

Fiskvandring – arter, drivkrafter och omfattning i tid och rum

Underlag till vägledning om lämpliga försiktighetsmått
och bästa möjliga teknik för vattenkraft



Fiskvandring – arter, drivkrafter och omfattning i tid och rum

Underlag till vägledning om lämpliga försiktighetsmått
och bästa möjliga teknik för vattenkraft

Ingemar Näslund, Erik Degerman,
Olle Calles och Håkan Wickström

Havs- och vattenmyndighetens rapport 2013:11

Havs- och vattenmyndigheten
Datum: 2013-10-25

Ansvarig utgivare: Björn Risinger
ISBN 978-91-87025-36-5
Omslag: Harr. Foto: Ingemar Näslund.

Havs- och vattenmyndigheten
Box 11 930, 404 39 Göteborg
www.havochvatten.se

Förord

Havs- och vattenmyndigheten avser ta fram en vägledning gällande lämpliga försiktighetsmått och bästa möjliga teknik för vattenkraftverk i syfte att minska deras negativa miljöpåverkan. Vägledningen kommer att bestå av en sammanställning av befintlig kunskap om vilka försiktighetsmått och tekniker gällande faunapassager, fiskavledningsanordningar och vattenreglering/vattenhushållning som i dagsläget visat sig ge bäst positiv effekt på ekosystemen som påverkas av vattenkraften. Denna rapport utgör ett viktigt underlag i framtagandet av vägledningen. Rapporten presenterar viktigt vetenskapligt underlag, synteser och bedömningar. Författarna ansvarar för rapportens innehåll. Rapporten utgör inte något ställningstagande från Havs- och vattenmyndighetens sida.

Göteborg, oktober 2013

Björn Sjöberg, avdelningschef

INNEHÅLLSFÖRTECKNING

| | |
|---|----|
| SAMMANFATTNING..... | 5 |
| SUMMARY | 6 |
| INLEDNING | 7 |
| MATERIAL OCH METODER..... | 9 |
| DEFINITION OCH OMFATTNING | 10 |
| DRIVKRAFTER | 13 |
| Födosök och tillväxt..... | 13 |
| Reproduktion..... | 14 |
| Refuger | 15 |
| Spridning (eng. dispersal) | 16 |
| FISKARTER SOM VANDRAR I SVENSKA SÖTVATTEN | 18 |
| Petromyzontidae (nejonögon) | 18 |
| Anguillidae (ålartade fiskar)..... | 19 |
| Clupeidae (sillfiskar)..... | 19 |
| Cyprinidae (karpfiskar) | 20 |
| Cobitidae (nissögefiskar) | 21 |
| Nemacheilidae (grönlingsfiskar) | 22 |
| Siluridae (malfiskar)..... | 22 |
| Osmeridae (norsfiskar)..... | 23 |
| Coregonidae (sikfiskar)..... | 23 |
| Salmonidae (laxfiskar)..... | 24 |
| Esocidae (gäddfiskar) | 27 |
| Lotidae (lakfiskar) | 28 |
| Gasterosteidae (spiggfiskar) | 28 |
| Cottidae (simpor)..... | 29 |
| Percidae (abborrfiskar)..... | 29 |
| Pleuronectidae (flundrefiskar) | 30 |
| SLUTSATSER..... | 31 |
| REFERENSER | 32 |
| BILAGA 1..... | 40 |

Sammanfattning

Föreliggande litteratursammanställning sammanfattar kunskapsläget vad gäller fiskvandring. Målet har varit att den skall redovisa vilka drivkrafter som ligger bakom fiskvandringen, i vilka miljöer de förekommer, när vandring sker och vilka arter som omfattas. Rapporten avslutas med en genomgång av de svenska sötvattensarternas vandringsbehov, något som sammanfattas i bilaga 1.

Optimala habitat för tillväxt, överlevnad och reproduktion för olika stadier i fiskars livshistoria, är separerade i tid och rum. Som en följd av detta genomför hela eller delar av fiskpopulationer förflyttning eller vandring mellan olika habitat. Drivkrafter bakom vandringarna är förbättrad födotillgång och tillväxt, reproduktion, undvikande av besvärliga fysiska förhållanden samt artens spridning.

Ett vanligt mönster för fisk i vattendrag är att yngel lämnar födelseplatsen och förflyttar sig, aktivt eller passivt, till ett habitat för den första tillväxtfasen. Därifrån sker sedan ytterligare en förflyttning till hav, sjö eller selmiljö. När fisken sedan blir könsmogen återvänder den till födelsehabitatet för att reproducera sig. Förflyttningarna i rummet kan vara korta men också, som för t.ex. laxen, sträcka sig över hundratals eller till och med tusentals kilometer.

I vattenkraftsammanhang har intresset hitintills fokuserats på lekvandrande laxfisk, men i stort sett alla fiskarter vandrar i större eller mindre utsträckning under någon fas i livet. Beteckningen vandringsfiskar enbart för t.ex. lax, havsöring och ål är därför oegentlig. Hela 32 av våra sötvattensarter har påträffats i fiskvägar i Sverige, Polen och Tjeckien. Vandring sker inte enbart under lektid utan även andra tider på året.

Klart är att förutsättningarna för att upprätthålla beståndens genetiska variation minskar om vandringsmöjligheterna begränsas. Därmed minskar också fiskpopulationernas resiliens, det vill säga deras förmåga att återhämta sig från miljöstress eller ställa om för att klara av nya miljöförutsättningar som t.ex. ett varmare klimat.

Från de behov av vandringsmöjligheter som våra sötvattenfiskar har och de negativa effekter som uppstår för arterna när de inte kan vandra står det klart att den bästa möjliga tekniken bör användas vid vattenkraftproduktion så att vandringsvägar vidmakthålls eller återskapas.

Summary

This compilation of literature summarises the current state of knowledge on fish migration. The goal has been to show which driving forces are behind fish migration, in which environments they are migrating, when migration takes place and which species are involved. The report ends with a review of migration requirements for Swedish freshwater species; summarised in Appendix 1.

Optimal habitats for growth, survival and reproduction for various stages of a fish life cycle are separated in time and space. As a result, all or parts of a fish population will shift or migrate between different habitats. Driving forces behind this migration include improved food supply and growth, reproduction, the avoidance of difficult physical conditions and the dispersal of the species.

A common pattern for fish in watercourses is that fry leave their birthplace and find their way, whether actively or passively, to a habitat where they will undergo their first growth phase. From there, another migration takes place to the sea, a lake or a lentic environment. Once the fish is sexually mature, it returns to its birth habitat in order to reproduce. The distances travelled may be short but may also, as with salmon, span over hundreds or even thousands of kilometres.

In the context of hydroelectric power, the interest has thus far been focused on the upstream spawning migration of salmonids, but practically all species of fish migrate to a greater or lesser extent at some point in their life cycle. Giving the name “migratory fish” to salmon, sea trout and eel alone is therefore incorrect. As many as 32 of our freshwater species have been found in fishways in Sweden, Poland and the Czech Republic. Further, migration does not take place solely during spawning periods; it also occurs at other times of the year.

It is clear that the conditions for maintaining genetic variation in the stock deteriorate with the limitation of migration opportunities. It also decreases the resilience of the fish populations, i.e., their capacity to recover from environmental stress or adapt to new environmental conditions, such as a warmer climate.

The needs of freshwater fish to have migration opportunities, and the negative effects on species that are not able to migrate, make it clear that the best possible technology should be used for hydroelectric power generation so that migration routes are maintained or restored.

Inledning

Människans intresse för fiskars vandring har alltid varit stort. Storskaliga vandringar till lekplatser och den stora ansamlingen av fisk som det innebär, har erbjudit goda möjligheter till ett effektivt fiske. Att stänga av vattendrag för att på ett enkelt sätt fånga lekvandrande fisk har historiskt sett utgjort en viktig del av vår livsmedelsförsörjning och också en anledning till att boplatser och byar etablerats. Vår fascination över fiskvandringens omfattning har också varit stor och frågorna många om hur och varför fiskar vandrar. Detta avspeglas också i den vetenskapliga litteraturen. Få ämnesområden inom fiskbiologin har rönt så stort intresse som fiskvandring. Framför allt har man studerat västvärldens ekonomiskt intressanta arter, och då de som vandrar mellan hav och sötvatten, i första hand laxfiskar och ål.

Under de senaste decennierna har studierna inriktats på fiskvandring i vattendrag som på olika sätt påverkas av mänskliga aktiviteter. I stor utsträckning har det handlat om fiskpopulationer i vattendrag med dammar. Dammar för vattenkraftproduktion och bevattning har inneburit att huvuddelen av våra vattendrag inte längre är vandringsbara för fisk. I Sverige har vi idag tusentals dammar (10 615 enligt SMHI:s dammregister) i våra vattendrag. Många av dem är på ett eller annat sätt knutna till landets ca 2100 vattenkraftverk. Dessa dammar utgör vanligen permanenta vandringshinder. Konsekvenserna av detta och den vattenreglering de medför, har lett till att fiskpopulationer decimerats, slagits ut eller till att arter numera helt saknas i hela eller delar av vattendrag.

För att bygga och använda dammar krävs tillstånd, tidigare enligt gamla vattenlagen, numer enligt miljöbalken. I samband med tillståndsgivningen har också frågan om fiskvandring prövats. Men eftersom huvuddelen av de anläggningar vi har idag är av äldre datum och prövade i domstol enligt 1918 års vattenlag eller ännu äldre, finns sällan villkor som ställer krav på fiskvägar. I vissa fall föreskrevs visserligen fiskvägar, men de togs oftast bort innan målet avgjordes. De som finns är i sin tur inriktade på lekvandrande lax och öring eller uppvandrande ål. Behoven av nedströmsvandring för vuxen fisk och yngel eller vandringsbehov hos andra arter har hitintills mycket sällan beaktats.

Ökade kunskaper om fisken och dess miljö och införandet av EU:s ramdirektiv för vatten i svensk lagstiftning har dock inneburit att synen på vandringsmöjligheternas betydelse för fisk och andra organismer har förändrats. I direktivet betonas värdet av biologisk mångfald och det akvatiska ekosystemets struktur och funktion. Ekosystemets status skall vara god eller hög för de arter som idag finns och de som slagits ut som en följd av mänskliga aktiviteter. I princip innebär detta att vattendragets funktion som kontinuerlig vandringsväg för fisk och andra organismer behöver återupprättas eller säkras. Det kan ske genom att dammar rivs ut eller förses med olika typer av anordningar som medger passage såväl upp- som nedströms. För att avgöra om och i så fall vilken typ av teknik som skall installeras, krävs ett gott kunskapsunderlag. I det bör ingå en redovisning av vilka fiskarter som finns eller borde finnas i vattendraget, deras vandringsbenägenhet, vandringsbeteende i tid och rum, samt kunskap om deras simförmåga.

Föreliggande litteratursammanställning sammanfattar kunskapsläget vad gäller fiskvandring. Målet har varit att den skall redovisa vilka drivkrafter som ligger bakom fiskvandringen, i vilka miljöer de förekommer, när vandring sker och vilka arter som omfattas. I vattenkraftsammanhang har intresset hitintills fokuserats på vandring av lekvandrande laxfisk, men i stort sett alla fiskarter vandrar i större eller mindre utsträckning under någon fas i livet. Avsikten har därför varit att ge en bred bild av ämnesområdet fiskvandring, dock med fokus på skandinaviska förhållanden. I första hand har den europeiska vetenskapliga litteratur som finns i referegranskade tidskrifter behandlats. I viss utsträckning har så kallad grå litteratur tagits med för skandinaviska förhållanden, det vill säga rapporter och sammanställningar från myndigheter och universitet.

Sammanställningen består av en redovisning av tillvägagångssätt, en kort beskrivning av den teoretiska bakgrunden till fiskvandring, en redogörelse för de vanligaste mönstren för fiskvandring i Sverige samt en artvis genomgång av den svenska fiskfaunan med avseende på vandring i sötvatten. Den sistnämnda delen sammanfattas också i en särskild bilaga; "Vandringsbenägna fiskarter".

Sammanställningen har genomförts på uppdrag av Havs- och vattenmyndigheten.

Material och metoder

Sökning efter litteratur har skett i den Internet-baserade litteraturlatabasen "Web of knowledge". Den vetenskapliga litteraturen inom ämnesområdet fiskvandring är omfattande. Sökorden fish + migration ger där mer än 20000 träffar, arbeten som speglar en rad olika aspekter på fiskvandring. Alla är givetvis inte relevanta i detta sammanhang, men sammantaget finns en stor mängd litteratur som speglar fiskvandring ur en rad olika synvinklar. Även så kallad grå litteratur, har gått igenom, om den ansetts vara av tillräcklig kvalitet. Hit hör rapporter från myndigheter och universitet liksom rapportserien Information från Sötvattenslaboratoriet. Sökarbetet har specificerats och inriktats på de för denna sammanställning intressanta ämnesområdena. Särskild vikt har lagts vid att sammanfatta generell litteratur kring drivkrafter och typiska vandringsmönster i svenska vattendrag samt redogöra för vandringsbeteendet hos de svenska fiskarter som är aktuella.

Nyckelorden vid datasökning på nätet har varit "fish" + "migration"; "habitat shifts"; "movements"; "dispersal" samt riktad sökning för aktuella fiskarter i svenska vatten.

Fiskvandring har studerats av vetenskapen under lång tid och ett flertal begrepp finns etablerade. Där så är lämpligt har den engelska termen angetts i kursiv stil. Detta för att underlätta för dem som själva vill söka vidare i litteraturen:

- Anadrom vandring (*anadromous migration*). Genomförs av fisk som reproducerar sig i sötvatten men vandrar till den marina miljön för tillväxt (t.ex. lax).
- Katadrom vandring (*catadromous migration*). Genomförs av fisk som reproducerar sig i havet men vandrar till sötvatten för tillväxt (t.ex. ål).
- Potadrom vandring (*potamodromous migration*). Vandringar som uteslutande genomförs mellan olika sötvattenshabitat.
- Habitatskiften (*habitat shifts*). Innebär att fiskindivider förflyttar sig mellan olika habitat, t.ex. mellan vattendrag och sjö.
- Spridning (*dispersal*). Fisk som riktad eller slumpmässigt lämnar födelseområdet för att så småningom reproducera sig i annan sjö eller annat vattendrag.
- Kort vandring (*movement*). Fisk som vandrar kortare sträckor i tid eller rum.
- Partiell vandring (*partial migration*). Innebär att endast en andel av beståndets fiskar genomför vandring.

