



Fiskars migration och reproduktion i reglerade vatten

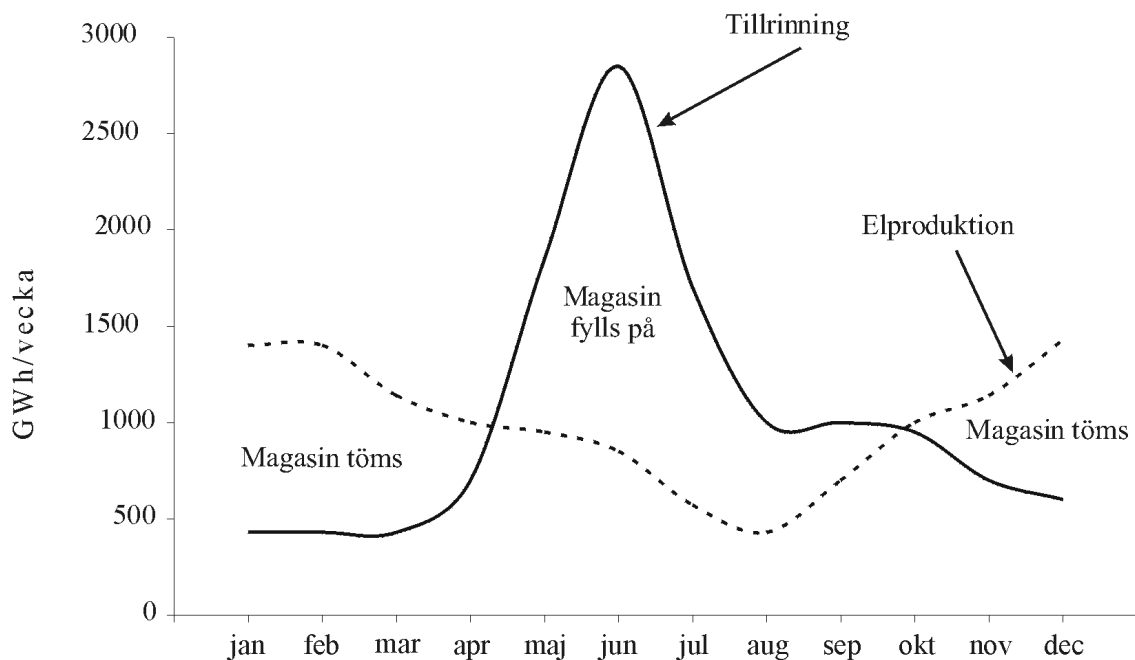
- Restaureringsåtgärder och dess effekter

Olle Calles
Avdelningen för Biologi

Introduktionsuppsats nr 2
2005

Introduktion vattenreglering

Den första svenska vattenkraftanläggningen med elgenerering togs i drift 1882 i Lagan. Efter trefasssystemets introduktion under 1890-talet kunde elkraften distribueras längre sträckor utan alltför stora kraftförluster och de stora orörda vattenfall som fanns kvar kunde byggas ut (Jakobsson, 1993). Inom en 20-årsperiod därefter hade man helt övergått till vattenkraft med elproduktion och den storskaliga vattenregleringen i norra Europa utvecklades huvudsakligen för att förse samhället/industrin med elkraft. Utbyggnaden accelererade i takt med ökad efterfrågan, vilket illustreras väl av ökningen av den hydroelektriska produktionskapaciteten från < 1 TWh/år 1950 till ca 45 TWh/år 1990 (Ackefors *et al.*, 1991; Svensson, 2000). Internationellt skedde också en kraftig utbyggnad under samma period och antalet stora dammar i världen ökade sjufalt under denna tidsperiod (Dynesius & Nilsson, 1994). Utbyggnaden kom dock att ändra karaktär som en följd av de grundläggande problem som fanns med vattenkraftens tillförlitlighet som elleverantör. Detta hade sin grund i den naturliga variationen i mängden nederbörd inom och mellan år, vilket bl.a. innebar att allt tillrinnande vatten inte kunde ledas genom kraftverkets turbiner vid högflöden utan släpptes förbi outnyttjat. För att kringgå dessa problem konstruerades system för vattenförvaring i form av dammar (Petts, 1996). I Europa rymmer kraftverksdammars eller magasin ca 10 % av den totala årliga avrinningen från samtliga vattendrag (Dynesius & Nilsson, 1994). Tappningen av vatten från dessa dammar styrs av elbehovet istället för den naturliga tillrinningen, vilket resulterar i en konstlad flödesvariation med högflöden kopplade till de tidpunkter då elbehovet är som störst vilket i tempererade områden innebär vinterhalvåret (Fig. 1). På årsbasis blir resultatet alltså att stora mängder vatten som normalt skulle rinna under vår och vissa fall höst istället sparas och tappas under vintern (Ward & Wiens, 2001). Reglerade vattendrag i norra Europa utgör ett tydligt exempel på behovet av att kunna lagra vatten eftersom den naturliga avrinningen under året är mer eller mindre omvänd mot elbehovet, med högst naturliga flöden efter snösmältningen under vår och försommar (Svensson, 2000).



Figur 1. Den sammantagna månadsvisa naturliga tillrinningen i svenska vattendrag samt elproduktionen under ett medelår. Under de delar av året när elproduktionen överstiger tillrinningen nyttjas magasinerat vatten för att generera elektricitet.

De dramatiska förändringar i flödesregim och habitat som regleringsföretag orsakar kommer givetvis även att påverka de organismer som lever där delar av eller hela sina liv. Den organismgrupp som är mest känd och studerad i akvatiska habitat är sannolikt fisken och många studier har försökt beskriva och studera hur de påverkas av vattenreglering. Man har kunnat konstatera att i synnerhet vandrande fiskarter drabbats hårt av vattenreglering och man har därför studerat hur olika former av negativ påverkan kan minimeras, för att i förlängningen kunna uppnå en acceptabel balans mellan vattenkraft och livskraftiga och funktionella akvatiska ekosystem. Denna uppsats ger en introduktion till problematiken kring vattenreglering genom att först ge en inblick i vandrande fiskarters livscykel för att därefter belysa vilka problem som vattenregleringen orsakar. Sedan presenteras och utvärderas olika typer av restaureringsåtgärder som använts i reglerade vattendrag. Slutligen presenteras vilka frågeställningar som styr mitt projekt som fått huvudtiteln ”Restaureringsåtgärder i reglerade vattendrag” (Eng. ”Remedial measures in regulated rivers”).

Vandrande fiskars livscyklar

Alla fiskarter förflyttar sig vid något tillfälle under sin livstid, men detta sker på olika skalor i tid och rum (Lucas *et al.*, 1999). För att en förflyttning ska betecknas som

vandring krävs att: migrationen omfattar hela eller större delen av populationen, förflyttningen vanligen är obligat, och att migrationen är bunden till en viss säsong eller ett visst livsstadie (McDowall, 1988; Myers, 1949). De huvudsakliga orsakerna till migration är reproduktion, födosök och övervintring (Cowx & Welcomme, 1998; Lucas *et al.*, 1999). Det har sin förklaring i att det habitat som är optimalt för födosök och tillväxt kanske inte alls lämpar sig för reproduktion, vilket tvingar fisken att byta habitat för att optimera sina möjligheter till fortplantning och maximera sin fitness. Fiskars livshistorier kan delas in i tre huvudgrupper (McDowall, 1988):

- Oceanodromi: migration till havs, t.ex. torsk (*Gadus morhua*), sill (*Clupea harengus*), rödspätta (*Pleuronectes platessa*) och tonfisk (*Thunnus atlanticus*)
- Potamodromi: migration inom rinnande vatten, t.ex. mal (*Silurus glanis*) och öring (*Salmo trutta*)
- Limnodromi: migration inom sjöar, t.ex. bäcknejonöga (*Lampetra planeri*) och abborre (*Perca fluviatilis*).

Det är vanligt med kombinationer av de ovan nämnda strategierna, s.k. diadromi, vilket i första hand inbegriper förflyttning mellan limniska och marina miljöer. De diadroma strategierna har delats in i ytterligare tre undergrupper av Myers (1949) efter migrationens riktning och bakomliggande orsaker:

- Katadromi: migration från sötvatten till havet för reproduktion, t.ex. ål (*Anguilla anguilla*)
- Anadromi: migration från havet till sötvatten för reproduktion, t.ex. lax (*Salmo salar*), öring och vimma (*Vimba vimba*)
- Amphidromi: migration mellan hav och sötvatten för födosök (huvudsakligen yngel)

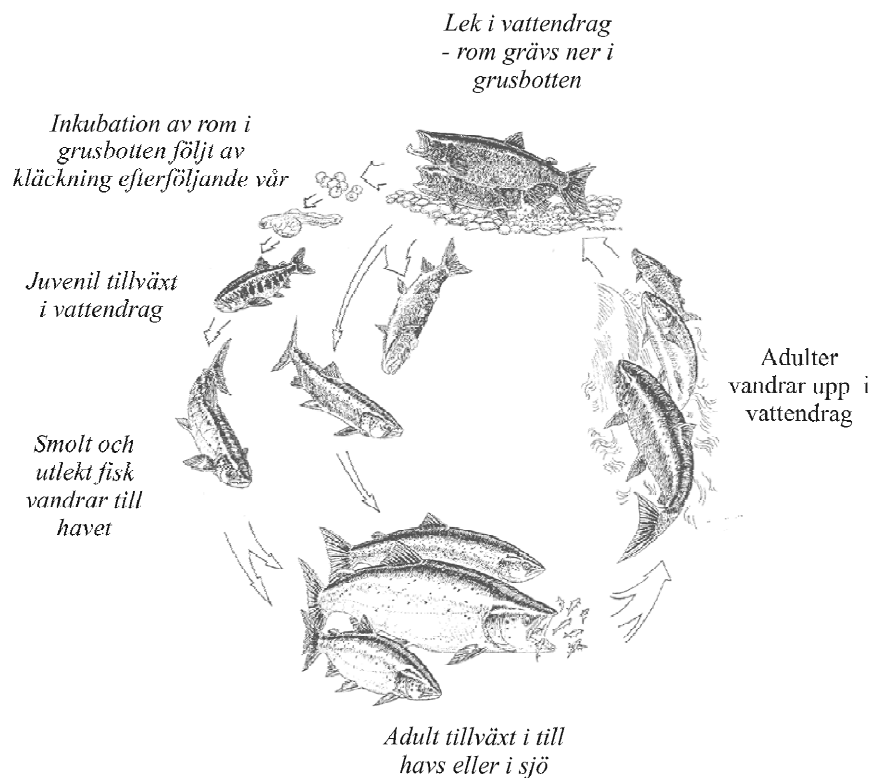
Vilken strategi arterna tillämpar är inte slumpvis vald, utan är ett resultat av vilket beteende som evolutionärt gett arterna högst fitness. I tempererade områden är övervägande delen av de diadroma fiskarterna anadroma, medan den katadroma strategin är vanligare i tropiska områden (Gross *et al.*, 1988). Detta har sin grund i den relativa produktiviteten i de marina respektive limniska miljöerna på aktuell latitud. I tempererade områden är produktiviteten högre i den marina miljön än i den limniska och därför är det mest fördelaktigt att söka föda till havs och på så sätt uppnå maximal tillväxt och således tvärtom i tropiska områden. I norra Europa är alltså de flesta diadroma arter anadroma av detta skäl och denna uppsats kommer därför att i huvudsak fokusera på arter med den strategin. En beskrivning av vandrande fiskarters livscyklar görs med utgångspunkt från fyra arter tillhörande två familjer; (1) Salmonidae: lax är uteslutande anadrom och öring förekommer som anadrom

(havsöring) och potamodrom (stationär öring); (2) Cyprinidae: vimma är anadrom i bräckta vatten och potamodrom i övrigt och färna (*Leuciscus cephalus*) uteslutande potamodrom.

