

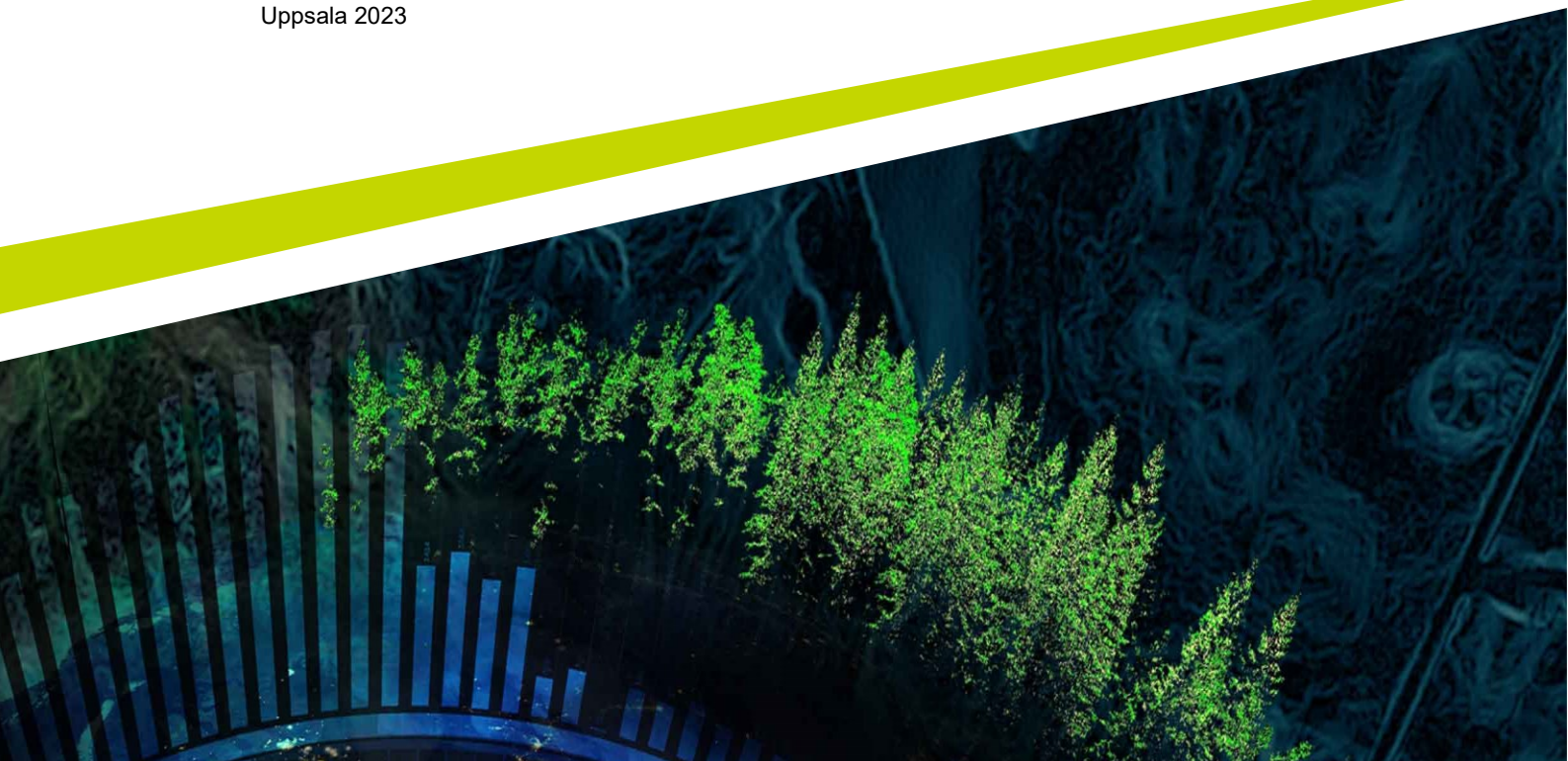


Puckellax i Sverige

Undersökning av potentiella spridningsvägar och eventuell påverkan av puckellax i svenskt vatten

Evelina Klavéus

Examensarbete/Självständigt arbete • 15 poäng
Sveriges lantbruksuniversitet, SLU
Fakulteten för naturresurser och jordbruksvetenskap
Uppsala 2023



Puckellax i Sverige – Undersökning av potentiella spridningsvägar och eventuell påverkan av puckellax i svenskt vatten

Evelina Klavéus

Handledare: Tom Staveley, SLU, SLU Aqua
Bitr. handledare: Ida Ahlbeck Bergendahl, SLU, SLU Aqua
Examinator: Josefin Sundin, SLU, SLU Aqua

Omfattning: 15 poäng
Nivå och fördjupning: G2E
Kurstitel: EX0896
Kurskod: Självständigt arbete i miljövetenskap
Kursansvarig inst.: Institutionen för akvatiska resurser
Utgivningsort: Uppsala
Utgivningsår: 2023
Upphovsrätt: Alla bilder används med upphovspersonens tillstånd.

Nyckelord: Puckellax, *Oncorhynchus gorbuscha*, främmande arter, inhemska arter, atlantlax, spridningsvägar, vandringshinder, effekter, ekologiska nischer

Sveriges lantbruksuniversitet

Fakulteten för naturresurser och jordbruksvetenskap
Institutionen för akvatiska resurser

Sammanfattning

I den här rapporten undersöktes 24 vattendrag på västkusten och fem vattendrag på sydkusten för att identifiera potentiella spridningsvägar för puckellax. Studien har utgått ifrån historiska puckellaxobservationer, definitiva och partiella vandringshinder, elfiske av atlantlax, medelvattenföring och area för att undersöka vattendragens potential som spridningsvägar. Effekter av puckellax i svenskt vatten har sedan diskuterats utifrån ovannämnda faktorer, tidigare studier och ekologisk nischteori. Studien har identifierat Göta älv, Ätran, Örekilsälven, Säveån, Enningdalsälven, Viskan, Lagan, Nissan, Rolfsån, Rönneå, Fylleån & Suseån som vattendragen med störst potential att agera potentiella spridningsvägar för puckellax i ett tidigt stadie. Effekter av puckellax i svenskt vatten kan potentiellt vara att inhemsk atlantlax utkonkurreras, till följd av att puckellax är konkurrenskraftig och att puckellax observerat högt uppströms i bland annat Göta Älv. Puckellax kan eventuellt även ha påverkan på vattenkvalité.

Nyckelord: Puckellax, *Oncorhynchus gorbuscha*, främmande arter, inhemska arter, atlantlax, spridningsvägar, vandringshinder, effekter, ekologiska nischer

Abstract

This study has examined 24 rivers on the west coast and five rivers on the south coast to identify potential migration routes for pink salmon in Sweden. The study is based on previous observations of pink salmon in Sweden, definite and partial migratory barriers, electrofishing of Atlantic salmon, discharge and area to highlight potential migratory routes. The effects of pink salmon in Swedish water have then been discussed based on these factors, previous studies and ecological niche theory. The study has identified Göta älv, Ätran, Örekilsälven, Säveån, Enningdalsälven, Viskan, Lagan, Nissan, Rolfsån, Rönneå, Fylleån & Suseån as the rivers with greatest potential of becoming migratory routes for pink salmon at an early stage. Impacts of pink salmon in the rivers could potentially be that Atlantic salmon is outcompeted, since pink salmon seems to be competitive and since pink salmon has been observed in rivers far upstream, for instance in Göta älv. Pink salmon could also potentially have an impact on water quality.

Keywords: Pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, alien species, native species, atlantic salmon, migratory routes, migratory barriers, impacts, ecological niche

Innehållsförteckning

Tabellförteckning	6
Figurförteckning	7
1. Introduktion	8
1.1.1 Utsättningar av främmande arter.....	8
1.2 Utsättningar av puckellax i nordvästra Ryssland.....	9
1.2.1 Sekundär spridning till Norge.....	9
1.2.2 Spridning till Sverige.....	10
1.3 <i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	10
1.3.1 Naturliga utbredningsområden.....	11
1.3.2 Livscykel.....	11
1.3.3 Lekområden.....	11
1.3.4 Migrering och spridning.....	12
1.3.5 Föda.....	12
1.3.6 Effekter av puckellaxkadaver.....	13
1.4 Teoretiskt ramverk.....	13
1.4.1 Ekologisk nischteori.....	13
1.4.2 Resource opportunity.....	13
1.4.3 Climate matching & ekologisk nischmodellering.....	14
1.5 Problemformulering, syfte & frågeställningar.....	14
2. Metod	16
2.1 Metodansats.....	16
2.2 Studiens utvalda geografiska område.....	16
2.3 Datainsamling & mjukvaror.....	17
2.4 Tillvägagångssätt.....	18
2.5 Antaganden.....	19
3. Resultat & analys	22
3.1 Strömsån, Enningdalsälven, Örekilsälven & Bäveån.....	23
3.2 Aröds å & Bratteforsån.....	27
3.3 Anråse å.....	29
3.4 Göta älv & Säveån.....	29
3.5 Rolfsån, Kungsbackaån, Löftaån & Viskan.....	33
3.6 Himleån, Tvååkersån, Törlan & Ätran.....	35

3.7	Suseån, Nissan & Fylleån.....	37
3.8	Genevadsån, Lagan & Stensån.....	38
3.9	Rönne å.....	40
3.10	Råån, Kävlingeån, Nybroån, Helge å & Mörrumsån.....	41
4.	Diskussion	44
5.	Slutsats	50
	Litteraturförteckning	51
	Tack	57

Tabellförteckning

Tabell 1. Datakällor och mjukvaror, dess användningsområde och källa, som använts i studien.	18
Tabell 2. Deskriptiv statistik över vattendragens egenskaper	22
Tabell 3. Puckellaxobservationer i Sverige	23

Figurförteckning

Figur 1. Kartor över puckellaxspridning och utsättningsområden.	9
Figur 2. Studiens undersökta vattendrag	17
Figur 3. Strömsån, Enningdalsälven, Örekilsälven & Bäveån	25
Figur 4. Spridningsväg för att nå Enningdalsälven.....	26
Figur 5. Bäveån, Aröds å & Bäveån	28
Figur 6. Anråse Å.....	29
Figur 7. Göta älv & Säveån	31
Figur 8. Detaljerad karta över Göta älv	32
Figur 9. Detaljerad karta över Säveån.....	32
Figur 10. Kungsbackaån, Rolfsån, Löftaån & Viskan.....	34
Figur 11. Himleån, Tvååkersån, Törlan & Ätran.....	36
Figur 12. Suseån, Nissan & Fylleån.....	38
Figur 13. Genevadsån, Lagan & Stensån	40
Figur 14. Rönne å.....	41
Figur 15. Råån, Kävlingeån, Nybroån, Helge å & Mörrumsån	43

1. Introduktion

Främmande och invasiva arter har identifierats som ett av de största hoten mot ekosystemtjänster och inhemska biologisk mångfald (Rahel 2002; Pejchar & Mooney 2009). Alla främmande arter som introduceras till nya platser är inte invasiva, utan invasiva arter klassificeras bland annat genom Europaparlamentets och rådets förordning som: *Främmande art vars introduktion eller spridning har konstaterats hota eller negativt inverka på biologisk mångfald och relaterade ekosystemtjänster* (DIR 1143/2014). Invasiva arter utgör problem i många fält, bland annat inom biologi, agrikultur och ekonomi (Peterson 2003). Flera invasiva arter beskrivs som systemingenjörer som modifierar den nya platsen den kommer till istället för att smälta in i den (Bax et al. 2003). Detta kan ske bland annat genom att integrera med inhemska arter och skapa ett högre tryck på resurser (Bax et al. 2003). Invasiva marina arter orsakar främst negativa effekter på den ekonomiska produktionen av exempelvis fiske, vattenbruk och marin infrastruktur (Bax et al. 2003).

International union for conservation of nature, IUCN (2021) skriver att den ökade spridningen av invasiva främmande arter bland annat är till följd av ökad handel och resande, men även till följd av klimatförändringar (IUCN 2021).

I Sverige finns cirka 2000 introducerade arter, varav 350 av dessa klassificeras som invasiva (Naturvårdsverket 2014).

1.1.1 Utsättningar av främmande arter

Introduktion av främmande arter har ökat exponentiellt under de senaste 20 åren (Simberloff et al. 2013), och sker både avsiktligt och oavsiktligt. Introduktioner motiveras bland annat av ekonomiska faktorer (Sandlund et al. 2019) och idag anses introduktion och spridning av främmande arter som ett stort hot mot marin biodiversitet både inom vetenskap och politik (Bax et al. 2003).

Historiskt sett har utsättningar av olika laxarter varit vanligt på flera platser globalt (Crawford & Muir 2008). *Oncorhynchus*-släktet, även kallade stillahavslaxar, består av 12 arter varav nio har introducerats till platser utanför deras ursprungliga utbredningsområde (Pettersson et al. 2018). Regnbåge, *Oncorhynchus mykiss*, har högst storskalig spridning globalt, därefter kommer hundlax, *O. keta* och puckellax, *O. gorbuscha* (Pettersson et al. 2018).

1.2 Utsättningar av puckellax i nordvästra Ryssland

Under sovjettiden sattes flertal arter ut på platser utanför deras naturliga utbredningsområde, däribland *Oncorhynchus gorbusha*, puckellax (Larsen 1960). I nordvästra Ryssland skedde förmodligen den första utsättningen av puckellax år 1956, där befruktade romkorn transporterades från östra Ryssland, södra delen av Sakhalin ön till kläckerier i Vita havets avrinningsområde (Figur 1), men ingen av dessa utsättningar lyckades (Sandlund et al. 2019). År 1985 fortlöpte utsättningarna i nordvästra Ryssland, skillnaden denna gång var att utsättningsmaterialet togs från vattendraget Ola, Magadan Oblast, vilket är ett område beläget mer norrut i puckellaxens naturliga utbredningsområde i Stilla havet (Sandlund et al. 2019) (Figur 1). Utsättningarna pågick till 1999 och resulterade denna gång till självreproducerande populationer i Vita havet, där udda-åriga bestånd har högre abundans än jämnåriga årsbestånd (Sandlund et al. 2019).



Figur 1. Vänster karta: Puckellaxens spridning från utsättningar av puckellax i Vita havet (orange kryss), till norra Kolahalvön, till Norge och till Sverige (spridningen visas med svarta pilar). Höger karta: Plats som utsättningsmaterialet togs från första omgången utsättningar 1956, (svart kryss nummer 1) vid Sakhalin ön, och dess förflyttning till utsättningslokalen (svart pil). Svart kryss nummer 2 är andra omgången av utsättningar år 1985 från floden Ola och dess förflyttning till utsättningslokalen (svart pil).

1.2.1 Sekundär spridning till Norge

Sekundär spridning av puckellax skedde när puckellax spreds från Vita havet och vandrade upp i norska vattendrag, och puckellax fångades troligen för första gången i norra Norge år 1960 (Berg 1977). Sedan dess har puckellaxen funnits i norskt vatten i varierande abundans de flesta år (Sandlund et al. 2019). Abundansen av puckellaxen ökade kraftigt mellan år 2015 och 2017 (Diaz Pauli et al. 2022) och sedan 2017 har puckellax observerats längst med hela norska kusten

(Berntsen et al. 2022). 2017 observerades cirka 12 000 individer i >260 älvar och år 2019 cirka 19 000 individer i 180 älvar (Berntsen 2022). År 2021 var det cirka 300 000 individer puckellax i > 271 älvar (Berntsen 2022). Arten verkar ha etablerat sig i norra ishavet och är inne i en snabb spridningsfas (Petersson et al. 2018). I norra Norge reproducerar sig puckellax i de flesta älvar, och i flera älvar har den blivit den mest dominerande arten under udda år (Frøiland 2022). Den högsta abundansen av puckellax i Norge finns i östra Finnmark, norra Norge (Berntsen et al. 2022). Puckellax har observerats leka i älvar längre söderut och västerut längst med hela norska kusten, därav finns det en risk att puckellax ska spridas till flera länder i norra Europa (Frøiland 2022). Antal puckellax i norska älvar är förmodligen högre än vad som registrerats till följd av begränsningar inom fångststatistik och övervakning (Diaz Pauli et al. 2022).

1.2.2 Spridning till Sverige

Hittills har det varit relativt låga abundanser av puckellax som fångats och observerats i Sverige (Staveley & Ahlbeck Bergendahl 2022). Högst abundans av puckellax observerades år 2021, med 70 individer i sex vattendrag från fyra olika avrinningsområden (Staveley & Ahlbeck Bergendahl 2022). Hittills finns inga bevis på lyckad reproduktion i svenskt vatten (Staveley & Ahlbeck Bergendahl 2022). Däremot finns en stor risk att puckellax ska etablera sig på västkusten, då artens preferenser vad gäller temperatur och fysiska förhållanden passar Sveriges västkust (Petersson et al. 2018). Det finns även en risk att arten sprider sig in i Östersjön (Petersson et al. 2018). Puckellax kategoriseras som *främmande art* i Sverige, med mycket hög risk (riskklass 5) att bli en invasiv art (Havs och vattenmyndigheten 2017). Puckellaxens nästa uppströmsvandring från havet till sötvattenhabitat med syfte att leka förväntas ske sommaren 2023 (Staveley & Ahlbeck Bergendahl 2022).

1.3 *Oncorhynchus gorbuscha*

Puckellax är den minsta arten i *Oncorhynchus*-släktet, men med högst abundans av alla *Oncorhynchus*-arter i sitt ursprungliga utbredningsområde i norra Stilla havet (Cooney 2006). Puckellaxens engelska namn *Pink salmon* syftar till laxens rosa köttfärg, och det andra engelska namnet *Humpback salmon* syftar till hanarnas puckel på ryggen (Petersson et al. 2018). *Gorbuscha* står för det ryska namnet för puckellax, vilket kan översättas till *den lilla söta med puckel* (Petersson et al. 2018).

Det mest karakteristiska kännetecknet för puckellax är puckeln som hanarna utvecklar innan lek (Petersson et al. 2018). Både honor och hanar blir också mörkare i färg inför leken (Heard 1991). Vuxna individer har en svartprickig stjärtfena och rygg, och till skillnad från atlantlax och öring saknar puckellaxen prickar under sidolinjen (Petersson et al. 2018). Deras svarta tunga särskiljer dem också från atlantlaxen (Petersson et al. 2018), och precis som samtliga *Oncorhynchus*-arter har de ett överbett (Quinn 2022).

Normallängden för puckellax är vanligen 40–50 cm, observationer av 75 cm långa puckellaxar har dock förekommit (Fuller et al. 2017). De har en medelvikt på 1,7 kg och väger vanligen mellan 1,3 - 2,3 kg, men kan väga upp till 4,5 kg (Niemälä et al. 2016).

