



Aqua reports 2012:4

Populationsgenetisk kartläggning av Vänerlax

Stefan Palm, Johan Dannewitz, David Johansson, Frida Laursen,
Johnny Norrgård, Tore Prestegaard, Alfred Sandström



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Institutionen för akvatiska resurser

Populationsgenetisk kartläggning av Vänerlax

Stefan Palm¹, Johan Dannewitz¹, David Johansson^{2,3},
Frida Laursen^{2,3}, Johnny Norrgård⁴, Tore Prestegaard¹, Alfred Sandström¹

Adress

¹ SLU, Institutionen för akvatiska resurser, Sötvattenslaboratoriet,
Stångholmsvägen 2, 178 93 Drottningholm

² Länsstyrelsen i Västra Götalands län, Vattenvårdsenheten, 403 40 Göteborg

³ Institute of Marine Research, NO-5984 Matredal, Norway

⁴ Karlstad universitet, Avdelningen för biologi, 651 88 Karlstad

mars 2012

SLU, Institutionen för akvatiska resurser

Aqua reports 2012:4

ISBN:978-91-576-9071-5 (elektronisk version)

Vid citering uppge:

Palm, S., Dannewitz, J., Johansson, D., Laursen, F., Norrgård, J.,
Prestegaard, T., Sandström, A. (2012). Populationsgenetisk kartläggning
av Vänerlax. Aqua reports 2012:4. Sveriges lantbruksuniversitet,
Drottningholm. 64 s.

Rapporten kan laddas ned från

<http://www.slu.se/sv/bibliotek>

E-post

Stefan.Palm@slu.se

Rapportens innehåll har granskats av:

Jens Olsson och Johan Östergren

Omslagsfoton: Mikael Johansson

Redigering: Teresa Soler

Förord

Denna rapport innehåller en utförlig och förhållandevis komplex utvärdering av genetisk status hos dagens stammar av Klarälvens och Gullspångsälvens sjövandrande lax och öringbestånd. Arbetet är resultatet av ett behovsprövat myndighetsövergripande samarbete mellan Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium (idag tillhörande Sveriges lantbruksuniversitet, SLU), Karlstads universitet och Länsstyrelsen i Västra Götaland.

Utgångspunkt har varit att generera ett välbehövligt tillskott av kunskap inför utformningen av en funktionell förvaltning. Idag kan konstateras att det är få som tycks vara nöjda med rådande regelverk rörande Vänerns lax och öring. För att i framtiden kunna utveckla en mer biologiskt uthållig och bättre fungerande förvaltning krävs dock ökade kunskaper, vilket denna rapport förhoppningsvis bidrar med.

I takt med ökade kunskaper ökar även möjligheterna att lyckas med riktade åtgärder. Detta innebär att vi i dagsläget rimligen har bättre förutsättningar än på länge att utforma och sätta in effektiva åtgärder i syfte att säkerställa långsiktigt livskraftiga och samtidigt fiskbara bestånd av lax och öring i Väneren. Frågan är dock alltid vad som är syftet/ behovet med förändringarna, och vilken effekt de kan tänkas ge? Rapporten påvisar i flera sammanhang effekter i naturen som härstammar ifrån mänsklig påverkan. Detta belyser allvaret i att alltid noga överväga eventuella konsekvenser som en åtgärd kan generera innan en förändrad förvaltning genomförs.

I slutet av rapporten ges ett antal bevarandegenetiskt inriktade rekommendationer inför framtiden. Det ska betonas att dessa förslag endast utgör ett axplock av de åtgärder som kan behöva vidtas för att stärka och säkerställa fortlevnaden av Vänerns unika lax- och öringbestånd. Det finns givetvis fler möjliga åtgärder såsom förändringar i fisketrycket, ändrade förbudstider och förändringar och/eller utvidgningar av fredningsområden. Man kan också behöva arbeta med utveckling av mer selektiva fiskeredskap såväl som ytterligare begränsningar vad avser fångststorlek (minimimått) och antalet fångade fiskar för de fiskande.

David Johansson

Länsfiskekonsulent i Västra Götalands län

Sammanfattning

I Vänern finns två av världens få kvarvarande bestånd av storvuxen insjölevande Atlantisk lax samt ett antal storvuxna öringstammar. Sedan 1800-talet har omfattande exploatering av lek- och uppväxtområden i tillrinnande vattendrag kraftigt försämrat laxfiskens naturliga förutsättningar, och en majoritet av Vänerområdet ursprungliga laxfiskstammar är idag utdöda. För att kompensera produktionsbortfall orsakade av vattenkraftens utbyggnad pågår sedan länge omfattande odlings- och utsättningsverksamhet baserad på lax och öring med ursprung från Klarälven och Gullspångsälven. I dessa vattendrag förekommer även vild produktion av lax, och där finns också de idag viktigaste uppväxtområdena för sjövandrande vildfödd öring.

Klarälvens och Gullspångsälvens lax- och öringstammar anses ha högt bevarandevärde. De utgör samtidigt värdefulla biologiska resurser för fisket. Långvarigt svaga vilda bestånd, en odlingsverksamhet som länge baserade sig på ett lågt antal avelsfiskar, förekomst av stamkorsningar samt genutbyte mellan odlad och vild fisk förväntas ha förändrat stammarnas genetiska sammansättning. Hittills har det emellertid varit oklart hur stora förändringar som ägt rum och hur ”genetiskt ursprungliga” dagens stammar är. I denna rapport presenteras en omfattande genetisk kartläggning av vild och odlad lax och öring av Gullspångs- respektive Klarälvsstam. Genom att jämföra genetisk information (mikrosatellit-DNA) som extraherats från fjällprover insamlade under tidigare decennier med nutida material har det varit möjligt att analysera hur stammarna förändrats. Samma information har även använts för att skatta stammarnas genetiskt effektiva populationsstorlekar samt graden av genflöde och genetisk stamblandning (hybridisering).

Resultaten visar att Gullspångsälvens och Klarälvens lax- och öringstammar har förändrats sedan 1960-talet tack vare en kombination av genflöde och slumpmässiga genetiska förändringar orsakade av få föräldrafiskar (s.k. genetisk drift). Trots att förändringarna i flera fall har varit påtagliga återstår ännu tydliga stamskillnader, och det är således befogat att även fortsättningsvis betrakta Vänerstammarna som genetiskt unika och skyddsvärda. Resultaten är samtidigt mycket bekymmersamma. Exempelvis har andelen ”ursprungliga gener” hos dagens Gullspångslax skattats till endast ca 70 %, vilket motsvarar ett tillskott av omkring 6–9 % ”Klarälvs gener” per generation sedan 1960-talet – en mycket hög nivå. Avslutningsvis ges ett antal rekommendationer som syftar till att skydda och bevara Vänerstammarnas genetiska status mer effektivt än hittills. Ett framgångsrikt framtida bevarandearbete utgör en nödvändighet för den vilda och odlade laxens och öringens långsiktiga produktionsförmåga och fortlevnad, och är därigenom även en grundförutsättning för ett långsiktigt hållbart laxfiske i Väner.



Stora Årsforsen sedd nedströms mot utloppet i Väner (gångbron skymtas i bakgrunden). I denna del av Gullspångsälven har naturlig reproduktion av lax och öring förekommit oavbrutet, trots försämrad vattenföring genom korttidsreglering och annan mänsklig påverkan. Foto: Stefan Palm.

Abstract

In Lake Vänern, Sweden, two of the world's few land-locked and large-sized Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations exist. The lake also is home for fast growing, lake-migrating populations of brown trout (*Salmo trutta*). Since the 1800s, widespread human exploitation of spawning and nursery areas in rivers has severely affected the migratory salmonids in the Lake Vänern area, and a large number of local populations have gone extinct. To compensate for lost natural production caused by the hydropower development, extensive compensatory stocking has been going on for many decades using local salmon and trout originating from Rivers Klarälven and Gullspångsälven. In these two rivers wild production of salmon still exists, and they are also the most important reproduction and nursery areas for the wild lake-migratory trout.

The salmon and trout from Klarälven and Gullspångsälven are considered unique with a high conservation value. At the same time, they constitute valuable biological resources for the fishery. A prolonged history of weak populations in the wild, use of few parental fish in hatchery production, stock-crosses, and interbreeding of farmed and wild fish has undoubtedly altered the genetic population structure. So far, however, it has remained largely unclear how large genetic changes that have taken place. This report contains a comprehensive population genetic survey of salmon and trout (wild and hatchery produced) originating from Gullspångsälven and Klarälven. By comparing contemporary genetic data with historic material (microsatellite DNA) extracted from scale samples collected during past decades, it has been possible to assess levels of genetic change since the 1960s. It has also been possible to estimate genetically effective population sizes, levels of gene flow and population admixture.

Our results show that clear genetic changes have occurred due to a combination of genetic admixture and random allele frequency fluctuations in small populations (genetic drift). Despite significant genetic changes in several cases, current levels of genetic differentiation among the stocks are nevertheless marked. Hence, it is still justified to regard these as genetically unique and worthy of protection. At the same time there are reasons for serious concern. For example, the estimated proportion of "native genes" in current Gullspångsälven salmon (both wild and hatchery) is only about 70 %, corresponding to a gene flow from Klarälven salmon since the 1960s of about 6–9 % per generation – an alarmingly high level. To prevent continued erosion of the genetic population structure, a set of recommendations is provided. A more successful genetic conservation work will be needed to safeguard long-term survival and productivity of the Lake Vänern (wild and hatchery) stocks, and is a basic condition for a sustainable salmonid fishery.



Sedan 1930-talet körs lax och öring med lastbil från avelfisket i Forshaga (tidigare Deje) förbi åtta kraftverk (tidigare sju) i nedre delen av Klarälven. Från utsättningplatsen vid Edebäck vandrar fisken sedan på egen hand upp till återstående reproduktionsområden i svenska delen av älven. Bilden föreställer torrflödet nedströms Höljes kraftverk vid provtappning 2008. Denna del av älven är idag periodvis helt torrlagd, men skulle vid konstant vattenföring kunna utgöra ett tillskott av goda lek- och uppväxthabitat för särskilt lax. Foto: Johnny Norrgård

Innehåll

1	Inledning	9
2	Bakgrund.....	11
2.1	Gullspångsälven	11
2.2	Klarälven	13
2.3	Kompensationsodling.....	15
2.4	Stamskillnader och hybridisering	16
3	Syften och frågeställningar	20
4	Material och metoder	21
4.1	Molekylära analyser	24
4.2	Statistisk bearbetning	25
5	Resultat.....	26
5.1	Genetisk variation – lax.....	26
5.2	Genetisk variation – öring	26
5.3	Genetiska stamskillnader – lax	27
5.4	Genetiska stamskillnader – öring.....	32
5.5	Effektiv populationsstorlek och genflöde – lax	32
5.6	Effektiv populationsstorlek och genflöde – öring.....	36
5.7	Blandfångster av lax från Vänern.....	41
6	Diskussion.....	43
6.1	Gullspångsälvens stammar.....	43
6.2	Klarälvens stammar	45
6.3	Stamskillnader i genetisk variationsgrad.....	47
7	Rekommendationer.....	49
8	Avslutande kommentar	53
9	Erkännanden.....	54
10	Referenser	55
11	Några centrala begrepp	60
12	Appendix	62

1 Inledning

I Vänern finns två av världens få kvarvarande insjölevande och storvuxna bestånd av Atlantisk lax (*Salmo salar*). I sjön förekommer även storvuxen insjövandrande öring (*Salmo trutta*). Arterna benämns ofta med samlingsnamnet ”Vänerlax”. Sedan 1800-talet har mänskliga aktiviteter i Vänernområdet, inte minst omfattande vattenkraftsutbyggnad, kraftigt reducerat antalet lokala laxfiskpopulationer och påverkat förutsättningarna för de kvarvarande bestånden (Ros 1981). Idag förekommer lax endast i Klarälven och Gullspångsälven, medan laxen i Norsälven, Byälven och Borgviksån (Borgvikeälven) är utdöd. Likaledes återstår idag endast ett fåtal av ett tidigare större antal öringbestånd med Vänern som uppväxtområde.

Betydelsen av att bevara återstoden av Vänerns lax- och öringstammar har länge uppmärksamats. Inte minst bestånden i Gullspångsälven, vilka uppvisar snabb tillväxt och kan uppnå avsevärd storlek, fördes tidigt fram som unika och skyddsvärda resurser för fiskevården (Ros 1966). Under senare decennier har medvetenheten ökat om den mer generella betydelsen av att bevara biologisk mångfald i form av lokala populationer (”genetiskt distinkta bestånd” eller ”stammar”) som är unika och ofta anpassade till sina respektive livsmiljöer (t.ex. Ryman & Utter 1987). Genetiskt livskraftiga och produktiva laxfiskbestånd är även av stort värde för yrkes- och fritidsfisket i Vänern, där särskilt sportfisket efter lax och öring genom s.k. ”trolling” ökat kraftigt under de senaste 15–20 åren (Fiskeriverket 1998; Piccolo m.fl. 2011).

Sedan 1980-talet har Fiskeriverket tillsammans med lokala aktörer satsat stora resurser på bevarandet av Vänerns laxfiskar genom biotopvårdande åtgärder, upprättande av genbanker och ändrade fiskeregler (t.ex. Fiskeriverket 1998). Graden av ”ursprunglighet” och genetisk status hos dagens kvarvarande lax- och öringstammar i Vänernområdet är emellertid oklar. Vikande och långvarigt svaga vildbestånd tillsammans med en omfattande odlings- och utsättningsverksamhet har under åtskilliga decennier i okänd omfattning påverkat den genetiska populationsstrukturen och stammarnas genetiska sammansättning.

Denna rapport sammanfattar en genetisk kartläggning av vild och odlad lax och öring från Gullspångsälven, Klarälven och Vänern som genomförts vid Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium, Drottningholm¹ med delfinansiering från Länsstyrelsen i Västra Götalands län. Eftersom de genetiska och statistiska analyserna är desamma för lax och öring och stora likheter även föreligger vad avser tidigare förvaltnings- och bevarandeåtgärder, har vi valt att avhandla båda arterna parallellt i samma rapport.



Odlad Gullspångsöring fångad vid trollingfiske utanför Baggerud i Vänern, april 2010.
Foto: Mikael Johansson.

¹ Tillhör fr.o.m 1 juli 2011 institutionen för akvatiska resurser, Sveriges lantbruksuniversitet (SLU).

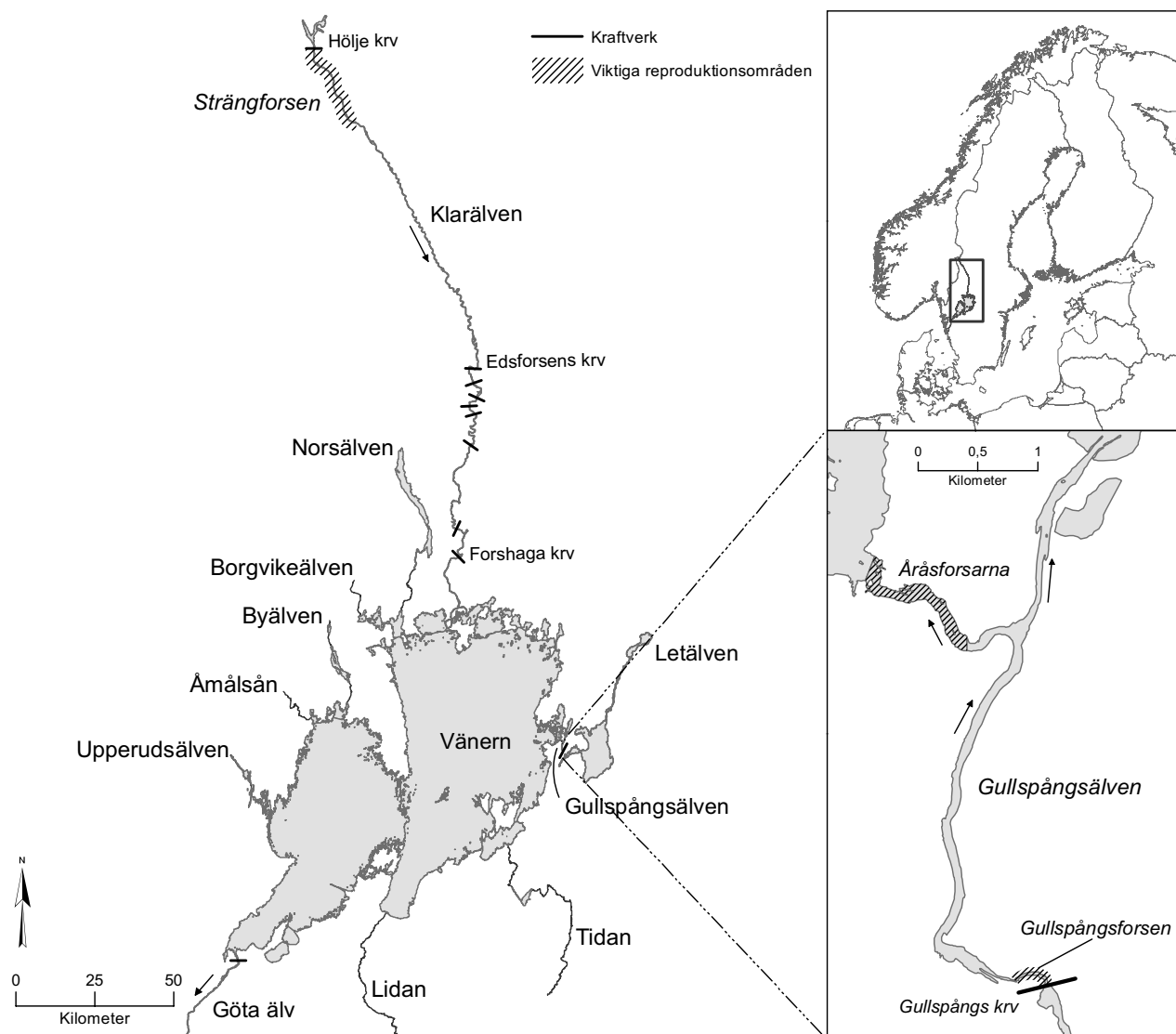
2 Bakgrund

Vänerns laxfiskar har en komplex historik. De händelser som påverkat stammarnas utveckling är många, liksom de åtgärder som genomförts i bevarandesyfte samt för att främja fisket. Nedan följer en kortfattad genomgång av omständigheter av särskild betydelse för denna genetiskt inriktade studie av lax och öring från Gullspångsälven och Klarälven. Läsare som är väl insatta i Vänerstammarnas historik och bakgrund kan hoppa över detta avsnitt. För mer heltäckande bakgrundsbeskrivningar hänvisas till Almer & Larsson (1974), Ros (1966, 1981), Norberg (1977), Tuneld m.fl. (1987), Petersson (1990), Fiskeriverket (1998) samt Piccolo m.fl. (2011).