Lekvandring

Salmonidae

De två vanligast förekommande anadroma salmoniderna i norra Europa, lax och öring, är höstlekande. Det finns öringpopulationer och i vissa fall delar av öringpopulationer som är stationära (potamodroma), men här diskuteras i första hand den typ som efter juvenil tillväxt i vattendraget vandrar ut till havet eller en närliggande sjö för att kunna tillväxa snabbare än om de stannar kvar. Laxars och havsöringars livscyklar är, med vissa undantag, i stora drag likadana (Fig. 2).



Figur 2. Schematisk bild över anadroma laxfiskars livscykel.

Könsmogna individer av båda arter återvänder efter några år till havs till ett vattendrag, vanligtvis detsamma som de själva föddes i, för att leka. Laxen påbörjar sin lekvandring under våren och sommaren (Okland *et al.*, 1995) medan öringen vandrar upp under tidig höst (Aarestrup & Jepsen, 1998; Arnekleiv & Kraabøl, 1996; Jonsson & Jonsson, 2002; Olofsson *et al.*, 1998). Tidpunkten för vandring varierar dock stort och i vissa populationer inträffar lekvandringen redan i maj och i andra fall så sent som början av februari (Landergren, 1999). Lekvandringen initieras av en rad olika faktorer, som t.ex. temperatur i vattendraget (Jonsson & Jonsson, 2002; Laine *et al.*, 2002; Olofsson *et al.*, 1998; Ovidio *et al.*, 1998), temperatur i havet (Rivinoja *et al.*, 2001), flöde i vattendraget (Jonsson & Jonsson, 2002; Laine *et al.*, 2002; Olofsson *et al.*, 1998; Ovidio *et al.*, 1998) och havsnivån (Olofsson *et al.*, 1998). Temperaturen är av speciell betydelse eftersom fiskar är poikiloterma (*växelvarma*, jmf *homeoterma*) och kräver en viss vattentemperatur för att kunna passera svårforcerade partier i vattendraget. I små vattendrag krävs även ett visst minimiflöde för att fisken fysiskt ska kunna ta sig in och uppströms. När fisken påbörjat sin uppvandring påverkas dess simhastighet i de flesta vattendrag av flödesförändringar där en nedgång i flödet leder till en långsammare vandring, vilket troligen beror på att vandringsdriften minskar och framkomligheten försämras (Erkinaro *et al.*, 1999; Rivinoja *et al.*, 2001).

Cyprinidae

Cypriniders lekvandringar är inte lika väl studerade som hos salmonider, men man vet att flera cyprinida arter vandrar långa sträckor för att nå sina lekområden (Cowx & Welcomme, 1998). De flesta cyprinida arter är dock vårlekande, t.ex. vimma och färna (Ziliukas & Ziliukiene, 2002). Det är även vanligt att cyprinida arter som vanligen är potamodroma, kan tillämpa anadromi i kustmynnande vattendrag där det råder en låg salthalt till havs, vilket är fallet i t.ex. Östersjön. De flesta av dem klassas som diadroma eller semi-diadroma eftersom de på vissa platser inte vandrar ut i havet, utan stannar kvar i vattendraget som vuxna. Exempel på cyprinider som i vissa vattendrag är anadroma är: vimma, id (*Leuciscus idus*), mört (*Rutilus rutilus*) och braxen (*Abramis brama*).

Vimman är som redan nämnts anadrom, men kan även bilda stationära bestånd naturligt eller som en följd av artificiell isolering (Ziliukas & Ziliukiene, 2002). Vimman är en relativt okänd fisk i Sverige, men i flera länder öster om Östersjön klassas den som en av de kommersiellt mest värdefulla arterna (Backiel & Bontemps, 1996; Petrauskas, 1971; Ziliukas & Ziliukiene, 2002). De lekmogna individerna vandrar upp i hemvattendraget under sen vår eller tidig sommar (april-juni) och

aktiviteten är som störst när vattentemperaturen är omkring 18-21 C° (Petrauskas, 1971). Fisken är då 3-6 år gammal och 20-27 cm lång, honorna något större än hanarna. De letar sig upp i biflöden för lek och vandringar på hundratals km är inte ovanliga i vattendrag där detta är möjligt (Backiel & Bontemps, 1996).

Färnan är potamodrom och tillbringar således hela livet i sötvatten. Den är rheophil och föredrar att uppehålla sig i strömmande partier av vattendragen, med en preferens för lokaler med död ved och stenigt bottensubstrat (Allouche *et al.*, 1999). Längre vandringar genomförs vanligen mellan skymning och gryning, men färnan uppvisar ett starkt "homing-beteende" och är således knuten till ett hemområde (Allouche *et al.*, 1999). Dess aktivitet verkar inte vara styrt av ljusintensiteten som man funnit hos flera andra cyprinida arter, som t.ex. flodbarb (*Barbus barbus*, (Baras & Cherry, 1990)), mört (Baade & Fredrich, 1998) och stäm (*Leuciscus leuciscus*, (Clough & Ladle, 1997)). Man har inte heller funnit någon koppling mellan färnans aktivitet till temperatur eller flöde (Allouche *et al.*, 1999). Under vintern uppvisar färnan, precis som de flesta andra fiskarter, en begränsad rörlighet som en följd av den låga vattentemperaturen.

Lek och rommens utveckling

Salmonidae

Laxens och öringens lek infaller sent på hösten, oktober-december, ju längre söderut desto senare på året som en följd av en senare säsongsutveckling (Landergren, 1999). Båda arter leker oftast i sina hemvattendrag, nära den plats deras föräldrar lekt på (Arnekleiv & Kraabøl, 1996). Laxen anses dock ha ett starkare s.k. "homing-beteende" än öringen, vilket innebär att de är mer platsspecifika med avseende på val av lekplats (Saksgard *et al.*, 1992). Arterna föredrar likartade platser, men laxen leker vanligen i vattendragets huvudfåra medan öringen letar sig upp i tillflöden och sidofårar (Aarestrup & Jepsen, 1998; Eklöv *et al.*, 1999). En typisk lekplats för öring återfinns på grunt vatten (0,07-0,58 m, (Shirvell & Dungey, 1983; Witzel & MacCrimmon, 1983) vanligast 0,1-0,4 m, (Degerman *et al.*, 2001; Shirvell & Dungey, 1983)), där vattenhastigheten är intermediär (0,11-0,80 m*s⁻¹, (Witzel & MacCrimmon, 1983); vanligast 0,2-0,4 m*s⁻¹, (Shirvell & Dungey, 1983)) över grusigt substrat med blandad kornstorlek (intervall 20-70 mm, (Rubin & Glimsater, 1996; Shirvell & Dungey, 1983)). Laxen föredrar grövre substrat på djupare vatten, vilket är knutet till att de leker i huvudfåran. De variationer som finns med avseende på de olika parametrarna ovan beror troligen i stor utsträckning på skillnader i individernas storlek samt tillgängligt habitat. När väl lekplatsen valts och uppvaktande hanar finns

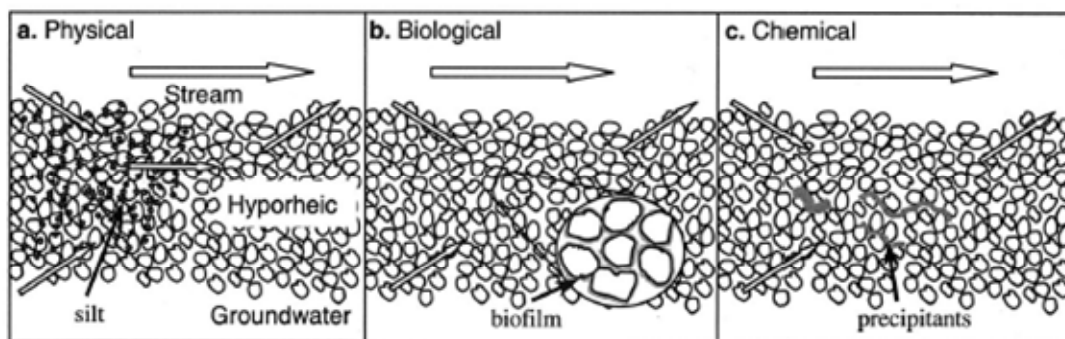
tillgängliga fördelar honan sin rom på flera platser, öringen vanligen i 2 gropar (Elliott, 1994) och laxen 4-6 gropar (Fleming, 1996). Merparten av öringarna leker mer än en gång (iteroparitet) och övervintrar vanligen i vattendraget för att på våren vandra ut i havet (Svårdson, 1967). Även laxen kan leka flera gånger under sin livstid (Klemetsen *et al.*, 2003), men andelen som gör det är färre än för öringen och många laxar leker endast en gång (semelparitet) och dör efter leken (Ackefors *et al.*, 1991). De laxar som överlever vintern, stannar kvar i vattendraget och vandrar ut till havet nästföljande vår. Rommen ligger därefter inkuberad i bottengruset och denna periods varaktighet är temperaturberoende, men varar vanligen över vintern med kläckning under våren. Under dessa månader krävs vissa miljömässiga förhållanden för att rommen skall överleva och utvecklats normalt. Den viktigaste faktorn är att lekgruppen konstant genomsköljs av syrerikt vatten, vilket beror av faktorer som tillräckligt vattenflöde och begränsad sedimentation av finpartikulärt material, se mer om detta nedan under ”*Den hyporheiska zonen*”.