Definition och omfattning

Optimala habitat för tillväxt, överlevnad och reproduktion för olika stadier i fiskars livshistoria, är separerade i tid och rum (Northcote 1984). Som en följd av detta genomför hela eller delar av fiskpopulationer förflyttning eller vandring mellan olika habitat. Ett vanligt mönster för fisk i vattendrag är att yngel lämnar födelseplatsen och förflyttar sig, aktivt eller passivt, till ett habitat för den första tillväxtfasen. Därifrån sker sedan ytterligare en förflyttning till hav, sjö eller selmiljö. När fisken sedan blir könsmogen återvänder den till födelsehabitatet för att reproducera sig. Förflyttningarna i rummet kan vara korta men också, som för t.ex. laxen, sträcka sig över hundratals eller till och med tusentals kilometer. Ofta inbegrips också vandring till någon form av refuger för t.ex. övervintring. Sett över hela artspektrat, och med tanke på den variationsrika miljö som våra sötvatten erbjuder, finns ett otal varianter på temat fiskvandring och habitatskiften. Skillnaderna vad avser dessa förflyttningar är stora vad gäller drivkrafter, utsträckning i tid och rum, hur stor andel av populationen som omfattas, i vilka faser av livshistorien som vandring genomförs, etc.

Analys av fiskvandringens betydelse och funktion för fiskpopulationen och det akvatiska ekosystemet ingår regelmässigt i allmänekologiska sammanfattningar av djurs vandringar (se t.ex. Heape 1931, Baker 1978, Dingle 1980, 1996, Gross & Repka 1998). Det finns också en lång rad publikationer, även de i bokform, där olika aspekter inom ämnesområdet fiskvandring sammanfattas och analyseras (Meek 1916, Nikolsky 1963, Harden Jones 1968, Hasler 1971, Hasler & Scholz 1983, Northcote 1978, McCleave m.fl. 1984, McKeown 1984, Smith 1985, McDowall 1988, Wootton 1990/1998, Jungwirth m.fl. 1998, Lucas & Baras 2001, Hendry m.fl. 2004). Ytterligare ett omfattande bokverk i ämnet fiskvandring utkommer under hösten 2013 (Ueda & Tsukamoto 2013).

Inom ramen för den vetenskapliga litteraturen finns en rad definitioner av fiskvandring etablerade. De tidiga tar ofta sin utgångspunkt i vandring hos anadrom laxfisk och förutsätter därmed storskalig förflyttning över längre distanser. Därmed utesluts mer kortvariga habitatskiften, vilka ofta sker mellan närliggande habitat. Den mest vittomfattande definitionen av fiskvandring har föreslagits av Lucas & Baras (2001). Den låter sig inte enkelt översättas (ett försök görs nedan) och redovisas därför på engelska:

”A strategy of adaptive value, involving movement of part or all of a population in time, between discrete sites existing in an n-dimensional hypervolume of biotic and abiotic factors, usually but not necessarily involving predictability or synchronicity in time, since interindividual variation is a fundamental component of populations”. Vilket i översättning betyder ”En adaptiv strategi som innebär förflyttning av hela eller delar av populationen mellan diskreta platser i en multidimensionell hypervolym av biotiska och abiotiska faktorer. Förflyttningarna är vanligen, men som en följd av individuell variation i populationen, inte nödvändigtvis, förutsägbara och synkroniserade i tiden.”

Klart är att vandrigen måste ha ett adaptivt värde, det vill säga den behöver leda till ökad reproduktionsframgång jämfört med en stationär strategi. Detta genom att fördelarna i form av ökad tillväxt, överlevnad eller annat är större än nackdelar som ökad energiåtgång samt ökad skade- och predationsrisk. Denna vida definition av vandring omfattar allt från långväga förflyttningar på flera hundra mil, till rörelser i relation till fysiska gradienter. Ett exempel på det senare är sjölevande fisk som i första hand förflyttar sig mellan vattenvolymer med olika temperatur, bland annat för att optimera energiåtgång för matsmältning respektive födosök. Vandringsbeteendet behöver inte nödvändigtvis omfatta hela populationen. Partiell migration, där endast delar av en population migrerar, är en vanlig förekomst (Näslund 1991, Jonsson & Jonsson 1993, Chapman m.fl. 2011). Exempel på detta är stationära småhannar i havsvandrande bestånd av lax och havsöring (Jonsson & Jonsson 1993) och sjölevande karpfisk som övervintrar och reproducerar sig i tillflöden (Chapman m.fl. 2012). Genetiska och miljömässiga faktorer interagerar och avgör om fiskindividen vandrar eller inte. Två strategier, vilka båda kan vara evolutionärt stabila, kan alltså existera sida vid sida.

Habitatskiftets utsträckning i tid kan variera avsevärt. Förflyttningar på dygnsbasis förekommer till exempel i strömvatten mellan strandnära, grunda födohabitat och djupare partier som erbjuder bättre skydd mot predatorer (Lucas & Baras 2001). I strömvatten förekommer också förflyttningar i relation till periodiskt driftande insekter (Waters 1972). Fisk växlar mellan djupare, lugnflytande områden och grundare, mer strömsatta, där produktionen och därmed intensiteten av driftande insekter är högre. Sjö- och strömlevande fisk har generellt sett god kännedom om sitt hemområde (se t.ex. O'Connor & Power 1973, Thorpe 1974, McCleave m.fl. 1977). Habitatvariationen gör dock att födotillgången inte alltid är förutsägbar, vilket medför att tillfälligt goda födoförutsättningar kan göra att fisk vandrar till och ansamlas i en viss del av en sjö eller ett strömvatten (se t.ex. Thorpe 1974, Northcote 1978). Detta för längre eller kortare perioder. Över huvud taget torde rörelserna mellan olika delar av fiskars hemområden vara väsentligt mer omfattande än vi tidigare trott (Gowan m.fl. 1994, Lucas & Baras 2001), även om de inte i alla avseenden är förutsägbara och synkroniserade. Detta gäller inte minst vad som slentrianmässigt kallas strömlevande populationer. På motsvarande sätt är vandringer relaterade till översvämning och höga flöden, eller till torka, inte förutsägbara i tid eller varaktighet, även om fiskbeståndens rörelser kan vara mycket omfattande i samband med sådana händelser.

Säsongsmässiga habitatskiften är däremot mer förutsägbara tidsmässigt. På våra breddgrader baseras de oftast på regelmässiga förflyttningar mellan födohabitat sommartid och refug habitat lämpliga för övervintring (se t.ex. Northcote 1978, 1984, Lucas & Baras 2001). För strömlevande harr till exempel, kan det röra sig om övervintring i djupa, lugnflytande delar av vattendraget eller i sjöar och födosök sommartid i grundare mer strömmande partier (Craig & Poulin 1975, Näslund m.fl. 2004). På motsvarande sätt växlar en rad arter mellan födosök sommartid i estuarier eller bräckt vatten och övervintring i sötvatten (sammanfattat i Lucas & Baras 2001). Den i tiden mest utsträckta typen av habitatskiften återfinns hos fisk som vandrar mellan sötvatten och hav. Lax och ål är exempel på fisk som lämnar sina

födelseområden för att vandra långa sträckor och inte återvända förrän efter flera år. På motsvarande sätt kan öring, harr, röding och sik som reproducerar sig i strömvatten, spendera flera år i de sjöar de använder för födosök och tillväxt.

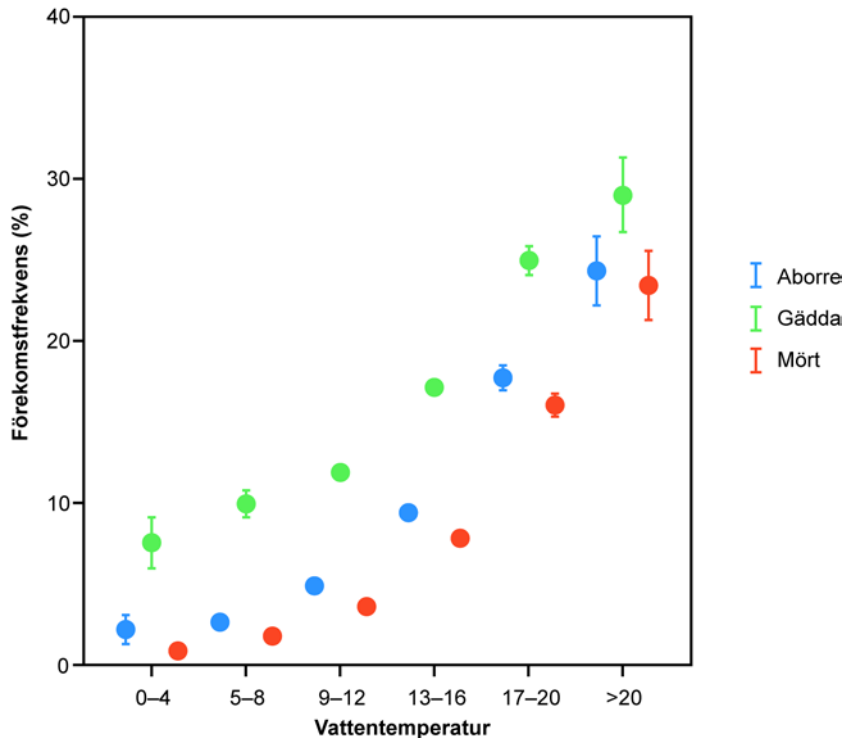
Drivkrafter

I huvudsak finns tre tydliga drivkrafter bakom fiskvandring: födosök (tillväxt), reproduktion och refuger (Heape 1931, Northcote 1978). Samtliga torde ha mer eller mindre direkta adaptiva värden och innebära ökad reproduktionsframgång. Förutom dessa tre faktorer diskuteras också spridning (eng. *dispersal*) i samband med fiskvandring. Ytterst definieras det som ung fisks riktade rörelser ut från yngel- eller juvenilhabitat och där ingen återvandring sker. Det medför att reproduktion inte sker i födelseområdet.

Födosök och tillväxt

Kopplingen mellan tillväxt och reproduktionsframgång är i sin enklaste form självklar. Ökad tillväxt och kroppsstorlek ger möjlighet till högre fekunditet (fler romkorn, mer mjölke) och, om kroppsstorlek har betydelse på lekplatsen, större lekframgång. Normalt strävar fisken efter att minimera energiåtgång för födosök i syfte att uppnå maximal tillväxt. Att vandra till ett område med bättre födoförutsättningar är därmed en viktig drivkraft bakom många av de vandringsmönster vi registrerar (Northcote 1978). Variationen i habitatskiftet baserade på födotillgång-tillväxt är mycket stor. Här återfinns allt ifrån kortdistansflyttningar mellan närliggande habitat till långa vandringar till havs. Gemensamt har de att födoförutsättningarna i målhabitatet ger möjlighet till bättre tillväxt än i det habitat man lämnade. Allt handlar dock inte om födomängd. Habitatskiftet kan också påverka tillväxten positivt på andra sätt; via reducerad konkurrens om födan, optimering av temperaturförhållanden för tillväxt, reduktion av energiåtgång i relation till födointag etc. (Lucas & Baras 2001). I kallt vatten söker sig många bytesfiskar till de varmaste vattenlagren. Rovfisk som öring och gös kan ofta följa bytesfisken till de varmare områdena. På våren/försommaren då solen värmer upp vattnet i åar så att det ofta är varmare än i sjöar, finner man därför ofta bytesfisk såsom storspigg och rovfisk såsom öring i dessa uppvärmda miljöer, eller på motsvarande sätt benlöja och rovfisken gös. I många fall, framför allt för ung/liten fisk, innebär vandringen också ett sätt att öka överlevnadschanserna, i första hand genom sänkt predationsrisk.

Utloppseffekten, det vill säga det faktum att näringsämnen, plankton, dött organisk material, driftar ut från sjöar och selområden till mer strömsatta partier, innebär särskilt gynnsamma födobetingelser för fisk. Tätheten av bottendjur i utloppssträckor är väsentligt högre än i sektioner längre ifrån sjöar och sel (Ulfstrand 1968, Lillehammer & Saltveit 1984). Det i sin tur medför högre fisktätheter, bättre tillväxt och att fisk periodvis rör sig från sjön/selområdet till strömsträckor närmast nedströms (jmf Lindström 1954, Degerman & Sers 1994, Degerman m.fl. 2006). En vandring som är kopplad till detta är när normalt sjölevande arter vandrar ut i omkringliggande vattendrag när temperaturen stiger och vattenföringen normalt minskar. Detta kan exemplifieras med data från Svenskt ElfiskeRegiSter (SERS) där det framgår hur fynden av abborre, mört och gädda ökar i vattendrag ju varmare vattnet är (Figur 1).



Figur 1. Andelen elfisketillfällen då abborre, mört och gädda påträffats i svenska vattendrag avsett mot vattentemperaturen, °C (n=51783). Data från Svenskt ElfiskeRegiSter (SERS) vid Sveriges Lantbruksuniversitet.

En viktig kort migration är den som sker från vattendragens huvudfåra ut till översvämmade marker, svämplanen (eng. *flood plain*). Drivkraften här är att utnyttja ett nytt habitat som blivit tillgängligt och som ofta erbjuder bra lekrområden och födomöjligheter (Welcomme 1979, Bayley 1995). Denna vandring är typiskt uttalad i alluviala vattendrag, dvs. åar och floder i områden med finsediment, jordbruksåar där svämplan utbildas. I floden Rhen har man visat betydelsen för t.ex. braxen att kunna företa dessa lekvandringar (Grift m.fl. 2001).

Sammanfattningsvis konstaterade Northcote (1978) att vandring till habitat med bättre födotillgång ofta är en nödvändig del i fiskens ontogeni (utveckling) och därmed inte enbart att betrakta som näringsvandring. Habitatskiften med födotillgång och ökad tillväxt som drivkraft, är ofta en vandring med sammansatta mekanismer och syften.

Reproduktion

Fiskbeståndens mest spektakulära och kända vandringar är förknippade med reproduktionen, den del av livshistorien då cirkeln skall slutas. Så mycket avkomma med förutsättningar för så hög fortsatt överlevnad som möjligt, skall sättas till världen. Lekvandringarna är vanligen väl synkroniserade och omfattar många individer. Ett stort antal arter vandrar i huvudsak uppströms för lek. Hit hör nejonögon, laxfiskar och flera av medlemmarna i karpfamiljen. Undantag finns dock där vissa populationer av laxfiskarter (bl.a. öring och harr) samt karpfisk vandrar nedströms för lek (Lucas & Baras 2001).

I de allra flesta fall är lekvandringen en fråga om återvandring (*homing*) till den plats, eller åtminstone det område (del av sjö eller vattendrag), där lekfiskarna själva är födda. För anadroma arter har orienteringen på öppet hav och förmågan att hitta tillbaka till födelsevattendraget ägnats stort intresse (se t.ex. Hasler & Scholz 1983, Northcote 1984, Lucas & Baras 2001). Sannolikt sker fiskens orientering utifrån responser från en rad olika yttre stimuli beroende på var och när vandringen sker. Lekvandringen i sötvatten styrs av fiskens hormonella status och responser på omgivande stimuli i form av temperatur, dagslängd, doft, vattenföring och grumlighet.