2.1 Gullspångsälven

Innan utbyggnaden av kraftverket i Gullspång (1906-1908) kunde laxfisken vandra relativt långt upp i vattensystemet – förbi forsområdet i Gullspång, genom sjön Skagern och vidare upp i Letälven (Figur 1) (Ros 1966, 1981). Idag leker endast rester av lax och storvuxen Väneröring på några områden nedströms Gullspång. En sedan länge försvunnen variant av lax med speciell färgteckning var den så kallade ”gröningen”. Denna jämförelsevis mer småvuxna lax påbörjade sin vandring från Väneren till lekområdena uppströms Skagern tidigt under säsongen, till skillnad från den storvuxna lax (och öring) som steg senare under hösten för lek nära Gullspångsälvens utlopp i Väneren (Ros 1981). Ursprungligen lär det även ha funnits en mer lokal variant av lax i Skagern som inte vandrade ut i Väneren (Norberg 1977).

En fisktrappa ledde ursprungligen laxfisken förbi kraftverket i Gullspång. Trappan stängdes redan 1924 eftersom det ansågs att de uppströms liggande uppväxtområdena ändå var förstörda (Fiskeriverket 1998). Som ett resultat av vattenregleringar och rensningar för att gynna vattenkraften minskade den återstående produktionen av lax och öring, och under 1960-talet återstod endast spillror av de tidigare talrika bestånden i de s.k. Åråsforsarna vid utloppet i Väneren (Figur 1). Under senare årtionden har biotopvårdande åtgärder, minskad korttidsreglering och fiskebegränsningar införts i och utanför Gullspångsälven, men trots detta har antalet spår efter lek och tätheterna av ungar vid årliga elfisken



Figur 1. Vänern och större till- och från rinnande vattendrag med nuvarande eller tidigare reproduktion av lax och sjövandrande öring. Kraftverk och reproduktionsområden är endast markerade för Klarälven och Gullspångsälven. Notera att flera av vattendragen är betydligt längre än vad som framgår av kartan (Klarälven fortsätter t.ex. långt in i Norge). © Lantmäteriet, ärende nr I 2010/0345.

i Åråsorsarna förblivit låga och relativt oförändrade sedan 1980-talet (Palm m.fl. 2010); uppskattningsvis produceras där årligen endast omkring 500–1 000 lax och öring totalt (Arne Johlander, Fiskeriverket, pers. komm.).

För att öka produktionen i Gullspångälven invigdes en fiskväg år 2004 som gav fisken möjlighet att nå den nyrestaureerade Gullspångsforsen, en tidigare torrfåra alldeles nedströms kraftverksdammen i samhället Gullspång (<http://www.gullspangslaxen.se>; Figur 1). För att påskynda nyetablering i området beslutades att under 2004-2006 samt 2008 sätta ut simfärdiga odlade yngel av lax och öring av "Gullspångsstam" vilket också skedde. Elfiskeundersökningar och räkning av lekropor i Gullspångsforsen under senare år tyder på att ett ökande antal vuxna laxar och öringar återkommit för lek (Palm m.fl. 2010).

2.2 Klarälven

Under historisk tid steg avsevärda mängder "Vänerlax" i Klarälven varje år (Piccolo m.fl. 2011). Laxen och öringen kunde ursprungligen vandra närmare 40 mil uppströms i systemet, långt in i Norge, och det framstår inte osannolikt att det ursprungligen, precis som i Gullspångsälven, kan ha funnits lokala varianter av lax och öring med olika vandringstid och morfologi. Fångsterna i Klarälven minskade kraftigt under mitten av 1800-talet p.g.a. olika former av mänsklig påverkan. Vattenkraftsutbyggnaden som inleddes 1906 med kraftverket i Deje förs minskade fångsterna ytterligare (Piccolo m.fl. 2011). Idag hindras laxfiskens upp- och nedströmsvandring i Klarälven av sammanlagt nio kraftverk i Sverige samt ytterligare två kraftverk i Norge.

Elfiskeundersökningar 1997 och 2011 nedströms första vandringshindret vid kraftverksdammen i Forshaga, cirka 2,5 mil från Klarälvens utlopp vid Karlstad, har inte kunnat påvisa någon naturlig reproduktion av laxfisk i denna nedersta del av älven (Fiskeriverket 1998; Mikael Hedenskog, Länsstyrelsen i Värmland, pers. komm.). Däremot förekommer reproduktion längre uppströms tack vare att man sedan 1931 med hjälp av lastbil transporterat upp delar av den vuxna lax och öring som fångats i Forshaga avelsfiske (tidigare i Deje) förbi sammanlagt åtta kraftverk (Törnquist 1940; Norberg 1977). Fisken släpps ovan Edsforsens kraftverk i Edebäck (Figur 1) och får därefter på egen hand vandra vidare upp till dagens huvudsakliga reproduktionsområden vid Strängsforsarna nedströms Höljesmagasinet, mer än 20 mil från Väneren. Längre uppströms, vidare in i



En fiskväg (invigd 2004) leder laxen och öringen upp till nyskapade lekströmmar i den restaurerade Gullspångsforsen (f.d. torrfåran) vid Gullspång. Foto: Frida Laursen.

Norge, kan fisken inte komma på egen hand. T.o.m. 1987 transporterades till viss del vuxen lax och öring upp även till den norska delen av vattensystemet (Fiskeriverket 1998).

Antalet återvandrande laxar och öringar som årligen fångas i Forshaga avelsfiske varierar avsevärt, vilket till stor del beror på att den nuvarande fiskfällans fångsteffektivitet är flödesberoende. Obligatorisk fettfeneklippning av odlad laxfisksmolt i Vänern infördes 1991 (Fiskeriverket 1998) och all oklippt lax och öring måste återutsättas (FIFS 2004:37). Sedan mitten av 1990-talet har man i genomsnitt fångat omkring 13 gånger fler vilda/vuxna Klarälvsloxar än -öringar i Forshaga avelsfiske (i genomsnitt omkring 400 respektive 30 individer per år). Såväl odlad/fenklippt och vildfödd/oklippt lax och öring har flyttats uppströms. Som en säkerhetsåtgärd för att undvika korsningar (hybrider) med Gullspångslax, vilken tillsammans med Gullspångsöring också odlas och sätts ut i Klarälven sedan många år (se nedan), används ingen Klarälvslox med vikt överstigande 5,5 kg för avel eller transport vidare upp i älven.

2.3 Kompensationsodling

Laxen och öringen i Vänern utgör en blandning av odlad och vildfödd fisk. Enligt vattendomar sker årliga utsättningar för att kompensera de produktionsbortfall som orsakats av vattenkraftsutbyggnaden. Storskaliga utsättningar initierades under 1970-talet. Utöver de smolt som måste sättas ut enligt dom, har ytterligare smolt satts ut sedan slutet av 1980-talet via finansiering främst från stiftelsen "Laxfond Vänern". Antalet utsatta smolt per år varierar, men sedan 1987 har i genomsnitt ca 107 000 laxar och 101 000 öringar satts ut (statistik från Länsstyrelsen i Värmland).

I syfte att skydda de numerärt svaga vilda bestånd som överlevt i Gullspångsälvens nedersta delar, har ingen smolt satts ut i detta vattendrag sedan 1960-talet, med undantag för 1997 (då 350 laxsmolt från genbanken i Kälarne sattes ut; Fiskeriverket 1998). I stället har odlad Gullspångslax och -öring satts ut som i huvudsak tvåårig smolt nedströms Forshaga i Klarälven, samt på olika platser i och omkring Vänern. Under senare år (2009-2010) har även försök genomförts med höstutsättning av s.k. tvåsomrig smolt. Utsättningar av Gullspångslax i Klarälven inleddes redan 1965 följt av Gullspångsöring 1971 (Petersson 1990).

Varje sommar-höst fångas återvändande vuxna laxar och öringar i en fast fiskfälla vid kraftverket i Forshaga, där ett system med fenklippning² används sedan 1981 för att åtskilja individer med Klarälvs- respektive Gullspångsursprung. Sammanlagt hanteras idag sex ”stammar” parallellt i Forshaga, varav fyra är odlade (G-lax, K-lax, G-öring, K-öring) och två är vildfödda (K-lax, K-öring).

En mindre andel av den odlade smolt som årligen sätts ut är märkt med fiskmärken av huvudsakligen Carlin-typ, och registrerade återfångster från Vänern och avelsfisket används för olika uppföljningar. Andelen återrapporterade märken från Vänern har sjunkit kraftigt och har under 2000-talet endast utgjort omkring cirka 2 % (mot tidigare 10 % under 1980-talet; Piccolo m.fl. 2011). Det är inte klargjort hur stor del av minskningen som återspeglar försämrad överlevnad hos fisken respektive minskad rapporteringsvilja hos de fiskande. Det faktum att andelen återfynd i Forshaga avelsfiske förblivit relativt konstant och inte minskat kraftigt som ute i Vänern indikerar dock att en sjunkande rapporteringsvilja kan vara en viktig förklaring (Piccolo m.fl. 2011).

2.4 Stamskillnader och hybridisering

Tidigt uppmärksammades att Vänerns lax- och öringstammar avvek från varandra i flera egenskaper. Studier av Runnström (1940) baserade på fjäll insamlade under tidigt 1900-tal, samt senare sammanställningar (bl.a. Ros 1966, Fiskeriverket 1998, Öst 1998) har visat att laxen och öringen från Klarälven, Gullspångsälven och Norsälven (den sistnämnda utdöd) skiljer sig åt i tillväxthastighet, ålder och storlek vid smoltifiering, antalet år som tillbringas i sjön, tid för lekvandring samt medelstorlek som vuxen. Sannolikt återspeglar åtminstone delar av dessa fenotypiska skillnader evolutionära (genotypiska) anpassningar till skilda lokala miljöförhållanden. Betydande medelviktsskillnader mellan smolt av Klarälvs- och Gullspångslax uppvuxna parallellt på samma odlingar tyder exempelvis på att tillväxtskillnaden har en ärftlig grund (Öst 1998). Tidigare laboratoriestudier har också bekräftat att de lokala stammarna från Vänern, i likhet med lax och öring i andra områden, är genetiskt olika varandra (t.ex. Ståhl & Ryman 1987;

² Utöver den obligatoriska fettfeneklippningen av all odlad fisk avlägsnas även ena bukfenan hos gullspångslax respektive Klarälvsöring. T.o.m. 1970-talet användes endast uppvandringstid och morfologi (kroppstorlek och exteriör) för att skilja stammarna åt.

Öst 1998). Det sistnämnda tyder på en hög grad av återvandring till födelseälven, vilket är en grundförutsättning för att lokala anpassningar ska kunna utvecklas och bevaras.

Det kan samtidigt ifrågasättas i vilken grad dagens stammar av lax och öring från Klarälven och Gullspångsälven är ”genetiskt genuina”. Det finns exempelvis dokumentation som visar att man år 1962 satte ut 6 330 smolt av jämtländsk Kallsjööring i Klarälven (Petersson 1990). Strax därefter påbörjades smoltutsättningar i Klarälven av Gullspångslax (1965) samt Gullspångsöring (1971) med uppenbara risker för sammanblandning och stamkorsningar. Vidare är känt att man under början av 1970-talet avsiktligt framställde stamhybrider mellan Klarälvs- och Gullspångslax och att mer än 8000 avkomlingar till dessa korsningar sattes ut som smolt i älven (1972-74). Även ett 1 000-tal hybrider mellan Klarälvs- och Gullspångsöring sattes ut som smolt i Klarälven under samma period (Petersson 1990). Syftet var troligen att gynna fisket genom en ”genetiskt förbättrad avkomma” (Fiskeriverket 1998), dvs. att via stamkorsning öka den mer småvuxna Klarälvsfiskens tillväxt. Ett motsvarande korsningsförsök med Gullspångslax lär även ha genomförts med lax från Norsälven, strax innan denna stam dog ut som ett resultat av vattenkraftsutbyggnad under 1950-talet (Tage Ros, f.d. fiskerikonsulent, pers. komm.).

Utöver avsiktliga korsningar undertidigare år finns även risk för oavsiktlig genetisk sammanblandning (hybridisering) som ett resultat av att kompensationsodlingen av Gullspångs- och Klarälvsstammarna sedan åtskilliga decennier hanterats parallellt i Klarälven. Enstaka misstag i samband med fenklippning och kramning kan till exempel, när de inträffar, resultera i ett stort antal hybridavkommor eller felmärkta fiskar. När flera stammar odlas och hanteras vid gemensamma odlingsanläggningar finns också risk att inlagd rom sammanblandas eller att fisk hoppar mellan odlingstråg. Naturlig okontrollerad reproduktion av återvandrande lax och öring kan också ge upphov till stamhybrider. Det ska betonas att även om ”problem” som ovan sällan skulle inträffa, kan den kumulativa genetiska effekten med tiden ändå bli avsevärd.

En ytterligare möjlig orsak till oönskad genspridning är de omfattande smoltutsättningar som sker direkt i Vänern sedan ett tjugotal år. Huvudsyftet med denna verksamhet är att öka fiskens överlevnad genom undvikande av predation i Klarälvens mynningsområde av framförallt gädda (Norrgård m.fl.,

under bearbetning). Från studier i andra geografiska områden är känt att lax och öring som sätts direkt i havet när den är lekmogen kan söka sig upp i vattendrag långt ifrån utsättningsplatsen (Pedersen m.fl. 2007; Palm m.fl. 2008). Ingen Carlin-märkt fisk som satts direkt i Vänern har hittills återfångats i Forshaga, vilket antyder att fisk satt direkt i Vänern har svårt att leta sig upp i Klarälven. Däremot finns enstaka observationer av odlad fettfeneklippt laxfisk som under lektid uppehållit sig i den nyskapade Gullspångsforsen (Michael Bergström, Länsstyrelsen i Jönköpings län samt David Johansson, pers. komm.). Eftersom de simfärdiga lax- och öringyngel som sattes ut i älven 2004-2008 var alltför små för att fenklippas, måste dessa odlade lekfiskar i Gullspångsälven härstamma från utsättningar i andra områden.

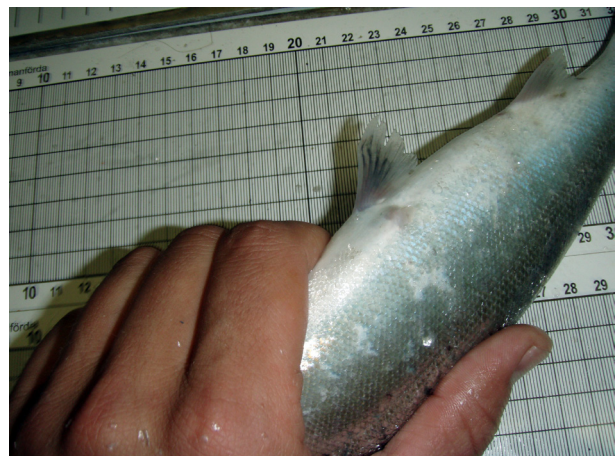
Ursprungligheten för de avelslinjer av Gullspångslax och -öring som grundlades 1969, och som från och med 1974 t.o.m. 2003 (öring) respektive 2010 (lax) (Thorleif Andersson, Kälarne, pers. komm.) hållits i form av ”levande genbanker” i jämtländska Kälarne har också tidvis ifrågasatts. Fisk från dessa genbanker användes vid grundandet av dagens kompensationsodlade Gullspångsstammar, och fisk från genbankerna i Kälarne har vid upprepade tillfällen satts ut i Vänernområdet samt korsats in i den kompensationsodlade stammen av Gullspångslax i syfte att ”friska upp” denna genetiskt sett (Fiskeriverket 1998).

En detaljerad genomgång under mitten av 1980-talet av tillgänglig dokumentation visade att de ursprungliga avelslinjerna i praktiken tycktes härstamma från endast ett mindre antal (i sämsta fall endast en handfull) av ett relativt stort antal lekfiskar som fångades i Gullspångsälven hösten 1969. Tillsammans med ett lågt antal avelsfiskar under kommande år ledde detta oundvikligen till inavel och förlust av variation, vilket har betecknats som ett ”genetiskt misslyckande” (Ring & Hanell 1987). En samtida enzymelektroforetisk studie under samma tid visade också på förekomst av omfattande genetiska skillnader såväl inom som mellan årsklasser och odlingsanläggningar, vilket indikerade förekomst av påtagliga förändringar och pågående förluster av genetisk variation inom Vänerstammarna (Ståhl & Ryman 1987).

Det beslutades att skapa en ”ny” genbankslinje för Gullspångslax utifrån delar av den gamla med tillskott av vildfödda ungar som fångades i Åråsforsarna under slutet av 1980-talet. Även öring samlades in med samma syfte (Henricson m.fl. 1990). Vid genetiska undersökningar av den nya avelslinjen påträffades emellertid senare en anlagsvariant hos de vildfödda laxarna från Gullspångsälven som inte förekom i den gamla avelslinjen, men som däremot var relativt vanlig hos Klarälvslax (Henricson m.fl. 1995; Jansson 1998; Öst 1998). Frågan uppstod därmed om laxen i Gullspångsälven ursprungligen hade burit på samtliga de observerade anlagsvarianterna men senare förlorat dessa, eller om de vildfödda laxar som korsats in i nya avelslinjen i själva verket var påverkade av Klarälvslax. En ytterligare möjlighet som framförts är att den gamla avelslinjen på sin väg till Kälarne via andra odlingsanläggningar kan ha blivit genetiskt uppblandad (Öst 1998). Vilken av ovanstående förklaringar som stämmer bäst överens med verkligheten har inte kunnat fastställas.



Vildfödd öring (sannolikt tvåsomrig) elfiskad i Stora Åråsforsen, Gullspångsälven. Tillväxthastigheten hos Gullspångsöringen (och –laxen) i älven är mycket god. Egenskapen är sannolikt till stor del ärftligt betingad, eftersom Gullspångsstammarna växer jämförelsevis snabbare än andra stammar även i odling. Foto: Stefan Palm



Bukfeneklippt Gullspångslax (32 cm) fångad vid pelagiskt trålfiske i Vänern 2008. Sedan 1981 tillämpas ett system med feneklippling av odlad smolt i Klarälven för att kunna åtskilja de lax- och öringstammar med Gullspångs- och Klarälvsursprung som hanteras parallellt i älven (G-lax resp. K-öring bukfeneklipps). År 1991 infördes även regeln att all odlad lax och öring som sätts ut i Vänern skall vara fettfeneklippt för att man ska kunna skilja på odlad och vildfödd fisk. Endast odlad lax och öring som fångas i fisket får behållas. Foto: Alfred Sandström

3 Syften och frågeställningar

Denna studie är baserad på såväl nutida som historiskt vävnadsmaterial (DNA). Huvudsyften har varit att:

- kartlägga de nuvarande lax- och öringbeståndens ”genetiska status” (mängd genetisk variation, grad av differentiering) inklusive jämförelser mellan vildfödd och odlad fisk,
- jämföra dagens stammar med prover från tidigare årtionden i syfte att bedöma graden av ”genetisk ursprunglighet”, samt att identifiera genetiska förändringar och försöka utreda bakomliggande orsaker till dessa,
- utreda med vilken precision genetiska data kan användas för identifiering av individers stamtillhörighet i blandfångster av lax från Vänern.



