



Aqua reports 2013:20

Laxing och felvandrad lax i Mörrumsån

En genetisk analys

Stefan Palm, Johan Dannewitz, Tore Prestegaard & Johan Östergren



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Institutionen för akvatiska resurser

Laxing och felvandrad lax i Mörrumsån
En genetisk analys

Stefan Palm, Johan Dannewitz, Tore Prestegaard & Johan Östergren

Adress
SLU, Institutionen för akvatiska resurser,
Sötvattenslaboratoriet, Stångholmsvägen 2, 178 93 Drottningholm

december 2013
SLU, Institutionen för akvatiska resurser

Aqua reports 2013:20
ISBN: 978-91-576-9191-0 (elektronisk version)
ISBN: 978-91-576-9190-3 (tryckt version)

Vid citering uppge:
Palm, P., Dannewitz, J., Prestegaard, T. & Östergren, J. (2013). Laxing och felvandrad
lax i Mörrumsån. En genetisk analys. Aqua reports 2013:20.
Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm. 44 s.

Nyckelord
lax, laxing, arthybridisering, öring, genetik, bevarande

Rapporten kan laddas ned från
<http://epsilon.slu.se/>

E-post
Stefan.Palm@slu.se

Rapportens innehåll har granskats av:

Jan Nilsson, Institutionen för vilt, fisk och miljö, SLU
Håkan Jansson, Örnsköldsviks kommun (tidigare vid Laxforskningsinstitutet,
Älvkarleby)

Finansiärer:
Havs- och Vattenmyndigheten
Mörrums Kronolaxfiske, Sveaskog AB
WWF
Göte Borgströms Stiftelse

Framsida: Flugfiske från ”Parkinson-bryggan”. Foto: Mörrums Kronolaxfiske.
Baksida: Vy över pool 15-16. Foto: Mörrums Kronolaxfiske.

**Havs
och Vatten
myndigheten**

**Mörrums
Kronolaxfiske**



Sammanfattning

Syftet med denna studie har varit att DNA-analysera ett större material av laxfisk från Mörrumsån för att:

- få en bättre bild av hur stor andel felbedömda arthybrider med öring, s.k. laxingar, som förekommit bland vuxen "lax" från olika år och fångstmånader,
- uppskatta den totala andelen laxing bland all vuxen laxfisk i Mörrumsån (lax, laxing, öring),
- identifiera genetiskt avvikande lax ("felvandrare"), samt
- undersöka hur stora genetiska förändringar som skett i åns laxbestånd sedan 1960-talet och om det finns tecken på genetisk påverkan av felvandrad lax från andra vattendrag.

Bakgrund till denna analys är att en tidigare genetisk pilotstudie av vuxen lax från Mörrumsån hösten 2011 gav förvånande och oroväckande resultat. En betydande andel (ca 20 %) av den förmodade laxen visade sig då vara arthybrider med öring, s.k. laxingar. Dessutom bar en hög andel (10-20 %) av de rena laxarna på genuppsättningar som förväntas vara mycket ovanliga bland lax född i Mörrumsån, vilket indikerade att det handlade om felvandrad lax från andra vattendrag. Resultaten var dock baserade på ett litet antal fiskar från ett enstaka år.

I denna utökade studie har vi funnit att den totala andelen arthybrider bland förmodad lax från åren 1961, 1985 och 2004-2012 var klart lägre (ca 6 %) än i pilotstudien från 2011 (ca 20 %). Denna skillnad beror i första hand på att det förekommer betydligt färre felbedömda arthybrider i fångster av nystigen blanklax i maj-juni än under de efterföljande fiskemånaderna (då fisken från pilotstudien 2011 var insamlad). En trolig förklaring till att andelen felbedömda laxar ökat under säsongerna är att laxingen i Mörrumsån, i likhet med öringen, uppvisar en senare lekvandringstid än laxen.

Baserat på sportfiskestatistik, fiskräkningsdata och DNA-resultat har vi beräknat att andelen laxing bland all vuxen laxfisk i Mörrumsån kan ha varit omkring 10 % under de senaste åren. En så hög andel arthybrider i ån kan ge betydande produktionsförluster genom "spolierade lekar" när de i princip sterila laxingarna blandar sig i laxens och öringens lek. För en riktig riskanalys behövs dock bättre kunskap om laxingarnas lekbeteende och reproduktiva framgång.

Även andelen förmodat felvandrad lax (2-3 % under perioden 2004-2012) visade sig vara lägre än i pilotstudien baserad på sent fångad lax från 2011 (10-20 %). De

flesta genetiskt avvikande laxar var fångade sent under säsongerna vilket kan förklara den höga andelen i det likaledes sent fångade materialet från 2011. Samtidigt har vi kunnat observera små genetiska förändringar, som tillsammans med en ökad genetisk variationsgrad sedan 1960-talet tyder på att "främmande gener" till viss del har tillförts Mörrumsåns laxbestånd. Det är dock oklart när och hur denna genetiska påverkan har ägt rum.

Abstract

A previous pilot study of adult salmon sampled 2011 in River Mörrumsån, southern Sweden, yielded surprising and alarming results. A significant proportion (c. 20 %) of the putative salmon turned out to be hybrids with sea trout, despite that experienced personnel had handled the fish. Additionally, a high proportion (10-20 %) of the pure salmon (confirmed with DNA) carried genotypes expected to be very rare among salmon from the river, indicating that those individuals were "strays" from other rivers.

However, the above results were based on a low number of fish collected late within a single year. In order to allow general conclusions, a more comprehensive genetic survey was needed. Purposes of the present study were thus to genetically analyze a considerably larger material in order to:

- obtain a better picture of the percentage hybrids occurring among adult "salmon" collected in different years and months,
- to estimate the total hybrid proportion among all adult salmonids,
- to identify and estimate the proportion of salmon strays, and
- to study temporal genetic change in the R Mörrumsån salmon population since the 1960s, including signs of genetic impact from strayed salmon.

The proportion of salmon-trout hybrids among putative salmon in the extended material from 1961, 1985, and 2004-2012 was lower (c. 6%) than in the pilot study from 2011 (c. 20 %). The reason seems to be a considerably lower proportion of hybrids during the salmon spawning run peak (May-June) than in the subsequent fishing months (July-October). One reason for this seasonal variation may be that the hybrids, like the sea trout, exhibit a later spawning run time than the salmon in R. Mörrumsån.

From catch statistics and fish counting data combined with DNA-results, we estimated the proportion of species hybrids among all ascending salmonids (salmon, trout, and hybrids combined) to have increased to >10 % in recent years. Such a high proportion may result in a significant production loss due to "wasted reproductive effort" when effectively sterile hybrid males spawn with salmon and trout females. A more informed risk analysis is warranted, however, based on better knowledge of breeding the behavior and reproductive success of hybrids under natural or semi-natural conditions.

The estimated proportion of salmon strays (2-3 %) was clearly lower than in the previous pilot study (10-20%). A clear majority of the putative strays from different

sampling years was caught late during the season (September-October), which may explain the high proportion of strays among the equally late caught salmon in 2011. At the same time, small but significant genetic changes in combination with evidence of increased genetic variability over time indicated that "foreign genes" have been introduced into the salmon population since the 1960s, although it remains largely unclear when and how this gene flow has occurred.



Flugfiske i pool 1 (fly-fishing in pool 1). Foto: Mörrums Kronolaxfiske

Innehållsförteckning

| | | |
|----------|--|-----------|
| 1 | Inledning | 1 |
| 2 | Material & metoder | 4 |
| 2.1 | DNA-analyser | 5 |
| 2.2 | Statistiska analyser av genetiska data (lax) | 6 |
| 3 | Resultat | 9 |
| 3.1 | Genetiska artbestämningar | 9 |
| 3.1.1 | Total förekomst av laxing i Mörrumsån | 16 |
| 3.1.2 | Genetiskt ursprung hos laxingar | 19 |
| 3.2 | Genetiska analyser av lax | 20 |
| 3.2.1 | Genetiskt avvikande lax | 21 |
| 3.2.2 | Ursprung hos felvandrad lax | 25 |
| 3.2.3 | Genetiska förändringar | 25 |
| 4 | Diskussion | 29 |
| 4.1 | Laxingar – förekomst, uppkomst och effekter | 29 |
| 4.2 | Felvandrare och genetiska förändringar hos lax | 37 |
| 4.3 | Kunskapsbehov och framtida studier | 39 |
| | Erkännanden | 41 |
| | Referenser | 42 |

1 Inledning

Mörrumsån som mynnar i Blekinge hyser ett unikt och skyddsvärt bestånd av lax (*Salmo salar*). Under de senaste 10-15 åren har tätheterna av ung lax i ån sjunkit gradvis, och även fångsterna av vuxen lax har varit vikande. Denna trend står i kontrast till den positiva utveckling som ägt rum i flera Norrländska vildlaxälvar sedan 1990-talets mitt, då omfattande havsfiske och kraftiga utbrott av reproduktionsstörningen "M74" fick framtiden att se mycket mörk ut för den vilda östersjö-laxen.

I samband med en mindre studie av M74-relaterade halter av tiamin (vitamin B1) hos ett begränsat antal lekmogna laxar fångade i Mörrumsån hösten 2011 togs även vävnadsprov för genetisk analys. Syftet var att undersöka om somliga av laxarna i studien var "felvandrare" (eng. *strayers*) från andra vattendrag. Analyserna, som först genomfördes av Finska vilt- och fiskeriforskningen och därefter replikerades med oberoende vävnadsprov på Sötvattenslaboratoriet (SLU Aqua), gav både förvånande och oroväckande resultat.

En anmärkningsvärt hög andel av de riktiga laxarna i tiaminstudien bar på genetiska uppsättningar som är ovanliga bland lax född i Mörrumsån. Den mest närliggande tolkningen var att dessa avvikande laxar utgjorde "felvandrade" individer från andra vattendrag.

Utöver den höga andelen felvandrare bland de provtagna avelsfiskarna, visade DNA-analyserna dessutom att av totalt 27 förmodade laxar var i själva verket fem av hanarna hybrider med öring (s.k. laxingar). Senare visade det sig också att dödligheten bland just dessa hanars avkomma (rom/yngel) var mycket hög – ett i sig väntat resultat då tidigare studier visat att laxinghanar är i det närmaste sterila.

De närbesläktade arterna lax (*S. salar*) och öring (*S. trutta*) påträffas ofta i samma vattendrag där de normalt håller sig reproduktivt åtskilda via skillnad i lektid, lek-

beteende och val av lekområden (Heggberget et al. 1988). Det händer att lax och öring korsar sig spontant, men under naturliga förhållanden tycks sådan arthybridisering vara mycket ovanlig (Verspoor et al. 2005).

Förekomst av laxing i Mörrumsån är dock inget nytt fenomen. Redan under 1960-talet anger exempelvis författaren Hans Lidman (1962, sid. 75) att "bastarder mellan lax och öring ... inte [är] ovanliga" och att sådana "säkerligen förekommit i Mörrumsån sen långt tillbaka i tiden". Andelen arthybrider bland vuxen förmodad lax i ovanstående "pilotstudie" - ca 40 % bland hanar, 20 % bland båda könen - var dock oväntat hög. Noterbart var också att ett flertal personer med långvarig erfarenhet av laxodling och fiske i Mörrumsån var med och hanterade den vuxna "lax" som ingick i undersökningen; endast för en av hanarna (laxing enl. senare DNA-analys) fanns misstanke om att det kunde röra sig om en arthybrid. I övriga fall rådde ingen tveksamhet om att det handlade om lax.

De höga andelarna av laxing och genetiskt främmande lax i pilotstudien 2011 var oroande ur såväl ett bevarande- som fiskevårdsperspektiv. En hög andel laxing kan förväntas resultera i minskad naturlig produktion när dessa arthybrider deltar i laxens och havsöringens lek. Likaså finns risk för att felvandring av lax på onaturligt höga nivåer leder till att den genetiska sammansättningen i Mörrumsåns laxbestånd förändras påtagligt. En hög andel främmande lax som korsar sig med infödda individer kan dessutom leda till nedsatt naturlig produktion eftersom avkomman förväntas vara sämre genetiskt anpassad till den lokala miljön.



Hybridhane (ursprungligen bedömd som lax). Foto: Mörrums Kronolaxfiske

Samtidigt var ovanstående resultat baserade på ett lågt antal fiskar från ett enstaka år fångade sent under säsongen. För att kunna dra några mer långtgående eller generella slutsatser behövdes en fördjupad och utökad undersökning. Syftet med denna studie har varit att, med hjälp av genetisk analys av tidigare insamlade fjällprover och nytt material, erhålla bättre kunskap om förekomst av laxingar och genetiskt främmande lax i Mörrumsån, vilket behövs för en korrekt lägesbeskrivning. Följande frågor har stått i fokus:

- Hur stort inslag av felklassade laxingar förekommer bland vuxen "lax" som provtagits i Mörrumsån under en längre tidsperiod (olika år och delar av fiske-säsongerna)?
- Hur stor andel av all laxfisk i ån består av laxing?
- Hur stort inslag av genetiskt avvikande "felvandrare" har förekommit bland lax som vandrat upp i Mörrumsån under olika år och månader?
- Hur stora genetiska förändringar har skett i Mörrumsåns laxbestånd sedan 1960-talet, och finns det tecken på att dessa förändringar kan återspegla omfattande felvandring?



Hybridhane (ursprungligen bedömd som lax). Foto: Mörrums Kronolaxfiske

2 Material & metoder

Studien omfattar genetisk analys av DNA från fjäll- eller fenprov från sammanlagt 946 individer av varierande storlek och ålder fångade i Mörrumsån 1961-2012, bedömda vid fångsten som lax, laxing eller öring (tabell 1). Samtliga fjäll i Sötvattenslaboratoriets arkiv från vuxna "laxar" och "laxingar" fångade och provtagna under 2000-talet (2004-2012) har inkluderats i analysen.

Bland den vuxna fisken från 2011 ingår även individerna från den då genomförda tiaminundersökningen. Som jämförelse har även äldre fjällprov av vuxen "lax" från Mörrumsån 1961 och 1985 inkluderats. Av Tabell 1 framgår att antalet undersökta fiskar varierar påtagligt mellan olika år, vilket återspeglar variation i fångster samt hur stor andel av fisken som fjällprovtagits. Under 2012 togs, utöver fjällprov, även ett större antal fenprov för DNA-analys av vuxen fisk i samband med manuella kontroller i Mariebergs fisktrappa. I materialet från Marieberg detta år inkluderades även ett större antal förmodade öringar i syfte att också erhålla ett underlag av andelen felbedömningar av denna "art", samt för att kunna bedöma totala andelen laxing bland samtlig vuxen laxfisk¹.

