



Länsstyrelserna

Kronobergs län

Bilaga 2 - Metasamhällesanalys (MSA)

En statistisk modell för bedömning av
fisksamhällen

Inledning

Människan har alltid i någon mån försökt förstå sig på naturen och försökt kvantifiera samt konkretisera varför och till vilken grad en viss art förekommer på en viss plats. Ofta har incitamentet varit att exploatera till exempel en särskild fiskart som har ett värde (ekonomiskt och/eller för livsmedelskonsumtion) i nationellt eller internationellt sammanhang. Förr var det mer frågan om att fiska så mycket som går att finna, medan det successivt har rört sig mot att handla om högsta möjliga hållbara kvot, eller för att bevara särskilda arter. Precis som dessa förhållningssätt har förändrats över tid har även vår förmåga och vårt tillvägagångssätt med att modellera och bedöma fiskbestånd förändrats. Den allra första populationsdynamikmodellen, som matematiskt modellerade tillväxt i djurpopulationer, kom så tidigt som 1798, och är numera känd som Malthus tillväxtmodell. Sedan andra halvan av 1900-talet har matematiska populationsdynamikmodeller dominerats av i huvudsak de klassiska och i mångt enkla, diskreta Ricker (1954) och Beverton-Holt (1957) modellerna. Användningen av dessa modeller både utan och med inkorporering av mer komplexa samband (utan att ta hänsyn till exempelvis fiskstorlek, åldersstruktur, reproduktiv status, fokus på en art, ekosystemskada, väderfluktuationer med mera) har dock föranlett och accelererat kollaps i flera viktiga fiskbestånd^{1,2}. Detta är något som fortfarande händer idag, trots betydligt mer komplexa modeller. På senare tid har bra projektioner och råd baserat på den här typen av modellering även dömts ut som ett omöjligt mål att nå³.

Inom den vetenskapliga världen återfinns även den här typen av matematiska modeller, men har även utvecklats andra metoder som förlitar sig mer på statistiska resultat och samband för att räkna på förekomst och täthet av arter. En stor andel förhåller sig fortfarande till populationer (enbart en art, eller arter separerade från varandra), snarare än samhällen. Exempel på detta är den (internationellt) vanligt förekommande så kallade *Species distribution model* (SDM) som beräknar sannolikhet för förekomst, samt *Species abundance distribution model* (SAD) som beräknar täthet. Båda dessa modeller nyttjar ofta statistiska analyser kallade generaliserade linjära modeller (GLZM) eller generaliserade additiva modeller (GAM), som är lämpade för att hantera förhållanden i populationer (som ju sällan har linjära förhållanden, och därmed inte är lämpade för exempelvis linjär regression). Vilken typ av GLZM eller GAM som används beror på vilken djurtyp/växttyp och hur dess distribution ser ut. Dessa har sedan olika varianter av samma modell som är olika frekvent använda, som exempelvis *joint species distribution/abundance model* (jSDM och jSAD), *community distribution model*

¹ Larkin, PA (1977). *An epitaph for the concept of maximum sustained yield*. Transactions of the American Fisheries Society. 106: 1–11.

² Walters, C; Maguire, J (1996). *Lessons for stock assessment from the northern cod collapse*. Reviews in Fish Biology and Fisheries. 6 (2): 125–137.

³ Subbey, S., Devine, J.A., Schaarschmidt, U., Nash, R.D.M., 2014. *Modelling and forecasting stock-recruitment: current and future perspectives*. ICES Journal of Marine Science, 71 (8), pp 2307-2322.

(varianter av antingen SDM eller SAD) samt metacommunity species abundance distribution model.

Även om SDM och SAD-modeller har lett till enorm potential att bedöma utbredningen och tätheter av arter, så uppstår ofta problem. Nämligen att modellen i somliga fall (särskilt när det uppstår konkurrens eller när spridning/konnektivitet har påtaglig påverkan) misslyckas med att göra en god prediktion⁴. Det här märktes allaredan runt 2000-talet när ekologer som jobbat med populationsmodeller insåg att de åtgärder som föreslagits (exempelvis restaurering) inte fick den effekt som förväntats. Bara i cirka 16 % av fallen fick åtgärder som riktades mot en art den effekt den skulle – vilket innebär enorm kostnad för nytta. Största insikten var att extremerna av spridningsmöjlighet (låg eller hög konnektivitet) kunde ha oproportionerlig påverkan på en specifik arts möjligheter, men även att förekomsten av andra arter kunde innebära förändringar i dynamikerna som innebar helt andra utfall för enskilda arter. Det grundar sig alltså i att alla arter har sin egen nisch, och det som gynnar en art kan missgynna en annan. Om detta inte var realitet skulle det bara finnas en art i våra vattendrag, eftersom den alltid har bättre förutsättningar och därmed utrotar resterande arter. Teorin konkretiserades först 2004⁵, och kallas fortfarande metasamhällest teori, och innefattar flera olika grundprocesser som strukturerar hur och varför en eller flera arter återfinns på en viss plats under en viss tidpunkt (känt som spatiotemporala faktorer). Vilka arter som finns i områdets så kallade artpool, spridningsmöjligheten, landskapets och lokala fysiska- och miljöfaktorer (ex. klimat, landskapsbruk, substrat, lutning med mera), konkurrens och predation påverkar inom metasamhällest teori (i den ordningen) vilka arter (och tätheter) som finns på en viss plats vid en viss tidpunkt. Dessa arter, som återfinns tillsammans, utgör sedan samhällen, som inom ett större område utgör metasamhällen (som beskrivs av Leibold som: ”*sammansättningen av lokala arter som återfinns inom ett visst område och som kan vara länkade genom spridning inom- och mellan lokala samhällen.*”).

Det har blivit uppenbart att dessa olika tillvägagångssätt (SDM/SAD och metasamhällesanalys) behöver sammansvetsas och att det är vägen framåt för att kunna erhålla en modell som med större säkerhet kan bedöma miljönytta^{4,6,7,8}. Modellen är i stort alltså en sådan som tidigare benämndes *metacommunity species abundance distribution model*. I och av sig själv är det inte svårare än att

⁴ Lee-Yaw, J.A., McCune, J.L., Pironon, S., Sheth, S.N. 2022. *Species distribution models rarely predict the biology of real populations*. *Ecography*.

⁵ Leibold, M.A., et al., 2004. *The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology*. *Ecology Letters*, 7, ss 601-613

⁶ Forster, M.A., Warton, D.I., *A metacommunity-scale comparison of species-abundance distribution models for plant communities of eastern Australia*. *Ecography*, 30(4), p 449-458

⁷ Swan, M.C., Brown, L.B., 2017. *Metacommunity theory meets restoration: isolation may mediate how ecological communities respond to stream restoration*. *Ecological Applications*, 27, ss 2209-2219.

⁸ Record, S., Voelker, N.M., Zarnetske, P.L., Wisnoski, N.I., Tonkin, J.D., Swan, C., Marazzi, L., Lany, N., Lamy, T., Compagnoni, A., Castorani, M.C.N., Andrade, R., Sokol, E.R., 2021. *Novel insights to Be Gained From Applying Metacommunity Theory to Long-Term, Spatially Replicated Biodiversity Data*. *Frontier in Ecology and Evolution*, DOI: <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.612794>

göra en SDM/SAD-modell (se tidigare referenser för tillvägagångssätt). Skillnaden är att det i modellen behöver ingå en indelning i enlighet med de samhällen som finns. Hur indelningen görs är olika. En variant är att nyttja klusteranalys för att finna mönster i exempelvis fiskarnas förekomst med varandra. Med andra ord, finna vilka lokala samhällen det finns och varför samhällena ser ut som de gör och hur konkurrens inom och mellan de olika samhällena fungerar i fråga om styrande faktorer. Som alltid är dock validering av modellen av högsta vikt när prediktioner ska göras, för att säkerställa att modellen faktiskt presterar tillräckligt bra. Resultat utan validering är allt som oftast väldigt osäkra resultat. Valideringen kan inte heller göras subjektivt med okulär besiktning, utan behöver på något vis mätas eller bedömas statistiskt. Mer om detta återfinns under rubriken Validering.

