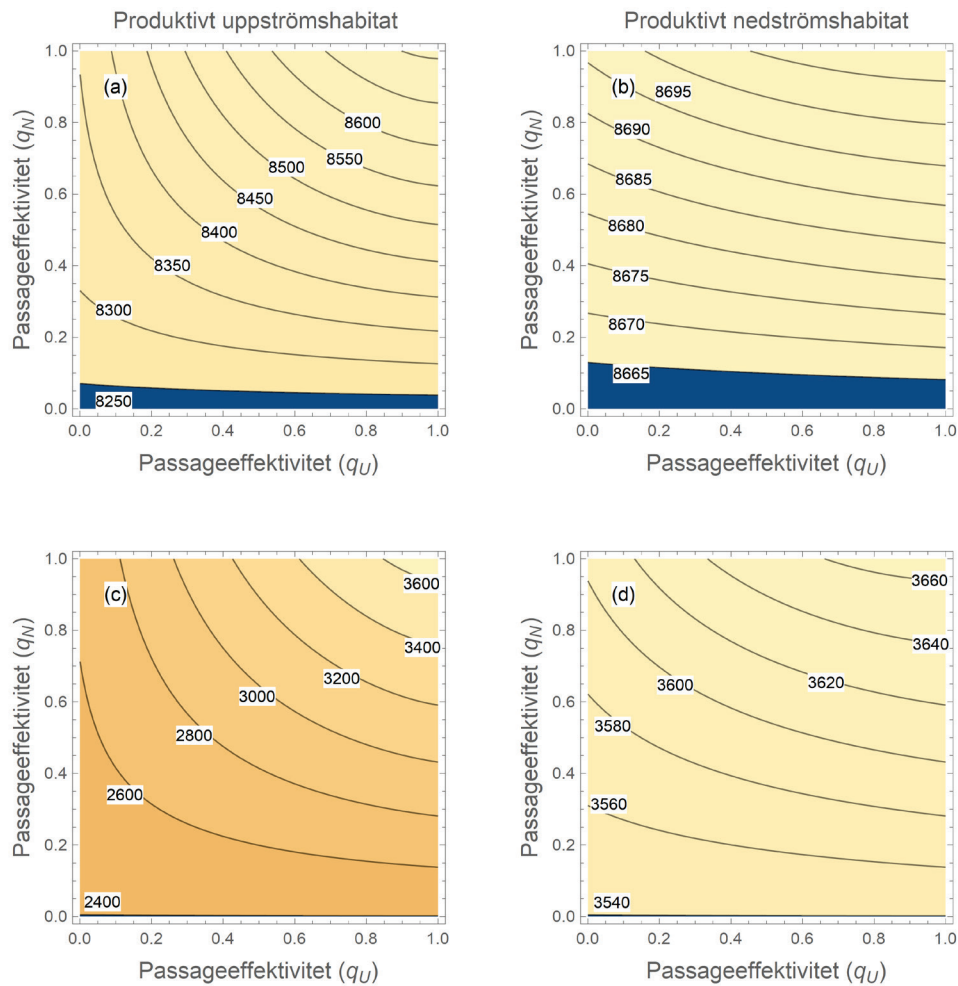
**Figur 28.** Antal vuxna fiskar uppströms (streckad), nedströms (heldragen) och den sammanlagda tätheten (prickad linje) som en funktion av uppströms passageeffektivitet i (vänster) och nedströms passageeffektivitet i (höger), med olika fekunditet. Notera att habitatet är lika produktiva ( $K_u = 55000$ ,  $K_n = 55000$ ). I (a-b) är fekunditeten relativt hög (medelfekunditeten per hon är 100000 ägg och  $f = 15000$ ), i (c-d) är fekunditeten låg ( $f = 3000$ ) Default parametervärden är  $p_N = 0,2$ ,  $q_0 = 0,9$  (vänster),  $q_U = 0,9$  (höger) och  $s_j = 0,0003$ ,  $s_A = 0,3$ .

När bärkapaciteten är likartad i de två habitatet ser vi återigen att passageeffektiviteten har stor effekt på populationstätheterna när fekunditeten är låg och/ eller med låg överlevnad (Fig. 28). Populationerna ligger återigen långt ifrån bärkapaciteten i exemplen med låg fekunditet (Fig. 28 c-d). När fekunditeten är hög har passageeffektiviteten väldigt liten betydelse för det totala antalet fiskar, medan den påverkar fördelningen mellan ned- och uppströmshabitatet litegrann (Fig. 28 a-b). Vid låg fekunditet (Fig. 28 c-d) ser vi en lätt "puckel-formad" respons i antalet vuxna nedströms. Med ökande  $q_U$  blir det först fler eftersom uppströmspopulationen ökar, sedan vid högt  $q_U$  så försvinner hela tillskottet till uppströmshabitatet.



Figur 29. Antal individer i de olika delpopulationerna som en funktion av proportionen som drifrar ( $p_N$ ), i a-b) med samma bärlkapacitet i båda habitaterna ( $K_u = 5500, K_n = 5500$ ), i c-d) med högre bärlkapacitet i nedströmshabitaten ( $K_u = 10000, K_n = 1000$ ), i e-f) med högre bärlkapacitet i uppströmshabitaten ( $K_u = 1000, K_n = 10000$ ). Paneler till vänster har högre fekunditet ( $f = 15000$ ) och paneler till höger har lägre fekunditet ( $f = 6000$ ). Andra parametrar är:  $q_0 = 0,9$ ;  $q_u = 0,7$ ;  $F = 6000$ ;  $s_j = 0,0003$ ;  $s_A = 0,3$ .

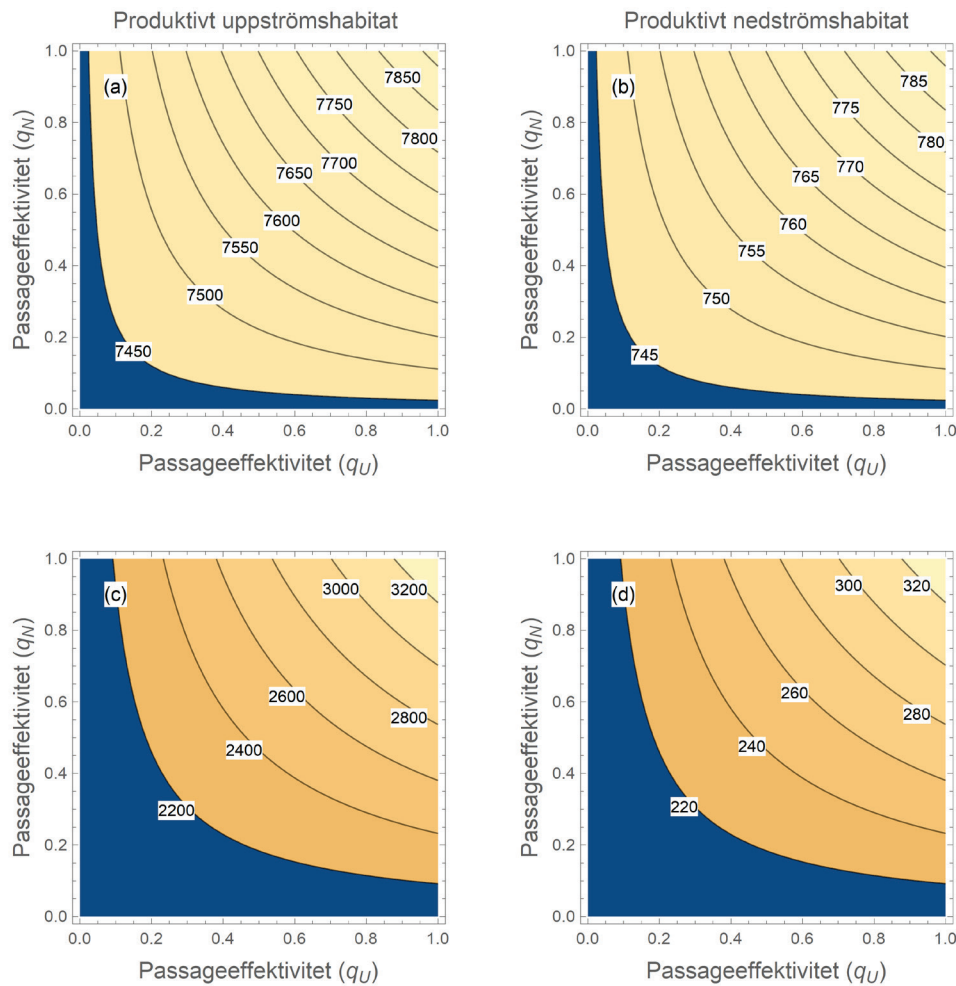
Det kan vara olika faktorer som påverkar hur stor andel av ynglen som drifrar nedströms. Strömshastigheten i kombination med avståndet mellan lekområdena och vandringshindret har dock en avgörande betydelse för om ynglen ska drifra nedströms. Förekomst av sjöar, dammar och reglermagasin saktar ned strömshastigheten och minskar av förklarliga skäl andelen yngel som kan drifra förbi sådana områden, om de inte är födda nära utloppet vill säga. Med en ökande proportion som drifrar nedströms ( $p_N$ ) minskar den totala populationens storlek (Fig. 29). Denna minskning är liten när fekunditeten är hög (samt överlevnad och passageeffektivitet, Fig. 29 vänstra paneler). Minskningen är som störst när uppströmshabitaten är produktivt – det är då bristen på rekryter får störst effekt (Fig. 29f), och liten när nedströmshabitaten är produktivt (Fig. 29d). Blir proportionen drift för hög kan uppströmspopulationen t.o.m. försvinna.



Figur 30, Totala antalet vuxna fiskar som en funktion av passageeffektiviteter (de två delpopulationerna tillsammans:  $N_u + N_n$ ). I de vänstra panelerna är bärlkapaciteten i uppströmshabitatet högre ( $K_u = 10000$ ,  $K_n = 1000$ ) och i de högra är bärlkapaciteten i nedströmshabitatet högre ( $K_u = 1000$ ,  $K_n = 10000$ ). Fekunditeten är hög i de 2 övre panelerna ( $f = 15000$ ), och lägre i den 2 nedre ( $f = 4000$ ), andra parametrar är:  $p_N = 0,2$ ;  $s_j = 0,0003$  och  $s_A = 0,3$ .

Låg fekunditet ger lägre populationstätheter (nedre paneler), men mönstren som beskriver effekten av passageeffektivitet är likartade (Fig. 30). En kombination av högt  $q_u$  och  $q_n$  ger fler individer. Med ett produktivt uppströmshabitat (vänster) har förändringar i passageeffektiviteten uppströms ( $q_u$ ) större effekt. När nedströmshabitatet är mer produktivt (höger) är naturligt nog passageeffektiviteten mindre viktig för det totala antalet individer. Vi går vidare med att se på antalet fiskar i de olika habitaten.

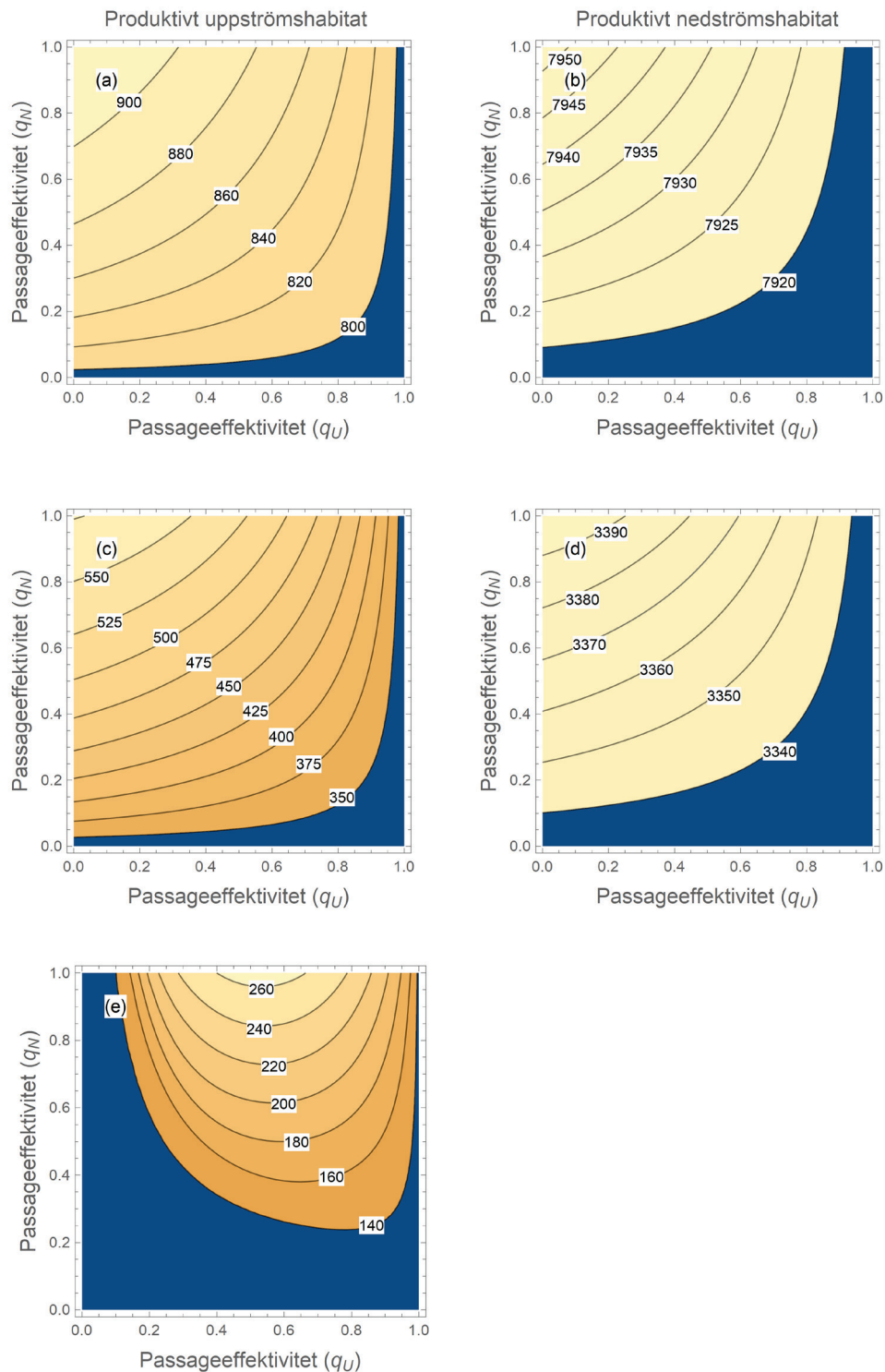




Figur 31. Antal vuxna fiskar uppströms som en funktion av passageeffektiviteter ( $N_u$ ). I de vänstra panelerna är bärkapaciteten i uppströmshabitatet högre ( $K_u = 10000$ ,  $K_n = 1000$ ) och i de högra är bärkapaciteten i nedströmshabitatet högre ( $K_u = 1000$ ,  $K_n = 10000$ ). Fekunditeten är hög i de 2 övre panelerna ( $f = 15\,000$ ), och lägre i de 2 nedre ( $f = 4\,000$ ). ( $p_N = 0,2$ ,  $s_j = 0,0003$ ,  $s_A = 0,3$ ).