Många fiskarter återvänder för lek i det område där de själva växt upp (*homing*). Havsöring kan leva i små populationer som efter tillväxten i havet återvänder för lek till sitt eget vattendrag. På så sätt bildas distinkta populationer som är anpassade till vattendraget och till de vandringar som krävs – en lokal anpassning. Skulle populationen vara liten och inget nytt genetiskt material tillföras kan detta innebära att den genetiska variationen i denna population minskar i så hög grad att artens överlevnadsförmåga och anpassning, ”*fitness*”, minskar. Ändras förutsättningar i vattendraget, t.ex. genom exploatering eller ett ändrat klimat kan sådana populationer med en snäv genetisk bas, således liten variation, lättare slås ut än en population där många fler genetiska egenskaper finns bevarade. Utförligare bakgrund och resonemang om detta ges av Allendorf & Waples (1996). Det finns alltså en delikat balans mellan att samma individer återvänder till sitt vattendrag för att få en hög anpassning till de lokala förhållandena, och ett behov av att tillföra nya gener från andra populationer (felaktigt benämnt ”felvandring”). Återvandringen får inte vara 100 % för då skulle den genetiska variationen minska över tid (*inavel*). Återvandringen får inte vara för låg för då sker ingen lokal anpassning (*utavel*). Detta innebär i sin förlängning att den naturliga möjligheten till vandring och ”felvandring” måste upprätthållas för att befintliga populationer skall bevara sin genetiska variation och anpassning till lokala förhållanden. Därmed kan populationen optimera förutsättningarna för att lyckas väl i sin livsmiljö under normala förhållanden. Samtidigt har den också förutsättningar att återhämta sig efter miljömässig stress eller ställa om för att klara av nya miljöförutsättningar. Detta betecknas ofta som populationens *resiliens*, där möjligheterna till vandring utgör en mycket väsentlig komponent (Detenbeck m.fl. 1992).

Refuger

Sett ur fiskens synvinkel är akvatiska miljöer inte bara komplexa vad gäller tillgången till föda. Också de fysiska förutsättningarna varierar beroende på årstid och andra yttre förutsättningar. Att undvika ogynnsamma fysiska förhållanden genom att uppsöka refuger med bättre överlevnadsmöjligheter är därför en viktig drivkraft för vandring. På våra breddgrader inträffar den största dödligheten hos fisk under vintermånaderna. Att övervintra i en så gynnsam miljö som möjligt är således av största vikt. Fisk i vattendrag söker sig därför ned- eller uppströms till djupare och mer lugnflytande områden för att övervintra (se referenser i Lucas & Baras 2001), för att påföljande vår återvända till grundare, ofta mer strömsatta och produktiva delar av vattendraget. Till denna kategori hör arter som öring, harr, gös och flera arter

av karpfisk. Omvänt sker uppströmsvandring för övervintring från estuarier/brackvatten hos mört, braxen och id (Nikolsky 1963, Cala 1970). Detta sannolikt beroende på att kombinationen av låg temperatur och salinitet är ogynnsam för dessa i huvudsak sötvattenanpassade fiskar. Nordliga anadroma populationer av öring och röding väljer i huvudsak att övervintra i sötvatten (större vattendrag) (Berg & Berg 1993, Klemetsen m.fl. 2003, Degerman m.fl. 2012), även om undantag finns (Jensen & Rikardsen 2012).

Övervintring är inte det enda fysiska problemet för fisk i vattendrag. Torka och extremt lågt vatten, liksom översvämningar och höga flöden leder till att fisk i vattendrag söker sig till refuger i form av sel och sjöar (Northcote 1978, 1984). Dessa förflyttningar är inte förutsägbara i tid eller vad gäller varaktighet.

Spridning (eng. dispersal)

I sin grunddefinition innebär djurs spridning att individer, under någon fas i livet, lämnar sitt födelseområde för att så småningom reproducera sig någon annanstans. Spridningen kan dock ta sig olika uttryck. Dels kan det röra sig om individer, som i likhet med huvuddelen av populationen i övrigt, lämnar sitt födelseområde för ett habitat bättre lämpat för tillväxt, men som sen inte återvänder för att reproducera sig. Dels kan det vara fråga om icke-riktad spridning, oftast i tidiga stadier, där individer vid en viss tidpunkt eller successivt och mer "organiserat", lämnar födelseområdet för att söka sig till nya habitat (Northcote 1978, 1984, Hendry m.fl. 2004). Sedan finns givetvis en rad varianter på dessa teman. De bakomliggande mekanismerna som leder till spridning kan vara genetiska, det vill säga vissa individer i populationen följer ett sådant mönster eller är i högre utsträckning benägna att ge sig iväg om vissa förutsättningar inträder. De kan också vara starkt omvärldsberoende där individens kondition eller konkurrensintensiteten inverkar på benägenheten att utvandera. Till sist kan också spridning ske som en följd av "misstag", till exempel att fisk spolats iväg vid höga flöden till nya områden och av olika skäl inte förmår återvända. Oavsett bakomliggande mekanismer så söker sig fisk till nya områden och alla återvänder inte till födelseområdet när det är dags för reproduktion.

Som tydlig drivkraft för vandring är spridning kanske inte uppenbar. Men vänder man på perspektivet så utgör denna typ av beteende en förutsättning för en rad viktiga processer sett ur fiskpopulationens, eller för den delen, det akvatiska ekosystemets synvinkel (Hendry m.fl. 2004). Spridning är en förutsättning för artens återkolonisation av områden där den slagits ut liksom för kolonisation av nya områden. I en komplex akvatisk miljö med stora skillnader i habitatkvalitet över tid och mellan habitat, möjliggör spridning och också utnyttjandet av alternativa habitat och bidrar till att buffra negativa effekter av variation i omvärldsfaktorer som t.ex. flöden och vattentemperatur. Den kan också reducera effekterna av inavel via tillförsel av genetisk variation och dämpa konkurrenstrycket till förmån för närbesläktade individer som förblir stationära.

Fiskars möjlighet att sprida sig i vattensystemen kan vara helt avgörande för vilka fisksamhällen som etableras och fortlever. Möjlighet för rovfisken gädda att sprida sig naturligt i vattensystem påverkar till exempel starkt förekomsten av laxfiskar (Spens & Ball 2008). I det varmare klimat som förutspås skulle

gäddas utbredning i landet öka, en ökning som dock hindras av mängden vandringshinder i vattendragen (Hein m.fl. 2011). Fiskfaunan kan inte reagera på det förändrade klimatet och som en följd torde många vatten förlora arter utan att nya kan komma dit.

I mindre vatten kan också tillfälliga vädersituationer, ex långvarig torka eller långa vintrar, göra att fiskbestånd slås ut. Fiskar behöver då möjligheter att återkolonisera. Vilka arter som finns i en sjö är nämligen hela tiden en fråga om invandring och utdöende (Tonn m.fl. 1990). I ett fragmenterat vattenlandskap kommer de minsta vattnen att successivt tömmas på fiskarter.

Fiskarter som vandrar i svenska sötvatten

I sammanställningen nedan redovisas översiktligt förekomst och vandringsmönster och art för art, i vilka habitat de återfinns samt vilka typer av vandringsmönster som är vanliga. Generellt sett bortses från vandring inom sjöar eller i kustvatten. Fokus ligger i stället på fiskens byte av vattenmiljö, från sjö till vattendrag, mellan sjöar, vandringar inom vattendrag samt vandring mellan sötvatten och hav. Taxonomin, uppgifter om utbredning och i viss mån levnadssätt har, med undantag för nejonögon-arterna, hämtats från Nationalnyckeln för strålfeniga fiskar (Kullander m.fl. 2012).

Petromyzontidae (nejonögon)

I Sverige finns samt två anadroma arter, **flodnejonöga** (*Lampetra fluviatilis*) och **havsnejonöga** (*Petromyzon marinus*). Dessa behöver vandra mellan reproduktionsområden i sötvatten och uppväxtområden i stora sjöar eller havet (Lucas & Baras 2001). Uppvandring från havet/sjön kan ske under både höst och vår (Nikolsky 1961) men leken sker under vår–sommar. Båda arterna återfinns i vattendrag och i havet längs hela Sveriges kust men bestånden har minskat avsevärt i antal, bland annat som en följd av vattenkraftutbyggnad (dammar-vandringshinder). Flodnejonöga kan också sluta sin livscykel i sötvatten via vandring mellan vattendrag och större sjöar (Maitland 1980). I Sverige återfinns arten i mindre omfattning i Väneren och Vättern. Flodnejonöga klassas på rödlistan som missgynnad och havsnejonöga som hotad.

På senare tid har man på USA:s nordvästkust uppmärksammat att havsnejonögon (den nordamerikanska arten *Lampetra tridentata*) haft svårt att passera tekniska fiskvägar och många vattensystem där man byggt fiskvägar för lax har havsnejonögonen minskat drastiskt. Havsnejonögonen vandrar genom strida strömpartier genom att suga sig fast på stenar/block och sedan häva sig upp, vilket inte tycks fungera i den typ av fiskvägar som används. Så vitt känt kan våra inhemska arter inte vandra på detta sätt.

I Sverige finns också det helt sötvattenslevande **bäcknejonögat** (*Lampetra planeri*). Den lever i huvudsak strömstationärt i vattendrag, men vandrar uppströms i vattendrag (max några få kilometer) i samband med vårens eller försommarens lek (Malmqvist 1980).

Senare tids forskning har visat att det med modern molekylärgenetik inte går att skilja juvenila individer av bäck- och flodnejonöga (Espanhol m.fl. 2007). Det har, eftersom de ofta återfinns i samma vattendrag, lett till att man dragit slutsatsen att de tillhör samma art och att de två formerna representerar skilda livshistorier, vandrande (anadrom) respektive stationär i sötvatten (Chapman m.fl. 2012). Detta är dock ännu inte fullständigt utrett.

Anguillidae (åartade fiskar)

Ål (*Anguilla anguilla*) är en katadrom fiskart, vilket betyder att den växer upp i sötvatten men leker i marin miljö. Då ålen egentligen inte behöver växa upp i helt sött vatten, utan även kan leva hela livet i mer eller marin miljö kallas den fakulatativt katadrom. Förr trodde man att den var obligat katadrom, dvs. att den krävde sötvatten för att fullfölja sin livscykel (McDowall 1997, Pedersen 1999). Till lekområdet i Sargassohavet, som ligger mellan Bermuda och Puerto Rico, är det i storleksordningen 7 500 km från Östersjön, dvs. en ansenlig sträcka för våra blankålar att vandra. Blankål kallas just de ålar som i ett slags pubertetsstadium är fysiologiskt förberedda för en lång vandring, utan mat och över stora havsdjup från uppväxtområdena i mestadels Europa. Den resan beräknas ta i storleksordningen ett halvt år. Efter leken, som sannolikt sker på några hundra meters djup, under senvintern i Sargassohavet, driver ålynglen med strömmarna över till Europa, dit de anländer efter närmare tre år. De vuxna ålarna dör efter leken (Aarestrup m.fl. 2013).

När sedan ålynglen, som då vuxit upp till så kallade glasålar om 7 cm, när exempelvis vår svenska Västkust på våren, så vandrar vissa av dem upp i sötvatten, medan andra fortsätter in mot Östersjön (Pedersen 1999). De små ålarna simmar uppströms men kan också "klättra" och på så sätt, under vissa omständigheter, till och med ta sig förbi släta och fuktiga dammväggar (Porcher 2002). Detta gäller dock inte större ålar. Vissa ålar stannar i lämpliga kustområden medan andra i sin tur vandrar upp i sötvatten längs svenska Ostkusten. Resterande ålar stannar hela sitt liv i mer marina vatten på Västkusten. Kännetecknande för ålar är att de kan vara på vandring en stor del av livet, även långt upp i vattendrag som rinner till Östersjön kan ålar större än 50 cm fortfarande vara på uppströmsvandring. Ålen i Ljungan lär ha vandrat ända in mot fjällområdet. Ålar kan också säsongsvist växla mellan sött och saltvatten, sannolikt för födosök eller för övervintring.

Efter ett mer eller mindre stationärt liv som gulål i sött eller bräckt vatten, sker en fysiologisk omvandling till blankål. Blankålen är ett stadium som är anpassat för en lång vandring på stora djup i oceanen. Blankålen försöker normalt lämna sitt uppväxtområde under sensommar och höst, men även vårutvandring förekommer på sina håll. De ålar som lämnar sötvatten kan ha svårt att hitta en säker passage ner till havet, då de gärna följer flödet av vatten nedströms. I de flesta vattendrag leder ett sådant beteende förr eller senare till kontakt med dammar och vattenkraftverk, där ålarna antingen försenas, skadas eller förolyckas i sina försök att passera (Tesch 2003).

Ålen var under 1800-talet spridd över stora delar av landet ända upp till Torneälven. Hela södra Sverige utom ett litet område på sydsvenska höglandet hade ål (Lundberg 1899). Idag är utbredningen kraftigt begränsad, även om enstaka ålar kan finnas i de flesta avrinningsområden (Wickström 2001). En del av dessa ålar härrör sannolikt från utsättningar.

Clupeidae (sillfiskar)

Två arter av sillfiskar vandrar upp i sötvatten för lek; **majfisk** (*Alosa alosa*) och **staksill** (*Alosa fallax*). Denna vandring kunde före kraftverkens tid vara många mil uppströms. Kunskaperna om dessa vandringsmönster är idag

begränsade. Andersson (1942) rapporterade om 80 mil för staksill i den franska floden Loire. Staksill leker i floder men lever i övrigt ganska djupt i havet och äter där kräftdjur och småfisk. Arten kan påträffas i havet upp till Hudiksvall (Fauna och Flora 1921, sid 143) och extremt sällsynt upp till Ume älv (Andreasson & Peterson 1982).

Cyprinidae (karpfiskar)

I Sverige räknar man med 21 olika arter av karpfisk beroende på hur de skiljs ut och definieras som permanenta i landet. Några av dem (bl.a. karp och gräskarp) har förts in från Asien och etablerat sig i svenska vatten. Karpfiskar finns företrädesvis i sjöar och mer lugnflytande vattendrag i de varmare delarna av landet. Vissa arter, t.ex. **elritsa** (*Phoxinus phoxinus*), **mört** (*Rutilus rutilus*) och **benlöja** (*Alburnus alburnus*) är dock väl spridda även i Norrlands inland.