Hur definieras konnektivitet, och vad innebär det?

Den egentliga definitionen av konnektivitet är spridningen av individer mellan lokala och subpopulationer, givet att nivån av utbyte är tillräcklig för att ha påverkan på demografin (fördelning, storlek och sammansättning) av lokala populationer. Konnektivitet är således inte bara en fråga om passageeffektivitet, eller definitiva vandringshinder. Konnektiviteten är naturligt sett i vattendrag en kontinuitet där huvudflödet nära dess mynning har så hög konnektivitet som möjligt och ju närmre källflödena, desto mindre konnektivitet⁹. Från huvudflödets nedre delar finns det i ett helt naturligt vattendrag oftast många olika vägar en vattenorganism kan ta genom biflöde med mera. I avrinningsområdenas övre delar är det oftast begränsat med biflöde, och källområdena utgör definitiva stopp. Denna begränsning i vägar att ta innebär en påverkan som kan vara såväl positiv som negativ, men som i slutändan än dock innebär en begränsning i vattenorganismens möjlighet att söka andra områden med andra förutsättningar. Spridningen av genetiskt material är också begränsad, eftersom det fågelvägen kanske bara är 15 meter till nästa vattendrag med en annan egen lokal population, men som vattenvägen kanske ligger flera tiotals kilometer bort. Genetiska utbytet mellan dessa populationer är därmed begränsad.

Konnektivitet är i sin tur också olika viktigt för olika arter, där somliga arter mer eller mindre är begränsade (exempelvis på grund av storlek) i hur långt de kan och vill förflytta sig. I många vattendrag finns det även olika typer av artificiella hinder som medför begränsning i konnektiviteten; det kan handla om kraftverk och dammar, men även rensningar, kraftig flödespåverkan som ger torka, trummor med mera. Allting som förhindrar eller försenar en förflyttning av en

⁹ King, K.B.S., Bremigan, M.T., Infante, D., Cheruvilil, K.S., 2021. *Surface water connectivity affects lake and stream fish species richness and composition*. Canadian journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 78(4).

vattenorganism kan innebära påverkan på artens demografi¹⁰. En försening kan exempelvis innebära skada från för höga vattentemperaturer, påverkan från akut och kortvarig försurning med mera. I dessa lägen kan en eller flera förseningar eller begränsningar i spridningen innebära påverkan på bestånden som kanske inte ens märks förrän flera år senare genom kontinuerlig utarmning av bestånden, dess genetiska material och med påverkad reproduktion och åldersfördelning som följd. Konnektivitet i denna bemärkelse är således inte enbart från artificiella vandringshinder i form av kraftverk eller dammar, och inte heller enbart bundet till deras passageeffektivitet. Geografiska området som en sådan damm eller kraftverk ligger i spelar också roll för konnektiviteten, eftersom konnektiviteten redan naturligt på en landskapsnivå styrs av andra företeelser. I somliga fall kan ett vandringshinder därmed ha en oproportionerligt stor påverkan jämfört med andra vandringshinder, enbart baserat på var den ligger.

Bristande konnektivitet har dessutom visat sig riskera leda till större negativ effekt på flera sötvattensbestånd av fisk¹¹. En åtgärd som kommer ha stor effekt för fisken är således att möjliggöra vandring.

¹⁰ Radinger, J., Wolter, C., 2015. *Disentangling the effects of habitat suitability, dispersal and fragmentation on the distribution of river fishes*. *Ecological applications*, 25(4), ss 914-927

¹¹ Barbarossa, V., Bosmans, J., Wanders, N., King, H., Bierkens, M.F.P., Huijbregts, M.A.J., Schipper, A.M., 2021. *Threats of global warming to the world's freshwater fishes*. *Nature Communications*, 12(1701).

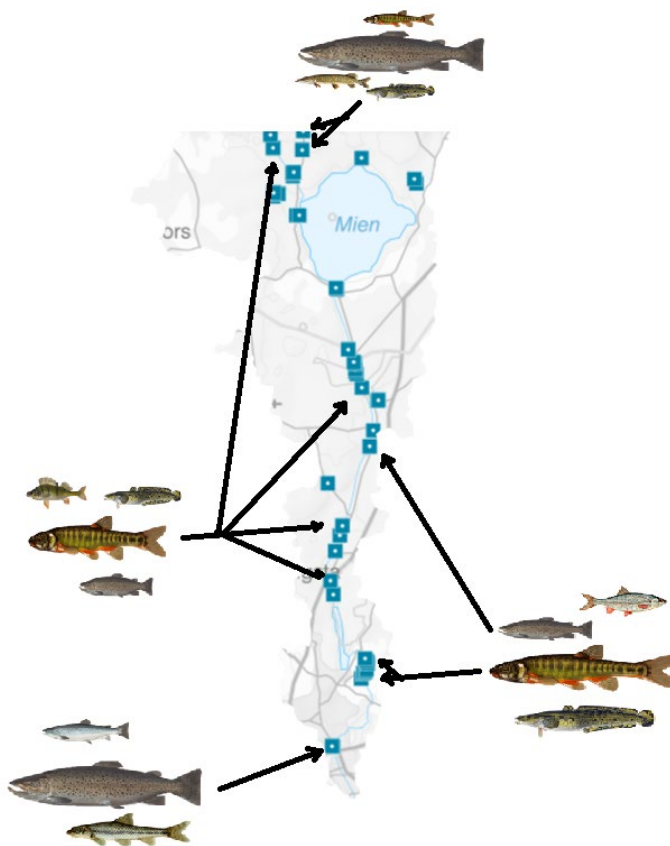
Innehållsförteckning

Inledning	2
Hur definieras konnektivitet, och vad innebär det?.....	4
Metasamhällesanalys (MSA)	7
Metasamhällest teori.....	7
Species sorting (artsortering).....	10
Masseffekt	10
Spridningsbegränsning	11
Bakgrundsinformation om använd modell	12
Data och begränsningar	12
Statistiska analyser	16
Prediktioner	17
Validering.....	19
Resultat från Bräkneån	20

Metasamhällesanalys (MSA)

Metasamhällest teori

Som tidigare nämnt konkretiserade metasamhällest teori 2004 av Leibold¹². Den fundamentala teorin grundar sig i att tidigare teorier (till exempel populationsdynamik) är bundna till en lokal skala (exempelvis att reproduktion- och dödstal styrs av lokal konkurrens och predation av arter). Redan i början av 90-talet blev det tydligt att även andra ekologiska processer styr artinteraktioner, men att de sker på en annan skala (oftast betydligt större skala). Exempel på detta är bland annat olika typer av vandringshinder, eller landskapskaraktistika (förekomst av sjöar, landskapstyp såsom torv, jordbruksmark, klimat etcetera) som inte till fullo är mätbart på en lokal skala. Populationer av olika lokala arter bildar lokala samhällen, och på en större skala (till exempel antalet lokala samhällen inom ett helt avrinningsområde) bildar dessa lokala samhällen tillsammans så kallade metasamhällen. Detta exemplifieras i Figur 1.