Cyprinidae

Både vimma och färna leker under vår eller tidig sommar och är ”litophila” vilket innebär att de har klibbiga ägg som honan lägger på ett hårt underlag bestående av stenar eller grus (Cowx & Welcomme, 1998). Vimman föredrar stenar och sand på platser där vattendjupet understiger 50 cm och vattenhastigheten är minst $20 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, men har även observerats lägga sin rom på översvämmad vegetation. Äggen sprids över underlaget och en del faller ner i håligheter medan resten vanligen följer med strömmen och/eller blir uppätta av andra organismer (Petrauskas, 1971). Färnan lägger sin rom i grovgrus med en diameter över 5 mm, men i vissa fall nyttjas även vattenväxter som underlag (Cowx & Welcomme, 1998; Ziliukas & Ziliukiene, 2002). Leken sker vid en vattentemperatur omkring $14\text{-}20^\circ\text{C}$, i lätt strömmande ($10\text{-}30 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$) grunt vatten (10-30 cm) och inkubationstiden för rommen är 75,5-107,3 h vid 18°C , vilket motsvarar 56,6-80,5 dygnsgrader.

Den hyporheiska zonen

Många arter lägger sina ägg i olika typer av bottensubstrat och inkubationen av rommen sker således nere i det vatten som rör sig i bottenmaterialet. Rommens utveckling och överlevnad är beroende av att vissa biologiska, kemiska och fysiska förhållanden upprätthålls. Dessa förhållanden påverkas inte bara av det nedträngande ytvattnets sammansättning utan även av tillrinnande grundvatten. Den zon närmast under och intill ett vattendrag där vattnet är en blandning av yt- och grundvatten, kallas den hyporheiska zonen (Boulton *et al.*, 1998; Hancock, 2002). Utbytet av vatten mellan den hyporheiska zonen och omgivande ytvatten, grundvatten, ripariska och alluviala system sker i flera rumsliga och tidsmässiga dimensioner (Boulton *et al.*, 1998; Gibert *et al.*, 1990). Den hyporheiska zonen kan ses som ett fysiskt, biologiskt och kemiskt filter och vattnet kommer således att förändras längs de hyporheiska flödesvägarna (Fig. 3). Nettoutbytet är vanligen en tillförsel av syre och energi i form organiskt material från ytvattnet, som på så sätt försörjer biofiltret som in i sin tur bidrar med näringsämnen till ytvattnet.



Figur 3. Tre filtrerings processer som samtidigt pågår i den hyporheiska zonen: (a) fysisk filtrering av sedimentet, (b) biologisk filtrering av den mikrobiella biofilmen, och (c) kemisk filtrering genom reaktioner som mineralisering och redoxprocesser. Från Hancock (2002).

I den hyporheiska zonen sker vanligen ett tillskott av enkla organiska syror, som utgör en primär energikälla för biota i vattendraget (Schindler & Krabbenhoft, 1998). Omfattningen av utbytet styrs av variationer i flöde samt botten topografi och porositet (Boulton *et al.*, 1998). En stor mängd faktorer ligger således till grund för vilken sammansättning det vatten som genomsköljer lekgropen har och flera studier pekar på att placeringen av lekgropen inte sker slumpvis med avseende på de hyporheiska förhållandena. Honor av flera laxartade fiskar väger in sammansättningen på det hyporheiska vattnet vid val av lekplats. Olika arter tycks

använda olika nyckelparametrar som indikation på lämpligt habitat för inkubation av sin avkomma. Öring undviker botten där utflödande vatten har låg syrgashalt, hög vattentemp och till störst del består av grundvatten (Hansen, 1975; Witzel & MacCrimmon, 1983). Bäckröding (*Salvelinus fontinalis*) föredrar leksubstrat med utflödande jonrikt vatten (Curry & Noakes, 1995; Webster & Eiríksdóttir, 1976; Witzel & MacCrimmon, 1983). För "Bull trout" (*Salvelinus confluentus*) fann man att antalet lekgropar var tätt förknippat med det hyporheiska flödet, men på olika sätt beroende på vilken geografisk skala man tittade på (Baxter & Hauer, 2000). Hundlax (*Onchorynchus keta*) använde sig av temperaturen för att hitta lekplatser där utflödet var en blandning av yt- och grundvatten (Leman, 1993). Indianlax (*Onchorynchus nerka*) som förekom i vattendrag med hög turbiditet föredrog lekplatser i närheten av grundvattenutflöden (Lorenz & Eiler, 1989). Studier på denna typ av beteende saknas för cyprinida arter och man kan således inte utesluta att även honor av denna och andra fiskfamiljer påverkas av hyporheiska förhållanden vid val av lekplats. Man bör dock beakta att salmonider gräver ner sin rom djupare i botten substratet än de flesta cyprinider och dess avkomma kommer således att påverkas i högre grad av det hyporheiska vattnets karaktär.

Yngelstadiet

Salmonidae

De nykläckta laxfiskarna stannar kvar i den hyporheiska zonen tills gulesäcken är konsumerad. Sedan kryper de upp och börjar aktivt söka efter föda. Efter en tid upprättas en dominanshierarki och de största individerna är vanligen dominanta. Små och svaga individer kan tvingas vandra nedströms för att hitta en ledig ståndplats för att inte konkurreras ut och dö. Öringyngel stannar 1-4 år i vattendraget medan laxyngel beger sig mot havet redan efter 1-2 år. Innan vandringen mot havet genomgår ynglen en rad morfologiska och beteendemässiga förändringar, s.k. smoltifiering och individerna blir till smolt. De största morfologiska förändringarna innefattar en färgförändring från in mörkt brunaktig till silveraktig och kroppsformen går från kort och knubbig till lång och slank. Av de smolt som vandrar ut återkommer ca 10 % ett till tre år senare som vuxna för att vandra upp och leka i sitt hemvattendrag (Saksgård *et al.*, 1992).

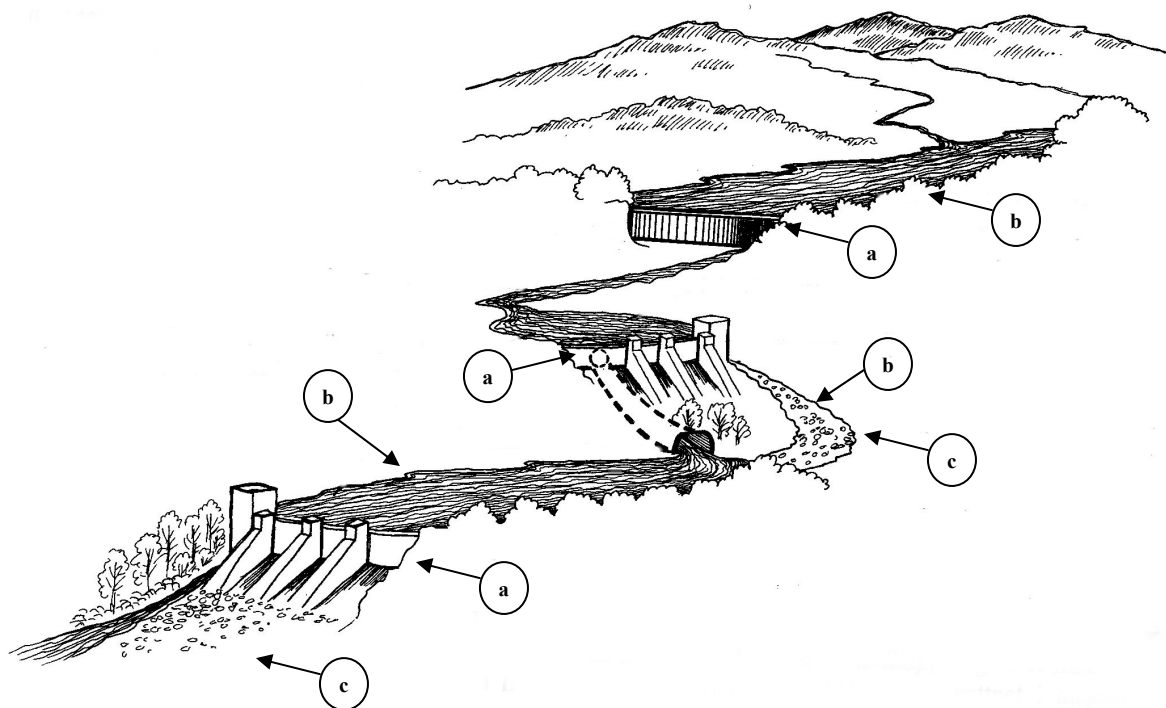
Cyprinidae

Yngelstadiet är den mest kritiska delen av de cyprinida arternas livscykel (Cowx & Welcomme, 1998). Gemensamt för de flesta cyprinida årsyngel är att de under våren

och första delen av sommaren söker sig till det habitat som har högst vattentemperatur och därför utnyttjar huvudfåran nattetid och vandrar in på grundare vatten under dagtid när dessa värms upp av solen. Efter kläckning stannar vimmans larver kvar i gruset tills de når en storlek på 7-9 mm, då de nattetid simmar ut i den fria vattenmassan och söker sig ned till lugnflytande partier (Petrauskas, 1971). Vimmans yngel lämnar reproduktionsområdet när de är ca 2 veckor gamla och vandrar till grunda biflöden där de etablerar sig (Petrauskas, 1971). Cowx & Welcomme (1998) menar dock att ynglen av såväl vimma som färna är rheophila och föredrar att stanna i huvudfåran under uppväxtperioden. Larver av färna återfinns ofta i 20-50 cm djupa lentiska habitat med makrofytter och död ved, där den grusiga botten vanligen är täckt av ett tunt lager finsediment (Baras *et al.*, 1995; Cowx & Welcomme, 1998). Efter ett par års tillväxt vandrar vimman ut till havet, men lite är känt om exakt när och hur detta sker.

Vattenreglering och dess påverkan på fisk i strömmande vatten

Det som utmärker opåverkade lotiska ekosystem är dess stora heterogenitet i tid och rum (Ward, 1989). Dessa system är "växelverkande" (interaktiva) i tre rumsliga dimensioner: lateralt (vattendrag - översilningsplan), vertikalt (vattendrag - akvifär) och "longitudinellt" (vattendrag - vattendrag, den s.k. korridorfunktionen). Vattenregleringen påverkar, eller i värsta fall förstör, processer i all dessa dimensioner. Man har först relativt nyligen insett vikten av ett "holistiskt" tillvägagångssätt för att kunna förutse följderna av olika former av störningar, t.ex. vattenreglering, i lotiska system. Ett allvarligt problem är dock att eftersom de flesta europeiska vattendrag var reglerade långt innan forskningen inom detta område påbörjades, har man i många fall en felaktig bild av den stora betydelse som heterogenitet har i morfologiskt intakta vattendrag (Ward *et al.*, 2001). Dessutom tror man att det tar längre tid för de påverkade ekosystemen att uppnå en ny jämvikt, än den tid som regleringen pågått, vilket innebär att vi i de flesta fall inte sett det slutgiltiga resultatet av regleringen (Dynesius & Nilsson, 1994). Många forskare anser dock trots detta att man i dag har goda kunskaper om effekterna av vattenreglering på det biologiska livet (Nilsson & Brittain, 1996). Sammanfattningsvis kan man säga att vattenreglering påverkar akvatiska organismer på tre principiellt olika sätt (Dynesius & Nilsson, 1994): a) fragmentering – förhindrar eller försvårar vandringer i vattendrag (Fig. 4 a), b) förstör och förändrar habitat (Fig. 4 b) och c) förändrar kantzonens funktion som filter mellan den terrestra och den akvatiska miljön (Fig. 4 b).



