



Aqua reports 2012:11

Genetisk kartläggning av öring i Mjörn

Johan Dannewitz, Stefan Palm, Erik Degerman, Jack Olsson,
Tore Prestegaard, Johan Östergren



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Institutionen för akvatiska resurser

Genetisk kartläggning av öring i Mjörn

Johan Dannewitz¹, Stefan Palm¹, Erik Degerman¹,
Jack Olsson², Tore Prestegaard¹, Johan Östergren¹

Adress

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

² Alefiskarna, Skogstorp 205, 446 94 Skepplanda

oktober 2012

SLU, Institutionen för akvatiska resurser

Aqua reports 2012:11

ISBN: 978-91-576-9099-9 (elektronisk version)

Vid citering uppge:

Dannewitz, J., Palm, S., Degerman, E., Olsson, J., Prestegaard, T., Östergren, J. (2012).

Genetisk kartläggning av öring i Mjörn. Aqua reports 2012:11.

Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm. 35 s.

Rapporten kan laddas ned från

<http://www.slu.se/aquareports>

E-post

Johan.Dannewitz@slu.se

Rapportens innehåll har granskats av:

Sara Bergek, SLU Sötvattenslaboratoriet

Jens Olsson, SLU Kustlaboratoriet

Framsida: Mjörn en vinterdag. Foto: Erik Degerman.

Baksida: Provtagning för genetisk analys. Foto: Tore Prestegaard.

Redigering: Teresa Soler

Sammanfattning

I sjön Mjörn, belägen i Sävåns vattensystem i Västergötland, förekommer ett bestånd av storvuxen insjööring som klassats som genuint och skyddsvärt. Öringreproduktion förekommer i flera av sjöns tillflöden, men förekomsten av storvuxen, sjövandrande öring har minskat under senare årtionden. Det sätts också ut odlad öring i Mjörn enligt vattendom. Den odlade stam som används för att producera sättfisk till sjön grundades 1969 med lekfisk från ett av Mjörns viktigare tillflöden, och har sedan dess hållits genetiskt isolerad, dvs. inget nytt avelsmaterial har tillförts.

Syftet med denna studie var att göra en genetisk kartläggning av öringen i Mjörn, vilket inkluderar identifiering av distinkta lekbestånd, skattningar av beståndens genetiskt effektiva storlekar samt ett försök att utreda Mjörnöringens ursprung genom jämförelser med öring från andra områden i Sverige.

Resultaten visar att Mjörns öringbestånd är numerärt små med relativt låg grad av genetisk variation. Den vilda öring som idag finns i sjöns tillflöden bildar en separat och tydlig grupp i analyser som inkluderar öring från andra områden i Sverige, även om subtila likheter med havsvandrande öring från västkusten framträder i vissa analyser. Samtidigt föreligger tydliga genetiska skillnader inom Mjörn vilket indikerar att genflödet mellan de olika tillflödena är begränsat. Utsättningar av främmande öringstammar, samt förflyttningar av öring mellan vattendrag som mynnar i Mjörn bör därför undvikas.

Den odlade stammen avviker markant från den vilda öringen i sjön, och påminner genetiskt sett mest om öring från Gullspångsälven i Vänern. I kombination med uppgifter om tidigare utsättningar pekar de genetiska resultaten på att den lekfisk som användes för att starta upp den odlade stammen i Ålanda sannolikt hade ett stort inslag av Gullspångsöring som tidigare satts ut i sjön. Bevarandevärdet på den odlade stammen kan därför ifrågasättas. Det finns dock alternativa, om än mindre sannolika, förklaringar till de observerade resultaten som inte helt kan uteslutas och bör utredas vidare.

Abstract

Lake Mjörn in southwestern Sweden harbors a large lake-migrating trout which is classified as genuine and worthy of protection. Trout reproduction occurs in several of the lake's tributaries, but the abundance of the larger lake-migrating form has declined in recent decades. Releases of reared trout also occur in Lake Mjörn. The hatchery strain used to produce fish for release was founded in 1969 with spawners caught in one of the most important tributaries, and has since been genetically isolated, i.e. no new breeding material has been added.

The aim of this study was to carry out a genetic survey of the trout in Lake Mjörn. This survey includes identification of the population genetic structure, estimation of genetically effective population sizes, as well as an attempt to evaluate the origin of the Lake Mjörn trout through comparisons with trout from other areas in Sweden.

The results show that the trout populations in the lake are genetically small with relatively low levels of genetic variation. The wild trout in the lake's tributaries form a separate and distinct group in analyses including also trout from other areas in Sweden. However, some of the analyses indicate subtle genetic similarities with sea trout from the Swedish west coast. Although the wild trout in Lake Mjörn forms a distinct group when compared to trout from other areas, there are clear genetic differences also within Mjörn, indicating that the gene flow between tributaries is limited. Therefore, releases of trout of foreign origin, as well as movements of trout between streams in Mjörn should be avoided.

The hatchery strain clearly deviates genetically from the wild trout found in the lake. The hatchery strain is genetically most similar to trout from River Gullspångsälven in Lake Vänern. Historic information on releases in Mjörn in combination with the results of this genetic study suggest that the spawners that were used to found the hatchery strain more than 40 years ago most likely included trout of Gullspång origin, previously released into the lake. The conservation value of the hatchery strain is therefore questionable. However, there are alternative, albeit less likely, explanations for the observed results that cannot be entirely ruled out and should be investigated further.

Innehåll

1	Inledning	7
2	Laxfiskförekomst i Säveån – en historisk bakgrund.....	11
3	Material och metoder	13
4	Resultat och diskussion	15
	Genetisk variation	15
	Beståndsstruktur	15
	Effektiv populationsstorlek, antalet lekfishar och genbevarande	21
	Mjörnöringens ursprung.....	23
5	Erkännanden.....	27
6	Referenser	28
	Bilaga 1.	31
	Bilaga 2.	32
	Bilaga 3.	33
	Bilaga 4.	34
	Förlust av genetisk variation hos Mjörnöringen?	34
	Uppkomst av genetiska allelfrekvensskillnader mellan Mjörnöring och havsöring?	35

1 Inledning

Mjörn är belägen i Sävveåns vattensystem i Västergötland. Sjön är den största i vattensystemet med en yta på omkring 55 km² och avvattnar ett avrinningsområde på drygt 1 100 km². Sjöns största tillflöden är Sävveån som mynnar i sjöns nordvästra hörn, samt Ålandaån som mynnar i sjöns nordvästra del via Ålandasjön. Förutom dessa två vattendrag finns ett antal mindre tillrinnande bäckar och åar.

I Mjörn förekommer ett storvuxet insjööringbestånd som klassats som genuint och skyddsvärt (Fiskeriverket 1984). Denna öringstam angavs vara nedströmslekande (op. cit.), dvs. leken bör ha skett i Mjörns utlopp. Beståndet har minskat under senare årtionden vilket antas bero på anläggande av kraftverksdammar, regleringar i Sävveån samt försurning i de tillrinnande mindre vattendragen. Det kan inte uteslutas att även mer storskaliga förändringar i klimatet påverkat det storvuxna öringbeståndet negativt. Mer övergripande analyser baserade på elfiskedata visar att tätheter av öringungar i strömstationära och insjövandrande bestånd minskat över tid i södra Sverige, och att denna minskning sammanfaller med ökande temperaturer i vattendragen (Degerman m.fl. 2006).

Idag förekommer öringreproduktion i Ålandaån, Valån, Östadsbäcken, Söabäcken, Rämneå samt tillrinnande bäckar i Sävveånsystemet uppströms Mjörn (se Figur 1). Nedan ges en kort beskrivning av vattendragen och dess öringar.

Rämneå

I Rämneå slogs öringbeståndet ut av försurningen, men efter återintroduktion av stationär öring från de övre delarna av Söabäcken finns återigen ett svagt bestånd av öring i de nedre delarna av Rämneå. Medeltätheten av öringungar vid elfiske är ca 10 per 100 m² (Svenskt ElfiskeRegiSter, SLU).