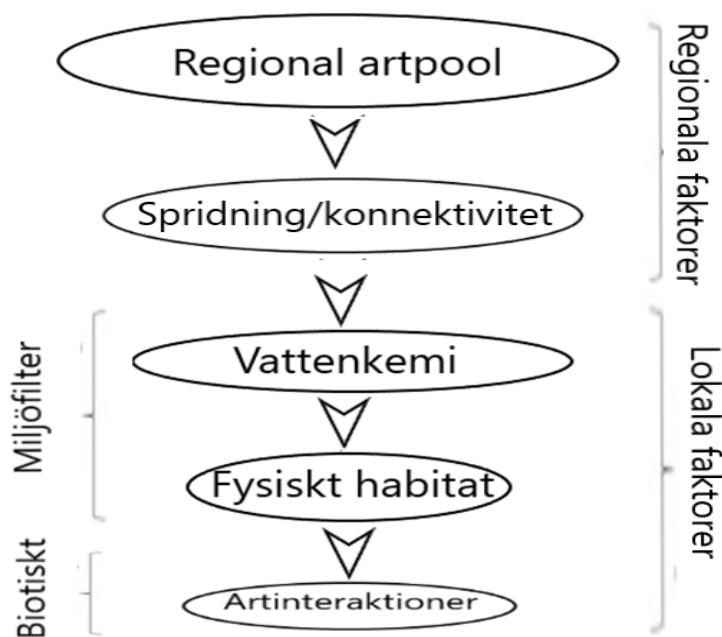
Figur 1. Lokala samhällen och deras lokalisering i ett avrinningsområde. Varje blå prick representerar elfisken. De olika unika, lokala samhällena (med olika kompositioner av fiskarter) utgör tillsammans med liknande samhällen ett metasamhälle.

¹² Leibold, M.A., et al., 2004. *The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology*. Ecology Letters, 7, ss 601-613

Om ovan hade hanterats utifrån populationsdynamik hade till exempel bara elfiskelokaler med en särskild art (oftast laxfiskar såsom öring) undersökts, och lokala miljövariabler eller liknande hade undersökts för att se vad som får den särskilda arten att förekomma, och hur det påverkar dess tätheter. Detta tänk har länge varit en stor del av hur nytta av åtgärder bedöms, och mycket restaureringsarbeten har gjorts på lokal nivå (exempelvis biotopvård) för att gynna enskilda arter. Detta tillvägagångssätt har dock ofta föranlett att mycket resurser har spenderats utan att nå den målbild som förväntades. Bara cirka 16% av alla restaureringsåtgärder som gjorts för att gynna populationer har visats leda till framgång¹³. Biotopvård har dock lett till mer naturliga flödesprocesser och andra abiotiska fördelar, även om det inte utgjorde huvudanledningen till åtgärden. Problemet är att det i grunden saknats landskapsperspektiv, där större, mer genomgripande processer kan ha störst effekt. Positiv effekt av restaureringsåtgärder i form av biotopvård är, i enlighet med metasamhällsteori, troligast i de områden där konnektivitet eller spridningsmöjligheten för fisk är begränsad, men inte bristfällig. Såväl för låg som för hög spridningsmöjlighet/konnektivitet minskar således nyttan med åtgärden.

I ett metasamhällsperspektiv undersöks i stället dels hur lokala miljön påverkar, dels hur spridning, landskapsvariabler och konkurrens med andra samhällen och arter påverkar vilka arter som finns på en plats (och utgör ett samhälle). Enligt metasamhällsteori har regionala faktorer större påverkan än lokala faktorer för huruvida en viss art eller ett visst samhälle finns på en viss plats (se Figur 2). I detta blir det även tydligt varför en ingång med att biotoprestaurera fysiska habitatet för att gynna en art kan vara ofullständig eller innebära att förväntad målbild inte möts eftersom konnektivitet och vattenkemi inte lever upp till de krav målarten har.

¹³ Palmer, M., Hondula, K.L., Koch, B.J., 2014. *Ecological Restoration of Streams and Rivers: Shifting Strategies and Shifting Goals*. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 45, ss 247-269.



Figur 2. Filtreringsordning för vilken art som återfinns på en viss plats (från regional artpool ner till artinteraktioner).

Applicering av metasamhällsteori har visat sig vara effektivt för att bedöma var och hur åtgärder ska göras för största miljönytta. Exempelvis fann Swan & Brown¹⁴ genom metasamhällest teori att biotopvård i 13 olika vattendrag hade haft störst effekt (15–37%) på biodiversiteten i vattendrag som hade naturligt begränsad konnektivitet (källflödena) medan huvudflödena med hög konnektivitet såg i princip ingen effekt. Detta följer teorin om att högre spridning innebär mindre påverkan/krav från lokala miljön, vilket innebär sämre förutsättningar för att se effekt av biotopvård. Att biotopvård kan ha en faktisk effekt är otvivelaktigt, men på vissa ställen i avrinningsområden har lokala faktorer begränsad eller ingen påverkan i det stora hela. En ökning av konnektiviteten innebär på samma vis då en ökning av vattendragets och (de flesta) arternas motståndskraft mot negativa miljöeffekter¹⁵ - så kallad *spatial insurance*¹⁶ (detta förutsätter däremot att arten kan och är benägen att sprida sig.). Även om en del av detta beror på att fisken får lättare att söka sig till områden med bättre förutsättningar, så beror det också på genetik där adaptations hastigheten ökar till följd av ökad spridning - ett fenomen

¹⁴ Swan, M.C., Brown, L.B., 2017. *Metacommunity theory meets restoration: isolation may mediate how ecological communities respond to stream restoration*. *Ecological Applications*, 27, ss 2209-2219.

¹⁵ Berkström, C., Wennerström, L., Bergström, U., 2022. *Ecological connectivity of the marine protected area network in the Baltic Sea, Kattegat, and Skagerrak: Current knowledge and management needs*. *Ambio*, 51, ss 1485-1503.

¹⁶ Loreau, M., Mouquet, N., Gonzalez, A., *Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes*. *PNAS*, 100(22), ss 12765-12770.

kallat *evolutionär räddning*^{17, 18}. Notera att detta inte är desamma som evolution, utan är en snabbare process som beror på nedärvd genetisk variation.

Inom metasamhällest teori har det konkretiserats flera olika processer som, beroende på förutsättningarna, övergripande förklarar hur och varför olika mönster i förekomst och täthet av samhällen uppstår. Processerna förklarar oftast sådana mönster som redan noterats, bland annat i andra teorier såsom populationsdynamik. Några av dessa processer har flera gånger observerats i studier av bland annat fisk, och redogörs för nedan.

Species sorting (artsortering)

I populationsbaserade processer talas det oftast om den process som i metasamhällest teori kallas *species sorting*, grovt översatt till artsortering. I artsorteringsprocessen redogörs oftast för vad som sker när en art lever i ett habitat där den är konkurrenskraftig, och i stort är överordnad andra arter. Det bildar en, i huvudsak, enartskomposition på en viss eller flera lokaler, för att andra arter helt enkelt dör ut på platsen till följd av den starka konkurrenten.

Ett bra exempel på detta är olika typer av öringpopulationer, som befinner sig i kalla, ofta små vattendrag med hög lutning. Konnektiviteten i dessa mindre vattendrag är ofta begränsad, men inte fullt bristfällig. Andra arter har svårt att konkurrera ut öringen i dessa områden, och även om det ibland kan förekomma andra arter så är det mer fråga om temporärt stadigvarande på platsen till följd av till exempel närhet till andra typer av habitat (där öringen inte är konkurrenskraftig). Vid bristfällig konnektivitet, och samtidig påverkan på reproduktionen av i detta fall öring, leder vanligen till att öringen slås ut eller att andra arter gynnas av att den konkurrenskraftiga arten missgynnas. Vid restaurering är det just fisksamhällen som strukturerats via artsortering som ser positiva effekter av biotoprestaureringen. Den begränsade konnektiviteten ger arten möjlighet att söka goda miljöförutsättningar, men leder inte till kraftigt utökat inflöde av andra arter eller begränsar artens möjlighet till den grad att den har svårt att finna gynnsamma förutsättningar.