För att uppskatta hur stor andel av den unga laxfisken född i ån som utgörs av laxingar har DNA-analyser genomförts av 265 smolt provtagna under senare år (tabell 1). De senare proverna har samlats in och analyserats inom ramen för projekt "Indexvattendrag Mörrumsån", vilket drivs sedan 2009 av SLU-Aqua i samarbete med Mörrums Kronolaxfiske som en del av EU:s datainsamlingsprogram. Även en mindre genetisk analys av laxfiskungar (stirr) har ingått; sammanlagt 54 stirr fångade med elfiske på olika lokaler hösten 2012, som efter fångsten bedömts vara lax, laxing eller öring, har artbestämts på samma vis som vuxen fisk och smolt.

1. Med laxfisk avses i denna rapport arterna lax och öring (inklusive deras hybrider).

Tabell 1. Antal DNA-analyserade laxfiskar (vuxna ,smolt, stirr) från Mörrumsån per fångstår.

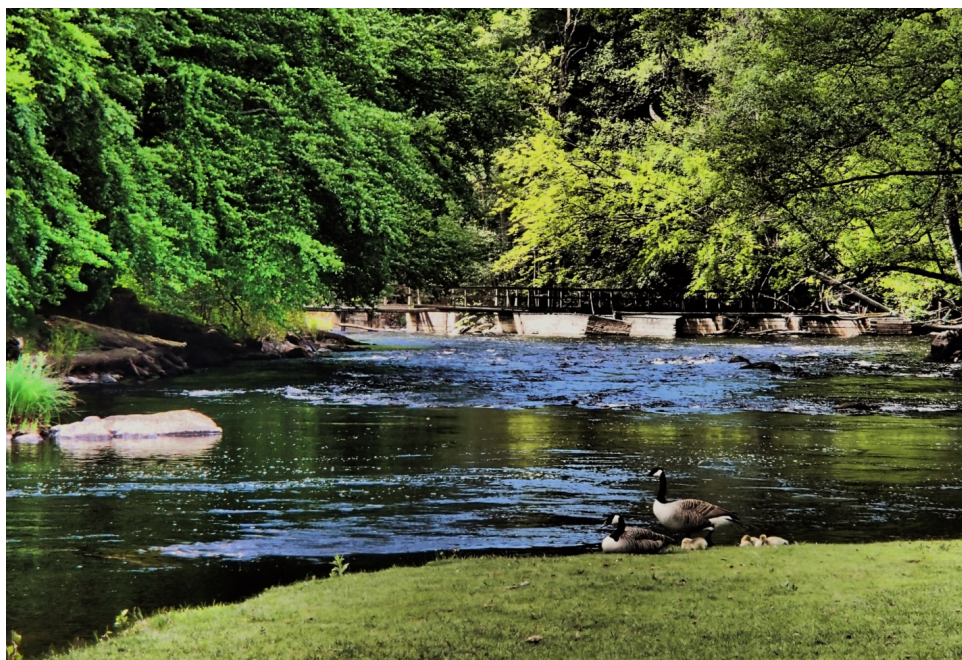
| Fångstår | Morfologisk artbedömning | | | Summa | Vävnad |
|-------------------|--------------------------|--------|-------|-------|----------------|
| | Lax | Laxing | Öring | | |
| <i>Vuxen fisk</i> | | | | | |
| 1961 | 48 | 0 | 0 | 48 | fjäll |
| 1985 | 59 | 0 | 0 | 59 | fjäll |
| 2004 | 39 | 1 | 0 | 40 | fjäll |
| 2005 | 33 | 0 | 0 | 33 | fjäll |
| 2006 | 40 | 0 | 0 | 40 | fjäll |
| 2007 | 31 | 7 | 0 | 38 | fjäll |
| 2008 | 21 | 3 | 0 | 24 | fjäll |
| 2009 | 51 | 19 | 0 | 70 | fjäll |
| 2010 | 13 | 0 | 0 | 13 | fjäll |
| 2011 | 42 | 4 | 1 | 47 | fjäll + muskel |
| 2012 | 104 | 20 | 91 | 215 | fena + fjäll |
| Alla år | 481 | 54 | 92 | 627 | |
| <i>Smolt</i> | | | | | |
| 2010 | 44 | 4 | 1 | 49 | fena |
| 2011 | 31 | 4 | 0 | 35 | fena |
| 2012 | 106 | 4 | 71 | 181 | fena |
| Alla år | 181 | 12 | 72 | 265 | |
| <i>Stirr</i> | | | | | |
| 2012 | 35 | 7 | 12 | 54 | fena |
| <i>Totalt</i> | 697 | 73 | 176 | 946 | |

2.1 DNA-analyser

Samtliga individer som ursprungligen bedömts vara lax eller laxing har genotypbestämts för 18 s.k. mikrosatelliter, högvariabla genetiska markörer i cellkärnans DNA där de olika anlagsvarianterna utgörs av fragment av olika längd. De mikrosatelliter som studerats betecknas *Ssa407* (Cairney et al. 2000), *SSsp3016* (Gilbey et al. 2004), *SSaD157* (King et al. 2005), *Ssa289*, *Ssa14* (McConnell et al. 1995), *Ssa85*, *Ssa197*, *Ssa171*, *Ssa202* (O'Reilly et al. 1996), *SSsp1605*, *SSsp2201*,

SSsp2210, *SSsp2216*, *SSspG7* (Paterson et al. 2004), *SsOsl85*, *SsOsl311*, *SsOsl417* och *SsOsl438* (Slettan et al. 1995). De laborativa analyserna finns till stora delar beskrivna av Palm et al. (2008) och ytterligare teknisk information kan erhållas vid förfrågan.

Två av mikrosatelliterna (*Ssa85* och *Ssa197*) som används rutinmässigt vid Sötvattenslaboratoriet i studier av både lax och öring uppvisar i det närmaste icke-överlappande längdfördelningar för anlagsvarianterna inom respektive art. Laxingar kan därför med hög säkerhet identifieras, då dessa är samtidigt heterozygota (allodiploida) för båda markörerna – de bär på ett kortare "öring-" och ett längre "laxfragment" i respektive mikrosatellit. Vid analys av förmodade öringar har i denna studie endast *Ssa85* och *Ssa197* analyserats (ej övriga "öringmarkörer") då syftet endast varit att identifiera felbedömda individer (laxingar eller laxar).



Vid Hönebygget en sommardag. Foto: Mörrums Kronolaxfiske

2.2 Statistiska analyser av genetiska data (lax)

De individer som efter initial DNA-analys visat sig vara lax analyserades statistiskt med avseende på inslag av potentiella felvandrare och genetiska förändringar

över tid. Programmet FSTAT (Goudet 1995) användes för beräkningar av genetisk variationsgrad och s.k. *F*-statistik.

Graden av genetisk likhet/olikhet mellan stickprov av vuxen lax och smolt från olika insamlingsår (1961-2012) illustrerades även grafiskt med ett dendrogram ("släktskapsträd") baserat på data för sju mikrosatelliter som tidigare studerats hos laxbestånd runt hela Östersjön, svenska västkusten och Vänern (Palm et al. 2008, 2011, 2012; opubl. data). Det aktuella dendrogrammet konstruerades med programmet PHYLIP (Felsenstein 2005) och var av typen "neighbor-joining" baserat på parvisa "chord-distance".

De genetiska skillnaderna mellan de olika laxbestånden kring Östersjön (och svenska västkusten) är tydliga men inte tillräckligt stora för att utifrån ett begränsat antal genetiska markörer direkt kunna identifiera ursprunget för enskilda laxar. Istället behövs sannolikhetskalkyler. Eventuell avkomma till tidigare felvandrad fisk som korsat sig med lax från Mörrumsån, vars genotyper inte nödvändigtvis "passar in" på någon befintlig/kartlagd laxpopulation, kan dessutom vara svåra att särskilja från såväl felvandrare som lokalt född lax.



Öring (korrekt bedömd). Foto: Mörrums Kronolaxfiske

Andelen felvandrad lax uppskattades med två olika beräkningsmetoder, vars resultat jämfördes och kombinerades. Dels identifierades laxar med generellt sett "avvikande genotyper", d.v.s. individer med kombinationer av anlagsvarianter över samtliga 18 mikrosatelliter som förväntas vara ovanliga bland laxar födda i Mörrumsån. Med programmet GENECLASS 2 (Piry et al. 2004) beräknades sannolikheten att en given lax härstammade från Mörrumsåns "genpool" genom att jämföra individen med en referensfördelning bestående av datorsimulerade genotyper, i sin

tur baserade på data för verkliga laxsmolt födda i Mörrumsån (enl. Paetkau et al. 2004).

Inslaget av främmande lax från olika stammar beräknades också med hjälp av s.k. mixed-stock analys (MSA) och programmet ONCOR (Kalinowski et al. 2007). För dessa analyser användes samma genetiska referensdatabas som ovan (sju mikrostalliter). I databasen ingår även ett stickprov av elfiskad stirr från Mörrumsån (2003) som vid analyserna med ONCOR utökades med motsvarande data för laxsmolt (2010-2012). Med samma program skattades även det mest sannolika ursprunget för varje enskild individ (s.k. individuell ursprungsanalys eller assignment, IA).

De genetiska skillnaderna mellan lax från Mörrumsån och Emån är mycket små, och initiala test med programmet visade på betydande svårigheter att åtskilja individer från de båda vattendragen. I samtliga analyser med ONCOR (MSA och IA) har dessa två stammar därför slagits samman till en gemensam s.k. "rapportgrupp". För att minska graden av statistisk osäkerhet har även stammar från andra geografiska områden slagits samman (all vild resp. odlad lax från Bottniska viken, etc.).



När kabbelekan blommar brukar blanklaxen stiga i Mörrumsån... Foto: Mörrums Kronolaxfiske

3 Resultat

3.1 Genetiska artbestämningar

Resultat efter DNA-baserad artbestämning² av samtliga vuxna laxfiskar, smolt och stirr återges i tabell 2. Bland vuxen fisk observerades den högsta andelen korrekta artbedömningar bland förmodade öringar (98 %), medan motsvarande andel för lax var något lägre (93 %). Den lägsta andelen korrekt artbedömda individer återfanns bland förmodad laxing där endast 72 % av de morfologiska artbedömningarna kunde bekräftas med DNA, och där en majoritet av de felbedömda individerna visade sig vara öring (tabell 2).

Totala inslaget av laxing bland förmodad lax (6 %) var betydligt lägre än i tiaminundersökningen 2011, där motsvarande andel var ca 20 % (5 laxinghanar utav 27 förmodade laxar av båda könen). Bland laxingen (enl. DNA) i denna utökade studie återfanns dessutom individer av båda könen (45 % hanar, 55 % honor). En storleksjämförelse av honor respektive hanar (efter DNA-analys) visar att laxingens storlek (medelvikt och -längd) ligger mellan laxens och öringen (figur 1).

Sex av de sammanlagt 72 vuxna fiskar (ca 8 %) som efter DNA-analys identifierats som arthybrider befanns vara förmodat triploida då de bar på tre, istället för normala två, arvsanlag i de "diagnostiska" mikrosatellitmarkörer som studerats. I samtliga fall utgjordes två av de tre anlagsvarianterna hos dessa fiskar av "laxanlag" medan det tredje var ett "örlaganlag". Dessa fiskar kan utgöra avkomma efter återkorsning mellan laxing och lax (se diskussionsdelen) och har därför genomgående slagits samman med övriga laxingar i nedanstående analyser.

2. Med art avses i denna rapport även arthybrider (laxingar)



Lax-smolt (korrekt bedömd). Foto: Mörrums Kronolaxfiske

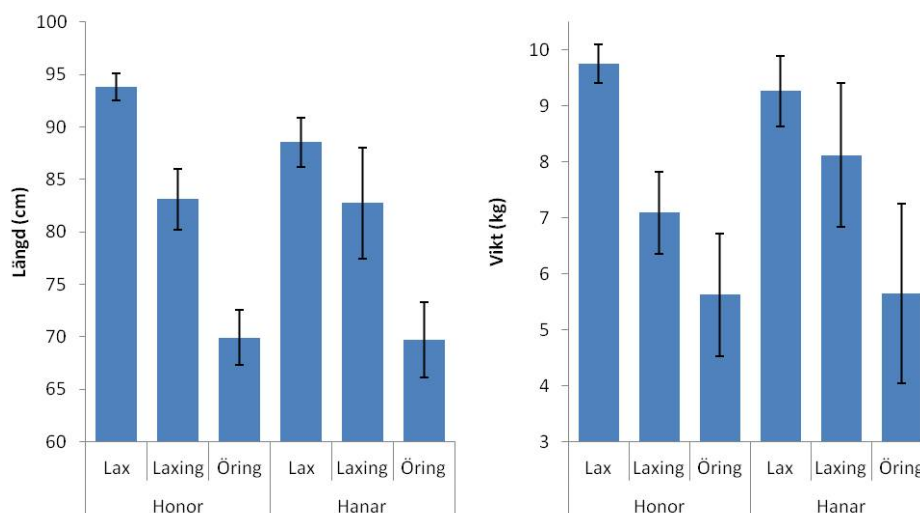


Hybrid-smolt (ursprungligen bedömd som lax). Foto: Mörrums Kronolaxfiske



Öring-smolt (korrekt bedömd). Foto: Mörrums Kronolaxfiske

Bland DNA-analyserade smolt visade sig endast en av 12 bedömda laxingar vara korrekt bedömd – de flesta (83 %) av de förmodade arthybriderna var i själva verket lax. Andelen korrekta bedömningar var betydligt högre bland smolt klassade som lax eller öring (tabell 2).



Figur 1. Medellängd respektive -vikt (± 1.96 S.E.) hos vuxen lax, laxing och öring från denna studie (artbestämd med DNA).

Ett liknande resultat erhöles för DNA-analyserade sturr. Av totalt 35 förmodade laxsturr visade sig samtliga (100 %) vara lax efter DNA-analys, medan fyra av sju förmodade laxingar (57 %) samt 11 av 12 öringar (92 %) visade sig vara korrekt bestämda. De tre felklassade "laxingarna" var samtliga lax, medan den felklassade "öringen" var en laxing (tabell 2). Inga triploida laxingsmolt eller -sturr observerades.