Kvantitativt elfiske i den nyskapade Gullspångsforsen (f.d. torrfåran), september 2010. Provfisken sker årligen på flera lokaler i Gullspångsälven för att följa tätheterna av uppväxande lax och öring. Foto: Stefan Palm

4 Material och metoder

Studien omfattar sammanlagt 546 laxar och 285 öringar av olika ursprung (vildfödda, odlade) och ålder (ungar, smolt, vuxen fisk) från olika platser och tidpunkter (Tabell 1a och 1b; Figur 1). De flesta ”nutida” stickprov (dvs. från 2000-talet) har bestått av ett litet fenklipp i sprit från fisk som återsläppts, medan DNA från övriga prover har utvunnits från torkade fjäll. Stickproven av Gullspångslax och -öring som insamlades 2005 har ingått i en tidigare genetiskt studie vid Sötvattenslaboratoriet (Dannewitz & Bystedt 2006).

Så långt som möjligt har även övrig information (längd, vikt, kön, etc.) noterats. Genomgående har stickproven benämnts efter den ”stam” (Gullspångs- eller Klarälvs-) som de vid insamlingen antagits representera, givet insamlingsplats och/eller fenklippning. För att ”lätta upp” texten används emellanåt förkortningar för de stammar som är omnämnda vid upprepade tillfällen (G-lax för Gullspångslax, K-öring för Klarälvsöring, etc.).

Trots att laxen och öringen från Gullspångsälven varit föremål för omfattande forskning och avelsarbete visade det sig förvånansvärt svårt att återfinna äldre material för genetisk analys. Det material av lax och öring från Gullspångsälven (1966-69) som analyserats utgörs av fjällprov från ungar (s.k. stirr eller parr) arkiverade hos Fiskeriverkets utredningskontor i Luleå (idag tillhörande Länsstyrelsen i Norrbottens län). För materialet från 1969 anges ”Åråsforsarna” som fångstplats, medan övriga delar av materialet (1966-68) är märkta ”Gullspångsälven”. Sannolikt rör det sig om fjällprov från vildfödda individer, även om det inte helt kan uteslutas att det för lax handlar om fjäll från odlad smolt av lokalt ursprung som vid sammanlagt tre tillfällen under mitten-slutet av 1960-talet sattes ut i Gullspångsälven (Ring & Hanell 1987). Från Gullspångsälven ingår även ett stickprov med lax från de omdiskuterade (se ovan) individer som elfiskades i Åråsforsarna 1987-89 i syfte att etablera den nya avelslinjen vid genbanken i Kälarne (via DNA erhållet från Dr. Jan Nilsson, institutionen för vilt, fisk och miljö, SLU i Umeå).

De historiska fjällproven från Klarälven för vuxen lax (1962; Tabell 1a) och öring (1939 samt 1968; Tabell 1b) fanns arkiverade vid Sötvattenslaboratoriet och är insamlade vid dåvarande avelsfisket i Deje. Det låga antalet analyserade

Tabell 1a. Lax från Vänerområdet som analyserats genetiskt. Stickprovskoderna i kolumnen längst till höger återkommer i övriga tabeller och figurer (\$ markerar individer födda i odling). "F.d. torråran" i Gullspångsälven är i texten även benämnd som "Gullspångsforsen".

Stam	Insamlingsområde	Lokal	Insamlingsår	Årsklass*	Ursprung	Stadium	Antal	Stickprovskod	
Gullspångslax	Gullspångsälven	Gullspångsälven	1966	1965	vildfött (?)	stirr	24	GL66	
		Årsforsarna	1969	1968	- " -	- " -	21	GL69	
			1987-89	1988	vildfött	stirr**	32	GL8789	
			2005	2005	- " -	stirr	21	GL05b	
			2010	2010	- " -	- " -	42	GL10b	
		Före detta torråran	2009	2009	- " -	- " -	6	GL09a	
			2010	2010	- " -	- " -	29	GL10a	
	Vänern	Diverse områden (se text)	1967	1962	odlat	vuxen	4	\$GL67	
		Gullspångsälven		2005	2004	odlat (årsklass 2004)	stirr	18	\$GL04
			- " -	2005	2005	odlat (årsklass 2005)	yngel	10	\$GL05
Klarävsax	Klarälven	Forshaga	2009	2004	odlat	vuxen	40	\$GL09	
		Deje	1962	1957	okänt	vuxen	57	KL62	
			2007	2004	vildfött	smolt	16	KL07	
		Munkfors m.fl.	2009	2006	- " -	- " -	36	KL09a	
		Forshaga	- " -	2003	- " -	vuxen	41	KL09b	
			- " -	2004	odlat	- " -	40	\$KL09	
Okänd	Vänern	Diverse områden (se text)	1967	1963	okänt	vuxen	27	VL67	
			2008	2004	vildfött + odlat	- " -	82	VL08	
Totalt							546		

* den årsklass som antagits vara dominerande (alt. förväntat medelvärde)

** provtagen som vuxen avelsfisk i Kälarne (1995), oklart när resp. individ vildfångades som stirr i Årsforsarna (1987-89)

Tabell 1b. Öring från Vänerområdet som analyserats genetiskt. Stickprovskoderna i kolumnen längst till höger återkommer i övriga tabeller och figurer (\$ markerar individer födda i odling). I två fall har antalet individer varit så lågt att stickprov slagits samma vid analyserna (rader med gemensam stickprovskod). "F.d. torråran" i Gullspångsälven är i texten även benämnd som "Gullspångsforsen".

Stam	Insamlingsområde	Lokal	År	Årsklass*	Ursprung	Stadium	Antal	Stickprovskod
Gullspångsöring	Gullspångsälven	Gullspångsälven	1966	1965	vildfött (?)	stirr	17	GÖ6669
			1968	1967	- " -	- " -	2	- " -
		Årårsforsarna	1969	1968	- " -	- " -	4	- " -
		Före detta torråran	2005	2005	vildfött	- " -	12	GÖ05a
			2009	2009	- " -	- " -	2	GÖ0910a
		2010	2010	- " -	- " -	29	- " -	
		Årårsforsarna	2005	2005	- " -	- " -	14	GÖ05b
			2010	2010	- " -	- " -	23	GÖ10b
		Före detta torråran	2005	2004	odlat (årsklass 2004)	- " -	6	\$GÖ04
			2005	2005	odlat (årsklass 2005)	yngel	10	\$GÖ05
Klarävsöring	Klarälven	Forshaga	2009	2004	odlat	vuxen	51	\$GÖ09
		Deje	1939	1934	vildfött (?)	vuxen	4	KÖ39
		1968	1963	- " -	- " -	32	KÖ68	
	Forshaga	2000	1994	vildfött	- " -	23	KÖ00	
		2009	2004	- " -	- " -	2	KÖ0709	
	Höljan m.fl.	2007, 2009	2006	- " -	smolt	14	- " -	
	Forshaga	2009	2004	odlat	vuxen	40	\$KÖ09	
Totalt						285		

* årsklass som antagits vara dominerande (alt. förväntat medelvärde)

Klarälvsöringar från 1939 (endast 4 fiskar) beror på att dessa individer endast inkluderades för ett test av möjligheterna att i framtiden analysera DNA från äldre material än 1960-talet. För Klarälvsöring ingår även fjällprov av vuxna fiskar fångade i Forshaga 2000, vilket innebär att dessa fiskar föddes 5–6 år tidigare.

Dejefors Bruk AB samt andra aktörer har från och med 1800-talet bedrivit kontinuerliga utsättningar av lax och öring i Klarälven. I Norberg (1977) redovisas siffror på yngelutsättningar (inkl. ensam fisk) mellan 1905-1948, därefter verkar utsättningar endast ha skett i låg omfattning tills dess att mer omfattande utsättningar av smolt inleddes i början av 1960-talet. Osäkerheter rörande de tidigare utsättningarnas storlekar, andelen lax respektive öring och motsvarande mängd vild produktion gör det svårt att bedöma hur stor andel av de Klarälvsfiskar från 1960-talet, vilka ingår i denna studie, som är vildfödda respektive odlade.

4.1 Molekylära analyser

Genotypbestämning har skett genom längdbestämmning (antalet baspar) för s.k. mikrosatelliter, vilket är Mendelskt nedärvda genmarkörer för högvariabla avsnitt av arvsmassan. Två delvis överlappande uppsättningar med nio (lax) respektive tio (öring) mikrosatelliter har analyserats enligt beprövad metodik i enlighet med tidigare studier vid Sötvattenslaboratoriet (t.ex. Dannewitz m.fl. 2003; Palm m.fl. 2008, 2011). De mikrosatelliter som studerats hos lax är *Ssa289* (McConnell m.fl. 1995), *Ssa85*, *Ssa197*, *Ssa171*, *Ssa202* (O'Reilly m.fl. 1996), *SsOsl85*, *SsOsl311*, *SsOsl417* och *SsOsl438* (Slettan m.fl. 1995), medan följande markörer analyserats hos öring: *Ssa85*, *Ssa197*, *SsOsl417* (gemensamma med lax), *Str15*, *Str60*, *Str73* (Estoup m.fl. 1993), *Strutta58* (Poteaux 1995), *Bs131* (Estoup m.fl. 1998), *One9* (Scribner m.fl. 1996) och *Ssa408* (Cairney m.fl. 2000). De tre mikrosatelliter som är gemensamma för båda arterna har även möjliggjort identifiering av enstaka vildfödda arthybrider (dessa individer är inte inkluderade i denna studie).

4.2 Statistisk bearbetning

Ett antal olika statistiska metoder och program har använts vid bearbetningen av erhållna data. Mängd och fördelning av genetisk variation har skattats med hjälp av HPRARE (Kalinowski 2005) samt FSTAT (Goudet 1995). FSTAT har även använts vid test för avvikelser från enligt Hardy-Weinberg förväntade genotypproportioner samt kopplingsjämvikt (*linkage equilibrium*). Genetiska likheter och skillnader mellan olika stickprov har illustrerats grafiskt med hjälp av s.k. PCA-analys (PCAGEN, Goudet 1999) samt med s.k. neighbour-joining dendrogram (PHYLIP, Felsenstein 2004) baserade på parvisa genetiska avstånd.

Genetiskt effektiva populationsstorlekar per år (N_b) har skattats utifrån graden av avvikelse från kopplingsjämvikt inom årsklasser (LDNE; Waples 2006; Waples & Do 2008). Motsvarande effektiva storlekar per generation (N_e) samt mängden genflöde från Klarälvs- respektive Gullspångslax (-öring) har skattats utifrån graden av observerade genetiska förändringar (MLNE, Wang & Whitlock 2003). Mängden genetisk inblandning (*genetic admixture*) har även analyserats med programmet LEADMIX (Wang 2003), medan andelen lax av Gullspångs- respektive Klarälvsursprung i stickprov av okänd sammansättning har skattats med s.k. MSA-analys (*mixed stock analysis*) och programmet ONCOR (Kalinowski m.fl. 2007). Det sistnämnda programmet har även nyttjats för sannolikhetsbaserad identifiering av enskilda individer till stam. Se Appendix 1 för detaljer avseende MSA-analyserna, inklusive en utvärdering av metodens statistiska noggrannhet samt förekomst av ev. systematiska fel.



Fångsteffektiviteten hos nuvarande fiskfällan vid Forshaga är flödesberoende, och vissa år fångas sannolikt endast en mindre andel av den lax och öring som vandrat upp i Klarälven. Foto: Stefan Stridsman.

5 Resultat

5.1 Genetisk variation – lax

Antalet observerade anlagsvarianter (*alleler*) per mikrosatellit i totalmaterialet av lax varierade mellan fyra och 14 (genomsnitt 9,1). Graden av genetisk variation i termer av förväntad heterozygositet (*gene diversity*) och allelrikedom (*allelic richness*) var genomgående högre hos Gullspångslax än hos Klarälvslox (Tabell 2a; $P < 0,001$, permutationstest med FSTAT). Den högre variationsgraden hos G-lax tycks ha förekommit redan under 1960-talet. Däremot kunde ingen skillnad i genetisk variationsgrad observeras mellan odlade och vildfödda individer inom någon av laxstammarna (Tabell 2a).

I fem av totalt 18 stickprov erhöles statistiskt signifikanta avvikelser från de genotyp-proportioner som förväntas enligt Hardy-Weinbergs lag. I två prov med elfiskade laxungar från Gullspångsälven (GL05b och GL10a, Tabell 2a) observerades *fler* heterozygoter än förväntat ($F_{IS} < 0$) vilket kan återspegla att den analyserade fisken avlats av ett lågt antal föräldrar och/eller att provet består av hybridavkomma. Signifikanta avvikelser i form av *färre* heterozygoter än väntat ($F_{IS} > 0$) observerades i tre stickprov med vuxen fisk (SGLt09, KL62 och VL67, Tabell 2a), vilket kan återspegla blandning av genetiskt avvikande individer från olika årsklasser eller stammar, och/eller ”tekniska problem” orsakade av s.k. noll-alleler eller partiell nedbrytning av analyserat DNA. I flera stickprov observerades även signifikanta avvikelser från kopplingsjämvikt, dvs. avvikelser från slumpmässig association av genotyper för olika genmarkörer vilket (i likhet med ovan) kan återspegla ett lågt antal föräldrar, hybridisering eller blandning av genetiskt olika grupper av individer (Tabell 2a).

5.2 Genetisk variation – öring

Antalet observerade anlagsvarianter per mikrosatellit hos öring varierade mellan tre och 21 (genomsnitt 8,9). Till skillnad mot lax påträffades inga stamskillnader vad avser mängden genetisk variation. Däremot fanns tendenser till lägre variationsgrad hos individer födda i odling inom såväl Gullspångsöring som Klarälvsöring (Tabell 2b). De tre signifikanta avvikelser från förväntade genotyp-proportioner (enligt Hardy-Weinberg) som påträffades (GÖ0910a, KÖ68 och

KÖ00, Tabell 2b) bestod i samtliga fall av färre heterozygota genotyper än väntat ($F_{IS} > 0$). Ett antal avvikelser från kopplingsjämvikt observerades också hos vildfödd samt odlad Gullspångsöring, däremot inte hos Klarälvsöring (Tabell 2b).

5.3 Genetiska stamskillnader – lax

Överlag fanns större skillnader i allelfrekvenser (relativa förekomsten av olika anlagsvarianter) mellan stickprov av Gullspångs- och Klarälvslox än inom respektive stam, vilket bland annat illustreras grafiskt i Figur 2a (principalkomponentanalys) och Figur 3a (dendrogram) där G-lax och K-lax bildar två åtskilda grupperingar. Skillnaderna i allelfrekvenser mellan samtliga prov av Gullspångslax tenderade samtidigt att vara större än motsvarande heterogenitet inom Klarälvslox, även om skillnaden inte var statistiskt signifikant ($F_{ST} = 0,053$ respektive $0,025$; $P = 0,39$, permutationstest FSTAT). Det fanns också en tendens till något mindre skillnader mellan äldre prov (1960-80 talet) av vild och odlad Gullspångslax än mellan prov från samma stam insamlade under senare år (Figur 2a och 3a).

Resultat av parvisa allelfrekvensjämförelser (med F_{ST}) mellan samtliga stickprov av lax återges i Tabell 3a. Signifikanta skillnader påträffades i de flesta fall; de fåtal parvisa jämförelser som *inte* var statistiskt signifikanta förekom genomgående mellan individer av samma stam insamlade under samma tidsperiod. Exempelvis påträffades inga signifikanta allelfrekvensskillnader mellan prov av odlad Gullspångslax från senare år (Tabell 3a). Noterbart är också att skillnaderna mellan vildfödda laxungar från Åråsforsarna och odlade Gullspångslaxar från 2000-talet överlag var signifikanta (parvisa F_{ST} : $0,04-0,10$; $P < 0,001$). Enda undantaget var de vildfångade laxungar som insamlades 2010 (GL10b) vilka inte skiljde sig från den odlade lax (\$GL05) som 2005 sattes ut längre uppströms i Gullspångsälven ($F_{ST} = 0,008$; $P = 0,11$; Tabell 3a).

Skillnaderna mellan stickprov av dagens odlade och vildfödda Klarälvslox var små överlag ($F_{ST} < 0,05$) och i ett fall (KL09a vs. \$KL09; Tabell 3a) inte statistiskt signifikant trots att de stickprov som jämförts är relativt stora, vilket kan förväntas ge relativt hög ”statistisk styrka”. De två stickproven med lax från Vätern (VL67 och VL08) liknade båda Klarälvslox genetiskt sett, vilket ger en tydlig indikation på att de bör domineras av individer från denna stam.

Tabell 2a. Genetisk variation hos lax från Vänern (nio mikrosatelliter): antal analyserade individer (n), förväntad heterozygositet (H_E), allelrikedom (A_R). Avvikelse mellan förväntad och observerad heterozygositet (över samtliga mikrosatelliter) är kvantifierat som F_{IS} , där positiva och negativa värden representerar genomsnittliga överskott respektive underskott av homozygota genotyper. P(LD) anger sammanvägda P-värden (med Fisher's metod) för parvisa test mellan mikrosatelliter inom stickprov av avvikelser från kopplingsjämvikt (*linkage equilibrium*). Se Tabell 1a för detaljer om de analyserade stickproven (lokal, tidpunkt etc.).

