



LÄNSSTYRELSEN  
VÄSTRA GÖTALANDS LÄN

Rapport 2007:75

# Insjööringen i sjön Lygnern – härkomst, förekomst och återkomst

Biologisk återställning i kalkade vatten



Rapport 2007:75  
ISSN 1403-168X

Författare: Claes Dellefors, Aquaticus och Johan Dannewitz, Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium  
Omslagsfoto: Andreas Bäckstrand

Utgivare: Länsstyrelsen i Västra Götalands län, vattenvårdsenheten.  
Adress: Ekelundsgatan 1, 403 40 Göteborg  
Telefon: 031-60 50 00

*Rapporten ingår i projektet Biologisk återställning i Rolfsåns vattensystem, [www.rolfsan.se](http://www.rolfsan.se).  
Beställ från [www.o.lst.se](http://www.o.lst.se) under Publikationer/Rapporter.*

# **Insjööringen i sjön Lygnern – härkomst, förekomst och återkomst**

Biologisk återställning i kalkade vatten



LÄNSSTYRELSEN  
VÄSTRA GÖTALANDS LÄN

Rapport 2007:75



Länsstyrelsens förord .....	3
Sammanfattning.....	4
Inledning.....	5
Teoretisk bakgrund.....	6
Öringens livshistorier.....	6
Anpassning till hemmiljön .....	7
Genetiska studier av populationsstruktur .....	8
Vattenkraftutbyggnadens påverkan.....	9
Material och metoder .....	10
DNA-studien.....	11
Statistiska metoder.....	12
Genetisk diversitet .....	12
Genetiska skillnader mellan spatiala och temporala stickprov.....	12
Skattningar av effektiva populationsstorlekar .....	13
Insjööringens historiska kontakter med havsvandrande öring.....	13
Resultat.....	14
Jämförelser mellan elfisken.....	14
Genetiska resultat.....	16
Variationsgrad inom stickprov .....	16
Genetiska skillnader mellan stickprov .....	16
Analyser av effektiva populationsstorlekar ( $N_e$ ) .....	17
Diskussion.....	17
Insjööringens historiska kontakter med havsvandrande öring.....	19
Erkännande .....	21
REFERENSER .....	21
APPENDIX.....	24



## Länsstyrelsens förord

Inom ramen för kalkningens effektuppföljning följs utvecklingen av öringbestånd i ett stort antal vattendrag i länet genom elfiske. Dessa undersökningar har visat att bestånden av insjööring gått kraftigt tillbaka i hela länet. Utvecklingen skiljer sig markant från den positiva utveckling som bestånden av havsöring haft. Undantagen utgörs av insjööringen i Vänern och Vättern. Det är dock inte enbart i Västra Götalands län som insjööringbestånden gått tillbaka. Enligt en sammanställning som genomfördes av Fiskeriverkets elfiskeregister har insjööringbestånden i Södra Sverige halverats under perioden från 1980 talet och fram till idag. Detta trots att vatten- och fiskevårdande insatser samt större hänsyn i skogsbruket generellt varit gynnsam för vattendragsfaunan.

För att få en ökad förståelse om problematiken för insjööring valde Länsstyrelsen att genomföra en studie som syftade till att öka kunskapen om öringbeståndet i sjön Lygnern.

Resultaten från studien skall användas för att kunna planera och prioritera lämpliga åtgärder.

Författarna svarar för rapportens innehåll varför detta inte kan åberopas som Länsstyrelsens ståndpunkt.

*Andreas Bäckstrand*

# Insjööringen i sjön Lygnern

## – härkomst, förekomst och återkomst

Claes Dellefors; Aquaticus

Johan Dannewitz; Fiskeriverkets Sötvattenslaboratorium

### Sammanfattning

Denna studie visar att det vandrande beståndet av insjööring i sjön Lygnern är mycket litet och att dess existens är hotad. Studien visar även att den genetiska variationen uppströms vandringshindren är låg och att öringpopulationerna i biflödena till Storån sannolikt är mer eller mindre stationära och har ett begränsat genutbyte. Havsöringpopulationen nedströms vattenkraftverket vid Ålgårda uppvisar hög genetisk variation helt i paritet med andra undersökta havsöringbestånd. Den låga variationen uppströms Ålgårda beror troligtvis på vattenkraftutbyggnaden i området. Den uppströmslevande öringen isolerades från öringen nedströms vilket innebar att genflödet från havsvandrande öring upphörde. Dessutom innebar isoleringen att beståndet uppströms kraftverket genetiskt sett blev mindre vilket resulterat i en påtaglig förlust av genetisk variation. När sedan fler vattenkraftverk anlades, minskade populationsstorlekarna ytterligare och variationen minskade än mer. Sannolikt har även annan påverkan såsom försurning minskat numerären och därmed också den genetiska variationen.

Klimatförändringar med ökande temperaturer har sannolikt försämrat nyrekryteringen, premierat ett stationärt levnadssätt och gynnat arter som karpfisk och gädda. Med låg genetisk variation som försvårar anpassningen till de nya miljöbetingelserna har insjööringen hamnat i en negativ, nedåtgående spiral, där populationerna successivt blir mindre och den genetiska variationen lägre. Skillnaden i genetisk variation kan vara en anledning till att man ser en kraftig nedgång i insjööringbestånden jämfört med havsöringbestånden.

För att vända den nedåtgående trenden, med färre vandrande öringar och minskad genetisk variation, krävs fler öringar med nya genetiska anlag. Enklast åstadkoms detta genom att låta vandrande öringar komma förbi kraftverket vid Ålgårda. Detta förslag är inte speciellt kontroversiellt eftersom vandringshindren är onaturliga och både lax och havsvandrande öring tidigare vandrade långt upp i systemet. Dessutom fanns det förmodligen ett naturligt genflöde mellan insjööring och havsvandrande öring innan kraftverksexploateringen. Med enklare beräkningar, baserade på realistiska ingångsvärden, har vi visat att den observerade genetiska skillnaden mellan insjööring och havsvandrande öring mycket väl kan ha uppstått under de få generationer som förflutit sedan kraftverket byggdes. Dessutom är det samma genvarianter som dominerar både uppströms och nedströms kraftverket, medan de ovanliga genvarianterna saknas uppströms



kraftverket, vilket också antyder att de båda öringmorferna har ett gemensamt ursprung inte alltför lång tid tillbaka.

En uppenbar åtgärd är att transportera havsöringar upp i ett eller flera biflöden. Man skulle därigenom öka tätheterna av ungar och få en större andel vandrande individer. Att sätta ut odlad öring där föräldrafiskarna fångats i området är inget alternativ. Lefiskarna är redan idag få och man skulle minska den genetiska variationen ytterligare genom att ännu färre föräldrafiskar skulle stå för större delen av reproduktionen. För att minska dödligheten hos den vandrande öringen gäller det att minska andelen biotoper i vattendraget som gäddor trivs i. I Lygnern bör provfisken ske för att se om kraftiga förändringar skett i artsammansättningen. Man skulle kanske genom ett selektivt fiske kunna förbättra öringens konkurrenskraft och därmed också dess möjligheter att överleva i området.