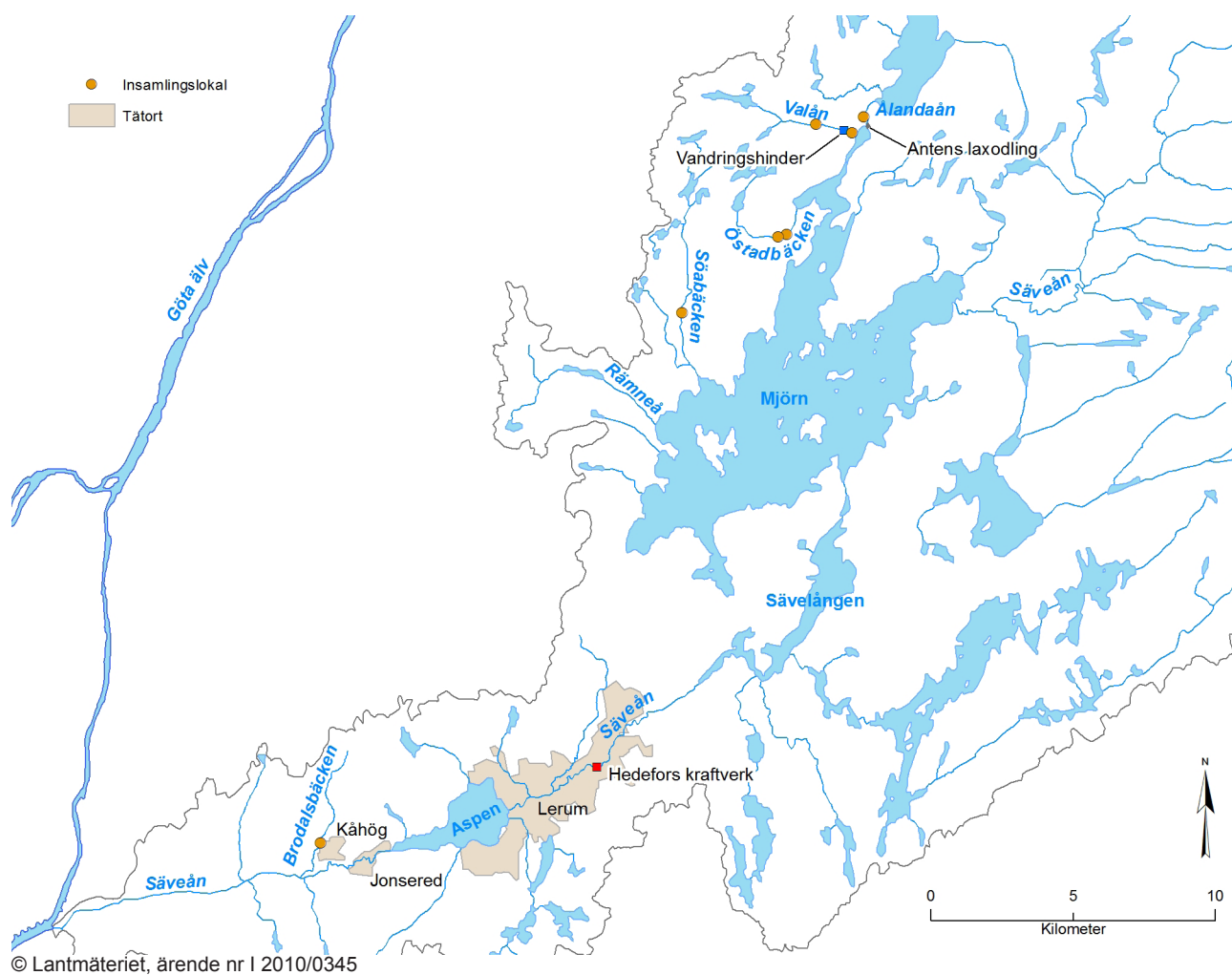
Ålandaån

Ålandaån är ett relativt kort (ca 1 km) men brett (15 m) vattendrag med ca 1,1 ha uppväxtområde lämpligt för öring. Elfiskestudier visar att reproduktionen i Ålandaån varierar mellan år troligen beroende på hur flödesförhållandena var vid föregående års lek; vissa år är det gott om 0+ medan det andra år är nästan tomt. Öringbeståndet består sannolikt främst av sjövandrande öring, och lekfisk

på uppåt 10 kg har observerats i ån. Medeltätheten av öringungar vid elfiske är ca 50 per 100 m² (Svenskt ElfiskeRegiSter, SLU).

Söabäcken

Uppväxtområdena i Söabäcken omfattar ca 0,5 ha, och även Söabäcken hyser ett öringbestånd som åtminstone delvis är sjövandrande, då relativt stora lekfiskar observerats i ån. Medeltätheten av öringungar vid elfiske är ca 25 per 100 m² (Svenskt ElfiskeRegiSter, SLU).



Figur 1. Karta över Mjörn och dess tillflöden som visar insamlingslokaler samt Antens fiskodling.

Östadsbäcken

I Östadsbäcken finns uppskattningsvis ca 0,5 ha som utgör lämpliga uppväxtområden för öring. I Östadsbäcken förekommer också sjövandrande öring, men lekfishen är överlag mindre än i Ålandaån och Söabäcken. Medeltätheten av öringungar vid elfiske är ca 125 per 100 m² (Svenskt ElfiskeRegiSter, SLU).

Valån

I Valån finns ett onaturligt vandringshinder ca 200 m uppströms utloppet i Mjörn. Vandringshindret består av en gammal stenbro med kulvert där grenar, ris m.m. ansamlats. Vandringshindret har förmodligen varit definitivt för öring under flera årtionden. Valån har ca 0,6 ha uppväxtområden för öring uppströms vandringshindret och där finns idag ett stationärt öringbestånd. Nedströms vandringshindret finns endast begränsade lek- och uppväxtområden. Medeltätheten av öringungar vid elfiske uppströms vandringshindret är ca 50 per 100 m² (Svenskt ElfiskeRegiSter, SLU).

I Mjörn finns även en fiskodling (Antens laxodling) belägen i Ålanda. Odlingen sätter årligen ut 900 öringar i sjön enligt vattendom. Den odlade stammen startades genom att avelsmaterial (enligt uppgift ca 35 öringar på 2-8 kg) togs från Ålandaån 1969 (Lars Thörnqvist, arbetade tidigare på odlingen i Ålanda, muntligen). Sedan dess ska inget nytt avelsmaterial ha tillförts. Den odlade öringen fenklippas och sätts ut i sjön när den uppnått en viss storlek. Återfångstfrekvensen av utsatt öring förefaller vara låg.

Utsättningar av främmande öring har skett i Mjörn. Uppgifter från Mjörns fiskevårdsområdesförening ger vid handen att 5 000 öringar köptes in för utsättning från Melleruds fiskodling 1966. Melleruds fiskodling fick i sin tur rommen från hushållningssällskapet i Trollhättan. Enligt uppgift (Gunnar Larsson, Kilanda, muntligen) hölls vid den tiden Gullspångsöring i odlingen i Trollhättan. Öring av samma stam ska också ha satts ut i närliggande Anten. I början av 70-talet köptes det även in rom av Gullspångsursprung från Kedjeåsens fiskodling i syfte att göra jämförande studier av tillväxt på odlingen i Ålanda (Lars Thörnqvist, muntligen). Denna Gullspångsöring ska sedan ha sålts och det finns inga uppgifter om eventuella utsättningar i Mjörn.

Av årsmötesprotokoll från Mjörns fiskevårdsområdesförening framgår även att ”öring från Danmark” sattes ut i Mjörn mellan åren 1958 och 1967. Under denna period importerades mycket levande dammodlad öring från Danmark för utsättning i södra Sverige. Det har inte gått att närmare utreda vilken öringstam som användes för dessa utsättningar, troligen var det flera stammar. Vid denna tid användes även öring från Tyskland och Schweiz i dansk dammodling (uppgift i Svensk Fiskeritidskrift, nr 2, 1956, sidan 30). Det kan heller inte uteslutas att det satts ut andra öringstammar i Mjörn. Det finns t.ex. uppgifter i årsmötesprotokoll om att öring sattes ut i sjön redan på 40-talet, men ursprunget är okänt. Även utsättningar av öring med lokalt ursprung har skett i Mjörn. Lekfisk från Ålandaån och Söabäcken har använts för att på odling producera ögonpunktad rom eller yngel som vid ett antal tillfällen satts ut i vattendrag runt Mjörn.

Som ett steg i utvecklingen av en långsiktigt hållbar förvaltning har Länsstyrelsen i Västra Götaland tillsammans med Mjörns fiskevårdsområdesförening finansierat en genetisk kartläggning av öringen i sjön. Resultaten från den genetiska studien presenteras i denna rapport. Syftet med studien var främst att:

- kartlägga öringen i Mjörn (identifiera distinkta bestånd och kvantifiera graden av genetisk variation mellan och inom dessa), samt om möjligt försöka identifiera eventuell påverkan från utsatta främmande öringstammar,
- skatta beståndens genetiskt effektiva storlekar för att bl.a. möjliggöra uppskattningar av antalet föräldrafiskar som deltagit i leken under senare år,
- studera den odlade öringstammens genetiska status (genetisk variationsgrad samt eventuella avvikelser från den vilda öringen i sjön) i syfte att ta fram underlag för hur den odlade stammen ska förvaltas i framtiden,
- samt om möjligt försöka identifiera Mjörnöringens historiska ursprung genom jämförelser med andra öringbestånd i södra och mellersta Sverige.

2 Laxfiskförekomst i Säveån – en historisk bakgrund

Säveån nedströms Mjörn har i lång tid varit ianspråktagen för kraftutvinning. Vid Kåhög nedströms Aspen (Figur 1) fanns 1571-1740 en damm för fångst av lax och det är osäkert om laxen och havsöringen kunde vandra vidare uppströms. Åren 1763-1860 låg en motsvarande dammanläggning vid Jonsered, omedelbart uppströms Kåhög. Jonsered utgjorde ett hinder även senare på grund av dammen vid Aspens utlopp. År 1860 öppnades en fiskväg genom att vissa dammluckor i Aspens utlopp öppnades för att förbättra laxens uppvandring. Av och till under de senaste 150 åren har det dock varit stopp vid Aspens utlopp. I Elfsborgs läns tidning skrev man i juni 1901 att ”hafslaxen” inte nådde uppströms. Först 1973 konstruerades en fiskväg förbi utloppet. Fiskvägen byggdes om 1991. Men även innan fiskvägens uppförande kom fisken periodvis vidare ovan Aspen, och nådde då upp till Hedefors där ett naturligt fall (4,8 m) utgjorde ett svårpasserbart hinder.

Hur länge Hedefors varit ett hinder är oklart. Det verkar som lax och troligen öring kunde ta sig förbi vid gynnsamma förhållanden innan det första kraftverket anlades på 1880-talet i samband med uppförandet av en väverifabrik i Hedefors (Andersson 2005). I samband med uppförandet av fabriken och kraftverket byggdes även en enkel laxtrappa som dock revs 1915 (Lindgren 1987, även Ronny Andersson, Alingsås, muntligen). Trappan bekostades av ”fabrikör Åkerlund” och man anger att laxen (och rimligen även havsöringen) kunde ”passera dessa forsar och sedermera fortsätta upp i Mjörn och med denna sammanhängande småsjöar” (Elfsborgs läns tidning juni 1901). Fiskvägens konstruktion och funktion är emellertid okänd (Andersson 2005).

År 1952 anlades ett modernt kraftverk vid Hedefors vilket innebar ett definitivt vandringshinder. Ovanför Hedefors fanns en damm vid Floda från mitten av 1800-talet, och även i Hillefors anlades senare en damm. Dessa dammar

försvårade sannolikt uppströmsvandringen av både lax och öring även om de troligen inte utgjorde definitiva vandringshinder. Ytterligare en damm anlades vid Solveden (vid Mjörns utlopp) 1949. Enligt uppgift så lekte den storvuxna Mjörnöringen sannolikt främst i utloppet av Mjörn fram till dess att man 1948 fördjupade utloppskanalen vid Solveden, men vandrande öring fanns även i Mjörns mindre tillflöden.



Kraftverket i Hedefors som det ser ut idag. Foto: Erik Degerman.

3 Material och metoder

Vävnadsprover för genetisk analys samlades in med hjälp av elfiske under hösten 2011 från Mjörns fyra viktigaste tillflöden; Söabäcken, Valån, Ålandaån samt Östadsbäcken. Vävnadsprover samlades även in från den odlade öringstammen i Ålanda. Dessutom samlades prover in från havsvandrande öring i Brodalsbäcken (biflöde till Sävån nedströms sjön Aspen). Totalt har 247 individer analyserats genetiskt. Insamlingslokalernas läge framgår i Figur 1, och antalet provtagna individer från de olika lokalerna presenteras i Tabell 1. Stickproven bestod uteslutande av ensamriga (0+) samt tvåsomriga (1+) ungar, möjligtvis med inslag av ett fåtal äldre ungar, förutom ett stickprov från Ålanda ström bestående av 11 äldre lekfiskar. I stickprovet av ungar från Ålandaån gick det inte med tillräckligt stor säkerhet att särskilja 0+ från 1+, och dessa individer slogs därför samman och har behandlats som ett stickprov i samtliga analyser.