1.3.1 Naturliga utbredningsområden

Puckellaxens naturliga utbredningsområde är i norra Stilla havet, och i Nordamerika lever den i vattendrag från Sacramento floden i Kalifornien till norra Alaska (Sandlund et al. 2019). I Eurasia lever den i vattendrag från Korea till Sibirien (Heard 1991). De mest abundanta populationerna finns i norra delarna av Stilla havet, i Alaska till Puget sound och från Sibirien till södra Sakhalinön (Ruggerone & Irvine 2018).

1.3.2 Livscykel

Puckellax har en tvåårig semelpar livscykel (Quinn 2022), vilket innefattar att de leker en gång och dör några få veckor efter leken (Quinn 2022; Sandlund et al. 2019). Puckellax är en anadrom art vilket innefattar att de växer ute till havs och vandrar till sötvattenhabitat för att leka (Quinn 2018:28) och leker 1,5 år efter att de har fötts (Petersson et al. 2018). Vuxna individer vandrar upp till vattendrag i syfte att leka från juni till september beroende på geografisk plats (Sandlund et al. 2019). Leken sker vanligen mellan mitten av juli till slutet av oktober (Zubchenko et al. 2004, citerad ur Sandlund et al. 2019). En hona bär vanligen på 1200–1900 romkorn (Heard 1991) och dessa grävs ner i lekropar i grus och sten och kläcks sedan vanligen under kommande vinter eller tidig vår (Sandlund et al. 2019). Ynglen simmar upp från flodbäddarna från mars till maj och är då cirka 30 mm långa (Sandlund et al. 2019). Ynglen vandrar nedströms strax efter kläckningen (Diaz Pauli et al. 2022). Till följd av att de vandrar nedströms fort efter att de kommit upp ur gruset är puckellax generellt inte lika beroende av optimala uppväxtområden som atlantlax och öring (Petersson et al. 2018). Hur lång tid det tar för ynglen att nå flodmynningen beror på hur högt uppströms lekområdet är från flodmynningen (Sandlund et al. 2019). I deras naturliga utbredningsområde äter ynglen inte under sin nedströmsvandring (Quinn 2022). På Kolahalvön och i Norge har studier visat att puckellaxyngel stannar längre i vattendragen innan de påbörjar sin nedströmsvandring än i deras naturliga utbredningsområde samt att de äter i vattendragen (Ivankov et al. 1975, citerad ur Petersson et al. 2018; Veselov et al. 2016). Puckellax spenderar ett år ute till havs där det sker en snabb tillväxt, och påbörjar sedan sin uppströmsvandring till sötvattenhabitat för att leka (Diaz Pauli et al. 2022). Medianen för uppströmsvandring i Norge år 2021 var i mitten av juli (Berntsen et al. 2022).

1.3.3 Lekområden

I puckellaxens naturliga utbredningsområde leker de vanligtvis nära flodmynningen (Quinn 2018:28) men sedan cirka 20 år tillbaka har puckellax observerats högre uppströms (Veselov et al. 2016). I Norge och i nordvästra Ryssland har puckellax observerats leka på samma område som öring och atlantlax (Berntsen 2022; Veselov et al. 2016). Dessa tre arter föredrar även liknande typ av bottnar på lekplatser (Sandlund et al. 2019).

I sitt naturliga utbredningsområde brukar puckellax leka tidigare än atlantlax och öring, vilket observationer av lekande puckellax i Norge stärker (Sandlund et al. 2019). I Norge tyder observationer på att leken sker i mitten av juli till slutet av augusti (Berntsen et al. 2022), vilket är tidigare än de inhemska anadroma laxfiskarna (Sandlund et al. 2019). Detta stöds av att man

har hittat puckellaxromkorn under öringsromkorn (T. Wiers opublicerade data, citerad från Sandlund et al. 2019).

1.3.4 Migrering och spridning

Diaz Pauli et al. 2022 studie indikerar att puckellaxens migrationsmönster i norska havet och Barentshavet kan vara snarlikt atlantlaxens migrationsmönster i dessa hav. Puckellax har observerats runt Grönland (Nielsen et al. 2020) och Irland (Millane et al. 2019), vilket innefattar att puckellax kan vandra långa distanser i nordöstra Atlanten och att det är potentiella födohabitat för arten (Diaz Pauli et al. 2022). Nordöstra Atlanten är även ett viktigt födohabitat för bland annat atlantlax (Gilbey et al. 2021; Rikardsen et al. 2021).

Observationer av puckellax i Norge år 1960 visar på en hög nivå av långdistansmigrering från nordvästra Ryssland (Sandlund et al. 2019). Puckellax vandrar längre än många andra laxfiskar, särskilt i ett tidigt stadie av en koloniseringsprocess (Quinn 2018:125-127)

När puckellax ska leka väljer de vattendrag baserat på hur stort vattendraget är, hur hög vattenföring det har samt avstånd till havet (Sandlund et al. 2019). Laxfiskar attraheras till höga vattenflöden (Degerman et al. 2012) och observationer i Norge indikerar att puckellaxen först och främst vandrar uppströms större vattendrag, men när de väl etablerat sig i ett område är de mindre selektiva och sprider sig i princip överallt (Berntsen 2022). Veselov et al. 2016 studie visade att ytterligare utbredning och spridning till lekområden högre uppströms sker relativt fort när puckellax väl etablerat sig i ett vattendrag. I deras naturliga utbredningsområde varierar val av vattendrag och storlek på vattendragen geografiskt (Quinn 2022).

1.3.5 Föda

Inhemsk lax kan komma att påverkas av puckellax bland annat genom ökad konkurrens om resurser (Diaz Pauli et al. 2022). Bland annat har höga abundanser av puckellax i deras naturliga utbredningsområde under vissa år sammanfallit med låga födotillgångar, vilket haft negativa effekter på andra *Oncorhynchus*-arter (Springer et al. 2018). I Kamchatka var också abundansen av växtplankton och kräftdjur lägre under udda år, vilket sammanföll med puckellaxens höga abundans av udda årsbestånd (Batten et al. 2018).

Diaz Pauli et al. (2022) undersökte maginnehåll hos puckellax och visade att puckellaxens diet i norra Atlanten och Barentshavet främst bestod av amfipoder, Euphausiidae och småfisk. Puckellaxens diet i Atlanten och Barentshavet är även snarlikt med atlantlaxens diet i samma område (Diaz Pauli et al. 2022; Jacobsen & Hansen 2001; Utne et al. 2022), vilket även studier utförda i Vita havet visar (Niemelä et al. 2016). Puckellaxens diet varierade beroende på geografisk position i Atlanten och Barentshavet, och skilde sig från norr till söder (Diaz Pauli et al. 2022).

Diaz Pauli et al. (2022) resultat indikerar att puckellax är opportunistiska i Atlanten och Barentshavet, och kan livnära sig på tillgängliga resurser snarare än att ha specifika bytespreferenser.

1.3.6 Effekter av puckellaxkadaver

När ett stort antal puckellax dör efter reproduktion innefattar det stort antal puckellaxkadaver, vilka kan skapa syrebrist och öka mortaliteten för inhemska arters inkuberade romkorn (Sandlund et al. 2019). Nedbrytningen och förmultningen av kadaverna kan dock även ge positiva effekter genom ökad produktion av evertebrater som lever i och runt omkring vattendragen (Sandlund et al. 2019). Dunlop et al. (2021) studie i älven Vesterelv i östra Finnmark visade att puckellaxkadaver bidrar som födokälla till arter som livnär sig på kadaverna, bland annat fåglar och rävar, varav dessa sedan sprider marina näringsämnen från kadaverna till terrestra ekosystem. Kadaverna gynnar därmed arter som livnär sig på dem och som kan öka i abundans. Kadaverna kan leda till ökad tillväxt av vegetation i terrestra ekosystem i samband med ökad näringstillförsel, vilket även kan gynna andra arter på platsen (Dunlop et al. 2021). Däremot kan vattendrag med höga antal puckellaxkadaver få försämrade vattenkvalité (Frøiland 2022).

1.4 Teoretiskt ramverk

1.4.1 Ekologisk nischteori

Studiens valda teoretiska ramverk är ekologisk nischteori. Grinnell (1917) etablerade konceptet *Ekologiska nischer*, och beskrev dessa som de ekologiska förhållanden inom vilka en art kan upprätthålla populationer. Grinnell (1917) fokuserade på de geografiska faktorer som begränsade populationers spridning, medan senare studier om ekologiska nischer utförda av Elton (1927) och Hutchinson (1957) lade mer fokus på arters funktion i ekologiska samhällen. Ekologiska nischer är de förhållanden som arter långsiktigt kan upprätthålla populationer inom utan immigration från andra geografiska områden (Peterson 2003). Dessa inkluderar fysiska faktorer som pH-värde, temperatur och fuktighet, samt biologiska faktorer som resurstillgångar, konkurrens och naturliga fiender (Shea & Chesson 2002).

Ekologiska nischer definieras av hur en art *responderar* på olika faktorer i nischen, där responser bland annat är mortalitet och populationstillväxt, samt *effekten* som arten har inom nischen (Shea & Chesson 2002). Effekten är exempelvis hur arten interagerar och konkurrerar med andra arter inom nischen och hur den använder resurser (Shea & Chesson 2002).

1.4.2 Resource opportunity

Huruvida en främmande art lyckas etablera sig på en ny plats beror främst på hur den förhåller sig till resurser som finns på den nya platsen och hur den integrerar med inhemska arter (Shea & Chesson 2002; Vall-Ilosera et al. 2016). *Resource opportunity* är ett fenomen som kan uppstå för en främmande art när den har hög tillgång på passande resurser i den nya miljön (Shea & Chesson 2002). Hög resurstillgång kan orsakas av snabb naturlig tillväxt, eller till följd av att de inhemska arterna inte håller resurserna på låg nivå, vilket kan resultera i resource opportunities för en främmande art (Shea & Chesson 2002). Etableringar av främmande arter kan också ske i scenarion där den främmande arten och en inhemska art begränsas och konkurrerar om samma resurser, men där den främmande arten har en högre

resursförvärvshastighet genom att exempelvis vara bättre på att söka föda, eller genom att den främmande arten responderar bättre än den inhemska arten på en låg resurstillgång (Shea & Chesson 2002). Därmed kan en låg resurstillgång bli en resource opportunity (Shea & Chesson 2002). Detta kan även förklaras av *konkurrenshypotesen* som säger att konkurrenskraftiga främmande arter kan förskjuta inhemska arter genom diverse livshistorieegenskaper, beteende och anpassningar som ger dem konkurrensfördelar; bland annat genom aggressivt beteende samt stor kroppsstorlek (Jonart et al. 2007).

1.4.3 Climate matching & ekologisk nischmodellering

Climate matching (National Research Council 2002) är en proaktiv metod som syftar till att kunna förutse invasioner av främmande arter, och bygger på konceptet om ekologiska nischer där arter endast kan etablera sig i områden som har liknande resurser och ekologiska förhållanden som finns i artens naturliga utbredningsområde (National Research Council 2002). *Ekologisk nischmodellering* är en vidareutveckling av metoden och inkluderar arters spridning och förekomstnämster i deras naturliga utbredningsområde (Peterson 2003). Modelleringen används inom övervakningssystem i bland annat Australien för att kunna förutse områden med hög risk att invaderas av främmande arter, där en främmande arts invasiva potential bedöms innan den har klassificerats som invasiv och innan en invasion har inträffat (Peterson 2003).

Sammanfattningsvis lämpar sig ekologisk nischteori, samt tillhörande underkategorier som presenterats i teoriavsnittet, för studien då den ger en grundläggande förklaring till varför främmande arter kan utföra lyckade etableringar på nya platser.

1.5 Problemformulering, syfte & frågeställningar

Puckellaxens abundans har ökat i norra Europa sedan 2017, vilket har gett upphov till att förstå puckellaxens spridning samt potentiella effekter den kan ha på ekosystem (Staveley & Ahlbeck Bergendahl 2022). I samband med att det inte pågår något kommersiellt laxfiske på västkusten har det även troligen funnits fler puckellaxar på västkusten än vad som har observerats och registrerats (Staveley & Ahlbeck Bergendahl 2022).

Idag förekommer begränsad förståelse kring puckellaxens påverkan på lokala ekosystem och inhemska arter i norra Europa (Frøiland 2022). Det finns en oro att en hög abundans av puckellax ska utkonkurrera inhemska anadroma arter (Frøiland 2022; Petersson et al. 2018) och att puckellax ska sprida virus och bakterier från fiskodlingar, samt ha negativa effekter på sportfiske och kommersiellt fiske (Frøiland 2022).

Syftet med denna studie är att undersöka potentiella spridningsvägar för puckellax i utvalda vattendrag på västkusten och sydkusten. Kartläggningen kommer tillsammans med eDNA-provtagning (annan del av forskningsprojektet) ge en grundläggande bild av var puckellax kan tänkas etablera sig i Sverige. Data på potentiell och faktisk förekomst av puckellax är väsentligt för att planera åtgärder innan spridningsprocessen gått för långt och arten har hunnit etablera sig i området. Studien undersöker också vad en potentiell spridning av puckellax kan ha för

påverkan i svenskt vatten baserat på ekologisk nischteori, tidigare forskning och observationer av puckellax i studiens utvalda vattendrag.

I samband med att puckellax är ett relativt nytt problem saknas mycket forskning inom ämnet, därav är denna studie högst spekulativ. Förhoppningen är dock att denna studie kan bidra till vidare förståelse inom ämnet samt underlätta för förvaltning.

Studien avser besvara följande frågeställningar:

1. Vart finns potentiella spridningsvägar i utvalda vattendrag på västkusten och sydkusten, och hur tillgängliga är dessa avrinningsområden för en potentiell spridning av puckellax?
2. Vad kan en potentiell spridning av puckellax ha för eventuell påverkan i svenskt vatten baserat på observationer av puckellax, tidigare forskning och ekologisk nischteori?

2. Metod

Studien görs i samarbete med SLU Aqua, Sötvattenslaboratoriet, i forskningsprojektet *Puckellax i Sverige* (Pink salmon in Sweden). Forskningsprojektet pågår mellan 2023-2024 i samarbete med Länsstyrelsen i Halland, Länsstyrelsen i Västra Götaland, Länsstyrelsen i Sydkusten, Mix Research Sweden och Norsk institutt for naturforskning (NINA) med finansiering från FORMAS (Sveriges lantbruksuniversitet 2023). Denna studie ingår som en del i forskningsprojektet och kartlägger potentiella spridningsvägar för puckellaxen i laxvattendrag på västkusten och sydkusten.

2.1 Metodansats

För att besvara studiens frågeställningar utfördes en GIS-analys, genom geovisualisering i programmet ArcGIS pro. Ekologisk nischteori har legat till grunden för den data som används i GIS-analysen och för att undersöka puckellaxens potentiella spridningsvägar. Potentiella spridningsvägar har undersökts med hjälp av habitatpreferenser från puckellaxens ursprungliga ekologiska nisch, puckellaxobservationer i de utvalda vattendragen, vandringshinder som finns i de utvalda vattendragen, vattendragens medelvattenföring, area och längd på avrinningsområdena samt atlantlaxobservationer i de utvalda vattendragen. Atlantlaxobservationer har använts till följd av att atlantlaxen och puckellaxen leker på samma områden i Norge och nordvästra Ryssland, och verkar generellt ha liknande resursbehov och habitatpreferenser (Diaz Pauli et al. 2022; Berntsen 2022; Veselov et al. 2016). Puckellaxens potentiella påverkan i svenskt vatten har sedan undersökts genom att utgå ifrån dess påverkan i deras naturliga utbredningsområde, tidigare forskning om puckellaxekologi, observationer av vart puckellax förekommit i vattendragen samt teorin om ekologiska nischer och hur främmande arter kan etablera sig på nya platser.

2.2 Studiens utvalda geografiska område

Totalt undersöktes 29 vattendrag, varav 24 på västkusten och 5 på sydkusten (figur 2). Urvalet tillhandahölls av forskningsprojektet, där vattendragen på västkusten valdes till följd av de är laxbärande vattendrag (Havs och vattenmyndigheten 2021:148), och att dessa vattendrag arbetas med inom förvaltning. Västkusten är geografiskt närmast Norge samt det område där puckellax har observerats under senaste år. Sydkustens fem vattendrag valdes till följd av att dessa är geografiskt utspridda samt till följd av dess storlek.



Figur 2. Studiens 29 undersökta vattendrag, varav 24 är på västkusten och fem stycken på sydkusten. Gränsen mellan västkusten och sydkusten går vid Råån, där Råån tillhör sydkusten.

2.3 Datainsamling & mjukvaror

I denna studie användes data från sju olika datakällor, bland annat från elfiskeregistret SERS, från SMHI, och från Länsstyrelser (Tabell 1). Datat sorterades i Excel, och visualiserades i ArcGIS Pro®, © Esri.

Tabell 1. Datakällor och mjukvaror, dess användningsområde och källa, som använts i studien.

Data & Format	Användningsområde	Källa, år
SERS Elfiske, vektordata	Identifiering av atlantlax	Svenskt elfiskeregister, (SERS), 2023
Vandringshinder, vektordata	Identifiering av definitiva & partiella vandringshinder för öring	Länsstyrelsen, Biotopkarteringsdatabasen, 2021
Puckellaxförekomst	Identifiering av fiskvägar & åtgärder som möjliggör vandring för öring och atlantlax	Åtgärder i vatten
Vandringsvägar för lax och öring, vektordata	Identifiering av vandringsvägar för lax	Länsstyrelsen 2017
Översiktskarta, vektordata	Sjöar	Lantmäteriet (u.d)
Digitala gränser	Länsgränser	SCB (u.d)
SMHI vattenwebb	Undersökning av vattenföring i vattendrag	SMHI Vattenwebb (u.d)

2.4 Tillvägagångssätt

Nedan följer en beskrivning av studiens tillvägagångssätt i ArcGIS Pro. Varje lager härrör från ett dataset, vilka har visualiserats i GIS genom att använda SWeref99 nordliga och östliga koordinater. I analysen i programmet är det möjligt att klicka på samtliga punkter, då ges tillgänglig information samt länkar till ursprunglig källa. Flera lager kan visas samtidigt i GIS, detta möjliggör bland annat jämförelse mellan förekomster av lax och vandringshinder. Huvudavrinningsområde kategoriseras utifrån SMHI:s numrering (Biotopkartering 2002).

Lagret *Vandringshinder* skapades genom att använda vektordata över vandringshinder, där första definitiva vandringshinder för öring högst uppströms karterades ut i varje vattendrag där laxförekomst fanns. Där definitiva vandringshinder saknades användes istället sista partiella vandringshinder, om det inte fanns laxförekomst uppströms detta. I detta stadiet användes även *fiskvägar*data, då dessa visade eventuella åtgärder vid vandringshindret som möjliggjort uppströmsvandring. Dessa sorterades sedan i Excel i syfte att skapa ett nytt dataset, där vandringshindrets koordinater, huvudavrinningsområdenummer, lokal, vandringshindertyp,

passerbarhet, samt övriga kommentarer om exempelvis fiskvägar eller planerade åtgärder inkluderades.