## Inledning

Under 1900-talet minskade förekomsten av lax och öring kraftigt genom att flottledsrensningar, försurning och nedsmutsning minskade fiskens överlevnad och kraftverksutbyggnaden försvårade dess möjlighet att komma upp till sina lekplatser. För att kompensera för detta inleddes kompensationsutsättningar av laxfisk, kalkning av sjöar och byggande av fiskvägar. Kontrollprogram i vattendragen upprättades för att utvärdera kalkningens effekter och för att kontrollera statusen på skyddsvärda fiskbestånd. På svenska västkusten har kalkningen haft en stark positiv effekt och de flesta havsöringbestånd har haft en god utveckling de senaste trettio åren. Samma positiva effekt är däremot inte synlig hos de stationära öringpopulationerna som tycks förbli på samma, ofta väldigt låga nivåer, trots att vattenkvalitén har förbättrats. Den mest negativa populationsutvecklingen av öringens former (morfer) har dock vandrande insjööringbestånd haft, som efter en inledande förbättring i början av 80-talet nu minskat. Elfiskeresultat har visat att i stort sett alla bäckar till sjöar med vandrande öringbestånd har tätheterna minskat de senaste två decennierna (Fiskeriverket, Svenskt elfiskeregister).

Ett bra exempel på ovan beskrivna förhållanden utgör Rolfsåns vattensystem. I detta vattensystem finns tre former av öring; havsöring, insjööring och stationär öring. Tidigare uppfattades dessa som separata arter medan man nu betraktar dem som en plasticitet inom "arten". Lax och havsöring kunde tidigare fritt vandra från havet, upp till sjön Lygnern och vidare upp i Storån och dess båda grenar, Nolån och Sörån. År 1895, innan kraftverksutbyggnaden, var tillgången på lax och öring god i vattensystemet och båda arterna vandrade förbi dåvarande dammarna i Bosgården, enligt dåvarande fiskeritjänstemannen Filip Trybom (Trybom, 1895). År 1918 byggdes det första kraftverket vid Ålgårda som omöjliggjorde vandring från havet till sjöarna uppströms och lekplatserna i de ovanliggande vattendragen.

Öringbeståndet i Lygnern har sannolikt minskat sedan dess men var ännu ganska stort under 1950-talet. Fångsterna från den tiden uppskattas till 3 200 kg årligen (Alander 1961). År 1959 byggdes kraftstationen vid Bosgården, en knapp mil uppströms Lygnern.

Kraftstationen minskade öringens lekområden radikalt (~90%), dels genom att hindra vandrande öring att komma till lekområden uppströms och dels genom att stora områden med fina lekområden nedströms, tidvis torrlades. Fångsterna av öring i sjön sjönk därefter kraftigt och var vid 80-talets början ca 100 kg (Henrikson & Halldén 2000).

En bidragande orsak till den kraftiga nedgången är sannolikt försurningen. Flera undersökningar under 70-talen visar kraftig påverkan av vattenmiljöerna på såväl fysikalisk-kemiska parametrar som på växt- och djurliv (Henrikson & Halldén 2000 och referenser däri). I slutet av 1970-talet inleddes kalkningar och vattenkemin har efter det förbättrats och antas vara i paritet med den som rådde vid 50-talet. Även provtagning av bottenfaunan påvisar numera ingen eller obetydlig påverkan av försurning (Henricsson, 2007).

År 1995 gjordes en fiskväg förbi Bosgårdens kraftverk och även en förbi Apelnäs kraftverk, som ligger ytterligare någon mil uppströms, för att förbättra insjööringens möjligheter att nå sina gamla lekplatser. Dessutom har odlade öringungar, av lokal stam, satts ut i de övre delarna av systemet för att prägla dem att återkomma som vuxna till dessa områden. Elfiskena uppströms Bosgården antyder dock att utsättningarna och fiskvägarnas framgång för att förbättra populationen varit mycket begränsad och att insjööringen i Lygnern inte ökat utan snarare fortsatt att minska.

Detta projekt syftar till att beskriva Lygnernöringens nuvarande status, försöka förklara varför stammen tycks minska och att föreslå åtgärder för att den åter ska öka.

## Teoretisk bakgrund

### Öringens livshistorier

Öring (*Salmo trutta*), finns i många olika miljöer (Jonsson, 1985, Klemetsen et al, 2003), och den skiljer sig utseendemässigt och beteendemässigt i de olika miljöerna. Arten började kolonisera Norden efter det att inlandsisen drog sig tillbaka för ca 10 000 år sedan. Kolonisationen anses komma åtminstone från två distinkt skilda områden (Marin et al, 1999). Den efterföljande landhöjningen gjorde att öringen delades upp i geografiskt skilda populationer vilka anpassade sig till sina respektive miljöer. Även egenskapen att återvända till den plats man föddes på för att reproducera sig, som flera laxfiskar har, har gjort att nya populationer uppkommit över tiden. Det har t om. visat sig att en sjö eller ett vattendrag kan hysa flera populationer med begränsat genutbyte (Ryman et al 1979, Ferguson & Mason 1981, Carlsson et al 1999). Samtidigt kan öring från samma population ha en mängd olika utseenden och beteenden. Det finns populationer som innefattar allt från småväxta öringar som lever hela sitt liv i ett biflöde till individer som vandrar vidare till floder, sjöar eller ut i havet för att senare återkomma och leka på gemensamma lekplatser (Jonsson, 1985). Vinsten i att vandra är att man kan öka sin storlek och därmed

öka sin reproduktiva framgång genom att byta miljö. Kostnaden för migrationen, förutom själva energiåtgången av förflyttningen, är ökad predationsrisk.

I vissa havsöring- och insjööringpopulationer finns små hannar som könsmognar tidigt och lever hela livet i vattendraget (Dellefors och Faremo, 1988). Dessa småhannar deltar i leken med stora vandrande öringar, genom att störta fram och befrukta en del av rommen. I olika havsöringpopulationer kan förekomsten variera alltifrån att huvuddelen av hannarna väljer att könsmogna tidigt till att beteendet saknas helt (L'abée-Lund et al., 1990). Där beteendet finns är det ofta en gradvis förändring vilket innebär att det långt nedströms är få hannar som könsmognar tidigt. Andelen tidigt könsmogna individer ökar sedan ju längre upp i vattendraget man kommer (Bohlin et al 2001). I de övre delarna könsmognar även honor vid relativt låg ålder och storlek som en anpassning till att vandrande fiskar mer sällan kommer så långt upp i vattendraget. Andelen tidigt könsmogna individer skiljer sig också mellan år, goda förhållanden i ån medför högre tillväxt och en högre andel som könsmognar tidigt. Det finns dock inget tydligt samband mellan andelen tidigt könsmogna individer och tillväxtbetingelserna, när man jämför olika vattendrag. (Dellefors opubl, Bohlin et al 1994, Jonsson et al 2001).

I ett experiment från ett värmländskt insjööringbestånd (Olsson & Greenberg, 2004) undersöktes öringen m a p täthet, storlek och benägenheten att vandra. Nedströms i vattendraget var öringen liten, levde tätt och en stor andel vandrade till sjön. Dessutom fanns få äldre individer (> 2 år) på sträckan. Uppströms rådde motsatsen, de levde glest och var därför stora och få vandrade till sjön. Dessutom var äldre öringar vanliga på sträckan. I experimentet flyttades öringar reciprokt. Ett antal öringar som levde långt nedströms flyttades långt uppströms och tvärtom, utan att förändra de ursprungliga tätheterna. Resultatet blev att de som flyttats uppströms växte snabbare och vandrade i lägre utsträckning, medan de som flyttats nedströms växte sämre och vandrade mer.

Det verkar alltså finnas en genetisk komponent som bestämmer hur stor andel som stannar kvar respektive migrerar, men också individuella "val" beroende på individens status och var den befinner sig i vattendraget.