DNA extraherat från vävnadsprov (fenor) förvarade i sprit har genotypbestämts med hjälp av så kallade mikrosatelliter. Denna typ av genetiska markörer är särskilt lämpliga vid studier av beståndsstruktur och bestämning av ursprung för enskilda individer. Totalt har 10 mikrosatelliter studerats, vilka ursprungligen utvecklats för öring eller närbesläktade arter: *Str15*, *Str60*, *Str73* (Estoup m.fl. 1993), *Str58* (Poteaux 1995), *Ssa85*, *Ssa197* (O'Reilly m.fl. 1996), *SsOsl417* (Slettan m.fl. 1995), *One9* (Scribner m.fl. 1996), *Bs131* (Estoup m.fl. 1998) samt *Ssa408* (Cairney m.fl. 2000). Programmet FSTAT (Goudet 1995) har använts för ett flertal grundläggande beräkningar (skattningar av genetisk variation och F-statistik). Övriga statistiska metoder och program som använts för att utvärdera data är namngivna i anslutning till presentationen av resultaten nedan.

I vissa analyser har insjööring och havsöring från andra områden i Sverige använts som referensmaterial. Dessa stickprov beskrivs kortfattat i Bilaga 1.

Tabell 1. Årsklass, stickprovsstorlek (antal fiskar), förväntad heterozygositet (H_e), genomsnittligt antal genvarianter per mikrosatellit (Antal alleler), motsvarande antal korrigerat för skillnader i stickprovsstorlekar (Allelic richness), avvikelser från förväntade genotypproportioner enligt Hardy-Weinbergs lag uttryckt som F_{IS} , samt skattningar av det effektiva antalet föräldrafiskar (N_b) som ligger bakom de provtagna individerna. Ett positivt F_{IS} indikerar underskott av heterozygoter, medan ett negativt värde indikerar överskott. Understrukna F_{IS} indikerar statistiskt signifikanta avvikelser (dvs. säkerställda avvikelser från $F_{IS} = 0$).

Lokal	Stickprovsbenämning	Årsklass	Stickprovsstorlek	H_e	Antal alleler	"Allelic richness"	F_{IS}	N_b (95 % konf. int.)
Odlingen i Ålanda	Mjörnodling-2011	2011	20	0,58	3,7	3,4	0,09	4 (2 - 7)
	Mjörnodling-2010	2010	20	0,60	4,1	3,7	-0,05	20 (12 - 40)
Säveån (Brodalsbäcken)	Säveån-2011	2011	20	0,67	6,1	5,0	0,00	70 (31 - ∞)
	Säveån-2010	2010	18	0,64	5,8	4,8	-0,04	71 (30 - ∞)
Söabäcken	Söabäcken-2011	2011	20	0,54	3,9	3,6	<u>-0,15</u>	7 (4 - 12)
	Söabäcken-2010	2010	20	0,61	4,2	3,9	-0,02	21 (10 - 62)
Valån nedre	Valån nedre-2011	2011	2	0,33	1,6	-	-0,33	-
	Valån nedre-2010	2010	4	0,56	2,9	-	-0,13	-
Valån övre	Valån övre-2011	2011	18	0,50	4,2	3,7	-0,01	17 (9 - 46)
	Valån övre-2010	2010	16	0,54	4,2	3,8	-0,04	24 (13 - 78)
Ålandaån	Ålandaån-lekfisk	? (lekfisk)	11	0,60	4,2	4,1	-0,06	22 (9 - 333)*
	Ålandaån	? (stirr)	38	0,61	4,5	4,0	-0,05	15 (10 - 21)*
Östadsbäcken nedre	Östad nedre-2011	2011	10	0,65	4,6	4,6	-0,07	48 (15 - ∞)
	Östad nedre-2010	2010	10	0,54	3,9	3,9	-0,05	12 (5 - 60)
Östadsbäcken övre	Östad övre-2011	2011	10	0,60	4,5	4,5	-0,01	7 (3 - 12)
	Östad övre-2010	2010	10	0,60	4,3	4,3	<u>-0,12</u>	18 (8 - 163)

* Representerar antalet effektiva föräldrar för minst två årsklasser

Tabell 2. Hierarkisk analys av temporal och spatial genetisk variation inom och mellan vattendragen omkring Mjörn (AMOVA; Schneider m.fl. 2000). F_{IT} kvantifierar genomsnittliga avvikelser från Hardy-Weinberg proportioner inom totala materialet (I = individuals, T = total), F_{IS} kvantifierar motsvarande genomsnittliga avvikelser inom de enskilda stickproven (S = subpopulations), F_{YS} kvantifierar allelfrekvensskillnader mellan stickprov från olika år (Y = Years) inom respektive vattendrag, medan F_{ST} kvantifierar allelfrekvensskillnader mellan vattendragen (med hänsyn taget till temporala skillnader mellan år inom desamma). Analyser har genomförts för fem dataset som inkluderar olika kombinationer av stickprov.

	Mjörn + Säveån	Mjörn	Mjörn exkl. odlingen	Mjörn exkl. Valån	Mjörn exkl. Valån och odlingen
F_{IT}	0,132*	0,147*	0,121*	0,119*	0,064
F_{IS}	-0,035	-0,041	-0,062	-0,041	-0,072
F_{YS}	0,027*	0,032*	0,033*	0,037*	0,039*
F_{ST}	0,139*	0,153*	0,144*	0,121*	0,091*

* $P < 0,05$; dvs. skillnaderna är statistiskt säkerställda

4 Resultat och diskussion

Erhållna rådata (allelfrekvenser) finns åskådliggjorda grafiskt med s.k. ”bubbeldiagram” i Bilaga 2. I delfigurerna - en för varje analyserad mikrosatellit - framgår vilka genvarianter som påträffats, samt hur vanliga dessa är i respektive lokal. För jämförelse ingår även data för ett antal havsöringsbestånd längs svenska västkusten samt öringbestånd i Väneren.

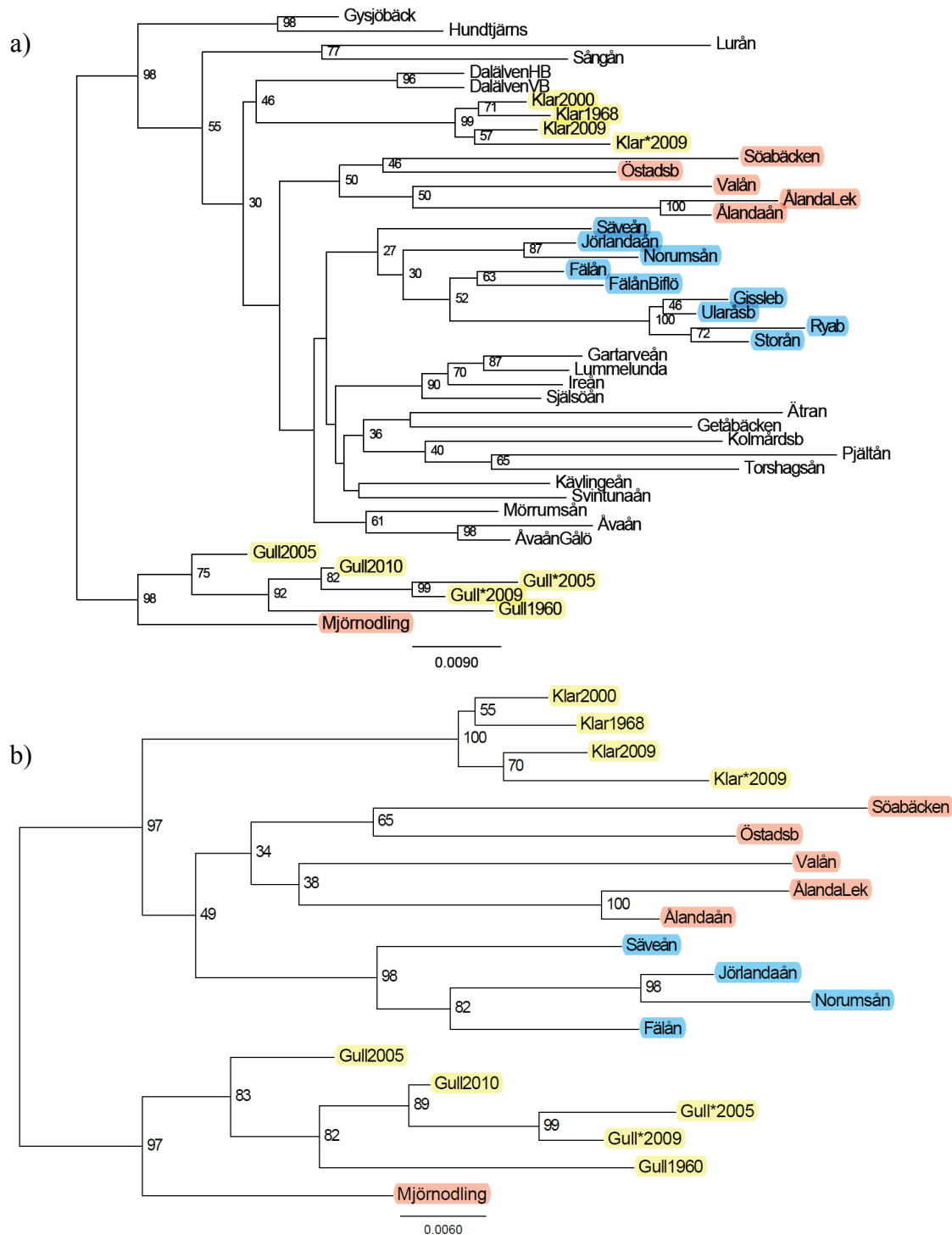
Genetisk variation

I hela 14 av totalt 16 analyserade stickprov från Mjörn/Säveån påträffades fler heterozygota individer än det antal som förväntas enligt Hardy-Weinbergs lag (Tabell 1), men endast i två fall var dessa avvikelser statistiskt säkerställda. När avvikelserna går i denna riktning är en trolig förklaring att det analyserade stickprovet består av individer som härstammar från få föräldrafiskar. Däremot fann vi inga indikationer på färre heterozygoter än förväntat, vilket om/när det förekommer kan återspegla tekniska problem (t.ex. så kallade nollalleler) eller att stickprovet består av individer från mer än ett genetiskt distinkt bestånd.