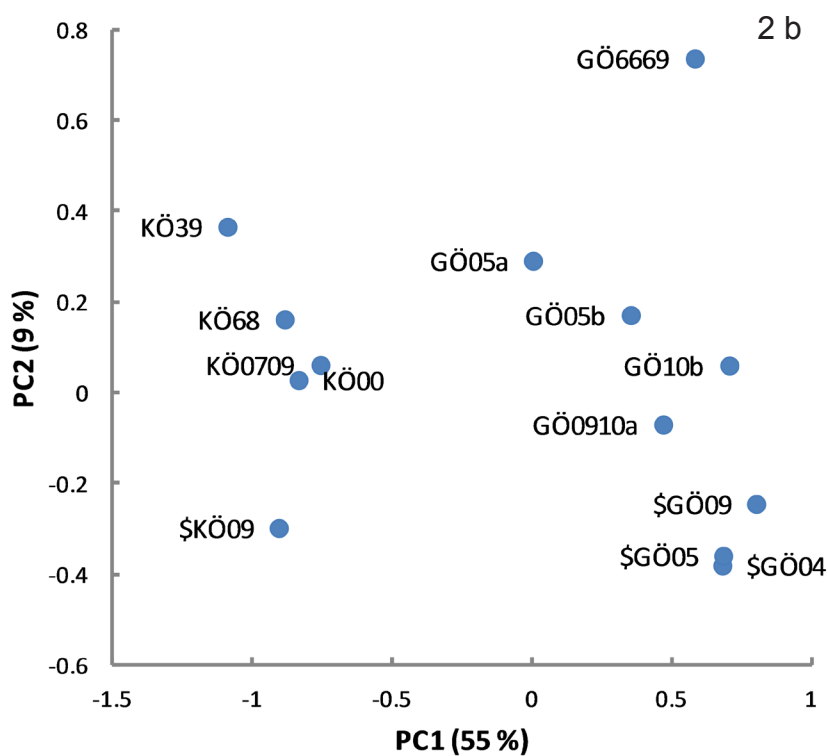
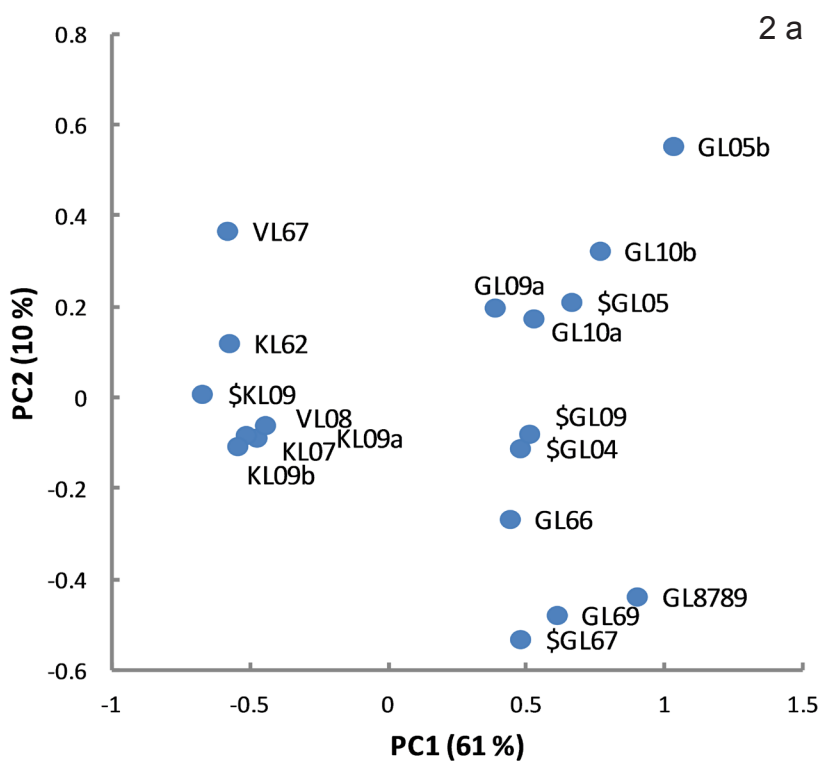
Stam	Stickprovskod	n	$H_E (\pm 1,96 \text{ SE})$	$A_R (\pm 1,96 \text{ SE})$	F_{IS}	P(LD)
Gullspångslax	GL66	24	0,58 (0,49 - 0,68)	3,0 (2,5 - 3,5)	0,06	0,0004
	GL69	21	0,68 (0,64 - 0,73)	3,4 (3,1 - 3,7)	0,07	0,0168
	GL8789	32	0,62 (0,55 - 0,69)	2,9 (2,5 - 3,3)	-0,05	0,0000
	GL05b	21	0,59 (0,48 - 0,70)	2,9 (2,2 - 3,5)	-0,21 ***	0,0000
	GL10b	42	0,63 (0,55 - 0,71)	3,1 (2,5 - 3,7)	-0,02	0,0682
	GL09a	6	0,60 (0,44 - 0,76)	2,9 (2,3 - 3,6)	0,12	0,8619
	GL10a	29	0,67 (0,61 - 0,74)	3,3 (2,9 - 3,8)	-0,11 **	0,0000
	\$GL67	4	0,60 (0,47 - 0,73)	3,1 (2,4 - 3,8)	-0,19	1,0000
	\$GL04	18	0,67 (0,59 - 0,74)	3,4 (2,9 - 3,9)	-0,01	0,0058
	\$GL05	10	0,67 (0,61 - 0,73)	3,3 (2,9 - 3,7)	0,01	0,7753
	\$GL09	40	0,65 (0,57 - 0,73)	3,3 (2,7 - 3,8)	0,08 *	0,0001
		Medelvärde		0,63	3,1	
Klarälvsax	KL62	57	0,50 (0,39 - 0,62)	2,6 (2,2 - 3,1)	0,11 ***	0,0000
	KL07	16	0,53 (0,40 - 0,65)	2,7 (2,3 - 3,1)	-0,03	0,9781
	KL09a	36	0,53 (0,40 - 0,65)	2,8 (2,4 - 3,3)	-0,03	0,5228
	KL09b	41	0,53 (0,38 - 0,67)	2,8 (2,3 - 3,4)	-0,05	0,0011
	\$KL09	40	0,51 (0,36 - 0,65)	2,7 (2,2 - 3,2)	-0,01	0,0799
		Medelvärde		0,52	2,8	
Okänd	VL67	27	0,53 (0,44 - 0,62)	2,7 (2,4 - 3,1)	0,24 ***	0,2173
	VL08	82	0,57 (0,45 - 0,68)	3,0 (2,6 - 3,5)	0,03	0,0000

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

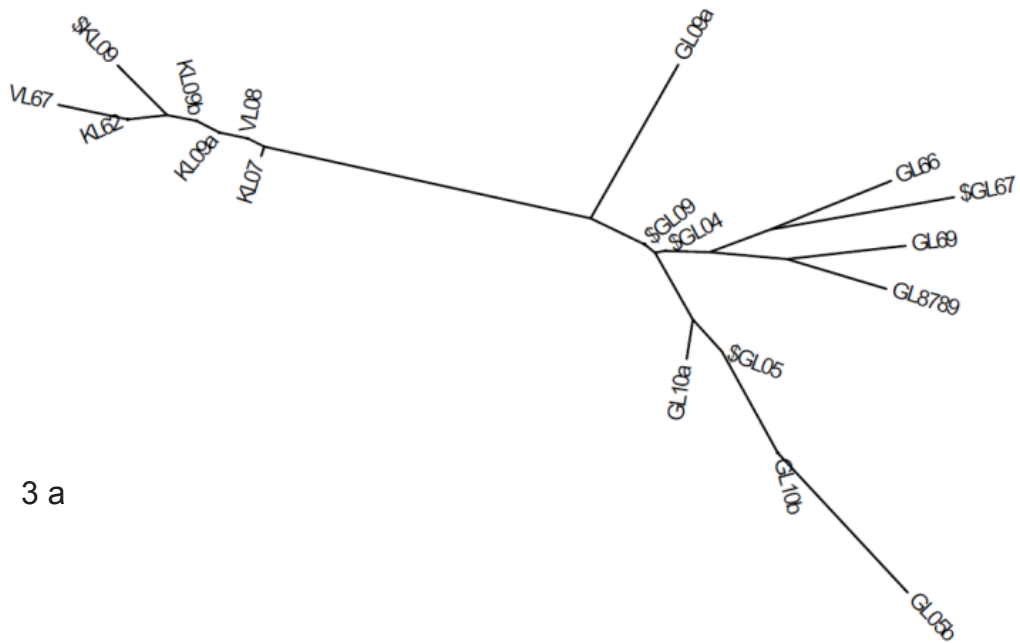
Tabell 2b. Genetisk variation hos öring från Vänern (tio mikrosatelliter). Se Tabell 2a för förklaringar samt Tabell 1b för detaljer om stickproven (lokal, tidpunkt etc).

Stam	Stickprovskod	<i>n</i>	$H_E (\pm 1,96 \text{ SE})$	$A_R (\pm 1,96 \text{ SE})$	F_{IS}	P (LD)
Gullspångsöring	GÖ6669	23	0,60 (0,51 - 0,68)	3,0 (2,5 - 3,5)	0,018	0,0002
	GÖ05a	12	0,59 (0,44 - 0,74)	3,1 (2,3 - 3,9)	-0,036	0,0037
	GÖ0910a	31	0,64 (0,51 - 0,78)	3,4 (2,7 - 4,0)	0,094 **	0,3385
	GÖ05b	14	0,69 (0,60 - 0,78)	3,6 (3,0 - 4,3)	0,029	0,5779
	GÖ10b	23	0,64 (0,53 - 0,75)	3,3 (2,7 - 3,9)	-0,033	0,0001
	\$GÖ04	6	0,59 (0,44 - 0,75)	3,0 (2,2 - 3,8)	-0,042	1,0000
	\$GÖ05	10	0,59 (0,45 - 0,73)	3,1 (2,4 - 3,9)	0,076	0,0908
	\$GÖ09	51	0,60 (0,47 - 0,73)	3,2 (2,5 - 3,9)	0,013	0,0157
	Medelvärde		0,62	3,2		
Klarälvöring	KÖ39	4	0,62 (0,49 - 0,75)	3,2 (2,6 - 3,8)	0,184	1,0000
	KÖ68	32	0,62 (0,51 - 0,72)	3,2 (2,6 - 3,9)	0,066 *	0,1411
	KÖ00	23	0,63 (0,54 - 0,73)	3,4 (2,8 - 4,0)	0,138 ***	0,3189
	KÖ0709	16	0,65 (0,56 - 0,74)	3,3 (2,7 - 4,0)	0,028	0,9969
	\$KÖ09	40	0,56 (0,44 - 0,67)	2,9 (2,3 - 3,4)	-0,027	0,1600
	Medelvärde		0,61	3,2		

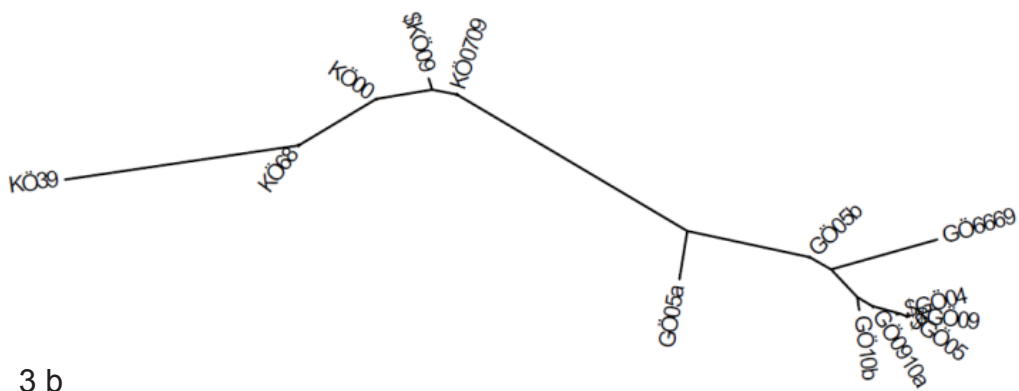
* P<0,05; ** P<0,01; *** P<0,001



Figur 2. Principalkomponentanalyser (baserade på parvisa F_{ST} ; programmet Pagen) som illustrerar graden av genetisk skillnad och likhet mellan stickprov av (a) lax respektive (b) öring. Se Tabell 1a och 1b för information om de enskilda stickproven.



3 a



3 b

0,1

Figur 3 a och 3 b. Orotade Neighbour-joining dendrogram för lax (a) respektive öring (b) baserade på parvisa genetiska avstånd med hänsyn tagen till skillnader i materialstorlekar (unbiased genetic distance; Nei 1978).

Ett dendrogram för Gullspångs- och Klarälvslox samt ett större antal laxstammar från Östersjön och svenska västkusten (Figur 4) visade att Vänerns laxar genetiskt mest liknar bestånd i Baltikum och Finska viken, vilket indikerar ett ursprungligt östligt ursprung. Däremot avviker båda Vänerstammarna markant från laxen i den geografiskt närbelägna Göta älv (Vänerns utlopp), vilken har ett västligt genetiskt ursprung (t.ex. Nilsson m.fl. 2001).

5.4 Genetiska stamskillnader – öring

I likhet med lax representerade stickproven av Gullspångs- respektive Klarälvsöring två genetiskt väl åtskilda grupper (Tabell 3b, Figur 2b och 3b). Vidare observerades, åter som för lax, en något större men inte statistiskt säkerställd heterogenitet mellan prov av Gullspångsöring jämfört med Klarälvsöring ($F_{ST} = 0,046$ respektive $0,025$; $P = 0,57$).

Det få parvisa allelfrekvensjämförelser mellan prov av Gullspångsöring som *inte* var statistiskt signifikanta representerade mestadels stickprov med säker eller sannolik odlingsbakgrund - antingen kläckta i odling eller elfiskade i Gullspångsforsen under senare år (Tabell 3b). Det mest avvikande provet var dock det från Gullspångsforsen-2005 (GÖ05a) vilket avvek klart från övriga stickprov inom samma stam (Tabell 3b, Figur 2b och 3b). Dessa 12 årsyngel elfiskades i den nyrestaurerade Gullspångsforsen innan förstärkningsutsättningen av odlade yngel i juni 2005 (Arne Johlander, Fiskeriverket, pers. komm.). Denna öring måste således härstamma från föräldrafiskar som lekte i området föregående höst.

För Klarälvsöring var mönstret omvänt mot för Gullspångsöring; med undantag för det äldsta stickprovet (KÖ39, endast fyra individer) påträffades säkra allelfrekvensskillnader mellan samtliga prov av vildfödda (KÖ68, KÖ00, KÖ0709) och odlade individer (\$KÖ09). Däremot kunde inga inbördes skillnader fastställas mellan de tre proven av vildfödd Klarälvsöring, trots att dessa i några fall representerar årsklasser födda med uppemot 40 års intervall (Tabell 3b).

5.5 Effektiv populationsstorlek och genflöde – lax

Allelfrekvensskillnader mellan stickprov från olika tidsperioder inom en och samma stam innebär att genetiska förändringar ägt rum. Slumpmässiga

förändringar av anlagsvarianters förekomst (s.k. *genetisk drift*) är oundvikligt i populationer av begränsad storlek, och förändringshastigheten ökar när populationsstorleken är låg³. En ytterligare möjlig orsak till snabba genetiska förändringar är tillförsel av ”främmande” anlagsvarianter genom inkorsning av individer från genetiskt avvikande populationer (genflöde orsakat av *hybridisering* och efterföljande *introgression*).

Skattningar av det genetiska effektiva antalet föräldrar per år (N_b) till de individer som ingår i stickproven av lax baserade på avvikelser från *linkage equilibrium* återges i Tabell 4a. Även om N_b -skattningarna var statistiskt osäkra överlag, fanns en genomgående tendens till låga skattningar (N_b : 3–38) hos odlad och vildfödd Gullspångslax, medan skattningarna var högre för Klarälvslox (N_b : 36–298; Tabell 4a).

Utifrån storlek och riktning på de *genetiska förändringar* som ägt rum inom stammarna sedan 1960-talet skattades den genomsnittliga effektiva populationsstorleken per generation (N_e) samt motsvarande genflöde (m) från Klarälvs- respektive Gullspångslax (Wang & Whitlock 2003). Åter fanns tendens till lägre effektiva storlekar hos G-lax än hos K-lax (N_e 21–35 respektive 47–66) medan inga skillnader kunde observeras mellan odlade och vildfödda individer inom samma stam (Tabell 5a). Mängden genomsnittligt genflöde från Klarälvs- till Gullspångslax skattades till 2–3 % för de äldre stickproven av vildfödd lax (GL8789 och GL05b), medan genflödet skattades betydligt högre (6–15 %) för samtlig odlad och senare vildfödd Gullspångslax (GL10a och GL10b). Motsvarande skattningar av genomsnittligt genflöde från Gullspångs- till Klarälvslox var genomgående 2–3 % (Tabell 5a).

I Tabell 5a och Figur 5 presenteras resultat från analyser av ackumulerad genetisk inblandning (*admixture*; A) av ”främmande” gener, dvs. inkorsade gener från

³ Mängden slumpmässiga genetiska förändringar orsakade av genetisk drift (samt inavelsökningen) bestäms av populationens *genetiskt effektiva storlek* (N_e) – inte av det totala antalet reproduktiva individer (N_{tot}). Utöver N_e (per generation) förekommer även N_b vilket representerar det genetiskt effektiva antalet föräldraindivider per år. Av flera samverkande orsaker (skev könskvot, icke slumpmässig variation i reproduktiv framgång mellan individer, m.m.) är N_e (resp. N_b) i praktiken oftast betydligt lägre än N_{tot} . För laxfisk finns empiriska studier som indikerar att N_b kan vara omkring en tredjedel av N_{tot} , men stor variation föreligger sannolikt mellan arter och populationer.