Andelen korrekta artbestämningar kan tänkas bero på vem som artbedömt fisken. En jämförelse genomfördes för vuxen fisk från 2000-talet mellan bedömningar gjorda av sportfiskare respektive av personal vid Mörrums Kronolaxfiske. Totalt sett var andelen felaktigt artbedömda fiskar (samtliga arter) identisk mellan de båda grupperna av bedömare (10 %) medan andelen felbedömningar bland förmodad lax var lägre i den sportfiskade delen av materialet (7 % jämfört med 15 %). Anledningen till denna skillnad är emellertid knappast att sportfiskare är bättre än Kronolaxfiskets personal på att bedöma arttillhörighet – snarare tycks skillnaden återspegla att en större andel av de sportfiskade "laxarna" fångats under blanklaxfisket (maj-juni) medan den fisk som provtagits vid manuell kontroll och avelsfiske har fångats senare under säsongen (augusti-oktober).

Tabell 2. Jämförelse mellan ursprunglig morfologisk bedömning av "art" och resultat från artbestämning med DNA. Materialen från samtliga insamlingsår är kombinerade (se tabell 1).

| Morf. artbedömning | Artbestämning med DNA (andel) | | | Summa |
|---|-------------------------------|-----------|-----------|-------|
| | Lax | Laxing | Öring | |
| <i>Vuxen fisk (1961, 1985, 2004-2012)</i> | | | | |
| Lax | 445 (93 %) | 31 (6 %) | 5 (1 %) | 481 |
| Laxing | 3 (6 %) | 39 (72 %) | 12 (22 %) | 54 |
| Öring | 0 (0 %) | 2 (2 %) | 90 (98 %) | 92 |
| Summa | 448 | 72 | 107 | 627 |
| <i>Smolt (2010-2012)</i> | | | | |
| Lax | 177 (98 %) | 4 (2 %) | 0 (0 %) | 181 |
| Laxing | 10 (83 %) | 1 (8 %) | 1 (8 %) | 12 |
| Öring | 2 (3 %) | 4 (6 %) | 66 (92 %) | 72 |
| Summa | 189 | 9 | 67 | 265 |
| <i>Stirr (2012)</i> | | | | |
| Lax | 35 (100 %) | 0 (0 %) | 0 (0 %) | 35 |
| Laxing | 3 (44 %) | 4 (56 %) | 0 (0 %) | 7 |
| Öring | 0 (0 %) | 1 (8 %) | 11 (92 %) | 12 |
| Summa | 38 | 5 | 11 | 54 |

Av figur 2 framgår hur andelen felklassad vuxen "lax" (laxing enligt DNA-analys) varierar mellan maj-oktober i materialet från 2000-talet (2004-2012). En markant skillnad kan observeras mellan maj-juni, där andelen felklassade fiskar endast uppgår till några få procent, och efterföljande månader där andelen är avsevärt högre. Andelen laxing bland bedömd "lax" fångad i maj-juni (2 %) respektive i juli-oktober (17 %) är klart statistiskt signifikant ($P < 0,0001$; Fisher's exakta test), vilket också framgår av konfidensintervallen (figur 2).

Även figur 3 visar andelen felbedömd lax per månad, men denna gång med avseende på olika fångstmetoder. Åter framgår att andelen laxing bland förmodad lax varit nära noll under blanklaxfisket i maj-juni, medan den stigit till betydligt högre nivåer under senare delen av säsongen. Däremot finns inga tecken på någon systematisk skillnad i andelen felbedömningar gjorda av sportfiskare respektive personal vid Kronolaxfisket.

Bland de äldre fjällprover som DNA-analyserats (från 1961 och 1985) var andelen felbedömda "laxar" mycket låg – ingen laxing kunde identifieras bland de totalt 107 individerna från dessa år (endast en öring från 1961). För prover insamlade i maj-juni fanns ingen statistisk skillnad avseende andelen felklassningar ("lax" som enl. DNA är laxing) mellan åren 1961/1985 och 2000-talet (0 % vs. 2 %; $P=0,58$; Fisher's exakta test), medan en motsvarande jämförelse för fångstmånaderna juli-oktober indikerade en signifikant högre andel felbedömda fiskar under senare år (0 % vs. 17 %; $P=0,03$). Andelen laxing i tiaminförsöket 2011 (ca 20 %) framstår därmed inte som anmärkningsvärt hög i jämförelse med annan "lax" fångad sent på säsongen.

Figur 4 illustrerar andelen laxing bland vuxen fisk ursprungligen bedömd som lax, uppdelad på olika fångstår och delar av fiskesäsongen. Även om andelen felbedömda laxar kan ha varierat under 2000-talet är de enskilda skattningarna baserade på få fiskar och behäftade med stora osäkerheter. Någon statistiskt signifikant årsvariation kunde heller inte påvisas för varken maj-juni ($P=0,12$) eller juli-oktober ($P=0,50$) när variationen i andelen felbedömningar under 2000-talet utvärderades med hjälp av exakta kontingenstest (programmet RxC; Mark P. Miller, opubl.).



Lax-stirr (ursprungligen bedömd som hybrid). Foto: Mörrums Kronolaxfiske



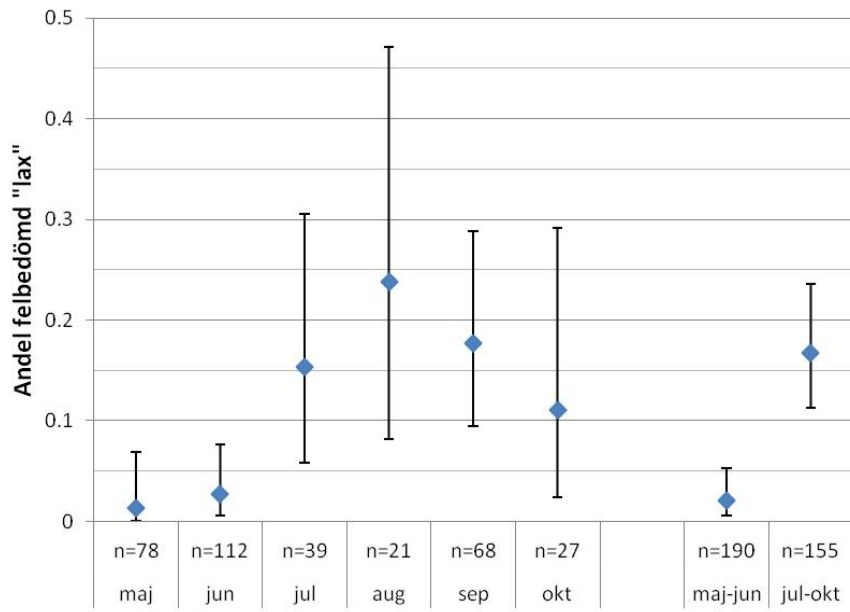
Lax-stirr (korrekt bedömd). Foto: Mörrums Kronolaxfiske



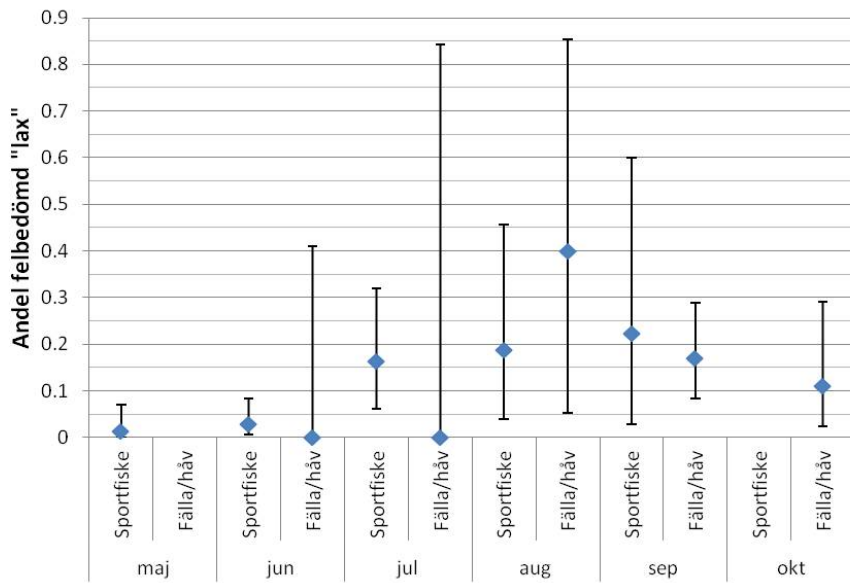
Hybrid-stirr (korrekt bedömd). Foto: Mörrums Kronolaxfiske



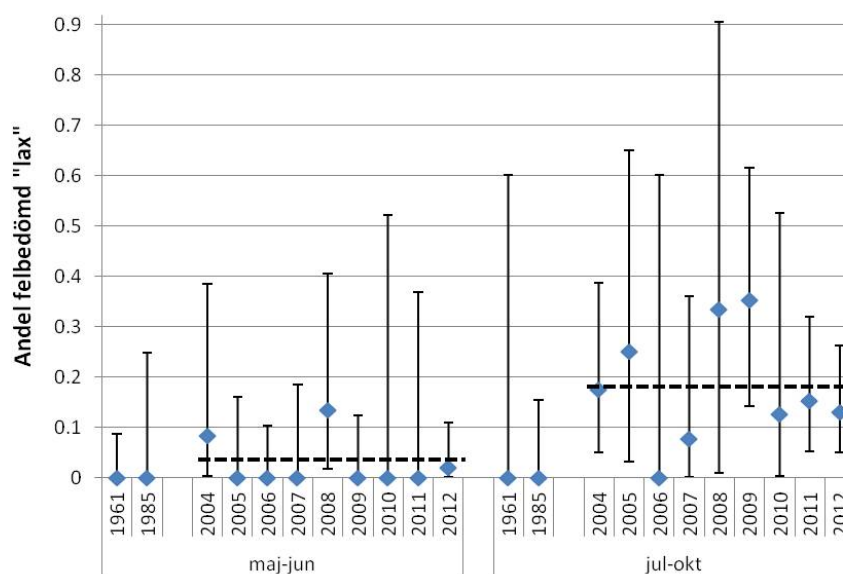
Öring-stirr (korrekt bedömd). Foto: Mörrums Kronolaxfiske



Figur 2. Vuxen fisk ursprungligen bedömd som lax per fångstmånad (maj-oktober), som efter DNA-analys visat sig vara laxing (andel med 95 % exakta Binomiala konfidensintervall). Till höger ges även totala andelen felklassad "lax" för maj-juni samt juli-oktober. Endast fisk från 2000-talet (2004-2012) är inkluderad. *n* = antal fiskar.



Figur 3. Andel felaktigt artbedömd "lax" (laxing enl. DNA) uppdelad per månad och fiskemetod/bedömare. Endast vuxen fisk från 2000-talet är inkluderad.



Figur 4. Andelen felaktigt artbestämd "lax" (laxing enl. DNA) fångad tidigt (maj-juni) respektive sent (juli-oktober) under olika år. Fångster från sport-, resp. fäll- och avelsfiske är sammanslagna. De streckade linjerna markera oviktade medelvärden för 2000-talet (0,03 resp. 0,18).

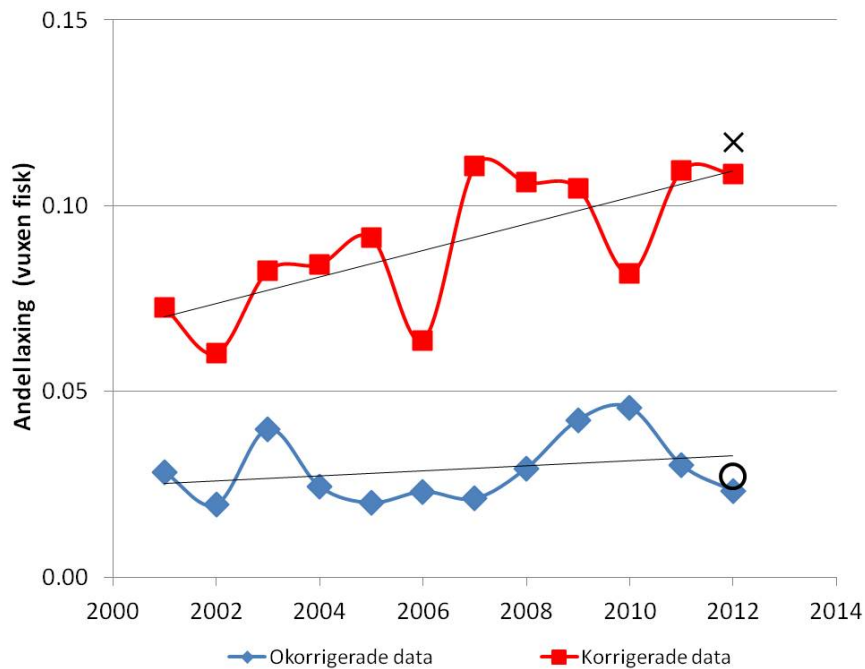
3.1.1 Total förekomst av laxing i Mörrumsån

Ovanstående resultat visar att andelen felbedömd lax varit klart högre under senare delen av fiskesäsongen under 2000-talet. Detta säger dock inte hur stor total mängd laxingar som vandrat upp i Mörrumsån. För en grov uppskattning av hur stor den totala andelen laxing bland all vuxen fisk kan ha varit utgick vi ifrån sportfiskets inrapporterade fångster för perioden 2001-2012.

Det inrapporterade antalet lax, laxing och öring per månad och år korrigerades med hänsyn till ovanstående DNA-resultat för olika delar av fiskesäsongen (tabell 2, figur 2). Fångststoppgifter från maj-oktober användes för att reducera inslaget av övervintrande lekfisk från föregående år (kelt) samt nystigna öringar ("blänkare") som vandrat upp i ån för att näringssöka tidigt under säsongen.