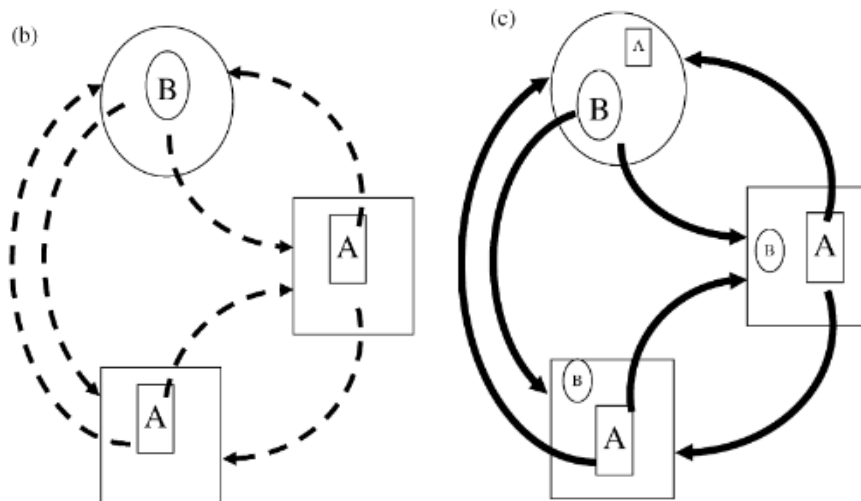
Masseffekt

Masseffekt kallas också source-sink-dynamik, där *source* är källan som majoriteten av en viss art sprider sig från till *sink*, där sistnämnda är en för arten sämre lokal men där den kan förekomma ändå för att den spiller över från *källan* lokalen. För att denna effekt ska förekomma krävs i regel hög konnektivitet. Detta illustreras i Figur 3c, där det ses att både art A och art B återfinns på alla tre lokaler men i olika tätheter. Tätheterna styrs i sin tur av hur anpassad arten är för

¹⁷ Gomulkiewicz, R., Holt, R.D., *When does evolution by natural selection prevent extinction?* Evolution, 49(1), ss 201-207

¹⁸ Travis, J.M.J., Delgado, M., Bocedi, G., Baguette, M., Barton, K., Bonte, D., Boulangéat, I., Hodgson, J.A., Kubisch, A., Penteriani, V., Saastamoinen, M., Stevens, M.V., Bullock, J.M. 2013. *Dispersal and species' response to climate change.* OIKOS, 122(11), ss 1532-1540.

lokalen. Vad hög konnektivitet alltså gör är att i detta läget begränsa effekten av konkurrens eftersom ett ständigt, men eventuellt alltjämt lågt inflöde av en mindre anpassad art innebär att lokalen innehåller flera samexisterande arter över tid. Den här typen av process går att se för bland annat åar, nära mynningen till havet (lax, öring, elritsa med mera), eller från sjöar till mindre, strömmande vattendrag för arter såsom abborre, mört och gädda.



Figur 3. De två fundamentala grundstenarna i metasamhällsteori är olika typer av processer som styr artsammansättning. Två av de mest frekvent funna processerna är Species sorting (b) och Mass effekt (c). Hämtad från Leibold, 2004. Bokstäver representerar art A samt art B, och figuren runt bokstäverna är deras konkurrenskraftiga habitat. De större figurerna (rektangel eller cirkel) representerar habitatet (ex. elfiskelokal). Vardera figuren har således 3 habitat med två olika arter som trivs med olika habitat. Pilarna indikerar spridningsmöjlighet/konnektivitet, där streckade pilar i species sorting innebär begränsad spridningsmöjlighet, medan hela pilar indikerar hög spridningsmöjlighet.

Spridningsbegränsning

En tredje av dessa processer är *dispersal limitation*, eller spridningsbegränsning. Det är en process som har sin grund i när spridningen eller konnektiviteten är väldigt låg. Fragmenterade vattendrag, naturligt eller onaturligt, kan innebära att vissa arter som annars är begränsade i sin konkurrensförmåga gynnas. Exempelvis kan stora huvudflöden där havsvandrande fisk hindras från att vandra upp inte sällan domineras av höga tätheter av elritsa (i strömmande vatten med god vattenkvalité) eller sjöfauna (i huvudsakligen svagströmmande eller lugnflytande åpartier: abborre, mört med mera). Elritsan är i övrigt generellt mindre konkurrenskraftig för det fysiska habitatet i dessa vattendrag jämfört med havsvandrande lax och öring som hämtar mycket av sin näring under sin uppväxt i havet (och därmed har högre så kallad fitness). Vad som då händer är att elritsan i avsaknad av lax och havsöring får mindre konkurrens, mindre predationsrisk, och därmed gynnas.

I somliga fall har försurningen slagit ut bestånd av känsliga arter, och i kombination med begränsning i konnektiviteten som hindrar återkolonisering för arten kan mer resistent arter i stället dominera på platsen¹⁹ eftersom de tidigare kunnat söka skydd/fortsätta reproducera sig i exempelvis buffrande sjöar. Detta leder då till kontraintuitiva situationer där vattendrag som ser ut att vara optimala för till exempel öring inte håller någon öring, utan domineras av andra arter. Detta kan föranleda biotopvård i syfte att gynna öring, vilket egentligen inte medför det behov av konnektivitet som öringen behöver, och därmed bristande effekt av biotopvården eftersom begränsningar i konnektivitet och eventuellt fortsatt bristande vattenkemi innebär att fysiska habitatet har en begränsad roll. Åtgärder behöver därmed först adressera dessa problem, innan fysiska habitatet hanteras.

Bakgrundsinformation om använd modell

Modellen som används är, som tidigare nämnt i inledning, en variant av en så kallad SAD med applicering av metasamhälsteori (metacommunity species abundance distribution model): och översätts här på svenska till metasamhällesanalys (förkortat MSA). De problem som en SAD vanligtvis stöter på utanför metasamhällesteorin är vanligen att de utgår från arter eller populationer, och inte samhällen. Konkurrens, predation och niche-separation går därför inte hantera. De förbiser ofta spridningskoefficienter/konnektivitet samt är bristfälliga på så vis att de är svåra att extrapolera utanför den region som använts i analysen.

MSA hanterar dessa problem genom att utgå från metasamhällen (och därmed interaktioner) och använder ett index för bedömning av konnektivitetsvärde. Eftersom analysen för sötvatten utförs inom ett begränsat område, såsom ett avrinningsområde, bidrar den också till en betydligt mer stabil prediktion eftersom någon extrapolering till områden utanför inte görs (påverkan på extrapolering i vanliga SAD är exempelvis stora genetiskt separerade populationer, vilket i med denna modell inte påverkas). På så vis hanteras de inneboende svagheter som annars har noterats i SAD:s, även om det också finns modeller som lyckats relativt bra i begränsad skala.