Mängden genetisk variation uttryckt som förväntad heterozygositet och antal påträffade anlagsvarianter (allelrikedom, allelic richness) varierade mellan de studerade vattendragen (Tabell 1). Öringen från samtliga tillflöden till Mjörn hade generellt sett lägre heterozygositet och allelrikedom jämfört med den havsvandrande öringen från Säveån. Allra lägst genetisk variation tycks – inte helt oväntat – föreligga hos den odlade stammen i Ålanda och den stationära/isolerade öringen uppströms vandringshindret i Valån.

Bestandsstruktur

Parvisa jämförelser av allelfrekvenser (baserade på F_{ST}) visade på tydliga genetiska skillnader mellan stickproven från Mjörn (Bilaga 3). Dessa skillnader representerar såväl jämförelser *mellan* vattendrag som temporal variation mellan årsklasser *inom* vattendrag. I Bilaga 3 ingår även parvisa jämförelser som inkluderar havsöring från västkusten samt öring från Väneren.

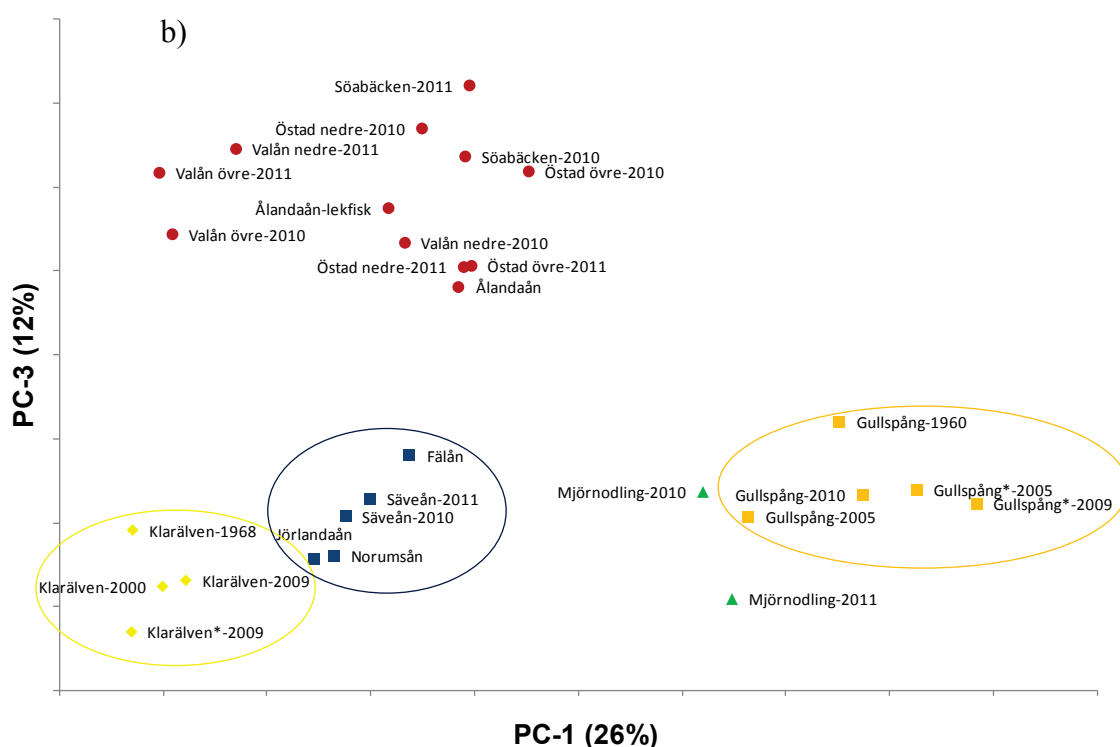
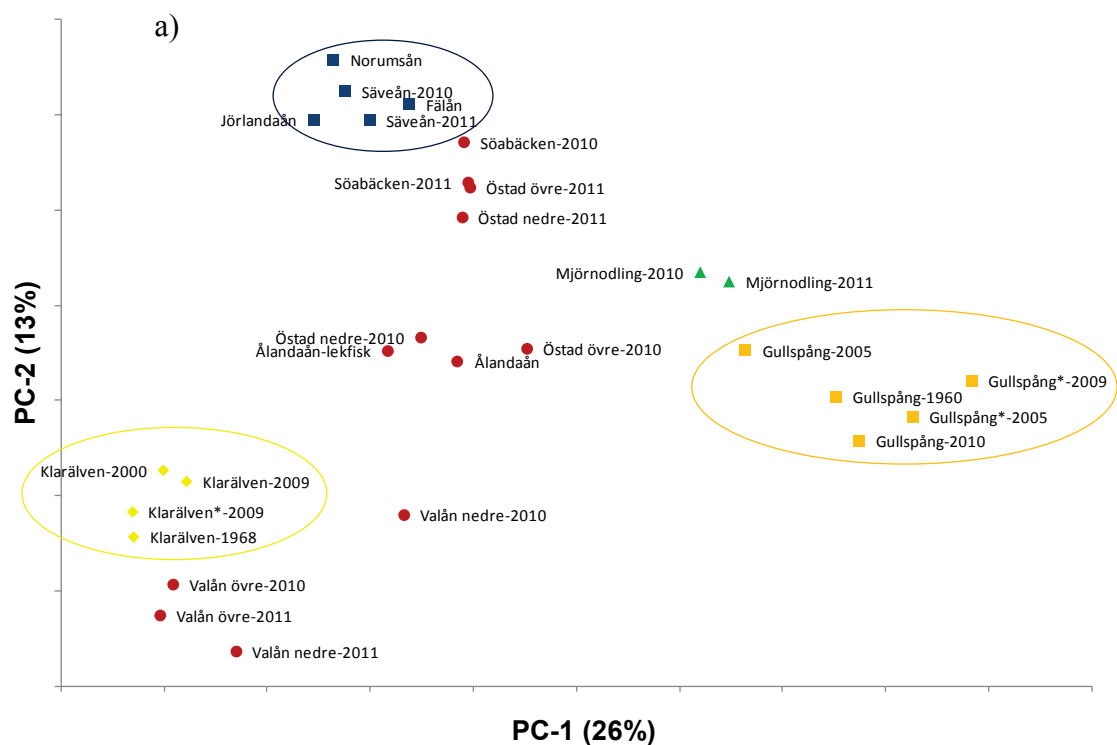


Figur 2. Dendrogram ("släkträd") som illustrerar graden av genetiska likheter/olikheter mellan öringar från a) ett stort antal lokaler i södra och mellersta Sverige (se Bilaga 1), samt b) Mjörn, svenska västkusten samt Vänern. Stickprov från Mjörn (även den odlade stammen) är markerade med röd färg, stickprov (havsöring) från västkusten med blå färg och stickprov från Vänern med gul färg. Dendrogrammen är konstruerade enligt neighbor joining-metoden (PHYLIP; Felsenstein 2004) baserat på parvisa genetiska avstånd (chord distance; Cavalli-Sforza & Edwards 1967). Siffrorna vid noderna anger ett mått på statistisk säkerhet för respektive nod (andelen i procent vid s.k. bootstrap-analys).

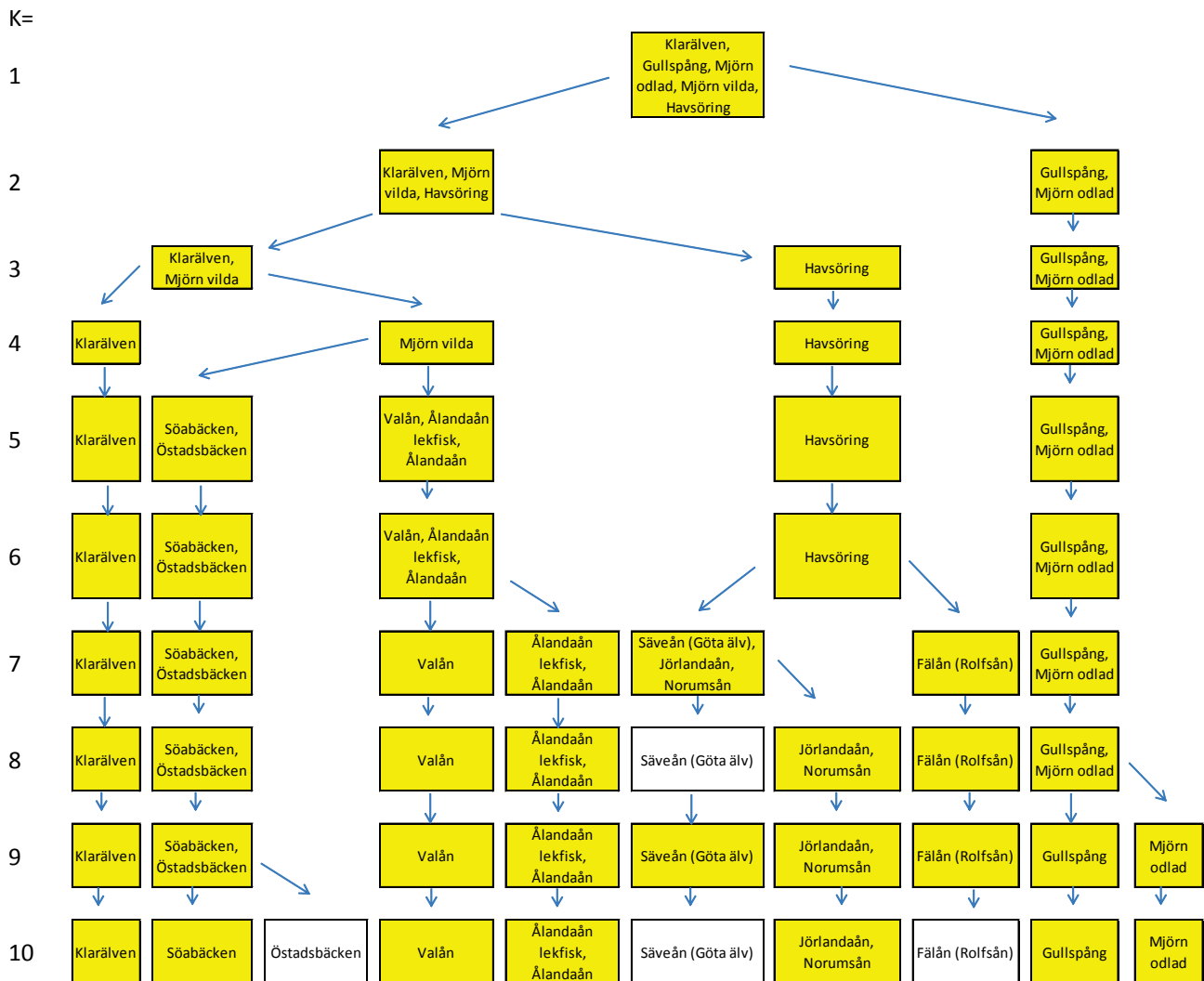
För att kvantifiera den relativa betydelsen av insamlingsplats (tillrinnande vattendrag) och årsklass genomfördes en hierarkisk analys av Mjörnmaterialet, där den totala genetiska variationen bland Mjörns öringar delades upp på olika variationsorsaker. Av resultaten framgår att den genomsnittliga genetiska skillnaden *mellan* vattendragen med hänsyn tagen till temporal variation (F_{ST} ; Tabell 2) är mycket större än skillnaden mellan årsklasser *inom* vattendragen (F_{VS}). Detta indikerar att genflödet mellan vattendragen i Mjörn är klart begränsat och att öringen som lever i dessa tillhör mer eller mindre distinkta bestånd. Den temporal variationen mellan årsklasser inom vattendragen (F_{VS}) är ändå tämligen hög och statistiskt säkerställd, vilket i sin tur indikerar att bestånden i genomsnitt är små genetiskt sett. Även den låga graden av genetisk variation inom stickproven (Tabell 1) samt de negativa F_{IS} -värdena (Tabell 1 & 2) antyder små beståndsstorlekar.