I figur 5 ges okorrigerade och korrigerade andelen laxingar per år i sportfisket. Okorrigerade andelen inrapporterad laxing bland all laxfisk har varierat strax under 5 % under hela 2000-talet. När artbedömningarna korrigerades med avseende på felbedömningar blev den beräknade andelen laxing högre; från att under 2001-2006 ligga strax över 5 % steg den fr.o.m. 2007 (med undantag för 2010) till över 10 % (figur 5). Anledningen till denna ökning av andelen laxing i sportfiskets totalfångst beror i första hand på att den "lax" som inrapporterats fångats allt se-

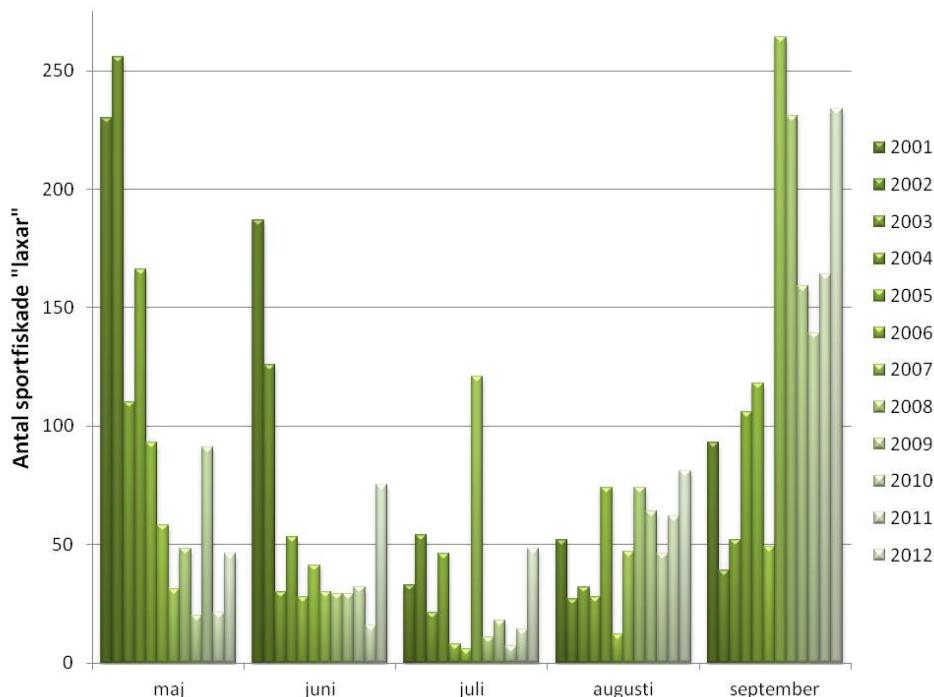
nare under åren (figur 6). I enlighet med ovanstående DNA-resultat (figur 2) har därmed också den beräknade andelen laxingar (felbedömda laxar) i sportfiskets fångster ökat.



Figur 5. Andel laxing bland all vuxen laxfisk som fångats vid sportfiske i Mörrumsån 2001-2012 (maj-oktober). Blå kurvan anger ursprungliga andelen inrapporterade arthybrider, medan röda kurvan ger motsvarande andel efter korrigering för felbedömningar enligt DNA-analyser med hänsyn till när under säsongen fisken fångats. I figuren ges även motsvarande okorrigerade (O) och korrigerade (X) andelar av laxing som 2012 vandrade uppströms förbi fisktrappan i Marieberg.



Hybrid (ursprungligen bedömd som lax). Foto: Mörrums Kronolaxfiske



Figur 6. Inrapporterade sportfiskefångster av "lax" i Mörrumsån, 2001-2012 (maj-september). En relativt stor och med tiden ökande andel av dessa fiskar har återutsatts via s.k. "catch and release".

För säsongen 2012 har även en oberoende skattning av andelen vuxna laxingar beräknats utifrån uppgifter som samlats in i Mariebergs fisktrappa (data från Henric Persson, Mörrums Kronolaxfiske). I trappans övre del finns en automatisk fiskräknare utrustad med filmkamera vilket gör det möjligt att bedöma art, kön samt storlek för fisken som passerat. För individer där art eller kön var svårt eller omöjligt att bedöma antogs att andelen lax/laxing/öring var densamma som bland övriga individer som passerade samma månad.

Beräknat antal fiskar av respektive art som passerade Marieberg 2012 före och efter korrigering enligt DNA-resultat återfinns i tabell 3. Eftersom i princip all fisk (99,5 %) passerade Marieberg under juli-oktober ökade andelen laxing i materialet markant efter omräkningen – från ca 3 till 12 %. Detta resultat är dock helt i linje med motsvarande skattningar för sportfisket samma år, vilket framgår av figur 5 där skattningarna från tabell 3 finns återgivna som jämförelse.

Tabell 3. Uppskattat antal laxfiskar per art/kön som enligt kamerabilder och några antaganden för svårbedömda fiskar (se texten) vandrade uppströms förbi Marieberg 2012, före och efter korrigering av artantal med hjälp av resultat från DNA-baserade artbestämningar.

| Art | Kön | Före korrigering | Efter korrigering |
|--------|----------------|------------------|-------------------|
| Lax | Hane | 821 | 688 |
| | Hona | 590 | 494 |
| | Totalt (andel) | 1410 (56 %) | 1182 (47 %) |
| Laxing | Hane | 44 | 171 |
| | Hona | 24 | 123 |
| | Totalt (andel) | 68 (3 %) | 293 (12 %) |
| Öring | Hane | 452 | 458 |
| | Hona | 568 | 565 |
| | Totalt (andel) | 1020 (41 %) | 1023 (41 %) |
| Summa | | 2498 | 2498 |

3.1.2 Genetiskt ursprung hos laxingar

För att närmare undersöka ursprunget hos de smolt och vuxna arthybrider som identifierats gjordes några jämförelser baserade på de två mikrosatelliter som används vid artbestämningarna. I ett första steg jämfördes förekomsten av samtliga olika anlagsvarianter (både "lax-" och "öringanlag") mellan samtliga vuxna laxingar och laxingsmolt. Inga statistiskt signifikanta skillnader i anlagsfrekvenser kunde påvisas (exakta kontingenstest gav $P=0,95$ och $P=0,06$ för *Ssa85* resp. *Ssa197*, samt $P=0,22$ när resultaten slogs samman med "Fisher's metod") vilket innebär att det inte går att förkasta hypotesen att den vuxna laxingen, liksom laxingsmolten, är född i Mörrumsån.

I ett andra steg jämfördes anlagsfrekvenserna hos samtliga laxingar (vuxna och smolt sammanslagna) med de hos lax- och öringsmolt. I detta fall omfattade jämförelserna endast de anlagsvarianter som nedärvts från respektive föräldraart (d.v.s. de relativa frekvenserna av "öringanlag" bland hybriderna jämfördes med de hos öringsmolten och vice versa). Inte heller i dessa fall erhöles signifikanta genetiska skillnader (med Fisher's metod var $P=0,05$ för lax och $P=0,09$ för öring) vilket indikerar att den genetiska sammansättningen bland arthybridernas föräldrar inte avviker markant från övrig lax och öring som lekt i Mörrumsån under samma tid.

3.2 Genetiska analyser av lax

I detta avsnitt presenteras resultat baserade på analys av 18 mikrosatelliter hos individer som efter initial DNA-analys visat sig vara lax. Syften har varit att (a) identifiera avvikande genotyper (förmodade felvandrare) samt att (b) undersöka i vilken omfattning Mörrumsåns laxbestånd har förändrats genetiskt över tid.

Det material som analyserats består dels av vuxen fisk samt smolt (tabell 4). Statistiskt signifikanta avvikelser från de genotypproportioner som förväntas enligt Hardy-Weinbergs lag observerades för vuxen lax från 1961 och 2010-2012 samt hos smolt från 2011. Medan avvikelserna för den vuxna fisken utgjordes av färre heterozygota individer än förväntat ($F_{IS}>0$; tabell 4) bestod avvikelserna bland smolt från 2011 av ett överskott av heterozygoter ($F_{IS}<0$).

Tabell 4. Genetisk variation (genomsnitt för 18 mikrosatelliter) hos lax av olika ålder från olika år (1961, 1985, 2004-2012). n antal individer, H_E förväntad heterozygositet, A_R "allelic richness" (antal observerade anlagsvarianter med hänsyn taget till minsta stickprovets storlek, $n=12$). F_{IS} utgör ett mått på genomsnittliga avvikelserna från de genotyp-proportioner som förväntas enligt Hardy-Weinbergs lag ($F_{IS} > 0$ heterozygotunderskott; $F_{IS} < 0$ heterozygotöverskott).

| Stickprov/fångstår | n | H_E | A_R | F_{IS} | |
|---------------------------|-----|-------|-------|----------|-----|
| <i>Vuxen fisk (n=448)</i> | | | | | |
| 1961 | 47 | 0.73 | 6.0 | 0.04 | * |
| 1985 | 59 | 0.73 | 6.1 | 0.02 | |
| 2004 | 34 | 0.76 | 6.9 | 0.03 | |
| 2005 | 30 | 0.73 | 6.2 | 0.03 | |
| 2006 | 39 | 0.74 | 6.6 | -0.01 | |
| 2007 | 31 | 0.75 | 6.7 | 0.02 | |
| 2008 | 17 | 0.75 | 6.7 | -0.01 | |
| 2009 | 43 | 0.74 | 6.4 | -0.01 | |
| 2010 | 12 | 0.75 | 7.2 | 0.07 | * |
| 2011 | 37 | 0.78 | 7.5 | 0.06 | *** |
| 2012 | 99 | 0.75 | 6.7 | 0.02 | * |
| <i>Smolt (n=189)</i> | | | | | |
| 2010 | 49 | 0.74 | 6.6 | 0.00 | |
| 2011 | 35 | 0.75 | 7.2 | -0.04 | * |
| 2012 | 105 | 0.76 | 7.0 | 0.01 | |

* $P<0.05$; *** $P<0.001$

Medan ett heterozygotunderskott kan återspegla blandning av individer från genetiskt olika populationer eller årsklasser, kan heterozygotöverskott inställa sig om antalet föräldrar till den fisk som analyserats har varit lågt och/eller när samma föräldrar härstammar från flera genetiskt olika populationer (d.v.s. avkomman kan delvis bestå av stamhybrider).

3.2.1 Genetiskt avvikande lax

Skattade inslag av avvikande lax efter analyser med GENECLASS 2 och ONCOR återges i tabell 5. Andelen "osannolika genotyper" (genetiskt avvikande individer) efter analys med GENECLASS 2 varierar beroende på vilket gränsvärde som använts (här 0,05; 0,01; 0,005; 0,001). Inget gränsvärde utgör nödvändigtvis "det bästa" – ju högre värde desto större risk att individer födda i Mörrumsån pekats ut som avvikande, medan ett lågt gränsvärde kan resultera i att eventuell felvandrad lax "missas". Nedan har vi valt att fokusera på gränsvärdet 0,01, en nivå som överlag gett resultat som liknar de som erhållits vid ursprungsanalys med ONCOR. Det ska dock betonas att de övergripande slutsatserna i stort sett blev desamma oavsett valet av gränsvärde och analysmetod.

Totalt sett hade fler vuxna fiskar osannolika genotyper än förväntat bland lax född i Mörrumsån (tabell 5). Exempelvis erhöll 3,6 % (16 av 448) av den vuxna laxen en sannolikhet lägre än 0,01, medan samma andel bland smolt var 1,1 % (d.v.s. nära den andel som av slumpskäl förväntas bli identifierad som genetiskt avvikande trots att den härstammar från Mörrumsån). Motsvarande andel förmodade felvandrare bland vuxen fisk efter ursprungsbestämning med ONCOR uppgick till 3,8 %, medan samma metod (felaktigt) gav som resultat att 1,1 % av smolten inte härstammade genetiskt från Mörrumsån.

Sammantaget, och med hänsyn till förekomst av felklassningar, indikerar ovanstående resultat för båda analysmetoderna att omkring 2-3 % av all vuxen lax som ingått i analysen tycks utgöra felvandrare.



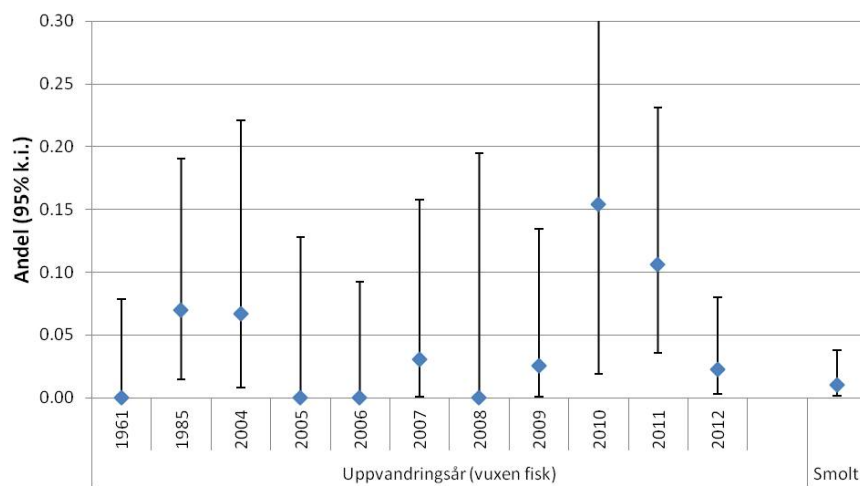
Nystigen blanklax (korrekt artbedömning). Denna individ härstammar med hög sannolikhet från Mörrumsån. Foto: Mörrums Kronolaxfiske

Noterbart är att motsvarande andelen "felvandrare" i tiaminundersökningen 2011 var betydligt högre oavsett val av gränsvärde och beräkningsmetod (tabell 5). En uppdelning av materialet med avseende på uppvandringsår (utlekt lax fångad i mars-april har antagits vandra upp föregående år) visar att 2011 tillsammans med 2010 uppvisar den högsta andelen genetiskt avvikande lax, även om de årliga skattningarna är osäkra (figur 7). I likhet med arthybrider (laxingar) finns emellertid en tydlig koppling till när under säsongen som fisken har fångats. Av figur 8 framgår att den största andelen genetiskt avvikande lax fångats i september-oktober, och vid jämförelser av andelen avvikande lax mellan år måste hänsyn tas till denna säsongsvariation.