Data och begränsningar

Modellen bygger huvudsakligen på elfiskedata. Samtliga elfiskedata från ett avrinningsområde som utförs kvantitativt under minst 10 års tid hämtas hem. I elfiskedata finns bland annat förekomst och täthet av arter per lokal. För varje elfiskelokal (för de som fiskats mer än 1 gång under dessa 10 år) tas medelvärdet av de utförda elfiskena per art. Vanligen innebär detta att totala antalet elfisken som sedan går in i modellen hamnar mellan 65–120 elfiskelokaler. Genom att nyttja en klusteranalys sorteras sedan dessa elfiskelokaler in i vilket fisksamhälle

¹⁹ Degerman, E., Appelberg, M., 1992. *Response of stream-dwelling fish to liming*. Environmental Pollution, 78, ss 149-155

de har. Det är vanligt att detta leder till 3–5 huvudsakliga fisksamhällen (mellan 14-25 lokaler per samhälle). I med att elfiskedata används är det viktigt att tänka på att det är en inneboende begränsning i modellen. Elfiske görs nästan uteslutande i djup under 0,8 meter, fångar inte alla arter likvärdigt (till exempel nejonöga fångas ytterst sällan), och elfiskena har åtminstone ursprungligen gjorts på lokaler som huvudsakligen är mer lämpade för laxfisk (hårt substrat och strömmande vatten). All data som används i modellen visar dock var begränsningen går, så att bedömningar inte görs på områden där det saknas data.

Utöver data på fisksamansättningen vid elfiskelokalerna hämtas även fysiska data från lokalen in (djup, bredd, lutning, temperatur vid elfiske etcetera). Dessa utgör lokala data. Landskapsdata och vattenkemi hämtas från SMHI:s modelldata per område (delavrinningsområde), där det går att räkna ut flödet i områdets variationsgrad över ett år (högt värde innebär stora svängningar i flödet), fosfor-, kväve- och sedimentkoncentration i området, landskapsbruk, sommartemperaturer, nederbördsmonster med mera. Modelldata per område har vissa begränsningar genom att många punkter är modellerade, men visar ändå relativt sett skillnaden mellan områden.

Slutligen mäts longitudinal (upp- och nedströmskonnektivitet) konnektivitet genom ett poängskattningsindex (avstånd upp- och ner som är möjlig, antalet vandringshinder, möjlighet till havs- och/eller nå mynningen av vattendraget samt lokalens relativa placering i respektive vattendrag). Konnektivitet och närhet till sjöar mäts också med en distance-decay funktion (ju längre ifrån våtmark, sjö eller damm, desto mindre poäng). Mätning av viktade värden för longitudinal konnektivitet adapterades från Martin & Apse (2011)²⁰ samt Roni & Beechie (2012)²¹. Partiella hinder delas även in i olika värden (lägre för värden närmre >85% passageeffektivitet, och högre för närmre 0% passageeffektivitet) beroende på passageeffektivitet, så länge passageeffektiviteten är känd. I de fall denna inte är känd ges standardiserat viktvärde enligt Tabell 1.

Tabell 1. Viktning av konnektivitetsvärde som bedöms för varje elfiskelokal (och i prediktioner även biotopkarteringssträcka) inom huvudavrinningsområdet. Havs- och mynningsmöjlighet syftar till source-sink dynamik där möjligheten för att simma ut i havet, i en sjö eller större vattendrag ger möjlig refug och utökad bärkapacitet eftersom förekomsten av näring är större i dessa områden än i själva vattendragen där de är begränsade i jämförelse. Vandringshinder syftar till totalförekomsten av vandringshinder vid vandring. Flera passerbara eller partiella vandringshinder ger alltså i ökande grad negativ påverkan, medan definitivt vandringshinder enbart ges ett värde. Nedströms viktas högre eftersom detta först förutsätter en eventuell passage uppströms följt av nedströms. I vandringshinder ingår även sjöar av olika storlek med samma resonemang för passerbar och partiell beroende på längden av passagen genom sjön. Positionering i vattendraget syftar till var elfiskelokalen eller biotopkarteringssträckan ligger i förhållande till vattendragets längd. Exempelvis är nära mynningen 1 segment, 2/4 är 2 segment, 3/4 är 3 segment och 4/4 är 4 segment.

²⁰ Martin, E.H., Apse, C.D. 2011. *Northeast Aquatic Connectivity: An Assessment of Dams on Northeastern Rivers*. The Nature Conservancy, Eastern Freshwater Program.

²¹ Roni, P., Beechie, T. 2012. *Stream and Watershed Restoration: A Guide to Restoring Riverine Processes and Habitats*, pp 207-210. Oxford: John Wiley and Sons, Ltd.

Spridningsmöjlighet ned- och uppströms syftar bara till faktiska sträckan som fisken skulle kunna vandra genom utan att begränsas av definitivt hinder eller att vattendraget når en sjö, havet eller källflöde.

	Typ av spridningsparameter	Viktat värde
Source-sink	Havsmöjlighet	15
	Mynningsmöjlighet	5
Vandringshinder	Passerbart vandringshinder nedströms	-1
	Partiellt vandringshinder nedströms (medelvärde)	-5
	Definitivt vandringshinder nedströms	-15
	Passerbart vandringshinder uppströms	-1
	Partiellt vandringshinder uppströms (medelvärde)	-3
	Definitivt vandringshinder uppströms	-9
	1 segmentet i vattendraget	9
	2 segmentet i vattendraget	6
3 segmentet i vattendraget	3	
4 segmentet i vattendraget	0	
Spridningsmöjlighet nedströms	Över 20 km	15
	15–20 km	12
	10–15 km	9
	5–10 km	6
	Under 5 km	3

Spridningsmöjlighet uppströms	Över 20 km	12
	15–20 km	9
	10–15 km	6
	10 km	3
	Under 5 km	0

På så vis uppfyller de ovan nämnda variabler stegen i Figur 2: Regional artpool, spridning/konnektivitet, vattenkemi (med avsaknad av direkt mått på försurning), fysiskt habitat (lokala faktorer) och artinteraktioner (genom att dela in i samhälle).

Data nämnd ovan (förutom fiskdata) omvandlas sedan till så kallade *Z-scores*, som är en typ av standardisering. En Z-score sätter värdena på variablerna i ett perspektiv som gör att eventuella mätfel och dylikt får betydligt mindre påverkan på resultatet. I stället blir det med Z-scores att varje lokal sätts i relation till de andra (hur en lokal förhåller sig till medelvärdet av hela datasetet), och var de befinner sig i en normalfördelning. Om en lokal har ett Z-värde på 0 i exempelvis bredd så är denne lokals faktiska bredd ett medelvärde av hela datasetet.

$$Z = \frac{x - \mu}{\sigma}$$

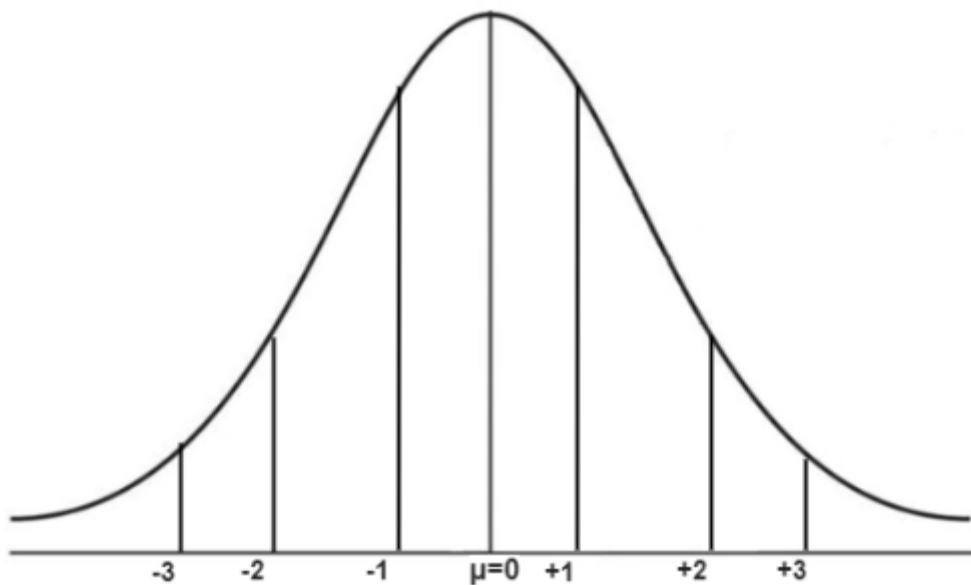
Z = Lokalens Z-värde

x = Observerat värde (faktiska lokalens värde)

μ = Datasetets medelvärde

σ = Datasetets standardavvikelse

Värdena som samtliga lokaler får i Z-värde distribueras sedan enligt nedan Figur 4. Detta innebär att lokalers karaktärsdrag (i fråga om lokala eller regionala faktorer) placeras i mindre respektive högre än medelvärdet (μ).