Lagret *Laxförekomst högst uppströms* skapades med vektordata över elfiske på atlantlax för att undersöka hur högt uppströms dessa observerats. Detta utfördes för samtliga vattendrag och dess biflöden. Dessa noterades och samlades i Excel, där ett nytt lager skapades, vilket även inkluderade koordinater, huvudavrinningsområde nummer, lokal och senaste år som atlantlax förekommit.

Dataseten *Vandringshinder* och *Laxförekomst högst uppströms* importerades sedan i ArcGIS Pro genom verktyget *Geoprocessing: XY Table to Point* och skapade två lager; *Laxförekomst högst uppströms* och *Vandringshinder*. Dessa visades sedan som punkter på kartan. *Vandringshindren*, partiella eller definitiva, kunde sedan särskiljas genom *Symbolology*.

Lagret *Potentiell spridningsväg puckellax* skapades genom att använda *Geoprocessing: Create feature class*, där en polyline skapades och ritades mellan flodmynningen och sista laxförekomst uppströms. Dessa mättes sedan genom att använda verktyget *Measure* i ArcGIS Pro.

Lagret *Puckellax i Sverige* skapades genom data från Staveley & Ahlbeck Bergendahl (2022), där datan sorterades i Excel. Det ursprungliga koordinatsystemet som Staveley & Ahlbeck Bergendahl (2022) använt, WSG 84, översattes till SWeref99 koordinatsystem genom verktyget *RL.se*. Dessa importerades sedan i ArcGIS Pro genom *Geoprocessing: XY Table to point*.

Avstånd på uppströmsvandring för både puckellax och atlantlax mättes i samtliga vattendrag genom verktyget *Measure*. *Measure* användes också vid mätning av avrinningsområden, genom att mäta avståndet mellan flodmynningen och sista delen av avrinningsområdet. Areal räknades ut ungefärligt genom att skapa polygoner över avrinningsområdena och räkna ut arean av dessa. Andel oblockerat avrinningsområde uppskattades ungefärligt med *Measure* genom att räkna ut arean av polygoner som skapats och jämföra detta med avrinningsområdet.

Strömföring för samtliga vattendrag undersöktes med data från SMHI, där vattenföring från samtliga vattendrags flodmynning noterades mellan år 2010-2021. Dessa sammanställdes och medelvärdet för vattenföring, m^3/s , togs fram.

2.5 Antaganden

Nedan följer en sammanfattning av antaganden som metoden baserats på samt potentiella felkällor.

Elfiskedata

Elfiskedatan som analysen baseras på innefattar inte nödvändigtvis sista uppströms atlantlax som finns i vattendragen. Elfiskena syftar till att beräkna densiteten av juvenil atlantlax (Havs och vattenmyndigheten 2022:148), och förklarar densiteten av atlantlaxen vid specifika tidpunkter. Detta kan innebära att det kan finnas lax vid dessa elfiskelokaler vid annan tidpunkt än när elfisket utfördes, samt att det kan finnas lax högre uppströms där det inte utförts

provtagningar. Det har även utförts varierande antal elfiske i olika vattendrag. För ett mer tillförlitligt resultat borde antalet atlantlax inkluderats från elfisket.

Vandringshinder

Vandringshindrens passerbarhet kategoriserades efter Biotopkarteringen (2002), där passerbarhet är fiskars möjlighet att vandra uppströms vandringshindret. *Definitivt* vandringshinder är: *hindret kan med största sannolikhet inte passeras under några förhållanden* och *Partiellt* är: *hindret kan passeras under vissa gynnsamma förhållanden, vanligtvis vid högvattenföring. Svårighetsgraden mellan de partiella vandringshindrena varierar mycket* (Biotopkarteringen 2002). När passerbarhetsgrad saknades noterades istället fallhöjd (vid vattenkraftverk) för att avgöra passerbarhetsgraden. Passerbarhet för öring valdes till följd av att passerbarhet för lax saknades, men även till följd av att puckellax och öring har liknande storlek. Öring är vanligtvis 48 cm långa på västkusten (Sportfiske fångstdata pers. Kom. Ida Bergendahl) medan puckellaxen vanligen är 40–55 cm (Havs och vattenmyndigheten 2017). Därmed kan vandringshinder som betraktas definitiva för öring även betraktas som definitiva för puckellax i samband med liknande storlek. Därav ansågs det passande att applicera örings passerbarhet på puckellaxs möjlighet att passera uppströms vandringshinder. För en utförligare undersökning borde vandringshinderstyp undersökas mer noggrant för att avgöra passerbarhet för puckellax.

Habitatpreferenser

Studien bygger på antagandet att atlantlax och puckellax delar habitatpreferenser och leker på samma områden, vilket observationer i Norge och nordvästra Ryssland har visat (Berntsen 2022; Veselov et al. 2016). Det är dock nämnvärt att ett annat utfall kan tänkas ske i svenskt vatten, men å andra sidan visar tidigare puckellaxobservationer i Sverige att de har sökt sig till samma vattendrag som atlantlax. Detta kan dock bero på att puckellaxobservationer inte har rapporterats i andra vattendrag. Till följd av att litteraturen beskriver puckellaxen som en art med generalistiska särdrag (Quinn 2022), är det möjligt att de kommer att söka sig till vattendrag som atlantlax inte leker i. För en mer utförlig undersökning borde även faktorer som temperatur, botten typ och vattenföring för samtliga biflöden i avrinningsområdena inkluderas. Till följd av tidsramen samt tidigt stadium i projektet gjordes en avvägning att en översiktlig överblick längst med kusten är mer relevant.

Felkällor

En eventuell felkälla är att elfiskedata som analysen bland annat baseras på kan ha inkluderat observationer av odlad fisk som inte kommit dit naturligt. Detta till följd av att laxsmolts sätts ut i Göta älv, Lagan och Nissan (Havs och vattenmyndigheten 2021:148), och möjligen på andra platser som vi inte har information om. En annan potentiell felkälla kan vara att vandringshinder som fanns när data till denna studie samlades in informationen har åtgärdats. Då puckellax, som tidigare nämnt, är ett relativt nytt problem i norra Europa saknas det mycket forskning om puckellax. Därav har flertal av denna studies källor stundtals tagits från icke

vetenskapliga källor, bland annat tidskrifter, för att samla in så mycket information som möjligt. Detta är något som är värt att ha i åtanke vid läsning och tolkning av denna studies resultat.

3. Resultat & analys

Teckenförklaring finns i samtliga kartor; röd linje visar bekräftad vandringsväg för atlantlax och visar vandringsvägen fram till sista observerad atlantlaxförekomst (röd fisk) uppströms mynningen. Rosa linjer visar potentiell vandringsväg från sista uppströms observerad atlantlaxförekomst till sista definitiva vandringshindret (röd triangel), eller partiella vandringshinder (röd/svart triangel). Vattendrag utan vandringshinder, så kallade oblockerade vattendrag, (gröna pilar på kartan), visar var puckellax potentiellt kan sprida sig. Svart fisk visar förekomst av puckellax. I vattendrag där observationer av puckellax har okänd position har puckellaxförekomsten placerats i början av vattendraget. Annan information som exempelvis antal atlantlax som observerats på provtagningsplatsen och vilket år finns i analysen i ArcGIS pro.

Tabell 2. Data över medelvattenföring mellan år 2010-2021, avrinningsområde i area km² och avrinningsområdets längd i km. Tabellen visar hur stor andel av avrinningsområdet som är oblockerat, avrinningsområdets area och högsta uppströms observerad atlantlax från flodmynningen. Observera att Enningdalsälven gränsar till Norge, och 40 km av avrinningslängden är i Sverige, medan 15 km fortsätter i Norge.

Vattendrag (HuvudavrinningsID)	Avrinningsområde area, km ²	Avrinningsområde längd, km	Medelvattenföring, m ³ /s	Atlantlax högst uppströms, km	Andel oblockerat avrinningsområde
Anråse a (108/109)	n/a	n/a	2	9	n/a
Aröds å (108/109)	n/a	n/a	0.5	2	n/a
Bratteforsån (108/109)	n/a	n/a	1	4	n/a
Bäveån (109)	300	30	4	36	50 %
Enningdalsälven (112)	n/a	40	14	31	20 %
Fylleån (100)	393	45	8	27	80 %
Genevadsån (99)	228	25	4	26	80 %
Göta älv (108)	50 038	550	220	79	2 %
Helge å (88)	4720	135	43	71	25 %
Himleån(104)	208	25	4	19	100 %
Kungsbackaån (107)	301	35	6	25	80 %
Kävlingeån (92)	1 202	55	10	n/a	20 %
Lagan (98)	6 445	135	82	39	8 %
Löftaån (105/106)	n/a	n/a	3	17	n/a
Mörrumsån (86)	3 366	130	27	32	8 %
Nissan (101)	2 683	145	47	35	8 %
Nybroån (89)	316	30	3	n/a	100 %
Rolfsån (106)	692	60	14	68	50 %
Råån (94)	193	20	2	9	100 %
Rönne å (96)	1 894	80	21	61	33 %
Stensån (97)	284	35	4	37	80 %
Strömsån (111)	257	30	4	18	67 %

Suseån (102)	449	30	8	44	75 %
Säveån (108)	n/a	n/a	n/a	36	n/a
Tvååkersån (103/104)	n/a	n/a	2	8	n/a
Törlan (103/104)	n/a	n/a	1	5	n/a
Viskan (105)	2 200	105	43	73	33 %
Ätran (103)	3 339	155	60	69	25 %
Örekilsälven (110)	1 338	70	24	9	67 %

Tabell 3. Data över puckellaxobservationer i studiens vattendrag, i ordning efter antal observerade puckellax, baserat på Staveley & Ahlbeck Bergendahl 2022 & Petersson 2018. Observationer från 2017 - 2021. Puckellax som observerades 1975 i Nyrboån inkluderades ej till följd av att den inte är en del av denna invasionsperiod. Tabellen visar också data över vattendragets sammanlagda antal puckellax, namn på plats där observationer gjorts, km från flodmynning, år och antal observationer.

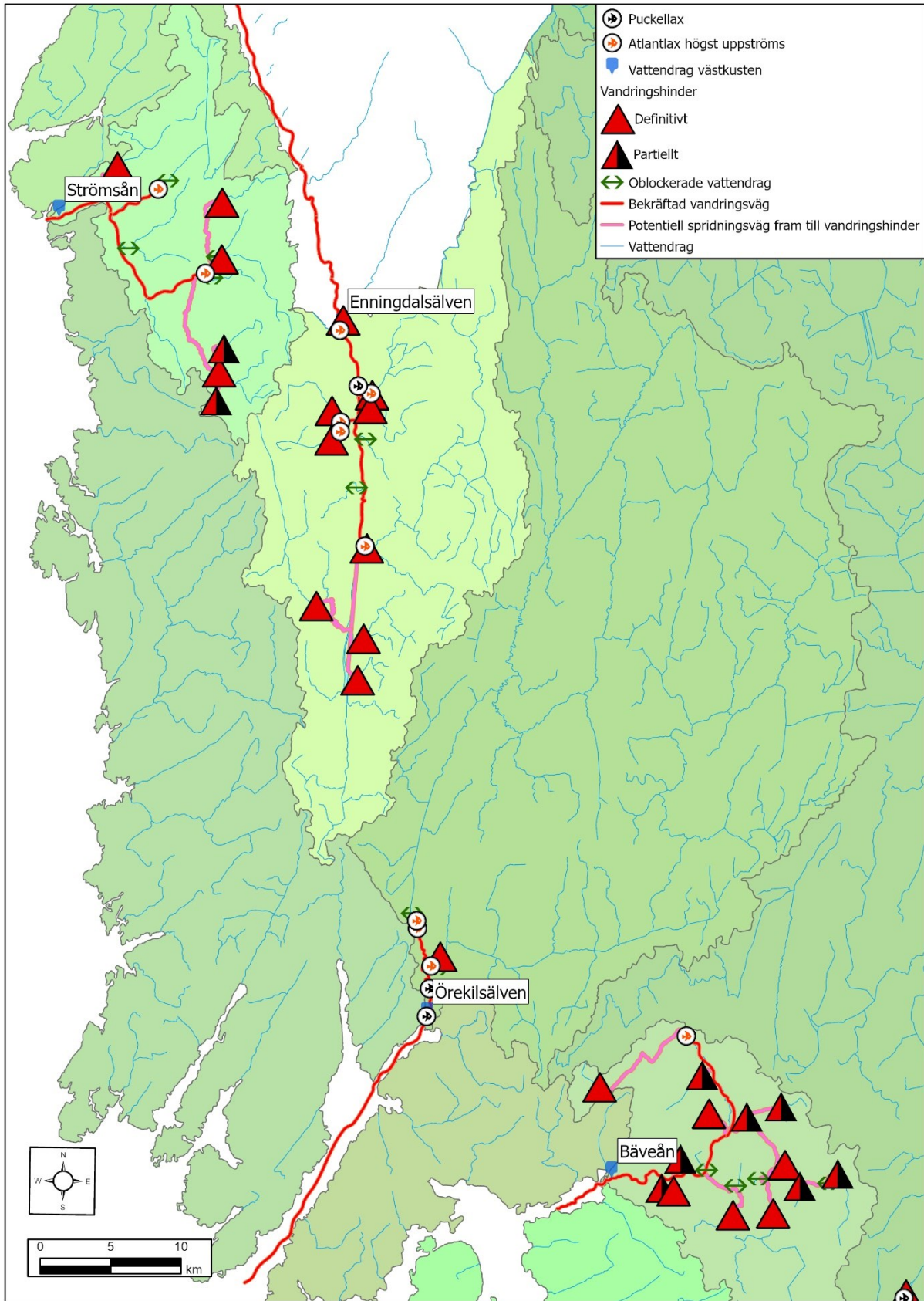
Vattendrag	Antal O. gorbuscha	Plats och km från flodmynning	2017 & antal	2019 & antal	2021 & antal
Ätran	73	Herting 4 km	18	5	45
		Vessingebro 21 km	1		1
		Nydala 35 km	1		2
Göta älv	27	Lilla Edet 56 km	20		3
		Trollhättan 78 km			4
Örekilsälven	12	Okänt			10
		Kvistrum 3 km	2		
Säveån	4	Okänt			4
Enningdalsälven	1	5 km	1		
Kustområde	1	Ljungskileviken	1		
Viskan	Okänt	Okänt	Okänt		
Lagan	Okänt, (minst 2)	Laholm 7 km			1
		Okänt	Okänt		

3.1 Strömsån, Enningdalsälven, Örekilsälven & Bäveån

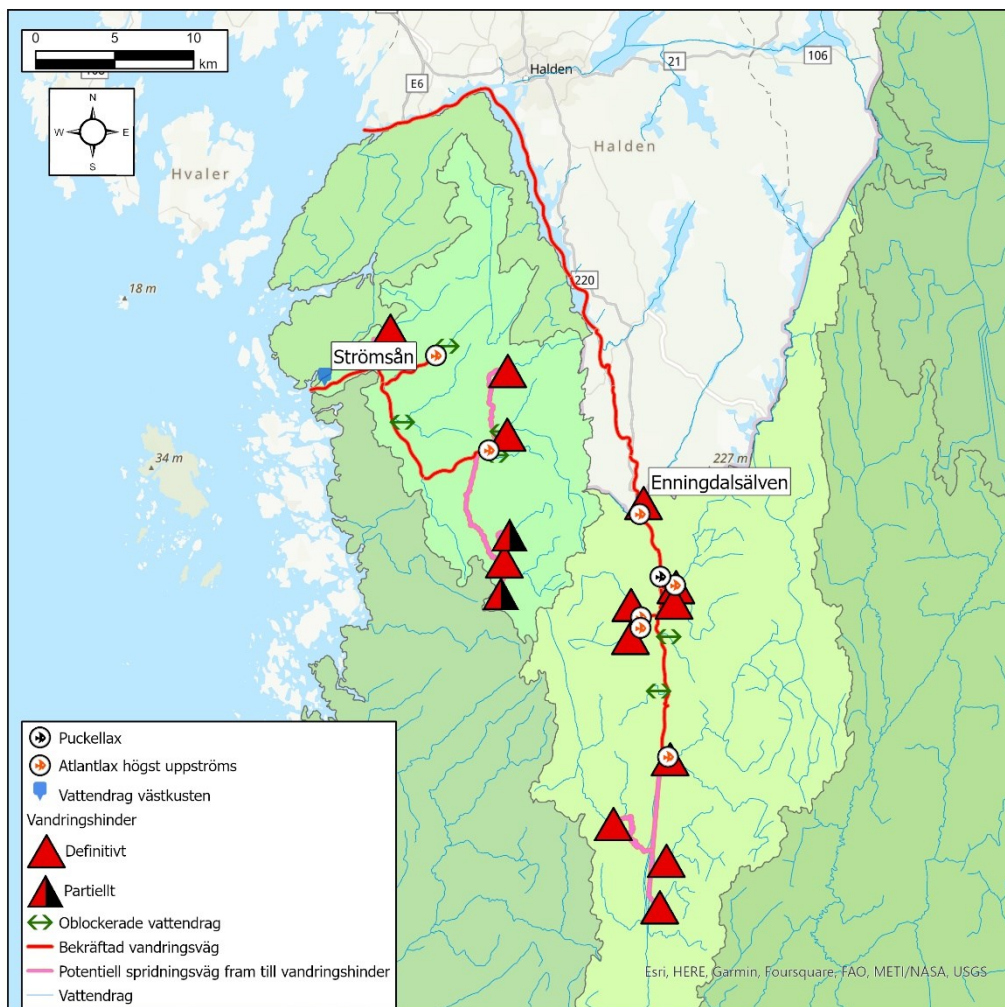
Strömsån har en medelvattenföring på 4 m³/s vid flodmynningen, arean är 257 km² och avrinningsområdet är 30 km långt, där 67 % av vattendraget är oblockerat (Tabell 2). Atlantlax

har observerats 18 km uppströms som längst och avrinningsområdet är till stor del är oblockerat, förutom i slutet av biflöden (Figur 3). Det finns även fria vandringsvägar uppströms påvisad atlantlaxförekomst i biflöden där puckellax skulle kunna sprida sig.

Enningdalsälven har en medelvattenföring på 14 m³/s, avrinningsområdet är cirka 40 km långt, och 20 % av avrinningsområdet är oblockerat (Tabell 2). Atlantlax har observerats 31 km uppströms som längst. För att nå Enningdalsälven måste lax vandra genom Norge (Figur 4). I Enningdalsälven finns flera definitiva vandringshinder, och atlantlax har inte observerats uppströms dessa (Figur 3 & 4). Huvudfåran är oblockerad, vilket skapar en potentiell vandringsväg för puckellax längst med huvudfåran (Figur 3 & 4).