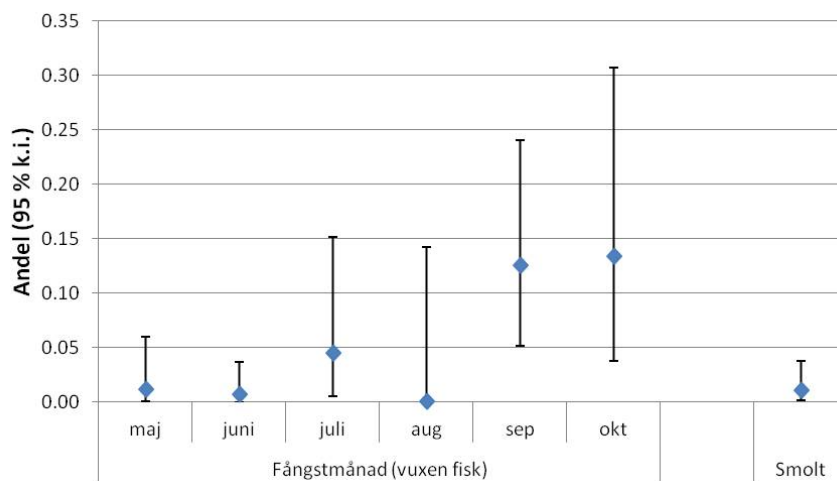
När materialet delats in med hänsyn till både uppvandringsår och del av säsong – maj-augusti respektive september-oktober – framgår åter att andelen genetiskt avvikande lax varit högre under höstmånaderna (figur 9). Dock framstår inte längre år 2010 och 2011 som lika avvikande. Ingen statistisk skillnad i andelen avvikande lax mellan år erhöles heller för maj-augusti ($P=0,81$; exakt kontingens-test) medan det finns tecken på eventuell årsvariation i september-oktober ($P=0,04$).

Tabell 5. Antalet (andelen) individer med genotyper som förväntas vara ovanliga/osannolika hos lax född i Mörrumsån (GENECLASS 2, 18 mikrosatelliter). Fyra olika gränsvärden (sannolikheter) har använts för att definiera "avvikande genotyper" (0.05, 0.01, 0.005, 0.001). I kolumnen till höger återfinns motsvarande andel individer som enligt genetisk ursprungsanalys (IA) (ONCOR, 7 mikrosatelliter) härstammar från andra populationer. Som jämförelse ges även resultat för laxsmolt.

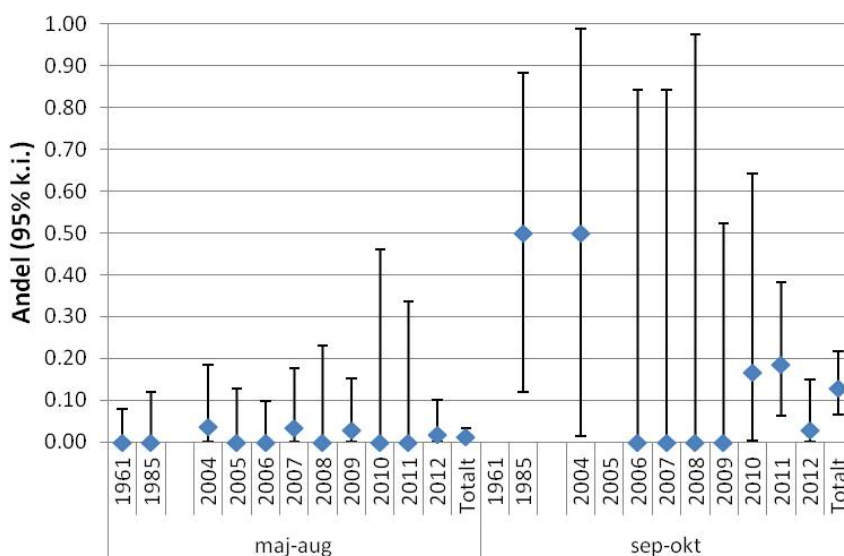
| Analyserat material | n | Gränsvärde (GENECLASS) | | | | Assignment (ONCOR) |
|------------------------|-----|------------------------|------------|------------|-----------|-----------------------|
| | | P<0.05 | P<0.01 | P<0.005 | P<0.001 | |
| <i>Vuxen lax</i> | | | | | | |
| Tiaminstudie | 22 | 7 (0,318) | 5 (0,227) | 5 (0,227) | 5 (0,227) | 3 (0,136) |
| Ej tiaminstudie | 426 | 35 (0,082) | 11 (0,026) | 8 (0,019) | 3 (0,007) | 14 (0,033) |
| 1961 | 47 | 1 (0,021) | 0 (0,000) | 0 (0,000) | 0 (0,000) | 0 (0,000) |
| 1985 | 59 | 7 (0,119) | 3 (0,051) | 3 (0,051) | 1 (0,017) | 4 (0,068) |
| 2004 | 34 | 4 (0,118) | 2 (0,059) | 2 (0,059) | 1 (0,029) | 3 (0,088) |
| 2005 | 30 | 2 (0,067) | 0 (0,000) | 0 (0,000) | 0 (0,000) | 0 (0,000) |
| 2006 | 39 | 1 (0,026) | 0 (0,000) | 0 (0,000) | 0 (0,000) | 1 (0,026) |
| 2007 | 31 | 3 (0,097) | 1 (0,032) | 0 (0,000) | 0 (0,000) | 2 (0,065) |
| 2008 | 17 | 2 (0,118) | 0 (0,000) | 0 (0,000) | 0 (0,000) | 0 (0,000) |
| 2009 | 43 | 2 (0,047) | 1 (0,023) | 0 (0,000) | 0 (0,000) | 0 (0,000) |
| 2010 | 12 | 2 (0,167) | 1 (0,083) | 0 (0,000) | 0 (0,000) | 0 (0,000) |
| 2011 | 37 | 8 (0,216) | 6 (0,162) | 6 (0,162) | 5 (0,135) | 4 (0,108) |
| 2012 | 99 | 10 (0,101) | 2 (0,020) | 2 (0,020) | 1 (0,010) | 3 (0,030) |
| Totalt (1961- 2012) | 448 | 42 (0,094) | 16 (0,036) | 13 (0,029) | 8 (0,018) | 17 (0,038) |
| End. 2000-talet | 342 | 34 (0,099) | 13 (0,038) | 10 (0,029) | 7 (0,020) | 13 (0,038) |
| <i>Smolt</i> | | | | | | |
| Totalt (2010-2012) | 189 | 13 (0,069) | 2 (0,011) | 1 (0,005) | 0 (0,000) | 2 (0,011) |



Figur 7. Andel vuxen lax med avvikande genotyper per uppvandringsår ($P < 0.01$; analys med GENECLASS). Längst till höger ges för jämförelse motsvarande andel för utvandrande smolt (2010-2012).



Figur 8. Andel vuxen lax med avvikande genotyper per fångstmånad samt smolt ($P < 0.01$; analys med GENECLASS).



Figur 9. Andel vuxen lax med avvikande genotyper ($P < 0.01$; analys med GENECLASS) per uppvandringsår och del av fiskesäsong. Notera att data saknas för september-oktober 1961 och 2005. I figuren ges även totalt skattade andelar avvikande lax för respektive del av säsongen (1,3 % i maj-aug, 12,8 % i september-oktober).

3.2.2 Ursprung hos felvandrad lax

Resultat från MSA-analyser (baserade på 7 mikrosatelliter) återges i tabell 6. När hänsyn tagits till att metoden delvis tycks överskatta inslaget felvandrare, vilket framgår av skattningarna för smolt, blir andelen främmande vuxen lax av samma storleksordning som i ovanstående analyser, d.v.s. 2-3 %. I linje med tidigare analyser finns inga tecken på felvandrare i materialet från 1961, medan andelen är högre bland lax från 1985 och 2000-talet. Den största andelen felvandrare tycks härstamma från odlade och vilda bestånd i Bottniska viken, även om samtliga skattningar är förknippade med betydande osäkerheter (tabell 6).

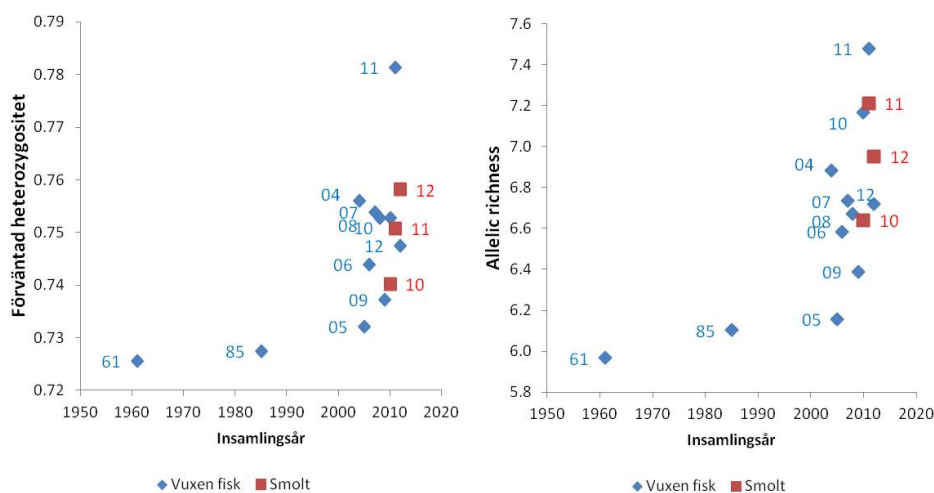
3.2.3 Genetiska förändringar

Utifrån de skattningar av förväntad heterozygositet och antal anlagsvarianter (allelic richness) som finns grafiskt åskådliggjorda i figur 10 framgår att mängden genetisk variation tycks ha ökat i populationen, eftersom samtliga skattningar för vuxen lax och smolt från 2000-talet är högre än de från 1961 och 1985. En sådan evolutionärt sett hastig förändring förväntas endast om "nya gener" tillförts populationen från andra laxbestånd. Samtidigt ska betonas att de genetiska skillnader mellan stickprov från olika tidsperioder ändå framstår som relativt små absolut sett.

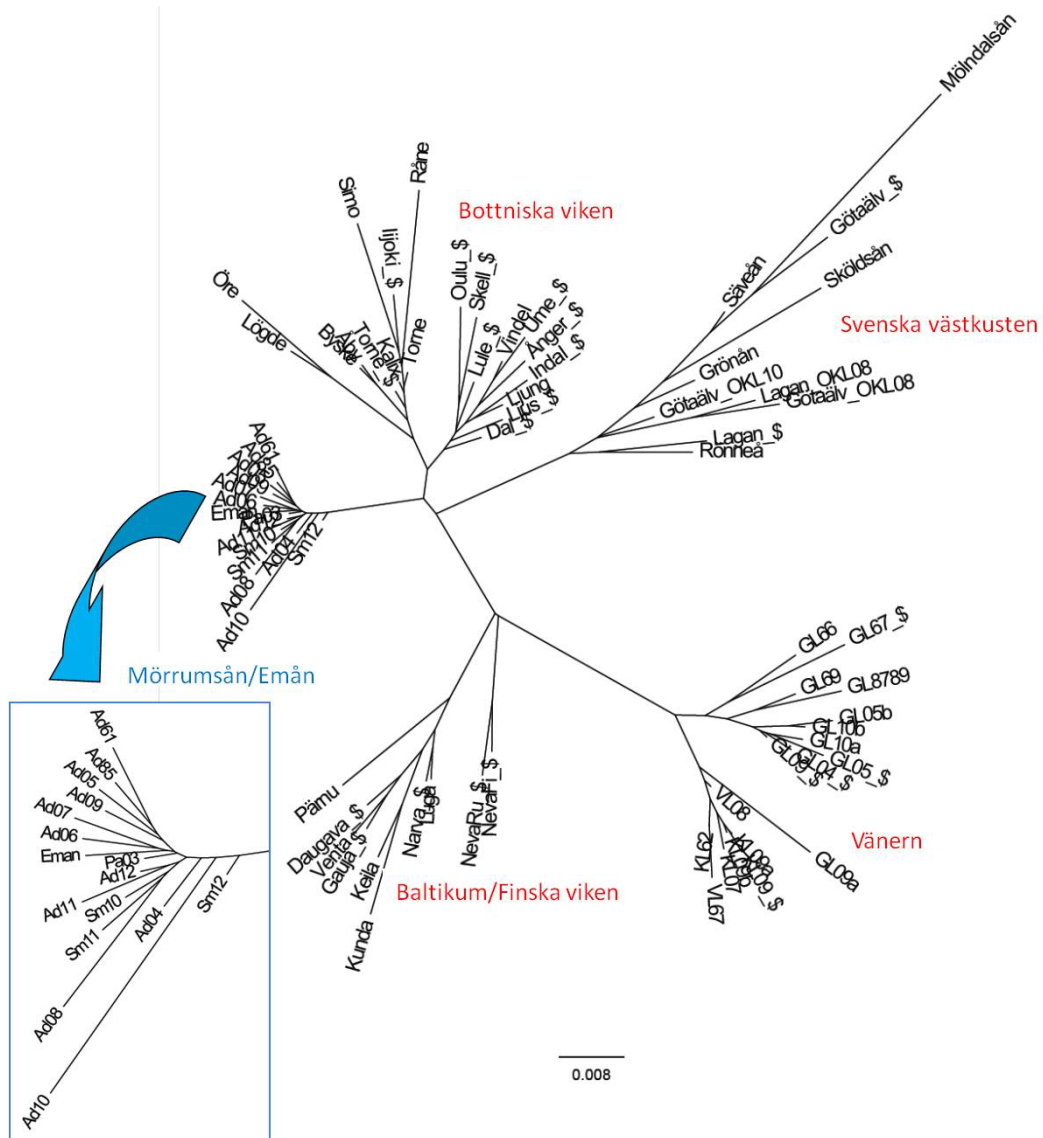
Tabell 6. Resultat efter MSA-analys (ONCOR, 7 mikrosatelliter) av vuxen lax från olika år (1961, 1985, 2004-2012) samt smolt (2010-2012). En analys av smolt, bevisligen födda i Mörrumsån, är medtagen som jämförelse. Laxbestånd från olika geografiska områden har slagits samman för att öka graden av precision (dock har vild och odlad lax från Bottniska viken behållits åtskilda).

| Referensprov (laxstammar) | Andel (95 % konfidensintervall) | | | |
|------------------------------|---------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| | Vuxen 1961 | Vuxen 1985 | Vuxen 2004-2012 | Smolt 2010-2012 |
| Mörrumsån (+Emån) | 1,00 (1,00, 1,00) | 0,92 (0,85, 0,98) | 0,95 (0,91, 0,97) | 0,97 (0,91, 0,99) |
| Bottniska Viken (vild) | 0,00 (0,00, 0,00) | 0,02 (0,00, 0,09) | 0,02 (0,00, 0,04) | 0,01 (0,00, 0,03) |
| Bottniska Viken (odlad) | 0,00 (0,00, 0,00) | 0,06 (0,00, 0,13) | 0,03 (0,01, 0,06) | 0,02 (0,00, 0,06) |
| Baltikum/Finska Viken | 0,00 (0,00, 0,00) | 0,00 (0,00, 0,00) | 0,00 (0,00, 0,01) | 0,00 (0,00, 0,00) |
| Svenska Väst- kusten | 0,00 (0,00, 0,00) | 0,00 (0,00, 0,00) | 0,00 (0,00, 0,02) | 0,01 (0,00, 0,03) |

I tabell 7 ges resultat efter parvisa jämförelser av s.k. allelfrekvenser (relativ förekomst av olika anlagsvarianter) mellan samtliga stickprov, kvantifierade som F_{ST} . I genomsnitt var parvisa F_{ST} 0,003, där det högsta värdet (0,013) beräknades mellan prov av vuxen lax från 1961 och 2010. Överlag påträffades de största och klarast signifikanta genetiska skillnaderna mellan det äldsta provet från 1961 och lax från 2000-talet. Ett dendrogram (figur 11) visar att samtliga stickprov från Mörrumsån är jämförelsevis lika varandra, medan de avviker klart från samtliga övriga laxbestånd (med undantag för Emån).