Antalet vuxna fiskar ovan vandringshindret påverkas starkt av både  $q_U$  och  $q_N$  (Fig. 31), speciellt när fekunditeten är låg (nedre paneler). Ökande passageeffektivitet i båda riktningarna leder till högre antal vuxna fiskar i uppströmshabitatet.

Nedanför vandringshindret har passageeffektiviteten större betydelse för antalet vuxna fiskar när habitatet uppströms är mer produktivt (Fig. 32, vänster). När habitatet nedströms har högre produktivitet syns samma mönster, men påverkan på populationerna är mindre (Fig. 32, höger). Ökad nedströms passageeffektivitet leder alltid till ett högre antal vuxna fiskar, speciellt när  $q_U$  är lågt. Ökad uppströmsvandring gör i allmänhet att det blir färre vuxna fiskar i nedströmshabitatet (Fig. 32). Men om fekunditeten (eller överlevnaden) är väldigt låg kan vi se en tydlig "puckelform", och högst täthet av vuxna fiskar nedströms fås vid ett intermediärt värde på  $q_U$  (Fig. 32e). Om  $q_U$  är för högt så försvinner alla tillbaka till uppströmshabitatet, om  $q_U$  är för lågt så finns det för få i uppströmshabitatet (ökar  $q_U$  ökar rekryteringen och därigenom driften i uppströmshabitatet). Det är dock inte så många fiskar det handlar om – så det slår inte igenom på totala antalet vuxna fiskar (Fig. 30).



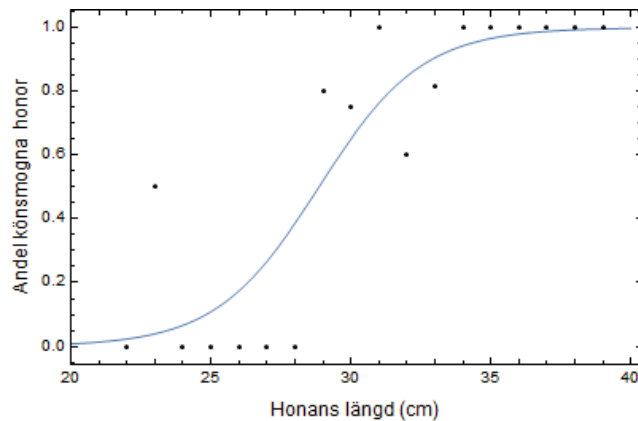
Figur 32. Antal vuxna fiskar nedströms som en funktion av passageeffektiviteter ( $N_u$ ). I de vänstra panelerna (a, c) är bärkapaciteten i uppströmshabitatet högre ( $K_u = 10000$ ,  $K_n = 1000$ ) och i de högra (b, d) är bärkapaciteten i nedströmshabitatet högre ( $K_u = 1000$ ,  $K_n = 10000$ ). Fekunditeten är hög i de två övre panelerna a-b,  $f = 15\,000$ , och lägre i de två nedre c-d,  $f = 4000$ . I panel e) är fekunditeten riktigt låg ( $f = 2850$ ). Övriga parametrar;  $p_N = 0,2$  och  $s = 0,0003$ .

En passage gynnar främst det totala antalet vuxna fiskar om det finns större utrymme till tillväxt och högre bärkapacitet uppströms jämfört med nedströms. Det kan fortfarande vara viktigt för en uppströmspopulation att fiskar vandrar upp när nedströmshabitatet är produktivt, speciellt om reproduktionen är låg eller dödligheten är hög. Om det saknas bra reproduktionslokaler nedström är dessutom nedströmsvandrande yngel viktiga för om det ska finnas fisk där. De individer som drifrar nedströms till områden där de saknar möjligheter till lek har fortfarande goda möjligheter att tillväxa och återvända för lek uppströms. På så vis kan de ha goda möjligheter att undkomma konkurrensen om föda och utrymme i det övre området.

#### *Slutsats och diskussion*

En passagelösning som möjliggör för återvandring ( $qu > 0$ ) av fisk som härstammar från föräldrar uppströms men som drifrar ned förväntas ge betydande tillskott (mer än några procent ökning) till det totala antalet vuxna fiskar (nedströms + uppströms) om ett antal kriterier uppfylls. För det första måste avkomman försöka återvända till området där de föddes. Om beteendet finns kvar bör ansamlingar av fisk av relevanta arter observeras strax nedströms kraftverken eller hindren. Det behöver det inte vara en ansamling i samband med lekvandringen, avkomman skulle kunna påbörja återvandringen successivt allteftersom de når den storlek som krävs för att klara uppströmsvandringen (den här typen av beteende är dåligt känt). För det andra måste mer än enstaka procent av ynglen drifra nedströms. Ett tecken på att området nedströms mottar en betydande mängd yngel från uppströmsområdet kan vara att tätheten nedströms är högre än uppströms även om områdena i övrigt är lika. I en sammanställning som Björkvik (2014) gjort med koppling till harr i reglermagasin (Västernorrland) var harrförekomsten i elfiskena generellt lägre nedströms än uppströms (se figur 11 i Björkvik, 2014). Detta antyder att dammar minskar andelen yngel som drifrar förbi dammen och vidare nedströms, vilket inte är särskilt förvånande. Detta torde gälla även andra arter med driftande yngel.

För att kunna få en ökning uppströms krävs att antal adulter uppströms ligger en bit under bärkapaciteten eftersom det är i mellanskillnaden som potentialen för ökning finns. Detta beror av en kombination av fler faktorer som fekunditet, överlevnad, och hur mycket drift som förekommer. Om man endast bryr sig om en eventuell ökning av vuxna fiskar uppströms och struntar i om antalet vuxna fisk minskar i nedströmshabitatet är skillnader i bärkapacitet mindre viktigt. Av naturliga skäl är det mer fördelaktigt för totalantalet vuxna med högre bärkapacitet i nedströmshabitatet -vilket kan vara viktigt om man ska bestämma var man ska biotopvårda. Notera att fisket kan ha stor betydelse för antal vuxna harrar, så den aspekten behöver vägas in. Vi har här visat resultat för när fekunditeten varierar men hög mortalitet har liknande effekt som låg fekunditet och kan undersökas i modellverktyget (FiMod5 Harr).



Figur 33. Andel köns mogna harrhonor som en funktion av honornas längd. Data från Ojanlatva (2001), avser harr i Norrbotten.

I den här modellen valde vi att ha täthetsberoende i de vuxna stadierna och inte hos juvenilerna. När exakt täthetsberoendet inträffar påverkar hur man väljer att dela upp stadier och vilken modell man använder (jämför FiMod1-3). Det saknas kunskap om vilka stadier som påverkas av täthetsberoendet hos harr och det är också möjligt att det skiljer sig mellan populationer. Vi menar dock att det inte är så troligt att täthetsberoendet inträffar under yngelstadiet eller tidigt i juvenilstadiet eftersom tillväxten upp till 20-25 cm storlek tycks vara densamma i många system, oberoende av om det finns mycket harr eller inte. Samtidigt finns det tecken som tyder på att populationsregleringen i system där harr dominerar sker på liknande sätt som hos abborre i tusenbrödrasystem (Persson et al. 2011). Liket för abborre kan kannibalism hos harr ha en stor betydelse för överlevnaden hos yngel och yngelmortaliteten kan vara hög. Så på det viset kan det finnas ett täthetsberoende som påverkar det juvenila stadiet (men då snarare att en hög täthet av honor kan leda till hög kannibalism).

Storleken vid köns mognad är förstås också relevant för indelning i juvenila och adulta stadier och t.ex. harr blir köns mogen vid 3 – 5 års ålder och en längd av 20–35 cm vilket kan ge perspektiv på indelningen i stadier. Lokala data bör användas men en köns mognadsstorlek på ca 30-35 cm för harr torde vara vanlig (Fig. 33). I figurerna i detta avsnitt har vi använt samma parametrar för juvenil ( $s_j$ ) respektive adult överlevnad ( $s_A$ ). Dödligheten kan förstås skilja sig åt mellan habitaterna och i modellverktyget (FiMod5 Harr) finns möjlighet att sätta in olika parametrar för de olika habitaterna.

## 2.5 SCENARIO 5 – ANDRA TYPER AV VANDRING ÄN LEKVANDRING

I en del populationer förekommer andra typer av vandring än lekvandring. Det kan handla om säsongsmässig näringsvandring, d.v.s. att en del av individerna i populationen vandrar till närliggande sjöar eller sel under en del av säsongen. På motsvarande sätt kan individer söka sig till andra delar i vattendraget eller från sjöar och hav till vattendrag för t ex övervintring vilket skulle kunna minska predationsrisken eller minska energiförbrukningen.

I samband med näringsvandring behöver tillväxten öka så pass mycket att den kompenserar för eventuell ökad dödlighet. För att det ska kunna ske en selektion för ett sådant beteende behöver beteendet leda till högre fitness än om dessa individer inte skulle vandrat. Det gäller oavsett om fördelen med vandringen är i termer av tillväxt/feunditet eller överlevnad.

Utifrån de funktioner som redovisats i tidigare avsnitt går det att visa vad som krävs för att den här typen av vandringsbeteende ska kunna vara framgångsrikt. Det räcker att fokusera på den täthetsberoende funktionen, oavsett om täthetsberoendet sker i juvenil- eller adultstadiet. Populationen behöver därför inte modelleras i sin helhet. Ekvation 75 anger reproduktionspotentialen ( $R$ ) för en individ utan vandringsbeteende och ekvation 76 visar reproduktionspotentialen ( $r$ ) för en individ med ett vandringsbeteende som har avvikande överlevnad och/eller feunditet.

$$R = S * F \quad \text{ekvation 75}$$

$$r = s * q_U * q_N * f + s' * (1 - q_U) * f' \quad \text{ekvation 76}$$

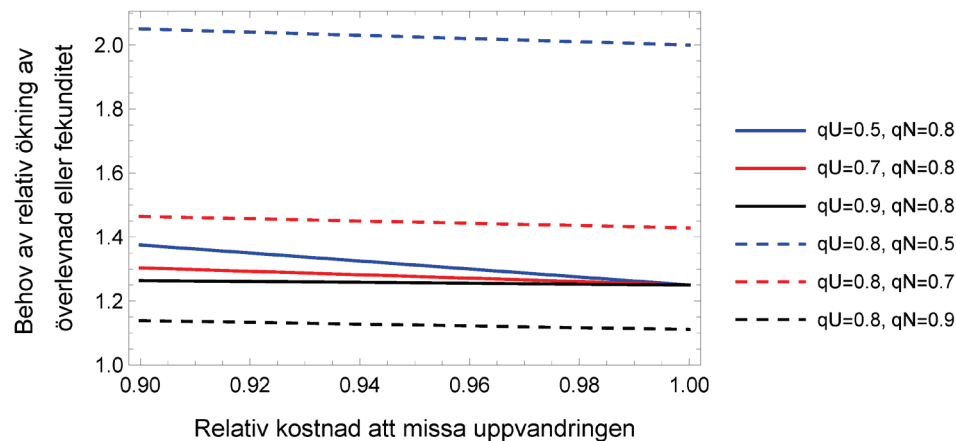
I ekvationerna är  $S$  överlevnad och  $F$  feunditet för de som inte vandrar,  $s$  och  $f$  är motsvarande för de som lyckas med vandringen, medan  $s'$  och  $f'$  är motsvarande för de som misslyckas med uppströmsvandringen. Notera att dessa ekvationer är generella och gäller även i de fall adulterna inte regleras av konkurrens eller predation. Om vi antar att det inte blir någon extra kostnad i form av predationsförluster eller utebliven tillväxt i samband med vandringsförsöket för de som misslyckas med uppströmsvandringen blir  $s' = S$  och  $f' = F$ . För att det ska kunna bli fler individer med vandringsbeteende i populationen med det antagandet krävs att  $r > R$ , vilket efter förenklingar blir:

$$\frac{s*f}{S*F} > \frac{1}{q_N} \quad \text{ekvation 77}$$

Vandringsbeteendet kommer därför att kunna ge ett positivt fitnessbidrag om den relativa ökningen av överlevnaden gånger feunditeten är högre än inversen av passageeffektiviteten i nedströmsriktning. Om passageeffektiviteten,  $q_N$ , är 80 % behöver alltså vandringen leda till att överlevnaden eller feunditeten ökar med minst  $100 * (1/0,8-1) = 25$  %. Om passageeffektiviteten är 90 % krävs minst 11.1 % högre överlevnad eller feunditet. Detta gäller för situationer när det inte finns någon kostnad för att misslyckas med ett vandringsförsök.

Om det medför en kostnad att misslyckas med uppströmsvandringen kommer passageeffektiviteten i båda riktningarna att spela roll och kostnaden för risken att

misslyckas med uppvandringen måste då vägas upp av en ökning i överlevnad eller fekunditet som kompenserar den kostnaden (Fig. 34). Generellt blir det kompensationsbehovet stort, vilket innebär att i de fall fiskpassager anläggs där näringsvandringar förväntas ha varit ett viktigt inslag så behöver nedströmslösningen ha mycket bra funktion.



Figur 34. Ökningen i överlevnad eller fekunditet behöver vara mycket högre för att kompensera förluster vid nedströmsvandring än vid uppströmsvandring för att inte passagelösningen ska bli en ekologisk fälla i samband med näringsvandring eller vandring för att uppsöka refug.

I en situation med fiskpassager är det osannolikt att vandringsframgången kommer att vara 100 % i båda riktningarna. Tillkomsten av fiskpassagelösningar kommer därför att ge en lägre fitness för individer som vandrar jämfört med vad den skulle ha varit utan vattenkraftsutbyggnaden. Det är därför ingen garanti att beteendet längre är fördelaktigt. Trots detta kan vandringsbeteendet återuppstå efter tillkomst av fiskpassagelösningar, speciellt i situationer när vandringsbeteendet triggas av t ex doft eller temperaturgradienter. Det innebär i så fall att beteendet är plastiskt och triggas när individerna får rätt signaler. Om förhållandena är tillräckligt goda för att ge en fitnessfördel uppfyller fiskpassagerna en av de funktioner de var tänkta för. Om förhållandena däremot inte är tillräckligt goda utan snarare minskar fitnessen jämfört med de som inte vandrar utgör fiskpassagelösningen snarare en ekologisk fälla (Pelicice and Agostinho 2008).