Figur 4. Ett reglerat vattendrag med exempel på de negativa effekter ingreppet resulterar i till följd av faktorer som uppdämning, avledning av vatten och ändrad flödesregim: a) fragmentering, b) förstörelse och förändring av habitat, samt c) förändring av kantzonens funktion (bild modifierad från (Degerman *et al.*, 1998).

Fragmentering

Som redan konstaterats förflyttar sig alla fiskarter, men av olika anledningar och på olika rumsliga och tidsmässiga skalor. En förstörd eller försämrad korridorfunktion, som blir följden av dom flesta dammbyggen, förhindrar dessa migrationer vilket kommer att påverka fiskpopulationernas utveckling. Fisk och andra organismer hindras från att nå lek- och födoområden i huvudfåran och dess biflöden uppströms detta vandringshinder (Laine *et al.*, 2002; Lucas *et al.*, 1999; Ziliukas & Ziliukiene, 2002), vilket innebär att leken hindras eller att de får söka sig till andra områden där det är möjligt. Även vandring nedströms försvåras och kan resultera i att stora fiskar fysiskt hindras från att vandra nedströms och att små fiskar tvingas att gå genom kraftverkets turbiner, vilket vanligen resulterar i hög mortalitet (Montén, 1985; Welton *et al.*, 2002). Fragmentering anses vara en av de största anledningarna till minskad fiskartdiversitet och förlust av arter, speciellt i "lowland rivers" (Lucas *et al.*, 1999).

Den första dammen i ett system byggs vanligen vid den första fallande sträckan, vilket ofta innebär att vandringshindret kommer nära mynningen t.ex. Kemijoki i Finland (Laine *et al.*, 1998) och Ljusnan i Sverige (pers. obs.). Lekomogen fisk som vandrar i vattendraget begränsas till det område som är beläget nedströms det första vandringshindret och utestängs från större delen av lekhabitatet med en stor nedgång av reproduktionsframgången och populationens storlek som följd (Laine *et al.*, 2002). Arter som har sina reproduktionsområden i små tillflöden långt upp i avrinningsområdet, t.ex. öring och vimma, drabbas speciellt hårt av detta (Backiel & Bontemps, 1996; Eklöv *et al.*, 1999). När lax och öring inte hittar en framkomlig väg kan de vända och simma tillbaka nedströms åtskilliga kilometer innan de gör ett andra försök (Arnekleiv & Kraabøl, 1996; Rivinoja *et al.*, 2001). Samma beteende har observerats som en respons på kraftverksinducerade variationer i flöde som i vissa fall hindrar vandrande fisk från att ta sig uppströms (Rivinoja *et al.*, 2001). Upprepade försök att ta sig förbi ett hinder ökar stress såväl som skaderisken hos fisken, vilket leder till ökad mortalitet (Aarestrup & Jepsen, 1998).

I många fall leds vattnet bort från vattendraget till kraftverket och den ursprungliga fåran lämnas helt eller delvis torrlagd. Det är vanligt förekommande att man eftersträvar att få upp fisken i den ursprungliga fåran för att den ska nå lekområden i denna eller för att den ska kunna fortsätta längre uppströms via en fiskväg. I Gudbrandsdalslågen i Norge fann Arnekleiv & Kraabøl (1996) att öring hade problem att ta sig upp i den ursprungliga fåran när dess flöde understeg ca 7 % av flödet från kraftverket. Förklaringen kan antingen vara problem för fisken att lokalisera det lägre flödet i den ursprungliga fåran eller att de inte fysiskt klarar av att ta sig förbi kraftverksutloppet. Även om individerna i fråga lyckas ta sig vidare så kommer leken att försenas, vilket allvarligt kan försämra artens reproduktionsframgång och på sikt försvaga populationen (Cowx & Welcomme, 1998). En intakt korridorfunktion har inte bara betydelse för arter med rekrytringsområden belägna uppströms hindret i fråga. Händelser som slår ut fiskbeståndet på en sträcka, oavsett om de är naturliga i form av bottenfrysning eller onaturliga t.ex. utsläpp av giftiga substanser, kan få långsiktiga konsekvenser om återkolonisering av individer från andra delar av systemet förhindras. Man har funnit att fiskarters genetiska uppsättning inte bara varierar mellan olika vattendrag utan även mellan olika delar av ett och samma vattendrag, t.ex. Altaelva i norra Norge (Saksgard *et al.*, 1992). Det innebär att den genetiska variationen och med den även anpassningsförmågan kan försämrats när korridorfunktionen i ett vattendrag bryts.

Det är inte bara uppströms vandrande fisk som kan stöta på problem vid kraftverk. Även nedströmsvandrande fisk tvingas att söka sig genom kraftverken eller

tingas hitta alternativa vägar förbi dessa. Vad som händer med fisk som tvingas vandra nedströms genom kraftverkens turbiner är en fråga som ställts ända sedan vattenkraften började byggas ut och har sedan 1920-talet varit föremål för undersökningar (Montén, 1985). Frågan är av stor vikt av flera orsaker, fisk från habitat uppströms kraftverket förloras till nedströms liggande delar och passagen medför vanligen också förluster genom turbinmortalitet (Cowx & Welcomme, 1998; Sorenson *et al.*, 1998). Vid turbinpassage dödas eller skadas fisken av löphjulsskovlar (mekanisk skada) eller av de tryckförändringar som uppstår under vattnets passage av kraftverket (Montén, 1985). Skaderisken ökar med ökande fallhöjd, men beror även på typ av turbin. Andra faktorer som påverkar utgången vid turbinpassage är individens arttillhörighet och storlek, där en liten individ löper mindre risk att träffas av löphjulsskovlarna (Matousek *et al.*, 1994). Vid ett överlevnadsförsök på 10 arter vid fyra olika kraftverk i Michigan utrustade med Francis-turbiner, fann man att totalt 17 % dog när de passerade turbinerna (Matousek *et al.*, 1994). Dödligheten för juvenil regnbåge (*Onchorhynchus mykiss*, 57-158 mm) varierade mellan ca 0 och 30 %, med lägst dödlighet i turbinen med lägst varvtal. Av vuxen regnbåge (223-410 mm) dog mellan ca 10 och 40 % vid passage där kraftverket med högst fallhöjd gav högst dödlighet. Ca 10-50 % av gäddorna (248-456 mm, *Esox lucius*) dog vid samma passage där den högsta dödligheten noterades för den största turbintypen. Vid en studie i Neoshofloden Oklahoma, Pensacola dams, fann man att ca 26,6 % av de döda fiskar man släppte genom sex st Francisturbiner visade spår av turbinskador (Sorenson *et al.*, 1998). Man fann även att små fiskar löpte större risk att dras med genom turbinerna, än stora, troligen till följd av skillnader i simstyrka. Kraftverksintagets utformning, t.ex. spaltbredden på intagsgaller, gör att endast individer under en viss storlek eller en viss art simmar in. De individer som vandrar mot kraftverket men av någon anledning inte vandrar genom turbinerna tvingas finna en annan väg förbi kraftverket. Fiskarter som är svaga simmare fastnar mot intagsgallren där de dör av utmattning eller av klämskador. De som klarar av att vända tvingas söka vidare och där det är möjligt ta sig ut där spillvatten släpps. Även om individen i fråga lyckas lokalisera en alternativ passage kan även dessa vara riskfyllda i p.g.a. höga tryck, olämplig nedslagsplats etc. Utgången av kraftverkspassage är alltså oviss och beror på faktorer som art, storlek, tid på året och kraftverkets utformning.

Förstörda och förändrade habitat

Kraftverksdammar resulterar genom indämning i ett skifte från lotiska till lentiska miljöer uppströms dammen, vilket gör att det nya habitatet lämpar sig bättre för

lentiska arter (Jackson & Marmulla, 2001; Pusch & Hoffmann, 2000; Ziliukas & Ziliukiene, 2002). I Skandinavien gynnas vanligen arter som abborre, gärs (*Acerina cernua*), mört och gädda på bekostnad av lax, öring och harr (*Thymallus thymallus*). En ökad andel lugnflytande partier har även påvisats medföra en förhöjd mortalitet hos smolt. Att en anlagd artificiell damm skapar problem visade bl.a. Olsson et al. (2001) som fann en smoltdödlighet på ca 80 % i en 285 meter lång anlagd kvävereduceringsdamm i Önerupsbäcken i Skåne. Den höga mortaliteten förklarades där med att smolten utsattes för ett ökat predationstryck från lentiska arter som t.ex. gädda men i andra studier har även gös (*Stizostedion lucioperca*) och grå häger (*Ardea cinerea*) påvisats predera starkt på utvandrande smolt (Koed et al., 2002). Smolten blir desorienterade när de når dammar med svag genomströmning (Coutant & Whitney, 2000), vilket gör dem ännu sårbarare eftersom uppehållstiden i dessa miljöer förlängs. Dessa konstgjorda sjöars reglerande effekt i vattendragen är i dag tre gånger så stor som de naturliga sjöarnas, vilket ger en uppfattning om magnituden av denna påverkan (Jackson & Marmulla, 2001). Dammar och sjöar i ett vattendrag utgör även sedimentfällor och ett ökat inslag av dessa typer av habitat punkterar transporten av sediment, vilket minskar transporten av näring till nedströms liggande områden (Ward & Wiens, 2001).

Många av de torrfårar som uppstår vid kraftverk, som nämnts ovan, är obeboeliga för akvatiska organismer (Lusk et al., 1995). Habitatförlusten förstärks dessutom ofta av att man korttidsreglerar, vilket medför snabba vattenståndsfluktuationer och habitatet kan ändra karaktär flera gånger på en och samma dag (Dejalon & Sanchez, 1994). I korttidsreglerade vattendrag händer det ofta att individer som är småväxta och av arter som är dåliga simmare inte hinner simma till djupare habitat utan spolas i väg nedströms, torrläggs eller stängs in i små vattensamlingar (Freeman et al., 2001). Risken för torrläggning ökar vid låga temperaturer då fisken inte är lika aktiv och i många fall inte hinner söka sig till djupare habitat (Saksgard et al., 1992). Denna tidsmässiga instabilitet med avseende på tillgängligt habitat på grunt vatten är speciellt negativt för juvenila individer och tätheten av årsyngel påverkas mest av en vattenreglering och kan inte kompenseras av ett högt genomsnitt på habitatillgänglighet.