Figur 3. Vattendragen Strömsån, Enningdalsälven, Örekilsälven och Bäveån med markerad förekomst av puckellax och atlantlax, definitiva och partiella vandringshinder och oblockerade vattendrag. SMHI © Översiktskartan © Lantmäteriet



Figur 4. Vattendraget Enningdalsälvens vandringssväg för lax för att nå till Enningdalsälven med markerad förekomst av puckellax och atlantlax, definitiva och partiella vandringshinder och oblockerade vattendrag. SMHI © Översiktskartan © Lantmäteriet

Örekilsälvens medelvattenföring är $24 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 70 km^2 , avrinningsområdet är 24 km långt och 67% av avrinningsområdet är oblockerat (Tabell 2). Atlantlax har observerats 9 km som högst uppströms (Tabell 2). Totalt 12 puckellaxindivider har observerats i Örekilsälven år 2017 och 2021. 2017 observerades två individer vid Kvistrum, 3 km uppströms från flodmynningen (Tabell 3). År 2021 observerades 10 individer på okänd plats. I Örekilsälven har atlantlax observerats högre uppströms än puckellax baserat på tillgänglig information (Figur 3). Örekilsälvens huvudfåra går västerut och biflödet Munkedalsälven går österut, där Munkedalsälven blockeras av ett definitivt vandringshinder efter cirka 7 km (Figur 3). Det finns inga definitiva vandringshinder i huvudfåran där puckellax potentiellt kan spridas (Figur 3).

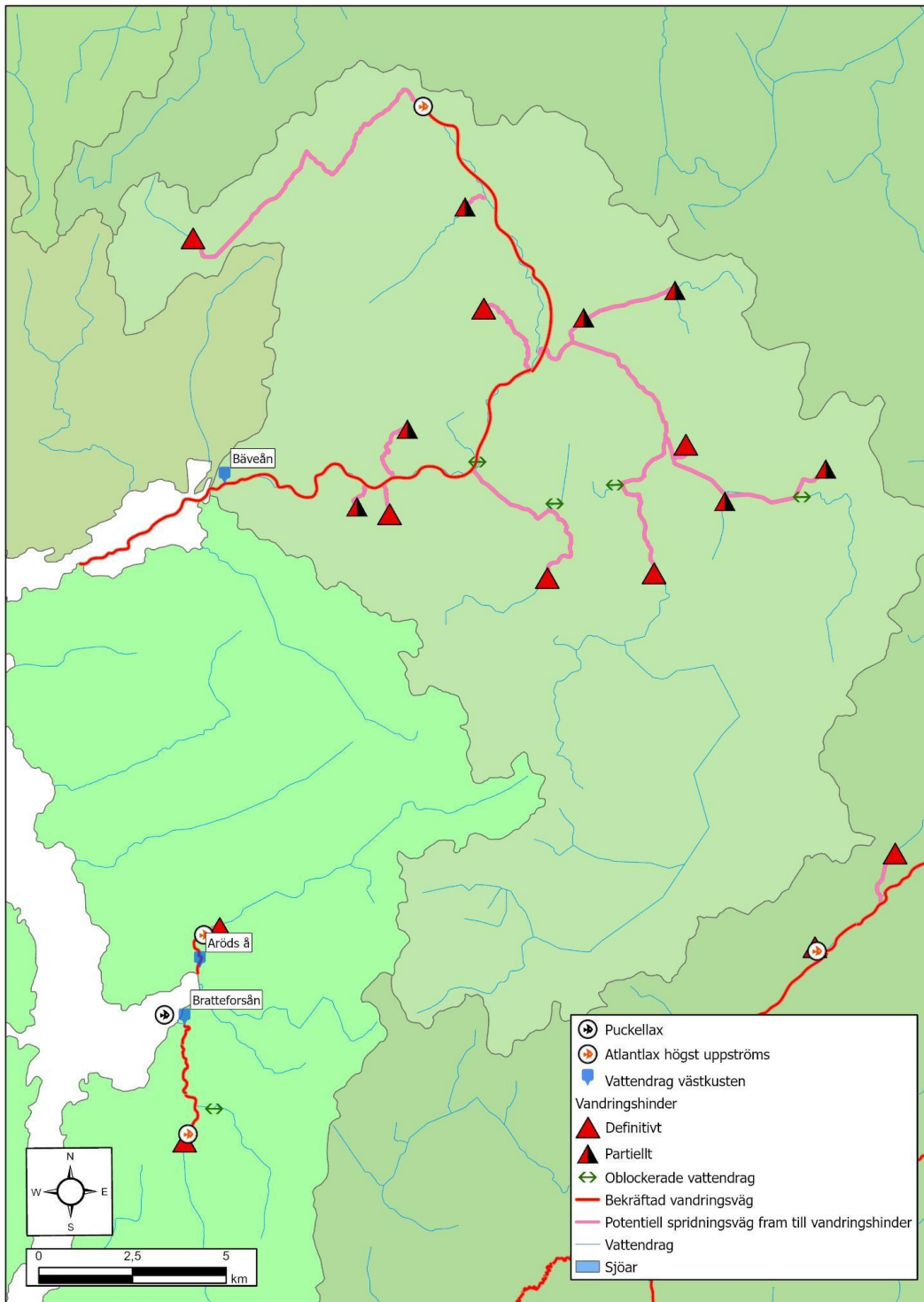
Bäveåns medelvattenföring är $4 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 300 km^2 och avrinningsområdet är 30 km långt (Tabell 2). 50% av avrinningsområdet är oblockerat och atlantlax har observerats 36 km som högst uppströms (Tabell 2). Bäveåns biflöden har flertal definitiva och partiella vandringshinder, men huvudfåran är oblockerad tills slutet av vattendraget där ett definitivt

vandringshinder finns (Figur 3 & 5). Flertal biflöden är även oblockerade, vilka också potentiellt kan agera spridningsväg för puckellax (Figur 3 & 5).

3.2 Aröds å & Bratteforsån

Utanför Aröds å och Bratteforsån har puckellax observerats i Ljungskileviken år 2017 (Tabell 3 & Figur 5). I Aröds ås medelvattenföring är $0,5 \text{ m}^3/\text{s}$, och atlantlax har observerats 2 km uppströms som längst (Tabell 2) Det finns ett definitivt vandringshinder relativt lågt uppströms, vilket kan blockera spridningsväg för puckellax (Figur 5).

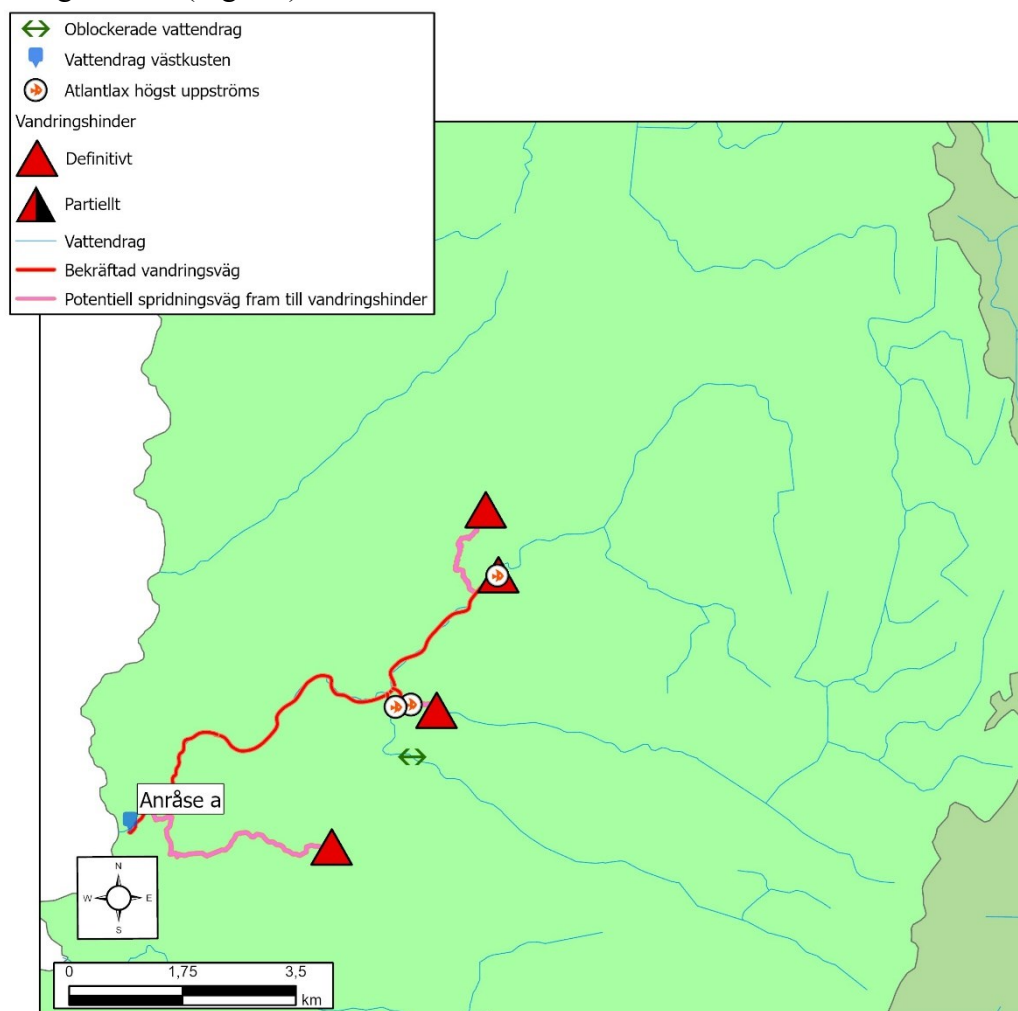
Bratteforsån har en medelvattenföring på $1 \text{ m}^3/\text{s}$, och atlantlax har observerats 4 km uppströms som längst innan ett definitivt vandringshinder (Tabell 2 & Figur 5). Det finns ett oblockerat biflöde österut där Bratteforsån delar sig, vilket kan agera potentiell spridningsväg för puckellax (Figur 5).



Figur 5. Vattendragen Bäveån, Aröds å och Bratteforsån med markerad förekomst av puckellax och atlantlax, definitiva och partiella vandringshinder och oblockerade vattendrag. SMHI © Översiktskartan © Lantmäteriet

3.3 Anråse å

Anråse ås medelvattenföring är $2 \text{ m}^3/\text{s}$, och atlantlax har observerats 9 km uppströms som längst (Tabell 2). Det finns potentiella spridningsvägar för puckellax i huvudfåran fram tills första definitiva vandringshindret, i första biflödet österut om huvudfåran tills det definitiva vandringshindret och i biflödet högst uppströms västerut om huvudfåran tills det definitiva vandringshindret (Figur 6).



Figur 6. Vattendraget Anråse å med markerad förekomst av atlantlax, definitiva vandringshinder och oblockerade vattendrag. SMHI © Översiktskartan © Lantmäteriet

3.4 Göta älv & Säveån

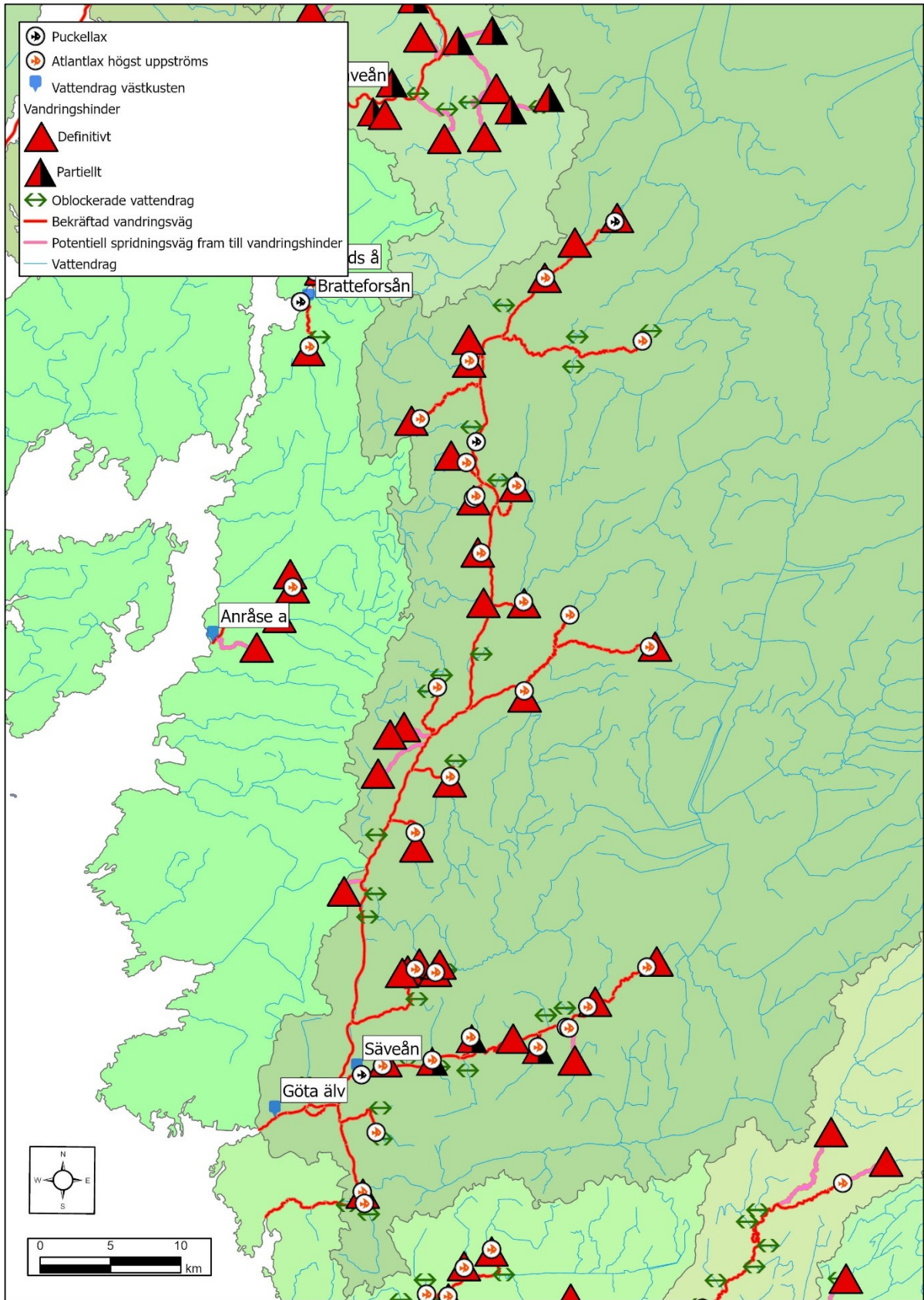
Mynningen av Göta älv vid havets medelvärde är $220 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är $50\,038 \text{ km}^2$ och avrinningsområdets längd är 550 km (Tabell 2). 2 % av avrinningsområdet är oblockerat (Tabell 2). Atlantlax har observerats 79 kilometer uppströms som längst i vattendraget Göta älv, vilket är i ett biflöde österut från huvudfåran (Tabell 2 & Figur 7). Totalt 27 puckellax har observerats i vattendraget Göta älv; 20 stycken 2017 och 7 stycken år 2021 (Tabell 3). 20 stycken

observerades vid Lilla edet vattenkraftsstation 56 km uppströms år 2017, och 3 stycken på samma plats år 2021. Vid Trollhättan, 78 km uppströms, observerades 0 puckellax år 2017, och 4 stycken år 2021 (Tabell 3). Puckellax har observerats högre uppströms i huvudfåran än atlantlax, 5 km längre (Figur 7 & 8). Notera dock att detta är spekulativt och även kan bero på att elfiske inte utförts för atlantlax vid Trollhättan. Ett annat alternativ kan vara att atlantlax inte är högre uppströms vid Trollhättan till följd av att det inte finns passande habitat för lek där, medan puckellax agerar som en invasiv art och sprider sig högt uppströms till följd av att den inte utfört lokala anpassningar och hittat sin realiserade nisch.

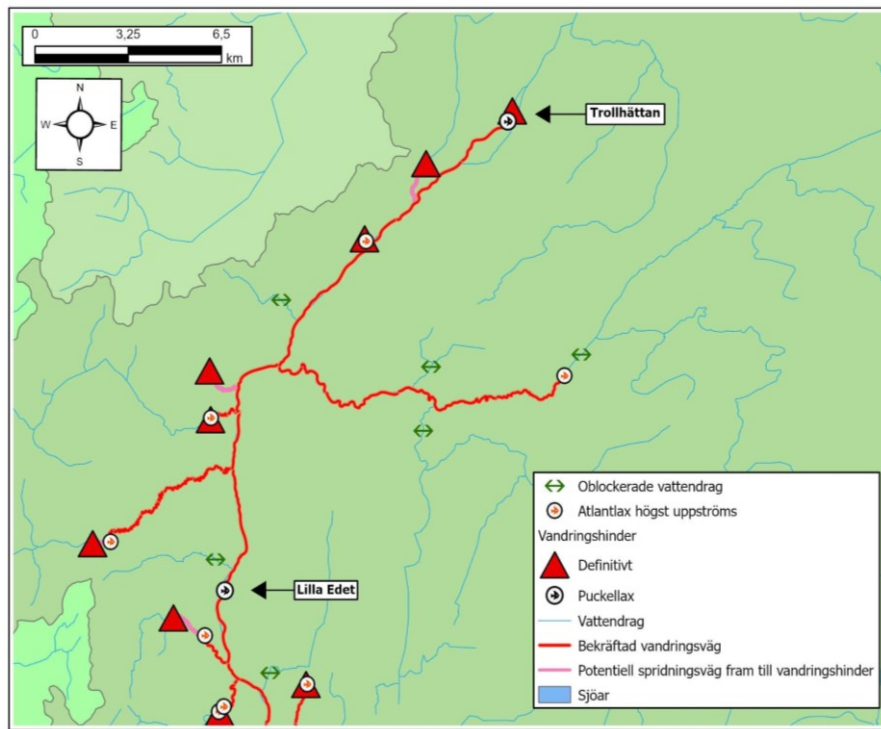
Puckellaxobservationerna vid Trollhättan är hittills den högsta uppströmsvandringen som puckellax utfört i svenskt vatten.

Vid vattenkraftverket Lilla Edet, 20 km nedströms Trollhättan, finns fiskvägar vilka möjliggör passage (Vattenfall Vattenkraft AB 2012:4). I Trollhättan finns tre vattenkraftverk som är definitiva vandringshinder; Olidan, Hojum och Vargön, och ingen lax har observerats efter dessa (Figur 7 & 8). En potentiell spridningsväg för puckellax högre uppströms kan vara i samma biflöde som atlantlax observerats som längst (Figur 7 & 8).