## Anpassning till hemmiljön

I ett experiment (Dannewitz & Dahl, manus) fångades havsöringar i vattendrag, från vardera väst-, syd- och ostkusten. Den befruktade rommen från respektive å placerades i en fiskodling. Efter kläckningen placerades avkommor från de olika öringpopulationerna i fisktomma bäckar på vardera väst-, syd- och ostkusten. Efter några månader studerades överlevnaden och tillväxten på respektive grupp i de tre bäckarna. I korthet visade det sig att respektive öringstam klarade sig bäst i det område de kom från, vilket visar att de olika öringstammarna är anpassade till sina hemmiljöer. Andra exempel på lokala

anpassningar är att havsöringen i södra Östersjön är mer långvandrande och leker senare och vid större storlek jämfört med den på västkusten (Svärdsson & Fagerström, 1982). Det finns också skillnader i fysiologiska karaktärer påvisade mellan dem (Sundell et al, 1998). Ett annat starkt indicium på att populationer är lokalt anpassade, är att utsättningar av odlad laxfisk oftast lyckas bättre om föräldrarna till den odlade fisken kommer från det vattendrag som utsättningen sker i.

## Genetiska studier av populationsstruktur

Det har använts en rad olika metoder för att studera genetiska skillnader mellan populationer. Tidigare har enzyમેlektrofores använts och senare mikrosatelliter. Dessa genetiska markörer är lämpliga för populationsgenetiska undersökningar då man jämför frekvenser av olika genvarianter (alleler) mellan populationer. Ofta upptäcker man dessutom populations specifika alleler, d.v.s. varianter som bara förekommer i en population. Om det visar sig att allelfrekvenserna skiljer sig mellan populationerna tyder det på att genflödet mellan populationerna är begränsat. Markörerna anses vara selektivt neutrala vilket innebär att de inte påverkar individens framgång och därför inte är utsatta för selektion. Eventuella skillnader i allelfrekvenser mellan populationer har uppstått genom så kallad genetisk drift, vilket är en slumpmässig process där allelfrekvenserna förändras över tid p.g.a. att ett begränsat antal individer i populationen för vidare sina gener till nästkommande generationer. Markörernas neutrala natur innebär att eventuella skillnader mellan populationer inte nödvändigtvis speglar skillnader hos funktionella egenskaper som t.ex. tillväxt eller morfologi. I en situation där genflödet mellan två populationer är begränsat finns dock möjligheten för dessa att utveckla populations specifika särdrag (anpassningar), och flera studier antyder att populationer ofta är anpassade till sin hemmiljö (se ovan). Det finns således ofta ett samband mellan graden av genetisk skillnad i dessa markörgener och graden av anpassning till miljön.

Begreppet "effektiv populationsstorlek" (förkortas  $N_e$ ) dyker ofta upp i populationsgenetiska sammanhang, och är mycket användbart då man försöker karakterisera en population genetiskt i bevarandesyfte. Mängden genetisk drift, dvs hur fort genfrekvenserna förändras från generation till generation, samt förlusten i genetisk variation förväntas öka ju mindre populationen är. Det är dock inte det absoluta antalet fiskar i populationen som avgör populationens storlek. Istället är det den effektiva storleken som påverkar processer som genetisk drift och inavel. I en population med lika många hannar som honor, där alla lekfiskar får lika många ungar, är  $N_e$  lika med antalet lekfiskar. Den reproduktiva framgången varierar ofta kraftigt mellan individer.  $N_e$  är därför i praktiken ofta betydligt mindre än den verkliga populationsstorleken. Som exempel kan nämnas en population som består av 99 honor och 1 hane. Trots att alla honor får lika många ungar är den effektiva populationsstorleken endast  $N_e = 4$ . Anledningen är att samtliga avkommor är hel- eller halvsyskon vilket bland annat leder till kraftig inavel i nästa generation. Från genetiska data går det

att indirekt skatta den effektiva storleken på en population. En metod bygger på att man studerar variationen i genfrekvenser mellan årsklasser. I små populationer blir svängningarna i genernas frekvens större än i en stor population, och genom en sedan tidigare fastlagt formel går det att skatta den effektiva storleken. Om man från någon annan studie av samma art vet hur mycket mindre  $N_e$  är jämfört med det faktiska antalet reproduktiva individer kan man gå vidare och uppskatta antalet lekfishar i populationen. Tidigare studier av laxfiskar visar att den effektiva storleken är ca 3 gånger lägre än det faktiska antalet reproducerande individer (Dannewitz et al, 2004).

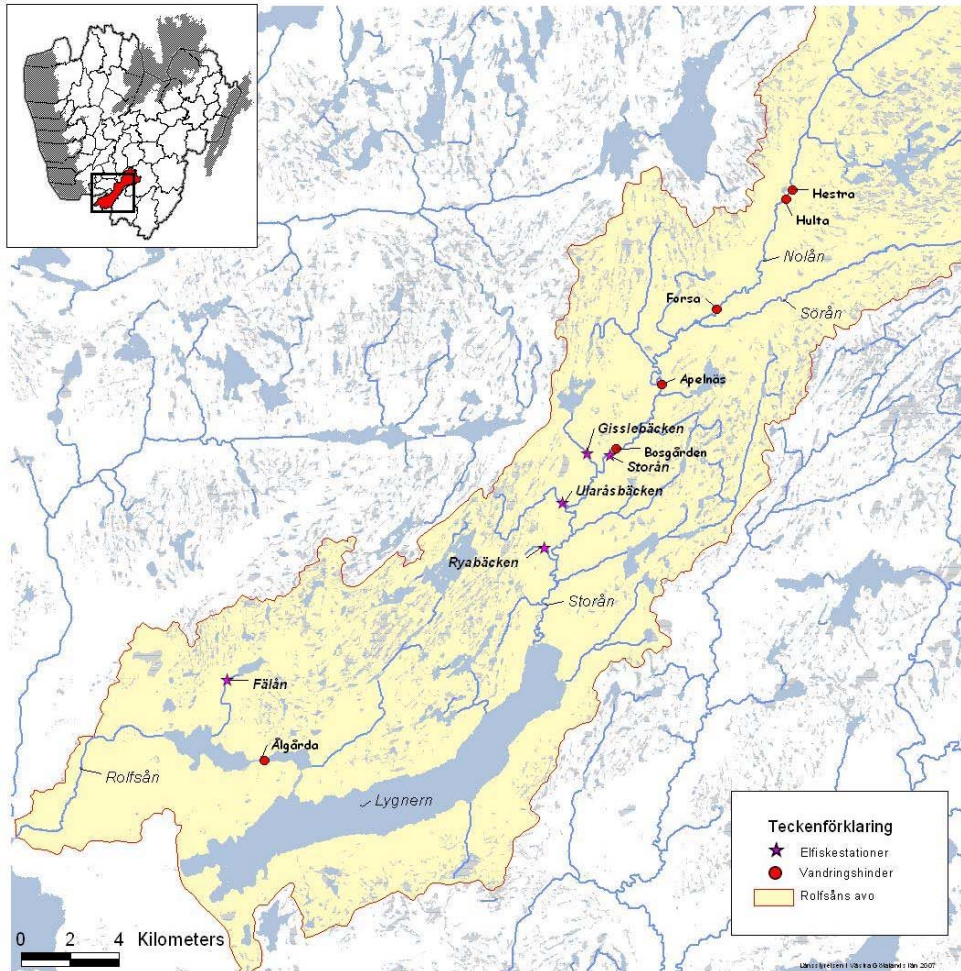
## Vattenkraftutbyggnadens påverkan

Om man tänker sig exemplet med populationer med komplexa livshistorier som beskrevs tidigare med allt ifrån små stationära högst upp i systemet, till havsöring längst ner och ett eller flera kraftverk byggs i systemet kommer populationen att fragmenteras och olika delpopulationer att bildas beroende på var dessa hinder görs. Om delningen innebär att man får två populationer med stationära öringar med liknande miljöbetingelser kommer ändå delpopulationerna pga. genetisk drift att skilja sig genetiskt från varandra efter ett antal generationer. Anta istället att kraftverket skiljer populationen åt så att det bildas ett stationärt bestånd ovanför kraftverket, och att den andra delen av populationen fortfarande kan leka nedströms kraftverket och samtidigt vandra till sjön för att tillväxa. Då har selektionstrycket på den nedre delen av populationen inte ändrats så mycket eftersom livshistorien fortfarande är densamma och individerna ska "balansera" sina förmågor i bäck- och sjöfasen. På den övre däremot ska individerna optimera livet i bäcken eftersom de inte behöver bry sig om vad som händer i sjön. Dessutom kommer de fiskar som vandrar nedströms, om passage av kraftverket är möjlig, inte att kunna återvända och gener som uttrycker vandring att försvinna från beståndet. Upprättande av vandringshinder kan således påverka fiskpopulationerna rejält, med bl.a. förändrade selektionstryck som följd. När man delar populationer kommer också sannolikt en del av den genetiska variationen att försvinna eftersom de enskilda populationerna blir mindre. Detta kan få konsekvenser både i nutid i form av inavelsdepression, och i framtiden då den minskade genetiska variationen försvårar anpassningar till förändrade miljöbetingelser.