Nedströms ett korttidsreglerat kraftverk i Río Tera, Spanien, försvann de cyprinida arterna en kort tid efter att kraftverket anlagts (Dejalon & Sanchez, 1994). På samma lokal fanns öringen fortfarande kvar, men medelvikten var lägre troligen som en följd av förändringar av födoresursen, i form av cyprinidernas försvinnande i kombination med en minskad biomassa bentisk fauna. På andra platser har man noterat det omvända, d.v.s. en nedgång av öringbeståndet och en uppgång av

cyprinider (Freeman *et al.*, 2001). Ett exempel på detta återfinns ofta i tempererade områden där flödet vanligen är som lägst under sommarmånaderna och kraftverken kan tvingas stänga när vattenmängden inte är tillräcklig för att generera elektricitet. Flödesregimen kommer då att vara relativt opåverkad vilket gynnar sommarlekande arter, varav många cyprinida, och fisksamhället kommer att domineras av dessa. Även vuxna individer påverkas givetvis av korttidsreglering och snabbt ökande flöden som en följd av vattenreglering har befunnits dislokera vuxna fåglar och utgör speciellt ett problem i de fall när inga alternativa skyddade habitat, som t.ex. ”backwaters”, funnits att tillgå (Allouche *et al.*, 1999). Artificiella nivåförändringar kan även skapa problem för många phytophila och phytolithophila arter som lägger sina ägg på substrat precis under vattenytan, vilket innebär att en nivåsenkning kan torrlägga äggen och stora delar av en populations reproduktion gå till spillo (Cowx & Welcomme, 1998). Ett annat resultat av är en reduktion av makrofyter som utgör såväl leksubstrat och uppväxthabitat för många arter (Dejalon & Sanchez, 1994). Det minskade flödet leder även till en snabbare uppvärmning och således högre temperaturer sommartid samt en ökad solinstrålning som når botten som genererar en ökad alg tillväxt (Pusch & Hoffmann, 2000). Korttidsreglering märks också av i de uppströms liggande reservoarerna i form av stora nivåförändringar på kort tid. Den största nivåfluktuationen i Sverige återfinns i Trängsletdammen i Dalälvens övre delar med 35 meters skillnad mellan lägsta och högsta nivå (Svensson, 2000). Littoralen i dammar av denna typ lakas vanligen ut på näringsämnen och i kombination med frekvent torrläggning är denna zon mer eller mindre steril och livlös.

Förändring av kantzonens funktion

Många forskare anser att det finns en god kunskap om hur akvatiska habitat förändras som en följd av ett regleringsföretag. Denna kunskap är dock ofta begränsad till den synliga delen av vattendraget d.v.s. ytvattnet, som bara är en del av ett akvatiskt continuum som även består av grundvatten, alluvium och ripariska system (Boulton *et al.*, 1998; Gibert *et al.*, 1990). Förändringen av kantzonens funktion sker som ett resultat av att översilningsplanet isoleras från vattendraget genom att intensiteten, frekvensen och timingen av den naturliga störningsregimen, vanligen höglöden, ändras (Ward & Wiens, 2001). Följden blir förändrade biotiska och abiotiska processer och mönster såväl uppströms och nedströms dammen. Översvämningar drar inte längre fram över översilningsplanet som en ”rörlig litoral” med en rad förändringar som följd: akvatiska habitat torkar ut, lateral förflyttning och utbyte av näringsämnen och detritus upphör, samt ny- eller återbildning av habitat på

översilningsplanet hindras (Ward & Wiens, 2001). Detta stör i sin tur strandskogens succession och påskyndar igenväxningen av denna diversa ekoton. Om man fokuserar på förändringar associerade med den hyporheiska zonen så sker bl.a. en ökad sedimentering av finpartikulärt material. Bottnarnas permeabilitet minskar därmed och så även utbytet mellan yt- och grundvatten, med bl.a. sänkta syrgashalter som följd. De ändrade förutsättningarna kan göra habitatet olämpligt för hyporheiska evertebrater och litophila fiskarters avkomma. Även de delar av översilningsplanets akvifär som inte ligger i direkt anslutning till vattendraget påverkas och flödesreglering leder till reducerad hydrologisk kontakt och igensättning av grundvattenakvifären (Ward & Wiens, 2001). Reglering leder ofta till att vattentemperaturen blir högre vintertid, vilket bl.a. kan förkorta rommens inkubationstid och göra så att de kläcks tidigare än före regleringen. I Altaelva beräknade man att en ökning i vattentemperatur med 0,5°C medförde att kläckningen tidigarelades 3,5 veckor (Saksgard *et al.*, 1992). Troligen leder detta till en ökad mortalitet p.g.a. otillräcklig födotillgång, men kan samtidigt förlänga tillväxtsäsongen för de individer som överlever och i slutändan lägre tätheter men större individer på de områden som påverkas.

Sammanfattningsvis så kan man konstatera att vattenreglering orsakar omfattande förändringar av det akvatiska ekosystemet vilket återspeglas i bl.a. minskad artrikedom, artdiversitet, individtäthet och total biomassa (Lusk *et al.*, 1995). Eftersom lotiska habitat förloras, kommer obligat rheophila arter att påverkas mest negativt medan generalistiska taxa kan fortbestå (Freeman *et al.*, 2001). Den sammanlagda effekten är komplex och skiljer sig åt mellan olika vattendrag och olika typer av reglering, men det sammantagna resultatet är ofta negativt.

Restaureringsåtgärder i reglerade vattendrag

När de första vattenkraftverken sattes i drift var all uppmärksamhet riktad mot människans behov av elkraft och få ansträngningar gjordes för att bevara ekosystemet i vattendragen. Vattendrag och dess kantzoner tillhör de mest diversa, dynamiska och komplexa ekosystemen som finns på jorden, men först på senare tid har man insett allvaret i de ekologiska effekter som vattenreglering medför på dessa (Dynesius & Nilsson, 1994). I många länder försöker man i dag kombinera vattenkraft med livskraftiga akvatiska ekosystem genom olika former av restaureringsåtgärder, vilket påskyndats under de senaste årtiondena som ett resultat av ett ökat intresse för bevarandet av biodiversitet och ett stort intresse för sportfiske (Svensson, 2000). Vissa problem associerade med vattenkraft uppmärksammades tidigt, t.ex. förhindrad

fiskvandring (Denil, 1909). Åtgärder sattes in redan på 1950-talet, på vissa platser ännu tidigare, för att kompensera för de negativa effekter vattenkraften har på vandrande fiskarters reproduktion. Exempel på sådana tidiga åtgärder är att återställa vattendragets korridorfunktion, manuellt flytta fisk förbi vandringshinder och genom s.k. kompensationsutsättningar. Dessa åtgärder har dock i många fall varit otillräckliga och/eller fått oönskade bieffekter. I dag bedöms vattenflöde och vattennivåförändringar som de mest akuta problemen att ta itu med, eftersom många andra processer är beroende av dem (Dynesius & Nilsson, 1994). Att bibehålla tillräckliga habitatarealer vid lågflöden är avgörande, men inte tillräckligt, för att skydda djur- och växtsamhällena i kraftigt reglerade vattendrag (Poff *et al.*, 1997). För att på ett effektivt sätt bevara biodiversiteten och tillämpa ett hållbart nyttjande av biologiska resurser måste man sträva mot att bevara de ekologiska processerna på avrinningsområdesnivå och inte arbeta med enskilda arter eller delar av vattendrag. Verkligheten dock är den att andelen opåverkade vattendrag på norra halvklotet är försvinnande liten, vilket ger arbetet med att minimera de negativa effekterna av befintliga regleringsföretag högsta prioritet (Dynesius & Nilsson, 1994). Det kan tyckas omöjligt att uppnå den biodiversitet och heterogenitet som rådde i vattendrag innan vattenregleringen, men "precis som vattendrag modifierats kan de även restaureras" (Poff *et al.*, 1997). Intressenter från kraftverksindustrin menar dock att "eftersom reglering ofta har resulterat i en total förlust av lokala populationer så är restaurering av dessa inte längre möjligt och nyttan av etablerandet av minimiflöden begränsat" (Svensson, 2000). De negativa effekterna av vattenkraften måste dock givetvis ställas mot dess fördelar gentemot andra kraftkällor. I Sverige kommer under den närmsta framtiden ett underskott av elproduktion kompenseras genom import från Danmark (Svensson, 2000). Huvuddelen av denna energi kommer från kolkraftverk med begränsad rening av försurande substanser som svavel. Vattenkraften kommer på längre sikt kommer att utgöra en allt viktigare del av vår energiförsörjning i takt med att miljömedvetenheten ökar och förråden av fossila bränslen minskar. En annan sida av denna övergång till t.ex. ökad andel vindkraft är att det leder till att vår "momentana kraftreserv" måste utökas, vilket ytterligare stärker vattenkraftens position. På samma gång måste vi arbeta för bevarandet och i många fall återskapandet av vårt ekosystem. Summan av dessa krav är helt enkelt att vattenkraften och med vattendrag associerade ekosystem måste kunna samexistera. Detta illustrerar tydligt vikten av att komma tillrätta med vattenkraftens tillkortakommanden och att så långt som är tekniskt och ekonomiskt möjligt minimera dess inverkan på de akvatiska ekosystemen genom olika former av restaureringsåtgärder.

Kompensationsutsättningar

Den vanligaste åtgärden för utebliven eller minskad reproduktion i reglerade vattendrag kring Östersjön har sedan 1950-talet varit att utföra s.k. kompensationsutsättningar (Ackefors *et al.*, 1991; Eriksson & Eriksson, 1993). Anledningen till detta har helt enkelt varit att det är det billigaste sättet att kompensera för reproduktionsbortfall (Svensson, 2000). Man väljer då ett antal lekmogna individer vars könsprodukter kramas ut och blandas för att sedan inkuberas under optimala förhållanden på en fiskodling. Den odlade fisken hålls sedan kvar på odlingen till de kläckts och kan sedan sättas ut i vattendraget samma säsong eller hållas kvar ytterligare ett eller två år innan utsättning. Man kan även sätta ut rommen direkt i vattendraget, men det tillämpas inte ofta vid kompensationsutsättningar som görs idag. I Sverige påbörjades utsättningar kring 1950 och i takt med att fler nationer har anslutit sig till detta arbete har utsättningarna ökat och under början av 1990-talet släpptes årligen ca 3 miljoner laxsmolt ut i Svenska vattendrag och totalt 5,5 miljoner i östersjömynnande vattendrag (Ackefors *et al.*, 1991; Eriksson & Eriksson, 1993).