En ursprungsanalys (utförd med programmet ONCOR; Kalinowski m. fl. 2007) gav vid handen att de 11 vuxna öringar som fångades i Ålandaån under leksäsong samtliga med hög sannolikhet (87-100 %) härstammade från Ålandaån. Även om analysen endast omfattar ett fåtal lekfiskar från ett av vattendragen visar ändå resultaten att heminstinkten tycks vara relativt väl utvecklad, vilket förväntas resultera i låg felvandringfrekvens och därmed ett lågt genflöde mellan vattendragen.

En mer heltäckande jämförelse som omfattar öring från 44 lokaler i södra och mellersta Sverige visade att den vilda öringen från Mjörns tillflöden bildar en separat grupp i släktskapsträdet (dendrogrammet i Figur 2 a). Andra tydliga grupper som framträder är havsöring på västkusten (en grupp som även inkluderar strömstationär och insjövandrande öring i Lygnernsystemet) samt havsöring på Gotland (Gartarveån, Lummelunda, Ireån och Själsöån). Stickprov från Gullspångsälven och Klarälven i Väneren bildar även de två separata grupper i dendrogrammet. En intressant observation är att den odlade stammen från Ålanda grupperar ihop med öring från Gullspångsälven. I övrigt är det svårt att se några tydliga samband mellan genetiska och geografiska avstånd. Öringen från Bråviken (Getåbäcken, Kolmårdsbäcken, Pjältån, Torshagsån och Svintunaån) utgör visserligen en någorlunda separat grupp, men denna omfattar även Kävlingeån i Skåne samt stationär öring från områden långt uppströms i



Figur 3. PCA (principalkomponentanalys) som illustrerar graden av genetiska skillnader/ likheter mellan stickprov av öring från Mjörnområdet, västkusten (blåfärgade) samt Väneren (guldfärgade). Axlarna PC-1 och PC-2 i delfigur a) förklarar tillsammans 39 %, medan PC-1 och PC-3 i delfigur b) tillsammans förklarar 38 % av den genetiska variationen mellan stickproven. Totalt förklarar de tre axlarna (PC-1 – PC-3) i de båda figurerna 51 % (26+13+12) av den genetiska variationen mellan stickproven.



Figur 4. Schematisk bild av resultat från analyser av öring från Mjörn, västkusten och Vänerne med programmet STRUCTURE (K = antalet kluster/bestånd i respektive analys). De, enligt analyserna, genetiskt mest lika stickproven står namngivna i samma "box". Gula boxar markerar mer tillförlitliga resultat (genomsnittliga sannolikheten hos individerna inom de namngivna stickproven är minst 50 % att tillhöra den box där stickproven är namngivna), medan vita boxar anger mer osäkra resultat (genomsnittliga sannolikheten något lägre än 50 %).

Ätran, och de långa grenarna inom denna grupp indikerar relativt stora genetiska skillnader och/eller stora osäkerheter på grund av små stickprovsstorlekar.

Vidare analyser som endast inkluderar ett urval av referensbestånden visar ett liknande mönster, dvs. att samtliga stickprov av vild öring från Mjörn bildar en tydlig grupp som förekommer i en större gruppering tillsammans med havsöring från västkusten (Figur 2 b). Den odlade stammen från Ålanda grupperar däremot tydligt tillsammans med stickprov från Gullspångsälven medan öringen från Klarälven bildar ytterligare en tydlig grupp i dendrogrammet.

Ett liknande mönster framträder då den genetiska beståndsstrukturen åskådliggörs med en s.k. PCA (principalkomponentanalys), med undantaget att den stationära öringen från Valån i detta fall tenderar att gruppera tillsammans med öring från Klarälven (Figur 3 a). Det är dock viktigt att notera att resultat från en PCA är relativt svåra att presentera i en tvådimensionell figur, då stickprovets läge i förhållande till varandra egentligen bör utvärderas i ett multidimensionellt plan (ett flertal figurer där de olika axlarna plottas mot varandra). Detta illustrationsproblem framgår av Figur 3 b där förhållandet mellan stickproven åskådliggörs genom att istället plotta första mot tredje axeln (principalkomponenten), och där Valån till skillnad från i Figur 3 a nu grupperar tillsammans med övriga stickprov från Mjörn.

Vi har även använt oss av programmet STRUCTURE (Pritchard m.fl. 2000) för att studera dagens beståndsstruktur och för att eventuellt få ytterligare ledtrådar angående Mjörnöringens ursprung. I korthet syftar denna metod till att identifiera bestånd i material av okänd sammansättning genom att gruppera individerna i så kallade ”genetiska kluster” vilka uppfyller vissa kriterier som kännetecknar genetiskt homogena populationer. Bland annat grupperas individerna så att avvikelser från Hardy-Weinberg-proportioner inom de identifierade klustren minimeras. I analysen varierar antalet kluster från ett och uppåt. På så vis åtskiljs först de grupper av individer/stickprov som skiljer sig mest genetiskt. Den mer subtila beståndsstrukturen framträder först när det totala materialet delas in i ett större antal kluster.

I linje med övriga resultat visade resultaten från STRUCTURE (Figur 4) att de analyserade öringarna, när antalet kluster tilläts öka, successivt delade upp sig i grupper/bestånd som i princip motsvarar de grupper som tidigare observerats med dendrogram och PCA. Som ett första steg delades öringen i två grupper; västkusten, Klarälven och Mjörns vilda bestånd separerades från Gullspångsöringen och den odlade stammen från Ålanda. Då fler kluster identifierades framträdde fyra tydliga grupper; Klarälvsöring, den vilda öringen från Mjörn, havsöring från västkusten samt Gullspångsälven tillsammans med den odlade stammen från Ålanda. När antalet kluster ökades vidare delades dessa grupper i vissa fall upp ytterligare, t.ex. tycks den vilda öringen från Mjörn bilda tre kluster; Söabäcken/Östadsbäcken, Valån samt Ålandaån.

Effektiv populationsstorlek, antalet lekfiskar och genbevarande

Ett bestånds genetiska status bestäms i hög grad av den genetiskt effektiva populationsstorleken (N_e) och inte den totala populationsstorleken (N_{tot}). N_e är i praktiken ofta betydligt lägre än N_{tot} eftersom den reproduktiva framgången varierar mellan individer. Dessutom är ofta könskvoten skev bland de individer som lyckas med reproduktionen. Ett lågt N_e leder till snabbare slumpmässiga genetiska förluster och förändringar (s.k. genetisk drift) och ökad inavel. Om kunskap finns om relationen mellan N_{tot} och N_e kan skattningar av den effektiva populationsstorleken även användas för att indirekt uppskatta lekbeståndets totala numerär. N_e anger den genetiskt effektiva populationsstorleken per generation. Motsvarande parameter för ett enskilt år (det genetiskt effektiva antalet lekfiskar) benämns N_b . Precis som N_e antas N_b vara betydligt lägre än det faktiska antalet fiskar som deltar i reproduktionen under ett visst år (N). För laxartad fisk har empiriska studier visat att N_b kan vara 20-40 % av N (Dannewitz m.fl. 2004, Araki m.fl. 2007).

Det genetiskt effektiva antalet lekfiskar som respektive år gett upphov till de analyserade ungarna (N_b) skattades utifrån avvikelser från kopplingsjämvikt (linkage equilibrium) för de analyserade mikrosatelliterna (Waples & Do 2008).

Antalet genetiskt effektiva lekfiskar (N_b) i de studerade öringbestånden var genomgående lågt (Tabell 1) vilket är i linje med överskotten av heterozygoter (Tabell 1) samt de genetiska skillnader mellan årsklasser som påträffades i lokalerna (Tabell 2, Bilaga 3). Punktskattningarna varierade mellan 4 och drygt 70, där de högsta värdena observerades för den havsvandrande öringen i Sävån. Grovt räknat motsvarar dessa N_b -skattningar 15-200 lekfiskar per år (om man antar att $N_b/N = 0,3$), vilket inkluderar alla individer som deltar i reproduktionen, alltså även strömstationära individer där köns mogna sådana förekommer.

Det bör poängteras att osäkerheten i ovanstående analyser är stor, bl.a. beroende på att det egentliga förhållandet mellan N_b och N är okänt för de undersökta bestånden. Slutligen bör påpekas att ovanstående skattningar av antalet lekfiskar endast inkluderar köns mogna individer som uppehåller sig på lekområdena, och de omfattar således inte uppväxande individer som ännu inte köns mognat och som kan utgöra en stor andel av beståndets totala numerär.