Tabell 3a. Parvisa allelfrekvensjämförelser mellan stickprov av lax från Vänernområdet: skattningar av F_{ST} (genomsnitt över nio mikrosatelliter, ovan diagonalen) med motsvarande P-värden (under diagonalen) efter permutationstest (FSTAT; 10 000 randomiseringar). F_{ST} kvantifierar andelen av den totala genetiska variationen som utgörs av skillnader mellan de jämförda stickproven. Understrukna F_{ST} -värden är ej statistiskt signifikanta ($P > 0,05$, utan Bonferroni-korrektion för multipla tester). Parvisa jämförelser inom respektive stam är gråmarkerade. n anger antalet individer. Se tabell 1a för ytterligare detaljer om de analyserade stickproven.

n	GL66	GL69	GL8789	GL05b	GL10b	GL09a	GL10a	GL10a	GL10a	GL04	GL05	GL09	KL62	KL07	KL09a	KL09b	KL09	VL67	VL08
	24	21	32	21	42	6	29	4	18	10	40	57	16	36	41	40	27	82	
GL66	24	0,069	0,091	0,123	0,080	0,086	0,080	0,072	0,059	0,098	0,051	0,153	0,141	0,123	0,141	0,179	0,160	0,128	
GL69	21	0,000	0,044	0,113	0,069	0,087	0,066	0,077	0,037	0,061	0,037	0,158	0,116	0,141	0,141	0,174	0,174	0,119	
GL8789	32	0,000	0,000	0,092	0,059	0,096	0,065	0,078	0,041	0,060	0,042	0,212	0,168	0,184	0,185	0,218	0,220	0,165	
GL05b	21	0,000	0,000	0,000	0,016	0,084	0,069	0,175	0,084	0,063	0,072	0,240	0,220	0,224	0,233	0,253	0,226	0,202	
GL10b	42	0,000	0,000	0,002	0,000	0,051	0,026	0,100	0,031	<u>0,008</u>	0,026	0,168	0,136	0,146	0,151	0,179	0,157	0,131	
GL09a	6	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,071	0,126	0,056	0,065	0,034	0,137	0,138	0,115	0,128	0,153	0,143	0,111	
GL10a	29	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	0,069	0,025	<u>0,018</u>	0,025	0,139	0,102	0,113	0,117	0,139	0,121	0,102	
\$GL67	4	0,002	0,004	0,000	0,000	0,005	0,002	0,058	0,058	0,062	0,059	0,200	0,142	0,142	0,150	0,202	0,201	0,140	
\$GL04	18	0,000	0,000	0,000	0,000	0,008	0,002	0,010	<u>0,022</u>	0,119	<u>-0,006</u>	0,119	0,095	0,107	0,102	0,135	0,118	0,078	
\$GL05	10	0,000	0,000	0,000	0,110	0,003	0,083	0,008	0,289	<u>0,018</u>	0,160	0,160	0,122	0,144	0,154	0,180	0,154	0,117	
\$GL09	40	0,000	0,000	0,000	0,000	0,007	0,000	0,001	0,688	0,385	0,117	0,117	0,090	0,101	0,101	0,133	0,122	0,084	
KL62	57	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,025	0,037	0,032	0,046	0,016	0,023	
KL07	16	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,020	0,007	0,025	0,046	0,009	
KL09a	36	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,018	<u>0,003</u>	<u>0,008</u>	0,046	<u>0,007</u>		
KL09b	41	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,027	0,499	0,014	0,038	<u>0,004</u>		
\$KL09	40	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,106	0,017	0,043	0,014		
VL67	27	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,014	0,014	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,040	
VL08	82	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,030	0,080	0,134	0,001	0,000	0,000	

Tabell 3b. Parvisa allelfrekvensjämförelser mellan stickprov av öring från Vänernområdet: skattningar av F_{ST} (genomsnitt över tio mikrosatelliter, ovan diagonalen) med motsvarande P-värden (under diagonalen). Se tabell 3a för ytterligare information och tabell 1b för detaljer om stickproven.

n	GÖ6669	GÖ05a	GÖ0910a	GÖ05b	GÖ10b	\$GÖ04	\$GÖ05	\$GÖ09	KÖ39	KÖ68	KÖ00	KÖ0709	\$KÖ09
	23	12	31	14	23	6	10	51	4	32	23	16	40
GÖ6669	23	0,125	0,072	0,032	0,055	0,098	0,079	0,078	0,246	0,186	0,169	0,153	0,218
GÖ05a	12	0,000	0,055	0,059	0,112	0,098	0,122	0,135	0,205	0,128	0,110	0,107	0,150
GÖ0910a	31	0,000	0,000	0,006	0,020	-0,010	0,013	0,027	0,203	0,136	0,121	0,108	0,154
GÖ05b	14	0,000	0,001	0,125	0,010	0,028	0,025	0,028	0,169	0,112	0,087	0,082	0,133
GÖ10b	23	0,000	0,000	0,003	0,036	0,032	0,025	0,017	0,247	0,173	0,160	0,143	0,198
\$GÖ04	6	0,000	0,002	0,409	0,041	0,023	-0,021	0,000	0,246	0,176	0,151	0,144	0,194
\$GÖ05	10	0,000	0,000	0,059	0,033	0,016	0,647	-0,007	0,253	0,183	0,154	0,138	0,184
\$GÖ09	51	0,000	0,000	0,000	0,000	0,148	0,582	0,272	0,199	0,178	0,168	0,206	0,206
KÖ39	4	0,000	0,002	0,001	0,001	0,014	0,003	0,000	0,052	0,049	0,052	0,132	0,132
KÖ68	32	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,031	0,001	0,001	0,047	0,047
KÖ00	23	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,192	0,636	-0,004	0,016	0,016
KÖ0709	16	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,039	0,089	0,739	0,019	0,019
\$KÖ09	40	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,001

Klarälvs- respektive Gullspångslax. Samma referensprov från 1960-talet användes som vid ovanstående skattningar av N_e och m , men den statistiska metoden (Wang 2003) bygger på en avvikande genetisk modell som bl.a. inte kräver information om antalet generationer mellan referensproverna och det (senare födda) stickprov som analyseras med avseende på genetisk inblandning.

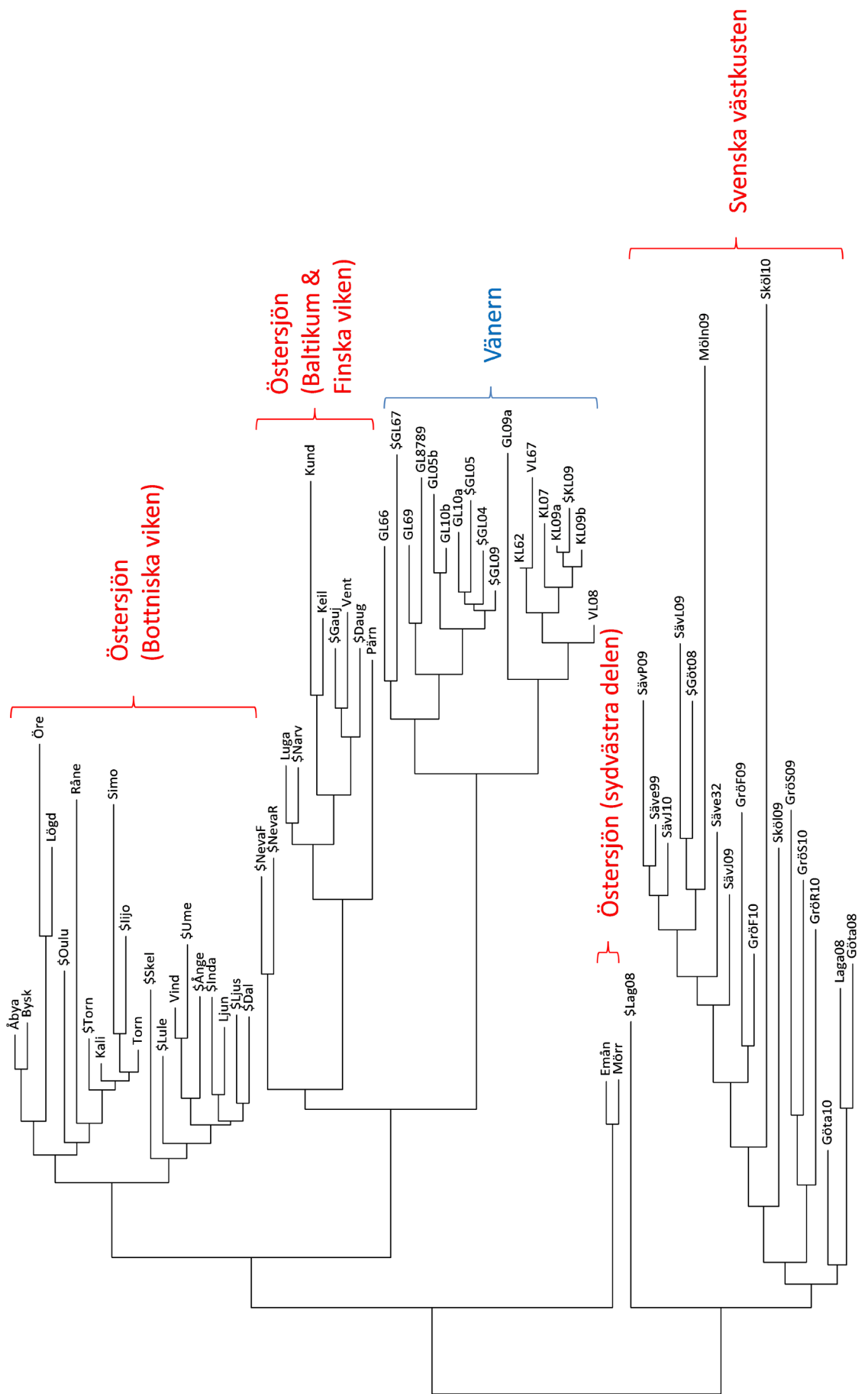
Andelen ”ursprungliga” gener ($1-A$) inom stickprov av Gullspångslax varierade mellan 34–94 % (Tabell 5a). Omräknat motsvarar detta ett genomsnittligt genflöde från Klarälvslox av 2–17 % per generation, vilket stämmer väl överens med ovanstående m -skattningar. Åter framstod andelen ursprungliga gener som högst i de vildfödda proven från Åråsforsarna insamlade 1987-89 samt 2005, medan den var lägre hos senare vildfödda (2010) samt odlade Gullspångslaxar. Det ska noteras att stickprovet med den i särklass lägsta andelen ursprungliga Gullspångsgener (GL09a; $1-A = 0,34$) endast omfattar sex individer och att resultatet därför är osäkert (95 % konfidensintervall: 0,08–0,63). Inslaget av ackumulerade Gullspångsgener i stickproven av Klarälvslox skattades till 6–15 %, vilket motsvarar ett genomsnittligt genflöde av 1–2 % per generation (åter i linje med ovan).

5.6 Effektiv populationsstorlek och genflöde – öring

Skattningar av antal genetiskt effektiva föräldrar per år (N_b) hos öring återges i Tabell 4b. Som för lax var de flesta N_b -skattningarna låga men samtidigt statistiskt osäkra. Noterbart är en hög skattning ($N_b = 854$; 95 % konfidensintervall: 121– ∞) för vuxen odlad Gullspångsöring provtagen 2009 (SGÖ09) vilken sannolikt består av fisk från flera årsklasser. Det var annars svårt att se någon skillnad vad avser N_b mellan G-öring och K-öring samt mellan odlade och vildfödda individer (Tabell 4b).

Även skattningarna av effektiv populationsstorlek per generation hos Gullspångsöring samt odlad Klarälvsöring var låga (N_e : 11–42), medan skattningarna för vild Klarälvsöring var klart högre (N_e : 165–444; Tabell 5b). Genflödet (m) från Klarälvs- till vildfödd Gullspångsöring skattades till 3–14 % per generation, med det högsta värdet för vildfödd öring från Gullspångsforsen 2005 (GÖ05a), medan genflödet till odlad Gullspångsöring var 4–6 % (Tabell 5b). Motsvarande skattningar av genflöde från Gullspångsöring till odlad och

Figur 4. Orotat Neighbour-joining dendrogram över lax från norra Europa baserat på sju mikrosatelliter och parvisa genetiska avstånd (*chord distance*; Cavalli-Sforza & Edwards 1967). Data för laxbestånd utanför Väner från Palm m.fl. (2011) samt från Marja-Liisa Koljonen (Vilt- och fiskeriforskningsinstitutet, Helsingfors, Finland).



Tabell 4a. Skattningar av antalet genetiskt effektiva föräldrar (N_b , med 95% konfidensintervall) till individer i stickprov av Gullspångs- och Klarälvslax. Skattningarna är baserade på graden av avvikelse från kopplingsjämvikt (*linkage disequilibrium*). n = antalet individer, ∞ markerar skattningar som inte kan särskiljas statistiskt från ett oändligt stort värde.

Stam	Stickprovskod	n	N_b (95 % CI)
Gullspångslax	GL66	24	17 (8 - 51)
	GL69	21	34 (16 - 222)
	GL8789	32	20 (10 - 54)
	GL05b	21	7 (4 - 11)
	GL10b	42	34 (18 - 86)
	GL09a	6	3 (2 - 31)
	GL10a	29	19 (11 - 36)
	\$GL67*	4	∞
	\$GL04	18	18 (10 - 43)
	\$GL05	10	17 (6 - ∞)
\$GL09	40	38 (25 - 68)	
Klarälvslax	KL62	57	36 (17 - 113)
	KL07	16	115 (17 - ∞)
	KL09a	36	298 (43 - ∞)
	KL09b	41	114 (36 - ∞)
	\$KL09	40	79 (35 - 1402)

* stickprovet alltför litet för att ge en skattning skild från oändligheten

Tabell 4b. Skattningar av antalet genetiskt effektiva föräldrar (N_b , med 95 % konfidensintervall) hos Gullspångs- och Klarälvssäring. Se Tabell 4a för ytterligare information.

Stam	Stickprovskod	n	N_b (95 % CI)
Gullspångssäring	GÖ6669	23	28 (16 - 69)
	GÖ05a	12	2 (2 - 3)
	GÖ0910a	31	36 (19 - 96)
	GÖ05b	14	13 (9 - 20)
	GÖ10b	23	20 (13 - 34)
	\$GÖ04	6	22 (4 - ∞)
	\$GÖ05	10	26 (11 - ∞)
	\$GÖ09	51	854 (121 - ∞)
Klarälvssäring	KÖ39	4	∞ (11 - ∞)
	KÖ68	32	67 (32 - 454)
	KÖ00	23	28 (18 - 54)
	KÖ0709	16	101 (27 - ∞)
	\$KÖ09	40	58 (29 - 247)

Tabell 5a. Skattningar med programmet MLNE (Wang & Whitlock 2003) av genetiskt effektiv populationsstorlek per generation (N_e) sedan 1960-talet hos Gullspångs- och Klarälvslox, samt genomsnittligt genflöde (m) från Klarälvs- respektive Gullspångslox under samma tidsperiod. Skattningarna av N_e och m är baserade på de genetiska förändringar som ägt rum (med stickproven GL66+GL69 samt KL62 som referenser; Tabell 1a). I tabellen anges även skattningar av andelen "ursprungliga gener" (jfr. 1960-talet) i stickproven (1-A) erhållna med programmet LEADMIX (Wang 2003). Samtliga skattningar ges med 95 % konfidensintervall. G = antalet generationer som antas ha passerat mellan det att individerna i de jämförda stickproven föddes. De kursiverade skattningarna (1-A* respektive m^{**}) är framräknade utifrån G och m respektive G och A för att medge jämförelser av de två metoder som använts.

Stam	Stickprovskod	G	MLNE			LEADMIX	
			N_e	m	1-A*	1-A	m^{**}
Gullspångslox	GL8789	3	24 (17 - 34)	0,02 (0,00 - 0,07)	0,93	0,94 (0,78 - 1,00)	0,02
	GL05b	5	21 (15 - 31)	0,03 (0,00 - 0,08)	0,88	0,87 (0,62 - 1,00)	0,03
	GL10b	6	26 (18 - 38)	0,06 (0,02 - 0,10)	0,70	0,75 (0,54 - 0,93)	0,05
	GL09a	6	24 (16 - 45)	0,15 (0,07 - 0,28)	0,37	0,34 (0,08 - 0,63)	0,17
	GL10a	6	24 (17 - 36)	0,07 (0,03 - 0,12)	0,65	0,67 (0,46 - 0,85)	0,06
	\$GL04	5	28 (18 - 47)	0,09 (0,04 - 0,15)	0,62	0,67 (0,46 - 0,85)	0,08
	\$GL05	5	25 (17 - 43)	0,08 (0,03 - 0,14)	0,68	0,70 (0,46 - 0,91)	0,07
	\$GL09	5	35 (23 - 56)	0,08 (0,04 - 0,13)	0,67	0,75 (0,58 - 0,87)	0,06
Klarälvslox	KL07	7	66 (34 - 168)	0,03 (0,01 - 0,06)	0,82	0,85 (0,72 - 0,95)	0,02
	KL09a	7	58 (34 - 108)	0,03 (0,01 - 0,06)	0,80	0,88 (0,76 - 0,97)	0,02
	KL09b	7	58 (34 - 106)	0,03 (0,01 - 0,06)	0,82	0,89 (0,78 - 0,97)	0,02
	\$KL09	7	47 (29 - 82)	0,02 (0,00 - 0,04)	0,87	0,94 (0,84 - 0,99)	0,01

* beräknat som $1-(1-m)^G$

** beräknat som $1 - e^{\ln(A)/G}$

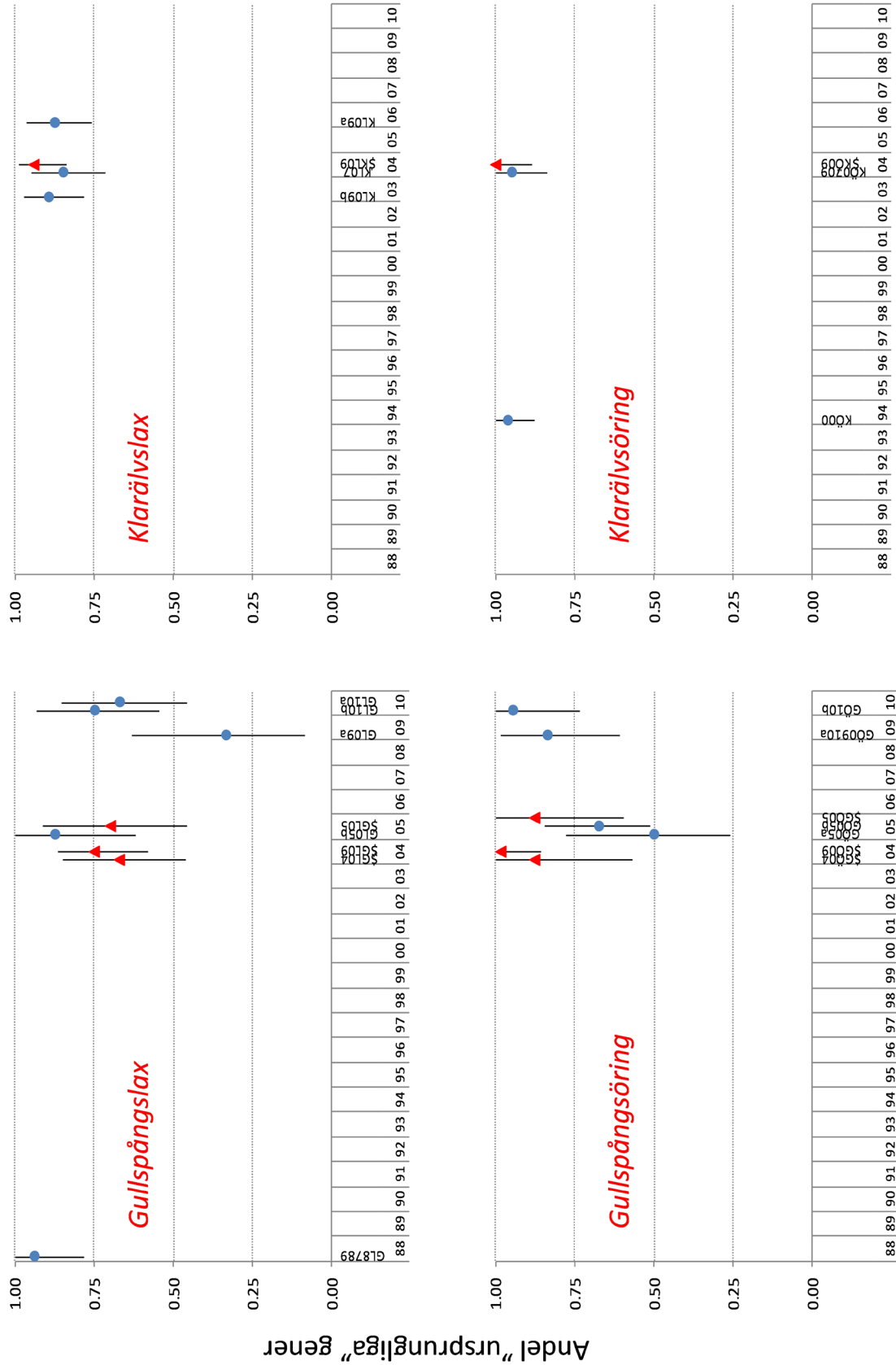
Tabell 5b. Skattningar av genetiskt effektiv populationsstorlek per generation (N_e - harmoniskt genomsnitt sedan 1960-talet) hos Gullspångs- och Klarälvsöring, samt genomsnittligt genflöde (m) från Klarälvs- respektive Gullspångsöring under samma tidsperiod. I tabellen anges även skattningar av andelen "ursprungliga gener" (1-A) i de analyserade stickproven. Se tabell 5a för ytterligare detaljer. Historiska referensprov från 1960-talet har utgjorts av GÖ6669 och KL68 (Tabell 1b).