I detta sammanhang kan det vara av värde att lyfta fram en fundamental skillnad mellan vandrande och stationära bestånd av öring. I ett vandrande bestånd livnar sig största delen av biomassan i havet eller i en sjö, och använder vattendraget endast för att reproducera sig efter smoltstadiet. Yngre årsklasser dominerar därför kraftigt i bäcken i sådana bestånd. I den stationära populationen är åldersfördelning mycket jämnare och den totala mängden fisk mycket lägre (Elliot 1994). Det innebär att en stationär population löper mycket större risk att utrotas både för att de är numerärt mycket mindre och att populationen inte har ett "reservkapital" i form av fisk i sjön eller i havet.

## Material och metoder

Mellan hösten 2004 och våren 2006 elfiskades Storåns huvudflöde och tre av dess biflöden (fig.1). Dessutom fiskades vattendraget Fälån, som är en lax- och havsörings å, och är belägen nedströms Ålgårda kraftverk (fig. 1). Vid varje elfisketillfälle mättes och vägdes den fångade fisken. Samtidigt klipptes en del av vänstra bukfenan av som användes för DNA-studierna. Dessutom klipptes fettfenan för att förhindra provtagning av samma fisk flera gånger. Målsättningen var att ta prover på minst 50 stycken av minst två årsklasser på varje undersökningslokal. Att två årsklasser undersöktes var för att kontrollera mellanårsvariationen i den genetiska diversiteten. På lokalen i Ryabäcken lyckades det inte eftersom det inte fanns tillräckligt med fisk. Bäckens var sannolikt uttorkad somrarna 2005 och 2006. I Storåns huvudflöde, som är mycket svårfiskad på grund av dess storlek fångades två årsklasser (50st) under ett sommarfiske 2006. I Ularås- och Gisslebäcken fångades tre årsklasser. Vid första elfisketillfället hösten 2004, undersöktes alla öringar äldre än 0+ på könsmognadsstatus. Alla fiskar som sprutade mjölke när man klämde på dem, identifierades som könsmogna hannar. Dessa är ofta identifierbara från slutet av september till mitten av december. Könsmogna honor är mera osäkert och kan bara säkert identifieras vid leken. Åldersfördelningen gjordes via histogram och fjäll. (tab. 1). Om inte säker ålder kunde fastställas eller att stickprovet var alldeles för litet i en årsklass uteslöts den ur DNA-bestämningen .



Figur 1. Karta över undersökningsområdet.

Tabell 1. Födelseår och antal öringar som har provtagits i respektive vattendrag.

	2003	2004	2005	2006
Storån		2	56	52
Fälån	2	31	69	54
Ularåsbäcken	16	50	60	57
Ryabäcken		63	2	13
Gisslebäcken	2	58	67	51

## DNA-studien

Studien är baserad på en genetisk analys av totalt 763 individer, varav 668 individer insamlades i Lygnernområdet. De övriga 95 individerna representerade tidigare insamlade stickprov av havsvandrande öring från Norumsån, Jörlandaån samt Kävlingeån. Dessa inkluderades för att få en bred referens på havsvandrande öring längs västkusten.

På Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium genetiska laboratorium (FiskGen) används mikrosatelliter som genetiska markörer. Mikrosatelliter är DNA-segment som består av korta sekvenser (1-5

baspar) repeterade i en lång följd. Mutationshastigheten i dessa regioner är mycket hög. En mutation resulterar oftast i att en repetition av den korta sekvensen antingen läggs till eller tas bort. Mikrosatelliter varierar därför med avseende på längd mellan individer vilket gör metoden lämplig för t.ex. faderskapsanalyser. Metoden är även lämplig för undersökningar av populationsstruktur då man jämför frekvenser av olika längdvarianter (alleler) mellan stickprov som representerar olika lokaler. Vi har använt PCR-teknik för att analysera 10 mikrosatelliter. Dessa markörer har tidigare använts framgångsrikt på öring (Dannewitz et al. 2004). PCR-produkterna separerades med avseende på längd i en automatisk analysutrustning (ABI Prism 310 Genetic Analyzer) och längden på allelerna bestämdes genom att en känd DNA-storleksstandard samkördes med varje prov.

## Statistiska metoder

### Genetisk diversitet

Som mått på genetisk variation inom varje lokal används den genomsnittliga heterozygotigraden över alla individer i populationen. Heterozygotigraden i populationen, som kan anta värden mellan 0 och 1, anger hur stor del av populationen som är heterozygot i ett locus. Ju högre värde desto mer variabel är populationen för den aktuella mikrosatelliten. Genomsnittlig heterozygotigrad över alla mikrosatelliter erhålls genom att beräkna medelvärdet för alla analyserade loci. Antalet alleler används också som mått på genetisk diversitet inom stickprov. Detta mått kan också korrigeras för stickprovstorleken och värdet blir då jämförbart mellan olikstora stickprov.

Vi studerade även om genotypfrekvenserna var i Hardy-Weinberg jämvikt. Ett underskott av heterozygoter antyder att stickprovet i själva verket kan innehålla individer från fler än en population, eller att det finns problem med markörerna. Ett mindre överskott av heterozygoter förväntar man sig att finna i ett stickprov som härstammar från ett mycket begränsat antal föräldrar, vilket kan vara fallet i t.ex. små hotade bestånd.

### Genetiska skillnader mellan spatiala och temporala stickprov

Som mått på genetisk skillnad använder vi FST. FST definieras som den proportion av den totala genetiska variationen hos två eller flera stickprov som förklaras av skillnader mellan stickproven (Weir & Cockerham 1984). Rent teoretiskt kan FST anta värden mellan 0 och 1, där 0 innebär att den genetiska skillnaden är obefintlig medan 1 innebär att grupperna är fixerade för olika genvarianter. För högvariabla markörer som mikrosatelliter är emellertid den övre gränsen reducerad till  $1 - H_z$  (genomsnittliga heterozygotigraden över alla stickprov). Det maximala FST värdet i detta fall hamnar således mellan 0.3-0.4.

FST -analyser kan göras parvis eller globalt (mellan alla stickprov) i syfte att studera genetiska skillnader mellan t.ex. lokaler inom ett



vattendrag, eller mellan årsklasser inom en lokal. I en hierarkisk analys (AMOVA) är det möjligt att i samma analys bestämma hur stor del av den totala genetiska variationen som förklaras av skillnader mellan lokaler respektive mellan åldersklasser inom lokaler. Man kontrollerar på så sätt för temporal genetisk variation inom lokaler då man jämför lokalerna med varandra, vilket är värdefullt framförallt i små bestånd där den stora temporal variationen mellan årsklasser annars kan resultera i felaktiga slutsatser angående skillnader mellan stickprov från olika lokaler.