Figur 10. Mängd genetisk variation (vänster: förväntad heterozygositet, höger: allelic richness) för vuxen lax och smolt i Mörrumsån från olika år (1961-2012, värden ur tabell 4). Skattningarna utgör medelvärden över 18 mikrosatelliter. Små siffror markerar fångståret.



Figur 11. Orotat dendrogram för lax från Östersjön, Vänern och svenska västkusten (baserat på sju mikrosatelliter). Laxen från Mörrumsån är uppdelad med avseende på fångstår och åldersstadium (Ad=adult/vuxen, Sm=smolt, Pa=par/stirr). Notera provet från Emån (elfiske 2003) mitt i gruppen med lax från Mörrumsån. Dollartecken (\$) markerar stickprov födda i odling.

Tabell 7. Genetiska jämförelser mellan stickprov av vuxen/adult lax (a) respektive smolt (s) från olika insamlingsår ("a61"= adult lax 1961, etc.). Ovan diagonalen: genomsnittliga parvisa allelfrekvensjämförelser över samtliga 18 mikrosatelliter kvantifierade som F_{ST} (ju högre värde desto större genetisk skillnad, noll eller negativt värde tolkas som avsaknad av skillnad). Under diagonalen: motsvarande P-värden efter permutationstest med FSTAT (10 000 randomiseringar). P-värden i understruken fetstil är signifikanta på 5 % nivån, medan gråmarkerade värden även är signifikanta efter s.k. Bonferroni-korrektion (hänsyn tas till risken för falska signifikanser vid upprepade test).

| | a61 | a85 | a04 | a05 | a06 | a07 | a08 | a09 | a10 | a11 | a12 | s10 | s11 | s12 |
|-----|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|--------|-------|
| a61 | | 0,004 | 0,003 | -0,002 | 0,005 | 0,003 | 0,008 | 0,003 | 0,013 | 0,007 | 0,004 | 0,008 | 0,009 | 0,011 |
| a85 | <u>0,001</u> | | 0,003 | -0,001 | 0,003 | 0,002 | 0,007 | 0,003 | 0,007 | 0,008 | 0,002 | 0,006 | 0,009 | 0,009 |
| a04 | 0,000 | <u>0,028</u> | | -0,001 | -0,001 | 0,001 | -0,005 | -0,002 | 0,001 | -0,002 | -0,001 | -0,001 | 0,000 | 0,000 |
| a05 | 0,097 | 0,292 | 0,305 | | 0,000 | -0,003 | 0,002 | -0,003 | -0,001 | 0,005 | 0,000 | 0,003 | 0,003 | 0,004 |
| a06 | 0,000 | <u>0,049</u> | 0,412 | 0,161 | | 0,002 | 0,003 | -0,001 | 0,007 | 0,004 | 0,000 | 0,003 | 0,000 | 0,004 |
| a07 | <u>0,008</u> | 0,075 | 0,391 | 0,733 | 0,645 | | 0,005 | 0,002 | 0,002 | 0,001 | 0,001 | 0,004 | 0,006 | 0,005 |
| a08 | 0,000 | <u>0,001</u> | 0,640 | 0,109 | 0,160 | 0,092 | | 0,002 | 0,004 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,004 | 0,001 |
| a09 | 0,000 | <u>0,006</u> | 0,450 | 0,599 | 0,356 | 0,091 | 0,107 | | 0,004 | 0,003 | -0,001 | 0,000 | 0,002 | 0,002 |
| a10 | 0,000 | <u>0,001</u> | 0,207 | 0,060 | 0,072 | 0,180 | <u>0,012</u> | <u>0,020</u> | | 0,008 | 0,004 | 0,003 | 0,002 | 0,000 |
| a11 | 0,000 | 0,000 | 0,454 | <u>0,032</u> | 0,054 | 0,205 | 0,679 | <u>0,004</u> | 0,127 | | 0,001 | 0,002 | 0,004 | 0,003 |
| a12 | 0,000 | 0,000 | 0,232 | 0,161 | <u>0,045</u> | 0,242 | 0,096 | 0,213 | <u>0,010</u> | <u>0,023</u> | | 0,000 | 0,000 | 0,002 |
| s10 | 0,000 | 0,000 | 0,651 | <u>0,018</u> | <u>0,021</u> | <u>0,033</u> | 0,134 | 0,173 | <u>0,026</u> | <u>0,027</u> | <u>0,032</u> | | -0,002 | 0,002 |
| s11 | 0,000 | 0,000 | 0,570 | <u>0,047</u> | 0,141 | 0,184 | 0,189 | 0,074 | 0,703 | 0,406 | 0,217 | 0,748 | | 0,001 |
| s12 | 0,000 | 0,000 | <u>0,036</u> | <u>0,016</u> | <u>0,001</u> | <u>0,002</u> | <u>0,006</u> | <u>0,001</u> | 0,247 | <u>0,005</u> | 0,000 | <u>0,003</u> | 0,499 | |

4 Diskussion

4.1 Laxingar – förekomst, uppkomst och effekter

Vi har funnit att en jämförelsevis hög andel av den vuxna "lax" som fångats och provtagits i Mörrumsån under senare år i själva verket har utgjorts av hybrider med öring, s.k. laxingar. Andelen felbedömda laxar under 2000-talet (drygt 8 % laxing, 1 % öring) är dock inte lika alarmerande hög som i den tidigare tiaminstudien, där ca 20 % av den "lax" som ingick visade sig vara laxing efter genetisk analys. Det har också framkommit att andelen felbedömda laxar ökat markant under fiskesäsongerna. Att individerna i tiaminstudien hade fångats sent (månadsskiftet september-oktober) tycks vara en viktig förklaring till den höga andelen laxing som då observerades.

En anledning till att lax och laxing lätt förväxlas kan vara att laxingen är tämligen variabel i sitt utseende, där vissa individer är enklare att identifiera än andra. Cirka hälften av all laxing (enl. DNA) i det analyserade materialet har ursprungligen varit felbedömd som lax, medan övriga varit korrekt bestämda. Endast mycket få vuxna laxingar har misstolkats som öring.

Genom träning går det sannolikt att skilja lax och laxing med ökad precision. Baserat på mångårig erfarenhet från Dalälven, där man under början av 1990-talet insåg att andelen laxing ökat kraftigt och genetisk metodik länge användes för att undvika laxing i aveln, konstaterades att "laxingen oftast är stor som en lax men har öringkäft" (Håkan Jansson, Örnköldsviks kommun, pers. komm.). Om detta talesätt stämmer in även i Mörrumsån må vara osagt, men det säger ändå något om att det vid artbestämning är viktigt att fokusera på rätt karaktärer. Genom att granska fotografier på genetiskt artbestämda fiskar från Mörrumsån bör finnas goda möjligheter att reda ut vad man i första hand bör studera på fisken för en erhålla en ökad andel korrekta artbedömningar.

Anledningen till att andelen laxing bland förmodad lax ökar under säsongen kan bero på att arthybriderna har en lekvandringstid som är mer lik den hos öringen, som i Mörrumsån anländer senare än laxen. I så fall kan den låga andelen felbedömd lax under maj-juni helt enkelt bero på att det då ännu knappt vandrat upp någon laxing i ån (möjlig att feltolka som lax).

En annan förklaring till en ökande andel felaktiga artbedömningar under säsongen skulle kunna vara att fisken anlägger lekdräkt. Vi har dock inte kunnat se att det bland laxingen (enl. DNA) finns någon tendens till en ökande andel individer felbedömda som lax under säsongen, något man kunde ha förväntat om det gradvis blir allt svårare att åtskilja laxing från lax (och vice versa).

Med hänsyn till hur andelen felaktiga artbedömningar varierar mellan olika fångstmånader har vi utifrån sportfiske- och fiskräkningsdata grovt uppskattat totala andelen laxing till drygt 10 % bland all vuxen fisk under senare år. Även om dessa årliga skattingar är osäkra och bör tolkas försiktigt (se nedan) indikerar de att förekomsten av arthybrider i Mörrumsån är oroväckande hög. Tidigare studier från delar av Europa och Nordamerika där lax och öring samexisterar tyder på att arthybrider normalt utgör mindre än 2 % av all laxfisk i vattendragen, även om det finns lokala exempel på avsevärt högre hybridförekomster (Verspoor et al. 2005).

Flera olika orsaker till hybridisering har föreslagits, såsom nyintroduktion av öring till områden där arten tidigare saknats (Verspoor 1988), hög förekomst av tidigt könsmogna laxhanar (Garcia de Leániz & Verspoor 1989), brist på lekhabitat i relation till mängden lekfisk (Jansson & Öst 1997), frånvaro av lekfisk av ena könet (Paaver et al. 2001, citerad av Verspoor et al. 2005) samt sekundära effekter av rymning eller utsättning av odlad/domesticerad lax eller öring (Hindar & Balstad 1994; Castillo et al. 2008). En mer generell förklaring till ökad hybridisering kan vara att arternas lektid och lekhabitat är mer överlappande i vissa vattendrag än i andra (Jansson et al. 1991).

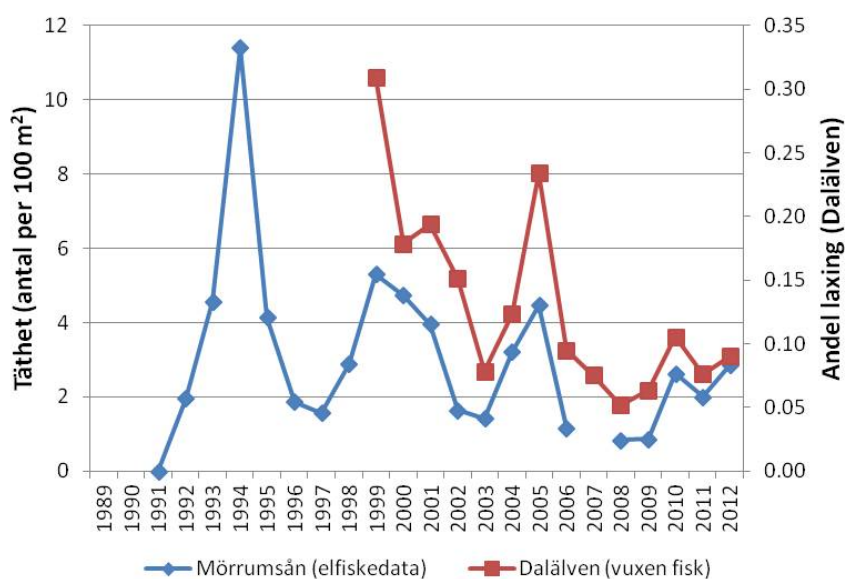
Den sistnämnda mekanismen kan vara av betydelse i Mörrumsån, där havsöringen tillsammans med laxen mestadels utnyttjar huvudfåran för lek eftersom större biflöden saknas (annars typiska öringhabitat där arterna samexisterar). Tidigare analyser med enzyમેlektrofores och maternellt nedärvt mitokondrie-DNA (mtDNA) har dessutom visat att samtliga då undersökta laxingstirr från Mörrumsån (76 st. elfiskade 1994-1997) var avkomma efter öringhonor som befruktats av laxhanar. Detta är ett mönster som under samma tid även observerades i andra laxvattendrag

kring Östersjön (av totalt 375 laxingar från Dalälven, Emån och Mörrumsån hade 100 % öring-mtDNA; Håkan Jansson, opubl. data). En närliggande tolkning till denna enkelriktade hybridisering är att tidigt könsmogna laxhanar kan spela en betydande roll, vilket indikeras av tidigare observationer där andelen könsmogna bland ettårig eller äldre laxstirr av hankön var 55 % i Mörrumsån, medan motsvarande siffra för öringstirr i samma vattendrag var 0 % (Håkan Jansson, opubl. data).

Samtidigt finns resultat som tyder på att förekomsten av laxing i Mörrumsån ökade i början av 1990-talet, för att därefter åter minska. Sedan många år genomförs årliga standardiserade elfisken på ett antal utvalda uppväxtområden i Mörrumsåns huvudfåra, och från 1991 har all stirr bedömd som laxing registrerats separat. Eftersom elfisket huvudsakligen utförts av samma personal (Arne Johlander med medhjälpare, f.d. Fiskeriverket) sedan mitten av 1980-talet, och genetiska stickprovskontroller visat att större delen av den stirr som bedömts som laxing varit korrekt artbedömd, bör resultaten för olika år vara jämförbara och ge en relativt god bild av utvecklingen.

Utifrån elfiskedata framgår en tydlig trend (figur 12); initialt ökade tätheten av laxingstirr kraftigt för att bli som högst 1994, därefter avtog den igen med avbrott för några återkommande "toppår" med omkring 5-6 års intervall. En betydligt lägre förekomst av laxing i Mörrumsån före 1990-talet antyds också av att ingen av de vuxna "laxar" från 1985 och 1961 som ingått i denna studie visat sig vara arthybrid efter DNA-analys.

Vad hände då under det tidiga 1990-talet? Noterbart är att Mörrumsåns laxfiskar drabbades av sjukdomar. Sensommaren 1990 konstaterades furunkulos, en bakteriesjukdom som under de kommande åren drabbade åns lax och öring mycket hårt. Tidvis dog stora mängder fisk i ån och det finns även iakttagelser av hur laxar och öringar, påverkade av furunkulos och sekundära svampangrepp, lekte med varandra (Erik Erlandsson-Hammargren, pers. komm.). Ytterligare svampangrepp med ökade dödligheter har därefter i varierande omfattning drabbat Mörrumsån vid upprepade tillfällen (de kraftigaste utbrotten ägde rum höstarna 1999 och 2000).