Stam	Stickprovskod	G	MLNE			LEADMIX	
			N_e	m	1-A*	1-A	m^{**}
Gullspångsöring	GÖ05a	5	11 (8 - 18)	0,14 (0,08 - 0,24)	0,46	0,50 (0,26 - 0,78)	0,13
	GÖ0910a	6	25 (16 - 41)	0,08 (0,04 - 0,13)	0,62	0,84 (0,61 - 0,98)	0,03
	GÖ05b	5	42 (19 - 118)	0,08 (0,04 - 0,14)	0,66	0,68 (0,51 - 0,85)	0,08
	GÖ10b	6	37 (21 - 74)	0,03 (0,01 - 0,08)	0,81	0,95 (0,73 - 1,00)	0,01
	\$GÖ04	5	16 (9 - 31)	0,05 (0,00 - 0,12)	0,79	0,88 (0,57 - 1,00)	0,03
	\$GÖ05	5	21 (11 - 46)	0,06 (0,01 - 0,13)	0,73	0,87 (0,60 - 1,00)	0,03
	\$GÖ09	5	26 (17 - 40)	0,04 (0,01 - 0,09)	0,80	0,98 (0,86 - 1,00)	0,00
Klarälvsöring	KÖ00	4	444 (95 - >1000)	0,01 (0,00 - 0,04)	0,95	0,96 (0,87 - 1,00)	0,01
	KÖ0709	6	165 (57 - >1000)	0,01 (0,00 - 0,04)	0,93	0,95 (0,84 - 1,00)	0,01
	\$KÖ09	5	33 (21 - 55)	0,01 (0,00 - 0,04)	0,96	1,00 (0,88 - 1,00)	0,00

* beräknat som $1-(1-m)^G$

** beräknat som $1 - e^{\ln(A)/G}$

Figur 5. Andel "ursprungliga" gener i relation till referensprov från 1960-talet för vildfödd (blå cirklar) samt odlad (röda trianglar) lax och öring. Skattningarna (95 % konfidensintervall) har erhållits med programmet LEADMIX (värden från Tabell 5a och 5b).



Årsklass / Stickprov

vildfödd Klarälvsöring var genomgående låga (1 % per generation) med nedre konfidensgränser som i samtliga fall omfattande noll (inget genflöde).

I likhet med lax var skattningarna av andelen ”ursprungliga gener” inom öringstammarna (Tabell 5b) i linje med ovanstående resultat. Senare års odlade Gullspångsöring tycks vara jämförelsevis genetiskt ursprunglig (1-A = 87–98 %) medan motsvarande skattningar för vildfödd Gullspångsöring är mer variabla. Lägst andel ursprungliga gener (50 och 68 %) skattades för vildfödd öring från Åråsforsarna och Gullspångsforsen 2005, medan motsvarande andel hos vildfödda individer från 2009-2010 var högre och av samma storleksordning som hos den odlade fisken (84–95 %). Hos Klarälvsöring var andelen ursprungliga gener hög i stickproven från senare år (95–100 %) vilket endast motsvarar ett genomsnittligt genflöde från Gullspångsöring av 0–1 % per generation (Tabell 5b).

5.7 Blandfångster av lax från Vänern

För det äldre provet från Vänern insamlat 1967 (VL67) skattades andelen Gullspångslax till 13 % vilket är identiskt med den kända andelen (odlad, Carlinmärkt) G-lax i detta prov (Tabell 6). Motsvarande andel Gullspångslax (odlad + vild) bland de 82 laxarna från 2008 (VL08) var av samma storleksordning (14 %). Det senare materialet ingick i en studie av Hållén (2008) där lax från sport- och yrkesfiske i Vänern 2008 klassificerades som vildfödd eller odlad utifrån fettfeneklippning i kombination med åldersanalys (fjälläsning). Enligt fenklippning och fjäll uppgick andelen vildfödda individer bland de DNA-analyserade laxarna till 38 % (31/82).

Eftersom möjligheten att med hjälp av genetiska data klassificera enstaka laxar till rätt stam är hög (93–99 % korrekta bedömningar; Appendix) gjordes en jämförelse med Hålléns resultat. Utav de 31 individerna, som enligt fenklippning och fjälläsning var vildfödda, var samtliga utom en (30/31 = 97 %) Klarälvsloxar enligt genetiska data. Även bland de odlade individerna var andelen Klarälvslox hög (41/51 = 80 %). Värt att notera är slutligen att bland de totalt 71 vildfödda och odlade laxar som enligt sitt DNA var av Klarälvsstam, hade 20 % (14/71) en kroppsvikt överstigande 5,5 kg, dvs. de var större än den ”säkerhetsgräns” som sedan länge använts vid avelsfisket i Forshaga i syfte att minska risken för förväxling mellan Klarälvslox och Gullspångslax (inklusive stamhybrider).

Tabell 6. Skattningar av andelen lax av olika härstamning (Gullspångs- respektive Klarälvs-) i fångster från Vänern 1967 samt 2008 efter MSA (*mixed stock analysis*). De stickprov som använts som referensprov (*baseline samples*) finns listade i Tabell A1. För materialet från 2008 presenteras även resultatet från en analys där åtskillnad gjorts på vild och odlad lax inom de båda stammarna (GL = vildfödd Gullspångslax, \$GL = odlad Gullspångslax, KL = vildfödd Klarälvslox, \$KL = odlad Klarälvslox).

Analyserat material (<i>mixture sample</i>)	Stam/rapportgrupp	Andel (95 % konfidensintervall)
VL67+\$GL67 (n = 31)	G-lax (odlad/vild)	0,13 (0,03 - 0,26)*
	K-lax (odlad/vild)	0,87 (0,74 - 0,97)
VL08 (n = 82)	G-lax (odlad/vild)	0,14 (0,06 - 0,22)
	K-lax (odlad/vild)	0,86 (0,78 - 0,94)
	GL-vild	0,00 (0,00 - 0,02)
	\$GL-odlad	0,14 (0,06 - 0,22)
	KL -vild	0,66 (0,30 - 0,82)
	\$KL-odlad	0,20 (0,04 - 0,56)

* kända andelen gullspångslaxar (Carlin-märkta) i stickprovet (4/31 = 0,13) sammanfallet helt med den erhållna genetiska skattningen



Romkramning vid Forshaga avelsfiske. I Klarälven hanteras sammanlagt sex "stammar" av lax och öring, varav fyra odlade (K-lax, G-lax, K-öring, G-öring) och två vilda (K-lax och K-öring). Foto: Axel Hållén

6 Diskussion

En kombination av vikande och låga populationsstorlekar samt omfattande odlings- och utsättningsverksamhet har påverkat Gullspångsälvens och Klarälvens lax- och öringstammar, om än i varierande omfattning. Trots förändringar som ett resultat av genetisk drift och hybridisering, förekommer fortfarande tydliga genetiska skillnader mellan dagens stammar. Det finns därför anledning att även fortsättningsvis betrakta stammarna som unika och skyddsvärda. Samtidigt måste betonas att vi endast kan uttala oss om de förändringar som skett sedan 1960-talet. En omfattande odlingsverksamhet i både Klarälven och Gullspångsälven hade sannolikt påverkat stammarna genetiskt redan tidigare under 1900-talet.

6.1 Gullspångsälvens stammar

Stora resurser har under årens lopp satsats på skydd och bevarande av laxen och öringen från Gullspångsälven. Trots detta tycks endast omkring 70 % av generna hos dagens odlade och vildfödda Gullspångslax vara ”ursprungliga” vilket motsvarar ett genomsnittligt genflöde från Klarälvslox av 6–9 % per generation. Fram till slutet av åttiotalet (och eventuellt även 2005) tycks det svaga beståndet av vildlax i Åråsforsarna ha varit förhållandevis genuint, trots en låg genetisk effektiv populationsstorlek. Under senare år (2009-2010) tenderar dock den vildfödda laxen i Åråsforsarna att likna dagens odlade stam genetiskt sett. Sannolikt beror detta på att den lax som sattes ut som yngel 2004-2008 i den nyrestaureerade Gullspångsforsen senare återvänt för lek, och då även reproducerat sig i Åråsforsarna.

För Gullspångsöringen ser bilden delvis annorlunda ut. I likhet med laxen finns tecken på att den tidigare utsatta odlade öringen återvänt och reproducerat sig i både Gullspångsforsen och Åråsforsarna. Däremot tyder denna studie på att individerna med högst andel ursprungliga gener (80–90 %) är födda i odling eller i det vilda under senare år (2009-2010), medan motsvarande andel är lägre (50–70 %) hos vildfödda öringar från elfisken i Åråsforsarna och Gullspångsforsen 2005. Till skillnad mot för G-lax tycks det således som att beslutet att sätta ut odlad öring i Gullspångsforsen 2004-2008 kan ha resulterat i en ökad andel ursprungliga gener i de (förmodat selektivt neutrala) delar av genomet som här studerats. Föreliggande resultat ger dock ingen information om odlingseffekter

hos den odlade fisken eller om graden av lokal anpassning hos dagens lax och öring i Gullspångsälven.

Vi kan endast spekulera kring orsakerna till ovanstående artskillnader, med ett större inslag av Klarälvs gener hos odlad G-lax än hos G-öring och det motsatta förhållandet hos vildfödd stirr (före utsättningarna i Gullspångsforsen). För den vildfödda fisken kan en högre andel främmande gener hos öringen möjligen återspegla att denna art ”felvandrar” och reproducerar sig på annan plats än där den är född eller utsatt oftare än laxen. Eftersom Gullspångsälvens vilda bestånd av öring (och lax) varit numerärt svagt, kan det dessutom ha varit tillräckligt med ett begränsat antal felvandrade öringar av Klarälvsstam som vid enstaka tillfällen reproducerat sig i älven för att detta ska ha resulterat i ett tydligt ”genetiskt avtryck”.

Det är likaledes oklart vad de skilda andelarna ursprungliga gener hos de odlade stammarna av Gullspångslax och -öring beror på, och när denna skillnad uppstått. Det kan det inte uteslutas att mönstret till del återspeglar ”gamla synder” från tider när medvetenheten om att bevara och åtskilja laxfiskstammar var lägre. Exempelvis kan tänkas att man i avelsarbetet emellanåt feltolkat storvuxen Klarälvs lax som Gullspångslax, särskilt innan systemet med fenklippning i Forshaga infördes, medan förväxlingar i andra riktningen mer sällan inträffat. En ytterligare förklaring kan vara att man under längre tid fångat och hanterat betydligt färre G-laxar än K-laxar i Forshaga avelsfiske (i genomsnitt 16–24 % G-lax perioden 1998-2010, beroende på om oklippt K-lax inkluderas eller inte) medan det omvända förhållandet gällt för öring (63–64 % G-öring; data från Fortum AB). I den mån genflöde mellan stammarna återspeglar misstag i den ordinarie odlingsverksamheten (felaktig fenklippning, sammanblandning av avelsfisk eller rom, fisk som hoppat mellan tråg, etc.) bör man av rent ”statistiska skäl” kunna förvänta sig större påverkan på odlad G-lax än på G-öring.

Denna undersökning har även bidragit med nya rön vad avser det tidigare omdiskuterade beslutet att använda vildfångade individer från Åråsforsarna (1987-89) för att under mitten av 1990-talet ”fräscha upp” den levande genbank av Gullspångslax som t.o.m. 2010 hölls i Kälarne, Jämtland. Som nämnts ovan har resultat för en enskild enzymelektroforetisk genmarkör tidigare förorsakat

diskussion huruvida det fanns ett påtagligt inslag av Klarälvs gener hos den vildfångade laxen. Den jämförelsevis höga genetiska likhet som här påvisats mellan dessa individer och äldre material från Gullspångsälven (1960-talet) motsäger dock förekomst av någon mer omfattande genetisk inblandning från Klarälvs lax.

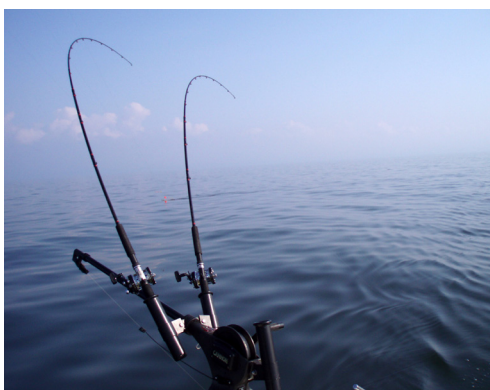
6.2 Klarälvens stammar

Eftersom en blandning av odlad och vildfödd lax och öring sedan länge använts för avel och uppflyttning i Klarälven måste man inte nödvändigtvis förvänta sig påtagliga genetiska skillnader mellan odlad och vildfödd fisk vad avser mängd variation, allelfrekvenser eller effektiva populationsstorlekar per generation. Några större skillnader av detta slag har inte heller påvisats för K-lax. Hos K-öring finns dock tecken på något lägre genetisk variation och avvikande allelfrekvenser hos de odlade vuxna fiskar från 2009 som analyserats, vilket kan indikera ett jämförelsevis lägre antal avelsfiskar. I genomsnitt har endast 92 K-öringar per år (mestadels odlade) reserverats för avel i Forshaga under åren 1998-2010, medan motsvarande antal K-laxar varit 150 (data från Fortum AB).

I jämförelse med stammarna från Gullspångsälven uppvisar laxen och öringen från Klarälven mindre genetiska förändringar sedan 1960-talet. Hos dagens odlade och vildfödda K-lax är andelen ursprungliga gener 80–95 %, vilket motsvarar ett genflöde från G-lax av 1–3 % per generation. Det går inte att säkert svara på i vilken omfattning de avsiktliga korsningar med G-lax som skedde under 1970-talet har gett bestående ”avtryck”. Det faktum att andelen främmande gener hos dagens K-lax är *lägre* än hos den odlade G-laxen (där ingen avsiktlig inkorsning lär ha ägt rum) kan emellertid tolkas som att oavsiktlig hybridisering i samband med ordinarie odlingsverksamhet kan vara en huvudorsak, snarare än avsiktliga stamkorsningar under tidigare år.

De jämförelsevis höga skattningarna av N_e per generation och den höga andelen ursprungliga gener (95–100 %) hos vild Klarälvsöring kan te sig oväntad, givet att antalet K-öringar som genom åren fångats i Forshaga och flyttats uppströms varit lågt. En viktig skillnad är dock att öringen i vissa fall (särskilt hanar)

kan stanna i rinnande vatten även när möjlighet finns till vandring ut i havet eller någon större sjö (t.ex. Degerman m.fl. 2001; Lundqvist m.fl. 2006). Det är således möjligt att en andel av den vuxna öring i Klarälven som producerar utvandrande smolt utgörs av älvstationär fisk, vilket kan förklara en jämförelsevis hög effektiv populationsstorlek och låg inblandning av Gullspångsgener. Detta skulle också kunna förklara den låga frekvens av återvandrande oklippt öring som registrerats, trots att väsentliga resurser satsats på fiskevård i Klarälvens tillrinningar. Räkning av antalet utvandrande lax- och öringsmolt i kombination med habitatkarteringar och elfiskedata kan eventuellt belysa hur stor del av den uppväxande öringen som lämnar älven, och om antalet öringsmolt är högre än



Det s.k. trollfisket efter lax och öring i Vänern har ökat kraftigt i omfattning sedan 1990-talet och står för en betydande del av lax och öringfångsterna i Vänern. Foto: Mikael Johansson.

vad som förefaller möjligt utifrån antalet uppflyttade lekfiskar.

6.3 Stamskillnader i genetisk variationsgrad

Att Klarälvslox uppvisar en påtagligt lägre grad av genetisk variation än Gullspångslox är intressant. Skillnaden fanns uppenbarligen redan 1962 när det äldsta stickprovet från Klarälven samlades in. En trolig förklaring är förluster av genetisk variation hos K-lox tidigare under 1900-talet. Noterbart är att man i medeltal endast fångade 139 vuxna laxar och öringar i Klarälven under åren 1961-1970 (Petersson 1990, Fortum AB opublicerade data), en historiskt låg nivå som indikerar att antalet genetiskt effektiva föräldrafiskar kan ha varit särskilt begränsat under och strax innan denna period. I Gullspångsälven har däremot naturlig produktion av lax (och öring) förekommit oavbrutet i Åråsforsarna, även om antalet lekfiskar gradvis sjönk fram till 1960-talet när bestånden ansågs vara nära att helt försvinna (Ros 1966). Att det kvarvarande beståndet av vild Gullspångslox, trots en låg effektiv populationsstorlek, inte tycks ha förlorat genetisk variation under senare årtionden beror sannolikt i hög grad på motverkande genflöde från K-lox.

Att en skillnad i genetisk variationsgrad mellan K-lox och G-lox skulle ha funnits redan före vattenkraftsutbyggnaden framstår däremot som mindre troligt. Antalet stigande laxar och öringar var under historisk tid betydligt högre i Klarälven än i övriga vattendrag kring Väneren. Exempelvis uppger Norberg (1977) att ”laxfångsterna” i Gullspångsälven-Letälven endast var ungefär en fjärdedel av fångsterna i Klarälven under senare halvan av 1800-talet. Detta förhållande borde snarast tala för en motsatt skillnad i genetisk variationsgrad än observerat.