### 3 Hur lång tid tar det innan åtgärden får full effekt?

**När man vidtar en åtgärd som syftar till att förbättra miljön är det också ofta av intresse att följa upp åtgärden för att undersöka om den få avsedd effekt. För att kunna påvisa förändringar i miljön krävs vanligen omfattande provtagningsprogram som pågår under många år. Den realiserade responsen på konnektivitetsåtgärder torde inte vara något undantag. En förklaring till det är att det tar lång tid för fisksamhället att svara fullt ut.**

Alla typer av täthetsberoende har ett asymptotiskt beteende, dvs återhämtningen går fort i början när man befinner sig långt från jämvikten men ju närmare man kommer jämvikten desto långsammare går det. Rent matematiskt innebär det asymptotiska beteendet att det skulle ta oändligt lång tid att uppnå jämvikten. I verkligheten kommer man dock nära jämvikten på betydligt kortare tid än så. Lösningen är därför att utvärdera tiden det tar att nå en viss andel av jämvikten, t ex 95 eller 99 %, vilket leder till att återhämtningstiden blir ändlig (se till exempel Barnhouse 2004). Med andra ord, det går att beräkna tiden från åtgärd till den tidpunkt när populationen når en given andel av jämviktsnivån. Formlerna för den förenklade jämviktsmodellen som beskrivs i avsnitt 2.1.1 och som baseras på engångslekare (FiMod1) kan skrivas om för att få ett analytiskt uttryck för tiden till den angivna andelen av jämvikten. Beräkningarna grundar sig på fem antaganden:

- 1) Jämviktspopulationens storlek beräknas på samma sätt som i avsnitt 2.1.1.
- 2) Populationstillväxten följer traditionell logistisk tillväxt, där  $r$  avser den inneboende per capita tillväxthastigheten i populationen och  $K$  avser bärkapaciteten för årsyngel ( $0+$ ). Denna förenkling kan ge en viss underskattning av återhämtningstiden i de fall ett eller flera lek- och yngeluppväxtområden slagits ut och behöver återetableras. Tiden som behövs för återetablering i utslagna reproduktionsområden är beroende på avstånd till de närmast belägna reproduktionsområdena i kombination med graden av "straying-beteende" hos arten.
- 3) Populationstillväxten approximeras med hjälp av formler för en semelpar livshistoria. Förstagångslekarna bidrar ofta mest till populationens tillväxthastighet eftersom de är yngre och har högre överlevnad än de individer som leker för andra eller tredje gången, trots att fekunditeten för de senare är högre. Tiden att nå den angivna andelen av jämvikten skiljer därför inte så mycket mot om flergångslekare är inkluderade. Av den anledningen i kombination med den enkla analytiska lösningen för engångslekare görs beräkningarna endast för alternativet med engångslekare (semelpara).
- 4) Här antar vi att populationens tillväxt inte påverkas av andra arters närvaro. Den realiserade återhämtningstiden kan dock bli längre om man tar hänsyn till hur

arten påverkas av andra arter i systemet (Gårdmark et al. 2003). Men den beräknade tiden ger ändå en uppfattning om vilket tidsperspektiv det handlar om. Avvikelsen borde dock bli mindre om de parametervärden man använder utgör skattningar av överlevnad och fekunditet som kommer från system där de andra arterna redan finns närvarande.

5) Vi antar att miljön är konstant mellan år och miljövariation påverkar således inte populationens återhämtning. I verkligheten varierar miljön från år till år vilket innebär att det emellanåt kommer tillfällen när populationen minskar, trots att populationen befinner sig i en ökningsfas. Detta bidrar till att dra ut på återhämtningstiden och det försvårar även uppföljningen eftersom det introducerar en statistisk osäkerhet i data. Ju större mellanårsvariationen är desto längre tid tar det innan jämvikten nås och återhämtningstiden kan bli mer än dubbelt så lång som den beräknade vilket i så fall beror på att populationen kraschar emellanåt och måste byggas upp på nytt via återkolonisering.

Här utgår vi ifrån att man först räknat ut en förväntad jämviktstäthet ( $\hat{N}$ ) efter konnektivitetsåtgärd för honorna med hjälp av modelleringsverktyget. Vi antar sedan att populationstillväxten följer den klassiska logistiska tillväxtfunktionen  $dN/dt = r*N*(1-N/\hat{N})$ , där  $r$  anger den täthetsoberoende ökningstakten när det är få individer i populationen,  $N$  är den nuvarande populationsstorleken uttryckt i antalet honor vid lek, och  $\hat{N}$  är jämviktsnivån. Observera att jämviktsnivån i dessa beräkningar inte utgörs av bärkapaciteten som anges i jämviktsmodellerna utan av den nya framräknade mängden honor vid jämvikt (ekv. 4).

$$\text{Repetition ekv. 4: } \hat{N}_F = \frac{K*(\overline{Fek}*p_0*p_1*(q_0*q_U)^{FP}-2)}{2*\overline{Fek}*p_0}$$

Även om ekvationen för den logistiska tillväxten inte innehåller någon information om andra arter så kommer ökningstakten  $r$  - vilken bland annat beräknas med hjälp den täthetsoberoende överlevnaden ( $p_0$  och  $p_1$ ) - att gälla i närvaro av andra arter. Detta givet att skattningarna av  $p_0$  och  $p_1$  gjorts med hjälp av data från områden där alla inblandade arter redan finns.

Den analytiska lösningen för tiden ( $T_\theta$ ) det tar att nå antalet honor  $=\theta*\hat{N}$  ges av ekvation 78, där  $\theta$  är en andel nära 1, antalet honor initialt är  $N_0$  och  $\hat{N}=\hat{N}_F$  i ekvation 4.

$$T_\theta = \text{Ln} \left[ \left( \frac{K*(\overline{Fek}*p_0*p_1*(q_0*q_U)^{FP}-2)}{2*\overline{Fek}*p_0} - N_0 \right) / (N_0(1/\theta - 1)) \right] / r \quad \text{ekvation 78}$$

Notera att  $K$  i ekvation 78 anger bärkapaciteten för antalet 0+. För semelpara organismer kan  $r$  beräknas enligt:

$$r = \text{Ln}[p_0 p_1 (q_0 q_U)^{FP} * \overline{Fek} / 2] / T_R \quad \text{ekvation 79}$$

där  $T_R$  är honornas ålder vid reproduktion räknat från födseln. Det fullständiga uttrycket för tid det tar att nå den specificerade andelen ( $\theta$ ) av jämvikten blir:



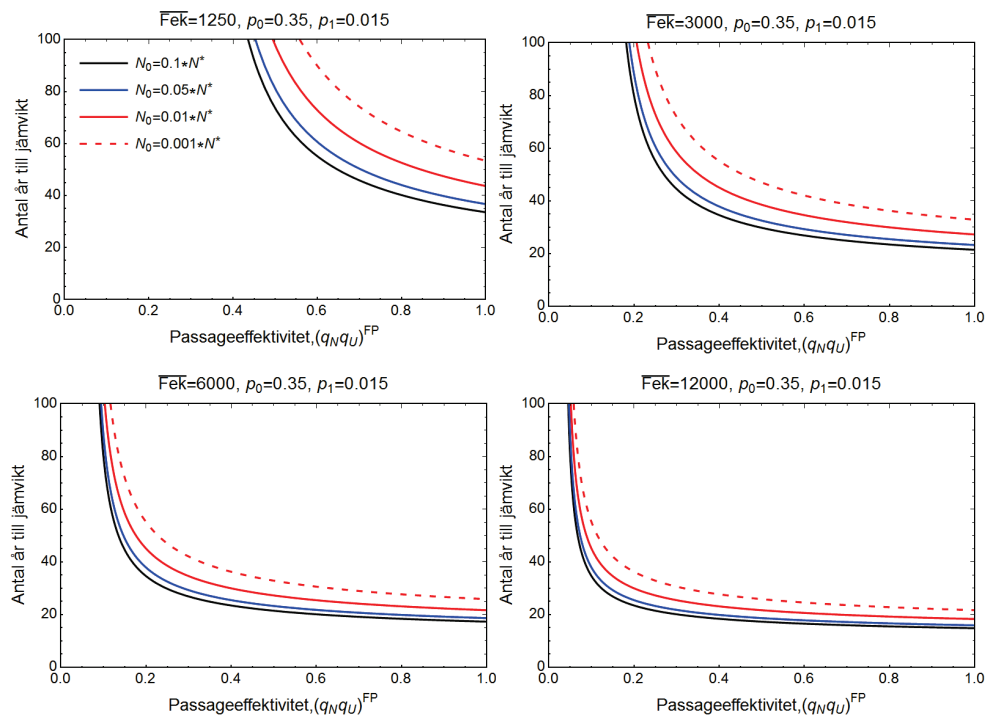
$$T_{\theta} = T_R \text{Ln} \left[ \frac{K * (\overline{Fek} * p_0 * p_1 * (q_0 * q_U)^{FP-2})}{N_0 * 2 * \overline{Fek} * p_0 * (1/\theta - 1)} - \frac{\theta}{1-\theta} \right] / \text{Ln} [p_0 p_1 (q_0 q_U)^{FP} \overline{Fek} / 2] \quad \text{ekvation 80}$$

Om man låter det initiala antalet honor utgöra en viss andel,  $z$ ; ( $z < \theta$ ), av antalet honor vid jämvikt ( $\hat{N}$ ) går det att förkorta bort bärkapaciteten för yngel ( $K$ ) ur ekvationen:

$$T_{\theta} = T_R * \text{Ln} [(1/z - 1) / (1/\theta - 1)] / \text{Ln} [p_0 p_1 (q_0 q_U)^{FP} \overline{Fek} / 2] \quad \text{ekvation 81}$$

Den här analysen av hur lång tid det tar för en skötselåtgärd att ge en viss effekt på populationen går att göra för specifika vattendrag, och ingår som en del av FiMod1 i modellverket. Skötselåtgärden behöver inte handla om fiskpassager. Den gäller även för habitatrestaurering och i dessa fall omtolkas  $z$  att gälla kvoten mellan den ursprungliga arealen och den efter restaurering.

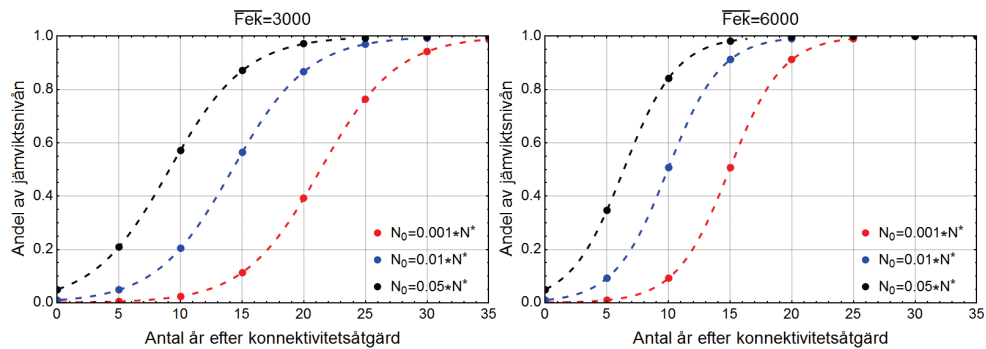
I Figur 36 visar vi några numeriska exempel av vilka det framgår att det tar minst 20 år, i vissa fall ännu längre tid, innan populationen når 99 % av jämvikten efter en konnektivitetåtgärd. Antalet år skiljer inte speciellt mycket om man istället skulle beräkna tiden till 95 % av jämvikten. Exemplet skulle kunna gälla för öring och de medelfekunditeter som användes, 1250, 3000, 6000, och 12000 ägg, i beräkningarna motsvarar honor med ungefärliga längder 45, 60, 75, respektive 95 cm. Eftersom produkten av  $\overline{Fek} * p_0 * p_1$  ingår i ekvationen ger t.ex. parametervärdena  $\overline{Fek}=6000$ ,  $p_0=0,35$ ,  $p_1=0,015$  samma resultat som  $\overline{Fek}=3000$ ,  $p_0=0,7$ ,  $p_1=0,015$  och  $\overline{Fek}=3000$ ,  $p_0=0,35$ ,  $p_1=0,03$  (exempel där produkten blir identisk). Vi ser att responsen hos populationen är snabbare med högre fekunditet och högre överlevnad (jämför paneler med olika  $\overline{Fek} * p_0 * p_1$ ), samt med en högre passageeffektivitet (x-axel i Fig. 36). Notera att den faktiska skötselåtgärden (som t.ex. ökad passageeffektivitet) också kommer att påverka hur stor skillnaden är mellan  $N^*=\hat{N}$  och  $N_0$  (olika linjer i Fig. 36, där  $N^*$  räknas ut med hjälp av ekv. 4)



**Figur 36.** Antal år det tar för att uppnå jämvikt för modellkörningar med olika sammanräknad passageeffektivitet ( $(q_N * q_U)^{FP}$ ), där linjerna motsvarar olika initiala populationstätheter och de 4 panelerna visar olika medelfekunditet; (a) 1250, (b) 3000, (c) 6000, och (d) 12000 ägg, vilket motsvarar öringhonor med ungefärliga längder 45, 60, 75, respektive 95 cm. Det är produkten av fekunditeten och täthetsberoende överlevnad ( $Fek * p_0 * p_1$ ) som är avgörande, vilket innebär att den nedre vänstra figuren även gäller parametervärdena till exempel  $Fek = 3000$ ,  $p_0 = 0,7$ ,  $p_1 = 0,015$  och  $Fek = 3000$ ,  $p_0 = 0,35$ ,  $p_1 = 0,03$ . Man får räkna med att det tar minst 20 år, i vissa fall betydligt längre tid, för den uppströmsvandrande populationen att nå jämvikt efter konnektivitetssätgard. I exemplet har tiden beräknats till dess att populationen når 99 % av jämviktsnivån.

Återhämtningstiden ger i sig ingen information om hur populationsförändringen ser ut över tiden om man inte gör enskilda beräkningar för olika andelar av jämviktsnivån. Det kan tilläggas att vid en separat jämförelse mellan denna metod och en matrismodell (Lesliematrix)- där tillväxten för en population med en femårig livscykel återskapades- blev resultaten väl överensstämmande trots att matrismodellen hanterar diskreta åldersklasser medan ekvation 81 är härledd från en kontinuerlig tillväxtfunktion (jämförelsen presenteras ej).

En generalisering av resultaten ger en tumregel för återhämtningstiden som motsvarar cirka tre till fyra gånger livscykels längd. Variationer i passageeffektivitet, tillväxt och överlevnad mellan år bidrar till osäkerheten vilket innebär att den realiserade återhämtningstiden sannolikt blir längre än den beräknade.



Figur 37. Med samma parametervärden som i Figur 35 ger ekvation 78 (streckade linjer) samma svar som resultatet från en matrismodell (fyllda cirklar) baserad på en femårig livscykel. Resultaten gäller för  $p_0=0,35$ ,  $p_1=0,015$  och  $q_N^*q_U=0,64$ .  $N_0$  avser det initiala antalet honor som påbörjade uppströmsvandringen samma år som fiskvägen färdigställdes.  $N^*$  avser antalet uppströmslekande honor vid jämvikt.

Motsvarande beräkningar för populationer med iteropar livshistoria (flergångslekare) kräver antaganden om initiala mängder honor, inte bara första året efter åtgärd utan fler år i rad, överlevnad och passageeffektiviteter för vuxen fisk, samt förändring av fekunditeten med ökad ålder. Skillnaden i resultat torde dock inte bli alltför stor om en relativt stor andel av individerna försvinner på grund av naturlig dödlighet och passageförluster efter första lektillfället. Däremot kan det spela stor roll om förutsättningarna ändras så att täthetsberoendet inträffar under vuxenstadiet, som i abborrmodellen. I den modellen kan det ta 50-100 år innan 95 % av den nya jämvikten uppnås. I det fallet handlar det dessutom om att ett beteende ska spridas i populationen. Även om vandringsbeteendet redan från början är gynnsamt för individen som genomför vandringarna kan det ta mycket lång tid innan det får full gensamlagskraft i populationen.