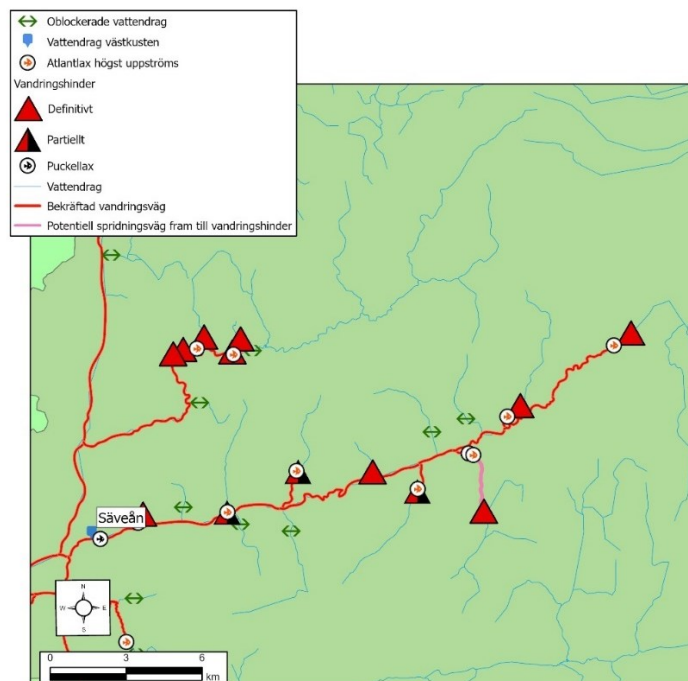
I Säveån observerades fyra puckellaxindivider år 2021 på okänd plats (Tabell 3). Atlantlax har observerats 36 km uppströms som längst till Floda vattenkraftverk, vilket är ett definitivt vandringshinder (Figur 9). Det finns även flertal oblockerade biflöden i Säveån (Figur 9).



Figur 7. Avrinningsområdet Götaälv med vattendraget Sävån med markerad förekomst av puckellax och atlantlax, definitiva och partiella vandringshinder och oblockerade vattendrag. SMHI © Översiktskartan © Lantmäteriet



Figur 8. Vattendraget Göta älv med syfte att visualisera avstånd mellan atlantlax och puckellaxobservationer. Vattendraget har även markerats med förekomster av puckellax och atlantlax, definitiva och partiella vandringshinder och oblockerade vattendrag. SMHI © Översiktskartan © Lantmäteriet



Figur 9. Vattendraget Sävveån med markerad förekomst av puckellax och atlantlax, definitiva och partiella vandringshinder och oblockerade vattendrag. Här presenteras en mer detaljerad översikt av Sävveån. SMHI © Översiktskartan © Lantmäteriet

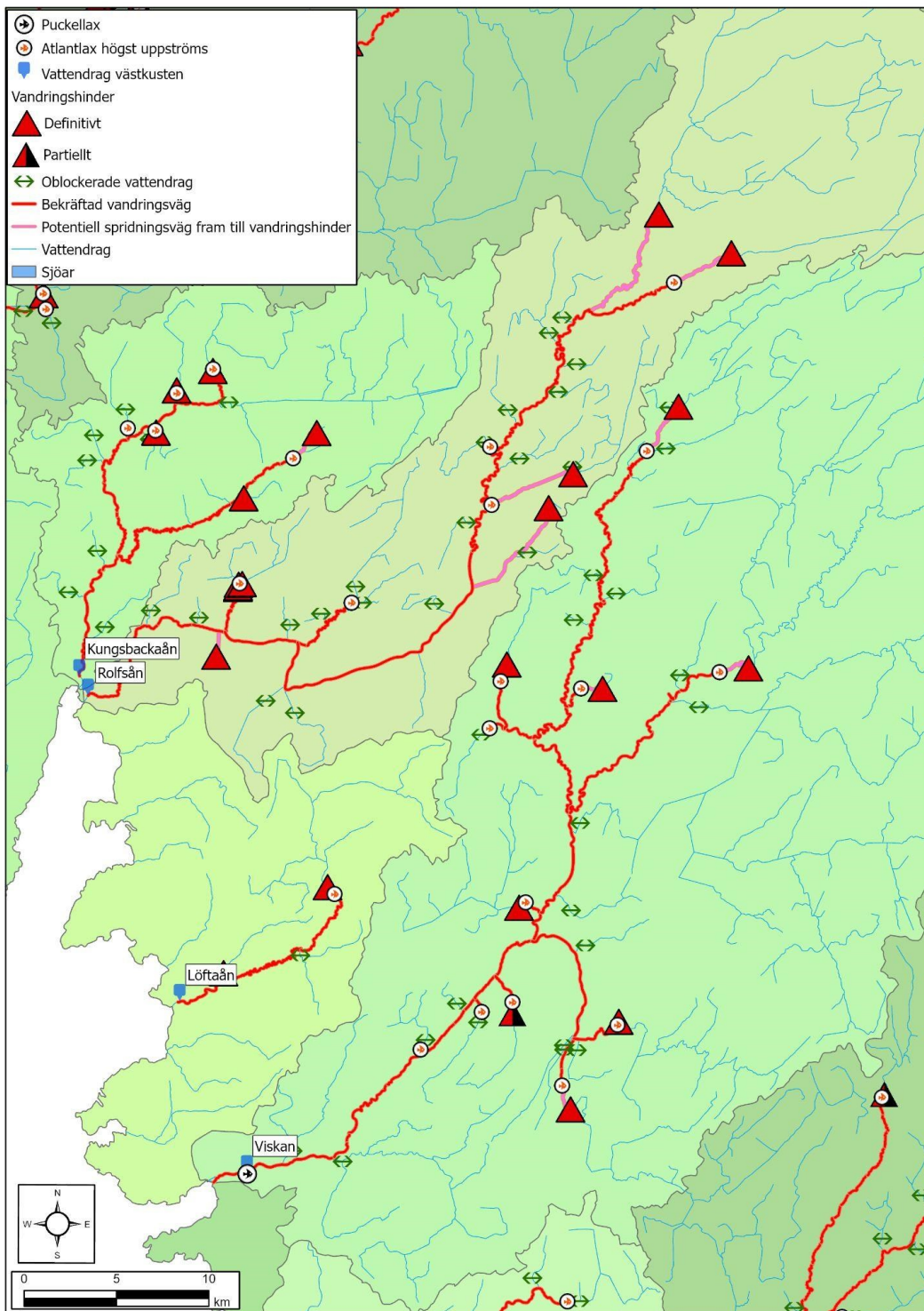
3.5 Rolfsån, Kungsbackaån, Löftaån & Viskan

Kungsbackaåns medelvattenföring är 6 m³/s, arean är 301 km² och avrinningsområdets längd är 35 km (Tabell 2). 75 % av avrinningsområdet är oblockerat, och atlantlax har observerats 25 km uppströms som längst (Tabell 2). Kungsbackaån har en oblockerad huvudfåra samt flera oblockerade biflöden (Figur 10). Observera att det första definitiva vandringshindret inte är i det första biflödet vid första förgreningen, utan i ett mindre biflöde österut.

Rolfsåns medelvattenföring är 14 m³/s, arean är 692 km² och avrinningsområdet är 60 km långt (Tabell 2). Atlantlax har observerats 68 km uppströms som längst, och 50 % av avrinningsområdet är oblockerat (Tabell 2). En potentiell spridningsväg för puckellax är i huvudfåran där atlantlax observerats, samt i oblockerade biflöden (Figur 10). I både Kungsbackaån och Rolfsån har atlantlax observerats regelbundet under de senaste åren.

Löftaåns medelvattenföring är 3 m³/s och atlantlax har observerats 17 km uppströms som längst, precis nedströms ett definitivt vandringshinder (Tabell 2 & Figur 10). Det finns två oblockerade biflöden som kan agera spridningsväg för puckellax (Figur 10).

Viskans medelvattenföring är 43 m³/s, arean är 2200 km² och avrinningsområdet är 105 km långt (Tabell 2). 67 % av avrinningsområdet är oblockerat, och atlantlax har observerats 73 km uppströms som längst (Tabell 2). Puckellax har observerats i Viskan år 2017 på okänd plats (Tabell 3). I huvudfåran skulle puckellax kunna spridas till 60 km uppströms, tills definitiva vandringshindret Kungsfors vattenkraftverk (Figur 10). Det finns även flera oblockerade biflöden sydöster om Kungsfors (Tabell 10). Nordvästra Viskan, där atlantlax vandrat som högst uppströms, är oblockerad fram tills ett definitivt vandringshinder i Surtan (Figur 10). Atlantlax har observerats här fram tills 2019.



Figur 10. Vattendragen Kungsbackaån, Rolfsån, Löftaån och Viskan med observerad förekomst av puckellax och atlantlax, partiella och definitiva vandringshinder och oblockerade vattendrag. SMHI © Översiktskartan © Lantmäteriet

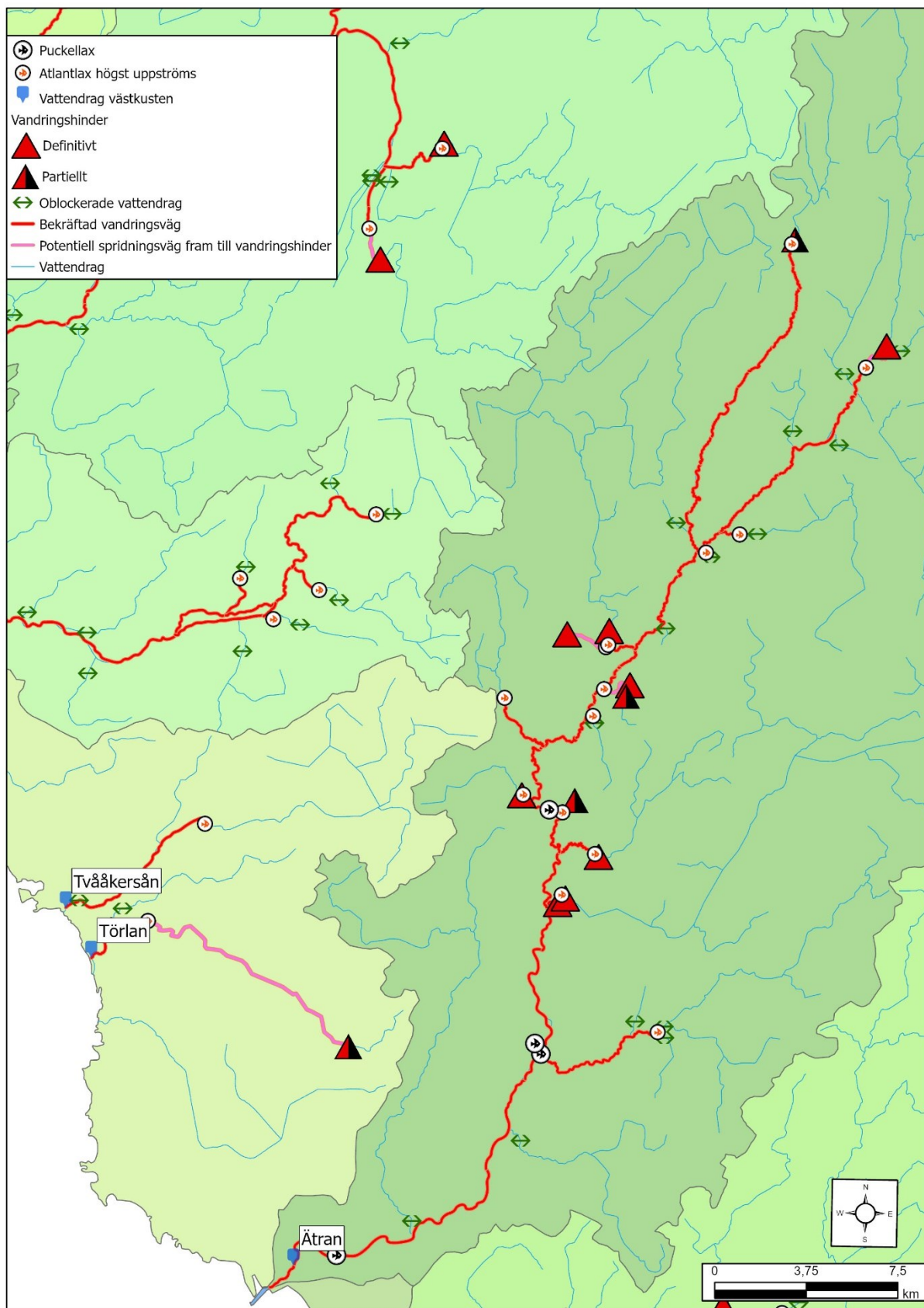
3.6 Himleån, Tvååkersån, Törlan & Ätran

Himleåns medelvattenföring är $4 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 208 km^2 och avrinningsområdet är 25 km långt (Tabell 2). Atlantlax har observerats 19 km uppströms som längst, och vattendraget saknar definitiva och partiella vandringshinder (Figur 11). Baserat på detta kan puckellax potentiellt spridas i hela Himleån.

Tvååkersåns medelvattenföring är $2 \text{ m}^3/\text{s}$, och atlantlax har observerats 8 km uppströms som längst (Tabell 2). Tvååkersån saknar också definitiva och partiella vandringshinder, vilket kan möjliggöra spridning av puckellax i hela avrinningsområdet (Figur 11).

Törlans medelvattenföring är $1 \text{ m}^3/\text{s}$, och atlantlax har observerats 5 km uppströms som längst (Tabell 2). Törlan saknar också definitiva vandringshinder, men har ett partiellt vandringshinder i de nordligaste delarna av vattendraget (Figur 11). Både Tvååkersån och Törlan har haft atlantlaxbestånd under de senaste åren.

Ätråns medelvattenföring är $60 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 3339 km^2 och avrinningsområdet är 155 km långt (Tabell 2). 20 % av avrinningsområdet är oblockerat och atlantlax har observerats 69 km uppströms som längst i det stora biflödet Högvadsån (Tabell 2 & Figur 11). I Ätran har flest antal puckellaxindivider observerats, totalt 73 stycken mellan år 2017–2021 (Tabell 3). Observera att detta är till följd av en fiskekamera som sitter uppe i Herting, 4 km från flodmynningen, där 68 individer observerats mellan 2017–2021. 18 individer observerades i fiskkameran i Herting år 2017, 5 stycken år 2019 och 45 stycken år 2021. Vid Vessingebro, 21 km uppströms flodmynningen, observerades en individ år 2017 och 1 individ år 2021. Vid Nydala, 35 km uppströms flodmynningen, observerades 1 individ år 2017 och 2 individer år 2021 (Tabell 3). Huvudfåran blockeras av ett definitivt vandringshinder vid Ätrafors, 25 km uppströms (Figur 11). I biflödet Högvadsån finns ett partiellt vandringshinder som atlantlax inte observerats uppströms, 69 km uppströms (Figur 11). Däremot skulle puckellax potentiellt kunna passera detta till följd av partiellt vandringshinder och beroende på vandringshindertyp.



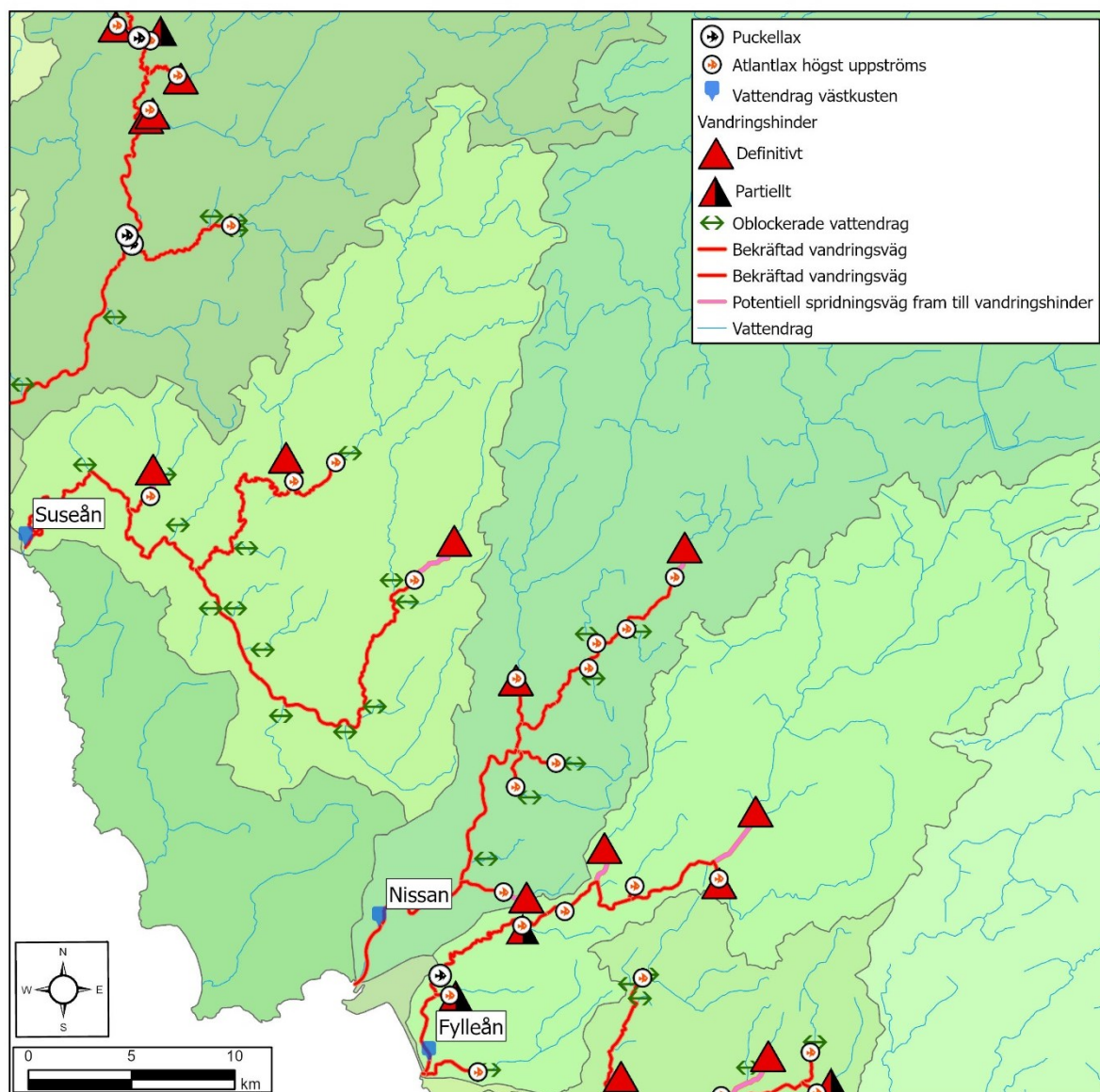
Figur 11. Vattendragen Himleån, Tvååkersån, Törlan och Ätran med markerad förekomst av puckellax och atlantlax, definitiva och partiella vandringshinder och oblockerade vattendrag. SMHI © Översiktskartan © Lantmäteriet

3.7 Suseån, Nissan & Fylleån

Suseåns medelvattenföring är $8 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 449 km^2 och avrinningsområdet är 30 km långt (Tabell 2). 75 % av avrinningsområdet är oblockerat och atlantlax har observerats 44 km uppströms som längst (Tabell 2). I Suseån finns flera oblockerade biflöden med endast tre definitiva vandringshinder som blockerar vattendraget (Figur 12). Puckellax kan även potentiellt spridas relativt högt i huvudfåran (Figur 12).