Vi har valt att illustrera genetiska skillnader (både mellan lokaler och mellan årsklasser inom lokaler) med en så kallad PCA-analys. Med PCA-analysen kan man visualisera hur grupperna förhåller sig till varandra. Baserat på allelfrekvenserna inom respektive grupp placeras grupperna ut i ett tvådimensionellt plan där de valda X- och Y-axlarna förklarar den största andelen av den genetiska variationen (FST) mellan grupperna.

### Skattningar av effektiva populationsstorlekar

Vi använde en metod som bygger på att  $N_e$  (per generation) skattas utifrån temporal variation i allelfrekvenser mellan på varandra följande årsklasser, i kombination med demografisk information inkluderande åldersspecifik överlevnad, ålder vid könsmognad och generationstid (Jorde & Ryman 1995, 1996). Från  $N_e$  skattningarna och vetskap om generationstiden kunde genomsnittliga antalet effektiva föräldrafiskar per leksäsong uppskattas. Från tidigare studier av öring i Dalälven vet vi att kvoten mellan den genetiskt effektiva storleken och den faktiska populationsstorleken ligger på ca 0.35. Baserat på dessa resultat kan en mycket grov uppskattning av antalet lekfiskar per år och lokal göras.

### Insjöoringens historiska kontakter med havsvandrande öring

För att försöka reda ut om insjöoringen redan innan vandringshindret uppfördes avvek genetiskt från havsvandrande öring i området har några enklare beräkningar gjorts. Det bör påpekas att resultaten blir mycket osäkra eftersom värdet på många inverkande parametrar är okänt, som t.ex. historiska  $N_e$ . Insjöoringens heterozygotigrad idag ligger på ca 60 %, medan den havsvandrande öringen i Fälån uppvisar en heterozygositet på 71 %. Är det då möjligt att insjöoringen förlorat denna variation under de generationer som förflutit sedan vandringshindret uppfördes?

Minskningen i heterozygositet från en generation till en annan till följd av genetisk drift kan sammanfattas med följande formel:

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

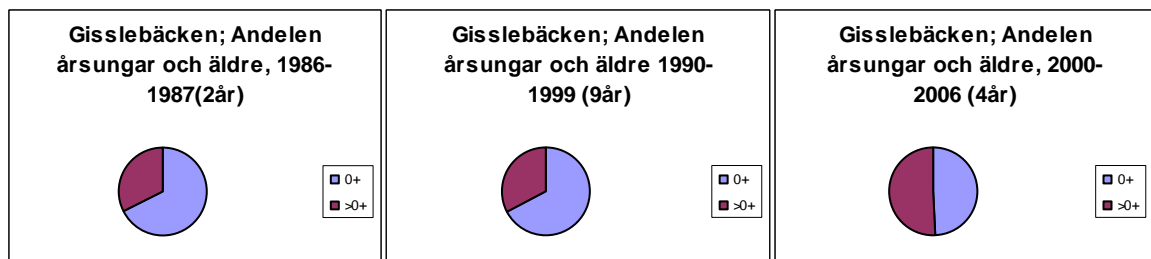
där  $H$  är heterozygotigrad och  $N_e$  är effektiv storlek per generation.

# Resultat

## Jämförelser mellan elfisken

Två av bäckarna som ingått i den genetiska studien har elfisksats frekvent sedan slutet av 1980-talet. Av figurerna 2 och 3 framgår att nyrekryteringen minskat dramatiskt medan tätheterna bland de äldre knappt minskat alls, vilket indikerar att fler stannat kvar. Dessutom har medelstorleken ökat under 2000 talet. På de övriga lokalerna i undersökningen är elfiskena för få, varför inga jämförelser gjordes.

Figur 2.



Längd 0+ = 57,5 mm

> 0+ = 110 mm

Antal 0+ = 77,5

> 0+ = 37,5

0+ = 61,5 mm

> 0+ = 112,5 mm

0+ = 98,7

> 0+ = 47,9

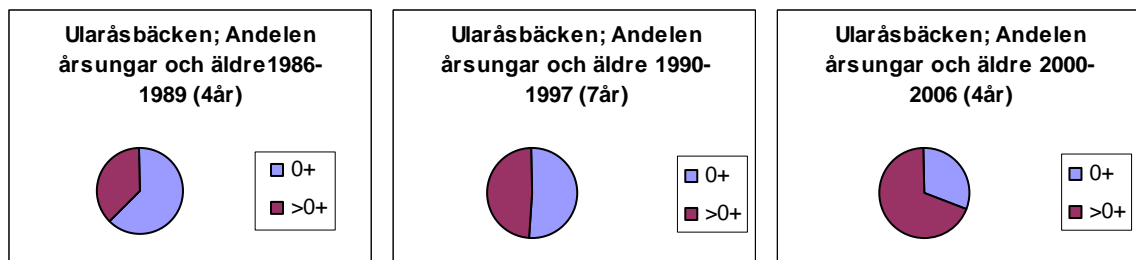
0+ = 68 mm

> 0+ = 129,4 mm

0+ = 26,5

> 0+ = 27

Figur 3.



Längd 0+ = 63,7 mm

> 0+ = 120,6 mm

Antal 0+ = 108

> 0+ = 66,2

0+ = 67,5 mm

> 0+ = 118,3 mm

0+ = 92,8

> 0+ = 89,9

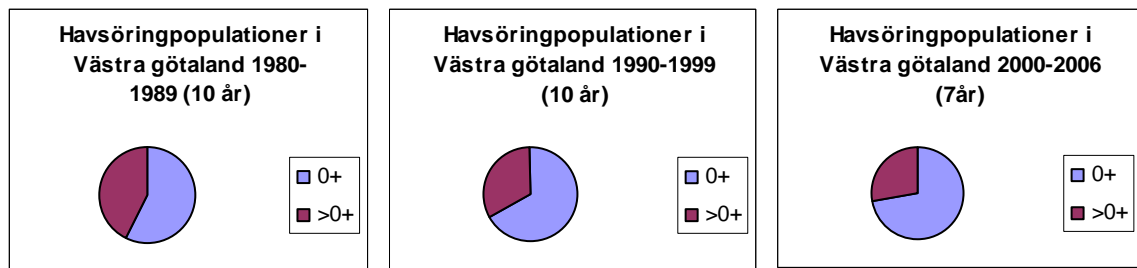
0+ = 65,2

> 0+ = 123 mm

0+ = 34

> 0+ = 75

Figur 2. och 3. Fördelningen av årsungar och äldre öringar från elfiskefångster i Gisslebäcken respektive Ularåsbäcken. Figurerna visar fördelningen decennievis. I tabellform under respektive figur anges genomsnittlig medianlängd och genomsnittligt antal för respektive års- (0+) och äldre ungar (>0+).



Antal 0+ = 45,0  
> 0+ = 33,6

0+ = 73,3  
> 0+ = 36,8

0+ = 77,7  
> 0+ = 30,4

Figur 4. Fördelning av årsungar och äldre i elfiskefångsterna på fisken utförda på Västra Götalands läns havsöringspopulationer. Resultaten presenteras decennievís.

Elfiskefångsterna från havsöringspopulationerna i Västra Götaland (pers komm Andreas Bäckstrand) visar att beståndsstorleken generellt har ökat från perioden 1980-1989 (medel 78,5/100m<sup>2</sup>) jämfört perioden 1990- 2006 (medel 109,3/100m<sup>2</sup>). Förändringen i antal och proportioner mellan 90-talet och 2000-talet är små och troligen inte signifikanta. (Inga statistiska metoder har använts eftersom antalet och lokalerna kan skilja sig mellan perioderna). Intressant är att hela ökningen mellan de första tio åren jämfört med de sju senaste består i att antalet årsungar ökat. Mängden av äldre öringar har i medeltal varit 33,6/100m<sup>2</sup> respektive 34,1/100m<sup>2</sup> de olika tidsperioderna. Om inte dödligheten ökat på årsungarna betyder det att antalet utvandrande öringar ökat och således har havsöringspopulationerna gått i motsatt riktning jämfört med de undersökta insjöbestånden.