Karpfiskars vandringar har fram till senare tid ägnats liten uppmärksamhet. Mest kända är de lekvandringar som vissa arter företar upp i vattendrag under våren. Många karpfiskar har visat sig använda fiskvägar, t.ex. **asp** (*Aspius aspius*), **löja**, **björkna** (*Blicca bjoerkna*), **braxen** (*Abramis brama*), **faren** (*Ballerus ballerus*), **färna** (*Squalis cephalus*), **id** (*Leuciscus idus*), **karp** (*Cyprinus carpio*), **mört**, **sarv** (*Scardinius erythrophthalmus*), **stäm** (*Leuciscus leuciscus*), **vimma** (*Vimba vimba*) och **sutare** (*Tinca tinca*) (Epler m.fl. 2004, Calles & Greenberg 2007, Prchalova m.fl. 2006, DWA 2010). I ett flertal fall finns vandringslängder belagda via märkning (DWA 2010): Karp > 100 km i Donau, färna 105 km uppströms och 170 km nedströms i Donau, id 64–105 km uppströms, 116–187 km nedströms i olika vattendrag, asp >170 km i Elbe, vimma >800 km i Weichsel, braxen 160 km i Östersjön. Av dessa har sju arter också noterats i svenska fiskvägar. Dessutom har vi i svenska fiskvägar observerat **elritsa** (bilaga 1). Sammantaget kan man dra slutsatsen att vandringar i olika former hos karpfisk är långt vanligare än man tidigare trott.

Karpfiskar behöver vandra för sin fortlevnad (ex Hladik & Kubecka 2003). Flera arter, som i första hand lever i sjöar, reproducerar sig helt eller delvis i tillflöden. Braxen kan vandra avsevärda distanser mellan lek- och uppväxtområden och då bilda mycket stora stim. Det har dock ifrågasatts om braxen enbart vandrar i samband med lek, då omfattande vandring pågår under en stor del av året, inte bara på våren (Caffrey m.fl. 1996). Även björkna vandrar under våren och uppvisar väldefinierade vandringsmönster (Molls 1999). På motsvarande sätt vandrar delar av mörtpopulationer upp i tillflöden under våren i samband med att lektiden infaller (L'Abée-Lund & Völlestad 1985, 1987).

Karpfiskar företar också omfattande vandringar från sjömiljöer till vattendrag för övervintring (Skov m.fl. 2008 med referenser). Mört och vimma är exempel på två svenska arter som ibland lämnar sjömiljön för övervintring i lugnflytande strömmande vatten (Skov m.fl. 2008). Löja och mört har också registrerats vandra nedströms till estuarier för övervintring (Koed m.fl. 2000). Aurell (1968) berättar också om hur braxen vid lek kunde vandra mellan sjöar, från övervintringsplats (Kalvsjön) till lekområdet (Furusjön). Vandringen skedde i Götshultskanal i Östergötland. I områden där det är korta avstånd mellan övervintrings-, tillväxt- och lekområden kan vandringarna vara kortare.

I Helsingfors skärgård är braxens lekvandringar i regel ett fåtal kilometer som mest (Hildén & Lehtonen 1982).

Karpfiskar företar vandringar även under tillväxtperioden. Braxen i Vättern uppges leka i den nordligaste fjärden Alsen och sedan som vuxen vandra längs Vätterns västra kust söderut "*likt en buffelhjord*" (Lindhé 1969). På sommaren återvänder de norrut längs östra stranden. Braxens övervintring i sjöars djupaste, och därmed varmaste, del är också väl belagd och var föremål för mycket notfiske förr (Aurell 1968).

Asp är en stor karpfisk med det för denna familj ovanliga beteendet att vara en utpräglad rovfisk. Den jagar siklöja, nors och andra småfiskar ute i öppna sjön, t.ex. i Mälaren, Hjälmaran och Vänern. Aspen leker i slutet av april i strömsatta områden, vanligen i större tillflöden, men sällsynt även i ute i sjöarna som vid Stäket i Mälaren. De flesta aspar måste företa lekvandringar från sjön upp till vattendragen för lek (Lelek 1987). I Hjälmaran är vandringen 3 km upp i Svartån och slutar vid Slussen där lek sker. I Mälaren har aspen minst tio lekvattendrag (Hagberg 2001). I Sävjaån vandrar aspen 28,5 km till lekområden (op. cit.). Även i Fyrisån i centrala Uppsala vandrar asp upp för att leka. Efter lek återvandrar aspen till sitt tillväxtområde (Fredrich 1996).

Id företar omfattande vandring inom vattendrag (Kuliskova m.fl. 2009). Vandringarna kan riktas såväl upp- som nedströms och arten uppvisar homing-beteende. Den vandrar också mellan Östersjön och upp i tillrinnande vatten för lek (Müller & Berg 1982). Cala (1970) rapporterade hur id vandrar inom stora delar av Kävlingeån, men hindras av dammar. Stora nedströmsvandringar sker i april–juni. Iden tillbringar tiden som ung i Kävlingeån, men vandrar sedan till havs för tillväxt över sommaren. Under hösten återvänder de till vattendraget och övervintrar och leker sedan i mars–april. Därefter återvänder de till havs. Iden är därmed väldigt lik havsöringen i sina vandringsvanor och kräver lika mycket hänsyn. Studier i Västernorrland har visat att iden åren 1897–1901 förekom i 9,2 % av sjöarna för att vid motsvarande studie 1996 samt vid provfisken 1983–2012 endast förekomma i 1,6–1,8 % av undersökta sjöar, vilket huvudsakligen antas bero på vandringshinder (Degerman m.fl. 2013). Grovt räknat var idens förekomst i länet idag bara en femtedel av vad den var vid förra sekelskiftet.

Elritsa är mycket vanlig i svenska vattendrag och sjöar. Den lever i stim och kan finnas i stora bestånd. Den registreras i fiskvandringvägar (Bilaga 1). Lekvandring under våren till rinnande vatten är vanlig och uppvandring i tillflöden på upp till 1 km har registrerats (Pitcher 1971). Efter leken återvandrar elritsan nedströms (Kennedy 1977).

Stäm lever i större strömmande vatten och i anslutande sjöar (Kullander m.fl. 2012). Den vandrar upp för lek i rinnande vatten (hårdbotten) under våren och kan vandra flera km upp i vattendragen (Lucas m.fl. 2000). I Sverige finns arten i Norrlands lågland och inland söderut till Dalälven, i angränsande kustavsnitt och i Vänern med Göta älv. Den har registrerats i fiskfällor vid vandring från Bottenhavet upp i tillrinnande åar (Müller & Berg 1982).

Cobitidae (nissögefiskar)

Nissöga (*Cobitis taenia*) lever i såväl sjöar som i små bäckar (Kullander m.fl. 2012). Arten har registrerats i fiskvägar men dess vandringskapacitet och

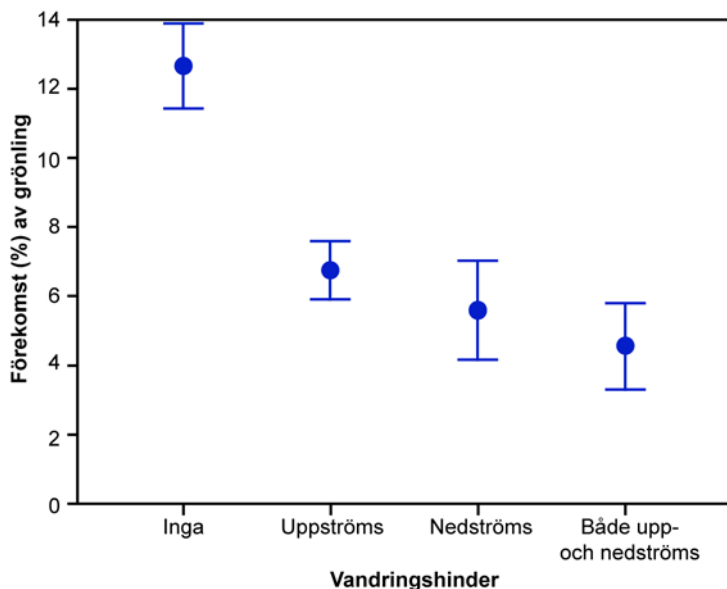
vandringsmönster är dåligt kända (Knaepkens m.fl. 2007). Liksom många andra sjölevande arter företar nissöga vandringar i sjön mellan grunda (lek, uppväxt, tillväxt) och djupa områden (övervintring) över säsongen (Ritterbusch & Bohlen 2000). Det är rimligt att anta att även vattendrag används sommartid. I Svenskt ElfiskeRegiSter (SERS) är arten fångad vid 38 tillfällen, huvudsakligen i maj–juli.

I Sverige finns den i den östra delen av landet från Mälardalen till Emån, i några skånska sjöar samt i Vänerns och Vätterns vattensystem.

Nemacheilidae (grönlingsfiskar)

Grönling (*Barbatula barbatula*) är huvudsakligen strömlevande, mest i mindre bäckar och åar. Den har registrerats i fiskvägar, men liksom för nissöga, är vandringsmönstren dåligt kända (Knaepkens m.fl. 2007). I Svenskt ElfiskeRegiSter (SERS) är arten fångad vid 886 tillfällen från januari till november, och man kan anta att den lever hela livet i vissa vattendrag. Vid kraftiga flöden kan grönling spolats nedströms från mindre vattendrag och kan då behöva återvandra (Lusk m.fl. 2004). I Sverige finns den spridd till ett antal vattensystem i Skåne och Halland samt i Torneälven.

Grönling minskar i förekomst i vattensystem med vandringshinder (Figur 2). Om vandringshinder saknades i vägen till närmaste sjö upp- eller nedströms eller till och havet förekom grönling i 13 % av undersökta vattendrag, medan förekomsten reducerades till ca 5 % i vattendrag med vandringshinder både upp- och nedströms.



Figur 2. Andel (%) elfisketillfällen i södra Sverige under 150 m.ö.h. där grönling fångats beroende på om det förekom vandringshinder till närmaste sjö/hav enligt uppgifter i SERS.

Siluridae (malfiskar)

Mal (*Siluris glanis*) är i Sveriges en art med en av klimatet begränsad utbredning till sydöstra Sverige. Den återfinns i sex olika bestånd, bl.a. i Emåns vattensystem, i Båven samt i Möckeln i Sörmland (Kullander m.fl. 2012).

Utbredningen av arten har minskat de senaste 140 åren, något som bland annat tillskrivs vandringshinder (Nathansson 1987). Klart är att malen rör sig inom sina hemområden och då även i vattendrag, men omfattning och säsongsmässighet är dåligt kända. Arten dokumenteras i vandringskontroller i europeiska vattendrag. Vuxna malar kan sommartid ha en ståndplats i vattendraget eller sjön och därifrån röra sig inom ett begränsat område både upp- och nedströms under dygnet (Carol m.fl. 2007). Reviret (*home range*) för vuxen mal har skattas vara i medeltal 1,5 ha i floden Berounka, Tjeckien (Slavik m.fl. 2007). Vissa unga malar vandrade nedströms, vilket antogs vara en naturlig del i artens livscykel. Denna spridning sker i regel vid höga flöden (Copp m.fl. 2009), dvs. analogt med laxfiskars spridning. Efter högflöden sommartid har mal observerats passera genom tekniska fiskvägar i Emån (Calles 2006, Calles & Greenberg 2007)

Malen är inte speciellt tolerant mot höga salthalter och vandring ut på kusten sker endast om salthalten understiger 15 promille (Copp m.fl. 2009).

I Sverige har det konstaterats att arten ibland rör sig över stora områden, t.ex. vandrar mal mellan Båven och omkringliggande sjöar (Nathansson 1987). Det händer också att mal lämnar Emån och vandrar ut i havet.

Osmeridae (norsfiskar)

Nors (*Osmerus eperlanus*) förekommer i Sverige i kustvattnen från Östergötland och norrut, samt i medelstora och stora sjöar i södra Sverige. Kustlevande bestånd vandrar upp i strömmande vatten för lek som sker i slutet av april eller i början av maj (Lucas & Baras 2001). Anadrom (havsvandrande) nors förekommer i flera europeiska länder, bl.a. Skottland, Wales, Irland, Nederländerna, Tyskland och Belgien. Nors förekommer på flera håll i Östersjön, framför allt i de norra och östra delarna, t.ex. Finska viken, Bottenviken och Rigabukten (Shpilev m.fl. 2005). Det finns lekvandringar på över 1000 km registrerade i ryska floder (Nellbring 1989). Även i Stockholms skärgård lever nors som vandrar upp i Strömmen för lek. Gemensamt för alla dessa är vandringar till vattendrag för lek och flera europeiska bestånd är hotade eller utslagna. Orsakerna är flera men dålig vattenkvalitet (Lyle & Maitland 1997) och dammar (de Groot 1990) är utpekade problem.

Insjölevande bestånd kan leka i grunda strandområden men nyttjar också tillrinnande vattendrag (Kullander m.fl. 2012). Norsen vandrar alltså upp i åarna för lek, i Arbogaån cirka 16 km innan den stoppas av en damm. Uppvandring av lekande nors är också känd från många av Vänerens tillflöden, bland annat i Klarälven i Karlstad (Dahlgren 1939, Jonny Norrgård muntligen).

Coregonidae (sikfiskar)

Sik är en mångformig art med omtvistad artklassificering. Sikfamiljens arter som helhet är kända för att kunna företa långa vandringar (Northcote 1997). Vanligt är lek i rinnande vatten och tillväxt i sjöar (Scott & Crossman 1973, Northcote 1997). Idag förs sik i Sverige till arten *Coregonus maraena*. Den kan företa långa vandringar mellan kustvattendrag och kust (ex Olsson 1978). Lindroth (1957) studerade sikens vandringar i Sundsvallsområdet. Efter att de lekt i Indalsälven spreds de vuxna sikarna (1300 märkta sikar) utmed kusten

upp till 200 km från älvmynningen. Redan vid midsommar startade lekåtervandringen till älven. Intressant var att nykläckt sikyngel driftade nedströms i Indalsälven i maj, en passiv vandring som var som störst nattetid. Uttransporten av yngel kunde ske under en dag, till och med för fiskar som hade 80 km ned till havet tack vare den höga vattenföringen.

Sik återfinns i många av Sveriges sjöar, i första hand de med större djup och kallare vatten. I många fall finns flera olika sikbestånd, allt ifrån storvuxna bestånd som huvudsakligen livnar sig på bottenfauna, till småvuxen, planktonätande pelagisk sik. De senare har i stor utsträckning sina lekplatser förlagda till sjöarnas till- och utflöden och företar omfattande lekvandringar, oftast sent på hösten. Det är dessa vandringar som ger upphov till de vakt- och hävfisken som varit vanliga i stora delar av Norrland.