Figur 4. Distributionen av Z-värde baserat på medelvärdet ($\mu=0$) för hela datasetet. Negativa värden är mindre än medelvärdet, och positiva är mer än medelvärdet.

All data nämnd ovan förutom fiskförekomst och täthet (som standardiseras med $\text{Log}_{10}(\text{täthet}+1)$ går sedan genom en principiell komponent analys (PSA) för att inte ha multikollinearitet mellan variablerna (som skulle kunna ge motsägelsefulla mönster). Variabler som varierar tillsammans eller i motsats till varandra läggs då ihop till en komponent. Exempelvis är det inte ovanligt att ett vattendrags lutning och höjd över havet ökar med varandra. Dessa läggs då ihop till en variabel (med ett i stället för två separata värden) som beskriver detta förhållande mellan variablerna. Det nya värdet kallas principiell komponent.

Exempelvis skulle 'höjd över havet : lutning' kunna ha ett förhållande om '1 : 0,5' (när höjd över havet ökar med 1 grad, ökar lutningen med 0,5 grad). Om Z-värdet för höjd över havet är +1,5, och lutningen +0,8 ger det då, något förenklat beskrivet, ett elfiskelokalsvärde på +1,9. ($1,5 \cdot 1 + 0,8 \cdot 0,5$). Vanligen ingår dock fler variabler än bara två per principiell komponent, vilket gör ovan värde per lokal något mer komplicerad men med samma utgångsläge.

Statistiska analyser

I varje steg av processen för att använda modellen görs statistiska analyser för att erhålla korrekt data med god prediktionsförmåga. I samtliga finns det kontrollresultat som behöver uppnås (exempelvis statistisk signifikans, eigenvärden med mera). Ett av få undantag för statistisk signifikans är klusteranalysen, där antalet fisksamhälle som ska ingå i analysen bedöms genom så kallad *elbow method*, som utnyttjar *Sum of squares* (kvadratsumman av spridningen) på en graf för att se hur många samhällen som har en betydelsefull påverkan. Det är en av de mer enkla metoderna för att bedöma antalet samhällen.

Klusteranalysen görs dock mest för att göra bedömningen av samhällesindelning opartisk i detta fall.

I PCA-analysen ingår statistiska signifikansvärden för att erhålla att variablerna har en tillräckligt stor påverkan (och därmed kovarians) för att gå genom en PCA. Hur mycket varje principiell komponent sen behöver beskriva är ofta subjektivt och beror på hur stabila ens variabler behöver vara för att få ut rimligt med information i ett senare skede. I MSA har gränsen satts till att de principiella komponenterna ska beskriva över 75 % av variationen inom datasetet. Oftast uppgår den dock till över 80 %, vilket är ett relativt högt värde.

För att utröna hur varje principiell komponent påverkar fisksamhällena används en generaliserad linjär modell²² (som tidigare beskrivet). Den generaliserade linjära modellen är en typ av exponentiell spridningsmodell²³ (EDM) som kan hantera 0-värden (som är väldigt vanligt i elfiske där de flesta arter inte fångas på alla platser). Den återfinns inom klassen Poisson-Gamma distribuering med positiv massa på 0. Formeln nyttjar medel-varians förhållande och en så kallad power-parameter. I analysen ingår flera kontrollpunkter för att få så bra prediktionsförmåga som möjligt. Stegvis plockas de principiella komponenter bort som inte är statistiskt signifikanta, vilket efterföljs av att uppnå så lågt värde som möjligt på ett värde kallat AIC (Akaike information criteria)²⁴ och log-sannolikhet²⁵ (maximal sannolikhetsestimering). På så vis ges en modell som så bra som möjligt beskriver hur mycket en viss komponent påverkar en viss fiskart i ett visst samhälle givet de komponenter som ingår.

I både SDM och SAD är det vanligt att konvertera till kontinuitetsdata, vilket innebär att miljövariabler med mera som visats påverka en viss art/samhälle skalas upp till en större areal eller område. Även MSA går detta att göra med när sådan data existerar – och oftast görs det via biotopkartering i kombination med indexskattningar, delavrinningsområdesdata och kompletterande undersökningar såsom beräkning av lutning per sträcka. Detta ger i stället för enskilda punkter en kontinuerlig skattning av täthet i avrinningsområdet.

Prediktioner

En av fördelarna med PCA-analys är att det går att konvertera över nya data in i dataset, eller manipulera komponenter så att de beskriver ett annat tillstånd. Exempelvis går det att ändra lokalers temperatur med några grader, skifta fosforkoncentration till lägre eller högre, öka eller minska konnektivitetsvärden med mera. Ursprungsmodellen utgör då en så kallad *Trained model*, medan det

²² Nelder, J.A., Wedderburn, R.W.M., 1972. *Generalized Linear Models*. Journal of the Royal Statistical Society, Series A. 135(3), ss 370-384.

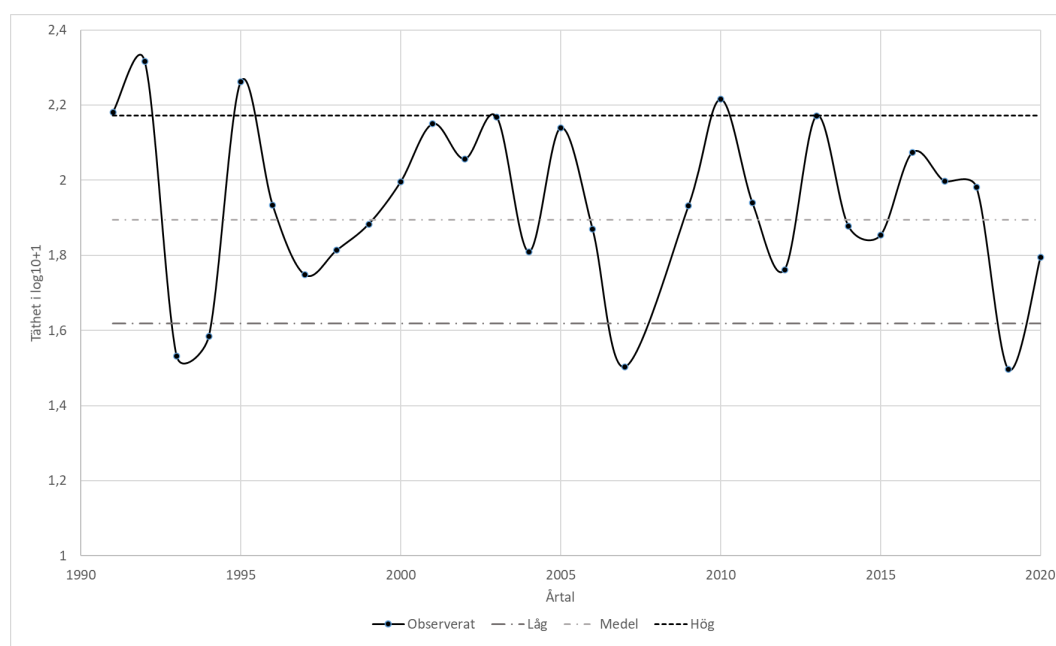
²³ Jørgensen, B., 1987. *Exponential Dispersion Models*. Journal of the Royal Statistical Society, series B, 49(2), ss 127-162.