Under en lång tid insåg man inte vikten av att välja lekfisk från det egna vattendraget utan tog fisk från en rad olika platser och satte t.ex. ut skånsk havsöring i bäckar i Hälsingland. Den odlade fisken har dock uppvisat ett avvikande beteende jämfört med den vilda och löper bl.a. en större risk att fångas av fiskare (Laine *et al.*, 1998). I Umeälven fann man även att den odlade fisken hade svårt att lokalisera fiskvägen vid Stornorrfors kraftstation, 26 % av den vilda fisken fann fiskvägen men inte en enda odlad fisk lyckades med detta (Rivinoja *et al.*, 2001). Det vanligaste har varit endast utföra denna typ av åtgärder på kommersiellt intressant arter som laxartade fiskar (mest lax och öring, men även röding, harr och sik) och ål. Ytterligare en oönskad bieffekt av kompensationsutsättningar har varit att man ansett att flödesregimåtgärder för att säkerställa anadroma fiskarters reproduktion och tillväxt (se avsnitt "Flödesregimåtgärder" nedan) endast kunnat motiveras för sträckor nedströms det längst nedströms belägna vandringshindret, t.ex. Dalälven (Svensson, 2000). I dessa fall har ingen eller liten hänsyn tagits till potamodroma och katadroma arters behov längre upp i de reglerade vattendragen.

Återskapande av vattendragets korridorfunktion

För att ett vattendrags korridorfunktion ska bedömas som fullständigt återskapad, krävs att de akvatiska organismerna på ett tillfredsställande sett, d.v.s. att majoriteten av individerna klarar av detta, kan vandra fritt såväl upp- som nedströms förbi vandringshinder. Det vanligaste sättet att återskapa korridorfunktionen har varit att

bygga en konstgjord vandringsväg för fisken. En fiskväg kan definieras som ”vattenpassager runt eller genom vandringshinder som formgivits för att minska energin i vattnet och på så sätt underlätta fiskens passage” (Clay, 1995). När fiskpassagen ligger i anslutning till ett vattenkraftverk är dess flöde avsevärt mycket mindre än flödet genom turbinerna. Det är därför av yttersta vikt att ingången till passagen är rätt utformad och rätt placerad för att stimulera, och göra det fysiskt möjligt, för fisken att vandra upp i den (Clay, 1995; Larinier, 1998). Det finns en rad olika tekniska lösningar för fiskvägar som t.ex. Denil- och slitsrännor, trappor (bassäng- och kammar), hissar, slussar och Estyn-trappa (Jungwirth, 1996; Laine *et al.*, 1998; Sandell *et al.*, 1994). Dessa tekniska fiskpassager är vanligen byggda i trä eller betong och att de har nästan uteslutande anpassats till de kommersiellt intressanta salmoniderna, som i jämförelse med många andra arter är mycket duktiga på att simma uppför strida strömmar och hoppa uppför höga fall. I vissa fall kan slits- och Denil-rännor användas av flera olika fiskarter (Laine *et al.*, 1998), men även tekniska konstruktioner med delfallhöjder på endast 25 cm har visat sig förhindra passage av juvenil öring och andra små fiskarter (Jungwirth, 1996). En av få utvärderingar av vimmans kapacitet att passera fiskvägar finns från en manuellt opererad fisksluss i Litauen där ca 9 % (890 st) av individerna nedströms dammen passerade uppströms under två år (Ziliukas & Ziliukiene, 2002). Motsvarande siffra för havsöringen vid samma plats var 15 % (370 st) och fiskvägens funktion får anses vara begränsad.

Man har alltmer insett vikten av att konstruera fiskpassager som även möjliggör passage för sämre simmare, såväl fiskar som andra akvatiska organismer (Eberstaller *et al.*, 1998; Laine *et al.*, 1998). Det är dock en brist på konstruktioner som tillgodoser organismernas behov av nedströms förflyttning och ytterst få som är ”bifunktionella” och möjliggör förflyttning i båda riktningar. Ett alternativ till de vanligt förekommande tekniska fiskvägarna är att bygga en konstgjord passage som syftar till att efterlikna ett naturligt vattendrag med avseende på bottensubstrat, vattenrörelser, morfologi och lutning (Eberstaller *et al.*, 1998; Jungwirth, 1996). Denna typ av fiskväg kallas på svenska ”omlöp” (fr. danskans omlöp), men har en rad olika namn som t.ex. ”bypass channel” eller ”biocanal” (eng.). Omlöpet har av bl.a. Jungwirth (1996) beskrivits som den optimala lösningen för att möjliggöra passage av vandringshinder för strömlevande fiskarter och speciellt lämpligt är fiskvägen för ”dåliga simmare” som har svårigheter med tekniska fiskpassager. Fiskvägen får inte ha för hög lutning och beroende på design kan den ligga mellan 1-5 %, där speciellt den högre lutningen kräver god tillgång på viloplats. Detta innebär att kanalen ofta blir lång och att de endast lämpar sig för vandringshinder med måttlig fallhöjd där det finns gott om plats att anlägga konstruktionen. Ytterligare en fördel med denna typ av

passage är att de genom sin mer naturliga utformning kan anpassas till olika flöden, vilket kan utnyttjas till t.ex. periodvisa ökningar av flödet för att underlätta för organismerna att hitta dess ingång (Jungwirth, 1996). Omlöpet kan även tjäna till att utöka habitatytan av lek- och uppväxtområden. Det omlöp som Jungwirth studerade i Österrike var 200 m långt och bestod av en serie ström-pool-sekvenser med en total lutning på 4,2 %. Man fann att såväl vuxen som juvenil harr klarade av att passera omlöpet och att juvenil harr och öring stod kvar i omlöpet och utnyttjade det som uppväxtområde. Aarestrup et. al (2003) fann en låg effektivitet för ett litet danskt omlöp, där fisken tycktes ha lätt att hitta in i omlöpet men sedan inte klarade av att slutföra passagen. Ziliukas & Ziliukiene (2002) fastställde att de två omlöp som finns anlagda i vattendragen Vilnia och Siesartis i Litauen hade rätt förutsättningar för att salmonider och vimma skulle kunna passera, men ingen praktisk uppföljning redovisades.

Men att återskapa fria vandringsvägar är inte problemfritt och det är inte enbart själva fiskvägens konstruktion som måste tas i beaktande för att man ska lyckas åstadkomma en väl fungerande fiskväg. Den svagaste punkten är ofta fiskvägens ingång och i vissa fall den passage som leder fram till själva fiskvägen. I Umeälven fann Rivinoja et al. (2001), att endast 26 % av märkt vild fisk och ingen odlad fisk fann fisktrappan vid Stornorrfors kraftstation, vilket förklarades av fisken letade sig mot det största flödet som i detta fall kom från kraftverksutloppet. I det fallet måste fisken dessutom söka sig flera km upp i den gamla älvfåran för att nå fram till trappan, vilket är en vanlig placering av fiskvägen även i andra vattendrag t.ex. Gudbrandsdalslågen i Norge (Arnekleiv & Kraabøl, 1996). I Gudbrandsdalslågen fann man att öringen inte vandrade upp i gamla älvfåran vid flöden på $20 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ eller lägre, när motsvarande flöde från kraftverket var $150\text{-}300 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Om flödet i den gamla fåran under korta upprepade perioder ökades till $60 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (motsvarande 2-7 % av totalflödet) gick däremot ca 60 % av den lekvandrande öringen upp denna väg. Flödet anses vara den avgörande faktorn för åtminstone öringens vandring och att fastställa vilket tröskelvärde som krävs för uppvandring bedöms som den viktigaste åtgärden för att säkerställa att vandrande fisk når sina lekområden (Arnekleiv & Kraabøl, 1996).

Av lika stor vikt som att de lekmogna fisken kommer upp till reproduktionsområdena, är att de juvenila individerna kan vandra nedströms till havet för tillväxt. Det finns två huvudsakliga strategier för att åstadkomma detta: att minska effekten på turbinerna under utvandringsperioden för att minska mortaliteten bland de individer som passerar kraftverket, samt att på olika sätt leda fisken till en alternativ nerfartsväg. Det har dock varit svårt att komma tillrätta med detta problem

och åtgärderna har i de flesta fall inte varit helt framgångsrika (Coutant & Whitney, 2000). Det finns en rad olika sätt att leda bort nedströmsvandrande fisk från kraftverksintaget, vilken som är mest lämplig beror på utformningen av kraftverket samt på vilken art som är målet för åtgärden. Några vanliga åtgärder är ridåer av luftbubblor, ljud- och ljusbarriärer (Welton *et al.*, 2002).

Fångst och förflyttning av fisk

För att lösa problemet med hindrad vandring förekommer att man fångar fisk vid vandringshindret eller ännu längre nedströms för att sedan släppa ut dem uppströms hindret i fråga. I vissa fall släpper man dem direkt uppströms hindret (Backiel & Bontemps, 1996) eller först längre uppströms efter att ha passerat ytterligare vandringshinder (Anonymous, 1998). Vanligen genomförs åtgärder av denna typ när befintliga fiskvägar inte är funktionella eller i avvaktan på att en mer långsiktig lösning ska komma till stånd, men i bl.a. Klarälven har man beslutat att denna åtgärd sedan 1933 ersätter fiskvägar eftersom man fann att "en för liten mängd fisk" lyckades ta sig förbi kraftverken och fram till rekryteringsområdet (Anonymous, 1998). Denna form åtgärder kan i vissa fall vara den enda lösningen när det är långt till reproduktionsområdet och fiskarna måste passera många vandringshinder för att nå fram.

Flödesregimåtgärder

För att minska de negativa effekterna av den onaturliga flödesvariationen i reglerade vatten har man försökt definiera ett "minimiflöde" eller "ekologiskt acceptabelt flöde" som bibehåller ett livskraftigt ekosystem. Man har försökt besvara frågan "How much water does a river need?" (Richter *et al.*, 1997). Rekommendationer har baserats på en viss andel av totalflödet i ett vattendrag för att få fram en generell rekommendation som ska kunna tillämpas i alla vattendrag. Det råder dock stor oenighet om hur stort detta minimiflöde bör vara och hur ett godtagbart livskraftigt ekosystem ser ut. Det är viktigt att inte bara beakta det flöde som krävs för att hålla de akvatiska organismerna vid liv, utan att flödet även möjliggör reproduktion, tillväxt och migrationer. Systemet som helhet är även beroende av säsongsbundna högflöden, t.ex. i anslutning till snösmältning på våren, vilket har lett till att de "ekologiskt acceptabla flödena" har fått en alltmer komplicerad och detaljerad utformning. Man bör i ett första steg sträva efter att återställa viktiga grundläggande egenskaper hos en naturlig flödesregim eller tillämpa en skötsel som gör att "habitatflaskhalsar" undviks (Freeman *et al.*, 2001; Poff *et al.*, 1997). Standardiserade metoder för att fastställa nödvändiga flöden för fisk i

reglerade vattendrag saknas i dag i Sverige, men vanligtvis måste 5 % av flödet medges till olika former av åtgärder (Svensson, 2000).