Figur 12. Blå kurvan (vänster y-axel): årliga medeltätheter av stirr bedömd som laxing (årsungar och äldre sammanslagna) vid elfisken på tio lokaler i Mörrumsån (data från SERS, SvensktElfiskeRegiS-ter). I genomsnitt har 8,7 lokaler fiskats per år, med undantag för 2007 när inget elfiske skedde. Röda kurvan (höger y-axel): andelen laxing bland vuxen vildfödd (oklippt) laxfisk i Dalälven (data från Jörgen Rask, Fiskeriförsöksstationen Älvkarleby, SLU-Aqua).

Under tidiga 1990-talet accelererade också det s.k. M74-syndromet i Mörrumsån och många andra laxbestånd kring Östersjön. M74 märks i första hand på laxodlingarna i form av "vinglande" avelsfisk, blek rom och förhöjd dödlighet hos avkomman, men antas även drabba den vilda laxen. Baserat på uppgifter från tiden när man odlade och satte ut laxsmolt i Mörrumsån (t.o.m. mitten av 1990-talet) finns årliga skattningar av M74-relaterad dödlighet som visar att problemet där var som störst bland årsklasserna kläckta 1993 och 1994, med uppskattade dödligheter av 60-80 % (ICES 2013). Den direkta orsaken till M74-syndromet är akut brist av tiamin (Lundström et al. 1999) och det tycks finnas kopplingar till förändringar i laxens föda till havs och de storskaliga förändringar i Östersjöns ekosystem som ägt rum sedan 1980-talet (Keinänen et al. 2012).

Sedan inledningen av 1990-talet har de inrapporterade frekvenserna av M74 från laxodlingar kring Östersjön minskat generellt, även om problemet periodvis åter ökat (ICES 2013). Tiaminhalterna hos den lax som ingick i den tidigare pilotstudien 2011 visade sig också vara oroväckande låga även om de inte förväntades resultera i direkt dödlighet. Det ska dock betonas att tiaminbrist inte endast ger reproduktionsproblem; även en rad andra centrala funktioner hos drabbade organismer påverkas negativt, bl.a. immunförsvaret, minnet och förmågan till rumslig

orientering (Lennart Balk, Stockholms universitet, pers. komm.). Direkta orsaks-samband mellan tiaminbrist ("M74"), sjukdomsutbrott och ökad arthybridisering kan därför inte uteslutas, särskilt inte då studier kring sådana eventuella orsaks-samband hittills tycks saknas.

Preliminära beräkningar baserade på DNA-resultat kombinerade med data för stirr (elfiske) och smolt (smolträkning) tyder på att andelen arthybrider bland ung laxfisk i Mörrumsån under de senaste åren varit lägre (< 5 %) än vad som skattats för återvändande vuxen fisk (>10 %). Samtidigt ska det betonas att det av flera anledningar är oklart hur väl dessa skattningar återspeglar de sanna andelarna av laxing bland ung och vuxen laxfisk. Exempelvis är resultatet för smolt endast baserad på fisk uppvuxen uppströms Marieberg, vilket inte nödvändigtvis ger en god bild av hela åns smoltproduktion. Vad gäller vuxen fisk är andelen laxing beräknad utifrån sportfiskefångster (samt ett års fiskräkningsdata) vilket inte heller behöver ge en helt rättvisande bild av hur det ser ut bland all uppvandrande fisk – t.ex. kan skillnader finnas i huggvillighet mellan arterna.



Smoltfällor vid Ekeberg. Foto: Stefan Palm

En förklaring till ändrade artproportioner med ökande ålder kan annars vara skillnad i dödlighet under tiden ute i havet. Havsdödlighet förväntas dels genom havsfiske samt via naturliga orsaker (predation, sjukdom, etc.). Medan laxen företrädesvis födosöker ute i öppet hav uppehåller sig öringen i regel mer kustnära. Av hittills okänd anledning har den vilda östersjölaxens överlevnad under första havsåret sjunkit markant sedan mitten av 1990-talet – från tidigare ca 30 till 10-20 % – medan det saknas indikationer som tyder på en liknande generell utveckling för havsöring (ICES 2013). Om laxingarnas havsöverlevnad liknar öringens mer än laxens, kan detta möjligen förklara en ökande andel från smolt till vuxen fisk. I dagsläget saknas dock kunskap om laxingarnas tid i havet (vandringmönster, diet, etc.).

En hög andel vuxen laxing i Mörrumsån förväntas kunna orsaka problem genom konkurrens om lekplatser samt "spolierade lekar" om (när) hybridhanar parar sig med lax- och öringhonor. Det är emellertid svårt att uppskatta hur stort produktionsbortfallet kan bli, eftersom det saknas central information om laxingarnas parningsbeteende och reproduktiva framgång. Trots dessa kunskapsluckor har vi gjort ett försök att grovt uppskatta de potentiella effekterna genom att utgå ifrån antalet vuxna laxfiskar per "art" och kön som 2012 uppskattningsvis vandrade uppströms förbi Marieberg (tabell 3) i kombination med följande antaganden:

1. Samtliga arthybrider av första generationen uppstår genom att en öringhonas rom befruktas av en laxhane (stöds av tidigare mtDNA-studie; se ovan).
2. Vuxna laxinghanar uppvaktar honor oberoende av art och sannolikheten att en laxinghane befruktar en lax, laxing eller öringhona återspeglar relativa förekomsten av honor inom respektive art (42 %, 10 % resp. 48 %).
3. Laxhonor låter sig befruktas av vuxna lax- respektive laxinghanar i relation till deras förekomst (80 % och 20 %) och hanarna är lika konkurrenskraftiga oavsett art. Således har antagits att hanen är den som avgör partnervalet.
4. Ett motsvarande antagande har använts för öringhonor, bortsett från att det för denna art tillkommer ett inslag av 3 % parningar med laxhanar (enligt punkt 1). En öringhona förväntats således bli befruktad av en öring, laxing respektive laxhane i 71 %, 26 % resp. 3 % av fallen.
5. Tillgången på hanar utgör inte någon begränsande faktor.

Givet ovanstående förenklade antaganden kan så mycket som ca 20 % av produktionspotentialen för lax teoretiskt ha gått förlorad tack vare att laxhonor parat sig med laxinghanar. För öringen kan motsvarande produktionsförlust ha varit ännu högre – närmare 30 %. Om man dessutom betänker att fullständig frånvaro av hybridisering i föregående generation hade resulterat i fler återvändande vuxna laxar och öringar, kan produktionbortfallet dessutom sägas vara ännu större.

Å andra sidan kan produktionsförlusterna också vara lägre än ovan beräknat. Så kan exempelvis ske om lax- och öringhonor tenderar att inte acceptera uppvaktande laxinghanar, om laxinghanar uppvisar låg konkurrensförmåga med andra hanar eller om sanna andelen vuxna laxingar är betydligt lägre än uppskattade 10 %. I sammanhanget bör påminnas om att de vuxna laxinghanar som identifierats via DNA-analys visat sig vara jämförelsevis storvuxna (figur 1), vilket hos laxfisk generellt anses förknippat med hög lekframgång. För en mer välgrundad konsekvensbedömning skulle dock behövas en säkrare skattning av totala andelen vuxen laxing i Mörrumsån samt bättre generell kunskap om arthybridens lekbeteende och reproduktiva framgång.

De vuxna arthybriderna med två lax- samt ett öringanlag (s.k. allotriploider) kan utgöra avkomma från återkorsningar mellan laxing och lax (Castillo et al. 2007). Ett flertal studier har visat att laxinghanar är i det närmaste sterila eftersom överlevnaden bland avkomman, efter att de befruktat rom från lax- eller öringhonor, befunnits vara mycket låg (t.ex. Galbreath & Thorgaard 1995). Exempelvis kan nämnas att när laxrom oavsiktligt befruktades med mjölke från laxinghanar i samband med tiaminstudien hösten 2011 så var överlevnaden fram till tidiga yngelstadiet 0-23 % bland de olika halvsyskongrupperna i försöket, medan motsvarande överlevnader för de rena laxkorsningarna var 71-97 % (Hans Olsson, Mörrums Kronolaxfiske, pers. komm.).

Även återkorsning mellan laxinghonor och öringhanar har visat sig ge mycket låg överlevnad (Dannewitz & Jansson 1996). Korsningar mellan laxinghonor och laxhanar har å andra sidan visat sig kunna ge högre överlevnad, åtminstone i odlingsmiljö. Medan all avkomma efter sådana återkorsningar utförda av Galbreath & Thorgaard (1995) befanns vara triploid, fann Johnson & Wright (1986) en blandning av triploid (60 %) och diploid (40 %) avkomma, där de diploida individerna inte kunde åtskiljas genetiskt från arthybrider av första generationen. Om de triploida individer som påträffats i denna studie (ca 8 % av samtliga vuxna laxingar) utgör avkomma till laxinghonor parade med laxhanar, och om andelen triploid respektive diploid avkomma från sådana korsningar är densamma som i studien av

Johnson & Wright (1986), skulle omkring 13 % av den vuxna laxingen i Mörrumsån kunna bestå av återkorsad avkomma.

Är en hög andel vuxen laxing unikt för Mörrumsån? Här är kunskapsläget bristfälligt. Det enda vattendrag utöver Mörrumsån vi känner till där andelen återvändande laxing bland vuxen laxfisk studerats i större skala är Dalälven. Där ökade andelen vuxna arthybrider bland vildfödd (oklippt) laxfisk från 0,1 % 1989 till åtminstone 7,1 % (sannolikt betydligt högre) under 1994 och 3,1 % 1995 (där även den sistnämnda andelen sannolikt är underskattad; Jansson & Öst 1997). Kring millennieskiftet var andelen laxing bland oklippt fisk i avelsfisket ännu högre (15-30 %) för att därefter minska och under senare år vara 5-10 % (figur 12).

Även om direkta jämförelser mellan vattendragen är vanskliga, kan noteras att den nuvarande andelen vuxen laxing i Dalälven är av samma storleksordning som den som skattats för Mörrumsån. Trots att data för ytterligare år under 1990-talet från Dalälven inte funnits tillgängliga, och elfisketätheter inte är direkt jämförbara med vuxen fisk, finns dessutom vissa tecken på att andelen laxing kan ha förändrats på ett likartat vis i de båda vattendragen. Detta är något som borde studeras noggrannare. Likaså vore det intressant att veta hur andelen laxing förändrats i några ytterligare vattendrag, i den mån lämpliga material (t.ex. fjällprov för genetisk analys) för sådana studier kan uppbringas.



Shutet av Kungsforsen i Mörrum. Foto: Mörrums Kronolaxfiske.

4.2 Felvandrare och genetiska förändringar hos lax

Utifrån genetiska data har vi skattat andelen genetiskt avvikande individer bland vuxen lax. Efter att hänsyn tagits till att smolt födda i ån till viss del (felaktigt) identifierats som genetiskt avvikande, visar de båda olika statistiska metoder som använts att ca 2-3 % av den vuxna laxen från senare år (2004-2012) utgör "felvandrare" från andra vattendrag. Denna andel är betydligt lägre än vad som observerades i den tidigare tiaminstudien. Samtidigt ska betonas att vi inte vet hur väl andelen felvandrare i det DNA-analyserade materialet återspeglar verkliga andelen ute i ån. Andelen sådan fisk kan exempelvis ha varierat mellan olika år, vilket varit svårt att studera närmare då antalet fjällprover per år varit lågt överlag.

Vi har också funnit att andelen genetiskt avvikande lax (i likhet med laxing) ökar markant under senare delen av säsongen. En närliggande tolkning är att den felvandrade laxen helt enkelt anlänt senare. En möjlig orsak till detta kan vara att dessa individer, som av någon anledning uppvisat ett för lax avvikande beteende, "irrat" runt i havet innan de slutligen bestämt sig för att vandra upp i (fel) älv. Ett liknande mönster har iakttagits för odlad lax satt direkt i havet som smolt, som vid könsmogen ålder vandrade upp i olika vattendrag senare än laxen av lokalt ursprung (Eriksson & Eriksson 1991).

Utgör 2-3 % felvandring en hög andel? Frågan är svår att besvara. En jämförelse kan göras med tidigare storskaliga märkningsförsök med kompensationsodlad laxsmolt utsatta i sju norrlandsälvar (perioden 1956-1997) där i genomsnitt ca 4 % av återfynden av vuxen fisk i älv utgjordes av felvandrad fisk (Karlsson & Perä 2001). Samtidigt finns resultat som tyder på att felvandringens frekvens kan vara betydligt högre för odlad än vildfödd lax (Jonsson & Jonsson 2011).

I bevarandesammanhang är det dock oftast inte felvandring i sig som brukar diskuteras utan de genetiska konsekvenser som kan bli följden (t.ex. Palmé et al. 2012). Eftersom det inte är givet att all lax som vandrar upp i ett annat vattendrag än där den är född (eller utsatt) också reproducerar sig är det viktigt att göra åtskillnad mellan felvandring och genflöde (genetiskt effektiv migration). Vidare kan den lax som leker i "fel" miljö förväntas ge upphov till avkomma med lägre överlevnad tack vare brist på lokal genetisk anpassning. Av dessa anledningar kan frekvensen främmande gener som tillförs populationen bli lägre än andelen felvandrare, något

som också kunnat observeras i studier av lax från andra delar av världen (Dionne et al. 2008; Tallman & Healey 1994).

De klara genetiska skillnader som finns mellan laxbestånd från olika områden kring Östersjön indikerar att mängden naturligt genflöde bör ha varit mycket låg historiskt sett, åtminstone mellan vattendrag som mynnar på längre inbördes avstånd (Säisä et al. 2005). Direkta skattningar av tidigare och nutida genflöde för lax i Östersjön baserade på genetiska data saknas dock hittills (Palmé et al. 2012), med undantag för en studie som tyder på att felvandrad odlad lax under de senaste årtionden har påverkat i Vindelälvens vilda laxbestånd ur genetiskt perspektiv (Vasemägi et al. 2005).

Även i denna studie av lax från Mörrumsån har genetiska förändringar observerats. Alla populationer förändras över tid, även under helt "naturliga" (opåverkade) förhållanden, och frågan har därför inte varit om populationen har förändrats, utan hur mycket och om det finns tecken på genetisk påverkan av främmande lax. Den ökade mängd genetisk variation som observerats sedan 1960- och 1980-talet tyder på att gener från främmande lax har tillkommit i högre grad än tidigare. Samtidigt framstår de genetiska förändringarna inte som större än att de till betydande del kan bero på slumpmässig genetisk drift i populationen. En mer detaljerad statistisk utvärdering av den relativa betydelsen av genflöde och drift har dock inte kunnat genomföras inom ramen för denna studie.