Uppföljande studier av DNA från äldre historiska fjällsamlingar än de som hittills analyserats kan möjligen ge ytterligare ledtrådar om när stamskillnaden i genetisk variationsgrad uppstått. Det lyckade försöket i denna studie att analysera DNA från ett antal äldre öringfjäll (insamlade 1939) tyder på att

⁴ Odlad/fettfeneklipt lax- och öring av Gullspångsstam har vid upprepade tillfällen under 2000-talet satts ut i sjön Skagern uppströms Gullspång. Om (när) denna fisk tar sig ut i Väneren kommer den högst sannolikt att återvända för lek i Gullspångsälven.

sådana utökade analyser är tekniskt möjliga. Att ingen stamskillnad vad avser genetisk variationsgrad tycks föreligga hos öring kan, som diskuteras ovan, bero på förekomst av strömstationär fisk vilket motverkat genetiska förluster hos Klarälvsöringen trots ett lågt antal uppflyttade vuxna lekfiskar under tidigare årtionden.

7 Rekommendationer

De långvarigt låga genetiskt effektiva populationsstorlekarna (med undantag för K-öring) och tecken på omfattande hybridisering är bekymmersamma. En översyn och omprövning behövs av rådande system för hur Vänerns laxfiskstammar hanteras. Ur ett bevarandegenetiskt perspektiv framstår följande åtgärder som särskilt motiverade:

- *Sätt inte ut mer odlad fisk i Gullspångsälven.* Beslutet att under 2004-2008 sätta ut odlad Gullspångslax och -öring togs för att påskynda etablering i den nyrestaureerade torrfåran. Ur ett produktionsperspektiv tycks åtgärden ha varit framgångsrik. Denna studie tyder dock på att utsättningarna samtidigt påverkat Gullspångsälvens vilda laxfiskbestånd så att dessa idag liknar de odlade Gullspångsstammarna mer än tidigare. För lax innebär detta att inslaget av ”Klarälvs gener” på kort tid ökat påtagligt, medan utvecklingen för öring varit omvänd.

Det är oklart vilka ekologiska konsekvenser den ökade andelen främmande gener med odlingsbakgrund hos Gullspångslax har medfört under senare år. Även om man kan förvänta sig påverkan på förmågan till överlevnad- och reproduktion i det vilda, kan detta inte påvisas utan detaljerade studier eller experiment. Likaså är det oklart i vilken grad den odlade G-öringen, trots att den framstår som jämförelsevis genuin i de delar av arvsmassan som här kunnat studeras, är påverkad av generationer av odling. För att bevara återstoden av Gullspångsälvens lax och öringstammar bör nu ”naturen få ha sin gång” utan ytterligare utsättningar – detta gäller såväl direkt i Gullspångsälven som längre uppströms i vattensystemet⁴. Ytterligare åtgärder i och utanför älven i syfte att öka den naturliga smoltproduktionen och antalet lekfiskar kan också behövas för att minska beståndens sårbarhet och samtidigt ge ökad möjlighet till genetisk (åter-) anpassning.

- *Upphör med uppflyttning av odlad lax och öring i Klarälven.* För att långsiktigt bevara och skydda Klarälvens vilda stammar bör olika åtgärder vidtas. Argumentet för att transportera upp odlad lax och öring i älven har hittills varit en begränsad tillgång på vildfödd fisk. Andelen vild lax som fångas i Forshaga har dock ökat markant under senare år. Den odlade fisken är uppvuxen under

förhållanden som kraftigt skiljer sig från de naturliga, och den härstammar från ett lägre antal föräldrafiskar. Uppflyttad odlad Klarälvslox tycks dessutom uppvisa ett avvikande lekvandningsbeteende jämfört med vild K-lax (Anna Hagelin, Karlstads universitet, pers. komm.).

För att komma ifrån beroendet av odlad fisk för uppflyttning och samtidigt öka smoltproduktionen och de vilda lax- och öringbeståndens genetiskt effektiva storlekar är det viktigt att en så stor del som möjligt av den vilda fisk som når Forshaga verkligen fångas och överlever förvaring och transport, vilket kräver en översyn av dagens system. Tekniska lösningar som syftar till att öka överlevnaden för utvandrande smolt och utlekta vuxna fiskar när dessa passerar kraftverksdammarna i Klarälven, kan öka den vilda produktionen av lax och öring ytterligare. För Klarälvsöringen som tenderar att påbörja sin lekvandring tidigare än laxen i Klarälven, kan ett tidigare startdatum för fällfisket i Forshaga sannolikt också möjliggöra större fångster av vuxen fisk för vidare transport uppströms (Norrgård m.fl., under bearbetning).

Denna studie indikerar vidare att en betydande andel av den vilda/oklippta Klarälvslox som fångats i Vänern är större än den gräns (5,5 kg) som hittills använts som säkerhetsmarginal i Forshaga för att undvika förväxling med G-lax. Det kan således finnas en betydande ”reserv” av värdefull vildfödd avelsfisk (inte minst stora honor) som skulle kunna användas för att öka den vilda produktionen av laxsmolt i Klarälven ytterligare. Så länge mer än en laxstam hanteras i Klarälven kan man dock med genetisk metodik mer ingående behöva utreda vilka risker som är förknippade med ett avskaffande av den rådande säkerhetsgränsen.

- *Sätt endast ut lax och öring av lokalt ursprung i Klarälven.* Kompensationsutsättningar i Vänern är fastställda i vattendomar. Att de odlade Gullspångsstammarna sedan mer än 40 år hanteras i Klarälven har motiverats med att man velat skydda återstoden av vild lax och öring i Gullspångsälven från påverkan av odlad fisk. Hanteringen av flera stammar parallellt vid avelsfisket i Forshaga, och på de odlingar som föder upp fisken, medför dock risk för sammanblandning och hybridisering. En uppenbar åtgärd för att reducera denna risk vore att upphöra med utsättning av Gullspångslox och -öring i Klarälven, och istället flytta denna del av verksamheten till annat vattendrag kring Vänern med separat odlingsanläggning. Parallellt med att framtiden för de odlade

Gullspångsstammarna utreds, bör även inventeringar genomföras av potentiella lek- och uppväxtområden uppströms Gullspång och Skagern, som ett led i en fortsatt satsning på en återuppbyggnad av Gullspångsälvens vilda lax- och öringbestånd.

- *Se över smoltutsättningarna direkt i Vänern.* Sedan 1987 har betydande mängder odlad lax- och öringsmolt satts ut på olika platser i sjön. Huvudanledningen har varit att öka överlevnaden på fisken och därmed gynna fisket. Från studier i andra områden finns emellertid resultat som tyder på att laxfisk som sätts direkt i havet felvandrar till diverse vattendrag för lek. Detta medför risk för genspridning på betydligt högre nivåer och längre geografiska avstånd än vad som förekommer naturligen. Av denna anledning förekommer till exempel idag inte längre några större direktutsättningar av laxsmolt i Östersjön.

I numerärt svaga bestånd, som de i Gullspångsälven, kan det räcka med att ett fåtal individer av främmande stam deltar vid lek för att de genetiska konsekvenserna ska bli påtagliga. Även om det är oklart i vilken omfattning direktutsatt fisk har påverkat Gullspångsälvens stammar, tyder den höga andelen Klarälvs gener i prov av vildfödd lax (2009) och öring (2005) på att Klarälvsfisk lekt i älven. Även andra vattendrag kring Vänern med vild stam (av öring) kan påverkas negativt. Det finns således anledning att, ur ett genetiskt försiktighetsperspektiv, se över dagens system med direkta smoltutsättningar (val av stammar, utsättningslokaler, mm). Inte minst kan lämpligheten av fortsatta direktutsättningar i Vänern med odlad lax och öring av Klarälvsstam starkt ifrågasättas, eftersom denna fisk kan felvandera till Gullspångsälven. Men även övriga direktutsättningar måste anses tveksamma ur ett genetiskt perspektiv.

- *Genomför fler undersökningar av naturlig reproduktion ned- och uppströms Forshaga.* Det system som sedan 1960-70 talet använts för kompensationsodling i Vänern innebär att det årligen vandrar upp en blandning av odlad och vild lax och öring av Klarälvs- och Gullspångsstam i Klarälven (sammanlagt sex ”art-/stamkombinationer”). Under vissa år har av allt att döma endast en mindre andel av fisken fångats i den fasta fiskfällan i Forshaga. Den fisk som inte fångas eller tas av sportfiskare i älven försöker sannolikt leka senare under hösten. Resultat från hittills genomförda undersökningar har inte kunnat påvisa naturlig reproduktion nedströms Forshaga. Även begränsade lek- och uppväxtområden kan dock resultera i senare återvandring av oklippt synbarligen ”vild” fisk av

hybrid- eller Gullspångsursprung som kan misstas för vildfödd K-lax respektive K-öring. Det finns därför anledning till fortsatt provfiske efter uppväxande laxfisk i området (med elfiskebåt, finmaskig not, etc.).

En motsvarande problematik kan möjligen även finnas uppströms Forshaga. Årligen släpps ”överbliven” Gullspångslax och -öring direkt uppströms Forshaga för att kompensera de fiskerättsägare som påverkades när avelsfisket flyttades från Deje ned till Forshaga. I den mån lek- och uppväxtområden förekommer i denna del av älven, kan den oklippta avkomman, när den som vuxen återvänder från Vänern, förväxlas med vildfödd Klarälvslox och öring.

• *Använd genetiska ”verktyg” i förvaltningen.* Det är viktigt med uppföljande studier av beståndens genetiska status. Fortsatt övervakning med genetisk metodik kan också ge värdefull kompletterande information vid uppföljningar av olika åtgärder i vattendragen. De tydliga genetiska stamskillnader som fortfarande föreligger gör det även möjligt att erhålla användbara skattningar av andelen lax (eller öring) med olika ursprung i stickprov från yrkes- och trollingfiskets fångster i Vänern. Kombinerat med annan information kan ursprungsbestämningar generera värdefull kunskap om stammarnas relativa förekomst i sjön, vandringsmönster, tillväxt, etc. Sådana resultat kan i sin tur ligga till grund för fördjupade beståndsanalyser och användas som underlag vid utformningen av framtida förvaltningsregler.

8 Avslutande kommentar

Under tusentals år har laxen och öringen i Vänern anpassat sig till de lokala förhållanden som råder i vattendragen samt ute i sjön. Morfologiska och beteendemässiga skillnader mellan reproduktivt åtskilda och genetiskt distinkta laxfiskstammar förmodas till stor del återspegla ärftligt styrda anpassningar till skilda miljöförhållanden, vilket påverkar fiskens förmåga till överlevnad och reproduktion. Flera av de ärftligt betingade egenskaper som karaktäriserar enskilda laxfiskstammar är även fiskeribiologiskt intressanta. Samtidigt utgör förekomst av genetisk variation inom de enskilda stammarna en långsiktig grundförutsättning för att nya anpassningar ska kunna utvecklas när miljön förändras (till exempel om klimatet förändras eller nya sjukdomar sprids).

Resultaten från denna genetiska studie indikerar att rådande system för odling och utsättning av lax och öring i Vänern inte tycks vara långsiktigt hållbart. Även situationen för de vilda bestånden inger i flera fall skäl till oro ur ett genetiskt perspektiv. Trots att den relativa betydelsen av olika möjliga orsaker till de (oönskade) förändringar som ägt rum sedan 1960-talet inte är helt klarlagd, finns risk att ytterligare genetisk variation inom och mellan stammarna förloras om inte åtgärder vidtas.

Några av ovanstående åtgärdsförslag skulle, om eller när de genomförs, kunna få konsekvenser för Vänerns lax- och öringfiske, åtminstone på kortare sikt. Det långsiktiga och övergripande målet måste dock vara att i första hand värna om de biologiska resurser som fisket är baserat på – Vänerns unika lax- och öringstammar. Utifrån denna grundförutsättning måste fiskets regelverk och olika fiskevårdande åtgärder anpassas och utformas. Att framgångsrikt kombinera genetiskt bevarandearbete med hållbart laxfiske i Vänern är en utmaning men ingen omöjlighet.

9 Erkännanden

Vi tackar Jens Olsson, Johan Östergren och Jan Henricson för kommentarer på tidigare versioner av denna rapport. Tack även till Jan Nilsson (institutionen för vilt, fisk och miljö, SLU i Umeå) som tillhandahållit DNA från vildfångad avelsfisk från den tidigare genbanken av Gullspångslax i Kälarne, Marja-Liisa Koljonen (Finska Vilt- och Fiskeriforskningsinstitutet) som låtit oss använda jämförbara genetiska data för Östersjölax samt Karl-Erik Nilsson och Markku Kilpala (Fiskeriverkets utredningskontor, Luleå) som lokaliserade de fjällprov för Gullspångslax och -öring från 1960-talet vilket möjliggjort viktiga delar av denna studie.

Följande personer har varit behjälpliga med bakgrundsinformation, insamling av material m.m.: Jonas Andersson, Magnus Andersson, Thorleif Andersson, Anders Asp, Marco Blixt, Håkan Carlstrand, Erik Degerman, Daniel Englund, Jacob Greenberg, Anna Hagelin, Mikael Hedenskog, Axel Hållén, Håkan Jansson, Mikael Johansson, Arne Johlander, Bo Jernberg, Lars Karlsson, Östen Karlström, Veronica Lauritzsen, Adam Lewenhaupt, Torbjörn Lundberg, Fredrik Nilsson, Per Nyberg, John Piccolo, Bjarne Ragnarsson, Tage Ros, Tony Sahlberg, Robert Skogh, Sven-Erik Sköld, Stefan Stridsman, Jarl Svahn, Stefan Svensson och Mathias Ågren.

Studien har finansierats med medel från Fiskeriverket, Länsstyrelsen i Västra Götalands län samt Forskningsrådet Formas (forskarassistenttjänst till SP).

10 Referenser

Almer, B. & Larsson, T. (1974). Fiskar och fiske i Vänern. Information från Sötvattenslaboratoriet, Nr 8:1974. 117 pp.

Cairney, M., Taggart, J.B. & Høyheim, B. (2000). Characterization of microsatellite and minisatellite loci in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and cross-species amplification in other salmonids. *Molecular Ecology* 9, 2175-2178.

Cavalli-Sforza, L.L. & Edwards, A.W.F. (1967). Phylogenetic analysis models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics* 19, 233-257.

Dannewitz, J., Petersson, E., Prestegard, T. & Järvi, T. (2003). Effects of sea-ranching and family background on fitness traits in brown trout *Salmo trutta* reared under near-natural conditions. *Journal of Applied Biology* 40, 241-250.

Dannewitz, J. & Bystedt, I. (2006). Genetisk variation hos lax och öring från Gullspångsälven. PM från Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium, 2006-07-17.

Degerman, E., Nyberg, P. & Sers, B. (2001). Havsöringens ekologi. *Finfo* 2001:10. 122 pp.

Estoup, A., Presa, P., Krieg, F., Vaiman, D. & Guyomard, R. (1993). (CT)_n and (GT)_n microsatellites: a new class of genetic markers for *Salmo trutta* L. (brown trout). *Heredity* 71, 488-496.

Estoup, A., Rousset, F., Michalakis, Y., Cornuet, J.M., Adriamanga, M. & Guyomard, R. (1998). Comparative analysis of microsatellite and allozyme markers: a case study investigating microgeographic differentiation in brown trout (*Salmo trutta*). *Molecular Ecology* 7, 339-353.

Felsenstein, J. (2004). PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.6. Distributed by the author. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle.

Fiskeriverket (1998). Lax och öringfisket i Vänern. Fiskeriverket Information 8, 1998. 62 pp.

Goudet, J. (1995). FSTAT (Version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* 86, 485-486.

Goudet, J. (1999). PCAGEN ver. 1.2.1 Population Genetics Laboratory, University of Lausanne, Lausanne.

Henricson, J., Ring, O. & Hanell, L. (1990). Bevarande av genetiska naturresurser: nationella avelsplaner för Gullspångslax och Gullspångsöring. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm 3, 9-17.

Henricson, J., Jansson, H., Ring, O. & Andersson, T. (1995). Odlingshistoria, genetisk karakterisering och etablering av en ny avelslinje av Gullspångslax i Kälarne. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm 1, 1-11.

Hällén, A. (2008). Hur stor del av Vänerns lax är vild? En undersökning av andelen vild respektive odlad lax i Väneren. Examensarbete, Zoologiska institutionen, Göteborgs Universitet. Länsstyrelsen i Västra Götalands län, Rapport 2008:78. 31 pp.

Jansson, H. (1998). Vänerlax. PM från Laxforskningsinstitutet, 1998-02-27.

Kalinowski, S.T. (2005). HP-Rare: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic diversity. *Molecular Ecology Notes* 5, 187-189.

Kalinowski, S.T., Manlove, K.R. & Taper, M.L. (2007). ONCOR a computer program for genetic stock identification. Montana State University.

Lundqvist, H., McKinnell, S.M., Jonsson, S. & Östergren, J. (2006). Is stocking with sea trout compatible with the trout (*Salmo trutta*) conservation? In: *Sea trout: Biology, Conservation and Management* (Milner, G. & Harris, N., eds.). pp. 356-371. University of Cardiff, Blackwell Publishing Ltd., Oxford.

McConnell, S.K., O'Reilly, P., Hamilton, L., Wright, J.N. & Bentzen, P. (1995). Polymorphic microsatellite loci from Atlantic salmon (*Salmo salar*) - genetic differentiation of North american and European populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52, 1863-1872.

Nei, M. (1978). Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89, 583-590.