Det finns tre huvudsakliga tillvägagångssätt att fastställa ett lämpligt minimiflöde (se (Pusch & Hoffmann, 2000; Svensson, 2000) för grundligare genomgång). Den enklaste metoden att fastställa ett lämpligt minimiflöde utgår från antagandet att det finns ett samband mellan flöde och förekomsten av fisk. Vidare antas att fiskpopulationerna regleras av lågflöden snarare än högflöden och att minimiflödet ska motsvara den lägsta naturliga avrinningen eller en del därav. Den stora nackdelen med detta tillvägagångssätt är att ingen hänsyn tas till vattendragets topografi och således inte heller vilken habitattillgång de olika flödena representerar. Ett andra sätt är att studera sambandet mellan flöde och andel vattentäckt habitat, vilket givetvis kräver att man har kännedom om vattenfårans form och topografi. Här strävar man efter att finna det flöde över vilket inga stora vinster i akvatiskt habitat erhålls, förenklat med vilken minimala vattenmängd man kan täcka så mycket bottensubstrat som möjligt. Den tredje och sista metoden inbegriper modellering där man använder sig av hydrologiska data i kombination med olika arters habitatpreferenser för att på så sätt generera en uppskattning av fisksamhällets förutsättningar vid olika flöden. Vanligast är att denna typ av modellering utförs med kommersiellt intressanta arter som modellorganism, t.ex. salmonider (Gibbins & Acornley, 2000). Resultatet blir således även ett optimerat resultat just för dessa arter, på samma sätt som de flesta fiskpassager anpassats just till deras behov och beteende. Ett omfattande arbete pågår dock inom akvatisk modellering och de modeller som konstrueras omfattar allt fler parametrar och arter (se litteratursammanställning av (Parasiewicz & Dunbar, 2001)).

Utöver habitattillgång i form av passande vattendjup och vattenhastigheter, bör ekologiskt anpassade flöden även eftersträva att i möjligaste mån bevara biotiska och abiotiska processer i och längs med vattendraget. Högflöden behövs för att mobilisera flodbädden och tillåta alluviala processer att verka, som t.ex. renspolning av botten från finsediment med en associerad ökning av hydraulisk konduktivitet till följd (Ward & Wiens, 2001). Naturliga flödesvariationer bidrar även till att rensa och syresätta översilningsområdets akvifär långt bort från själva vattendraget. Ett specialfall av minimiflöde finns där vatten leds av från huvudfåran till kraftverket och sedan släpps ut längre nedströms och en torrfåra skapas. Vanligen är denna fåra helt torrlagd under stora delar av året och i många fall går viktiga habitat till spillo. Man försöker i allt större utsträckning att fastställa ett minsta flöde i dessa torrfåror för att bevara habitat och lekplatser. Svensson (2000) menar dock att torrfåror nedströms avledning av vatten från vattendragets ursprungliga fåra till kraftverket inte längre är

accepterat i Sverige och troligen är minimitappning i dag den vanligaste typen av flödesregimåtgärd i vårt land. Det pågår inte bara nyetablering av minimiflöden i tidigare helt vattenlösa torrfåror i svenska vattendrag utan det omvända förekommer också. Ett exempel är den 3 km långa Lullekjetjeforsen i Luleälven (Svensson, 2000). Efter 10 års utvärdering av vinsterna med ett minimiflöde längs denna sträcka tog Vattendomstolen bort detta krav. Argumentet var att det skulle kosta för mycket att släppa tillräckligt mycket vatten för att skapa "en signifikant habitatyta" för öring som tidigare funnits på sträckan, vilket tydligt illustrerar den "enartsfixering" som förekommit i vattenkraftsfrågor under lång tid.

Min frågeställning

Min forskning innefattar utvärdering av olika typer av restaureringsåtgärder i reglerade vattendrag. Målet är att kunna ge underlag till rekommendationer om vilka åtgärder som bör prioriteras och hur de skall utföras. Projektet består av utvärdering av två olika typer av åtgärder:

1. Återskapande av korridorfunktion
2. Flödesregimåtgärder (Gibert *et al.*, 1990)

1. Återskapande av korridorfunktion

I Emån undersöks den ekologiska funktionen hos två nyligen uppförda naturlika fiskvägar, s.k. omlöp. Studien fokuserar på fiskvägarnas övergripande funktion för de anadroma laxfiskarna i ån och flera olika delar av deras livscykel kommer att studeras (Fig. 2):

- Hur stor andel av de lekvandrande laxfiskarna använder fiskvägarna och sker detta utan problem (Fig. 2, "Adulter vandrar upp i vattendrag")?
- Leker de individer som passerat fiskvägarna uppströms och återspeglas detta i produktionen av yngel i området, m.a.o. produktion av yngel uppströms fiskvägarna före och efter fiskvägarna öppnats (Fig. 2, "Juvenil tillväxt i vattendrag")?
- Klarar utlekt fisk och smolt att vandra till havet (Fig. 2, "Smolt och utlekt fisk vandrar till havet")?

Eftersom de naturlika fiskvägarnas utformning ska tillåta passage av alla arter och livsstadier kommer även potamodroma arter att studeras, i första hand cyprinider:

- Använder individer i området fiskvägarna för att kunna förflytta sig förbi kraftverken? Finns det någon skillnad mellan olika arter och livsstadier?
- Fyller omlöpen någon funktion som uppväxtområde?

Det sammantagna resultatet förväntas ge information om huruvida denna typ av fiskväg kan rekommenderas som restaureringsåtgärd på flera platser och i sådana fall om några förändringar behövs för att förbättra dess funktion.

2. Flödesregimåtgärder

I tre värmländska älvar undersöks hur en reglerad flödesregim påverkar den hyporheiska zonens egenskaper och hur det i förlängningen kan förväntas påverka inkuberad fiskrom. Förhållandena i två reglerade älvar jämförs med motsvarande förhållanden i en oreglerad älv. Huvuddelen av studien utgörs av månatlig provtagning, men kompletteras med en kort intensivstudie där flödet manipuleras och provtagningar sker flera gånger per dygn. Denna delstudie ska mynna ut i ökad kunskap om hur inkuberad rom påverkas av olika flödesscenarier och vad man ska tänka på för att minimera de negativa effekterna.

Referenser

- Aarestrup, K. & Jepsen, N. (1998) Spawning migration of sea trout (*Salmo trutta* (L)) in a Danish river. *Hydrobiologia*, **372**, 275-281.
- Aarestrup, K., Lucas, M.C., & Hansen, J.A. (2003) Efficiency of a nature-like bypass channel for sea trout (*Salmo trutta*) ascending a small Danish stream studied by PIT telemetry. *Ecology of Freshwater Fish*, **12**, 160-168.
- Ackefors, H., Johansson, N., & Wahlberg, B. (1991) The Swedish compensatory programme for salmon in the Baltic: an action plan with biological & economic implications. In ICES (International Council for the Exploration of the Sea) - Marine Science Symposia, Vol. 192, pp. 109-119.
- Allouche, S., Thevenet, A., & Gaudin, P. (1999) Habitat use by chub (*Leuciscus cephalus* L. 1766) in a large river, the French Upper Rhone, as determined by radiotelemetry. *Archiv Fur Hydrobiologie*, **145**, 219-236.
- Anonymous (1998). Lax- och öringfisket i Väneren, Rep. No. 8:1998.
- Arnekleiv, J.V. & Kraabøl, M. (1996) Migratory behaviour of adult fast-growing brown trout (*Salmo trutta*, L) in relation to water flow in a regulated Norwegian river. *Regulated Rivers-Research & Management*, **12**, 39-49.
- Baade, U. & Fredrich, F. (1998) Movement and pattern of activity of the roach in the River Spree, Germany. *Journal of Fish Biology*, **52**, 1165-1174.
- Backiel, T. & Bontemps, S. (1996) The recruitment success of *Vimba vimba* transferred over a dam. *Journal of Fish Biology*, **48**, 992-995.
- Baras, E. & Cherry, B. (1990) Seasonal activities of female barbel *Barbus barbus* in the river Ourthe (Southern Belgium) as revealed by radio tracking. *Aquatic Living Resources*, **3**, 283-294.
- Baras, E., Nindaba, J., & Philippart, J.C. (1995) Microhabitat used in a 0(+) rheophilous cyprinid assemblage: Quantitative assessment of community structure and fish density. *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture*, 241-247.
- Baxter, C.V. & Hauer, F.R. (2000) Geomorphology, hyporheic exchange, and selection of spawning habitat by bull trout (*Salvelinus confluentus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**, 1470-1481.
- Boulton, A.J., Findlay, S., Marmonier, P., Stanley, E.H., & Valett, H.M. (1998) The functional significance of the hyporheic zone in streams and rivers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 59-81.
- Clay, C.H. (1995) *Design of fishways and other fish facilities*, 2. edn. Lewis Publishers, Boca Raton.

- Clough, S. & Ladle, M. (1997) Diel migration and site fidelity in a stream-dwelling cyprinid, *Leuciscus leuciscus*. *Journal of Fish Biology*, **50**, 1117-1119.
- Coutant, C.C. & Whitney, R.R. (2000) Fish behavior in relation to passage through hydropower turbines: A review. *Transactions of the American Fisheries Society*, **129**, 351-380.
- Cowx, I.G. & Welcomme, R.L. (1998) *Rehabilitation of rivers for fish : a study undertaken by the European Inland Fisheries Advisory Commission of FAO* Fishing News Books, Oxford.
- Curry, R.A. & Noakes, D.L.G. (1995) Groundwater and the Selection of Spawning Sites by Brook Trout (*Salvelinus-Fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**, 1733-1740.
- Degerman, E., Nyberg, P., Näslund, I., Jonasson, D., Johnsson, G., Forsling, A., & Sveriges sportfiske- och fiskevårdsförbund (1998) *Ekologisk fiskevård* Sportfiskarna i samarbete med Fiskeriverket och Studieförbundet, Spånga.
- Degerman, E., Nyberg, P., & Sers, B. (2001). The ecology of sea-run brown trout, Rep. No. 2001:10, Örebro.
- Dejalon, D.G. & Sanchez, P. (1994) Downstream Effects of a New Hydropower Impoundment on Macrophyte, Macroinvertebrate and Fish Communities. *Regulated Rivers-Research & Management*, **9**, 253-261.
- Denil, G. (1909) *Les échelles à poissons et leur application aux barrages de Meuse et d'Ourthe*.
- Dynesius, M. & Nilsson, C. (1994) Fragmentation and Flow Regulation of River Systems in the Northern 3rd of the World. *Science*, **266**, 753-762.
- Eberstaller, J., Hinterhofer, M., & Parasiewicz, P. (1998). The effectiveness of two nature-like bypass channels in an upland Austrian river. In *Migration and fish bypasses*. (eds M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss), pp. 363-383. Fishing News Books, Oxford.
- Eklöv, A.G., Greenberg, L.A., Bronmark, C., Larsson, P., & Berglund, O. (1999) Influence of water quality, habitat and species richness on brown trout populations. *Journal of Fish Biology*, **54**, 33-43.
- Elliott, J.M. (1994) *Quantitative ecology and the brown trout* Oxford Univ. Press, Oxford.
- Eriksson, T. & Eriksson, L.O. (1993) The Status of Wild and Hatchery Propagated Swedish Salmon Stocks after 40 Years of Hatchery Releases in the Baltic Rivers. *Fisheries Research*, **18**, 147-159.
- Erkinaro, J., Okland, F., Moen, K., Niemela, E., & Rahiala, M. (1999) Return migration of Atlantic salmon in the River Tana: the role of environmental factors. *Journal of Fish Biology*, **55**, 506-516.