Siklöja (*Coregonus albula*) återfinns i Östersjön och i större sjöar under högsta kustlinjen men har med människans hjälp även spritts till andra vatten. Siklöja är sällsynt förekommande i elfiskedata, arten har endast fångats vid 17 av 50 000 elfisketillfällen (0,3 promille i Svenskt ElfiskeRegiSter). Dessa fångster har i huvudsak skett i de stora och medelstora norrlandsälvarna, och alltid nära havet eller större sjöar. Det kan handla om individer som spolats ur sjöar, men också om individer som vandrat upp från havet. Några dokumenterade vandringsmönster i eller till vattendrag finns inte registrerade. Siklöja betraktas generellt inte som en fisk som vandrar aktivt uppströms i strömmande vatten. Arten har till exempel inte spritt sig naturligt ovanför högsta kustlinjen.

Salmonidae (laxfiskar)

Laxens (*Salmo salar*) vandringsmönster är väl undersökt (Thorstad m.fl. 2011). Det präglas av en hög grad av komplexitet och skillnaderna mellan olika bestånd kan vara betydande. Hos lax finns till exempel stationära småhannar, vilka blir köns mogna utan att lämna uppväxtvattendraget. Huvudmönstret är dock anadromi. Smolten vandrar ut till havet under våren, även om höstutvandring också konstaterats (Thorstad m.fl. 2011). Återvandring för lek sker huvudsakligen under sommar och höst. Utlekt lax vandrar tillbaka till havet direkt efter lek eller övervintrar i lekvattendraget för att i stället vandra ut under våren. Laxungar stannar 1–4 år i älven innan utvandring. Allt eftersom de tillväxer flyttar de till områden med större djup och högre vattenhastighet. Laxungar kan också, från och med andra tillväxetsåsongen, vandra till mindre biflöden för tillväxt över sommaren (Erkinaro 1995), vilket också observerats i biflöden till Vindelälven (Muntl. medd. U. Carlsson, Länsstyrelsen i Västerbotten). Lax har funnits i vattendrag runt hela den svenska kusten, från Torneälven till norra Bohuslän. Idag finns ca 20 västkustpopulationer och ca 14 i Östersjön, samt två bestånd i Väneren (Piccolo m.fl. 2012, Kullander m.fl. 2012). Laxen är hårt drabbad av vandringshinder i form av dammar och av vattenkraftutbyggnad. En stor andel av artens utbredningsområden i vattendrag är inte tillgängliga som en följd av dammbyggnader och torrläggning eller överdämning. I de tre stora älvarna Ljungan, Indalsälven och Ångermanälven kunde laxen förr minst simma 750 km, idag återstår bara 7 % av denna sträcka innan definitiva hinder i form av kraftverksdammar blockerar vägen (Dahlström & Nordström 2006).

Öring (*Salmo trutta*) liknar i viss utsträckning laxen vad gäller vandringsmönster (Mills 1971). Anadroma populationer med könsmogna småhannar är vanliga, men öring återvänder i hög grad till sött eller bräckt vatten för övervintring och gör därmed inte lika långa vandringar i havet (Jonsson 1985, Klemetsen m.fl. 2003). Havsöringungarna vandrar ut under våren och återvandring för lek sker under sommar/höst. Övervintring i sötvatten sker i första hand i större vattendrag. Hos havsöring förekommer också en kortvarig "vårvandring" riktad uppströms vars drivkrafter inte är helt klarlagda.

Hos öring som lever helt i sötvatten finns en stor variation vad gäller vandringsmönster (Jonsson 1985, Bagliniere m.fl. 1989). Öring som vandrar ut till sjöar för tillväxt kan vara uppdelad på nedströms lekande och flera olika uppströmslekande bestånd när det kommer till reproduktion (Northcote 1969). Storvuxna öringar har ofta haft sin lekplats nedströms stora sjöar eftersom sådana platser ger gynnsamma förutsättningar för tillväxt (Beier m.fl. 2011). Tyvärr är ofta möjligheter till vandring i stora sjöars utlopp begränsade av dammar. Ett exempel på detta var den storvuxna Vätteröringen som lekte i Motala ström, sjöns utlopp (Alm 1929) och som vuxen vandrade över hela Vättern för att äta småfisk (Arvidsson 1935). År 1919 kunde den utloppslekande vätteröringen inte längre nå sina lekplatser i Motala ström på grund av att Motala kraftverk stod färdigt. En fallhöjd på 15 meter nedströms Sveriges näst största sjö byggdes bort, och därmed ett idealiskt habitat för att skapa insjööring av världsrekordformat. Eftersom öringen lekte i utloppet var den snabb- och storvuxen och exemplar på 16–23 kg finns noterade (Degerman 2010).

Omfattande vandring, kopplad till både födosök och reproduktion, förekommer också mellan större vattendrag och mindre biflöden (Carlsson m.fl. 2004). Uppvandring sker under försommaren medan återvandring till det större vattendraget sker under senhösten. Strömlevande öring, ofta i mindre vattendrag företar också vandringar, uppströms under försommaren för födosök och sedan nedströms till mer lugnflytande och djupare partier för övervintring (Carlsson m.fl. 2004). Öring i fjällsjöar genomför under våren, i samband med islossning och vårflod, kortvariga vandringar uppströms i tillflöden (Sömme 1941). Anledningen tycks inte vara födosök utan mer en vandring för att ta del av de något högre vattentemperaturerna i biflöden under denna tid på året.

Öring finns i Sverige spridd över hela landet; i vattendrag längs kusten, i fjällområdena, i större sjöar och i skogs- och slättlandsvattendrag. Artens vandringsmöjligheter har i stor utsträckning påverkats av tillkomsten av dammar. Detta gäller anadroma och sjövandrande bestånd i de stora vattendragen. Särskilt nedströmslekande bestånd har drabbats eftersom dammar och kraftverk ofta placeras i utloppet av sjöar. Men även bestånd i mindre vattendrag har slagits ut eller decimerats som en följd av det stora antal dammar som byggts för flottning och kraftproduktion.

Röding (*Salvelinus alpinus*) är i första hand sjölekande, men det finns en rad strömlekande populationer i tillflöden till fjällsjöar (Runnström 1964, Bergwall & Berglund 2010). Leken sker i september och ynglen vandrar ut tidigt, redan under första sommaren. I Blåsjöälven i norra Jämtland lekte

rödingen ca 300–400 meter upp i älven. Uppvandringen för lek startade i augusti och i medeltal åren 1947–59 beräknades 55 000 lekrödingar stiga i älven (Runnström 1964). Älven var det viktigaste lekområdet för den stora fjällsjön Jormvattnets rödingbestånd. Idag är uppvandringen av röding reducerad till ett fåtal individer som en följd av reglering och reducerad vattenföring.

Röding i större fjällsjöar söker sig också nedströms till utloppsvattendraget, framför allt under sensommaren (Lindström 1954). Vandringarna var mycket omfattande (tusentals individer) men handlade av allt att döma inte alls eller bara delvis om reproduktion. Möjligen var det fråga om födosök i samband med de stora kläckningar av nattsländor som normalt äger rum i utloppsvattendrag under denna tid på året. Huvuddelen av de vatten där detta förekom, t.ex. Mjölkvattnet i Långan, Överuman i Umeälven, är nu reglerade och möjligheter till vandring saknas.

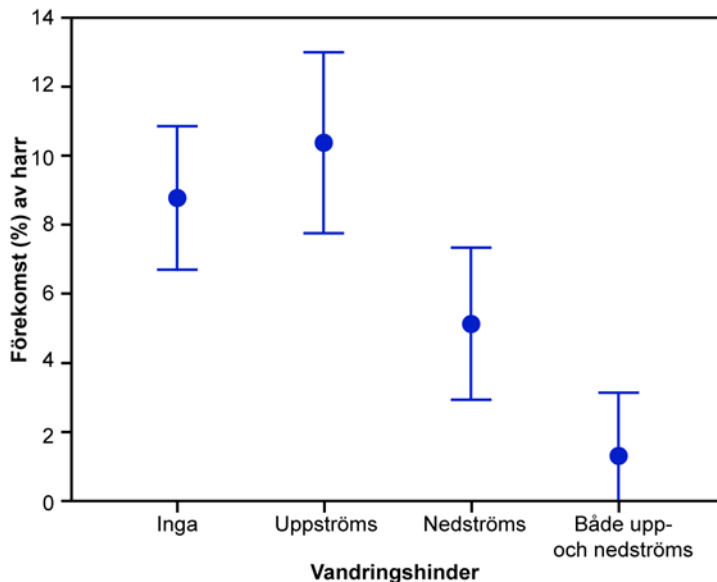
I Svenskt ElfiskeRegiSter (SERS) finns uppgifter om fångst av röding i vattendrag vid 161 tillfällen (Dalarnas, Jämtlands, Västerbottens och Norrbottens län). Detta var i huvudsak ung röding (medellängd 8–12 cm) som tillbringade sommaren/hösten (juni–oktober) i vattendrag med få konkurrenter och inga utpräglade rovfiskar. Avståndet ned till närmaste sjö var i medeltal 1,6 km vilket visar att de unga fiskarna rört sig långt i vattendragen. Man har visat att röding företar uppströmsriktade vandringar från fjällsjöar under våren (Curry-Lindahl 1957, Näslund 1992). Om det finns produktiva habitat som ger god tillväxt, kan vandringen återupprepas påföljande år och säsongsmässiga habitatskiften utvecklas (Näslund 1991).

I Sverige finns röding i första hand i fjällområdet där arten dominerar i många sjöar. Som en följd av vattenkraftreglering har vandringsmöjligheterna för många populationer begränsats. Röding finns också i vissa större djupare sjöar i skogslandet samt i ett fåtal sjöar i södra Sverige (bl.a. Sommen och Vättern). Det finns dock inga uppgifter om vandring av röding från dessa sjöar upp eller ned i vattendrag. Troligen begränsas vandringar av konkurrerande fiskarter och rovfiskar.

Harr (*Thymallus thymallus*) är i första hand knuten till större strömvatten inom vilka omfattande vandring registreras (Linlökken 1993, Northcote 1995, 1997, Heggenes m.fl. 2006), även om resultat som tyder på mer stationärt beteende också redovisats (Nykänen m.fl. 2004). Jon Museth (NINA i Norge) har med telemetriundersökningar påvisat vandring av harr i stora älvar under hela året. Säsongsmässiga skiften mellan grunda områden för födosök och djupare övervintringsområden nedströms har också dokumenterats (Zakharenko 1973). Harr vandrar mellan Bottenviken/Bottenhavet och kustmynnande vattendrag (Peterson 1968, Müller & Berg 1982). Uppvandring för lek förekommer såväl i mindre vattendrag som i de stora älvarna. Harr växlar också mellan lekvattendrag och sjömiljöer. Uppvandring av lekharr sker t.ex. i april/maj i många av Storsjöns tillflöden (Gustafsson 1949), men lek kan också ske nedströms i utloppsvattendrag.

Harr finns i vattendrag längs norrlandskusten, i Norrlands skogsområden samt i fjällnära områden. Utbyggnaden och regleringen av älvarna har begränsat harrrens vandringsmöjligheter och bestånden är av allt att döma genetiskt fragmenterade (jfr Heggenes m.fl. 2006). Harr finns också i Vättern

där den reproducerar sig i tillrinnande vatten, samt i Klarälven. Förr fanns harr även i Motala ström och i Lagans vattensystem, men dessa bestånd har eliminerats av vattenkraftutbyggnad. Just vandringshinder kan tydligt begränsa harrens förekomst i vattensystemen. Av data från Svenskt Elfiskeregister framgår att harr minskar i vattensystem med vandringshinder (Figur 3).



Figur 3. Andel (%) elfisketillfällen i Västernorrlands län där harr fångats relaterat till om det förekom vandringshinder till närmaste sjö/hav enligt uppgifter i SERS. Om det förekom vandringshinder uppströms eller vandringshinder saknades förekom harr i 9–10 % av undersökta vattendrag, medan förekomsten reducerades till ca 2 % i vattendrag med vandringshinder både upp- och nedströms.

Esocidae (gäddfiskar)

Gädda (*Esox lucius*) återfinns, med undantag för stora delar av fjällkedjan, i sjöar och vattendrag över hela landet. Gädda i Östersjön vandrar upp via tillflöden till lentiska (lugnvatten) sötvattenshabitat för reproduktion (Müller & Berg 1982, Müller 1986, Engstedt m.fl. 2010), vandringar som kan sträcka sig upp till 6 km från havet. På samma sätt kan gädda i sjöar söka lekhabitat via tillrinnande vattendrag. Vuxna gäddor tycks omväxla mellan att ha en prefererad ståndplats och sedan företa kortare vandringar (ofta <1 km) under en stor del av året enligt resultat från den danska Gudeån (Koed m.fl. 2006). Vid lektiden företogs långa vandringar 1–37 km för honorna för att nå lekplatserna. Gädda verkar ha ett utpräglat homing-beteende (op. cit., Vehanen m.fl. 2006).

Radiotelemetri har visat på säsongsmässiga vandringsmönster i vattendrag (Koed m.fl. 2006). Data från svenska elfiskeregistret visar på förekomst av gädda i en stor andel av de elfiskade vattendragen, framför allt på lokaler i anslutning till sjöar. I vattendrag med närliggande artificiella vandringshinder var frekvensen lägre (Degerman & Sers 1994). Gädda har också en god förmåga till spridning och etablering uppströms så länge inga vandringshinder finns (Spens m.fl. 2007).

Med det förväntade varmare klimatet har det förutspåtts att gädda skulle kunna förekomma i alla landets 99 000 sjöar år 2100, men genom förekomsten av vandringshinder kommer den bara att kunna sprida sig och förekomma i en tredjedel av sjöarna (Hein m.fl. 2011).

Lotidae (lakfiskar)

Lake (*Lota lota*) finns spridd i sötvatten i hela landet, utom i de högst belägna fjällsjöarna. Längs kusten finns den från Bottenviken till Kalmarsund. Arten invandrade österifrån och nådde via Östersjöns förstadier den svenska ostkusten. Från Torneälven till Helgeån (Skåne) förekommer lake i 79 % av kustvattendragen enligt data i Svenskt Elfiskeregister, från Helgeån till norra Bohuslän bara i 14 % av vattendragen – och då bara i de stora vattendragen. Laken verkar ha det utsötade kustvattnet som en viktig spridningskorridor. I västkustens vattendrag och sjöar är den ovanlig. Den finns bara i de större vattensystemen, de som sträcker sig långt in i Sverige, kanske för att lake inte uppträder i havet vid högre salthalt. Laken har troligen kunnat nå dessa vatten, men inte de små kustvattendragen. En hög salthalt utgör således ett spridningshinder för laken.