Ur ett bevarandegenetiskt perspektiv kan skattningarna som erhållits av antalet genetiskt effektiva lekfiskar per år (N_b) förefalla oroväckande låga. Det är dock inte N_b som avgör hur snabbt inaveln ökar och genetisk variation förloras, utan motsvarande storhet per generation (N_e). För en art som öring, där generationerna överlappar och individerna ofta kan reproducera sig mer än en gång under livet, är den teoretiska relationen mellan N_b och N_e oklar. Vid en empirisk undersökning av havsöringsbestånd på Gotland befanns de genetiskt baserade skattningarna av N_e vara i genomsnitt 3-4 gånger större än motsvarande N_b -skattningar (Lundmark 2009), medan Charlier m.fl. (2012) visade att N_e var omkring två gånger större än N_b hos en öringpopulation i en Jämtländsk fjälltjärn. Således behöver mängden genetisk drift och inavel i Mjörns öringbestånd inte nödvändigtvis vara fullt så omfattande som de låga N_b -skattningarna indikerar.

Ett visst begränsat naturligt utbyte (genflöde) mellan lokala bestånd som utvecklats under liknande miljöbetingelser utgör dessutom en väl så viktig faktor som populationsstorleken för att motverka inavel och förlust av genetisk variation. Även av andra skäl än rent genetiska behövs ett visst utbyte av individer för att minska risken för lokala utdöenden. Därför är det viktigt att spridningsvägar i vattensystemen hålls öppna eller återskapas. Likaså bör

förvaltningen i Mjörn inriktas på att fortsätta arbetet med att återställa lämpliga lek- och uppväxthabitat vilket i förlängningen sannolikt kommer att resultera i att fler individer får möjlighet att reproducera sig framgångsrikt i vattendragen. För att bevara Mjörnöringens genetiska särprägel och lokala populationsstruktur bör däremot utsättningar av främmande öringstammar, samt förflyttningar av öring mellan vattendragen som mynnar i Mjörn undvikas.

Mjörnöringens ursprung

I samtliga analyser som redovisas ovan framträder ett ganska tydligt mönster vad avser dagens bestandsstruktur. Den vilda öringen i tillflödena till Mjörn bildar en distinkt grupp i jämförelse med öring från andra områden i Sverige, och det finns även genetiska skillnader inom Mjörn vilket visar att genflödet är begränsat mellan vattendragen. Vissa analyser indikerar också genetiska likheter mellan dagens vilda Mjörnöring och den havsvandrande öringen på västkusten. Ett mer överraskande resultat är att den odlade stammen i Ålanda avviker så markant från den vilda öringen som finns i sjön idag. Den odlade stammen påminner genetiskt mest om Gullspångsöringen, och denna likhet framstår som tydlig i samtliga analyser.

Vilken öring fanns då i Mjörn tiden innan vattenkraftsutbyggnaden och utsättningar av främmande öringstammar? Frågan är klart relevant för förvaltningen av dagens öringbestånd men tyvärr mycket svår att besvara, främst beroende på att utsättningshistoriken är så ofullständigt känd. Vi kan därför endast spekulera kring några tänkbara scenarier.

Ett möjligt sådant scenario är att öringen i Mjörn tidigare hade kontakt med havsvandrande öring (se avsnittet ”Laxfiskförekomst i Säveån – en historisk bakgrund”). Idag utgör kraftverket i Hedefors i Lerum ett definitivt vandringshinder, men enligt en tidigare utvärdering (Andersson 2005) kan åtminstone lax haft möjlighet att passera Hedefors innan kraftverket anlades under 1880-talet. Generellt kan man anta att om laxen kunde ta sig upp kunde även havsöringen göra det. I flertalet av våra laxälvar och åar når havsöringen lika långt upp som laxen, och ibland ännu längre i och med att öringen kan föredra mindre vattendragsavsnitt i källområdena. Enkla beräkningar (Bilaga 4) av hur

variationsgraden inom och mellan de aktuella bestånden förväntas förändras över tid givet vissa genetiskt effektiva beståndsstorlekar och tid av isolering visar att det inte förefaller orimligt att havsöringen tidigare kunde ta sig ända upp i Mjörn där den kan ha utgjort ett inslag i en gemensam population (eller metapopulation) med den sjövandrande öringen.

Eftersom Mjörn ligger under högsta kustlinjen utgjorde den förr en havsvik i Västerhavet och då förekom med all sannolikhet havsöring i området. I takt med landhöjningen försvårades passagen till och från havet, men den historiska dokumentation som finns gör det rimligt att anta att havsvandrande fisk kunde nå Mjörn in till 1800-talets slut, möjligen även i början på 1900-talet.

Samtidigt föreligger tydliga genetiska skillnader mellan öringen i Mjörn och havsöringen längs västkusten, betydligt större än motsvarande skillnader mellan havsöring och insjööring i närliggande Lygnernsystemet, där en liknande diskussion om graden av historisk reproduktiv kontakt har förts (Dellefors & Dannewitz 2007). Detta talar möjligen emot ovanstående scenario som skulle innebära tidigare förekomst av havsvandrande öring i Mjörn. Dock har möjligheten för havsöring att nå Mjörn med största sannolikhet varit begränsad under längre tid än i Lygnern-systemet, vilket gör att vi förväntar oss större genetiska skillnader mellan Mjörnöringen och den havsvandrande öringen, precis som resultaten antyder.

Som tidigare nämnts grundades den odlade stammen för drygt 40 år sedan med lekfisk från Ålandaån, och har sedan dess enligt uppgift hållits genetiskt isolerad. Den stora genetiska skillnaden mellan dagens odlade stam av öring och den vilda öringen i sjön kan ha flera orsaker. Den troligaste förklaringen förefaller dock vara att den lekfisk som fångades i Ålandaån 1969 hade ett stort inslag av Gullspångsgener, antingen beroende på inslag av den Gullspångsöring som sattes ut några år innan den odlade stammen grundades (se ovan), eller avkomma mellan utsatt Gullspångsöring och vild Mjörnöring. Det kan heller inte uteslutas att fler, odokumenterade utsättningar av Gullspångsöring skett i Mjörn under samma tidsperiod. Gullspångsöringen har länge varit en stam med erkänt snabb tillväxt som flitigt har använts som utsättningsmaterial i olika vatten, även utomlands (Bergman m.fl.1989).

Ett mindre sannolikt scenario, som dock inte helt kan uteslutas, är att den odlade stammen representerar ursprunglig Mjörnöring, trots att den inte liknar någon av de nutida vilda stammar som ingår i denna studie. I så fall kan det tidigare ha funnits två ”huvudtyper” av öring i sjön. Att påtagligt skilda öringbestånd kan samexistera i samma sjö framstår inte som helt omöjligt eftersom detta fenomen t.ex. förekommer i den närliggande Vänern där öringen från Klarälven och Gullspångsälven är påtagligt genetiskt olika (se t.ex. Figur 2 och 3, samt Bilaga 3). I så fall måste man dock förklara varför dagens öring i Ålandaån avviker så markant från den odlade stammen som sägs ha sitt ursprung från samma vattendrag.

En alternativ variant av samma scenario är att den odlade stammen är det enda som återstår av den ursprungliga Mjörnöringen. Detta förutsätter i så fall att dagens vilda öring är kraftigt påverkad av tidigare utsättningar med främmande öring. Åren innan den odlade stammen grundades genomfördes exempelvis utsättningar av ”dansk öring”. Mot ett sådant scenario talar dock det faktum att den stationära öringen i Valån, som inte borde ha påverkats av utsättningar i sjön av främmande öring, trots detta är genetiskt lik dagens vilda öringar i de övriga vattendragen. Samtidigt måste tilläggas att det råder vissa oklarheter kring hur länge och i vilken grad öringen uppströms vandringshindret i Valån varit reproduktivt isolerad. Mot detta scenario talar också tidigare studier som visar att utsättningar med ”dansk öring” i andra områden haft liten genetisk påverkan på vilda öringbestånd (Hansen m.fl. 1993, 1995).

Sammantaget antyder resultaten att den odlade stammen förmodligen har ett stort inslag av (för Mjörn) främmande Gullspångsöring, som enligt tillgänglig information sattes ut i sjön i slutet av 1960-talet. Om så är fallet är det tveksamt om den odlade stammen som idag finns på odlingen i Ålanda har ett bevarandegenetiskt värde. Dessutom är det sannolikt att stammen påverkats av odlingsselektion (domesticering) under flera generationer i fångenskap (t.ex. Rogell m.fl. 2012). Som nämnts ovan verkar det finnas få uppgifter om återfångster av fenklippta individer i sjön och i de tillrinnande vattendragen, vilket antyder att den odlade öringen har låg överlevnad i sjön efter utsättning.

För att säkert kunna dra rätt slutsatser angående både den vilda och odlade Mjörnöringens ursprung bör insamling och genetisk analys av ytterligare material från närliggande sjöar med storvuxen, förmodat ursprunglig öring (sjöarna Färgen, Ömmern och Sävåns vattensystem uppströms Mjörn) genomföras. Detta bör ske i kombination med genetisk analys av gamla öringfjäll från Mjörn i den mån sådana går att lokalisera, samt genom en närmare utredning av vilka öringstammar som satts ut i Mjörn, och i vilken omfattning. Fram till dess att den odlade stammens ursprung blivit ordentligt utrett bör inga utsättningar med denna stam ske.



Fin öringhane fångad i Mjörn. Foto: Dan Olofsson.

5 Erkännanden

Tack till Sara Bergek och Jens Olsson för kommentarer på en tidigare version av rapporten och till Anders Asp för hjälp med kartan. Studien har finansierats av Mjörns fiskevårdsområdesförening och Länsstyrelsen i Västra Götaland.