Det kan också finnas situationer när den nya jämvikten uppnås inom ett fåtal år och det kan gälla i harrmodellen när förändringarna av jämvikterna förväntas bli små samtidigt som den totala fekunditeten är stor.

## 4 Hantering av osäkerhet

**I de beräkningar som gjorts till de figurer som redovisats i de tidigare avsnitten har osäkerheten huvudsakligen illustrerats med hjälp av känslighetsanalys, d.v.s. genom att jämföra resultaten när olika parametervärden använts. Det går dock att ersätta varje enskild parameter med dess medelvärde och en fördelningsfunktion som beskriver osäkerheten i medelvärdet.**

Genom att introducera osäkerhet i samtliga parameterskattningar i jämviktslösningarna ovan får man automatiskt en hantering av felfortplantningen om nya värden slumpas från fördelningsfunktionerna i samband med varje beräkningsomgång. Det krävs ett stort antal beräkningar (Monte Carlo simuleringar) för varje enskilt scenario, vanligen flera tusen, för att få ett tillförlitligt mått på medelvärdet och osäkerheten. Osäkerheten är viktig att ha med i detta sammanhang eftersom vi sällan känner de sanna parametervärdena. Den slutgiltiga osäkerheten blir därför ett mått på det intervall inom vilket vi kan förvänta oss att det sanna utfallet borde hamna om man realiserar konnektivitetstätigheten. Av den anledningen har flera av modellverktygen utvecklats för att hantera osäkerheten.

För kontinuerliga variabler används främst normalfördelningar för att beskriva osäkerheten, även om många biologiska variabler snarare uppvisar lognormalfördelningar. Normalfördelningen har fördelen att det är enkelt att ange ett mått på osäkerhetens storlek, till exempel i form av standardavvikelse eller variationskoefficient. Det skulle krävas mycket underlagsdata för att kunna beskriva osäkerheten i lognormalfördelningar på ett tillförlitligt sätt. Många av parametrarna utgörs av sannolikheter, vilka begränsas mellan 0 och 1. För dessa anges osäkerheten i modellverktygen med hjälp av triangelfördelningar som enkelt kan avgränsas uppåt och nedåt. Det innebär att man anger max och min för sannolikheterna istället för någon typ av osäkerhetsmått. För att inte hamna i en situation där man anger ett medelvärde som ger en skev triangelfördelning efterfrågas endast min och maxvärdena. Medelvärdet beräknas av modellverktyget.

Felfortplantningen vid beräkningarna hanteras genom att varje enskild parameter tilldelas ett slumpmässigt värde inom respektive parameters sannolikhetsfunktion innan beräkningarna av jämviktslösningarna görs. Detta upprepas många gånger för att skapa den fördelning av jämviktslösningar som osäkerheten ger upphov till. Resultatet från beräkningarna som görs med hjälp av osäkerheten presenteras dels i form av kumulativa fördelningar för att kunna göra en riskbedömning av konnektivitetstätigheten. Resultaten redovisas även i termer percentiler och redovisas i tabellform samt i en del av figurerna.

## 5 Vad krävs för att en population ska vara livskraftig?

**För att svara på frågan vad som krävs för att en art, metapopulation eller en isolerad delpopulation ska klassas som livskraftig kan man använda sig av PVA (Population Viability Analysis, e.g. Hugh et al. 2013). I en PVA använder man numera stokastiska demografiska populationsmodeller som även kan hantera individernas genetik. Tidsperioden som analysen gäller är vanligen 100 eller 1000 år. Man kan utvärdera hur olika förvaltningsalternativ påverkar en (hotad) arts eller populations möjlighet att fortsätta att existera med en given sannolikhet under en given tidsperiod.**

Omvänt kan man uttrycka det som att man utvärderar populationens extinktionsrisk givet olika förvaltningsalternativ. När förvaltningsproblematiken handlar om anläggning av fiskpassager för att öka konnektiviteten i vattendragen blir den aktuella frågan vad som krävs för att åtgärden ska leda till livskraftiga populationer. Modellerna vi presenterat i de tidigare kapitlen är exempel på enkla PVA-analyser, men de ger bara svar på frågan hur många individer (adulter) det kan bli – inte vilken sannolikhet de har att klara sig i till exempel 100 år. För att beräkna den sannolikheten behövs modeller som tar hänsyn till slumphändelser (stokastiska händelser). Längre fram i detta kapitel presenterar vi resultat från en modell vi utvecklat specifikt för att visa hur en laxpopulations förmåga att stå emot stokastiska händelser påverkas av passageeffektivitet och bärkapacitet.

Begreppet minsta livskraftiga populationsstorlek (MVP-Minimum Viable Population, Shaffer 1981) har utvecklats inom PVA för att identifiera den kritiska populationsstorleken under vilken arten eller populationen riskerar att slås ut. Som vi kommer att förklara längre fram i det här avsnittet är MVP-begreppet inte speciellt användbart när det handlar om förstärkning eller återetablering av populationer i samband med konnektivitetsåtgärder. I sådana situationer är det mer lämpligt att utvärdera extinktionsrisken i sig än MVP. Men eftersom MVP-begreppet är väletablerat förklarar vi här vad det innebär, samt presenterar en del resultat gällande fisk (se Lochran et al., 2007, för en metaanalys av MVP-studier).

För att kunna existera under lång tid behöver populationen kunna motstå de negativa effekterna av demografisk stokasticitet (slumpmässighet), miljövariation, katastrofer och genetisk utarmning. Demografisk stokasticitet handlar om slumpens roll i hur populationsstrukturen påverkas under perioder med få individer i populationen. I situationer med fyra lekfiskar är till exempel sannolikheten ca 12,5 % att det ena könet saknas, förutsatt att förväntad könsfördelning är 50:50, På motsvarande sätt kommer slumpen att leda till att i ca 10,5 % av fallen kommer ingen av 10 individer att överleva om den genomsnittliga överlevnaden är 20 %. En uppsummering av slumpens inverkan från födsel till reproduktionsåldern gör att små populationer löper stor risk för utslagning. Variationer i miljön, såsom väderfluktuationer, interaktioner med andra arter och sjukdomar, är dock de faktorer som bidrar mest till variation i överlevnad och

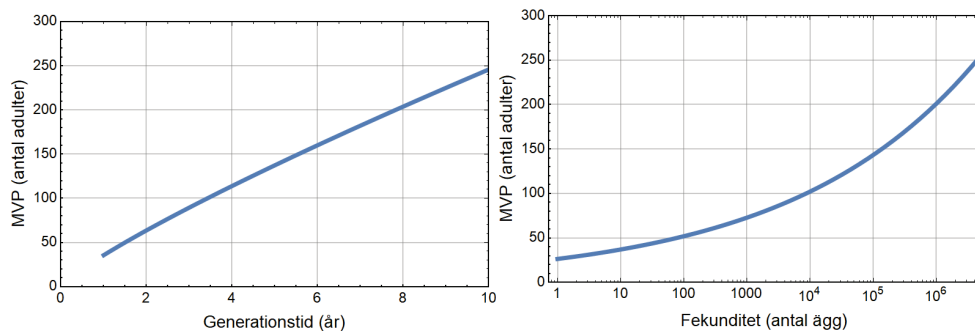
fekunditet mellan år. Denna variation är huvudorsaken till de populationsfluktuationer vi ser från år till år i naturen. Under perioder med låga populationsnivåer träder den demografiska stokasticiteten in och ökar risken för utslagning av populationen.

Även om genetisk utarmning i sig kan bidra till utslagning av populationer sker dess bidrag till utslagning ofta i kombination med demografisk stokasticitet och negativa effekter av miljövariation. Genetisk utarmning kan leda till inavelsdepression som kan försämra överlevnad eller fekunditet jämfört med i populationer med hög genetisk diversitet. Notera dock att genetisk diversitet vanligen mäts mha neutrala gener och är därför inte direkt kopplat till fitness (e.g. Holderegger et al. 2006).

Som en tumregel för hur stora populationer behöver vara för att klassas som livskraftiga föreslog Franklin (1980) en ungefärlig gräns på 50 för den effektiva populationsstorleken ( $N_e$ ) i det korta tidsperspektivet och 500 i det långa tidsperspektivet för att balansera den genetiska driften med ny genetisk variation via mutationer i selektivt neutrala egenskaper. Denna "regel" har sedermera kallats för 50/500-regeln (Jamieson and Allendorf 2012). På senare tid har Frankham et al. (2014) föreslagit att 50-gränsen borde höjas till över 100 för att undvika inavelsrelaterade problem. Generella rekommendationer enbart baserade på genetiska egenskaper kan dock bli missvisande eftersom inte alla arter/populationer är känsliga mot inavel, till exempel på grund av avsaknad av skadliga gener. Dessutom kan den naturliga selektionen motverka förlust av gener som har positiva fitnessbidrag. En knepig fråga att hantera när man blandar in de genetiska aspekterna är var gränsen ska dras för bevarande av lokala subpopulationer av en art, speciellt om dessa subpopulationer finns i samma vattendrag (se t.ex. McElhany et al., 2000).

Det finns programvara (VORTEX, Lacy 1993, 2000, Lacy & Pollak 2020) som kan användas för att göra populations- och platsspecifika beräkningar av MVP. VORTEX är ett individbaserat simuleringsprogram som bland annat hanterar demografisk stokasticitet, mellanårsvariation i miljön, extrema händelser (katastrofer), kön, eventuella uttag ur populationen såsom fiske, samt genetisk diversitet. Beräkningarna kräver därför en mängd information om livscykel, överlevnad, tillväxt, antal avkomma, miljövariationens storlek, bärkapacitet, samt hur stor sannolikhet man eftersträvar för att bibehålla populationen efter en angiven tidsperiod.

Wang et al. (2019) fann med hjälp av VORTEX-simuleringar relativt tydliga samband mellan MVP och populationernas genomsnittliga fekunditet (antal ägg per hona) och mellan MVP och generationstid för de 36 fiskarter som ingick i analyserna (Fig. 38). Vid hög fekunditet och kort generationstid var MVP lågt (Fig.38). Notera att relationen mellan fekunditet och MVP inte behöver vara kausal utan kan vara en indirekt effekt av storlek vid könsmognad. Författarna använde 10 % mellanårsvariation i analyserna, men resultaten skilde sig inte särskilt mycket när de ökade mellanårsvariationen till 20 % för en del av arterna i studien. Med 30 % mellanårsvariation ökade antalet individer för minsta livskraftiga population för enstaka arter med 50-130 %, men för flertalet arter var ökningen marginell.



**Figur 38. Minsta livskraftiga population (MVP= minimum viable population), vänster) beroende av generationstid och höger) beroende av antalet ägg per hona. Data och regressionslinjer från: Wang et al. (2019), en "outlier" utelämnades i regressionerna. Beräknad med VORTEX, hanterar hanar och honor, populationsdynamik och genetik för att uppnå 99 % sannolikhet att populationen överlever i minst 100 år med en mellanårsvariation i miljöbetingelserna på 10 % (CV).**

För lax med en generationstid på ca sex år skulle det krävas ungefär 100-150 vuxna laxar för att nå MVP enligt Figur 38. En jämförelse med resultat från en analys som gjorts specifikt för Atlantlax i Maine-distriktet (Legault 2004) resulterade i drygt 60 % fler aduler för att nå MVP jämfört med interpolering från Wang et al. (Fig. 38).

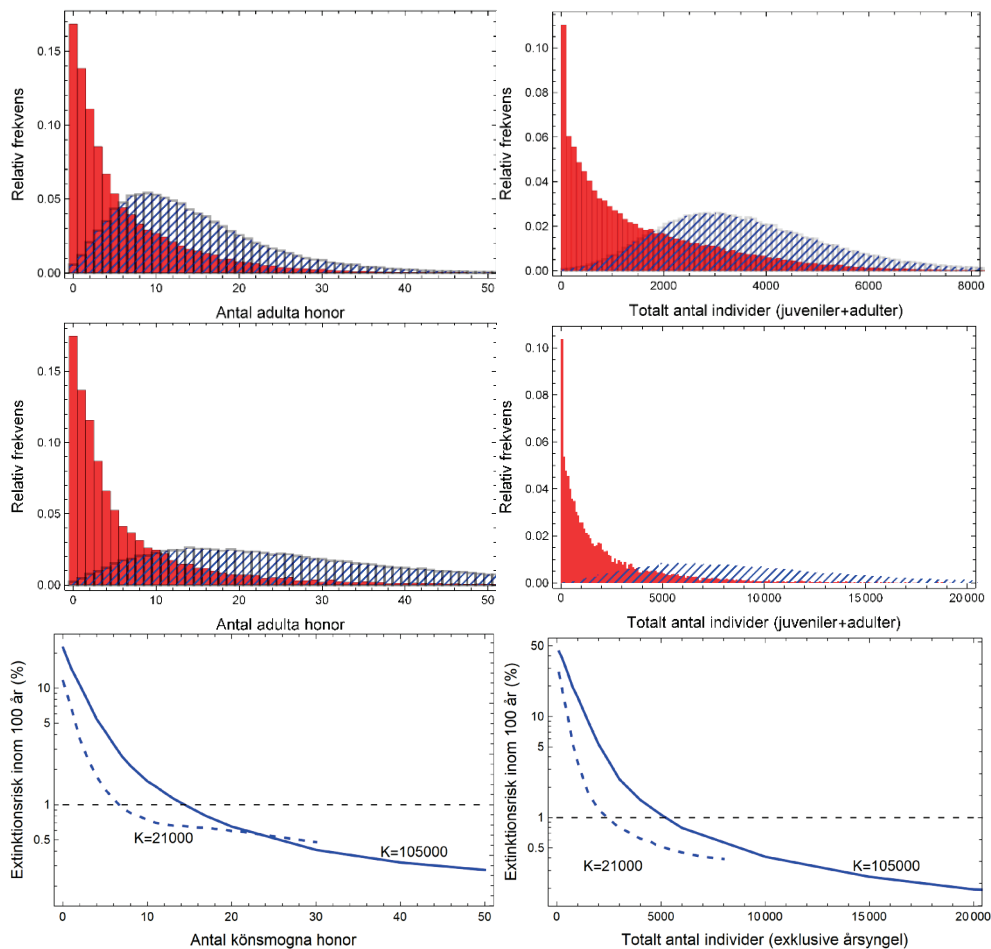
I många av MVP-analyserna har man använt sig av quasi-extinktionsgränser istället för att modellera själva utdöendet. Med quasi-extinktionsgräns avses det minsta antal individer som behövs för att populationen ska undvika den nedåtgående spiral (vortex) där den demografiska stokasticiteten tar överhanden och med stor sannolikhet leder till att populationen slås ut (Holmes et al. 2007). Ett sådant angreppssätt användes av Hinrichsen och Paulsen (2020) i en analys av MVP för Chinook lax i Snake River. De kom bland annat fram till att en låg bärkapacitet var den mest avgörande faktorn och under en kritisk gräns för bärkapaciteten löpte populationen stor risk att hamna under MVP även i ett så kort tidsintervall som 24 år.