²⁴ [Akaike's Information Criterion: Definition, Formulas - Statistics How To](#)

²⁵ [Log Likelihood Function - Statistics How To](#)

nya scenariot är *Test model*²⁶. I avsnittet om validering nedanför görs även en sådan konvertering för att se huruvida de samband som funnits i den generaliserade linjära modellen kan användas för att göra prediktion på nya lokaler/nya tillstånd.

Efter valideringen går det sedan med en specificerad säkerhet (se avsnittet om Validering) beräkna framtida scenarion eller se vad en viss förvaltningsstrategi (minskad övergödning, fiskvägar med mera) kan förväntas leda till för effekt innan åtgärden utförs. På så vis kan åtgärder fokuseras på de områden där de får störst effekt. Prediktion på enskilda år är dock något av ett problem i somliga fall eftersom klimatet för ett specifikt år framåt är väldigt svår att förutse. Även situationer där det finns parasiter eller sjukdom (såsom *G. salaris*) som inte beror på variabler som mäts eller finns med i modellen är problematiska sett till bedömning av täthet under ett särskilt år (dock går det ta hänsyn till flerårsscenario med medelvärde). Det går dock genom att använda min-medel-max-värden få fram vad tätheten av en särskild art i ett särskilt samhälle kommer ligga inom för intervall per år (och medelvärde över flerårsscenario). För ett extremt exempel på årliga fluktuationer och hur estimerat låg, medel och hög värde kan se ut i relation, se Figur 5.



Figur 5. Visar täthet i $\log_{10}+1$ på y-axeln, årtal på x-axeln för en laxpopulation på en elfiskelokal med väldigt stora variationer där medelvärdet för ett tioårsperspektiv är cirka 78 individer/100 m². De flesta punkterna ligger inom cirka 0,1 från medelvärdet vilket är i medelvärde cirka 10–15 individer/100 m² från medelvärdet (cirka 16% diff.). I flesta fallen korrigerades detta med miljödata från respektive år (cirka 2–5 ind./100 m² i differens efter miljödata från respektive år, cirka 4,5%). Höga dalar och toppar beror på parasiten *G. salaris*, som inte fanns med som variabel till följd av brist på inventering av dem – trots det går det er hålla ett spann som är ok för år till år, även om det är extrema variationer på just denna lokal (från ca 30 ind./100 m² till ca 160 ind./100 m²). Till följd av detta går det dock göra goda prediktioner på huruvida

²⁶ [PCA: Practical Guide to Principal Component Analysis in R & Python \(analyticsvidhya.com\)](https://analyticsvidhya.com/)

lax kan förekomma på en lokal, eftersom var lokal som inte har dippar under udda år ner till under 10 ind./100 m² stadigvarande kan ha livskraftig population av lax.

Vanligen ses inte dessa extrema svängningar som syns i Figur 5 i vattendrag utan kraftig extern påverkan, och typiskt sett ligger RMSE (se avsnittet Validering nedan för vad RMSE är) runt 0,10–0,20 i årliga fluktuationer, medan det i Figur 5 går att se ett RMSE på närmre 0,50 (vilket ger ett betydligt högre max-min spann). NRMSE-värdet för hela datasetet visade dock trots det god prediktionsförmåga, även om det fanns enstaka år som avvek från prediktionsbedömningen på grund av parasitangreppen.

Validering

För att bedöma styrkan i en modell krävs som tidigare nämnt en validering där prediktioner görs på lokaler (utanför datasetet som använts för analysen) där tätheten och förekomsten av fisksamhällen är känd. Den mest stabila typen är att lämna ett antal lokaler (cirka 10%) utanför den ursprungliga analysen. Dessa 10% utgör då så kallade testlokaler. Eftersom modellen lämpligen analyserar de senaste 10 åren, kan användning av årtal som inte varit med i modellen, exempelvis 2004–2009 när ursprungsdata är från 2010–2020, användas (dessa har även värden från delavrinningsområden). Prediktion på förekomst eller fisksamhälle är relativt simpelt att bedöma förmågan på, eftersom det bara är en fråga om förekomst eller ingen förekomst. Modellen har, till följd av de tidigare statistiska analyserna, ett 95 % konfidensintervall för förekomst av särskild fiskart under särskilt fisksamhälle. Generellt sett har modellen därmed god förmåga att förutse förekomst.

Prediktioner av tätheter kräver en viss bedömning efter de gjorts för att få siffror på hur bra prediktionen är. Det finns flera olika metoder för bedömning av prediktionsförmåga, där en del metoder är relativt tvivelaktiga (exempelvis korrelationskoefficient mellan observerat och prediktion) i sin nytta. I det nämnda exemplet ges ett r^2 -värde som visar att obs-pred. ökar och minskar tillsammans, vilket i sig inte ger ett särskilt bra mått på hur nära prediktionen är det observerade. Generellt anses dock r^2 -värde på $>0,75$ vara ett bra prediktionsvärde vid de fall den metoden används.

Ett annat alternativ är normaliserad rot-medel-kvadrat-avvikelse (*normalized root mean square error*)²⁷. Rot-medel-kvadrat-avvikelse (RMSE) ger också ett mått på vad genomsnittlig felmarginal är för prediktionen, vilket medför ett kvantitativt mått på lägsta-högsta täthet för en art på en särskild lokal i ett samhälle. Rot-medel-kvadrat-avvikelse och normaliseringen av denna beskrivs nedan:

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (x_i - \hat{x}_i)^2}{N}}$$

²⁷ Makarynsky, O., Pires-Silva, A.A., Makarynska, D., 2005. *Artificial neural networks in wave predictions at the west coast of Portugal*. Computers & Geosciences, 31(4), ss 415-424

RMSE = Rot-medel-kvadratavvikelse

i = variabel i

N = antal datapunkter

x_i = observerat värde

\hat{x}_i = estimerat värde

$$NRMSE = \frac{RMSE}{(x_{max} - x_{min})}$$

$NRMSE$ = Normaliserad RMSE

x_{max} = Högsta täthet

x_{min} = Lägsta täthet

Värdet som ges från RMSE är i samma skala som datasetet (i detta fall en arts/samhälles täthet (Log10+1)). NRMSE är ett värde mellan 0–1, där så lågt värde som möjligt eftersträvas, och har ingen egentlig enhet. Värdet indikerar graden av residualernas (skillnaden mellan observerat och predikterat $(x_i - \hat{x}_i)^2$) spridning, där värdena nära noll således visar att det är en låg spridning mellan observerat och predikterat. En något grov och översimplifierat sätt att redovisa värdet populärvetenskapligt är att redovisa i procent genom att ta 1-NRMSE, men samtidigt bör det faktiska NRMSE-värdet redovisas just eftersom det inte egentligen är fråga om procentuell avvikelse (även om det underlättar för en som inte är engagerad eller insatt i frågan). Notera att det finns andra varianter av NRMSE, där RMSE divideras med exempelvis medelvärdet. Vad som utgör ett bra värde på NRMSE beror någorlunda på hur stor spridning det finns i ursprungsdatasetet (de observerade värdena). Om spridningen redan inledningsvis är hög är ett högre NRMSE-värde accepterat. Generellt anses NRMSE-värde under 0,4 ge en adekvat prediktion. Prediktioner under ett NRMSE värde på 0,25 har således en särskilt bra prediktionsförmåga, och är eftersträvansvärt för att kunna göra bra prediktioner. I respektive rapport vid validering av modell bör dessa värden redovisas för genomskinlighet.