Slutligen bör nämnas att ett ökat genflöde kan ha orsakats på flera sätt än att felvandrad fisk född eller utsatt i andra vattendrag på egen hand reproducerat sig i Mörrumsån. Fram till 1997 pågick odling och utsättning av lax i syfte att främja åns sportfiske. Även om avelsfisket skedde lokalt kan oavsiktlig inblandning av felvandrad lax inte uteslutas, särskilt inte eftersom många av föräldrafiskarna fångades sent på året. Artificiell reproduktion följt av hög överlevnad i den skyddade uppväxtmiljön – själva syftet med odling – kan ha medfört att den lax som senare sattes ut i ån och återkom för lek bar på ett högre inslag av främmande gener än om laxen hade lekt på egen hand. Denna problematik är inte unik för Mörrumsån, utan finns vid all s.k. sea-ranching där man varje år fångar ny avelsfisk (en modell som totalt dominerar i Sverige vid kompensationsodling, dock inte i Finland) och där man ofta saknar möjlighet att känna igen individer från andra vattendrag³.

3. Sedan 2005 ska all kompensationsodlad svensk lax och havsöring vara fettfeneklippt, vilket bl.a. innebär att man på odlingarna kan identifiera felvandrad vildfödd eller finsk odlad fisk (däremot kan man inte på odlingarna känna igen felvandrad odlad lax från andra svenska vattendrag).

Tidvis har det också satts ut omfattande mängder laxsmolt i Södra Östersjön via s.k. fördröjd utsättning (*delayed release*)⁴. Utsättningar med denna omstridda metod skedde bl.a. utanför Bornholm 1995-1998 och 2003-2005, endast ca 10 mil från Mörrumsåns mynning. Utöver utsättningsmaterial från Mörrumsån användes odlad lax från Luleälven samt finska Iijoki (Pedersen et al. 2007; Dannewitz & Prestegaard 2008). Eftersom fördröjd utsättning visat sig kunna orsaka omfattande felvandring kan det inte uteslutas att närliggande Mörrumsån påverkats genetiskt.

4.3 Kunskapsbehov och framtida studier

Sammanfattningsvis har denna studie gett en mer balanserad bild av situationen för Mörrumsåns laxfisk än tidigare. Den höga andelen vuxna arthybrider i ån är dock oroande, och ett antal frågor skulle behöva belysas närmare som en grund för bedömningar av hotstatus och eventuellt möjliga åtgärder:

- *Hur stort är totala inslaget av laxing och felvandrad lax?* De beräkningar som presenterats i denna rapport är baserade på delvis osäkra antaganden och skulle behöva verifieras/jämföras med skattningar baserade på vävnadsprov insamlade slumpvis och kontinuerligt från all lekfisk (oavsett art), som vandrat upp under en hel säsong. En sådan kartläggning skulle även ge bättre kunskap om arternas vandringstid och den totala mängden felvandrad lax.
- *Lekbeteende och reproduktiv framgång hos laxing?* För mer välgrundade analyser av hur stora produktionsförluster som en hög andel vuxen laxing kan orsaka behövs studier där lekmogen lax, laxing och öring, under kontrollerade förhållanden, tillåts konkurrera och reproducera sig.
- *Uppkommer samtliga laxingar genom att öringhonor befruktas av laxhanar?* Tidigare mtDNA-studier av laxingstirr från 1990-talet har visat att så då var fallet. Kompletterande analyser av laxing från senare år med samma metodik kan ge ytterligare ledtrådar till hur och varför arthybridisering sker i Mörrumsån.

4. Tanken med denna omstridda metod är att öka fiskens överlevnad genom att släppa den direkt i havet efter en tids tillväxt i nätkassar ute till havs. Efter några år bedrivs ett riktat fiske i utsättningsområdet, dit den lekmogna fisken förväntas återvända eftersom den inte präglats på något vattendrag. Denna form av utsättningar har i princip helt upphört (för lax) efter att det visade sig att den fördröjt utsatta fisken i hög utsträckning vandrade upp i många olika vattendrag kring Östersjön och svenska västkusten.

- *Finns direkta orsakssamband mellan tiaminbrist ("M74"), sjukdomsutbrott och ökad arthybridisering?* I ett första steg borde befintliga data från Mörrumsån och andra laxvattendrag (t.ex. Dalälven) sammanställas och jämföras för att se om dessa olika variabler tycks samvariera. Därefter kan det eventuellt finnas anledning till mer detaljerade studier och experiment.
- *Förekommer omfattande arthybridisering även i andra vattendrag?* De svårigheter som uppenbarligen finns att identifiera arthybrider av olika ålder innebär att man inte kan utesluta hög förekomst av laxing även i andra laxvattendrag. Genetiska studier av fjällprov eller annan vävnad (t.ex. fenprov från stirr) skulle kunna ge viktig information.



Med "beiss-fluga" på tafsens vid pool 12. Foto: Mörrums Kronolaxfiske

Erkännanden

Jan Nilsson (Institutionen för vilt, fisk och miljö, SLU), Håkan Jansson (Örnsköldsviks kommun), Emma Björkvik och Henrik Ragnarsson-Stabo (Sötvattenslaboratoriet) har vänligen läst och kommenterat tidigare versioner av denna rapport. Tack även till Hans Olsson och Henric Persson (Mörrums Kronolaxfiske) för värdefull bakgrundsinformation, fotografier och insamling av vävnadsprov, Johan Hammar (Sötvattenslaboratoriet) för litteraturtips, samt Marja-Liisa Koljonen (Finska Vilt- och Fiskeriforskningsinstitutet) för tillgång till genetiska referensdata för Östersjölax.

Denna studie har finansierats med medel från Havs- och vattenmyndigheten, WWF, Sveaskog AB och Göte Borgströms stiftelse, samt Forskningsrådet Formas (via forskarassistenttjänst till SP).

Referenser

- Cairney M, Taggart JB, Høyheim B (2000) Characterization of microsatellite and minisatellite loci in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and cross-species amplification in other salmonids. *Molecular Ecology* 9:2175-2178.
- Castillo AGF, Beall E, Moran P, Martinez JL, Ayllon F, Garcia-Vazquez E (2007) Introgression in the genus *Salmo* via allotriploids. *Molecular Ecology* 16:1741-1748.
- Castillo AGF, Ayllon F, Moran P, Izquierdo J I, Martinez JL, Beall E, Garcia-Vazquez E (2008) Interspecific hybridization and introgression are associated with stock transfers in salmonids. *Aquaculture* 278:31-36.
- Dannewitz J, Jansson H (1996) Triploid progeny from a female Atlantic salmon × brown trout hybrid backcrossed to a male brown trout. *Journal of Fish Biology* 48:144-146.
- Dannewitz J, Prestegaard T (2008). Genetisk analys av fenklippt och oklippt lax från Lagan. PM/Rapport från Sötvattenslaboratoriet 2008-11-13. 2 sid.
- Dionne M, Caron F, Dodson JJ, Bernatchez L (2008) Landscape genetics and hierarchical genetic structure in Atlantic salmon: the interaction of gene flow and local adaptation. *Molecular Ecology* 17:2382-2396.
- Eriksson T, Eriksson L-O (1991) Spawning migratory behaviour of coastal-released Baltic salmon (*Salmo salar*). Effects on straying frequency and time of river ascent. *Aquaculture* 98:79-87.
- Felsenstein J (2005) PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.6. Distributed by the author. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle
- Galbreath PF, Thorgaard GH (1995) Sexual maturation and fertility of diploid and triploid Atlantic salmon x brown trout hybrids. *Aquaculture* 137:299-311.
- Garcia de Leániz C, Verspoor E (1989) Natural hybridization between Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in northern Spain. *Journal of Fish Biology* 34:41-46.
- Gilbey J, Verspoor E, McLay A, Houlihan D (2004) A microsatellite linkage map for Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Animal Genetics* 35:98-105.
- Goudet J (1995) FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate *F*-statistics. *Journal of Heredity* 86:485-486.
- Heggberget TG, Hakebø T, Mork J, Ståhl G (1988) Temporal and spatial segregation of spawning in sympatric populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology* 33:347-356.
- Hindar K, Balstad T (1994) Salmonid culture and interspecific hybridization. *Conservation Biology* 8:881-882.
- ICES (2013) Report of the Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group (WGBAST), 3–12 April 2013, Tallinn, Estonia. ICES CM 2013/ACOM:08. 336 pp.

- Jansson H, Holmgren I, Wedin K, Andersson T (1991) High frequency of natural hybrids between Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *S. trutta* L., in a Swedish river. *Journal of Fish Biology* 39:343-348.
- Jansson H, Öst T (1997) Hybridization between Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in a restored section of the River Dalälven, Sweden. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:2033-2039.
- Johnson KR, Wright JM (1986) Female brown trout \times male Atlantic salmon hybrids produce gynogens and triploids when backcrossed to male Atlantic salmon. *Aquaculture* 57:345-358.
- Jonsson B, Jonsson N (2011) *Ecology of Atlantic salmon and brown trout: habitat as a template for life histories*. New York: Springer.
- Karlsson L, Perä I (2001) Surplus of reared salmon in Swedish rivers – quantities and an analysis of factors causing straying of reared fish. ICES/WGBAST 2001, Working paper No. 8.
- Kalinowski ST, Manlove KR, Taper M (2007) ONCOR: a computer program for genetic stock identification. Montana State University.
- Keinänen M, Uddström A, Mikkonen J, Casini M, Pönni J, Myllylä T, Aro E, Vuorinen PJ (2012) The thiamine deficiency syndrome M74, a reproductive disorder of Atlantic salmon (*Salmo salar*) feeding in the Baltic Sea, is related to the fat and thiamine content of prey fish. *ICES Journal of Marine Science* 69:516-528.
- King TL, Eackles MS, Letcher BH (2005) Microsatellite DNA markers for the study of Atlantic salmon (*Salmo salar*) kinship, population structure, and mixed-fishery analyses. *Molecular Ecology Notes* 5:130.
- Lidman H (1962) *Lax i Mörrumsån*. Folket i Bilds förlag, 120 sid.
- Lundström J, Carney B, Amcoff P, Pettersson A, Börjeson H, Förlin L, Norrgren L (1999) Antioxidative systems, detoxifying enzymes and thiamine levels in Baltic salmon (*Salmo salar*) that develop M74. *Ambio* 28:24-29.
- McConnell SK, O'Reilly P, Hamilton L, Wright JN, Bentzen P (1995). Polymorphic microsatellite loci from Atlantic salmon (*Salmo-salar*) - genetic differentiation of North-american and European populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52:1863-1872.
- O'Reilly PT, Hamilton LC, McConnell SK, & Wright JM (1996). Rapid analysis of genetic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) by PCR multiplexing of dinucleotide and tetranucleotide microsatellites. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53:2292-2298.
- Paaver T, Gross R, Vasemägi A (2001) Genetic characterization of Estonian salmon populations. In: *Present and Potential Production of Salmon in Estonian Rivers* (Kangur M & Wahlberg B, eds.), pp. 77–84. Tallinn: Estonian Academy Publishers.
- Paetkau D, Slade R, Burden M, Estoup A (2004) Genetic assignment methods for the direct, real-time estimation of migration rate: a simulation based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology* 13:55-65.
- Paterson S, Piertney SB, Knox D, Gilbey J, Verspoor E (2004) Characterization and PCR multiplexing of novel highly variable tetranucleotide Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) microsatellites. *Molecular Ecology Notes* 4:160-162.
- Palmé A, Wennerström L, Guban P, Ryman N, Laikre L (2012) Compromising Baltic salmon genetic diversity - conservation genetic risks associated with compensatory releases of salmon in the Baltic Sea. *Havs- och vattenmyndighetens rapport 2012:18*. 113 sid.
- Palm S, Dannewitz J, Järvi T, Koljonen ML, Prestegard T, Olsén, KH (2008) No indications of Atlantic salmon (*Salmo salar*) shoaling with kin in the Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65:1738-1748.

- Palm S, Degerman E, Prestegaard T, Dannewitz J (2011) Genetisk kartläggning av lax i Göta älv med biflöden. *Länsstyrelsen i Västra Götalands Län, Rapport 2011:50*, 34 sid.
- Palm S, Dannewitz J, Johansson D, Laursen F, Norrgård J, Prestegaard T, Sandström A (2012) Populationsgenetisk kartläggning av Vänerlax. *Aqua Reports 2012:4*, 64 sid.
- Pedersen S, Rasmussen G, Nielsen EE, Karlsson L, Nyberg P (2007) Straying of Atlantic salmon, *Salmo salar*, from delayed and coastal releases in the Baltic Sea, with special focus on the Swedish west coast. *Fisheries Management and Ecology 14*:21-32.
- Piry S, Alapetite A, Cornuet J-M, Paetkau D, Baudouin L, Estoup A (2004) GENECLASS2: A software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity 95*:536-539.
- Slettan A, Olsaker I, Lie O (1995). Atlantic salmon, *Salmo salar*, microsatellites at the *SsOsl25*, *SsOsl85*, *SsOsl311*, *SsOsl417* loci. *Animal Genetics 26*:281-282.
- Säisä M, Koljonen M-L, Gross R, Nilsson J, Tähtinen J, Koskiniemi J, Vasemägi A (2005) Population genetic structure and postglacial colonization of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea area based on microsatellite DNA variation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62*:1887-1904.
- Tallman RF, Healey MC (1994) Homing, straying, and gene flow among seasonally separated populations of chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 51*:577-588.
- Vasemägi A, Gross R, Paaver T, Koljonen ML, Nilsson J (2005) Extensive immigration from compensatory hatchery releases into wild Atlantic salmon population in the Baltic Sea: spatio-temporal analysis over 18 years. *Heredity 95*:76-83.
- Verspoor E (1988) Widespread hybridization between native Atlantic salmon, *Salmo salar*, and introduced brown trout, *S. trutta*, in eastern Newfoundland. *Journal of Fish Biology 32*:327-334.
- Verspoor E, Beardmore JA, Consuegra S, García de Leániz C, Hindar K, Jordan WC, Koljonen M-L, Mahkrov A, Paaver T, Sánchez JA, Skaala Ø, Titov S, Cross, T. F. (2005) Population structure in the Atlantic salmon: insights from 40 years of research into genetic protein variation. *Journal of Fish Biology 67*:3-54.