Hösten 2004 elfiskades Gisslebäcken och Ularåsbäcken. Könsmogna hannar identifierades genom att klämma alla fångade öringar (som var större än årsungar) som då ger ifrån sig mjölke. I Gisslebäcken var fem stycken av 45 könsmogna hannar (11 %), i storleksintervallet 125-315 mm. Dessutom identifierades två könsmogna honor, genom att ägglägningsröret kom fram vid behandlingen. I Ularåsbäcken var tre stycken av 20 könsmogna hannar (15 %), i storleksintervallet 100-241 mm. Inga könsmogna honor identifierades.

Vandrande bestånd av öring har skev könskvot, där en övervikt av honor vandrar och en större del av hannarna stannar kvar. Hannarna könsmognar i bäcken minst ett år tidigare än honor. Den låga antalet könsmogna hannar indikerar därför att utvandringen från bäckarna är liten och att könskvoten i bäckarna är jämn.

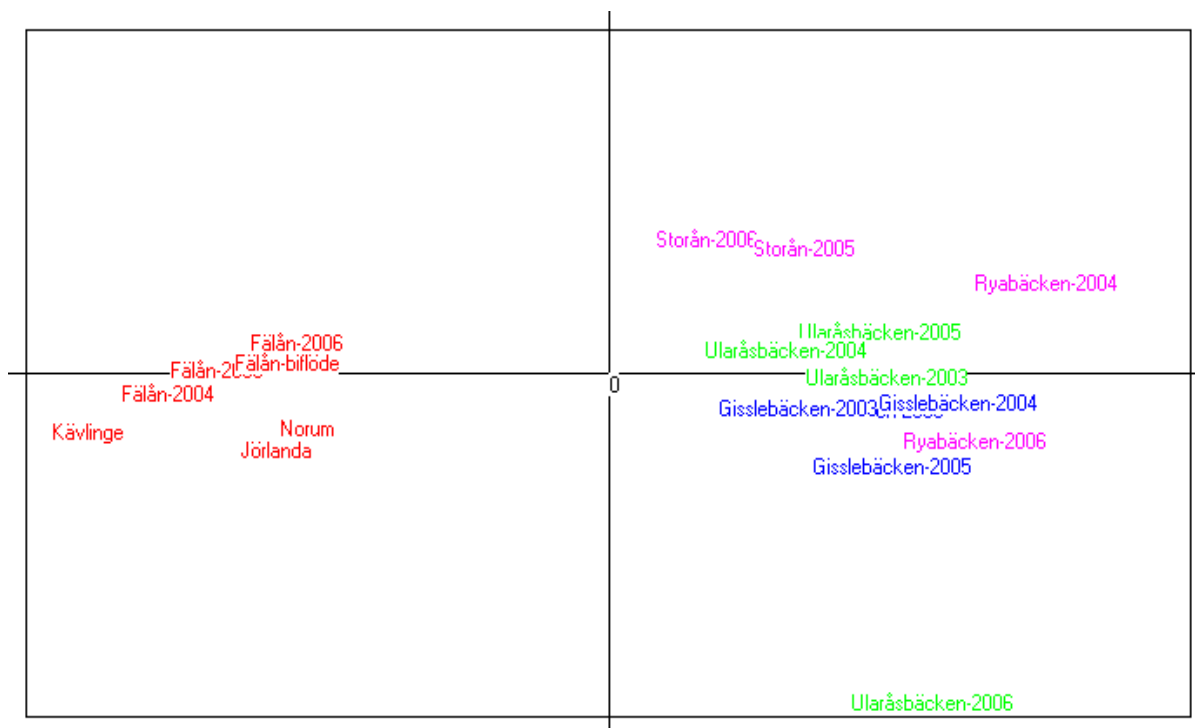
## Genetiska resultat

### Variationsgrad inom stickprov

Förväntad heterozygotgrad varierade mellan 0.54 och 0.71. Genomsnittligt antal alleler per stickprov och locus varierade mellan 8.0 och 3.8, medan genomsnittligt antal alleler per lokal och locus korrigerat för stickprovsstorleken (allelic richness) varierade mellan 4.4 och 7.7. Insjöbestånden har generellt sett en lägre variationsgrad, medan de havsvandrande bestånden uppvisade likartad variationsgrad (tabell 2, i appendix). Dessa skillnader är vad man ska förvänta sig då insjööringen är mer isolerad och ofta förekommer i mindre populationer som fortare tappar genetisk variation genom genetisk drift.

### Genetiska skillnader mellan stickprov

Parvisa analyser av genetisk distans visade att det finns påtagliga genetiska skillnader både mellan lokaler och mellan årsklasser inom lokaler (tabell 2, i appendix). De största skillnaderna observerades mellan havsvandrande öring och insjöbestånden. Dessa skillnader kan visualiseras genom en så kallad principal komponent analys (PCA-analys). Där framgår det att stickproven med havsvandrande öring är relativt lika varandra, medan stickproven av insjööring avviker markant från den havsvandrande öringen (fig. 5).



Figur 5. Resultat av PCA-analysen; X-axeln förklarar 32.3 % och Y-axeln 17,5 % av den genetiska variationen mellan stickproven.

En analys av genetiska skillnader mellan insjöbestånden gav vid handen att det även här finns små, subtila skillnader mellan lokaler och relativt stora genetiska skillnader mellan årsklasser inom lokaler (tabell 2, appendix). Detta antyder att insjööringen i området är uppdelad i mer eller mindre distinkta delbestånd. Det fanns heller ingen samvariation mellan lokaler i den vanligaste allelens frekvens, vilket också antyder att lokalerna representerar olika delpopulationer, med ett begränsat genflöde sinsemellan.

Analysen av genetiska skillnader mellan årsklasser inom respektive lokal visade att det i vissa lokaler finns stora genetiska skillnader mellan årsklasser (Fälån:  $F_{ST}=0.009$ ; Gisslebäcken;  $F_{ST}=0.022$ ; Ryabäcken:  $F_{ST}=0.055$ ; Storån:  $F_{ST}=0.023$ ; Ularåsbäcken:  $F_{ST}=0.064$ ). Stora genetiska skillnader mellan årsklasser, som i Ryabäcken och Ularåsbäcken, indikerar små genetiskt effektiva populationsstorlekar, medan mindre skillnader, som i t.ex. Fälån, indikerar en relativt sett större effektiv storlek (se  $N_e$ -skattningar tabell 3, appendix).

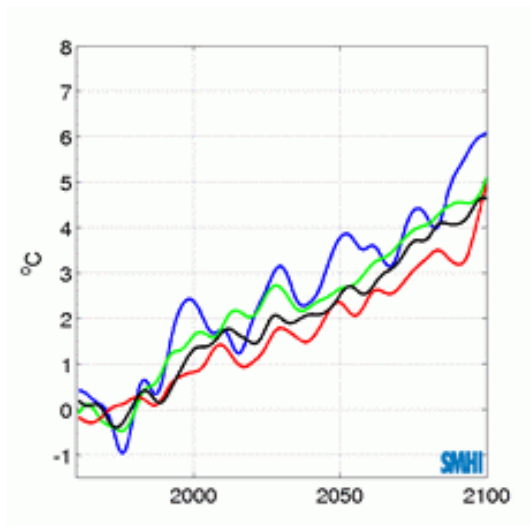
### **Analysen av effektiva populationsstorlekar ( $N_e$ )**

Analyserna visade på mycket låga effektiva storlekar (tabell 3, appendix). De relativt stora stickproven innebar också att skattningarna av  $N_e$  blev precisa, med relativt snäva 95 % konfidensintervall. Insjöpopulationerna hade de lägsta effektiva storlekarna, men även Fälån visade sig hysa en genetiskt sett liten öringpopulation. Antalet lekfiskar per år uppskattades variera mellan 13 och 70 på de olika lokalerna.