- Nilsson, J., Gross, R., Asplund, T., Dove, O., Jansson, H., Kelloniemi, J., Kohlmann, K., Löytynoja, A., Nielsen, E.E., Paaver, T., Primmer, C.R., Titov, S., Vasemägi, A., Veselov, A., Öst, T. & Lumme, J. (2001). Matrilinear phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area. *Molecular Ecology* 10, 89-102.
- Norberg, P.O. (1977). Laxplan för Klarälven. Sundsvall, 1977-11-23.
- O'Reilly, P.T., Hamilton, L.C., McConnell, S.K. & Wright, J.M. (1996). Rapid analysis of genetic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) by PCR multiplexing of dinucleotide and tetranucleotide microsatellites. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53, 2292-2298.
- Palm, S., Sandström, A. & Johlander, A. (2010). Lax och öring i Gullspångsälven och Klarälven. Vänern årsskrift 2010. Vänerns vattenvårdsförbund, rapport nr 57 2010, sid 64-68.
- Palm, S., Dannewitz, J., Prestegard, T., Petersson, E. & Järvi, T. (2008). Genetisk analys av fenklippt havsöring fångad vid Gotland. PM från Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium, 2008-05-13.
- Palm, S., Dannewitz, J., Järvi, T., Koljonen, M.-L., Prestegard, T. & Olsén, H. (2008). No indications of Atlantic salmon (*Salmo salar*) shoaling with kin in the Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65, 1738-1748.
- Palm, S., Degerman, E., Prestegard, T. & Dannewitz, J. (2011). Genetisk kartläggning av lax i Göta älv med biflöden. Länsstyrelsen i Västra Götalands Län, Rapport 2011:50, 34 pp.
- Pedersen, S., Rasmussen, G., Nielsen, E.E., Karlsson, L. & Nyberg, P. (2007). Straying of Atlantic salmon, *Salmo salar*, from delayed and coastal releases in the Baltic Sea, with special focus on the Swedish west coast. *Fisheries Management and Ecology* 14, 21-32.
- Petersson, Å. (1990). Trysilelva/Klarälven: Norsk-svenska avtalet 1969 om "Vänerlaxens fria gång" – utvärdering och förslag. Fiskeristyrelsen, Fiskenämnden i Värmlands län, Direktoratet for naturforvaltning, Fylkesmannen i Hedmark, 64 pp.
- Piccolo, J.J., Norrgård, J.R., Greenberg, L.A., Schmitz, M. & Bergman, E. (2011). Conservation of endemic landlocked salmonids in regulated rivers: a case-study from Lake Vänern, Sweden. *Fish and Fisheries*. Published online, 19 Sept 2011. DOI: 10.1111/j.1467-2979.2011.00437.x

- Poteaux, C. (1995). Interactions génétiques entre formes sauvages et formes domestiques chez la truite commune (*Salmo trutta fario* L.). PhD Thesis. Université Montpellier II, Montpellier, France.
- Ring, O. & Hanell, L. (1987). Genetisk bakgrund till avelsstammarna av Gullspångslax och Gullspångsöring i Kälarne. Information från Sötvattenslaboratoriet Drottningholm, nr 6 1987.
- Ros, T. (1966). Gullspångslaxen – en svensk praktfisk för fiskevården. Svensk Fiskeritidskrift 75, 162-166.
- Ros, T. (1981). Salmonids in the Lake Vänern area. In: Ryman N (editor). Fish Gene Pools. Ecological Bulletins (Stockholm) 34, 21-31.
- Runnström, S. (1940). Vänerlaxens ålder och tillväxt. Meddelanden från Statens undersöknings- och forskningsanstalt för sötvattensfisk N:r 18.
- Ryman, N. & Utter, F. (eds.) (1987). Population genetics and fishery management. University of Washington Press, Seattle, WA.
- Scribner, K.T., Gust, J.R. & Fields, R.L. (1996). Isolation and characterization of novel salmon microsatellite loci: cross species amplification and population genetic applications. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53, 833-841.
- Slettan, A., Olsaker, I. & Lie, O. (1995). Atlantic salmon, *Salmo salar*, microsatellites at the SSOSL25, SSOSL85, SSOSL311, SSOSL417 loci. Animal Genetics 26, 281-282.
- Ståhl, G. & Ryman, N. (1987). Lax och öring i Vänernområdet – en populationsgenetisk analys. Naturvårdsverket rapport 3357, 48 pp.
- Säisä, M., Koljonen, M.-L., Gross, R., Nilsson, J., Tähtinen, J., Koskiniemi, J., Vasemägi, A. (2005). Population genetic structure and postglacial colonization of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea area based on microsatellite DNA variation. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62, 1887-1904.
- Tuneld, M., Breiling, L.E., Madison, U., Petersson, Å., Möller, C., Malmquist, W., Martvall, S., Ros, T. & Widén, U. (1987). Laxfond för Vänern - ett utvecklings- och framtidsprojekt. Länsstyrelsen i Älvsborgs län, Vänersborg. 253 pp.

- Törnqvist, N. (1940). Märkning av Vänerlax. Meddelanden från Statens undersöknings- och forskningsanstalt för sötvattensfisk N:r 17.
- Wang, J. & Whitlock, M.C. (2003). Estimating effective population size and migration rates from genetic samples over space and time. *Genetics* 163, 429-446.
- Wang, J. (2003). Maximum likelihood estimation of admixture proportions from genetic data. *Genetics* 164, 747-765.
- Waples, R.S. (2006). A bias correction for estimates of effective population size based on linkage disequilibrium at unlinked gene loci. *Conservation Genetics* 7, 167-184.
- Waples, R.S. & Do, C. (2008). LDNE: a program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium. *Molecular Ecology Resources* 8, 753-756.
- Öst, T. (1998). Jämförelse av genetiska data och egenskapsdata mellan Klarälvslox och Gullspångslox av olika ursprung. Rapport till Fiskeriverket. Laxforskningsinstitutet, 32 pp.

11 Några centrala begrepp

Anlagsvarianter (alleler) – Varianter av en viss gen (*locus*). Nya anlagsvarianter uppstår genom *mutationer*.

Bestånd – Term som i fisk- och fiskerisammanhang kan ha olika betydelser. I denna rapport avses genomgående genetiskt distinkta bestånd (lokala populationer), d.v.s. reproduktivt åtskilda och genetiskt homogena grupper av individer inom samma art.

Effektiv populationsstorlek – Definieras som antalet individer i en "ideal population" vilken uppvisar samma mängd *genetisk drift* och inavel som den verkliga population som beaktas. Med ideal population avses en hypotetisk referenspopulation av konstant numerär, där valet av partner sker slumpmässigt, könskvoten är jämn, alla individer förväntas ha samma reproduktiva framgång, etc. Ju lägre *effektiv populationsstorlek* desto mer genetisk drift och inavel och vice versa. I populationer med låg effektiv populationsstorlek förväntas även effekten av selektion bli mindre då denna motverkas av genetisk drift.

Felvandring – Hos många fiskarter, inte minst lax och öring, återvänder de flesta individer till sitt födelseområde (vattendrag) för att reproducera sig. De fiskar som emellanåt lekvandrar till annat vattendrag än där de är födda benämns ibland för "felvandrare". Observera att felvandring inte är det samma som *genflöde*, vilket kräver att de felvandrade individerna även reproducerar sig.

Fenotyp – Term som betecknar en individs faktiska egenskaper, exempelvis utseende (morfologi) eller beteende. Fenotypisk variation mellan individer eller populationer återspeglar i regel en kombination av *genetisk variation* och påverkan av den omgivande miljön (varierande tillgång på föda, klimat, mm).

Gen – se *locus*.

Genetisk drift – Slumpmässiga genetiska förändringar i populationer (*bestånd*) av ändlig storlek, där vissa *anlagsvarianter* av slumpen blir ovanligare eller helt försvinner samtidigt som andra ökar i frekvens. Genetisk drift är en mikroevolutionär process som är oundviklig i alla verkliga populationer. Drift leder till minskad grad av *genetisk variation*. Mängden genetisk drift ökar ju mindre den *effektiva populationsstorleken* är och vice versa.

Genetisk variation – Förekommer på olika nivåer inom en art – inom individer (när man nedärvt olika *anlagsvarianter* från sina respektive föräldrar), inom en population (ett *bestånd*) i form av skillnader i *genotyper* mellan individer, samt mellan populationer i form av frekvensskillnader (relativ förekomst) för olika anlagsvarianter/genotyper.

Genflöde (genetiskt effektiv migration) – Spridning av gener mellan populationer. Mikroevolutionär process som motverkar förlust av *genetisk variation* (orsakat av *genetisk drift*) tack vare att nya anlagsvarianter förs in i den mottagande populationen via *hybridisering* och efterföljande *introgression*. Genflöde motverkar även förekomst av genetiska skillnader mellan populationer (inkl. genetisk särpräglning eller *lokal anpassning*). Genflöde benämns ibland för migration vilket kan misstolkas, eftersom det senare begreppet i ekologiska sammanhang vanligen betecknar förflyttning av individer (oavsett om och var dessa reproducerar sig).

Genotyp – En individs genetiska uppsättning. Termen kan antingen avse en enskild plats i arvsmassan (en *gen*/ett *locus*) eller en individs hela genetiska uppsättning (alla "gener"/alla loci). Se även *fenotyp*.

Hardy-Weinberg proportioner – De genotypfrekvenser i ett visst *locus* som förväntas vid slumpmässig parning i en oändligt stor population utan selektion etc. Avvikelser från HW-proportioner kan uppträda i form av färre eller fler heterozygoter än förväntat (s.k. heterozygotunderskott respektive överskott).

Hybridisering – Korsning mellan individer från genetisk avvikande populationer (*bestånd*) eller arter.

Introgression – Sker när fertil avkomma efter *hybridisering* återkorsar sig med ena föräldrapopulationen, vilket leder till att främmande anlagsvarianter införlivas i den aktuella populationens "genförråd".

Kopplingsjämvikt (linkage equilibrium) – Slumpmässig association av anlagsvarianter/genotyper i två eller flera *loci*. Avvikelser från kopplingsjämvikt kan förekomma om de olika avsnitt av arvsmassan som studeras är fysiskt kopplade (d.v.s. finns nära varandra på samma kromosom), men också när så ej är fallet i populationer med låg *effektiv populationsstorlek*, eller som ett resultat av *introgression* och/eller *selektion*.

Locus (plural: loci) – Ett specifikt avsnitt av arvsmassan (locus betyder plats). I vissa fall används locus/loci synonymt med gen/gener. Till skillnad från begreppet gen, kan dock locus även avse icke-kodande avsnitt av DNA (t.ex. en *mikrosatellit*).

Lokal anpassning – Den process där *selektion* (naturligt urval) leder till utveckling av adaptiva genetiska skillnader mellan populationer (*bestånd*). När *genflödet* är begränsat och den omgivande miljön varierar gynnas olika anlagsvarianter och genkombinationer i olika lokala populationer. Ökar genflödet jämfört med naturliga nivåer (genom t.ex. utsättning av främmande stam) minskar graden av lokal anpassning, vilket kan leda till att den mottagande populationens livskraft och produktionsförmåga sjunker.

Mikrosatelliter – korta DNA-sekvenser (1-5 baspar långa) som förekommer repeterade i en längre följd (t.ex. AG AG AG AG...) i ett stort antal olika regioner av arvsmassan. Mutationshastigheten för en mikrosatellit är jämförelsevis hög, och en mutation resulterar oftast i att en enstaka repetition läggs till eller faller bort. De mikrosatellitsegment (*anlagsvarianter*) som förekommer för en viss mikrosatellit (*locus*) varierar med avseende på sin längd (totala antalet baspar). Längdvarianterna nedärvs från förälder till avkomma vilket gör mikrosatelliter lämpliga för bl.a. populationsgenetiska studier och föräldraskapsbestämningar. De mikrosatelliter som vanligen studeras anses inte ha direkt koppling till gener som styr olika *fenotypiska* egenskaper, och de är således inte direkt påverkade av *selektion*.

MSA (Mixed Stock Analysis) – statistiska metoder med vilka man utifrån genetiska data kan uppskatta andelen individer från olika *bestånd* i ett stickprov av okänd sammansättning (t.ex. lax fångad i Vänern). Utöver genetisk analys av det okända provet krävs även genetiska bakgrundsdata för de *bestånd* som man vet kan förekomma i det okända stickprov (blandning) som ska analyseras.

Mutationer – "Fel" som ibland uppstår när den genetiska koden ska kopieras till nya celler (inkl. spermier och ägg). Mutation är den enda process som i grunden nyskapar *genetisk variation*. Mutationer är överlag ovanliga händelser, även om mutationsfrekvensen skiljer sig mellan olika delar av arvsmassan. Se även *mikrosatelliter*.

Population – se *bestånd*.

Selektion – Viktig mikroevolutionär process som tack vare att olika *genotyper* påverkar individernas överlevnads- och reproduktionsförmåga (fitness), leder till att vissa *anlagsvarianter* tenderar att öka i frekvens (gynnas) medan andra minskar (missgynnas). Man skiljer på naturlig och artificiell (av människan riktad) selektion.

Smolt – Efter ett till flera år i vattendraget som *stirr* sker en utseende- och beteendemässig förvandling när den unga laxen och öringen (vid en ungefärlig längd av 10-20 cm) vandrar ut mot havet eller sjön. Under den s.k. smoltifieringen, vilken normalt sker under våren, sker fysiologiska och utseendemässiga förändringar, bl.a. blir fisken mer silverskimrande.

Stirr (parr) – namn på uppväxande lax- och öringungar.

12 Appendix

Programmet ONCOR (Kalinowski m.fl. 2007) användes för att belysa möjligheten att statistiskt uppskatta andelen lax av olika genetiskt ursprung i blandfångster (s.k. MSA, *Mixed Stock Analysis*) samt för att identifiera enskilda individers ursprung (s.k. *genetic assignment*). Vid samtliga analyser nyttjades samma uppsättning referensprover (*baseline samples*) för vild respektive odlad Gullspångs- och Klarälvslox (se kolumn ”Stickprov” i Tabell A1).

Genomgående visade sig möjligheten att erhålla precisa skattningar (utan systematiska fel) vara betydligt högre när analyserna endast gällde andelen lax av respektive stam (Gullspångs- eller Klarälvslox) utan hänsyn till om fisken var vildfödd eller odlad. Skattningarna av andelen lax från samtliga fyra kombinationer av vildfödd/odlad G-lax/K-lax var mer osäkra och i vissa fall även behäftade med systematiska fel; överlag blev skattningarna av vildfödd K-lax högre än den simulerade (sanna) andelen, samtidigt som andelen odlad K-lax skattades som lägre (Tabell A1).

Sannolikheten att med de nio mikrosatelliterna klassificera okända individer till korrekt stam (Gullspångs- eller Klarälvslox, oavsett vild eller odlad) var så hög som 98–99 %, medan det inte framstod som möjligt att säkert kunna skilja vildfödda från odlade individer (Tabell A2).

Tabell A1. Utvärdering av systematiskt fel (bias) och statistisk osäkerhet (precision) vid MSA-analys (ONCOR; Kalinowski m.fl. 2007) baserad på genetiska data för lax från Vänern. Simulering 1-4 belyser olika "sanna" stamkombinationer där MSA-skattningar för ett stort antal (10 000) datorsimulerade stickprov presenteras (medel, standardavvikelse samt gränsvärden inom vilka 95 % av skattningarna erhållits), bestående av samma antal genotyper som i autentiska stickprov från Vänern (VL08, n = 82, simulering 1-2 respektive VL67, n = 31, simulering 3-4) (Tabell 1a). De simulerade genotyperna/individerna är baserade på data i kolumnen "stickprov". Samma stickprov har även utgjort genetiska referensprov (*baseline samples*). Med "rapportgrupp" avses en kombinerad skattning för flera stammar (de som slagits samman är angivna inom parentes).

Resultat MSA (10 000 simulerade stickprov)						
Simulering	Stam / rapportgrupp	Stickprov	Simulerad andel	Medel	SD	95 % konfidensintervall
1	GL-Vild	GL05b	0,25	0,24	0,05	(0,14 - 0,35)
	GL-Odlad	\$GL09	0,25	0,26	0,05	(0,15 - 0,36)
	KL-Vild	KL07+KL09a+KL09b	0,25	0,30	0,08	(0,15 - 0,46)
	KL-Odlad	\$KL09	0,25	0,20	0,07	(0,05 - 0,35)
	G-lax (GL-Vild + GL-Odlad)		0,50	0,50	0,06	(0,38 - 0,61)
	K-lax (KL-Vild + KL-Odlad)		0,50	0,50	0,06	(0,39 - 0,62)
2	GL-Vild	GL05b	0,00	0,00	0,01	(0,00 - 0,02)
	GL-Odlad	\$GL09	0,15	0,14	0,04	(0,07 - 0,23)
	KL-Vild	KL07+KL09a+KL09b	0,35	0,47	0,09	(0,29 - 0,66)
	KL-Odlad	\$KL09	0,50	0,39	0,09	(0,20 - 0,57)
	G-lax (GL-Vild + GL-Odlad)		0,15	0,15	0,04	(0,07 - 0,23)
	K-lax (KL-Vild + KL-Odlad)		0,85	0,85	0,04	(0,77 - 0,93)
3	G-lax (60-tal)	GL66+GL69	0,50	0,50	0,09	(0,32 - 0,68)
	K-lax (60-tal)	KL62	0,50	0,50	0,09	(0,32 - 0,68)
4	G-lax (60-tal)	GL66+GL69	0,05	0,05	0,04	(0,00 - 0,13)
	K-lax (60-tal)	KL62	0,95	0,95	0,04	(0,87 - 1,00)

Tabell A2. Utvärdering av systematiska fel vid klassning av enskilda genotyper (*genetic assignment*) till stam vid MSA-analys (ONCOR; Kainowski m.fl. 2007) baserat på genetiska data (lax från Väneren under 2000-talet) vid två olika stamproportioner. Samma typ av simuleringar har genomförts som i tabell A1. Dels redovisas andelen individer av känt ursprung som klassats till respektive stam/rapportgrupp, dels vilket ursprung de klassade individerna har (dvs. från vilken stam/rapportgrupp de härstammar). De understrukna värdena förväntas ha värdet ett (1) vid felfri (100 % korrekt) klassning.

Analys	Stam/rapportgrupp	Stickprov	Simulerad andel	Andel individer klassade från						Andel individer klassade till						
				GL	\$GL	KL	\$KL	G-lax	K-lax	GL	\$GL	KL	\$KL	G-lax	K-lax	
1	GL-vild (GL)	GL05b	0,25	0,88	0,11	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,91	0,09	0,00	0,00	-	-
	GL-odlad (\$GL)	\$GL09	0,25	0,09	0,87	0,04	0,01	0,95	0,05	0,11	0,86	0,02	0,00	-	-	-
	KL-Vild (KL)	KL07 + KL09a + KL09b	0,25	0,00	0,02	0,71	0,26	0,02	0,98	0,00	0,03	0,56	0,40	-	-	-
	KL-Odlad (\$KL)	\$KL09	0,25	0,00	0,00	0,51	0,48	0,01	0,99	0,00	0,01	0,35	0,64	-	-	-
2	G-Lax (GL + \$GL)		0,50	-	-	-	-	0,98	0,02	-	-	-	-	0,99	0,01	
	K-Lax (KL + \$KL)		0,50	-	-	-	-	0,01	0,99	-	-	-	-	0,02	0,98	
	GL-vild (GL)	GL05b	0,00	-	-	-	-	-	-	-	0,98	0,01	0,00	-	-	
	GL-odlad (\$GL)	\$GL09	0,15	0,02	0,91	0,06	0,01	0,93	0,07	-	0,96	0,03	0,01	-	-	
	KL-Vild (KL)	KL07 + KL09a + KL09b	0,35	0,00	0,01	0,69	0,30	0,01	0,99	-	0,02	0,50	0,48	-	-	
	KL-Odlad (\$KL)	\$KL09	0,50	0,00	0,00	0,46	0,53	0,00	1,00	-	0,01	0,28	0,72	-	-	
	G-Lax (GL + \$GL)		0,15	-	-	-	-	0,93	0,07	-	-	-	-	0,96	0,04	
	K-Lax (KL + \$KL)		0,85	-	-	-	-	0,01	0,99	-	-	-	-	0,01	0,99	