För att illustrera den problematik man kan hamna i när det gäller MVP-analyser har vi valt att redovisa ett exempel baserat på Östersjöfax. Laxen liksom flera andra fiskarter har en komplex livshistoria. Med komplex livshistoria menas att arten gör olika saker under olika delar av sin livscykel. Lax och öring är typexempel på arter med komplex livshistoria och de olika livsfaserna hos lax har till och med fått specifika namn, såsom stirr, smolt och grils. Dessutom finns det ytterligare variation mellan individer. En del av juvenilerna når smoltstadiet vid en ålder medan andra smoltifierar vid en annan ålder. På samma sätt kan könsmognadsåldern variera mellan individer. Dessa egenskaper i kombination med förekomst av flergångslekare kan ge en buffert mot mellanårsvariationer i miljön. Det innebär att populationen kan klara av drastiska minskningar av individer i enskilda stadier utan att slås ut. Frånvaro av aduler under ett eller ett par enskilda år behöver därför inte leda till att populationen slås ut. Överlappet mellan årsklasser inom ett och samma stadium bidrar dessutom till ett genflöde mellan årsklasserna, vilket innebär att adulterna som reproducerar sig olika år bidrar till den gemensamma effektiva populationsstorleken ( $N_e$ ).

I exemplet analyserar vi effekten av den demografiska och miljömässiga stokasticiteten ( $\pm 25\%$  per år i alla överlevnadsparametrar och fekunditet medan  $\pm 30\%$  användes för bärkapaciteten). Vi använde parametervärden för lax från Östersjösystemet och de norrländska älvarna. Rent teoretiskt skulle en population kunna upprätthållas i minst 100 år med 99 % sannolikhet, dvs 1 % extinktionsrisk, om bärkapaciteten för antal 0+ yngel är ca 21000 i ett vattendrag utan konnektivitetsproblem. Det skulle kunna leda till en jämvikt med ca 15 köns mogna honor och ungefär lika många hanar. För att få antalet aduler som håller den samlade genetiska informationen i populationen behöver man multiplicera med generationstiden som är ca 6 år, vilket ger totalt 180 aduler. Notera att dessa 180 aduler inte utgör den totala adultpopulationen, men den utgör det antal som ligger till grund för den effektiva populationsstorleken – som dock troligen blir lägre än 180 individer på grund av släktskapsförhållandena. Den totala populationen, juveniler exklusive årsyngel + aduler, skulle uppgå till i genomsnitt 3600 individer. Som en följd av miljövariationen kommer populationen att fluktuera i storlek men jämvikten finns där i form av medelvärdet av populationsstorleken över tid.

Om vi bortser från de genetiska konsekvenserna av de flaskhalsar som uppstår kommer populationen att kunna återhämta sig trots att inga lekmogna honor återvänder vissa år. Antalet honor kommer att variera mellan år allt från inga honor till över 50 honor (Fig. 39, övre raden). Situationen för hanarna ser likartad ut, men behöver inte vara korrelerad, speciellt inte vid låga antal då slumpen dominerar. Det framgår också tydligt i resultatet från simuleringarna att risken för att populationen ska slås ut ökar ju färre individer det är (Fig. 39). Detta överensstämmer med de vetenskapligt publicerade resultaten om den nedåtgående spiral (vortex) som små populationer hamnar i och som driver populationen mot dess undergång med hjälp av den demografiska stokasticiteten.



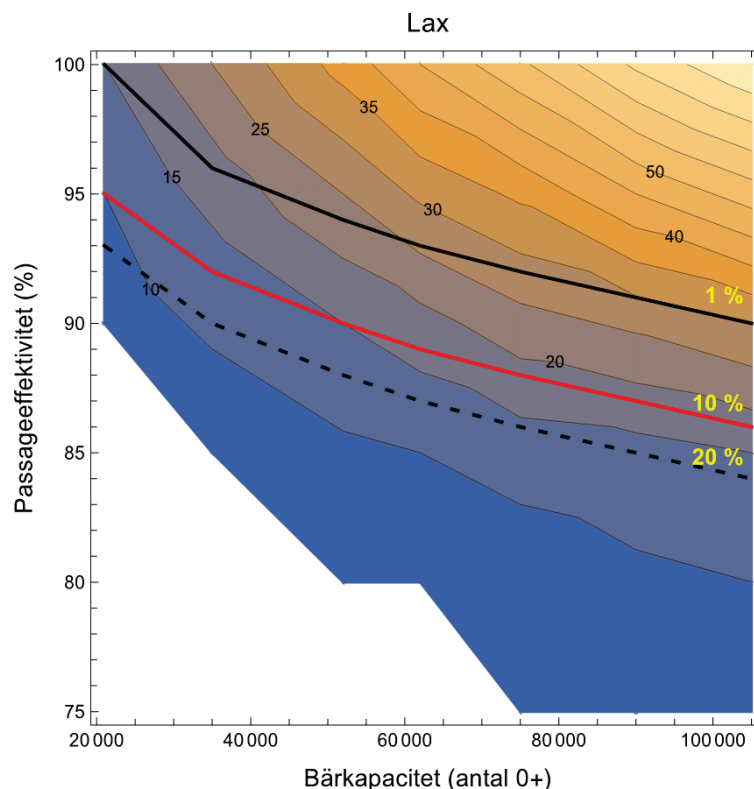


**Figur 39. Parametrar för Östersjölax med fekunditet på 8000, Övre raden: bärcapaciteten  $K=21000$  individer (0+) samt avsaknad av vandringshinder. Mellersta raden:  $K=105\ 000$  individer (0+) och passageeffektivitet 90 % både uppströms och nedströms för alla stadier var för sig. Undre raden: extinktionsrisk i relation till hur många honor eller individer som fanns år 1 i simuleringarna. Miljövariation mellan år var  $\pm 25\%$  i simuleringarna. Extinktionsrisken är densamma i samtliga figurer (1 % inom 100 år). Blå streckad fördelning visar fördelningen av simuleringresultat från enskilda år under den period när populationen existerade och röda staplar visar fördelningen av de simuleringar som ledde till extinktion efter att ha slumpat den initiala åldersstrukturen från den blå streckade fördelningen.**

Vi antar nu att det finns ett annat vattendrag med ett vattenkraftverk där det finns en fiskpassagelösning med 90 % passageeffektivitet för alla vandrande stadier, smolt, aduler och utlekt lax. Uppströms kraftverket finns 25 hektar lek- och uppväxtområden med en bärcapacitet för 40 0+ individer per 100 m<sup>2</sup>. Det genomsnittliga antalet köns mogna honor (jämvikten) som förväntas komma till lek i detta vattendrag blir ca 30 stycken, dvs. ungefär dubbelt så många jämfört med i det mindre vattendraget (Figur 39, mellersta raden). Variationen i antal honor mellan år sträcker sig från några få till många hundra. Sannolikheten att denna population skulle kunna fortsätta att existera i minst 100 år blir 99 %. Extinktionsrisken är alltså densamma för de två populationerna, men antalet individer vid jämvikt skiljer sig med en faktor två. Om vi sätter extinktionsgränsen till max 1 % inom 100 år får vi alltså två olika MVP-värden och i båda fallen kommer antalet honor att kunna underskrida MVP vid ett flertal tillfällen under de 100 åren (39). Av den anledningen är inte MVP ett meningsfullt begrepp i detta

sammanhang. Däremot fungerar PVA-analysen av extinktionsrisken utan att definiera gränser för MVP.

Sambandet mellan extinktionsgräns och populationsstorleken vid jämvikt är inte linjärt när vi har med fiskpassager att göra (Fig. 40). En och samma populationsstorlek vid jämvikt kan ge väldigt olika extinktionsrisk beroende på kombinationen av bärkapacitet och passageeffektiviteter. Med de parametervärden som användes vid modelleringen står det dock klart att det inte går att uppnå en extinktionsrisk som är lägre än 1 % (100 år) vid lägre bärkapacitet än 20 000 0+. Detta eftersom passageeffektiviteten inte kan överskrida 100 %.



**Figur 40, Genomsnittligt antal adulta honor av Östersjölox från modellsimuleringar med åldersstruktur, varierande smolt- och könsmodnadsålder, flergångslekare, demografisk stokasticitet och  $\pm 25$  miljövariation för samtliga biologiska parametrar mellan år. Bärkapaciteten och passageeffektiviteten har varierats mellan simuleringarna för att kunna fastställa extinktionsrisken (20 %-streckad linje, 10 %-röd linje, och 1 %-svart heldragen linje) för att populationen dör ut inom 100 år. Samma passageeffektivitet (90 %) har använts både för uppströms- och nedströmsvandring och för alla vandrande stadier.**

Om det skulle vara möjligt att enas om en gräns för extinktionsrisken, t ex 20 % för en 100-årsperiod, skulle det vara möjligt att räkna fram (i tabell- eller figurform) vilka kombinationer av bärkapaciteter och passageeffektiviteter som skulle leda till acceptabla förhållanden för olika populationer av lax och öring. Notera att en extinktionsrisk på 20 % för en 100-årsperiod ger ca 2 % extinktionsrisk under en 25-årsperiod i modellexemplet ovan. Det skulle behövas flera sådana tabeller eller figurer för att täcka upp för skillnader mellan olika populationer med tanke på att såväl överlevnad till könsmodnadsålder som fekunditet kan variera mellan populationer. Alla tänkbara variationer mellan populationer skulle dock inte behöva modelleras

eftersom det borde framträda ett mönster i resultaten som gör det möjligt att interpolera resultaten från ett begränsat antal tabeller/figurer.

Om man väljer att använda sig av en extinktionsgräns på 20 % så kommer i genomsnitt en av fem populationer sannolikt att slås ut inom en 100-årsperiod och behöver återkoloniserars. Ju högre extinktionsgräns man är beredd att acceptera desto större behov kommer det att finnas av återkolonisation. Om man dessutom väger in populationsgenetiska aspekter kommer små populationer (även om de har låg extinktionsrisk) att behöva ett tillskott utifrån av en till ett par individer per generation för att motverka genetisk drift. Om det saknas livskraftiga populationer av arten i närområdet minskar av naturliga skäl sannolikheten till återkolonisation i det korta tidsperspektivet.

Ett alternativt sätt att utvärdera förutsättningen för en hållbar population i en sådan situation vore att använda sig av metapopulationsmodellering (Gilpin and Hanski, 1991). Nackdelen med den typen av modellering i förvaltningssammanhang är svårigheten att veta hur stort utbytet i form av immigration och emigration kommer att vara mellan de olika delpopulationerna. Däremot kan man beräkna hur stort utbytet behöver vara. Om utslagningarna och återkolonisationstillfällena blir frekventa kan det leda till evolutionära konsekvenser eftersom området då utgör en ekologisk "sänka" (Pulliam 1988). Följden kan bli att spridningsgenerna som bidrar till att individer återkoloniserar sänkorna får negativ inverkan på fitness. Frekvensen av dessa gener kommer därför sannolikt att minska på lång sikt i miljöer där sänkor är vanligt förekommande.

## 6 Val av modell och arbetssätt

**För varje scenario i kapitel 2 beskrivs flera modeller av olika komplexitetsgrad för det ska vara lättare att förstå varför resultaten blir som de blir, kvalitativt. I flera av de exempel som använts har vi valt att använda olika parametervärden för att kunna visa på både kvalitativa och kvantitativa resultat. Det innebär att parametervärdena i en del av exemplen kan vara långt ifrån vad de skulle vara i verkliga populationer. Vid tillämpning av modellerna är det dock viktigt att försöka använda så realistiska värden som möjligt på de olika parametrarna.**

När det handlar om att tillämpa modellerna för att göra beräkningar av förväntade effekter av konnektivitets- eller habitatåtgärder är det de avslutande modellerna i varje modellscenario, de mest komplexa, som vi rekommenderar. Dessa modeller kan även användas för att modellera enklare scenarier, men för att få rimliga kvantitativa resultat är det bättre att använda alla parametrar i de mest komplexa (och realistiska) modellerna.

I avsnitt 7 beskrivs hur man kan gå tillväga för att parameterisera modellerna. Om man trots den informationen till exempel inte vet hur mycket fekunditeten ökar mellan olika reproduktionstillfällen är det ändå mer troligt att fekunditeten kommer att öka, låt säga med minst 20 % ( $g=1.2$ ) mellan lektillfällen snarare än inte alls ( $g=1$ ). Ett effektivt sätt att se vilka parametrar som är viktiga att ha bra skattningar av är att prova några olika parametervärden inom ett ganska stort intervall och se hur det påverkar resultaten. Om resultaten inte ändras nämnvärt spelar det heller inte någon större roll vilket värde man använder. Däremot utgör erfarenheten från den typen av känslighetsanalys viktig information som behöver dokumenteras i anslutning till resultaten. Här kan man också ta fram och presentera olika scenarier med t.ex. "de mest positiva" och "de mest negativa" parametervärdena som ändå är rimliga. Det kan hjälpa att se t.ex. att "även om vi utgår från det mest positiva scenariot så kommer vi ändå inte att nå den önskade effekten". Eller t.ex. att "även om vi utgår från ett pessimistiskt scenario så kan vi vänta oss en positiv effekt".

Modellerna som beskrivits för arter som abborre och harr kan även användas för att utvärdera andra arter med liknande egenskaper, dvs. arter som i vissa populationer uppvisar mer eller mindre utpräglad lekvandring men som till skillnad från lax och öring har mer eller mindre pelagiska yngel (mer specifikt yngel som ej konkurrerar inom ett litet utrymme). Det går att göra kvantitativa beräkningar med dessa modeller (avsnitten 2.3 och 2.4), men det kan vara svårt att få tag på överlevnadsdata för olika stadier för den typen av arter. Det torde inte heller finnas några undersökningar där man försökt skatta bärkapaciteten. I frånvaro av tillförlitliga parametervärden går det ändå att bilda sig en uppfattning om konnektivitetens betydelse för en population genom göra en känslighetsanalys av den relativa betydelsen av konnektiviteten. Fokus ligger då på vilken relativ förändring av den totala populationen man kan förvänta sig med en konnektivitetsåtgärd. Den procentuella förändringen räknas fram genom att först ta fram antalet adulter vid t. ex. 80 % passageeffektivitet och sedan dividerar

resultatet med motsvarande beräkningen av adulter där man använt 0 % passageeffektivitet. Resultatet kan då uttryckas i procent, d.v.s. hur mycket mer fisk man förväntas få som en följd av konnektivitetsåtgärden.

Det är centralt att veta vilket stadium eller vilka stadier i en population som upplever täthetsberoende eller någon form av begränsning. Detta behövs för att kunna välja rätt modell och dessutom bestämmer det hur populationen regleras och reagerar på förändringar. Hur populationen svarar på t.ex. byggnationen av en fiskväg beror på om den får tillgång till mer habitat, om mortaliteten blir högre eller lägre och vilka stadier som påverkas mest. Samtidigt är det viktigt att beakta att omfattande förändringar kan medföra att stadiet som upplever begränsningar ändras. Till exempel kan ökad åtkomst eller förbättring av lekplatser och yngelområden som ökar rekrytering göra att täthetsberoendet (konkurrensen) flyttas från yngelstadiet till vuxenstadiet hos öring. I detta sammanhang är det dessutom viktigt att kunna skilja på situationer när tillväxten eller fekunditeten är låg på grund av hård konkurrens (täthetsberoende) jämfört med när tillväxten är låg på grund av låg resurstillgång (t.ex. i ett lågproduktivt habitat). Frånvaro av eller endast svagt täthetsberoende i ett stadium behöver inte innebära att tillväxten eller fekunditeten är hög. Att resurstillgången är låg och ger långsam tillväxt och eventuellt även låg fekunditet är därför inget bevis för att det råder täthetsberoende i det stadiet. Beviset för ett täthetsberoende är att tillväxten minskar eller att dödligheten ökar när antalet individer ökar. Om dödligheten ökar, men med en viss tidsfördröjning, tyder det på att täthetsberoendet snarare orsakas av predation än av konkurrens. Betydelsen av bärkapacitet och konkurrens diskuteras vidare i sektion 7.3 nedan.