- Fleming, I.A. (1996) Reproductive strategies of Atlantic salmon: Ecology and evolution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **6**, 379-416.
- Freeman, M.C., Bowen, Z.H., Bovee, K.D., & Irwin, E.R. (2001) Flow and habitat effects on juvenile fish abundance in natural and altered flow regimes. *Ecological Applications*, **11**, 179-190.
- Gibbins, C.N. & Acornley, R.M. (2000) Salmonid habitat modelling studies and their contribution to the development of an ecologically acceptable release policy for Kielder Reservoir, North-East England. *Regulated Rivers-Research & Management*, **16**, 203-224.
- Gibert, J., Dole-Olivier, M.-J., Marmonier, P., & Vervier, P. (1990). Surface water-groundwater ecotones. In *Ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones* (eds H. Décamps & R.J. Naiman), pp. 199-225. Unesco ; Parthenon, Paris.
- Gross, M.R., Coleman, R.M., & Mcdowall, R.M. (1988) Aquatic Productivity and the Evolution of Diadromous Fish Migration. *Science*, **239**, 1291-1293.
- Hancock, P.J. (2002) Human impacts on the stream-groundwater exchange zone. *Environmental Management*, **29**, 763-781.
- Hansen, E.A. (1975) Some Effects of Groundwater on Brown Trout Redds. *Transactions of the American Fisheries Society*, **1**, 100-110.
- Jackson, D.C. & Marmulla, G. (2001). The influence of dams on river fisheries. In *Dams, fish and fisheries : opportunities, challenges and conflict resolution* (ed G. Marmulla), pp. 1-44. FAO, Rome.
- Jakobsson, E. (1993). Värmlands vita kol : om utbyggnad av vattenkraft i Värmland. In *Den svenska historien möter Värmland*, Vol. 91, pp. 40-62. Värmlands museum, Karlstad.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2002) Migration of anadromous brown trout *Salmo trutta* in a Norwegian river. *Freshwater Biology*, **47**, 1391-1401.
- Jungwirth, M. (1996) Bypass channels at weirs as appropriate aids for fish migration in rhithral rivers. *Regulated Rivers-Research & Management*, **12**, 483-492.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F., & Mortensen, E. (2003) Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*, **12**, 1-59.
- Koed, A., Jepsen, N., Aarestrup, K., & Nielsen, C. (2002) Initial mortality of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts following release downstream of a hydropower station. *Hydrobiologia*, **483**, 31-37.

- Laine, A., Jokivirta, T., & Katopodis, C. (2002) Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and sea trout, *Salmo trutta* L., passage in a regulated northern river - fishway efficiency, fish entrance and environmental factors. *Fisheries Management and Ecology*, **9**, 65-77.
- Laine, A., Kamula, R., & Hooli, J. (1998) Fish and lamprey passage in a combined Denil and vertical slot fishway. *Fisheries Management and Ecology*, **5**, 31-44.
- Landergren, P. (1999) Spawning of anadromous rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum): a threat to sea trout, *Salmo trutta* L., populations? *Fisheries Research*, **40**, 55-63.
- Larinier, M. (1998). Upstream and downstream fish passage experience in France. In *Migration and fish bypasses*. (eds M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss), pp. 127-145. Fishing News Books, Cambridge.
- Leman, V.N. (1993) Spawning sites of Chum salmon, *Oncorhynchus keta*: microhydrological regime and viability of progeny in redds (Kamchatka river basin). *Journal of Ichthyology*, **33**, 104-117.
- Lorenz, J.M. & Eiler, J.H. (1989) Spawning Habitat and Redd Characteristics of Sockeye-Salmon in the Glacial Taku River, British-Columbia and Alaska. *Transactions of the American Fisheries Society*, **118**, 495-502.
- Lucas, M.C., Mercer, T., Armstrong, J.D., McGinty, S., & Rycroft, P. (1999) Use of a flat-bed passive integrated transponder antenna array to study the migration and behaviour of lowland river fishes at a fish pass. *Fisheries Research*, **44**, 183-191.
- Lusk, S., Halacka, K., & Luskova, V. (1995) Influence of Small Hydroelectric Power-Stations on Fish Communities in Streams. *Zivocisna Vyroba*, **40**, 363-367.
- Matousek, J.A., Wells, A.W., Hecht, J.H., & Metzger, S.G. (1994) Reporting Survival Results of Fish Passing through Low-Head Turbines. *Hydro Review*, **13**, 2-6.
- McDowall, R.M. (1988) *Diadromy in fishes : migrations between freshwater and marine environments* Croom Helm, London.
- Montén, E. (1985) *Fish and turbines : fish injuries during passage through power station turbines* Vattenfall, Statens vattenfallsverk, Stockholm.
- Myers, G.S. (1949) Usage of anadromous, catadromous, and allied terms for migratory fishes. *Copeia*, 89-97.
- Nilsson, C. & Brittain, J.E. (1996) Remedial strategies in regulated rivers: Introductory remarks. *Regulated Rivers-Research & Management*, **12**, 347-351.
- Okland, F., Heggberget, T.G., & Jonsson, B. (1995) Migratory Behavior of Wild and Farmed Atlantic Salmon (*Salmo-Salar*) During Spawning. *Journal of Fish Biology*, **46**, 1-7.

- Olofsson, H., Mosegaard, H., & Höglund, E. (1998) Spatial and temporal distribution of brown trout redds in a small temperate stream. *Verhandlungen International Vereinigung Limnologie*, **26**, 2308-2313.
- Olsson, I.C., Greenberg, L.A., & Eklov, A.G. (2001) Effect of an artificial pond on migrating brown trout smolts. *North American Journal of Fisheries Management*, **21**, 498-506.
- Ovidio, M., Baras, E., Goffaux, D., Birtles, C., & Philippart, J.C. (1998) Environmental unpredictability rules the autumn migration of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia*, **372**, 263-274.
- Parasiewicz, P. & Dunbar, M.J. (2001) Physical habitat modelling for fish: A developing approach. *Archiv fuer Hydrobiologie Supplement*, **135**, 239-268.
- Petrauskas, E.V. (1971). In Symposium on the investigations of the species *Vimba vimba* (L.) within its area (ed E.V. Petrauskas), Leningrad, Sovietunion.
- Petts, G.E. (1996) Water allocation to protect river ecosystems. *Regulated Rivers-Research & Management*, **12**, 353-365.
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E., & Stromberg, J.C. (1997) The natural flow regime. *Bioscience*, **47**, 769-784.
- Pusch, M. & Hoffmann, A. (2000) Conservation concept for a river ecosystem (River Spree, Germany) impacted by flow abstraction in a large post-mining area. *Landscape and Urban Planning*, **51**, 165-176.
- Richter, B.D., Baumgartner, J.V., Wigington, R., & Braun, D.P. (1997) How much water does a river need? *Freshwater Biology*, **37**, 231-249.
- Rivinoja, P., McKinnell, S., & Lundqvist, H. (2001) Hindrances to upstream migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a northern Swedish river caused by a hydroelectric power-station. *Regulated Rivers-Research & Management*, **17**, 101-115.
- Rubin, J.F. & Glimsater, C. (1996) Egg-to-fry survival of the sea trout in some streams of Gotland. *Journal of Fish Biology*, **48**, 585-606.
- Saksgard, L.M., Heggberget, T.G., Jensen, A.J., & Hvidsten, N.A. (1992). Hydropower development of the River Alta: Effects on the salmon population, Rep. No. 0 (34).
- Sandell, G., Pettersson, L., & Abrahamsson, I. (1994). Fishways - a literature survey / Fiskvägar - en litteraturöversikt, Rep. No. 1:1994, Stockholm.
- Schindler, J.E. & Krabbenhoft, D.P. (1998) The hyporheic zone as a source of dissolved organic carbon and carbon gases to a temperate forested stream. *Biogeochemistry*, **43**, 157-174.

- Shirvell, C.S. & Dungey, R.G. (1983) Microhabitats Chosen by Brown Trout for Feeding and Spawning in Rivers. *Transactions of the American Fisheries Society*, **112**, 355-367.
- Sorenson, K.M., Fisher, W.L., & Zale, A.V. (1998) Turbine Passage of Juvenile and Adult Fish at a Warmwater Hydroelectric Facility in Northeastern Oklahoma: Monitoring Associated with Relicensing. *North American Journal of Fisheries Management*, **18**, 124-136.
- Svensson, B.S. (2000) Hydropower and instream flow requirements for fish in Sweden. *Fisheries Management and Ecology*, **7**, 145-155.
- Svärdson, G. (1967). Lax och öring i Em, Rep. No. 1967:07, Stockholm.
- Ward, J.V. (1989) The 4-Dimensional Nature of Lotic Ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, **8**, 2-8.
- Ward, J.V., Tockner, K., Uehlinger, U., & Malard, F. (2001) Understanding natural patterns and processes in river corridors as the basis for effective river restoration. *Regulated Rivers-Research & Management*, **17**, 709-+.
- Ward, J.V. & Wiens, J.A. (2001) Ecotones of riverine ecosystems: Role and typology, spatio-temporal dynamics, and river regulation. *Ecohydrology and Hydrobiology*, **1**, 25-36.
- Webster, D.A. & Eiriksdottir, G. (1976) Upwelling water as a factor influencing choice of spawning sites by brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Transactions of the American Fisheries Society*, **105**, 416-421.
- Welton, J.S., Beaumont, W.R.C., & Clarke, R.T. (2002) The efficacy of air, sound and acoustic bubble screens in deflecting Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts in the River Frome, UK. *Fisheries Management and Ecology*, **9**, 11-18.
- Witzel, L.D. & MacCrimmon, H.R. (1983) Redd-site selection by brook trout and brown trout in southwestern Ontario streams. *Transactions of the American Fisheries Society*, **112**, 760-771.
- Ziliukas, V. & Ziliukiene, V. (2002) Ichthyological evaluation of fish passes constructed in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica*, **12**, 47-57.

Introduktionsuppsatser i Biologi, Karlstads universitet:

1. Olsson, I.C. 2005. Migration av öring (*Salmo trutta*) L.)
2. Calles, O. 2005. Fiskars migration och reproduktion i reglerade vatten - restaureringsåtgärder och dess effekter.