## **Diskussion**

I en rapport från svenskt Elfiskeregister, Fiskeriverket (Degerman et al 2006) har bäckar som hyser insjööringar undersökts. Materialet bygger på resultat från elfisken som gjorts i 98 bäckar från Skåne i söder, till Dalarna i norr. Bäcker till de stora sjöarna, Väner och Vättern, är undantagna från undersökningen. Analysen visar att mediantätheten av öring kontinuerligt minskat från drygt 40 stycken per 100 m<sup>2</sup> år 1990, till knappt 20 stycken på samma yta, år 2005. Man kunde också påvisa en liten, men signifikant, ökning av gädda och lake.

I det teoretiska avsnittet beskrevs att vinsten i att migrera måste vara högre än kostnaden, för att en andel av populationen ska välja den strategin. Kostnaderna verkar alltså ökat eftersom gädda och lake är predatorer på vandrande öring.



Figur 6. En prognos som visar temperaturförändringen i Västra Götaland mellan år 1950 till år 2100 gjord av SMHI. Blå kurva=vinter, röd=sommar, vår=grön, höst=svart.

Under samma tidsperiod som insjööringen har minskat har klimatet blivit varmare (fig. 6.). Av kurvorna framgår att temperaturen stigit och kommer att fortsätta stiga. Prognosen indikerar också att temperaturstegringen också varit/kommer att bli högre på vintern än på sommaren och de andra årstiderna något mitt i mellan. Om man studerar figuren ser man att speciellt vintertemperaturen har höjts kraftigt under senare delen av 1900-talet och början av 2000 talet. Eftersom öring har sitt tillväxtoptimum i intervallet 13 till 18 grader har tillväxtsången förlängts (Elliot & Hurley 2000). Den har också förändrats så att sommartillväxten är sämre, pga. högre temperatur och lägre flöde, medan tillväxten vinterhalvåret ökat desto mer. Det har lett till att smolt för kompensationsutsättningar nu generellt är större till storleken. I Fortums värmländska odling Brattfors, där noggrann statistik förts, har tillväxtsången för öringen ökat med i genomsnitt 40 dagar från 1960-talet i jämförelse med 2000-talet (Robert Karlson pers. kom.). Robert Karlson påpekar också att kläckningen sker tidigare. Rommens utveckling styrs av antalet dygnsgrader som förflutit sedan äggläggningen och det innebär att ynglen riskerar att kläckas vid fel tillfälle då det finns för lite mat i bäcken. Däremot är andra parametrar som är viktiga för öringens kläckningstid som när återvandringen inträffar och när leken sker, i huvudsak styrda av förändringar i dagslängden. Det leder till en obalans eftersom anpassningar under många generationer synkroniserat detta. Just detta har man funnit hos långflyttande fåglar (Booth et al, 2006). Eftersom flyttningen från övervintringsplatserna till häckningslokalerna i norra Europa styrs av dagslängden har fåglarna anlänt för sent för att utnyttja näringstillgången när den varit som störst. Studien visade att populationsminskningen av flugsnappare var ca 90%, ifrån 80-talets slut, i de områden där förhållandet mellan kläckningstid och larvförekomst var som sämst. Arter som inte flyttade eller hade kortare flyttningar hade istället tidigare lagt sin häckning så de kunde optimera kläckningen av sina ungar med största förekomsten av larver.

Både temperaturhöjningen och minskningen i täthet leder till att tillväxten av öringen i bäcken ökar. Det värmländska förflyttningsexperimentet (Olsson & Greenberg, 2004) visade att det leder till att en större andel stannar kvar i bäcken. Elfiskeresultaten från både insjö- och havsöringpopulationerna indikerar att "förstahands valet" är att stanna kvar i bäcken eftersom tätheten av äldre öringar är i stort sett oberoende av antalet årsungar. Således kan en tidigare migrerande population ha blivit helt stationär innan man upptäcker detta genom elfiskekontrollerna.

Temperaturökningen har troligtvis också förändrat konkurrensförhållanden i sjön. Laxfiskar som nors, sik och siklöja, som är bytesfiskar till öringen, har sannolikt missgynnats både för att hypolimnion minskat och att de är företrädesvis höstlekande. Det sistnämnda kan leda till samma problem som hos öring och flugsnappare. Däremot har temperaturökningen sannolikt gynnat karpfiskar som exempelvis mört och braxen, eftersom de har högre tillväxtoptimum än laxfisken. Sammantaget har förhållandena sannolikt missgynnats den insjölevande öringen.

## **Insjööringens historiska kontakter med havsvandrande öring**

Om generationstiden i snitt är 4.6 år uppströms vandringshindret, har det sedan vandringshindret uppfördes 1918 förflutit ca 19 generationer. Frågan vi ställer oss är om insjööringen och den havsvandrande öringen innan vandringshindret uppfördes tillhörde samma lekpopulation. För att besvara den frågan måste vi undersöka om det är rimligt att skillnaden i heterozygositet som vi idag observerar mellan insjöbestånden och den havsvandrande öringen uppkommit under endast 19 generationer. Våra kalkyler visar att ett hypotetiskt insjöbestånd med en konstant effektiv storlek ( $N_e$ ) på ca 60 och en ursprunglig heterozygositet på 0.71 (samma som den havsvandrande har idag) förlorar i heterozygositet till ca 0.60 under 19 generationer (fig.7, appendix). Det krävs således att öringen uppströms vandringshindret har en mycket liten effektiv storlek för att hinna förlora i heterozygositet från 0.71 till 0.60 på 19 generationer.

Våra skattningar av insjööringens effektiva storlek varierar mellan 20 och 42 per lokal (tab.3, appendix). För att uppskatta  $N_e$  på det totala insjöbeståndet summerades alla lokalernas värden (för Ryabäcken antog vi samma värde som för Ularåsbäcken, det vill säga 20,5), vilket gav ett totalt  $N_e$  på 115 för hela insjöbeståndet. Det är sannolikt en överskattning av antalet eftersom man då betraktar de enskilda bäckarna som helt separata populationer, vilket de i själva verket inte är. Med tanke på osäkerheten i  $N_e$ -skattningarna för respektive lokal anser vi inte att den globala skattningen på 115 avviker markant från  $N_e=60$  som ju krävdes i analyserna ovan. Det verkar således inte vara helt osannolikt att skillnaden i heterozygositet vi idag ser mellan den havsvandrande öringen och insjööringen faktiskt har uppstått under de relativt få generationer dessa populationer varit separerade. Möjligheten att dessa båda typer av öring tillhörde en gemensam

population (eller metapopulation) innan vandringshindret kom till kan därför inte uteslutas.

Vi inser att det inte är speciellt troligt att insjööringens  $N_e$  varit konstant sedan 1918, utan snarare minskat. Det är emellertid det harmoniska medelvärdet av  $N_e$  under perioden som avgör förlusten av genetisk variation under en period. Det innebär att korta perioder med ett mycket lågt  $N_e$  har en relativt stor inverkan på det slutliga medelvärdet och således på förlusten av genetisk variation. För att illustrera detta gjorde vi en ny kalkyl av ett hypotetiskt insjöbestånd, där vi lät  $N_e$  variera under de 19 generationerna (fig. 8, appendix). För att göra det mer realistiskt antog vi att  $N_e$  var relativt högt från början (300) för att snabbt gå ner till endast 10 under två generationer när förurningen slog till i början av 70-talet. Sedan återhämtade sig beståndet och hade ett  $N_e$  på 150 i mitten på 90-talet, innan det återigen gick ner kraftigt fram till tidpunkten då proverna samlades in. Under de 19 generationerna låg  $N_e$  oftast på en mycket hög nivå, men det harmoniska medelvärdet och förlusten av genetisk variation (heterozygositet) blev över hela perioden detsamma som i exemplet ovan, dvs.  $N_e = 60$  och förlust i heterozygositet från 0.71 till 0.60.