Resultat från Bräkneån

I Bräkneån finns 3 huvudsakliga fisksamhällen:

1. Öringdominerade
2. Elritsdominerade
3. Sjöfiskdominerade

I samtliga dessa finns det inflöde av andra arter i låga tätheter, men generellt med högre tätheter av den dominerande arten/arterna.

Två viktiga faktorer som avgör vilket fisksamhälle som dominerar är konnektivitet, samt vattendragets biofysiska karaktär (bredd, beskuggning, temperatur och mängden död ved). Närheten till sjöar, våtmarker och dammar leder till negativa effekter på tätheten av öring och elritsa, medan det gynnar sjöfisk (abborre, mört, gädda och lake).

Effekten av åtgärder på vandringshinder har modellerats utifrån 6 olika scenarion, se figur 1:

1. Nuläge
2. Referensförhållande (inga artificiella vandringshinder)
3. Fiskvägar vid samtliga NAP-anläggningar (övriga artificiella vandringshinder borttagna)
4. Fiskvägar vid NAP-anläggningar, avveckling vid Ekefors och Gummagölsmåla (övriga artificiella vandringshinder borttagna)
5. Som Scenario 4 men med återuppbyggnad av Snittingedammen med passerbara fiskvägar.
6. Samtliga anläggningar (NAP + övriga) förses med passerbara fiskvägar.

Bedömningen gjordes i huvudsak i form av en modellering av förväntade öringtätheter (rekrytering) samt förväntade områden med öringdominans. Validering av modellen gällande prediktioner på tätheten av öring visade att modellen uppnår ett NRMSE-värde på 0,23 vilket anses utgöra god prediktionsförmåga. Grovt uttryckt innebär detta att prediktionen på öringtätheter vid vilken lokal som helst där förekomst är möjlig (bedöms med 95% konfidensintervall) kan beräknas med en precision på cirka 77% för medelvärdet.

Resultat för prediktioner inom prövningsgruppen

Resultaten visar att den största effekten för att uppnå högre tätheter och större förekomst av öring i Bräkneån fås genom åtgärder för förbättring av konnektivitet. I referenstillståndet har havsöring haft möjlighet att förekomma i hela Bräkneåns huvudfåra upp till Tiken, och öring når då betydande tätheter på de lokaler som är särskilt gynnsamma. I alla scenarion förutom nuläge och Scenario 6 är sannolikheten för havsöringens spridning upp till åtminstone Tiken trolig. I Scenario 6 är sannolikheten att havsöring stadigvarande förekommer hela vägen upp till Tiken mindre trolig, där det är troligt att år med ogynnsamma förhållanden kan vara begränsande på förekomsten. Effekten går kanske dock fram för allt att se på tätheten av rekryteringen som begränsas i de övre delarna mot Tiken och ger utslag i totalrekryteringen. Detta beror på den kumulativa effekten av de begränsningar i konnektivitet som även väl fungerande fiskvägar för med sig, i kombination med något lägre tillgång till lek- och uppväxtmiljöer. De övriga scenarion är framför allt begränsningar i täthet, men påverkar även lokaler med miljö och klimat som öringen är konkurrenssvag i (jämte elritsa och sjöfisk).

Vid högre konnektivitet (som i Scenario 2 och 4) kan kontinuerlig spridning av öringen till och från ogynnsamma lokaler medföra högre tätheter. Med scenario 3

respektive 4 skulle öringpopulationen uppgå till cirka 80 % respektive 84 % av referenstillståndet (Scenario 2). Detta kan jämföras med scenario 6 där tätheten av öring enbart skulle nå till cirka 63 % av referenstillståndet, i huvudsak på grund av lägre tätheter i övre andra halvan mot Tiken, och färre förekomster av öring från uppströms Gummagölsmåla. Med scenario 5 skulle öringspopulationen öka jämfört med nuläget till cirka 82 % av referenstillståndet (där en förlust av 2 % från Scenario 4 innebär en minskning i rekrytering med cirka 3 000 individer).

Det är dock värt att notera att dessa scenario förutsätter passerbart tillstånd vilket innebär en hög passageeffektivitet (strax över 85%). Om ett vandringshinder långt ner i Bräkneån vid anläggande får en undermålig passageeffektivitet som medför partiellt vandringshinder kan förväntad förlust utgöra cirka 8-10 % eller cirka 8 000 – 10 000 juveniler (modellerat efter Scenario 3 med partiell fiskväg i Ekefors). Även här skulle förekomsten av öring längre upp i systemet mot Tiken påverkas negativt. Ju längre ner desto större påverkan, och om det skulle vara fråga om multipla partiella hinder skulle spridningsmöjlighet bli så begränsad att effekten på rekrytering och förekomst blir oproportionerligt stor. Scenario 3 med partiell fiskväg i Ekefors är dock fortfarande något bättre än Scenario 6.

Metasamhällesanalysen bygger på modellerade värden och har därmed sina begränsningar men ger dock en god bild av vilka möjligheter som finns för att uppnå höga tätheter av öring genom att åtgärda Bräkneåns vandringshinder. Åtgärder för att återställa rensade sträckor av ån är också viktiga för att tätheterna av öring ska kunna öka ytterligare och tillståndet för fiskfaunan ska komma närmare referenstillståndet. Sådant restaureringsarbete pågår och planeras fortsätta.

Tabell 2. Resultaten från principiell komponent analys med Varimax-rotation. Notera att ingen av de två måtten för konnektivitet omnämns, vilket beror på att de förklaras av ett 1:1 förhållande av respektive spridningskoefficients värde. Fetstilta värden indikerar de variabler som i högst grad beskriver respektive principiell komponent (Konc., VDK, Fys med mera).

	Fosfor (reaktivt)	Artantal	Bredd	Flödes- variation	Sommar- temperatur	Död ved	Höjd över havet	Beskuggning	Vatten- temperatur
Turbiditet (Turb.)	0,832	-	-	0,869	0,038	-	-	-	-
Sommartemperatur (sommartemp.)	-0,409	-	-	-	0,926	-	-	-	-
Höjd över havet (m.ö.h.)	-	-0,205	-	-	-	0,603	0,852	0,106	0,194
Vattendragsklass (VDK)	-	0,433	0,801	-	-	0,171	-	-0,753	-0,168
Vattentemperatur (V.temp)	-	0,628	0,134	-	-	-0,385	-	-	0,852

Tabell 3. Resultat från Generaliserad linjär modell. Redovisade siffror är statistisk signifikanta ($p < 0,05$) β -värden per variabel för respektive fiskart i respektive fisksamhälle (där sistnämnda är färgkodad per samhälle).

	Ör	Elr	Sjö	
	Öring	Elritsa	Sjöfisk	Sjöfisk+lake
Konnektivitet	1,162	-	-	-
Lateral konn.	-0,828	-	2,615	1,213
Turb.	-	-	0,917	-
VDK	-2,472	0,234	-	-
Sommartemp.	-	0,701	-	-
m.ö.h.	-	-	-	-
V.temp	-0,939	-	2,592	1,608