## 7 Parameterisering

**För att kunna göra kvantitativa beräkningar med hjälp av modellerna som beskrivs ovan behövs numeriska värden för samtliga parametrar som ingår i modellen.**

Själva beräkningarna görs lämpligtvis med hjälp av de beräkningsverktyg som finns att tillgå ([www.energiforsk.se](http://www.energiforsk.se)), men parametervärdena behöver tas fram eller anpassas för den specifika population och det område beräkningarna gäller. Här beskriver vi hur man kan gå tillväga för att få fram så realistiska parametervärden som möjligt. Parametrarna beskriver egenskaper i miljön, t ex bärkapaciteten och passageeffektiviteter, eller egenskaper för den fiskart som utvärderingen gäller.

### 7.1 FEKUNDITET

Fekunditetsdata torde vara det enklaste att samla in, men det är viktigt att komma ihåg att det inte handlar om att översätta tillväxtkurvan till fekunditet från och med könsmognadsstorleken. Man skulle egentligen behöva även reaktionsnormen som beskriver hur stor andel av individerna som blir könsmogna vid åldern  $t$ ,  $t+1$ ,  $t+2$ ,  $t+3$  och så vidare (Heino et al. 2002, Heino and Diekmann 2008). Med hjälp av dessa sannolikheter i kombination med vuxenöverlevnaden kan man räkna fram ett viktat medelvärde av fekunditeten vid vart och ett av lektillfällena. Eftersom en sådan beräkning kräver underlagsdata som sällan finns tillgängliga och är väldigt tids- och resurskrävande att samla in har vi utvecklat ett förenklat alternativ som ger en bra approximation av det "korrekta" beräknings sättet. Vi har valt att använda medelfekunditeten för förstagångslekarna, oberoende av honornas ålder, och vi räknar sedan upp fekunditetsökningen mellan lektillfällena genom att använda en tillväxtfaktor ( $g$ ). Tillväxtfaktorn anger hur många gånger individens fekunditet ökar mellan de enskilda lektillfällena. Storleken på tillväxtfaktorn kan skattas från den relativa viktökningen, eller längdökningen upphöjt till 3, som honorna i genomsnitt har från ett lektillfälle till nästa. Det bästa är att försöka få tag på lokala data, eller åtminstone data från jämförbara populationer men man kan också räkna ut ett lämpligt värde på justeringsfaktorn ( $g$ ) med hjälp av information från fishbase ([www.fishbase.se](http://www.fishbase.se)) eller annan litteratur.

### 7.2 ÖVERLEVNAD

Överlevnadsparameterarna är såväl art- som populationsspecifika. Den täthetsoberoende överlevnaden,  $p_0$ , från ägg till 0+ för öring och lax är inte speciellt betydelsefull i och med att det är jämviktslösningen som söks och värden mellan 0,2 och 0,7 ger ofta ungefär samma resultat. De tillfällen när  $p_0$  har stor betydelse är när den totala mängden ägg i populationen är liten. De parametrar för lax och öring som har stor betydelse för resultatet och som är svåra att skatta är överlevnaden från 0+ till första reproduktionstillfället ( $p_1$ ), och vuxenöverlevnaden mellan lektillfällena ( $p_a$ ). För arter med pelagiska larver, som abborre, mört, harr, etc., är  $p_0$  vanligen mycket låg och dessutom svår att skatta (se dock Byström 2000 och Fig. 25 för abborre). För dessa arter torde  $p_0$  ofta vara lägre än 0,01. Grovt

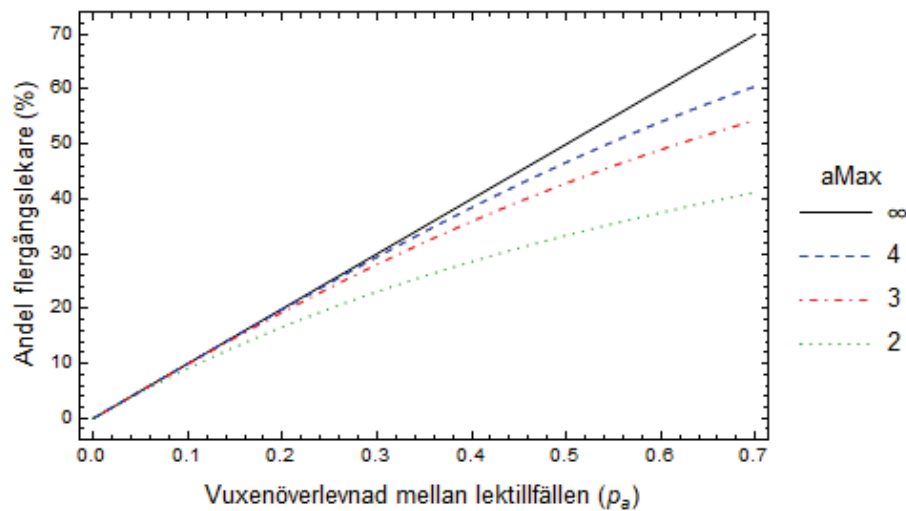
räknat kan man kontrollera att  $p_0 * p_1 * \text{fekunditeten} > 2 * (1 - g * p_A)$ . Om denna olikhet inte gäller kan inte populationen fortleva.

Att komma ihåg vid skattning av dessa två parametrar är att dödlighet som orsakas via yrkes- eller sportfisket ska inkluderas. Det innebär dock att det finns ett spelrum för dessa parametrar eftersom man kan påverka den dödligheten genom förändringar i förvaltningen.

Det finns en metod för att beräkna  $p_1$  för öring med hjälp av elfiskedata och diverse omvärldsdata (se Halldén et al. 2005, Nilsson et al. 2010, Nilsson 2017). För lax har  $p_1$  räknats fram till ca 0,013 med hjälp av data från flera steg. Överlevnaden för laxyngel från 0+ till smolt beräknades till ca 20 % (0,2) i samband med modelleringen i Kriström et al. (2010). Därefter behövs en uppskattning av överlevnaden i samband med smoltvandringen. Denna uppskattning kan göras för mindre vattendrag med hjälp av den metodik som beskrivs i Nilsson et al. (2010), men förlusterna blir troligen betydligt mindre i stora vattendrag eftersom de enskilda predatorerna inte kan se alla smolt som passerar på samma sätt som i ett mindre vattendrag. Nästa steg är att skatta överlevnaden under första året i havet (sjön), vilken kan vara mycket låg eftersom de kommer till en miljö de inte är bekanta med och de behöver också lära sig fånga nya bytesarter. Efter första året i den nya miljön sjunker den naturliga dödligheten markant, men dödlighet till följd av eventuellt fiske behöver inkluderas. Svårigheten i den resterade skattningen ligger i att alla honor som vandrade ut samtidigt som smolt inte blir köns mogna samma år. En del honor kan behöva två år i den nya miljön för att bli köns mogna och en del tre eller till och med fem år. Av den anledningen behöver man göra en sammanvägning av överlevnaden för detta steg. Därefter kan det tillkomma dödlighet som en följd av sportfiske i samband med lekvandringen. Slutligen multiplicerar man alla dessa komponenter för att få ett värde på  $p_1$ . Beräkning av  $p_1$  för andra arter än lax och öring är betydligt svårare eftersom de flesta övriga arter inte har stationära yngel med små möjligheter att kvantifiera tätheter under uppväxten på grund av deras pelagiska levnadssätt (se dock Byström 2000). När de når storlekar som möjliggör märkning går det dock att använda sig av märknings-återfångstmetoder för att skatta antal och överlevnad (se Seber 2002).

Att uppskatta överlevnaden för vuxna mellan lektillfällen kräver stora insatser, men kan göras med hjälp av märkning av vuxna vid ett lektillfälle och sedan återfångster i samband med efterkommande lektillfällen. Det finns dock ett betydligt enklare sätt i de fall det går att identifiera antal lektillfällen i samband med fjälläsning. Vuxenöverlevnaden mellan två lektillfällen är nämligen ungefär densamma som andelen flergångslekare i lekpopulationen, antingen vid ett enstaka tillfälle i en stabil population eller som ett medelvärde räknat över fler lektillfällen i en fluktuerande population. Den högsta möjliga andelen

flergångslekare ges av  $P = \sum_{i=1}^{\infty} p_a^i / (1 + \sum_{i=1}^{\infty} p_a^i) = p_a$ , när vuxenöverlevnaden mellan varje lektillfälle är  $p_a$ . Med få lektillfällen blir andelen flergångslekare något lägre än  $p_a$ , speciellt om vuxenöverlevnaden är hög (Fig. 41). För lax har man mätt upp 14-20 % flergångslekare i Torneälven, vilket innebär att överlevnaden mellan lektillfällen hamnar på motsvarande nivå. För öring har högre överlevnader uppmätts efter lek och vuxenöverlevnader på upp mot 40 % borde kunna förekomma.



Figur 41. Andel flergångslekare som en funktion av överlevnaden för adulterna ( $p_a$ ), med olika linjer för olika maximalt antal lektillfällen ( $aMax$ ).

### 7.3 BÄRKAPACITET

Vad gäller bärkapaciteten kan elfiskedata användas för juvenilstadier av strömlevande fiskarter, i brist på andra data. Däremot torde det vara betydligt svårare att bilda sig en uppfattning om bärkapaciteten för arter eller populationer med stadier vars täthetsberoende inträffar hos individer som lever i dammar, sjöar eller sel, t ex abborre och mört. För sådana arter går det ändå att göra utvärderingar, men inte för att beräkna hur mycket fisk det kan bli efter att man byggt en fiskväg utan snarare för att jämföra resultaten mellan olika scenarier, t ex vid olika passageeffektivitet. Det blir en typ av känslighetsanalys där slutsatserna handlar om hur stora procentuella förändringar som kan förväntas i ett fiskbestånd efter genomförda åtgärder.

Svårigheten i att skatta bärkapaciteten för en population beror på att den inte går att mäta eftersom populationen kan befinna sig på en lägre nivå vid jämvikt. För årsungar av öring (och lax) går det ändå att få en uppfattning om bärkapaciteten genom att skatta de genomsnittliga maximala tätheter av 0+ som finns i liknande vattendrag där det finns storvuxna adulterna, vilket vanligen innebär att det finns ett bestånd av vandrande fisk. Därefter behöver man multiplicera den maximala tätheten med arealen med lämpliga habitat för att få den totala bärkapaciteten  $K_j$ .

I öringmodellen (sektion 2.2) ingår även de stationära adulternas bärkapacitet, vilken är betydligt svårare att skatta eftersom adulterna mellan lektillfällena inte behöver befinna sig i samma habitat som avkomman. De kan till och med vara vandrande och växa upp i anslutande sel eller sjöar. Det går dock att approximera bärkapaciteten för de stationära adulterna med hjälp av den genomsnittliga tätheten av juveniler i de fall det stationära beståndet regleras i adultstadiet. Man behöver dock göra ett antagande om att formen på de stationära adulternas täthetsberoende motsvara det som uppstår i samband med resurskonkurrens. Om adulternas jämvikt i realiteten upprätthålls av predation istället för konkurrens kommer förutsättningarna för det vandrande beståndet initialt att bli samma som i

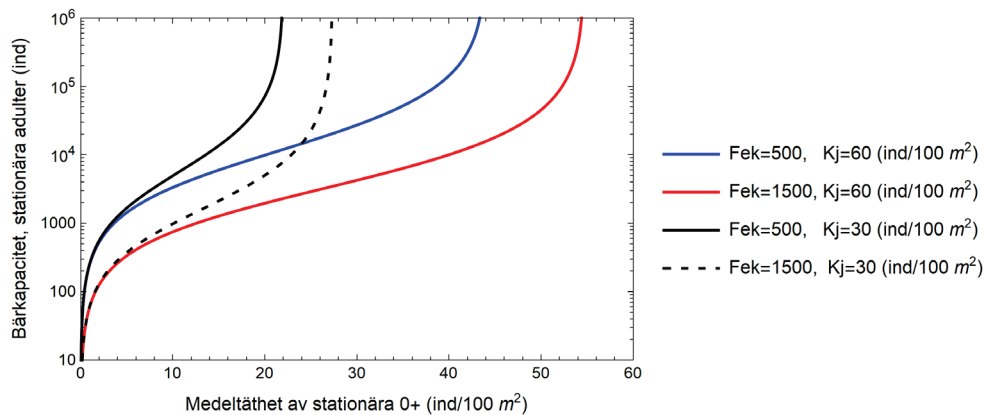


konkurrenssituationen. Men i takt med att vandringsbeståndet ökar i en situation med predatorreglerade stationära aduler kan det bli så att det stationära beståndet påverkas mer negativt än om de stationära adulterna initialt hade varit reglerade av konkurrens. Ytterligare en aspekt som kan leda till att antal beräknade öringar vid jämvikt inte kommer att stämma överens med det verkliga utfallet är om fisketrycket förändras i takt med att antalet vandringsöringar ökar. Den responsen går dock att justera för i efterhand genom att inkludera det kända fiskeuttaget i den naturliga överlevnaden.

Den genomsnittliga täthet som observeras hos 0+ motsvarar jämvikten i systemet och med hjälp av dessa tätheter (inte att förväxla med de maximala tätheterna) kan "bärkapaciteten" för de stationära adulterna beräknas (ekv. 82). Denna ekvation är inbyggd i FiMod2 och beräknas automatisk när man angett övriga parametervärden, vilket även inkluderar en skattning av den genomsnittliga observerade tätheten av 0+. Ekvation 82 har härletts genom att utgå ifrån ekvation 31 och 32. Man löser för jämvikterna och därefter löser man ekvationen med jämviktslösningen för juvenilerna med avseende på adulternas bärkapacitet,  $K_{as}$ , vilket efter förenkling ger ekvation 82.

$$K_{as} = \frac{2 K_j N_{0s} (F_s (K_j - N_{0s}) p_0 p_{1s} + 2 K_j p_{as})}{F_s p_0 (K_j - N_{0s}) (K_j (F_s p_0 p_{1s} + 2 p_{as} - 2) - F_s N_{0s} p_0 p_{1s})} \quad \text{ekvation 82}$$

Ju lägre den observerade tätheten av 0+ är jämfört med den förväntade maximala tätheten av 0+ desto lägre är bärkapaciteten för adulterna - hur mycket lägre beror bland annat på fekunditeten (Fig. 42).