6 Referenser

- Andersson, M. (2005). Har laxen i Säveån passerat Hedefors? Rapport från länsstyrelsen i Västra Götalands län 2005:60.
- Araki H, Waples, R., Ardren, W., Cooper, B., Blouin, S. (2007). Effective population size of steelhead trout: influences of variance in reproductive success, hatchery programs, and genetic compensation between life-history forms. *Molecular Ecology* 16, 953-966.
- Bergman, W., Halvarson, J. & Larsson, M. (1989). Öringstammar i Sverige. Åtgärdsstudier för kompensation av fiskeskador. Vattenfall, 125 s.
- 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.
- Charlier, J., Laikre, L. & Ryman, N. (2012). Genetic monitoring reveals temporal stability over 30 years in a small, lake-resident brown trout population. *Heredity* (under tryckning).
- Dannewitz, J., Petersson, E., Dahl, J., Prestegard, T., Löf, A.-C. & Järvi, T. (2004). Reproductive success of hatchery-produced and wild-born brown trout in an experimental stream. *Journal of Applied Ecology* 41, 355–364.
- Degerman, E., Magnusson, K. & Sers, B. (2006). Beståndsstatus hos insjööringbestånd i södra Sverige. 11 s. Information från Svenskt Elfiskeregister, nr 1.
- Dellefors, C. & Dannewitz, J. (2007). Insjööringen i sjön Lygnern – härkomst, förekomst och återkomst. Rapport från länsstyrelsen i Västra Götalands län 2007:75.
- 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 (1984). Bevarande av de svenska fiskbeståndens genetiska resurser. Rapport 1984-09-12, 98 s.
- Goudet, J. (1995). FSTAT (Version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* 86, 485–486.
- Hansen, M.M., Loeschcke, V., Rasmussen, G. & Simonsen, V. (1993). Genetic differentiation among Danish brown trout (*Salmo trutta*) populations. *Hereditas* 118, 177-185.
- Hansen, M.M., Hynes, R.A., Loeschcke, V. & Rasmussen, G. (1995). Assessment of the stocked or wild origin of anadromous brown trout (*Salmo trutta* L.) in a Danish river system, using mitochondrial DNA RFLP analysis. *Molecular Ecology* 4, 189-198.
- Hendry, A.P., Wenburg, J.K., Bentzen, P., Volk, E.C. & Quinn, T.P. (2000). Rapid evolution of reproductive isolation in the wild: evidence from introduced salmon. *Science* 290, 516-518.
- Kalinowski, S.T., Manlove, K.R. & Taper, M. (2007). ONCOR: a computer program for genetic stock identification. Montana State University.
- Lindgren, B. (1987). Sävåns laxfiske. Sportfiskarna, 50 s.
- Lundmark, B. (2009). Populationsgenetisk analys av öring (*Salmo trutta*) från gotländska vattendrag. Examensarbete i biologi (45hp), Institutionen för biologisk grundutbildning och Institutionen för ekologi och evolution, Uppsala universitet. 38 pp.
- 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.
- 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.
- Pritchard, J., Stephens, M. & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945–959.

Rogell, B., Dannewitz, J., Palm, S., Petersson, E., Dahl, J., Prestegard, T., Järvi, T. & Laurila, A. (2012). Strong divergence in trait means but not in plasticity across hatchery and wild populations of sea-run brown trout *Salmo trutta*. *Molecular Ecology* 21, 2963-2976.

Schneider, S., Roessli, D. & Excoffier, L. (2000). ARLEQUIN: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Lab, Dept. of Anthropology, University of Geneva.

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.

Wang, J. & Caballero, A. (1999). Developments in predicting the effective size of subdivided populations. *Heredity* 82, 212-226.

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.

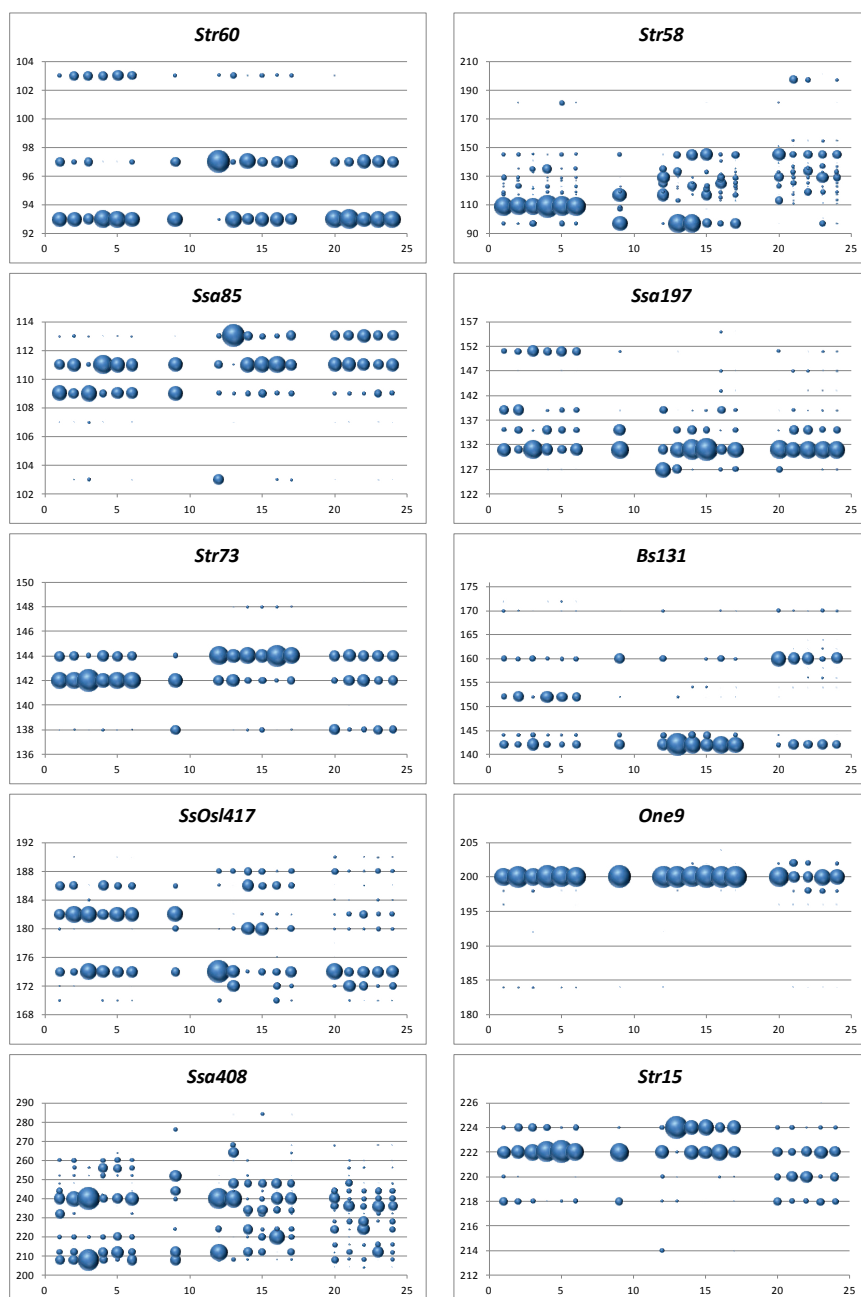
Bilaga 1.

Övriga stickprov av öring som i varierande omfattning använts som referensmaterial i analyser av öringen från Mjörn. Stickproven består i nästan samtliga fall av öringar från flera årsklasser. Observera att "resident/sjövandrande" används för samtliga bestånd som inte är havsvandrande, även om beståndet i fråga är helt stationärt. I tabellen anges även om den analyserade fisken är av odlat eller vilt ursprung, samt förväntad heterozygositet (H_e) och genomsnittligt antal genvarianter per mikrosatellit (Antal alleler).

Vattendrag/lokal	Region	Livshistoria	Ursprung (vild/odlad)	Stickprovstorlek	H_e	Antal alleler
Mörrumsån	Blekinge	Anadrom	Vild	70	0,69	7,9
Jörlandaån	Bohuslän	Anadrom	Vild	48	0,70	8,0
Norumsån	Bohuslän	Anadrom	Vild	24	0,71	6,6
Gysjöbäcken	Dalarna	Resident/sjövandr.	Vild	70	0,66	6,8
Hundtjärnsbäcken	Dalarna	Resident/sjövandr.	Vild	44	0,67	5,3
Lurån	Dalarna	Resident/sjövandr.	Vild	189	0,53	4,9
Sångån	Dalarna	Resident/sjövandr.	Vild	56	0,63	5,7
Gartarveån	Gotland	Anadrom	Vild	30	0,69	7,2
Ireån	Gotland	Anadrom	Vild	30	0,68	6,7
Lummelundaån	Gotland	Anadrom	Vild	27	0,68	6,6
Själsoån	Gotland	Anadrom	Vild	30	0,70	7,6
Fälån	Halland	Anadrom	Vild	109	0,71	8,7
Fälån (biflöde)	Halland	Anadrom	Vild	39	0,65	6,3
Ätran (Svenljunga)	Västergötland	Resident/sjövandr.	Vild	126	0,58	5,2
Dalälven-HBF	Norduppland	Anadrom	Odlad	24	0,71	6,2
Dalälven-VBF	Norduppland	Anadrom	Odlad	48	0,70	6,6
Kävlingeån	Skåne	Anadrom	Vild	23	0,72	7,7
Åvaån	Sörmland	Anadrom	Vild	64	0,64	5,5
Åvaån-Gälö	Sörmland	Anadrom	Odlad	47	0,69	7,1
Gullspång-2005	Vänern	Resident/sjövandr.	Vild	14	0,69	5,3
Gullspång-2010	Vänern	Resident/sjövandr.	Vild	52	0,64	5,7
Gullspång-1960	Vänern	Resident/sjövandr.	Vild	23	0,60	4,6
Gullspång-2005	Vänern	Resident/sjövandr.	Odlad	16	0,59	4,5
Gullspång-2009	Vänern	Resident/sjövandr.	Odlad	51	0,60	5,6
Klarälven-2000	Vänern	Resident/sjövandr.	Vild	23	0,63	6,0
Klarälven-2009	Vänern	Resident/sjövandr.	Vild	16	0,65	5,1
Klarälven-1968	Vänern	Resident/sjövandr.	Vild	32	0,62	5,7
Klarälven-2009	Vänern	Resident/sjövandr.	Odlad	40	0,56	4,5
Gisslebäcken	Västergötland	Resident/sjövandr.	Vild	171	0,63	6,4
Ryabäcken	Västergötland	Resident/sjövandr.	Vild	74	0,55	5,4
Storån	Västergötland	Resident/sjövandr.	Vild	107	0,62	5,4
Ularåsbäcken	Västergötland	Resident/sjövandr.	Vild	170	0,63	6,6
Getåbäcken	Östergötland	Anadrom	Vild	10	0,68	5,1
Kolmårdsbäcken	Östergötland	Anadrom	Vild	10	0,64	4,2
Pjältån	Östergötland	Anadrom	Vild	10	0,62	4,4
Svintunaån	Östergötland	Anadrom	Vild	10	0,67	5,5
Torshagsån	Östergötland	Anadrom	Vild	10	0,68	4,9
Totalt				1937		

Bilaga 2.