Nissans medelvattenföring är $47 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 2683 km^2 och avrinningsområdet är 145 km långt (Tabell 2). 8 % av avrinningsområdet är oblockerat och atlantlax har observerats 35 km uppströms som längst (Tabell 2). Puckellax kan potentiellt spridas i Nissans huvudfåra fram till det definitiva vandringshindret strax uppströms sista observerade atlantlax (Figur 12). Det finns även flera oblockerade biflöden (Figur 12).

Fylleåns medelvattenföring är $8 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 393 km^2 och avrinningsområdet är 45 km långt (Tabell 2). 80 % av avrinningsområdet är oblockerat och atlantlax har observerats 27 km uppströms som längst (Tabell 2). En död puckellaxhona hittades vid 6 km uppströms flodmynningen år 2017 (Staveley & Ahlbeck Bergendal 2022; Petersson et al. 2018). Puckellax kan potentiellt spridas relativt högt uppströms i huvudfåran och i oblockerade biflöden (Figur 12).



Figur 12. Vattendragen Suseån, Nissan och Fylleån med markerad förekomst av puckellax och atlantlax, definitiva och partiella vandringshinder och oblockerade vattendrag. SMHI © Översiktskartan © Lantmäteriet

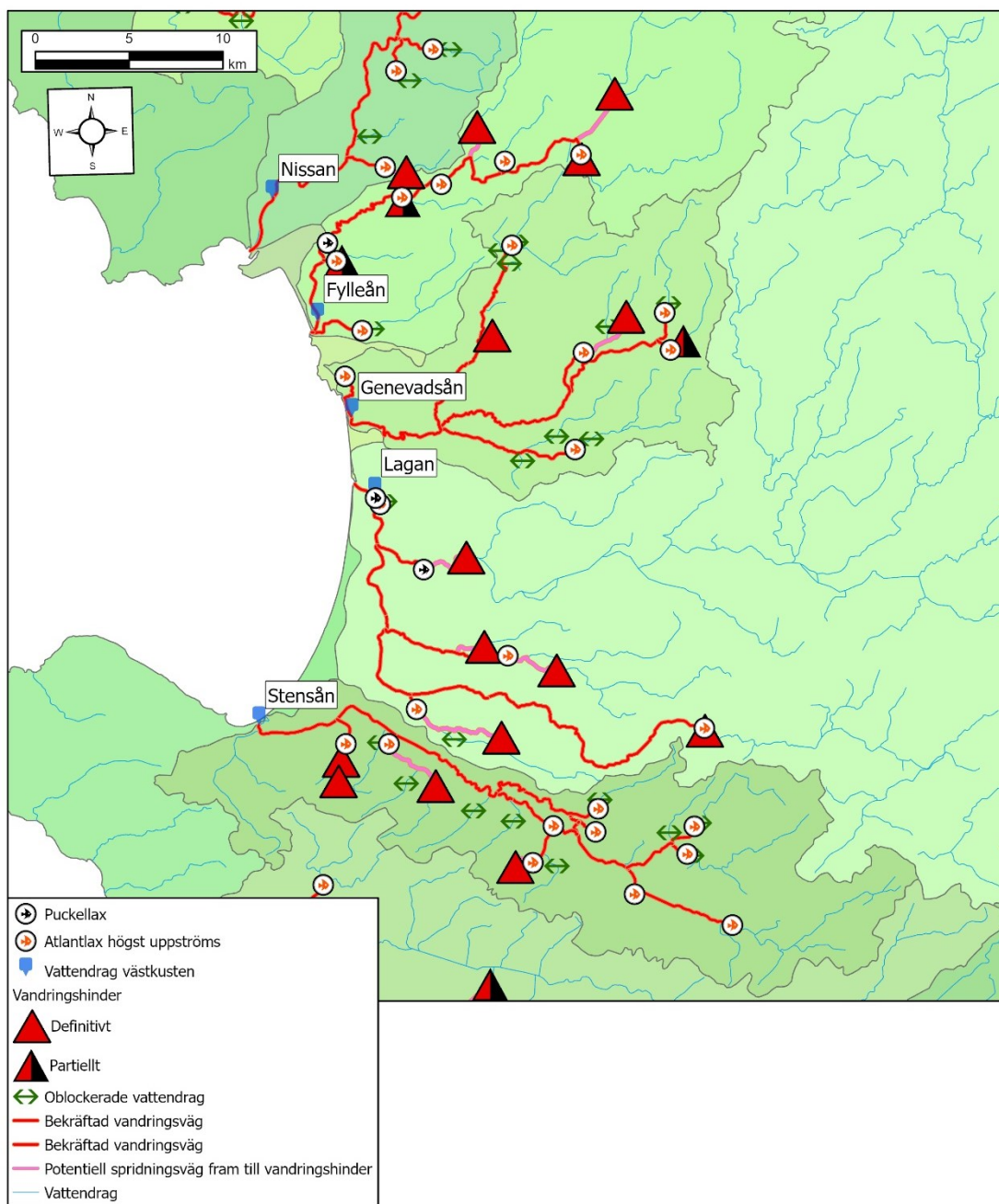
3.8 Genevadsån, Lagan & Stensån

Genevadsåns medelvattenföring är $4 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 228 km^2 och avrinningsområdets längd är 25 km (Tabell 2). 80 % av avrinningsområdet är oblockerat, och atlantlax har observerats 26 km uppströms som längst (Tabell 2). Genevadsån är tillgänglig för spridning av puckellax till följd av få definitiva vandringshinder både i huvudfåran samt i biflöden (Figur 13).

Lagans medelvattenföring är $82 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 6445 och avrinningsområdets längd är 135 km (Tabell 2). 8 % av avrinningsområdet är oblockerat, och atlantlax har observerats som högst uppströms vid 39 km (Tabell 2). En puckellax observerades år 2017 i Lagan (Pettersson et al.

2018) och en individ fångades år 2021 vid Laholms reningsverk (Hallandsposten 2021), cirka 7 km uppströms i huvudfåran (Figur 13). Lagan är det mest sydliga vattendrag som puckellax observerats i under de senaste åren. Det första definitiva vandringshindret är vid Laholms vattenkraftverk, cirka 15 km uppströms i huvudfåran (Figur 13). Därmed kan puckellaxen spridas fram till Laholms vattenkraftverk i huvudfåran samt i oblockerade biflöden (Figur 13). Stensåns medelvattenföring är 4 m³/s, arean är 284 km² och avrinningsområdet är 35 km långt (Tabell 2). 80 % av avrinningsområdet är oblockerat, och atlantlax har observerats 37 km uppströms som längst (Tabell 2).

Stensåns huvudfåra saknar definitiva och partiella vandringshinder, och det finns flera oblockerade biflöden där puckellax också kan spridas (Figur 13).

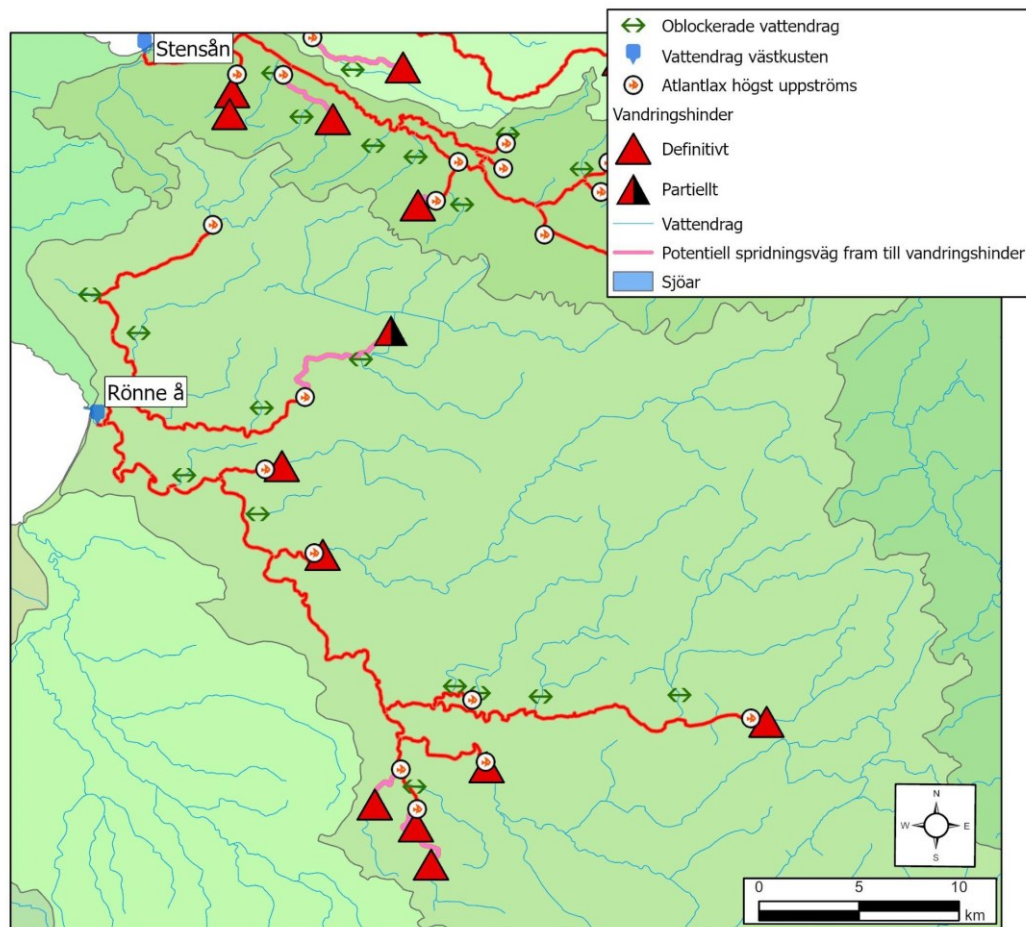


Figur 13. Vattendragen Genevadsån, Lagan och Stensån med markerad förekomst av puckellax och atlantlax, definitiva och partiella vandringshinder och oblockerade vattendrag. SMHI © Översiktskartan © Lantmäteriet

3.9 Rönne å

Rönne å är studiens sydligaste vattendrag av västkustvattendragen, medelvattenföringen är 21 m³/s, arean är 1894 och avrinningsområdet är 80 km långt (Tabell 2). 67 % av avrinningsområdet är oblockerat och atlantlax har observerats 61 km uppströms som längst (Tabell 2). Atlantlax observeras regelbundet fram till en damm vid Forsmöllan, vilket är ett

definitivt vandringshinder i huvudfåran (Figur 14). Rönneå har flera oblockerade biflöden och puckellax kan även spridas relativt högt uppströms i huvudfåran (Figur 14).



Figur 14. Vattendraget Rönne å med markerad förekomst av atlantlax, definitiva och partiella vandringshinder och oblockerade vattendrag. SMHI © Översiktskartan © Lantmäteriet

3.10 Råån, Kävlingeån, Nybroån, Helge å & Mörrumsån

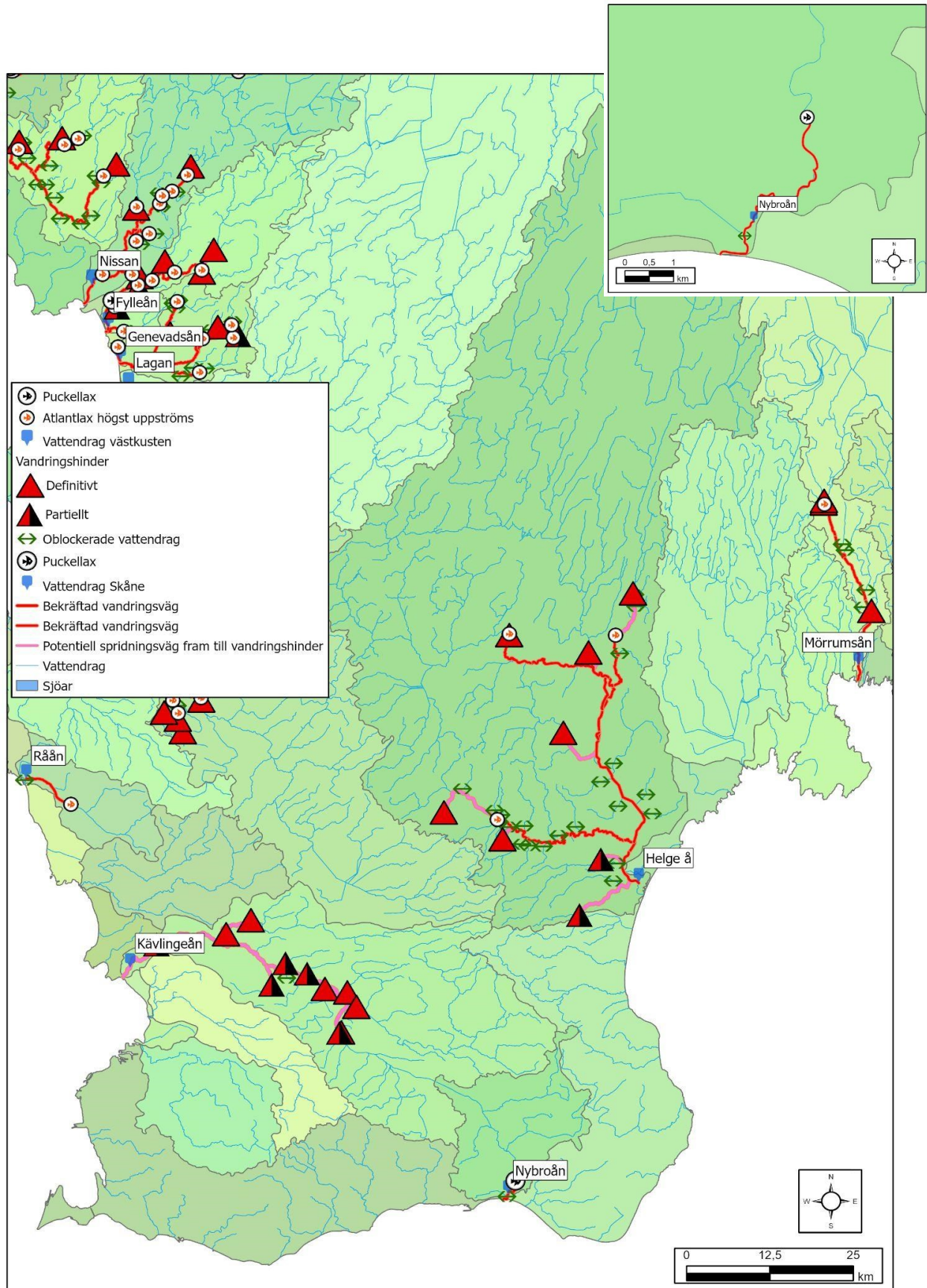
Av vattendragen i Sydskusten är Råån, Helge å och Mörrumsån laxförande vattendrag. Rååns medelvattenföring är $2 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 193 km^2 och avrinningsområdet är 20 km långt (Tabell 2). Atlantlax har observerats 9 km uppströms som längst (Tabell 2), och hela Rååns avrinningsområde är tillgängligt för puckellaxspridning till följd av brist på definitiva och partiella vandringshinder (Figur 15). Råån är studiens minsta avrinningsområde.

Kävlingeåns medelvattenföring är $10 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 1202 km^2 och längd på avrinningsområdet är 55 km (Tabell 2). 20 % av avrinningsområdet är oblockerat (Tabell 2), men ingen lax har observerats i vattendraget. Vattendraget präglas av flertal definitiva och partiella vandringshinder och anses därav inte som en potentiell spridningsväg för puckellax (Figur 15).

Nybroåns medelvattenföring är $3 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 316 km^2 och avrinningsområdets längd är 30 km (Tabell 2). Avrinningsområdet saknar definitiva och partiella vandringshinder (Figur 15), däremot har ingen lax observerats i vattendraget. Puckellax observerades däremot 5 km uppströms år 1975 (Fiskejournalen 1975, citerad från Petersson et al. 2018), men anses inte relevant för denna studie till följd av att detta inte skett under nuvarande invasion.

Helge ås medelvattenföring är $43 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 4720 km^2 och avrinningsområdets längd är 135 km (Tabell 2). 25 % av avrinningsområdet är oblockerat, och atlantlax har observerats 71 km uppströms som längst (Tabell 2). I Helge å finns ett definitivt vandringshinder i form av en damm som blockerar potentiell spridningsväg 60 km uppströms i huvudfåran (Figur 15). Det finns även flera oblockerade biflöden (Figur 15).

Mörrumsåns medelvattenföring är $27 \text{ m}^3/\text{s}$, arean är 3366 km^2 och avrinningsområdets längd är 130 km (Tabell 2). 8 % av avrinningsområdet är oblockerat och atlantlax har observerats 32 km uppströms som längst (Tabell 2). Huvudfåran kan agera spridningsväg för puckellax fram tills 50 km uppströms där det finns ett definitivt vandringshinder vid Frodafors (Figur 15). Observera att första definitiva vandringshindret är i ett biflöde österut om huvudfåran.



Figur 15. Sydkustens fem vattendrag Råån, Kävlingeån, Nybroån, Helge å och Mörrumsån med markerad förekomst av atlantlax och puckellax, definitiva och partiella vandringshinder och oblockerade vattendrag med detaljerad bild över Nybroån i högra hörnet. SMHI © Översiktskartan © Lantmäteriet

4. Diskussion

Inom ekologisk nischteori är definitionen av en ekologisk nisch förhållandet mellan organismer och dess fysiska och biologiska omgivning och hur dessa begränsar artens distributions potential (Shea & Chesson 2002; Peterson 2003). Baserat på ekologisk nischteori anses det finnas förutsättningar för puckellax att kunna spridas och eventuellt etablera sig i studiens vattendrag. Till följd av att puckellax är opportunistisk och äter mycket beroende på tillgänglig föda (Diaz Pauli et al. 2022; Berntsen 2022), kan puckellax även eventuellt spridas i vattendrag där atlantlax ej observerats under de senaste åren, exempelvis Kävlingeån och Nybroån. Med tidigare studier i åtanke verkar puckellax ha en bred ekologisk nisch och om en främmande art har en bred nischstrategi gynnas de genom att enklare kunna hitta lämpliga resurser på den nya platsen, samt kan ha andra krav än de inhemska arterna (Vall-Ilosera et al. 2016). Detta talar för en potentiell spridning och etablering av puckellax i studiens vattendrag.

Medelvattenföring

Ätran, Göta älv och Örekilsälven är vattendragen där observationer av puckellax gjorts både 2017 och 2021. Ätran, Göta älv och Örekilsälvens gemensamma nämnare är att de har en relativt hög medelvattenföring. Puckellax har observerats i vattendrag med en medelvattenföring $\geq 8 \text{ m}^3/\text{s}$, undantag är Nybroån år 1975. För puckellax kan val av vattendrag på lokal skala bero på flodens storlek, sötvattenutsläpp samt avstånd till havet (Sandlund et al. 2019) och puckellax föredrar generellt grunda områden med hög vattenhastighet (Pettersson et al. 2018). Detta överensstämmer med studiens resultat, som visade att flest puckellax observerades i vattendrag med hög vattenföring, Göta älv, Ätran och Örekilsälven. Observera dock bias till följd av fiskkameran vid Herting i Ätran, till följd av att fiskkameror utplacerade på andra platser också hade lett till fler puckellaxobservationer.