Laken är i första hand sjölevande, men unga individer fångas regelmässigt i strömvatten i samband med elfiske (Svenskt ElfiskeRegiSter). Omfattande vandring av lake registreras i reglerade vatten, med uppvandring såväl höst som vår (Slavik & Bartos 2002, Paragamian m.fl. 2005). Säsongsmissigt upprepade vandringar uppströms under våren har registrerats (Lucas & Baras 2001). Lake i Östersjön reproducerar sig i sötvatten (Hudd & Lehtonen 1987). Uppvandring och lek sker vintertid. Leken sker grunt, ibland i svagt strömmande vatten. Lekvandring kan ske även från sjöar upp i lugnflytande vattendrag (Dillen m.fl. 2008).

Gasterosteidae (spiggfiskar)

Storspigg (*Gasterosteus aculeatus*) lever och fortplantar sig i salt, sött och bräckt vatten (Wootton 1984, McKinnon & Rundle 2002) och uppvisar en rad olika vandringsmönster (Kitano m.fl. 2012). Vissa populationer är anadroma, vandrar upp i tillflöden till estuarier under våren (Kedeny m.fl. 1987, Östlund-Nilsson 2007). Yngel och överlevande lekfisk stannar i sötvatten över sommaren och återvänder till havet för övervintring. Storspigg sprider sig över stora områden i havet och uppvisar ingen tendens till homingbeteende (Lucas & Baras 2001). För populationer som huvudsakligen återfinns i sötvatten spelar översvämning och vandringshinder stor roll för vandringsmönstret och påverkar fördelning av genetisk variation (Scharsack m.fl. 2012, Seymour m.fl. 2013). I Sverige finns storspigg längs hela kusten och i de stora sjöarna Mälaren, Vänern och Vättern samt i många sydsvenska sjöar. I Norrland finns den endast sparsamt i bäckar i låglandet.

Småspigg (*Pungitius pungitius*) återfinns i såväl sött som bräckt och salt vatten. Ofta återfinns den i vattensamlingar där annan fisk saknas. Det finns få uppgifter om vandringsbeteende, men anadroma populationer har påträffats och flexibla vandringsmönster konstaterats (Scott & Crossman 1973, Arai & Goto 2005, Arai m.fl. 2010). För ett sötvattensbestånd har uppströms

lekvandring i maj och återvandring nedströms i juli konstaterats (Harvey m.fl. 1997). Viss osäkerhet råder om artens utbredning i Sverige. Den finns i större delen av inlandet söder om Dalälven samt från Öresund upp längs östkusten i bräckt vatten och låglänta kustvatten. Den förekommer långt upp i älvar som Indalsälven, Skellefteälven Luleälven, Kalixälven och Torneälven samt i sjöar som Mälaren, Vättern, Väneren, Siljan, Storsjön och Hornavan.

Cottidae (simpbor)

Hornsimpbor (*Triglopsis quadricornis*) är en så kallad glacialrelikt. Arten förekommer i ca 25 svenska sjöar samt i Östersjön. Den är i sötvatten normalt strikt bottenbunden på stora djup i stora sjöar. Unga individer kan dock nattetid simma upp i pelagialen, troligen för födosök (Hammar m.fl. 1996). Hornsimpans vandrar således vertikalt inom sjön, men har också fångats i ett kustvattendrag i Västernorrland (Saluån, 1 km uppströms mynningen i Östersjön; Svenskt ElfiskeRegiSter). Troligen var den uppe från Östersjön för födosök.

Stensimpbor (*Cottus gobio*) och **bergsimpbor** (*Cottus poecilopus*) finns spridda i många av Sveriges vattendrag. De har huvudsakligen östlig utbredning och återfinns vanligen i strömmande vatten. Arterna är i huvudsak stationära men åtminstone stensimpbor rör sig inom sina hemområden i vattendraget (Knaepkens m.fl. 2004). Förflyttningar på upp till 100 meter har registrerats och populationen var uppdelad i "rörliga" och mer stationära individer. Vandring mellan sjömiljö och rinnande vatten har också konstaterats (Crisp m.fl. 1984) liksom uppströmsvandring i vattendrag under maj och juni (Bless 1990). Arten har gått tillbaka antalsmässigt på många håll i Europa och tillkomsten av dammar tros vara en av anledningarna (Lucas & Baras 2001).

Percidae (abborrfiskar)

Abborre (*Perca fluviatilis*) är i huvudsak sjölevande men fångas regelmässigt i strömmande vatten (Svenskt ElfiskeRegiSter) och i vandringsvägar (Lucas & Baras 2001). Sjölevande abborre kan i samband med lekperioden, vandra upp i lugnflytande tillflöden, endera för lek eller för att nå lekområden uppströms (Craig 1977, 1978, Hladik & Kubecka 2003). Abborre finns också i brackvatten, varifrån vissa populationer vandrar upp i tillflöden för lek (Müller 1986, Koed m.fl. 2000). Även uppvandring från Östersjön för övervintring förekommer (Lucas & Baras 2001).

Gös (*Sander lucioperca*) återfinns i Sverige i kustområden i Östersjön och i låglandssjöar, framför allt i södra Sverige. Gös är en fisk som i första hand både tillväxer och reproducerar sig i lentiska (lugnvatten) miljöer. Men vandring mellan brackvatten och vattendrag är vanliga. I danska Gudenån sker nedvandring mot estuarier sker under hösten och uppvandring under våren (Koed m.fl. 2000). Man drog också slutsatsen att gös hade en stark hominginstinkt och att återvandringen uppströms hindrades av dammar.

För att studera gösbestånden i Mälaren skedde märkning av gös åren 1934–38 då stora gösar märktes med en silverplatta i ryggen eller en ring i underkäken (Widerberg 1939). De flesta återfångster gjordes lokalt i fjärden Galten eller i Kvicksund, men några gösar vandrade iväg 40 km, eller mer.

Återfångster gjordes sällsynt ända bort i Granfjärden eller Prästfjärden (70 km). Märkningarna visade att gösen vandrade mellan de grunda lekområdena och de fria vattnen med större djup för övervintring. Motsvarande märkningar har sedan upprepats och visar att gösen är rörlig över stora områden och simmar mellan olika fjärdar i sjön (Andersson m.fl. 2013). Rekordet för vandringar inom sjön hade en gös som återfångades 90 km från utsättningsplatsen. Gös vandrar även upp i större vattendrag, för både lek och födosök. I Örebro förekommer gösvandring in i Svartåns nedre del för att jaga bytesfisk. I Byälven som mynnar i Vänern stiger gös för lek genom en enkel fiskväg ca 6 km uppströms Vänern.

Gärs (*Gymnocephalus cernua*) återfinns längs norrlandskusten, allmänt i sjöar söder om Dalälven men mera sparsamt på västkusten och i Norrlands inland. Arten är i första hand sjölevande och anses vara en art som är stationär och mer sällan företar några längre förflyttningar. I ett begränsat märkningsförsök i Lövstabukten fann Larsson & Landner (1974) att märkta gärsar i stor utsträckning återfångades på samma plats. Gärs har dock återfångats i fiskvägar i Tjeckien (Prchalova m.fl. 2006) och i Emån i Sverige (Calles 2006), rör sig bevisligen i vattensystemen och visar en tendens till uppströmsvandring under våren (Lucas & Baras 2001). Man har också visat att delar av gärsbestånd kan vandra upp och leka i lugnflytande biflöden (Hladik & Kubecka 2003). Den har också registrerats i samband med vandring från Östersjön upp i mindre tillflöden (Müller & Berg 1982).

Pleuronectidae (flundrefiskar)

Skrubbskädda eller skrubba (*Platichthys flesus*) kan vandra upp i sötvatten för tillväxt. August Strindberg uppgav i "Svensk Natur" (1897) att flundra (skrubbskädda) förekom in till Essingen i Mälaren ibland när Saltsjön bland strömmade in över grusåsen vid Strömmen. Den har också påträffats i Vänern (Kullander m.fl. 2012), troligen som en följd av att den följt med ballastvatten. I Svenskt ElfiskeRegiSter (SERS) finns uppgifter om fångst av skrubba vid 291 tillfällen (Gotlands, Skånes, Hallands och Västra Götalands län). Skrubba utnyttjar kustvattendragen en stor del av året och fångades vid vattentemperaturer från 4,8 oC till 21,8 oC, från 29 mars–8 november. Det fanns skrubbor mer än 10 km upp i kustvattendragen, men i medeltal hade de vandrat upp 1,7 km.

Slutsatser

Optimala habitat för tillväxt, överlevnad och reproduktion för olika stadier i fiskars livshistoria, är separerade i tid och rum. Som en följd av detta genomför hela eller delar av fiskpopulationer förflyttning eller vandring mellan olika habitat. Drivkrafter bakom vandringarna är förbättrad födotillgång och tillväxt, reproduktion, undvikande av besvärliga fysiska förhållanden samt artens spridning.

Det finns inga specifika vandringsfiskar, alla arter vandrar och måste vandra för att överleva och fortplanta sig. Vandringsförutsättningarnas betydelse för beståndet eller artens fortlevnad varierar. Klart är dock att förutsättningarna för att upprätthålla beståndens genetiska variation minskar om vandringsmöjligheterna begränsas. Därmed minskar också fiskpopulationernas resiliens, det vill säga deras förmåga att återhämta sig från miljöstress eller ställa om för att klara av nya miljöförutsättningar.

Det finns fem arter som kan betecknas som långvandrande (lax, havsöring, ål, flodnejonöga och havsnejonöga). De vandrar långt mellan hav och inlandets vattendrag. Men sådana vandringar företar också många andra arter; id, skrubba, sik, gädda med flera (bilaga 1). Likaså vandrar arter mellan sjöar och vattendrag samt längre sträckor inom vattendrag.

Hela 32 av våra sötvattensarter har påträffats i fiskvägar i Sverige, Polen och Tjeckien (bilaga 1). Vandring sker inte enbart under lektid utan även andra tider på året (Figur 1, Epler m.fl. 2004, Prchalova m.fl. 2006).

Sammanfattningsvis vandrar fiskar och har alltid behövt göra det. Begränsas deras vandringsmöjligheter så kommer individer, populationer, stammar och rent av arter att försvinna från vissa vattensystem. Många bestånd av vandrande laxfiskar har försvunnit i Sverige och ålen har stängts ute från stora delar av sötvattnen. För de mindre kända vandrarna, dvs alla övriga arter, är förlusten av vandringsmöjligheter och potentiella habitat också stor som en följd av det stora antalet dammar i landet som utgör vandringshinder, men det uppmärksammas inte lika mycket och påverkan på/förlust av populationer finns inte dokumenterad i samma utsträckning. En studie av förändringar i Västernorrlands fiskfauna från 1897 till 2012 visade dock att just vandrande fiskarter minskat betydligt i sötvattnen (Degerman m.fl. 2013). De arter som påverkats var förutom lax, flodnejonöga och havsöring även stäm, id, sik, harr och lake. Den gemensamma orsaken angavs vara den ökade mängden vandringshinder i vattendragen.

Utifrån de behov av vandringsmöjligheter som våra sötvattenfiskar har och de negativa effekter som uppstår för arterna när de inte kan vandra, står det klart att bästa möjliga teknik bör användas vid vattenkraftproduktion så att vandringsvägar vidmakthålls eller återskapas. Som framgått av sammanställningen är alla arter att betrakta som vandrande under något skede av livet. Förutsättningar för fiskvandring är därmed av central betydelse för upprätthållande av ett vattenlandskap med god ekologisk status, speciellt i ett allt varmare klimat.

Referenser

- Aaarestrup, K. m.fl., 2013. Oceanic spawning migration of European eel *Anguilla anguilla*. *Science* Vol. 325(5948):1660.
- Allendorf, F.W. & R.S. Waples, 1996 Conservation and genetics of salmonid fishes. In: Avise, J.C & J.L. Hamrick (eds), *Conservation genetics*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 515 p.
- Alm, G. 1929. Undersökningar över laxöringen i Vättern och övre Motala ström. *Medd. Från Kungl. Lantbruksstyr.* 276, 68 s.
- Andersson, M., Degerman, E., Persson, J. & H. Stabo-Ragnarsson, 2013. Movements, recapture rate and length increment of tagged pikeperch in Lake Mälaren, Sweden. Submitted *Hydrobiologia*.
- Arai, T. & A. Goto, 2005. Flexible life history strategies of ninespine sticklebacks, genus *Pungitius*. *Environmental Biology of Fishes* 74(1):43–50.
- Arai, T., N. Chino, m.fl., 2010. Life history variation among years in a brackish water type of the Ninespine Stickleback, *Pungitius pungitius*. *Environmental Biology of Fishes* 88(4):319–322.
- Arvidsson, G., 1935. Märkning av laxöring i Vättern. *Kungl. Lantbruksstyrelsen. Medd. Statens undersöknings- och försöksanstalt, nr 4.* 16 s.
- Aurell, I., 1968. *Braxen*. 57 s.
- Bagliniere, J. L., G. Maisse, m.fl., 1989. Population dynamics of brown trout, *Salmo trutta* L, in a tributary in Brittany (France) – spawning and juveniles. *Journal of Fish Biology* 34(1):97–110.
- Baker, R.R., 1978. *The evolutionary ecology of animal migration*. Holmes and Meier Publishers, New York.
- Bayley P.B., 1995. Understanding large river floodplain ecosystems. *BioScience*, 45:153–158.
- Beier, U. Degerman, E., Hammar, J., Sandström, A., Axenrot, T., Bergstrand, E., Filipsson, O. & P. Nyberg, 2011. En främmande art i Vättern – ekologiska effekter av utsättningar av Gullspångslax. *Finfo (Fiskeriverket informerar)* 2011:7, 80 s.
- Berg, O. K. & M. Berg, 1993. Duration of sea and freshwater residence of Arctic char (*Salvelinus alpinus*), from the Vardnes River in Norway. *Aquaculture* 110(2): 129–140.
- Bergwall, L. & A. Berglund. 2010. Fiskundersökningar i Ånnsjön. Effekter av introducerad kanadaröding (*Salvelinus namaycush*) samt resultat av decimeringsfiske och fiskinventeringar. *Länsstyrelsen i Jämtlands län. Rapport* 59 s.
- Bless, R., 1990. Die Bedeutung von gewasserbaulichen Hindernissen im Raum-Zeit-System der Groppe (*Cottus gobio* L.). *Natur und Landschaft* 65 (12): 581–585.
- Caffrey, J.M., Conneely, J.J. & Connolly, B., 1996. Radio telemetry determination of bream (*Abramis brama* L.) movements in Irish canals. Sid. 59–65 in: *Underwater Biotelemetry* (eds E. Baras & J.C. Philippart), Proceedings of the first conference and workshop on fish telemetry in Europe. University of Liege, Belgium.
- Cala, P., 1970. On the ecology of the ide *Idus idus* (L.) in the River Kävlingeån, south Sweden. *Rep. Inst. Freshw. Res, Drottningholm*, 50:45–99.
- Calles, O. 2006. Re-establishment of connectivity for fish populations in regulated rivers. *Karlstad University studies*, 1403–8099 ; 2005:56) *Dissertation*, 51 s.