Observerade allelfrekvenser i de tio analyserade mikrosatelliterna åskådliggjorda med s.k. bubbeldiagram. På y-axeln anges de aktuella allelvarianternas längd (antalet DNA-baspar) medan storleken på respektive "bubbla" anger den relativa frekvensen. Stickproven är ordnade i fyra grupper enligt följande (från vänster till höger): Gullspång (vilda från 2005, 2010, 1960, odlade från 2005 och 2009, samt medelvärde över samtliga), odlingsstammen i Mjörn (endast ett sammanslaget stickprov), vild öring från Mjörn (Söabäcken, Valån, lekfisk från Ålandaån, Ålandaån, Östadsbäcken, samt medel över samtliga) och havsöring från västkusten (Säveån, Jörlandaån, Norumsån, Fälån samt medel över samtliga).



Bilaga 3.

Parvisa jämförelser, kvantifierade med F_{ST} (= andelen av totala genetiska variationen som består av allelfrekvensskillnader mellan stickproven), mellan samtliga stickprov som ingår i studien: F_{ST} ovan diagonalen och motsvarande P-värden under diagonalen. Som jämförelse har även ett urval av stickprov från västkusten och Vänern inkluderats. Jämförelser inom samma område (Mjörn, västkust resp. Vänern) är markerade med färgade fyrkanter. Se Tabell 1 och Bilaga 1 för ytterligare information om de olika stickproven.

	Mjörmodling-2011	Mjörmodling-2010	Säveån-2011	Säveån-2010	Söbäckens-2011	Söbäckens-2010	Valån nedre-2011	Valån nedre-2010	Valån övre-2011	Valån övre-2010	Ålandaån-lekfisk	Ålandaån	Östad nedre-2011	Östad nedre-2010	Östad övre-2011	Östad övre-2010	Jörlandaån	Fälån	Gullspång-2010	Gullspång-1960	Karälven-2009	Karälven-1968
Mjörmodling-2011		0,031	0,121	0,127	0,218	0,174	0,257	0,133	0,253	0,236	0,115	0,097	0,133	0,207	0,192	0,166	0,114	0,077	0,079	0,103	0,130	0,157
Mjörmodling-2010	NS		0,083	0,096	0,173	0,144	0,240	0,140	0,228	0,224	0,110	0,084	0,093	0,176	0,143	0,126	0,113	0,070	0,072	0,078	0,123	0,150
Säveån-2011	*	*		0,007	0,153	0,119	0,164	0,132	0,169	0,151	0,110	0,098	0,075	0,168	0,096	0,111	0,056	0,035	0,116	0,145	0,079	0,112
Säveån-2010	*	*	NS		0,153	0,111	0,179	0,156	0,191	0,170	0,120	0,103	0,080	0,178	0,104	0,134	0,049	0,041	0,124	0,151	0,073	0,122
Söbäckens-2011	*	*	*	*		0,030	0,257	0,210	0,233	0,233	0,154	0,162	0,115	0,196	0,133	0,119	0,171	0,123	0,174	0,185	0,176	0,181
Söbäckens-2010	*	*	*	*	NS		0,233	0,162	0,206	0,201	0,120	0,133	0,091	0,145	0,117	0,109	0,130	0,092	0,144	0,157	0,143	0,152
Valån nedre-2011	NS	NS	NS	NS	NS	NS		0,131	0,017	0,035	0,163	0,145	0,159	0,232	0,231	0,184	0,157	0,137	0,184	0,177	0,133	0,156
Valån nedre-2010	*	*	NS	NS	*	NS	NS		0,047	0,036	0,103	0,116	0,106	0,158	0,209	0,142	0,112	0,086	0,122	0,110	0,106	0,106
Valån övre-2011	*	*	*	*	*	*	NS	NS		0,003	0,124	0,134	0,152	0,178	0,221	0,168	0,155	0,136	0,197	0,205	0,125	0,129
Valån övre-2010	*	*	*	*	*	*	NS	NS	NS		0,126	0,134	0,141	0,164	0,192	0,155	0,130	0,121	0,178	0,202	0,108	0,114
Ålandaån-lekfisk	*	*	*	*	*	*	NS	NS	*	*		-0,002	0,044	0,078	0,107	0,068	0,099	0,064	0,124	0,163	0,097	0,114
Ålandaån	*	*	*	*	*	*	NS	*	*	*	NS		0,053	0,089	0,108	0,083	0,101	0,068	0,107	0,142	0,095	0,127
Östad nedre-2011	*	*	*	*	*	*	NS	NS	*	*	*	*	0,030	0,031	0,025	0,025	0,052	0,046	0,098	0,133	0,095	0,121
Östad nedre-2010	*	*	*	*	*	*	NS	NS	*	*	*	*	NS	0,090	0,057	0,057	0,124	0,110	0,156	0,210	0,170	0,170
Östad övre-2011	*	*	*	*	*	*	NS	NS	*	*	*	*	NS	NS	0,033	0,033	0,092	0,091	0,127	0,206	0,147	0,160
Östad övre-2010	*	*	*	*	*	*	NS	NS	*	*	*	*	NS	NS	NS	0,114	0,114	0,093	0,103	0,159	0,141	0,139
Jörlandaån	*	*	*	*	*	*	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	0,039	0,039	0,117	0,146	0,064	0,097
Fälån	*	*	*	*	*	*	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	0,095	0,110	0,067	0,094
Gullspång-2010	*	*	*	*	*	*	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	0,058	0,120	0,148	
Gullspång-1960	*	*	*	*	*	*	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	0,153	0,186
Karälven-2009	*	*	*	*	*	*	NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	0,006
Karälven-1968	*	*	*	*	*	*	NS	NS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	NS

* = P<0,05; NS = ej statistiskt säkerställd skillnad

Bilaga 4.

För att närma sig frågan om öringen i Mjörn tidigare kan ha haft kontakt med havsvandrande öring har några enklare beräkningar gjorts. Det bör påpekas att resultaten blir osäkra eftersom värdena på många ingående parametrar är okända.

Förlust av genetisk variation hos Mjörnöringen?

Mjörnöringens (Valån och odlingsstammen exkluderade) genetiska variationsgrad mätt som förväntad heterozygositet är idag ca 0,65. Motsvarande värde för havsvandrande öring längs angränsande kusten generellt (baserat på stickprov från Norumsån, Jörlandaån, Sävån och Fälån) är ca 0,71. Om vi antar att generationstiden för Mjörnöringen är 4,6 år (jämför Dellefors & Dannewitz 2007), har det förflutit ca 28 generationer sedan 1880-talet då det första kraftverket anlades i Hedefors (Andersson 2005). Framstår det som rimligt att Mjörnöringen och den havsvandrande öringen innan vandringshindret uppfördes kan ha tillhört samma population med likartad heterozygositet?

Den förväntade minskningen i heterozygositet från en generation till nästa till följd av genetisk drift i en reproduktivt isolerad population sammanfattas med följande formel:

$$H_{t+1} = H_t - H_t(1/2N_e),$$

där H anger heterozygotigrad och N_e är den effektiva storleken per generation. Utifrån denna formel kan den förväntade förlusten i heterozygositet över ett visst tidsintervall beräknas iterativt. För att heterozygositeten ska minska från 0,71 till 0,65 under 28 generationer i ett hypotetiskt (reproduktivt isolerat) bestånd krävs en effektiv populationsstorlek (N_e) av cirka 150. Våra skattningar av Mjörnöringens (Ålandaån, Söabäcken och Östadsbäcken) nutida effektiva storlekar (N_b per år) varierar mellan 7 och 55 per lokal (Tabell 1). För att erhålla skattningar av den genetiskt effektiva storleken per generation för varje vattendrag multiplicerades det harmoniska medelvärdet av N_b för de ingående årsklasserna i respektive vattendrag med 3,5 respektive 2 (baserat på empiriska resultat för Gotländsk havsöring respektive Jämtländsk insjööring; Lundmark 2009, Charlier m.fl.

2012). För att vidare uppskatta totala N_e för samtliga populationer summerades därefter de tre vattendragens N_e -värden, vilket gav ett totalt N_e för hela Mjörn på 197 (med faktor 3,5) respektive 113 (med faktor 2) – värden som båda ligger relativt nära det ovan teoretiskt framräknade $N_e = 150$. Att summera effektiva storlekar för delbestånd i ett populationssystem för att skatta den effektiva storleken av totalbeståndet utgör en godtagbar approximation under vissa antaganden som framstår som realistiska för öringen i Mjörn (bl.a. att genflödet inte är helt försumbart och att det sker i samtliga riktningar; Wang & Caballero 1999).

Uppkomst av genetiska allelfrekvensskillnader mellan Mjörnöring och havsöring?

Om vi antar att Mjörnöringen och den havsvandrande öringen tidigare tillhörde samma population, är det då även rimligt att den genetiska skillnad (de olika allelfrekvenser) vi idag observerar mellan bestånden kan ha uppstått sedan kraftverken uppfördes i Hedefors? Under antaganden om samma generationstid (4,6 år) och effektiv populationsstorlek för Mjörnöringen ($N_e = 113-197$) som ovan, samt att den havsvandrande öringen under perioden haft en betydligt större genetiskt effektiv storlek än Mjörnöringen, förväntas genfrekvensskillnaden (mätt som G_{ST} skattad med formler under punkt 27 i Hendry m.fl. 2000) uppgå till mellan 0,018 (vid $N_e = 197$) och 0,030 (vid $N_e = 113$) efter 28 generationer av fullständig isolering. Dessa teoretiskt framräknade värden är av samma storleksordning som dagens observerade allelfrekvensskillnad mellan samtlig Mjörnöring och havsöringen längre nedströms och i närliggande vattendrag ($G_{ST} = 0,029$).

Även om vi utifrån ovanstående beräkningar inte kan bevisa att Mjörnöringen och den havsvandrande öringen tidigare haft kontakt, antyder dessa beräkningar ändå att det inte framstår som osannolikt att de skillnader i heterozygotitet och genfrekvenser vi idag ser mellan den havsvandrande öringen och Mjörnöringen kan ha uppstått under de generationer som passerat sedan vandringshindret i Hedefors uppfördes.