Observationer av flest puckellax i vattendrag med hög vattenföring kan ge en indikation att puckellax först och främst kommer att lockas till de större vattendragen med högre flöden, med vattenflöden $\geq 8 \text{ m}^3/\text{s}$. $\geq 8 \text{ m}^3/\text{s}$ sätts till följd av att Fylleån hade en medelvattenföring på $8 \text{ m}^3/\text{s}$ och var vattendraget med lägst vattenföring där puckellax observerats. Viskan, Lagan, Sävån och Enningdalsälven är också vattendrag med relativt hög vattenföring där puckellax observerats, vilket stärker denna teori ytterligare.

Till en början söker sig puckellaxen främst till större vattendrag, men när de väl etablerat sig på en plats är de mindre selektiva och sprider sig till varierande storlek på vattendrag (Berntsen 2022). Detta kan innebära att mindre vattendrag med lägre medelvattenföring i studiens utvalda vattendrag kan komma koloniserats i framtiden. Detta stärks också av hur puckellax beter sig i sitt naturliga utbredningsområde där val av vattendrag och storleken på vattendragen varierar geografiskt (Quinn 2022). Detta kan eventuellt ske även i svenskt vatten i ett senare stadie givet att puckellax etablerat sig i svenskt vatten och utfört lokal anpassning.

Högre uppströmsvandring

Puckellaxen har observerats vandra som högst uppströms i Göta älv. Puckellax och atlantlax har observerats ungefär lika högt uppströms i Göta älv, 78 respektive 79 kilometer, och verkar

baserat på observationer av båda arterna inte kunna passera vandringshindret vid Trollhättan. Dessa observationer, samt observationer av puckellax i Högvadsån, 21 km respektive 35 km, kan tyda på att puckellax sprider sig högre uppströms i studiens vattendrag. Detta går emot litteraturen om puckellax i deras naturliga utbredningsområde där de främst leker nära flodmynningen (Quinn 2018:28). I större floder har däremot puckellax observerats leka i upp till hundra km uppströms flodmynningen (Basham & Gilbreath 1978), vilket puckellaxobservationer i Trollhättan kan stärka i samband med att Göta älv är det största vattendraget och det vattendrag där puckellax observerats högst uppströms. Observationen av puckellax i Fylleån, vilket är vattendraget med lägst vattenföring som puckellax observerats i på västkusten, överensstämmer också med tidigare nämnda studie i samband med att observationen av puckellax i Fylleån var lägre nedströms, 6 km från flodmynningen.

Observationerna av puckellax högre uppströms i svenskt vatten överensstämmer därmed med nyare studier om att puckellax börjat vandra högre uppströms för att leka under de senaste 20 åren (Veselov et al. 2016). Veselov et al. 2016 studie visade att spridning och utbredning till lekområden högre uppströms sker relativt fort, därav kan det vara möjligt att vattendrag på västkusten, som möjliggör hög uppströmsvandring, kan komma observera puckellax högre uppströms i vattendragen relativt fort. Detta kan tänkas ske i vattendrag där huvudfåran är oblockerad, bland annat Enningdalsälven och Örekilsälven.

Eftersom atlantlax och öring generellt leker högre uppströms i vattendrag kan interaktioner mellan puckellax och inhemsk lax tänkas ske främst i vattendrag där puckellax vandrar högre uppströms. Konkurrens mellan puckellax och atlantlax är vanligtvis liten i större vattendrag, men däremot kan konkurrens uppstå i mindre vattendrag och biflöden (Zubchenko et al. 2004, citerad från Petersson et al. 2018). Därmed kan interaktioner mellan puckellax och inhemsk lax tänkas ske högt uppströms i mindre och tillgängliga vattenflöden där både atlantlax och puckellax observeras, tex. Fylleån, men även i oblockerade biflöden där atlantlax observerats, bland annat i biflöden i Göta älv.

Konkurrenshypotesen kan eventuellt förklara varför puckellax skulle kunna utkonkurrera inhemska arter i vattendrag där puckellax observerat högt uppströms. Konkurrenshypotesen beskriver att konkurrenskraftiga inkräktare kan utkonkurrera inhemska arter genom bland annat aggressivt beteende (Jonart et al. 2007). I puckellaxens naturliga utbredningsområde brukar puckellax vanligen leka tidigare än atlantlax och öring, vilket även observationer av lekande puckellax i norska älvar bekräftar (Sandlund et al. 2019). Interaktioner mellan dessa kan dock tänkas ske till följd av att de leker på samma områden i Norge och nordvästra Ryssland (Berntsen 2022; Veselov et al. 2016). Interaktioner mellan dessa kan också tänkas ske till följd av att puckellax observerat högt uppströms i bland annat Göta älv och Ätran, och att puckellax och atlantlax generellt har observerats i samma vattendrag i studiens vattendrag på västkusten. Puckellax kan vara aggressiv vid lek och försvarar lekgroparna både under och efter leken tills de dör efter några veckor, till skillnad från öring och atlantlax som försvarar lekgroparna under leken men lämnar därefter området efter leken slutförts (Fleming 1998). Observationer har visat att puckellax i grupp attackerar atlantlax som förbereder sig för lek, vilket kan leda till att atlantlaxen leker i mindre passande vattendrag (Sandlund et al. 2019). En hög abundans av aggressiva puckellaxar på lekområden kan förskjuta inhemsk lax vilket kan leda till att leken misslyckas (Sandlund et al. 2019). Detta kan eventuellt ha störst påverkan på öring som kan

tänkas leka strax efter puckellaxen (Petersson et al. 2018). Därmed kan konkurrenshypotesen appliceras på detta fall då puckellax verkar ha ett mer aggressivt beteende än inhemsk lax, vilket kan ge puckellax konkurrensfördelar och kan resultera i att inhemsk lax minskar i abundans.

Konsekvenser av yngel högre uppströms

I vattendrag där puckellaxen observerat högt uppströms, bland annat Göta älv och Ätran, kan ynglen tänkas vara kvar längre i vattendraget till följd av att nyare studier visat att puckellaxyngel stannat kvar längre i vattendrag och ätit (Veselov et al. 2016; Sandlund et al. 2019). Puckellaxyngel väger mer än atlantlaxyngel (Petersson et al. 2018), därmed kan detta vara en konkurrensfördel när dessa stannar kvar och ska söka föda då större storlek kan vara en konkurrensfördel (Jonart et al. 2007). Puckellaxromkorn och yngel kan dock även komma agera byte för årsgamla juveniler av inhemsk lax i vattendragen (Rasputina et al. 2016), vilket kan tänkas minska denna fördel.

En hög abundans av ätande puckellaxyngel i vattendragen, och i senare stadie även puckellaxjuveniler, kan minska tillgången på lämpliga habitat och gömställen (Sandlund et al. 2019), samt minska tillgången på föda för inhemsk lax då juveniler av puckellax och juveniler av öring och atlantlax verkar ha en liknande diet (Veselov et al. 2016).

Vandringshinder

Resultatet visualiserar definitiva och partiella vandringshinder i studiens vattendrag varav flera är vattenkraftverk, där vattenkraftsutbyggnaden generellt har haft en negativ påverkan på atlantlaxens bestånd på västkusten (Havs och vattenmyndigheten 2021:148). Puckellaxens spridning skulle eventuellt också kunna begränsas av dessa och vandringshinder kan begränsa puckellaxens spridning i vissa vattendrag om hindren finns nära flodmynningen (Petersson et al. 2018). Om hindren däremot finns längre uppströms kan habitat nedströms fortfarande agera som lekplatser (Petersson et al. 2018).

I Trollhättan, Göta älv, finns tre vattenkraftverk som inte är passerbara: Olidan, Hojum och Vargön i Trollhättan. Vattenfall (2012) skriver att åtgärder på vattenkraftverken i huvudfåran för att möjliggöra uppströmsvandring är kostsamma med för osäker effekt. Därmed kommer åtgärder troligen inte utföras, vilket kan begränsa puckellaxens spridning uppströms Trollhättan. Däremot anses åtgärder i sidovattendrag möjliga att utföra (Vattenfall Vattenkraft AB 2012:4), vilket skulle kunna möjliggöra uppströms vandring för puckellax i dessa. Om puckellax skulle spridas uppströms Trollhättan och vidare till Vänern skulle detta eventuellt kunna ha effekter på Gullspångslaxen som lever i Vänern.

I Göta älvs vattendrag observerades 20 puckellaxindivider vid Lilla Edet år 2017, varpå tre individer observerades år 2021. 0 individer observerades i Trollhättan år 2017, och fyra individer år 2021. Vatteninformationsystem Sverige (2019), VISS, bedömde att fiskvägarna vid Lilla Edet inte möjliggjorde uppströmsvandring för många individer av atlantlax. Observationerna av puckellax vid Trollhättan som visade en ökning från år 2017 till 2021 kan eventuellt tyda på att puckellax kan passera dessa fiskvägar väl och att de möjligen är bättre än atlantlax på att ta sig förbi utmanande miljöer. Detta skulle eventuellt kunna stärkas av att puckellax på 60-talet observerades passera forsar som var utmanande för atlantlax (Svensk

fiskeritidsskrift 1964:15). Dock skulle detta också kunna bero på att dessa fiskvägar har åtgärdats och förbättrats sedan 2019.

Puckellax har observerats vandra uppströms vattenfall för första gången i Norge (Berntsen 2022) och detta skulle eventuellt kunna innebära fler potentiella spridningsvägar för puckellax än vad denna studie presenterar.

Denna studie har använt passerbarhet för öring vid vandringshinder som måttstock för passerbarhet för puckellax då dessa har liknande storlek, men puckellax kan hoppa betydligt högre än öring, 107 cm (Ruggerone 2006) i jämförelse med öring som observerats hoppa 40 cm som högst (Holthe et al. 2005). I samband med detta kan det tänkas möjligt för puckellax att passera vandringshinder som klassificeras som definitiva vandringshinder för öring beroende på vandringshinderstyp. Å andra sidan har storlek ett positivt samband med hur högt lax kan hoppa (Ruggerone 2006) och därav borde puckellax inte kunna hoppa över vandringshinder som atlantlax inte kunnat hoppa över då atlantlax har större storlek och kan bli upp till 150 cm långa (Havs och vattenmyndigheten 2021:120).

Puckellaxens eventuella påverkan på atlantlax

I många vattendrag på västkusten har vildlaxbestånden minskat under de senaste åren och är små och sårbara (Havs och vattenmyndigheten 2021:149). Totalt har den rapporterade fångsten av atlantlax på västkusten och i svenska vattendrag minskat, från > 40 ton 1995 till < 10 ton år 2020, tack vare fiskereglering (Ahlbeck Bergendahl & Staveley 2022). Atlantlaxens minskning i abundans kan eventuellt öppna upp resource opportunities genom en hög tillgång på resurser i samband med att atlantlax möjligen inte håller resurserna på en låg nivå då atlantlaxens abundans minskat (Shea & Chesson 2002). Enligt *Empty niche hypothesis* öppnar lägre artdiversitet på en plats upp möjligheter för främmande arter genom outnyttjade resurser (Shea & Chesson 2002). En lägre abundans av atlantlax skulle därmed också kunna förklara en spridning och eventuell etablering av puckellax. Detta, tillsammans med att puckellaxen har en bred diet och är opportunistisk i sin föda, kan möjliggöra en potentiell spridning och etablering av puckellax ytterligare i svenskt vatten.

Låg resurstillgång på en plats kan också vara en resource opportunity om en främmande art svarar bättre på låg resurstillgång än inhemska arter (Shea & Chesson 2002). Detta kan kopplas till en ökad mortalitet för atlantlax ute till havs då grisle (återvändande lax som endast varit i havet en vinter) varit magrare och mindre, vilket kan vara ett tecken på sämre förhållanden och resurser i Atlanten (Havs och vattenmyndigheten 2021:149). Eventuellt kan puckellax, som är opportunistisk i sin föda, respondera bättre på låg resurstillgång ute till havs och utkonkurrera atlantlax. Detta stärks av studier som påvisat att atlantlax och puckellax har samma migrationsmönster i norska havet och Barentshavet (Diaz Pauli et al. 2022; Gilbey et al. 2021; Rikardsen et al. 2021). Atlantlaxens ökade mortalitet ute till havs kan även tänkas bero på ökad konkurrens av andra predatorer (Havs och vattenmyndigheten 2021:149), där puckellax eventuellt kan förstärka konkurrensen. Detta stärks av Ruggerone & Nielsen (2004) studie om att puckellax är konkurrenskraftig i marina miljöer i sitt naturliga utbredningsområde där de bland annat har en negativ effekt på kungslax och hundlax vars mortaliteten ökade under år med höga abundanser av puckellax. Däremot finns inga studier över lång tid som visar puckellaxens påverkan på atlantlax mortalitet (Petersson et al. 2018). Till följd av en minskning

av atlantlaxabundans på västkusten kan dock höga abundanser av puckellax tänkas ha påverkan på atlantlax.

Påverkan på vattenkvalite

Ett stort antal puckellaxkadaver kan tänkas påverka vattenkvaliteten i vattendrag efter lek. Näringsämnen som transporteras från puckellaxkadaver till omgivande ekosystem kan ha positiva effekter för organismer som äter dessa, men även negativa effekter i varierande grad beroende på vattendragens vattenkvalité. För att undersöka hur studies utvalda vattendrag potentiellt skulle påverkas av detta borde vattendragens fosfor och kvävetransport inkluderats. Vattendragen på sydkusten som ligger i Östersjön skulle däremot kunna tänkas få stor påverkan på vattenkvaliteten till följd av Östersjöns ekologiska status.

Sammanfattning

Sammanfattning av vattendragen med störst potential som spridningsvägar för puckellax är baserat på tidigare observationer av puckellax i vattendragen, atlantlaxobservationer, vattendragens medelvattenföring, avrinningsområdets area, geografisk positionering och avrinningsområdets tillgänglighet. Notera att dessa har identifierats som störst potential som potentiella spridningsvägar i ett tidigt stadie till följd av att puckellax är mindre selektiva i val av vattendrag när de väl har etablerat sig på en plats.

Göta älv är det största vattendraget i studien med högst medelvattenföring och har det största avrinningsområdet, där endast 2 % delar av avrinningsområdet är oblockerat. Till följd av Göta älvs storlek kan dock puckellax ändå spridas relativt högt uppströms, dit puckellax även historiskt observerats. Till följd av ovannämnda faktorer är Göta älv ett vattendrag med stor potential som spridningsväg för puckellax. Detta gäller även för Sävån som tillhör Göta älvs avrinningsområde och som också har en relativt hög vattenföring, är ett atlantlaxförande bestånd, och har haft observationer av puckellax då Sävån såg en ökning av puckellaxobservationer från 0 stycken år 2017 och 2019 till 4 stycken 2021.

Relativt höga antal observationer av puckellax i Örekilsälven kan bland annat vara till följd av vattendragets nordliga position, vilket överensstämmer med Norges puckellaxobservationer där flest puckellax observerats i nordligt belägna vattendrag (Berntsen et al. 2022). Örekilsälven såg även en ökning från 2 individer 2017 till 10 individer år 2021. Till följd av historiska observationer i Örekilsälven, dess nordliga geografiska position, den relativt höga medelvattenföringen, samt att huvudfåran saknar definitiva eller partiella vandringshinder, kan Örekilsälven vara en potentiell spridningsväg för puckellax.

Flest puckellaxindivider observerades i Ätran år 2021: 45 stycken i fiskkameran i Herting. Observera dock återigen bias med fiskkameran. Det är en ökning av puckellaxindivider som fiskkameran observerat från 18 individer år 2017 till 45 individer år 2021. Trots att 25 % av avrinningsområdet är oblockerat anses Ätran som en potentiell spridningsväg för puckellax baserat på avrinningsområdets stora area och längd, det faktum att flest puckellax observerats i Ätran, vattendragets höga medelvattenföring och att atlantlax observeras regelbundet i vattendraget.

Enningdalsälven anses som en potentiell spridningsväg till följd av att puckellax tidigare observerats i vattendraget och Enningdalsälven har ett stort avrinningsområde där huvudfåran är oblockerad. Enningdalsälven har också en relativt hög medelvattenföring och är nordligt positionerad.

I Viskan har puckellax observerats år 2017 och anses också som en potentiell spridningsväg till följd av vattendragets höga medelvattenföring, stora area och längd. 33 % av avrinningsområdet är oblockerat, men till följd av avrinningsområdets area har atlantlax observerats relativt högt uppströms (73 km). Detta kan ge indikation på att en potentiell spridningsväg för puckellax kan vara samma sträcka som atlantlax observerats.

Fylleån har en relativt lägre medelvattenföring, men till följd av historisk observation av puckellax och att 75 % av Fylleåns avrinningsområde är oblockerat, anses detta som en trolig potentiell spridningsväg för puckellax.

Rolfsån anses som en potentiell spridningsväg till följd av att halva Rolfsåns avrinningsområde är oblockerat, den har en relativt hög vattenföring och är positionerad nära Viskan där puckellax tidigare observerats. Atlantlax har observerats högt uppströms i huvudfåran (68 km) vilket kan tyda på att puckellax också skulle kunna spridas dit.

Suseåns avrinningsområde är 75 % oblockerat, är positionerad nära Fylleån där puckellax tidigare har observerats och har liknande medelvattenföring som Fylleån. Därmed kan detta vara en potentiell spridningsväg för puckellax.

Nissan och Lagan har båda en relativt hög medelvattenföring och puckellax har tidigare observerats i Lagan. Nissan och Lagans respektive avrinningsområde är endast 8 % oblockerat, men potentiella spridningsvägar för puckellax kan vara fram till de definitiva vandringshindren.

Rönne å anses också vara en potentiell spridningsväg för puckellax till följd av hög vattenföring, högt uppströmsvandrad atlantlax, stor area och avrinningsområde där 33 % av avrinningsområdet är oblockerat.

Puckellax har inte observerats på sydkusten under de senaste åren vilket troligen innefattar att puckellax ännu inte spridits till Östersjön (Staveley & Ahlbeck Bergendahl 2022). Om puckellax skulle spridas till Östersjön är Helge å ett laxförande vattendrag med hög medelvattenföring, stor area, ett långt avrinningsområde där atlantlax har vandrat relativt högt uppströms (71 km) och kan därmed vara en potentiell spridningsväg för puckellax. Mörrumsån har också en relativt hög vattenföring och stort avrinningsområde, dock är endast 8 % oblockerat. Atlantlax har däremot vandrat 32 km uppströms i Mörrumsån, och en potentiell spridningsväg för puckellax är längst samma sträcka som atlantlax observerats, givet att den spridit sig till Östersjön.