- Calles, E.O. & L. A. Greenberg, 2007. The use of two nature-like fishways by some fish species in the Swedish River Emån. *Ecology of freshwater fish* 16:183–190.
- Carlsson, J., Aarestrup, K., Nordwall, F., Näslund, I., Eriksson, T. & J.E.L. Carlsson, 2004. Migration of land-locked brown trout in two Scandinavian streams as revealed from trap data. *Ecology of Freshwater Fish* 13:1–7.
- Carol, J., Zamora, L. & E. Garcia-Berthou, 2007. Preliminary telemetry data on the movement patterns and habitat use of European catfish (*Siluris glanis*) in a reservoir of the River Ebro, Spain. *Ecology of Freshwater Fish* 16:450–456.
- Chapman, B. B., C. Brönmark, m.fl., 2011. Partial migration: an introduction. *Oikos* 120(12):1761–1763.
- Chapman, B. B., C. Skov, m.fl., 2012. Partial migration in fishes: definitions, methodologies and taxonomic distribution. *Journal of Fish Biology* 81(2):479–499.
- Copp, G. H., Britton, J. R., Cucherousset, J., Garcia-Bertou, E., Kirk, R., Peeler, E. & S. Stakenas. 2009. Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries* 10:252–282.
- Craig, J. F., 1977. Body composition of adult perch, *Perca fluviatilis* in Windermere, with reference to seasonal changes and reproduction. *Journal of Animal Ecology* 46(2):617–632.
- Craig, J. F., 1978. Study of food and feeding of perch, *Perca fluviatilis* L in Windermere. *Freshwater Biology* 8(1):59–68.
- Craig, P. C. & V. A. Poulin, 1975. Movements and growth of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) and juvenile Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in a small Arctic stream, Alaska. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 32(5): 689–697.
- Crisp, D. T., R. H. K. Mann, m.fl., 1984. Effects of impoundments upon fish populations in afferent streams at Cow Green Reservoir. *Journal of Applied Ecology* 21(3): 739–756.
- Curry-Lindahl, K., 1957. Några djurarters utbredning – djurgeografi. Stockholm, 1957
- Dahlgren, L., 1939. Karlstad stads historia. Andra delen. Omfattande 1719–1815. Nya Wermlands Tidnings Förlags AB. 340 s.
- Dahlström, N. & R. Nordström, 2006. Laxförekomst i tidigare laxförande vatten. Utveckling av en möjlig indikator i det regionala uppföljningssystemet för miljömålen. Rapport 2006:3. Länsstyrelsen Västernorrland.
- Degerman, E. & B. Sers, 1994. The effect of lakes on the stream fish fauna. *Ecology of freshwater fish* 3:116–122.
- Degerman, E., Johlander, A., Sers, B. & P. Sjöstrand. 2006. Effects of lakes on growth in yearling brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish* 5:116–122.
- Degerman, E., 2010. Motala ströms gigant – den försvunna öringen. Ur: Vättern. Öar-båtar-fiske. Båtdokgruppen, Sid: 141–149.
- Degerman, E., Leonardsson, K. & H. Lundqvist, 2012. Coastal migrations, temporary use of neighboring rivers, and growth of Sea trout (*Salmo trutta*) from nine northern Baltic Sea rivers. *Ices Journal of Marine Science*. 69(6):971–980.
- Degerman, E., Andersson, M., m.fl., 2013. Fiskfaunan i Västernorrlands sötvatten – arter, förändringar och status. Länsstyrelsen i Västernorrlands län, under bearbetning.

- Detenbeck, N. E., Devore, P. W., Niemi, G.J. & A. Lima, 1992. Recovery of temperate-stream fish communities from disturbance – a review of case-studies and synthesis of theory. *Environmental Management* 16:33–53.
- Degroot, S. J., 1990. Decline of the catches of coregonids and migratory smelts in the lower Rhine, the Netherlands. *Journal of Applied Ichthyology-Zeitschrift Für Angewandte Ichthyologie* 6:247–251.
- Dillen, A., J. Coeck, m.fl., 2008. Habitat use and seasonal migrations of burbot in lowland rivers in North France. *Burbot: Ecology, Management and Culture*. Eds: V. L. Paragamian and D. H. Bennett. 59:29–42.
- Dingle, H., 1980. Ecology and evolution of migration. Sid:1–101. *Animal migration, orientation, and navigation*. (S.A. Gauthreaux, Jr., ed.). Academic Press, New York.
- Dingle, H., 1996. *Migration: The biology of life on the move*. Oxford University Press, New York.
- DWA, 2010. Merkblatt DWA-M 509. Fischaufstiegsanlagen und fischpassierbare Bauwerke. Gestaltung, Bemessung, Qualitätssicherung, Deutsche Vereinigung für Wasserwirtschaft, Abwasser und Abfall e. V. 287 s (www.dwa.de).
- Engstedt, O., P. Stenroth, m.fl., 2010. Assessment of natal origin of pike (*Esox lucius*) in the Baltic Sea using Sr:Ca in otoliths. *Environmental Biology of Fishes* 89(3–4):547–555.
- Epler, P., R. Bartel, m.fl., 2004. The passage of fish through the fishway at Roznow Dam in the 1997–2003 period. *Archiwum Rybactwa Polskiego* 12(2):177–186.
- Erkinaro, J., 1995. The age structure and distribution of Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L., in small tributaries and main stems of the subarctic River Teno, northern Finland. *Ecology of Freshwater Fish* 4(2):53–61.
- Espanhol, R., P. R. Almeida, m.fl., 2007. Evolutionary history of lamprey paired species *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch) as inferred from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology* 16(9):1909–1924.
- Fredrich, F., 1996. Preliminary studies on the daily migration of chub (*Leuciscus cephalus*) in the Spree river. Sid. 66 in: *Underwater Biotelemetry* (eds E. Baras & J.C. Philippart), Proceedings of the first conference and workshop on fish telemetry in Europe. University of Liege, Belgium.
- Gowan, C., M. K. Young, m.fl., 1994. Restricted movements in resident stream salmonids – a paradigm lost. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51(11):2626–2637.
- Grift R.E., Buijse, A.D., Breteler, J.G.P.K., VAN Densen, W.L.T., Machiels, M.A.M. & J.J.G.M Backx, 2001. Migration of bream between the main channel and floodplain lakes along the lower River Rhine during the connection phase. *Journal of Fish Biology*. 59:1033–1055.
- Gross, M. R. & J. Repka, 1998. Stability with inheritance in the conditional strategy. *Journal of Theoretical Biology* 192(4):445–453.
- Gustafson, K. J., 1949. Movements and growth of grayling. Reports of the Drottningholm Freshwater Research Institute 29:35–44
- Hagberg, T., 2001. *Aspens leklokaler i Mälarens tillrinningsområde*. Examensarbete 20 p. Mälardalens högskola.
- Hammar, J., Bergstrand, E. & O. Enderlein, 1996. Why do juvenile fourhorn sculpin, *Trigloporus quadricornis*, appear in the pelagic habitat at night? *Env. biol. of fishes* 46:185–195.
- Harden Jones. F.R., 1968. *Fish migration*. London: Edward Arnold (Publishers) Ltd. 1968. 325 s.

- Hasler, A.D., 1971. Orientation and fish migration. In: Hoar & Randall (eds), "Fish physiology", vol. 6. Academic Press, New York.
- A. D. Hasler & A. T. Scholz, 1983. Olfactory Imprinting and Homing in Salmon. Investigations into the Mechanism of the Imprinting Process. Zoophysiology, Vol. 14. Springer-Verlag. 154 s.
- Harvey, C. J., G. T. Ruggione, m.fl., 1997. Migrations of three-spined stickleback, nine-spined stickleback, and pond smelt in the Chignik catchment, Alaska. *Journal of Fish Biology* 50(5):1133–1137.
- Heape, W., 1931. Emigration, Migration and Nomadism. Heffer, Cambridge, 369 s.
- Heggenes, J., T. Qvenild, m.fl., 2006. Genetic structure in relation to movements in wild European grayling (*Thymallus thymallus*) in three Norwegian rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63(6):1309–1319.
- Hein, C. L., Öhlund, G. & G. Englund, 2011. Dispersal through stream networks: modelling climate-driven range expansions of fishes. *Diversity and Distributions* 17: 641–651.
- Hendry, A.P. & S. Stearns (Editors), 2004. Evolution illuminated: Salmon and their relatives. Oxford University Press.
- Hildén, M. & H. Lehtonen, 1982. Management of the bream, *Abramis brama* L., stock in the Helsinki sea area. *Finnish. Fish. Res.* 4:46–61.
- Hladik, M. & J. Kubecka, 2003. Fish migration between a temperate reservoir and its main tributary. *Hydrobiologia* 504(1–3):251–266.
- Hudd, R. & Lehtonen, H., 1987, Migration and home ranges of natural and transplanted burbot (*Lota lota*) off the coast of Finland. In: Proceedings of the Fifth Congress of European Ichthyology, pp. 201–205. Stockholm, Sweden.
- Jonsson, B., 1985. Life-history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society* 114(2):182–194.
- Jonsson, B. & N. Jonsson, 1993. Partial migration – niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3(4):348–365.
- Jungwirth, M. S., Schmutz & S. Weiss (Eds.), 1998. Fish Migration and Fish Bypasses. Proceedings of a symposium. London: Fishing News Books.
- Kedney, G. I., Boulé, V. & Fitzgerald, G. J., 1987. The reproductive ecology of three-spine sticklebacks breeding in fresh and brackish water. *American Fisheries Society Symposium*, 1:151–161.
- Kennedy, G. J. A., 1977. Experiments on homing and home range behaviour in shoals of roach and minnows. Phil. Dr thesis, New University of Ulster, Coleraine, Northern Ireland.
- Kitano, J., A. Ishikawa, m.fl., 2012. Physiological and genetic basis for variation in migratory behavior in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Ichthyological Research* 59(4):293–303.
- Klemetsen, A., P. A. Amundsen, m.fl., 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):1–59.
- Knaepkens, G., L. Bruyndoncx, m.fl., 2004. Assessment of residency and movement of the endangered bullhead (*Cottus gobio*) in two Flemish rivers. *Ecology of Freshwater Fish* 13(4):317–322.
- Knaepkens, G., Maerten, E. & M. Eens, 2007. Performance of a pool-and-weir fish pass for small bottom-dwelling freshwater fish species in a regulated lowland river. *Animal Biology* 57:423–432.

- Koed, A., P. Mejlhede, m.fl., 2000. Annual movement and migration of adult pikeperch in a lowland river. *Journal of Fish Biology* 57(5):1266–1279.
- Koed, A., Balleby, K., Mejlhede, P. & K. Aarestrup, 2006. Annual movement of adult pike (*Esox lucius* L.) in a lowland river. *Ecology of Freshwater Fish* 15:191–199.
- Kuliskova, P., P. Horky, m.fl., 2009. Factors influencing movement behaviour and home range size in ide *Leuciscus idus*. *Journal of Fish Biology* 74(6):1269–1279.
- Kullander, S.O., Nyman, L., Jilg, K. & B. Delling, 2012. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Strålfeniga fiskar. Artdatabanken, SLU, Uppsala, 517 s.
- Larsson, P-O & L. Landner, 1974. Undersökning av gärsens lokaltrogenhet – för bedömning av artens användbarhet som naturlig bottenfaunaprovtagare. IVL Rapport B203, 6 s.
- Lelek, A., 1987. *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol. 9, Threatened Fishes of Europe. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Lindhé, C., 1969. Vad har fisken för sig? LT's förlag, 159 s.
- Lindroth, A., 1957. A study of the whitefish (*Coregonus*) of the Sundsvall Bay district. *Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm* 38:70–108.
- Lindström, T., 1954. Non-reproductive migrations in the char, *Salmo alpinus* L. *Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm*, 35:118–132.
- Linlökken, A., 1993. Efficiency of fishways and impacts of dams on the migration of grayling and brown trout in the Glomma River system, Southeast Norway. *Regulated Rivers-Research & Management* 8(1–2):145–153.
- Lucas, M. C., 2000. The influence of environmental factors on movements of lowland-river fish in the Yorkshire Ouse system. *Science of the Total Environment* 251:223–232.
- Lucas, M.C. & E. Baras, 2001. *Migration of freshwater fishes*. Oxford: Blackwell Science.
- Lundberg, R., 1899. Om svenska insjöfiskars utbredning. *Medd. Från Kungliga Lantbruksstyrelsen*, nr 10, 83 s.
- Lusk, S., P. Hartvich, P., Halacka, V., Luskova, M. & M. Holub, 2004. Impact of extreme floods on fishes in rivers and their floodplains. *Ecohydrology & Hydrobiology* 4:173–181.
- Lyle, A. A. & P. S. Maitland, 1997. The spawning migration and conservation of smelt *Osmerus eperlanus* in the River Cree, southwest Scotland. *Biological Conservation* 80:303–311.
- Maitland, P. S., 1980. Review of the ecology of Lampreys in Northern Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37(11):1944–1952.
- Malmqvist, B., 1980. The spawning migration of the brook lamprey, *Lampetra fluviatilis* Bloch, in a south Swedish stream. *Journal of Fish Biology* 16(1):105–114.
- McCleave, J. D., G. W. Labar, m.fl., 1977. Within-season homing movements of displaced mature Sunapee trout (*Salvelinus alpinus*) in Floods Pond, Maine. *Transactions of the American Fisheries Society* 106(2):156–162.
- McCleave, J.D., Dodson, J.J. & W.H. Neill (eds.), 1984. *Mechanisms of migration in fishes*. Plenum, New York.
- McDowall, R. M., 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7:443–462.
- McKeown, B. A., 1984. *Fish Migration*. Croom Helm, London.
- McKinnon, J. S. & H. D. Rundle, 2002. Speciation in nature: the threespine stickleback model systems. *Trends in Ecology & Evolution* 17(10):480–488.