**Fig. 42** Den beräknade bärkapaciteten,  $K_{as}$ , för stationära aduler baserat på medeltätheten av stationära yngel (0+), baserat på ekv. 82. Parametrar för Rotälven (Siljansöring): areal=117 ha; maxtäthet 0+ varierar motsvarande  $K_j=30$  respektive 60 ind/100 m<sup>2</sup>;  $p_{as}=0.4$ ;  $p_{1s}=0.03$ ;  $p_0=0.3$ ;  $F_s=Fek$ .

Det finns dock situationer när den metoden inte fungerar speciellt bra och det är när de stationära adulternas habitat är betydligt större än årsungarnas. I dessa fall förskjuts populationsregleringen över mot årsungarna och det stationära beståndet regleras av "bristen på" yngeluppväxområdena och deras habitatkvalitet. I det fallet borde det dock inte finnas utrymme för något konkurrerande vandringsbestånd. En fiskpassage i ett sådant system skulle visserligen kunna leda till att beståndet nedströms etablerar sig uppströms och konkurrerar ut det

stationära beståndet. Men eftersom de stationära årsungarna redan befann sig nära bärkapaciteten så kan det totalt sett inte bli så många fler årsungar.

Vandringsbeståndet måste i det fallet bestå av mycket storvuxna individer och eftersom jämvikten uppnås vid ungefär samma mängd avkomma kommer slutresultatet att bli färre adulter än vad som fanns initialt. Förutsättningen för att fiskpassagelösningarna ska kunna gynna vandringsbestånd som har sitt ursprung nedströms ökar därför ju lägre medeltätheten av de stationära 0+ är i förhållande till vilken täthet de skulle kunna nå (bärkapaciteten).

#### 7.4 PASSAGEEFFEKTIVITETER

Parametrarna som hanterar passageeffektivitet kan i de flesta fall inte anges med hjälp av data från utvärderingar eftersom många av beräkningarna kommer att gälla fiskvägar som ännu inte byggts. Rekommendationen här är därför att använda litteraturbaserade uppgifter. Det finns ett antal sammanställningar som gjorts som beskriver passageeffektiviteter för olika arter i olika typer av fiskvägar (Bunt et al. 2012, Kemp 2016, Noonan et al. 2012, Silva et al. 2018, för svenska förhållanden se Andersson 2005, Lundqvist et al. 2008). Generellt visar resultaten från dessa studier att den genomsnittliga passageeffektiviteten hamnar i intervallet 60-80 % snarare än nära 100 % när man har flera fiskpassager. Se även Länsstyrelsernas genomgång av existerande fiskpassagelösningar i norra och södra Sverige där funktionen hos en stor del av passagerna bedömdes som undermålig.

Det som är viktigt att tänka på när det gäller litteraturdata är att fastställa vad siffrorna står för. Olika författare kan mena olika saker med passageeffektivitet. I många fall handlar passageeffektiviteten endast om effektiviteten genom en del av anläggningen, till exempel genom kammarrappan. Den enda effektivitet som räknas när det handlar om beräkning av populationseffekterna är den som gäller för hela området som fisken ska passera. Ett område som de vandrande fiskarna behöver ta sig förbi för att komma till lekområdet kan omfatta både en "bypass" kanal och en fisktrappa, som i den nedre delen av Umeälven, vilket i så fall innebär att det är den sammanlagda passageeffektiviteten som behöver anges i modellverktyget. Om det däremot finns fiskvägar på mer än ett ställe i ett vattendrag anger man det geometriska medelvärdet för fiskvägarnas passageeffektivitet. Man anger även antalet fiskvägar i modellverktyget. FiMod3 skiljer sig dock i det avseendet eftersom det beräkningsverktyget hanterar varje enskild passage, var för sig.

De passageeffektiviteter som ska anges är  $q_0$  för de nedströmsvandrande juvenilerna,  $q_u$  för de uppströmsvandrande lekfiskarna och  $q_N$  för de nedströmsvandrande utlekta fiskarna. Det kan även vara idé att göra en separat utvärdering med värdena på  $q_0$  och  $q_N$  som motsvarar överlevnaden via turbinerna för att utvärdera vad det scenariot innebär, d.v.s. med en icke-fungerande avledning eller frånvaro av avledning. Parameterisering för det ändamålet kan göras med hjälp av ett separat beräkningsverktyg om det saknas uppgifter för de storlekar som behöver passera samma turbintyp med motsvarande flöden (Leonardsson 2012). Det beräkningsverktyget fungerar även för andra arter än ål eftersom förlusterna via turbiner med samma egenskaper och inflöden främst beror på fiskarnas längd.

## 8 Diskussion

**Vi har behandlat osäkerhet, parameterisering, tidsperspektiv på tiden det tar för populationer att svara på åtgärder som förändrar populationsjämvikten och vad som karaktäriserar en livskraftig population i separata kapitel ovan. Vi har även kortfattat diskuterat resultat och gett lite perspektiv i varje sektion. Här tar vi upp en del aspekter som vi inte diskuterat så mycket i föregående kapitel, nämligen mer komplexa modeller, artinteraktioner, alternativa tillstånd i det akvatiska ekosystemet och evolutionära processer.**

Sättet vi har valt att modellera fiskpopulationerna på medför att begränsningar och täthetsberoendet slår på överlevnaden, där den underliggande processen antingen är att dödligheten per tidsenhet ökar med ökad täthet eller att dödligheten per tidsenhet är konstant men att det tar längre tid att nå könsmognad. De enskilda individernas fekunditet påverkas inte i modellerna om antalet individer förändras, men däremot förändras den totala fekunditeten i populationen. I verkligheten kan även fekunditeten hos fiskarna ändras om konkurrens och resursnivåer ändras.

Även om vi inte inkluderar en flexibel resursberoende fekunditet, så går det ändå att säga något generellt om vad som skulle hända om man skulle ange fekunditeten som en funktion av tätheten genom att undersöka hur jämviktstätheten förändras med fekunditeten. Matematiskt undersöker man detta genom att ta derivatan av jämviktstätheten och ser hur den förändras med ändrad fekunditet. I fallet med öring blir dessa derivator alltid positiva både för de stationära öringarna och för de vandrande (ekv. 83), vilket innebär att jämviktstätheten ökar med ökad fekunditet. Omvänt kommer alltså jämviktstätheten för öringarna att minska om ökad konkurrens leder till lägre fekunditet. Det innebär att om man misstänker att tillkomsten av fiskpassagelösningar kommer att öka konkurrensen i vissa stadier på ett sätt som inte hanteras av modellerna så är det troligt att de beräknade jämvikterna blir något överskattade jämfört med modeller som hade hanterat de täthetsberoende responserna på ett mer korrekt sätt.

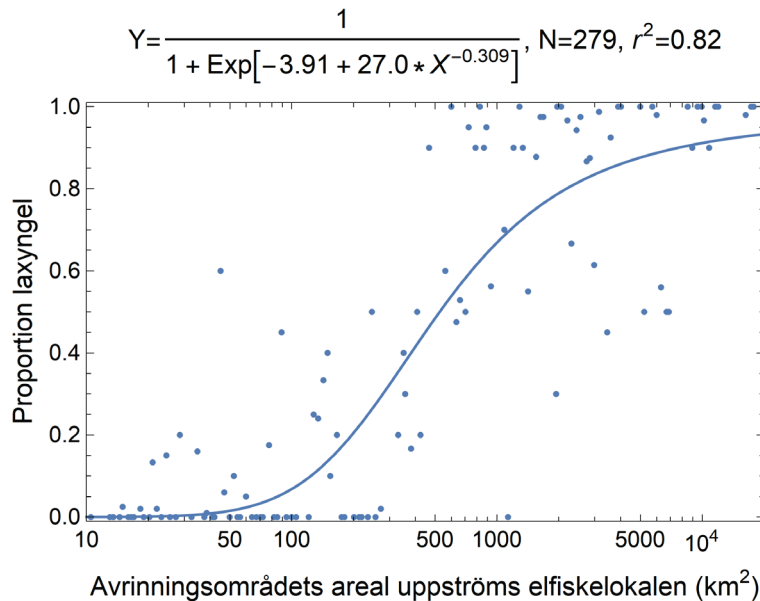
$$\frac{\partial N_{VA}}{\partial F} = \frac{2 K_j}{\bar{F}^2 p_0} > 0$$

ekvation 83

Det finns modeller som explicit hanterar hur populationerna påverkar resursnivåerna och hur det i sin tur förändrar tillväxt och överlevnad (se t.ex. Persson et al. 1998, Claessen et al. 1999, de Roos et al. 2002). Dessa är dock betydligt mycket mer komplexa och krävande att använda och parameterisera.

I ett lite längre tidsperspektiv behöver även man ta hänsyn till responser hos andra arter. Det är möjligt att en ny fiskväg förändrar fisksamhällets struktur och samspelet mellan arterna. En sak som vi inte behandlat i rapporten är konkurrensen mellan lax och öring. Det finns dock inte speciellt mycket forskning om interaktionerna mellan dessa två arter. Däremot finns stora mängder

elfiskedata från våra laxförande vattendrag och dessa data antyder att öringen dominerar i små vattendrag och tycks trängas undan från huvudfåran i stora vattendrag (Fig. 43). Mot bakgrund av den kunskapen skulle man kunna modellera lax och öring separat och sedan justera resultaten utifrån den observerade proportionen lax beroende på avrinningsområdets storlek.



**Figur 43. Genomsnittlig proportion laxyngel (årsungar i samband med elfisket) av det sammanlagda antalet årsyngel av lax och öring per elfiskelokal i relation till avrinningsområdets totala areal uppströms elfiskelokalen. Resultaten gäller samtliga elfiskedata från vildlaxälvarna i Bottenhavet och Bottenviken med minst fem års data. Data från Vindelälven har utelämnats pga att laxbeståndet inte nått den slutgiltiga utbredningen i avrinningsområdet. Data från elfiskeregistret: Svenskt ElfiskeRegiSter (SERS). 2018. Sveriges lantbruksuniversitet (SLU), Institutionen för akvatiska resurser. <http://www.slu.se/elfiskeregistret> [2018-08-30]. Ett tack till Berit Sers och Erik Degerman för datauttaget!**

Det går att utveckla modeller som hanterar flera arter, men antalet modeller och modellvarianter ökar snabbt i takt med det antal arter som inkluderas. Dessutom blir analysen av modellerna mer krävande eftersom antalet parametrar ökar. Med flera arter kan det också uppstå flera olika jämvikter (tillstånd), vars stabilitetsegenskaper behöver analyseras eftersom inte alla jämviktslösningar är stabila. I och med att interaktioner mellan arter kan skapa alternativa tillstånd i ekosystemet (de Roos and Persson 2012), kan förutsättningarna förändras radikalt för att kunna förutsäga responsen till följd av en åtgärd. När det finns alternativa tillstånd kan en större förändring rubba balansen mellan olika arter eller stadier (storleksklasser) och systemet kan flyttas till en alternativ jämvikt. Tillkomsten av en fiskväg kan också radikalt ändra förutsättningar, till exempel om det saknas gädda uppströms den tilltänkta fiskvägen men att gäddan etablerar sig i området uppströms. Ett sådant scenario skulle definitivt förändra förutsättningarna för arterna uppströms fiskvägen. Eftersom modellerna i denna rapport endast hanterar en art åt gången går det inte heller att göra förutsägelser vad som kommer att hända med fiskesamhället i stort. Modellerna ger dock en uppfattning om hur mycket energi, i form av ny fisk, som tillförs det akvatiska ekosystemet.

Men en del av den energin kan överföras och realiseras i andra arters populationer. Om man inte värderar arterna olika kommer därför en beräknad påtagligt positiv effekt att förbli positiv, men kanske inte för den art man hade tänkt sig från början. Det kan även visa sig att en stor del av den positiva effekten realiseras i ökat sportfiske än i fisksamhället.

I ett ännu längre tidsperspektiv kommer sannolikt även evolutionära förändringar att spela in. Förändringar i tillväxt, mortalitet och fekunditet kan medföra ett förändrat selektionstryck. Men då handlar det om många generationer och i det tidsperspektivet kan också miljön hinna ändras. Det ligger dock utanför målsättningen med denna rapport att försöka göra förutsägelser långt in i framtiden.

Att göra en fullständig och hundraprocentigt tillförlitlig analys av konsekvenserna av en fiskväg är inte möjligt med dagens kunskap. Men i de fall samma arter finns både uppströms och nedströms fiskvägen torde det gå att få en relativt bra uppfattning om effekterna av en ny fiskväg på fiskbestånden med hjälp av modellverktygen som baseras på ekvationer i denna rapport. Modellernas förutsägelser torde även stämma relativt bra i de fall de beräknade jämvikterna blir väldigt låga eftersom det indikerar att det mer eller mindre saknas förutsättningar för en märkbar positiv effekt för den arten. En stor fördel med modellerna i sådana situationer är att de kan användas för att utforska vilka förutsättningar som krävs för att stärka de positiva effekterna av fiskpassagera.

Den här rapporten och tillhörande beräkningsverktyg är ett steg i utvecklingen att kunna kvantifiera effekterna på fiskpopulationer av åtgärdsförslag inom vattenförvaltningen. De populationsmodeller vi använt i denna rapport motsvarar den typ av modeller man använder sig av inom fiskeriforskningen för att skatta beståndsstorlekar och överlevnad. Modellerna och analyserna vilar därför på solid vetenskaplig grund. Av den anledningen är det motiverat att använda sig av detta angreppssätt för att utvärdera den tilltänkta effekten av åtgärdsförslag inom vattenförvaltningen avseende konnektivitet och habitatåtgärder för att förbättra miljön. Det går även att använda modellerna för att utvärdera vilka potentiella åtgärder som kan behövas, och var dessa bör utföras, för att nå god ekologisk status/potential.

Modellerna kan även komma till nytta oavsett vilken miljöstatus området har, t ex om modellresultaten visar att det är sannolikt att konnektivitets- eller habitatsåtgärder leder till betydande ökning av ett eller flera vandringsfiskbestånd eftersom detta är en stark indikation på att det är motiverat att åtgärderna genomförs.

## 9 Slutsatser

**De modeller som presenteras i denna rapport ger goda möjligheter att bilda sig en uppfattning om vilka konsekvenser nya fiskpassager kan tänkas få för fiskpopulationerna som finns i området som berörs av åtgärdsförslagen. Modellerna är därför i hög grad relevanta att använda inom vattenförvaltningen för att utvärdera effekter av tillänkta konnektivitetsåtgärder.**

Resultaten av de analyser man gör med hjälp av modellerna (modellverktygen) beror på förutsättningarna i det område, avrinningsområde eller delavrinningsområde, där åtgärderna planeras - såsom

- vilka fisksamhällen som finns nedströms respektive uppströms
- vilka egenskaper de enskilda populationerna har
- i vilken utsträckning det finns lämpliga habitat och födoresurser
- hur många fiskpassager fiskarna behöver passera
- hur effektiva man bedömer det går att få passagera

Resultaten från modellberäkningarna är objektiva. Det ges ingen värdering av om resultaten motiverar att åtgärderna ska genomföras eller inte eftersom svaret på den frågan också beror på hur åtgärderna påverkar energiproduktionen och på eventuella socio-ekonomiska avvägningar i de specifika fallen. Vi tar här heller inte hänsyn till att förbättrade vandringsvägar kan vara gynnsamma för andra organismer än vandrande fisk.