Till följd av att puckellax observerats i Lagan, vilket är ett sydligt positionerat vattendrag relativt nära gränsen till Östersjön, kan detta stärka att puckellax har en hög nivå av långdistansmigrering (Quinn 2018:127). Därav anses det inte omöjligt att flera mer sydligt positionerade vattendrag, bland annat denna studies vattendrag på sydkusten, kan komma koloniserats av puckellax. Därmed finns även en stor risk att puckellax kan spridas in i Östersjön, där effekterna av en puckellaxspridning och eventuell etablering kan tänkas bli stora till följd av Östersjöns känsliga ekosystem.

5. Slutsats

Studien har i ArcGIS pro kunnat identifiera potentiella spridningsvägar i studiens 29 utvalda vattendrag och visualisera deras tillgänglighet. Studiens utvalda vattendrags potential som spridningsväg har sedan undersökts och diskuterats baserat på historiska observationer av puckellax i studiens utvalda vattendrag, observationer av atlantlax, vattendragens medelvattenföring, vandringshinder och avrinningsområdenas area och tillgänglighet.

Studien har identifierat Göta älv, Ätran, Örekilsälven, Sävån, Enningdalsälven, Viskan, Lagan, Nissan, Rolfsån, Rönneå, Fylleån & Suseån som vattendragen med störst potential att agera spridningsväg för puckellax i ett tidigt stadie. Tidigt stadie betonas till följd av att fler vattendrag kan komma agera som potentiella spridningsvägar i framtiden till följd av puckellaxens höga spridningsförmåga och att puckellax först attraheras till stora vattenflöden, men när de väl etablerat sig på en plats väljer de vattendrag med varierande storlek och sprider sig även till vattendrag med lägre vattenföring.

Baserat på ekologisk nischteori, tidigare forskning om puckellax, studiens resultat samt studier om atlantlax har puckellaxens potentiella effekter i svenskt vatten diskuterats. Påverkan kommer bero på hur stort antal puckellaxar som vandrar uppströms vattendrag i Sverige, men en potentiell effekt kan vara genom förskjutning av inhemsk lax som uppstår till följd av konkurrens. Detta kan tänkas ske till följd av att puckellax verkar vara konkurrenskraftig och opportunistisk, samt till följd av observationer av puckellax högt uppströms i några av studiens vattendrag och att tidigare studier visat att puckellaxyngel börjat äta och stanna kvar längre i vattendrag. Minskningar av atlantlax på västkusten kan eventuellt också leda till att puckellax lättare kan etablera sig där, vilket i sin tur kan leda till större minskningar av atlantlaxbestånden. En eventuell påverkan på vattenkvalitén kan även ske genom högt antal puckellaxkadaver, men för att identifiera detta krävs en utförligare undersökning om olika vattendrags vattenkvalité.

Studien har förhoppningsvis bidragit med information kring spridningsvägar för puckellax i de utvalda vattendragen, med syfte att underlätta för förvaltning genom att identifiera vart proaktiva åtgärder kan införas.

Litteraturförteckning

Ahlbeck Bergendahl, I. & Staveley, T. (2022) Swedish national report for 2021 data, Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). International Council for the Exploration of the Sea (ICES). 7

Basham, L. & Gilbreath, L. (1978) Unusual occurrence of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Snake River of southeastern Washington. *Northwest Sci.* 52(1), ss. 32–34

Batten, S.D., Ruggerone, G.T. & Ortiz, I. (2018) Pink Salmon induce a trophic cascade in plankton populations in the southern Bering Sea and around the Aleutian Islands. *Fisheries Oceanography.* 27(6), ss. 1–12. <https://doi.org/10.1111/fog.12276>

Bax, N., Williamson, A., Agüero, M., Gonzalez, E. & Geeves, W. (2003) Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Marine Policy* 27, ss. 313-323. [https://doi.org/10.1016/S0308-597X\(03\)00041-1](https://doi.org/10.1016/S0308-597X(03)00041-1)

Berg, M. (1977) Pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Wal-baum) in Norway. *Rep. Institute of Freshwater Research, Drottningholm.* 56, ss 12–17. <https://gupea.ub.gu.se/handle/2077/48743> [2023-06-02]

Berntsen, H. H. (2022) *Pink Salmon in Norway* [film]. Atlantic Salmon Trust, Workshop: Emerging Threats - Pink Salmon, 28-29 June 2002. <https://www.youtube.com/watch?v=99-nYXeoIWM&list=PLXsDg09-APY68gZslxgnt4EYLXZT2uYW8&index=6&t=5s> [2023-03-21]

Berntsen, H. H., Sandlund, O.T. & Thorstad, E.B. (2022) *Pukkellaks i Norge 2021* [Pink salmon in Norway 2021]. NINA Rapport 2160. Trondheim: Norsk institutt for naturforskning. (På norska)

Biotopkartering (2002) Fältmanual; Biotopkartering vattendrag. [2015-09-18] <https://www.biotopkartering.se/wp-content/uploads/Faltmanual-metod-2002-med-pappersprotokoll.pdf> [2023-04-27]

Cooney, T. (2006) Pink salmon. I: Spies, R. B (ed.). Long-term Ecological Change in the Northern Gulf of Alaska, *Elsevier Science*, 2006. ProQuest Ebook Central.

Crawford, S.S. & Muir, A.M. (2008) Global introductions of salmon and trout in the genus *Oncorhynchus*: 1870–2007. *Rev Fish Biol Fish* 18, ss. 313–344 <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9079-1>

Degerman, E., Leonardsson, K. & H. Lundqvist. (2012) Coastal migrations, temporary use of neighboring rivers, and growth of Sea trout (*Salmo trutta*) from nine northern Baltic Sea rivers. *Ices Journal of Marine Science.* 69(6), ss. 971–980. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss073>

Diaz Pauli Pauli, B., Berntsen, H.H., Thorstad, E. B., Homrum, E., Mærsk Lusseau, S., Wennevik, V. & Utne, K. R. (2023) Geographic distribution, abundance, diet, and body size of invasive pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Norwegian and Barents Seas, and

in Norwegian rivers. *ICES Journal of Marine Science*. 80(1): 76–90.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac224>

DIR 1143/2014. Europaparlamentets och rådets förordning (EU) nr 1143/2014 av den 22 oktober 2014 om förebyggande och hantering av introduktion och spridning av invasiva främmande arter.

Elton C. (1927) *Animal Ecology*. London: Sidgwich & Jackson.

Fiskejournalen (1975) *Puckellax på spö i Nybroån*. 2(11-12), ss. 12-13.

Fleming, I.A. (1998) Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon (*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids. *Can J Fish Aquat Sci*.55(1), ss. 59–76.
<https://doi.org/10.1139/d98-009>

Frøiland, E. (2022) *Pink Salmon in Norway* [film]. Atlantic Salmon Trust, Workshop: Emerging Threats - Pink Salmon, 28-29 June 2002.
<https://www.youtube.com/watch?v=noDZ2b5cmG4&t=306s>

Fuller, P., J. Liebig, J. Larson, & A. Fusaro. (2017) *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792): U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL, <https://nas.er.usgs.gov/queries/factsheet.aspx?SpeciesID=906>. [2023-05-05].

Gilbey, J., Utne, K. R., Wennevik, V., Beck, A. C., Kausrud, K., Hindar, K., Garcia de Leaniz, C. et al. (2021) The early marine distribution of Atlantic salmon in the north-east Atlantic: a genetically informed stock-specific synthesis. *Fish and Fisheries*. 22, ss. 1274–1306. <https://doi.org/10.1111/faf.12587>

Grinnell, J. (1917) Field Tests of Theories Concerning Distributional Control. *The American Naturalist*, 51(602), ss. 115–128. <http://www.jstor.org/stable/2456106>

Hallandsposten (2021) *Oönskad laxart har skådats i Lagan*.
<https://www.hallandsposten.se/nyheter/laholm/o%C3%B6nskad-laxart-har-sk%C3%A5dats-i-lagan-1.51669020>. [2023-05-10]

Havs- och vattenmyndigheten, HaV (2017) *Puckellax, Oncorhynchus gorbuscha*
<https://www.havochvatten.se/arter-och-livsmiljoer/invasiva-frammande-arter/sok-frammande-arter/fakta/puckellax.html>. [2023-04-07]

Havs- och vattenmyndigheten. HaV (2022) *Fisk- och skaldjursbestånd i hav och sötvatten 2021; Resursöversikt*. [Fish and shellfish stocks in sea- and freshwater 2021; Resource overview.] Report 2022:2. Gothenburg: Havs- och vattenmyndigheten. ISBN 978-91-89329-30-0
<https://www.havochvatten.se/download/18.ad23bfe185cbe8fec8db984/1675417036175/Fisk-och-skaldjursbestand-Resursoversikt-2021.pdf> [2023-05-05]

Heard, WR. (1991) *Life history of pink salmon (Oncorhynchus gorbuscha)*. I: Groot C, Margolis L (eds) *Pacific salmon life histories*. UBC Press, Vancouver. ss. 121–123

Holthe, E., Lund, E., Finstad, B., Thorstad, E.B. & McKinley, R.S. (2005) A fish selective obstacle to prevent dispersion of an unwanted fish species, based on leaping capabilities. *Fisheries Management and Ecology*, 12(2), ss. 143-147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2004.00436.x>

Hutchinson, G. E. (1957) *Concluding remarks*. ss. 415–427 I: Population Studies: Animal Ecology and Demography. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 22. Cold Spring Harbor (NY): Cold Spring Harbor Laboratory Press

International union for conservation of nature (2021) *Invasive aliens and climate change*. BRIEF ISSUE. https://www.iucn.org/sites/default/files/2022-04/ias_and_climate_change_issues_brief_2021.pdf [2023-05-31]

Ivankov, V.N., Mitrofanov Yu.A. & Bushuyev, V.P. (1975) An instance of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) reaching maturity at an age of less than 1 year. *J Ichthyol* 15(3), ss. 497-499

Jacobsen, J. A. & Hansen, L. P. (2001) Feeding habits of wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 58, ss. 916–933. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1084>

Jonart LM., Hill GE., & Badyaev AV. (2007) Fighting ability and motivation: determinants of dominance and contest strategies in females of a passerine bird. *Anim Behav.* 74, ss. 1675–1681. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.03.012>

Larsen, K. (1960) Särtryck av "Ferskvandsfiskeribladet". Från Havsforskningsrådets möte i Moskva 1960. 58(11). ss. 161-163

National Research Council (US): Committee on the Scientific Basis for Predicting the Invasive Potential of Nonindigenous Plants and Plant Pests in the United States (2002) *Predicting Invasions of Nonindigenous Plants and Plant Pests*. National Academies Press (US).

Naturvårdsverket (2014) *Invasiva främmande arter*. Redovisning av ett regeringsuppdrag. Handlingsplan 2014-12-18 -Ärendenr: NV-00684-14

Niemelä, E., Johansen, N., Zubchenko, A.V., Dempson, J.B., Veselov, A., Ieshko, E.P., Barskaya Yu, N.O., Shulman, B.S., Länsman, M., Kuusela, J. & Haantie, J. (2016) Pink salmon in the Barents region. Office of the Finnmark County Governor Department of Environmental Affairs. 3.

Nielsen, J., Rosing-Asvid, A., Meire, L. & Nygaard, R. (2020) Widespread occurrence of pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) throughout Greenland coastal waters. *Journal of Fish Biology*. 96, ss. 1505–1507. Doi: 10.1111/jfb.14318

Millane, M., Walsh, L., Roche, W. K., & Gargan, P. G. (2019) Unprecedented widespread occurrence of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* in Ireland in 2017. *Journal of Fish Biology*, 95(2), ss. 651–654. <https://doi.org/10.1111/jfb.13994>

- Pejchar, L. & Mooney, H.A., (2009) Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in ecology & evolution*, 24(9), ss. 497-504
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.016>
- Peterson, A. T. (2003) Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78(4):419-433.
<https://www.jstor.org/stable/10.1086/378926>
- Petersson, E., Degerman, E. & Axén, C. (2018) Översikt, riskbedömning och förslag på åtgärder för puckellax (*Oncorhynchus gorbuscha*). Aqua Reports, 2018, 17.
- Quinn, T. P. (2018) *The Behavior and Ecology of Pacific Salmon and Trout*. 2nd edition. Seattle: University of Washington Press; Bethesda, Maryland: In association with American Fisheries Society. ISBN 9780295743349 (ebook).
- Quinn, T. P. (2022) *Life history and colonisation capacity of pink salmon* [film]. Atlantic Salmon Trust, Workshop: Emerging Threats - Pink Salmon, 28-29 June 2002.
<https://www.youtube.com/watch?v=K4aeC9ZebNg&list=PLXsDg09-APY68gZslxgnt4EYLXZT2uYW8&index=1&t=9s> [2023-03-21]
- Rahel, F.J. (2002) Homogenization of freshwater faunas. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), ss. 291-315. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150429>
- Rasputina, E.N., Shustov, Y.A. & Tyrkin, I.A., (2016) Eggs of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* as additional nontraditional food of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* in rivers of the Kola Peninsula. *Russian journal of biological invasions*. 7, ss. 294-296.
<https://doi.org/10.1134/S2075111716030115>
- Rikardsen, A.H., Righton, D., Strøm, J.F., Thorstad, E.B., Gargan, P., Sheehan, T., Økland, F., Chittenden, C.M., Hedger, R.D., Næsje, T.F. & Renkawitz, M. (2021) Redefining the oceanic distribution of Atlantic salmon. *Scientific Reports*, 11(1), s. 12266.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-91137-y>
- Ruggerone, G.T. and Nielsen, J.L. (2004) Evidence for competitive dominance of Pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) over other Salmonids in the North Pacific Ocean. *Reviews in fish biology and fisheries*, 14(3), ss. 371–390. <https://doi.org/10.1007/s11160-004-6927-0>
- Ruggerone, G.T. (2006) Evaluation of salmon and steelhead migration through the upper Sultan River canyon prior to dam construction. *Report to the City of Everett, WA*. 48s.
https://www.snopud.com/Site/Content/Documents/relicensing/Fish/EvalMigration_070106.PDF [2023-05-10]
- Ruggerone, G.T. & Irvine, J.R., (2018) Numbers and biomass of natural-and hatchery-origin pink salmon, chum salmon, and sockeye salmon in the north Pacific Ocean, 1925–2015. *Marine and Coastal Fisheries*, 10(2), ss. 152-168. <https://doi.org/10.1002/mcf2.10023>
- Sandlund, O.T., Berntsen, H.H., Fiske, P. *et al.* (2019) Pink salmon in Norway: the reluctant invader. *Biol Invasions* 21, 1033–1054 <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1904-z>

Shea, K. & Chesson, P. (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17(4), ss. 170-176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)

Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P. et al (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*. **28**(1):58-66
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>

SMHI. (u.d.) Modelldata per område. <https://vattenwebb.smhi.se/modelarea/> [2023-05-10].

SMHI. (2012) Nätverksbildande vattendrag (SVAR 2012 version 2).
<https://www.smhi.se/data/utforskaren-oppna-data/natverksbildande-vattendrag-svar2012-datamangd> [2023-03-29]

SMHI. (2016) Huvudavrinningsområden från SVAR version 2016_1
<https://www.smhi.se/data/hydrologi/sjoar-och-vattendrag/ladda-ner-data-fran-svenskt-vattenarkiv-1.20127> [2023-03-29]

Springer AM, van Vliet GB, Bool N, Crowley M, Fullagar P, Lea M-A, Monash R, Price C, Vertigan C & Woehler EJ (2018) Transhemispheric ecosystem disservices of pink salmon in a Pacific Ocean macrosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 115(22), ss. e5038- e5045. <https://doi.org/10.1073/pnas.1720577115>

Staveley, T. & Ahlbeck Bergendahl, I. (2022) Pink salmon distribution in Sweden: The calm before the storm? *Ecology and Evolution* **12**(9194). <https://doi.org/10.1002/ece3.9194>

Svensk fiskeritidskrift (1964) *Vart tog "rysslaxen" vägen?* 73(1/2), ss. 14-15

Sveriges lantbruksuniversitet (2023) Puckellax i Sverige.
<https://www.slu.se/institutioner/akvatiska-resurser/forskning/biologiskmangfald/puckellax-i-Sverige/om-projektet/> [Hämtad: 2023-05-18]

SWECO (2012) Rapport över utförda arbeten 2012, Göta älv. Vattenfall Vattenkraft AB.
https://www.gotaalvvvf.org/download/18.30af3a9713ecd14008cc19/1370443523384/Rapport%20%C3%B6ver%20utf%C3%B6rda%20arbeten%20i%20G%C3%B6ta%20%C3%A4lv_Vattenfall_2012_REV2013-02-04.pdf [2023-04-13]

Vall-Ilosera, M. et al. (2016) Competition, niche opportunities and the successful invasion of natural habitats. *Biological Invasions*, 18(12), ss. 3535–3546. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1246-7>

Veselov, A.E., Pavlov, D.S., Baryshev, I.A., Efremov, D.A., Potutkin, A.G. & Ruchiev, M.A. (2016) Polymorphism of smolts of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the Indera River (Kola Peninsula). *Journal of Ichthyology*, 56, ss. 738-743.
<https://doi.org/10.1134/S0032945216040159>

VISS. (2019) *Uppströmspassage förbi Lilla Edets kraftverk*
<https://viss.lansstyrelsen.se/Measures/EditMeasure.aspx?measureEUID=VISSMEASURE0346917> [2023-105-13]

Zubchenko, A. V., Prusov, S. V. & Krylova, S. S. (2010) Status of reserves and management fishing; pink salmon in the White Sea. In: *XI All-Russian conference with international participation*. ss. 9–11.

Tack

Tack till Tom Staveley och Ida Ahlbeck Bergendahl på SLU Aqua för att jag har fått vara delaktig i projektet. Det har varit så roligt. Stort tack också för hjälpen jag fått. Tack till Rebecca Martin för ett bra samarbete och stöttning.

Publicering och arkivering

Godkända självständiga arbeten (examensarbeten) vid SLU publiceras elektroniskt. Som student äger du upphovsrätten till ditt arbete och behöver godkänna publiceringen. Om du kryssar i **JA**, så kommer fulltexten (pdf-filen) och metadata bli synliga och sökbara på internet. Om du kryssar i **NEJ**, kommer endast metadata och sammanfattning bli synliga och sökbara. Även om du inte publicerar fulltexten kommer den arkiveras digitalt. Om fler än en person har skrivit arbetet gäller krysset för samtliga författare. Du hittar en länk till SLU:s publiceringsavtal på den här sidan:

- <https://libanswers.slu.se/sv/faq/228316>.

JA, jag/vi ger härmed min/vår tillåtelse till att föreliggande arbete publiceras enligt SLU:s avtal om överlåtelse av rätt att publicera verk.

NEJ, jag/vi ger inte min/vår tillåtelse att publicera fulltexten av föreliggande arbete. Arbetet laddas dock upp för arkivering och metadata och sammanfattning blir synliga och sökbara.