- Mills, D., 1971. *Salmon and Trout: A resource, its ecology, and management*. Bungay, Suffolk, Great Britain: The Chaucer Press.
- Meek, E.A., 1916. The migrations of fish. 427 s.
- Molls, F., 1999. New insights into the migration and habitat use by bream and white bream in the floodplain of the River Rhine. *Journal of Fish Biology* 55(6):1187–1200.
- Müller, K. & E. Berg, 1982. Spring migration of some anadromous freshwater fish species in the Northern Bothnian Sea. *Hydrobiologia* 96(2):161–168.
- Müller, K., 1986. Seasonal anadromous migration of the pike (*Esox lucius* L) in coastal areas of the northern Bothnian Sea. *Archiv Für Hydrobiologie* 107(3):315–330.
- Nathansson, J-E, 1987. Malens utbredning i Sverige. Inf. Från Sötvattenslaboratoriet, nr 1, 70 s.
- Nellbring, S., 1989. The ecology of smelts (Genus *Osmerus*): a literature review. *Nord. J. Freshw. Res.* 65:116–145.
- Nikolsky, G.V., 1963. *The ecology of fishes*. Academic Press, 352 s.
- Northcote, T.G., 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes. p. 326–359, In: S.D. Gerking (ed.) *Ecology of freshwater fish production*. Blackwell, Oxford.
- Northcote, T.G., 1984. Mechanisms of fish migration in rivers. p. 317–355, In: McCleave, J.D., Dodson, J.J. & W.H. Neill (eds.) *Mechanisms of migration in fishes*. Plenum, New York.
- Northcote, T. G., 1995. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (*Salmonidae*, *Thymallus*). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5:141–194.
- Northcote, T. G., 1997. Potamodromy in *Salmonidae*: living and moving in the fast lane. *North American Journal of Fisheries Management*, 17:1029–1045.
- Nykänen, M., A. Huusko, m.fl., 2004. Movements and habitat preferences of adult grayling (*Thymallus thymallus* L.) from late winter to summer in a boreal river. *Archiv Für Hydrobiologie* 161(3):417–432.
- Näslund, I., 1991. Partial migration and the development of seasonal habitat shifts in a landlocked Arctic charr population. *Doktorsavhandling*. Sveriges Lantbruksuniversitet.
- Näslund, I., 1992. Upstream migratory behaviour in landlocked Arctic charr. *Environmental Biology of Fishes* 33:265–274.
- Näslund, I., Nordwall, F., Eriksson, T., Hannersjö, D. & L.O. Eriksson, 2004. Long-term responses of a stream-dwelling grayling population to catch-and-release regulations. *Fisheries Research* 72:323–332.
- O'Connor, J. F. & Power, G., 1973. Homing of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in Matamek Lake, Quebec. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 30:1012–1014.
- Olsson, G., 1978. Sikvandringar i nedre delen av Ångermanälven och närliggande kustområden. Inf. fr. Sötvattens-laboratoriet, 8, 15 s.
- Paragamian, V.L., Hardy, R. & B. Gunderman, 2005. Effects of regulated discharge on burbot migration, *J. of Fish Biology*, 66(5):1199–1213.
- Pedersen, M.I., 1999. Danish eel passes to facilitate the upstream migration of eels. Foredrag fra Nordisk symposium om fiskepassager. Red. R. Kamula & A. Laine. DN notat 1:98–104.
- Peterson, H.H., 1968. The grayling, *Thymallus thymallus* (L.), of the Sundsvall Bay area. *Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm*, 48:36–56.

- Piccolo, J. J., J. R. Norrgard, m.fl., 2012. Conservation of endemic landlocked salmonids in regulated rivers: a case-study from Lake Vanern, Sweden. *Fish and Fisheries* 13(4):418–433.
- Pitcher, T. J., 1971. Population dynamics and schooling behaviour in the minnow *Phoxinus phoxinus* (L.). Phil. Dr thesis, University of Oxford.
- Porcher, J. P., 2002. Fishways for eels. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*(364):147–155.
- Prchalova, M., L. Vetesnik, m.fl., 2006. Migrations of juvenile and subadult fish through a fishpass during late summer and fall. *Folia Zoologica* 55(2):162–166.
- Ritterbusch, D. & J. Bohlen, 2000. On the ecology of spined loach in Lake Muggelsee. *Folia Zoologica* 49:187–192.
- Runnström, S., 1964. Kontroll av Jormsjöns lekrödingbestånd i Blåsjöälven genom en fiskspärr samt studier över dess vandringar genom märkningsförsök. *Inf. Från Sötvattenslaboratoriet*, nr 3, 17 s.
- Scharsack, J. P., H. Schweyen, m.fl., 2012. Population genetic dynamics of three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) in anthropogenic altered habitats. *Ecology and Evolution* 2(6):1122–1143.
- Scott, W. B. & E. J. Crossman, 1973. *Freshwater fishes of Canada*. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, 184.
- Seymour, M., K. Rasanen, m.fl., 2013. Connectivity in a pond system influences migration and genetic structure in threespine stickleback. *Ecology and Evolution* 3(3):492–502.
- Shpilev, H., Ojaveer, E. & A. Lankov, 2005. Smelt (*Osmerus eperlanus* L.) in the Baltic sea. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences Biology Ecology* 54:230–241.
- Skov, C., J. Brodersen, Nilsson, P.A, Hansson, L.A. & C. Brönmark, 2008. Inter- and size-specific patterns of fish seasonal migration between a shallow lake and its streams. *Ecology of Freshwater Fish* 17(3):406–415.
- Slavik, O. & L. Bartos, 2002. Factors affecting migrations of burbot. *Journal of Fish Biology* 60(4):989–998.
- Slavik, O., Horky, P., Bartos, L., Kolarova, J. & T. Randak, 2007. Diurnal and seasonal behaviour of adult and juvenile European catfish as determined by radio-telemetry in the River Berounka, Czech Republic. *Journal of Fish Biology* 71:101–114.
- Smith, R.J.F., 1985. *The Control of Fish Migration*. Zoophysiology Vol. 17. Springer-Verlag, 243 s.
- Spens, J., G. Englund, m.fl., 2007. Network connectivity and dispersal barriers: using geographical information system (GIS) tools to predict landscape scale distribution of a key predator (*Esox lucius*) among lakes. *Journal of Applied Ecology* 44(6):1127–1137.
- Spens, J. & J. P. Ball, 2008. Salmonid or nonsalmonid lakes: predicting the fate of northern boreal fish communities with hierarchical filters relating to a keystone piscivore. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65(9):1945–1955.
- Strindberg, A. 1987. *Samlade skrifter (innehåller svensk Natur från 1897)*. Bonniers, Stockholm.
- Sömme, J.D. 1941. *Örretboka*. Jacob Dybwad Forlag, Oslo, 591 s.
- Tesch, F.-W. 2003. *The eel*. Blackwell Science, Oxford (UK). 408 s.
- Thorpe, J. E., 1974. Morphology, physiology, behaviour and ecology of *Perca fluviatilis* L. and *Perca flavescens* Mitchill. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 30:1327–1336.

- Thorstad, E. B., F. Whoriskey, m.fl., 2011. Aquatic nomads: the life and migrations of the Atlantic salmon. In: Atlantic salmon ecology. Sid: 1–32. Editorer: Editor(s): Aas, O., Einum, S, Klemetsen, A., Skurdal, J. Wiley-Blackwell; Chichester, Oxford & Ames.
- Tonn, W.M., Magnusson, J.J., Rask, M. & J. Toivonen, 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *American naturalist* 136:345–375.
- Ueda, H. & K. Tsukamoto, 2013. Physiology and ecology of fish migration. CRC Press Inc. 196 s.
- Ulfstrand, S., 1968. Benthic communities in Lapland streams. *Oikos Supplement* 10:1–120.
- Vehanen, T., Hyvärinen, P., Johansson, K. & T. Laaksonen, 2006. Patterns of movement of adult northern pike (*Esox lucius* L.) in a regulated river. *Ecology of Freshwater Fish* 15:154–160.
- Waters, T. F., 1972. The drift of stream insects. *Annu. Rev. Entomol.* 17:253–272.
- Wickström, H., 2001. Stocking as a sustainable measure to enhance eel populations. Doktorsavhandling, Stockholms Universitet.
- Widerberg, H., 1939. Några ord om märkning av gös i Mälaren. *Insjöfiskaren*:31–33.
- Welcomme R.L., 1979. Fisheries Ecology of Floodplain Rivers. Longman, London and New York.
- Wootton, R. J., 1984. A Functional Biology of Sticklebacks. Croom Helm, London.
- Wootton, R. J., 1990. The Ecology of Teleost Fishes. Chapman and Hall, London. Andra editionen år 1998.
- Zakharenko, G.M., 1973. Migrations of the grayling (*Thymallus thymallus* L.) in the upper reaches of the Pechora. *Voprosy Ikhtiologii.* 13:628–629
- Östlund-Nilsson, S., 2007. Reproductive behaviour in the three-spined stickleback. In: Biology of the three-spined stickleback. [Marine Biology Series.]. Sid:157–177. Eds: Östlund-Nilsson, S., Mayer, I., Huntingford, F. A.

Bilaga 1

Vandringsbenägna fiskarter

Definitioner

Anadrom: fiskart som lever den huvudsakliga delen av sin livscykel i kust- eller övergångsvatten, men fortplantar sig i vattendrag eller sjövattneförekomster.

Katadrom: fiskart som lever den huvudsakliga delen av sin livscykel i vattendrag eller sjövattneförekomster, men fortplantar sig i kust, havs- eller övergångsvatten.

Långväga potadrom: fiskart som lever den huvudsakliga delen av sin livscykel i vattendrag eller sjövattneförekomster, men som vandrar mellan flera vattentförekomster under del av sin livscykel.

Kortväga potadrom: fiskart som lever den huvudsakliga delen av sin livscykel i vattendrag eller sjövattneförekomster, men som vandrar inom en vattentförekomst under del av sin livscykel.

Lateral potadrom: fiskart som lever den huvudsakliga delen av sin livscykel i vattendrag eller sjövattneförekomster, men som vandrar till närområde eller svämplan under del av sin livscykel.

Kontinuitetsbehov

Om kontinuitetsbehovet anges som mindre betyder det att arten kan genomföra hela livscykeln i en vattentförekomst eller del av en vattentförekomst, men har ett långsiktigt behov av kontinuitet för att behålla populationens livskraft. Det kan innebära att arten har behov av kontinuitet i sidled till närområde och svämplan (översvämmade strandängar och liknande).

Om kontinuitetsbehovet anges som normalt, innebär detta att arten kan vara stationär om det förekommer naturliga barriärer, men om det förekommer fria vandringsvägar kommer arter att förflytta sig inom eller mellan vattentförekomster.

I det fall kontinuitetsbehovet anges som stort finns ett behov av kontinuitet mellan sjö och vattendrag eller mellan vattendrag och kust under livscykeln. Arten måste ha fria vandringsmöjligheter för att kunna genomföra hela livscykeln.

Tabell. Lista över vandringsbenägna fiskarter kända från svenska sötvatten

| Art | Vetenskapligt namn | Anadrom eller katadrom | Potadrom | Potadrom | Potadrom | Vandrar till/från Östersjön | Kontinuitetsbehov (grovt) | Funnen i fiskväg |
|--------------|------------------------------------|------------------------|-------------|-------------|-------------|-----------------------------|---------------------------|------------------|
| | | | Långväga p. | Kortväga p. | Lateralt p. | | | |
| Abborre | <i>Perca fluviatilis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | Normalt | 1 |
| Asp | <i>Aspius aspius</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Stort | 1 |
| Benlöja | <i>Alburnus alburnus</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | Normalt | 1 |
| Bergsimpa | <i>Cottus poecilopus</i> | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | Mindre | 1 |
| Björkna | <i>Blicca bjoerkna</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | Mindre | 1 |
| Braxen | <i>Abramis brama</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | Normalt | 1 |
| Bäcknejonöga | <i>Lampetra planeri</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Mindre | 1 |
| Bäckröding | <i>Salvelinus fontinalis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | Mindre | 0 |
| Elritsa | <i>Phoxinus phoxinus</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | Normalt | 1 |
| Faren | <i>Ballerus ballerus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Normalt | 1 |
| Flodnejonöga | <i>Lampetra fluviatilis</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | Stort | 1 |
| Färna | <i>Squalius cephalus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Stort | 1 |
| Groplöja | <i>Leucaspius delineatus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Mindre | 0 |
| Grönling | <i>Barbatula barbatula</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | Normalt | 1 |
| Gädda | <i>Esox lucius</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | Normalt | 1 |
| Gers | <i>Gymnocephalus cernuus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Mindre | 1 |
| Gös | <i>Sander lucioperca</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | Stort | 1 |
| Harr | <i>Thymallus thymallus</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | Stort | 1 |
| Havsnejonöga | <i>Petromyzon marinus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | Stort | 1 |
| Hornsimpa | <i>Trigloopsis quadricornis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | Normalt | 0 |
| Id | <i>Leuciscus idus</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | Stort | 0 |
| Kanadaröding | <i>Salvelinus namaycush</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Normalt | 0 |
| Karp | <i>Cyprinus carpio</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | Mindre | 1 |
| Lake | <i>Lota lota</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | Normalt | 1 |
| Lax | <i>Salmo salar</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | Stort | 1 |
| Mal | <i>Silurus glanis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | Stort | 1 |
| Mört | <i>Rutilus rutilus</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | Normalt | 1 |
| Nissöga | <i>Cobitis taenia</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Mindre | 0 |
| Nors | <i>Osmerus eperlanus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | Normalt | 0 |
| Regnbåge | <i>Oncorhynchus mykiss</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Mindre | 1 |
| Ruda | <i>Carassius carassius</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | Mindre | 0 |
| Röding | <i>Salvelinus alpinus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Normalt | 0 |
| Sandkrypare | <i>Gobio gobio</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | Normalt | 1 |
| Sarv | <i>Scardinius erythrophthalmus</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | Mindre | 1 |
| Sik | <i>Coregonus maraena</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | Stort | 1 |
| Siklöja | <i>Coregonus albula</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | Mindre | 0 |
| Skrubba | <i>Platichthys flesus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | Normalt | 0 |
| Skärkniv | <i>Pelecus cultratus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | Stort | 0 |
| Småspigg | <i>Pungitius pungitius</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | Mindre | 0 |
| Stensimpa | <i>Cottus gobio</i> | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | Mindre | 1 |
| Storspigg | <i>Gasterosteus aculeatus</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | Mindre | 0 |
| Stäm | <i>Leuciscus leuciscus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | Stort | 1 |
| Sutare | <i>Tinca tinca</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | Normalt | 1 |
| Vimma | <i>Vimba vimba</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | Stort | 1 |
| Ål | <i>Anguilla anguilla</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | Stort | 1 |
| Öring | <i>Salmo trutta</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | Stort | 1 |
| Antal: | | 6 | 39 | 3 | 22 | 28 | | 32 |