## 10 Acknowledgements

Denna rapport har tagits fram inom ramen för Energiforsks Vattenkraftens miljöforskningsprogram och för Energiforsks program EcoHab som finansierats av Energimyndigheten, Havs- och vattenmyndigheten, Fortum Sverige, Holmen Energi, Jämtkraft, Jönköping Energi, Karlstads Energi, Mälarenergi Vattenkraft, Skellefteå Kraft, Statkraft Sverige, Tekniska verken i Linköping, Varberg Energi, Vattenfall Vattenkraft AB och Sydkraft.

## 11 Referenser

- Barnthouse, L.W. 2004. Quantifying population recovery rates for ecological risk assessment. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 23(2): 500–508.
- Beverton, R.J.H., and Holt, S.J. 1957. On the Dynamics of Exploited Fish Populations, Fishery Investigations Series II Volume XIX, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food.
- Byström 2000. Recruitment mechanisms in fish: size-dependent interactions in lake communities. Avhandling Umeå Universitet (ISBN : 91-7191-758-6).
- Byström, P., Huss, M., and L. Persson. 2012. Ontogenetic constraints and diet shifts in Perch (*Perca fluviatilis*): mechanisms and consequences for intra-cohort cannibalism. *Freshwater Biology* Vol. 57, nr 4.
- Claessen, D., van Oss, C., Persson, L. and A. de Roos 2002. The impact of size-dependent predation on population dynamics and individual life history. *Ecology* 83(6): 1660-1675.
- Claessen, D., de Roos, A. and L. Persson. 1999. Dwarfs and Giants: Cannibalism and Competition in Size-Structured Populations. *American Naturalist* 155(2): 219-237.
- Degerman, E., Sers, B. & K. Magnusson. 2016. Jämför- och referensvärden från Svenskt Elfiskeregister – Perioden 2008-2015. Aqua reports 2016:14. Institutionen för akvatiska resurser, Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm Lysekil Öregrund. 64 s.
- de Roos A. M and L. Persson. 2012. Size-dependent life-history traits promote catastrophic collapses of top predators. *PNAS*. 99(20): 12907-12912.
- de Roos A. M., Leonardsson K., Persson, L. and G. Mittelbach. 2002. Ontogenetic Niche Shifts and Flexible Behavior in Size-Structured Populations. *Ecological monographs*. 72. 271-292.
- Einum, S., Nislow, K. H. 2005. Local-scale density-dependent survival of mobile organisms in continuous habitats: an experimental test using Atlantic salmon. *Oecologia* 143, 203–210.
- Elliott, J.M. 1985. Population Regulation for Different Life-Stages of Migratory Trout *Salmo trutta* in a Lake District Stream. *Journal of Animal Ecology* 54(2): 617-638.
- Elliott, J.M. and M. A. Hurley. 1998. Population regulation in adult but not juvenile resident trout "*Salmo trutta*" in a Lake District stream. *Journal of Animal Ecology* 67(2): 280-286.
- Ferguson J.,W., Ploskey, G. R., Leonardsson, K., Zabel, R. W. and H. Lundqvist. 2008. Combining turbine blade-strike and life cycle models to assess mitigation strategies for fish passing dams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 65(8): 1568-1585.
- Frankham, R., Bradshaw, C.J.A., and Brook, B.W. 2014. Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation* 170: 56-63.
- Franklin, I.R. 1980. Evolutionary change in small populations. In *Conservation Biology: an Evolutionary–Ecological Perspective* (Soule', M.E. and Wilcox, B.A., eds), pp. 135–150. Sinauer Associates.
- Gilpin, M., and I. Hanski. 1991. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Academic Press. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-284120-0.X5001-3>.
- Gross, M. R. 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature* 313.
- Gårdmark, A., Enberg, K., Ripa, J., Laakso, J. & Kailala, V. 2003. The ecology of recovery. *Ann. Zool. Fennici* 40: 131-144.
- Halldén A, Asp T, Andersson L, Degerman E & Nöbbelin F. 2005. Biotopkartering Vätterbäckar. Länsstyrelsen i Jönköpings Län. Meddelande 2005:34.



- Heermann, L., Eriksson, L.-O., Magnhagen, C., and J. Borcharding. 2009. Size-dependent energy storage and winter mortality of perch. *Ecology of Freshwater Fish* 18(4): 560-571.
- Henriksson, A., Yu, J., Wardle, D. A. and G. Englund. 2014. Biotic resistance in freshwater fish communities: species richness, saturation or species identity? *Oikos* 124 (8): 1058-1064.
- Heino, M., Dieckmann, U., and H. R. Godø. 2002. Measuring probabilistic reaction norms for age and size at maturation. *Evolution*. 56: 669–678.
- Heino, M., and U., Dieckmann. 2008. Detecting fisheries-induced life-history evolution: an overview of the reaction-norm approach. *Bulletin of Marine Science* 83(1):69-93.
- Hinrichsen, R. A., and C. M. Paulsen. 2020. Low carrying capacity a risk for threatened Chinook Salmon. *Ecological Modelling* 432:109223.
- Holderegger, R., U. Kamm, and F. Gugerli. 2006. Adaptive vs. neutral genetic diversity: implications for landscape genetics. *Landscape Ecology* 21:797-807.
- Holmes, E. E., J. L. Sabo, S. V. Viscido, and W. F. Fagan. 2007. A statistical approach to quasi-extinction forecasting. *Ecology Letters* 10:1182-1198.
- Hugh P. Possingham, H.P., D.B. Lindenmayer, and M.A. McCarthy, 2013. Population Viability Analysis. Pages 831-843 in *Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)*. Ed. S.A. Levin. Elsevier Inc.
- HVMFS 2019:25 : Havs- och vattenmyndighetens föreskrifter om klassificering och miljö kvalitetsnormer avseende yt vatten. *Vattenmiljö och vattenkraft Proposition 2017/18:243*, [https://www.riksdagen.se/sv/dokument-lagar/dokument/proposition/vattenmiljo-och-vattenkraft\\_H503243/html](https://www.riksdagen.se/sv/dokument-lagar/dokument/proposition/vattenmiljo-och-vattenkraft_H503243/html).
- ICES 2018. Report of the Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group (WGBAST), 20–28 March 2018, Turku, Finland. ICES CM 2018/ACOM:10. 369 pp.
- ICES 2019. Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group (WGBAST). ICES Scientific Reports. 1:23. 312 pp. <http://doi.org/10.17895/ices.pub.4979>
- ICES 2020. Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group (WGBAST). ICES Scientific Reports. 2:22. 261 pp. <http://doi.org/10.17895/ices.pub.5974>
- Jamieson, I. G., and F. W. Allendorf. 2012. How does the 50/500 rule apply to MVPs? *Trends in Ecology and Evolution*, 27(10): 578-583.
- Kriström, B., B. Ranney, B. O. Calles, L. Greenberg & K. Leonardsson. 2010. Hydropower - Environmental impacts, mitigation measures and costs in regulated waters Cost-Benefit Analysis of River Regulation: The case of Emån and Ljusnan. Scientific summary report. *Vattenkraft – miljöeffekter, åtgärder och kostnader i nu reglerade vatten. Slutrapport, etapp 3, Elforsk rapport 10:90*. 123 pp.
- Lacy, R.C. 1993. VORTEX: A computer simulation model for Population Viability Analysis. *Wildlife Research* 20:45-65.
- Lacy, R.C. 2000. Structure of the VORTEX simulation model for population viability analysis. *Ecological Bulletins* 48:191-203.
- Lacy, R.C., and J.P. Pollak. 2020. Vortex: A stochastic simulation of the extinction process. Version 10.3.8. Chicago Zoological Society, Brookfield, Illinois, USA.
- Legault, C.M. 2004. Salmon PVA: a population viability analysis model for Atlantic salmon in the Maine Distinct Population Segment. U.S. Dep. Commer. Northeast Fish. Sci. Cent. Ref. Doc. 04-02; 88 p. Available from: National Marine Fisheries Service, 166 Water St., Woods Hole, MA 02543-1026.
- Leonardsson, K. 2012. Modellverktyg för beräkning av ålförluster vid vattenkraftverk. *Elforsk rapport, 12-36*. <https://energiforsk.se/program/krafttag-al/rapporter/modellverktyg-for-berakning-av-alforluster-vid-vattenkraftverk/>

- Lochran, W.T., C. J.A. Bradshaw and B.W. Brook. 2007. Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation*, 139: 159-166.
- Lorenzen, K. and K. Enberg. 2002. Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 269: 49–54.
- Lorenzen, K. 2008. Fish population regulation beyond “stock and recruitment”: the role of density-dependent growth in the recruited stock. *Bulletin of Marine Science* 83(1): 181–196.
- McElhany, P., M.H. Ruckelshaus, M.J. Ford, T.C. Wainwright, and E.P. Bjorkstedt. 2000. Viable salmonid populations and the recovery of evolutionarily significant units. U.S. Dept. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC-42, 156 p.
- Milner, N.J., J.M. Elliott, J.D. Armstrong, R. Gardiner, J.S. Welton, and M. Ladle. 2003. The natural control of salmon and trout populations in streams. *Fisheries Research* 62, 111–125.
- Nevoux M., B. Finstad, J. G. Davidsen, R. Finlay, Q. Josset, R. Poole, J. Höjesjö, K. Aarestrup, L. Persson, O. Tolvanen, and B. Jonsson. 2019. Environmental influences on life history strategies in partially anadromous brown trout (*Salmo trutta*, *Salmonidae*). *Fish and Fisheries*. 20:1051–1082.
- Nilsson N, Degerman E, Andersson H C & Halldén A. 2010. Fisk i vattendrag och stora sjöar - Metoder för övervakning, Delrapport: Uppdatering av modell för beräkning av öringsmoltproduktion. Länsstyrelsen i Stockholms län, rapport 2010:07.
- Nilsson, N. 2017. Beräkning av smoltproduktionen i Dammån och dess tillflöden. Rapport till Länsstyrelsen i Jämtlands län. Jönköpings Fiskeribiologi AB. Senast uppdaterad: 2017-11-22.
- Ojanlatva, D. 2001. Könsmognadsmönster hos strömlevande harr (*Thymallus thymallus*). Institutionen för Vattenbruk, Sveriges lantbruksuniversitet. Umeå. Examensarbete 20p.
- Pelicice, F.M., and Agostinho, A.A. 2008. Fish-passage facilities as ecological traps in large neotropical rivers. *Conservation Biology* 22(1): 180-188.
- Persson, L., K. Leonardsson, A. M. de Roos, M. Gyllenberg, and B. Christensen. 1998. Ontogenetic scaling of foraging rates and the dynamics of a size-structured consumer-resource model. *Theoretical Population Biology* 54:270-293.
- Persson, L., Claessen, D., De Roos, A. M., Byström, P., Sjögren, S., Svanbäck, R., Wahlström, E. and Westman, E. 2004. Cannibalism in a size-structured population: energy extraction and control. *Ecological Monographs*. 74, 135–157.
- Persson L., J. Norlin, E. Petersson. 2011. *Ekologi för fiskevård, Sportfiskarna* (ISBN: 9789186786410).
- prEN 17233. Draft European Standard prEN 17233 Water quality - Guidance for assessing the efficiency and related metrics of fish passage solutions using telemetry.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132:652-661.
- Ricker, W. E. 1954. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 11, 559-623. 11: 559–623.
- Roff, D. A. 1988. The evolution of migration and some life history parameters in marine fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 22: 133–146.
- Seber, G.A.F. 2002. *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. Caldwell, New Jersey: Blackburn Press.
- Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *Bioscience* 31(2): 131–134.

- Treasure, J.W. 1981. Some aspects of the reproductive biology of perch *Perca fluviatilis* L. Fecundity, maturation and spawning behavior. *Journal of Fish Biology*, 18 (6): 729-740.
- Vikström, L., Leonardsson, K., Leander, J., Shry, S., Calles, O., and Hellström, G. Validation of Francis–Kaplan Turbine Blade Strike Models for Adult and Juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*, L.) and Anadromous Brown Trout (*Salmo trutta*, L.) Passing High Head Turbines. 2020. *Sustainability*, 12, 6384.
- Wang, T., M. Fujiwara, X. Gao, and H. Liu. 2019. Minimum viable population size and population growth rate of freshwater fishes and their relationships with life history traits. *Nature Scientific Reports*, 9(3612):1-8.
- Öhlund, G., Hedström, P., Norman, S., Hein, C.L. and G. Englund. 2015. Temperature dependence of predation depends on the relative performance of predators and prey. *Proc Biol Sci.* 22;282(1799).

## Bilaga A: Ytterligare ekvationer

*Bilaga A1: Ekvation A1-A4. Uttryck för jämviktstätheter för två olika populationer med täthetsberoende hos stationära aduler men inte hos vandrande aduler (enkel iteropari) (motsvarande sektion 2.2.2):*

$$N0s = K_{as} Fek_S (U_1 + q_N) q_U \left( \frac{1}{U_2} - \frac{1}{p_{as}(Fek_S U_1 - U_2)} \right) \quad (\text{ekv. A1})$$

$$N0v = K_j + \frac{U_1(2K_j + Fek_S K_{as} p_0)}{p_0 U_2} - \frac{K_{as} Fek_S U_1}{p_{as}(Fek_S U_1 - U_2)} \quad (\text{ekv. A2})$$

$$N_S = \frac{K_{as}(Fek_S p_{as} U_1 + (1 - p_{as}) U_2)}{p_{as}(Fek_S U_1 - U_2)} \quad (\text{ekv. A3})$$

$$Nv = \frac{2K_j p_{as} + Fek_S K_{as}(1 - p_{as}) p_0}{Fek_V p_{as} q_U p_0} - \frac{K_{as} Fek_S^2 U_1}{Fek_V p_{as} q_U (Fek_S U_1 - U_2)} - \frac{K_j p_{av} p_{1v} q_0}{U_1} \quad (\text{ekv. A4})$$

där

$$U_1 = (p_{av} + p_{av}(q_N - 1)q_U - 1)$$

och

$$U_2 = Fek_V p_{av} p_{1v} q_0 q_U$$



# MODELLERING AV FISKVÄGARS BETYDELSE FÖR FISKBESTÅNDEN

Utbyggnaden av vattenkraft har påverkat många fiskbestånd negativt. Förlust av livsmiljöer och fri passage i vattendragen är de två viktigaste orsakerna till negativa effekter.

Här presenteras de olika modeller, FiMod1 till 5, som kan användas till att beräkna effekter av förbättrad passageeffektivitet och habitatåtgärder på fiskpopulationer. Olika antaganden görs om vandring och habitatutnyttjande och exempel på relevanta fiskarter är lax, asp, öring, abborre och harr.

Rapporten beskriver härledningar och antaganden i modellerna och ger exempel på resultat. Populationsmodellerna beskrivs även i en utökad sammanfattning.

## Ett nytt steg i energiforskningen

Energiforsk är en forsknings- och kunskapsorganisation som samlar stora delar av svensk forskning och utveckling om energi. Målet är att öka effektivitet och nyttiggörande av resultat inför framtida utmaningar inom energiområdet. Vi verkar inom ett antal forskningsområden, och tar fram kunskap om resurseffektiv energi i ett helhetsperspektiv – från källan, via omvandling och överföring till användning av energin. [www.energiforsk.se](http://www.energiforsk.se)