Den storvuxna vandrande insjööringen är nu i minoritet i den lekande populationen men sannolikt finns ändå de genetiska förutsättningarna kvar för att få tillbaka ett livskraftigt bestånd. Men även om de genetiska förutsättningarna finns torde man behöva aktiva åtgärder för att den vandrande morfen ska finnas kvar. Ett första steg är att öppna förbindelsen mellan havet och Lygnern och låta havsöringar på nytt kunna utnyttja lekplatserna uppströms Lygnern. Det är dock inte troligt att kolonisationen kommer att ske så snabbt att man uppnår de önskade effekterna med högre tätheter på uppväxtplatserna, utan hjälp utifrån. Man blir sannolikt tvungen att transportera havsöringar upp till dessa områden. Havsöringarna bör ju komma från samma vattensystem men våra DNA-studier visar att havsöringen på västkusten är väldigt lika, så närliggande populationer duger säkert också. I första hand bör havsöringarna placeras i biflödena till Storån eftersom man där kan kontrollera effekterna av åtgärderna. Dessutom leker sannolikt de kvarvarande insjööringarna främst i Storåns huvudflöde, vilket kan vara ett ytterligare skäl att placera havsöringarna i biflödena.

Byggandet av små vattenkraftverk i södra Sverige har lett till att öringars vandrings hinder och populationer fragmenterats. Vi vet att den vandrande populationen av insjööring i Lygnern är väldigt liten och sannolikt har andra västsvenska populationer redan försvunnit. Om tätheterna i bäckarna är fortsatt låg, om temperaturhöjningen fortsätter och om variationen hos öringen inte blir större, lär ingen anpassning kunna ske och morfen kommer att försvinna helt.



## Erkännande

Författarna tackar Andreas Bäckstrand, Länsstyrelsen Västra Götaland, för initiativet till studien och för värdefulla siffror och kommentarer. Andra som bidragit till förbättring av arbetet på olika sätt är Stefan Palm (Stockholms Universitet), Erik Degerman, Berit Sers (Fiskeriverkets Elfiskeregister) och Daniel Johansson (Länsstyrelsen VG).

Studien finansierades av Länsstyrelsen i Västra Götalands län och Brita och Sven Rahmns stiftelse.

## REFERENSER

Alander H (1961) Yttrande angående fiskeskada orsakad av Bosgårdens vattenkraftverk till Västerbygdens vattendomstol från fiskeriintendenten I nedre södra distriktet..

Bohlin T, Dellefors C and U Faremo (1994) Probability of first sexual maturation of male parr in wild sea-run brown trout (*Salmo trutta*) depends on condition factor one year in advance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1920-1926

Bohlin T, Petterson J and E Degerman (2001). Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. *J. Anim. Ecol.* 70:112-121.

Carlsson J, Olsen KH, Nilsson J, Överli Ö and OB Stabell (1999). Microsatellites reveal fine-scale genetic structure in stream-living brown trout. *J. Fish Biol.* 55: 1290-1303.

Charles K, Roussel J-M, Lebel J-M, Baglinière J-L and D Ombredane. (2006) Genetic differentiation between anadromous and freshwater resident brown trout (*Salmo trutta* L.): insights obtained from stable isotope analysis. *Ecology of freshwater fish* 15:255-263.

Dannewitz J, Petersson E, Dahl J, Prestegaard 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 och B Sers (2006) Beståndsstatus hos insjööring i södra Sverige. Information från Svenskt ElfiskeRegister nr.1 2006.

Dellefors C, & U Faremo (1988) Early sexual maturation in males of wild sea trout, *Salmo trutta* L. inhibits smoltification. *J. Fish. Biol.* 33:741-749.

Ek A (2004) Vattenkvaliteten i Rolfsåns vattensystem 2003. Lygnerns vattenvårdsförbund, miljökontoret Marks kommun.

Elliot JM (1994) Quantitative ecology and the brown trout (May, RM and H. Paul eds.). Oxford University Press, Oxford

Elliot JM & Hurley MA (2000) Daily energy intake and of piscivorous brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biology* 44:237-245

Ferguson A & Mason FM (1981). Allozyme evidence for reproductively isolated sympatric populations of brown trout, *Salmo trutta* in Lough Melvin, Ireland. *J. Fish. Biol.* 18:629-642.

Frankham R (1995) Conservation genetics. *Annu. Rev. Genetics* 29:305-327

Goudet J (2001) Fstat, A program to estimate and test gene diversities and fixation indices.

Hansen MM, Ruzzante DE, Nielsen EE, Bekkevold and LD Mensberg (2002) Long-term effective population sizes, temporal stability of genetic composition and potential for local adaptation in anadromous brown trout (*Salmo trutta*) populations. *Molecular Ecology* 11:2523-2535.

Henricsson A 2007. Bottenfauna I Västra Götalands län. Biologisk uppföljning i försurade och kalkade vatten. Länsstyrelsen I Västra Götalands län rapport 2007:23

Henrikson L & Halldén, A (2000) Lygnerns och Rolfsåns vattensystem-naturvärden, fisk och miljöproblem.

Jorde PE & Ryman N (1995) Temporal allele frequency change and estimation of effective size in populations with overlapping generations. *Genetics* 139, 1077-1090.

Jorde PE & Ryman N (1996) Demographic genetics of brown trout (*Salmo trutta*) and estimation of effective population size from temporal change of allele frequencies. *Genetics* 143, 1369-1381.

Jonsson B (1985) Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society* 114: 182-194.

Klemetsen A, Amundsen P-A, Dempson JB, Jonsson B, Jonsson N, O'Connell MF and E Mortensen (2003) Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic char *Salvelinus alpinus* L.: a review of aspects of their life histories. *Ecology of freshwater fish* 12: 1-59.

L'Abée-Lund JH, Jensen AJ and BO Johnsen (1990) Interpopulation variation in male parr maturation of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in Norway. *Can. J. Zool.* 68:1983-1987.

Marin J-L G, Utter FM, & Pla C (1999). Postglacial colonization of brown trout in Europe based on distribution of allozyme variants. *Heredity* 82:46-56.

Olsson IC and LA Greenberg (2004). Partial migration in a landlocked brown trout population. *J. Fish Biol.* 65: 106-121.

Ryman N, Allendorf FW and Ståhl G (1979) Reproductive isolation with little genetic divergence in sympatric populations of brown trout (*Salmo trutta*). *Genetics* 92:247-262.

Sundell K, Dellefors C, and B Th Björnsson (1998) Wild and hatchery-reared brown trout, *Salmo trutta*, differ in smolt related characteristics during parr-smolt transformation. *Aquaculture* 167: 53-65

Svårdsson G & A Fagerström (1982) Adaptive differences in the long distance migration of some trout (*Salmo trutta*) stocks. Report from the Institute Freshwater research, Drottningholm. 60:51-80.

Trybom F, (1895) Lygnern jemte Sundsjön, Stensjön, och Stora Svansjön i Elfsborg och Hallands län. Meddelande från Kungliga Lantbruksstyrelsen, nr 2.

Weir BS & Cockerham CC (1984) Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38, 1358-1370.

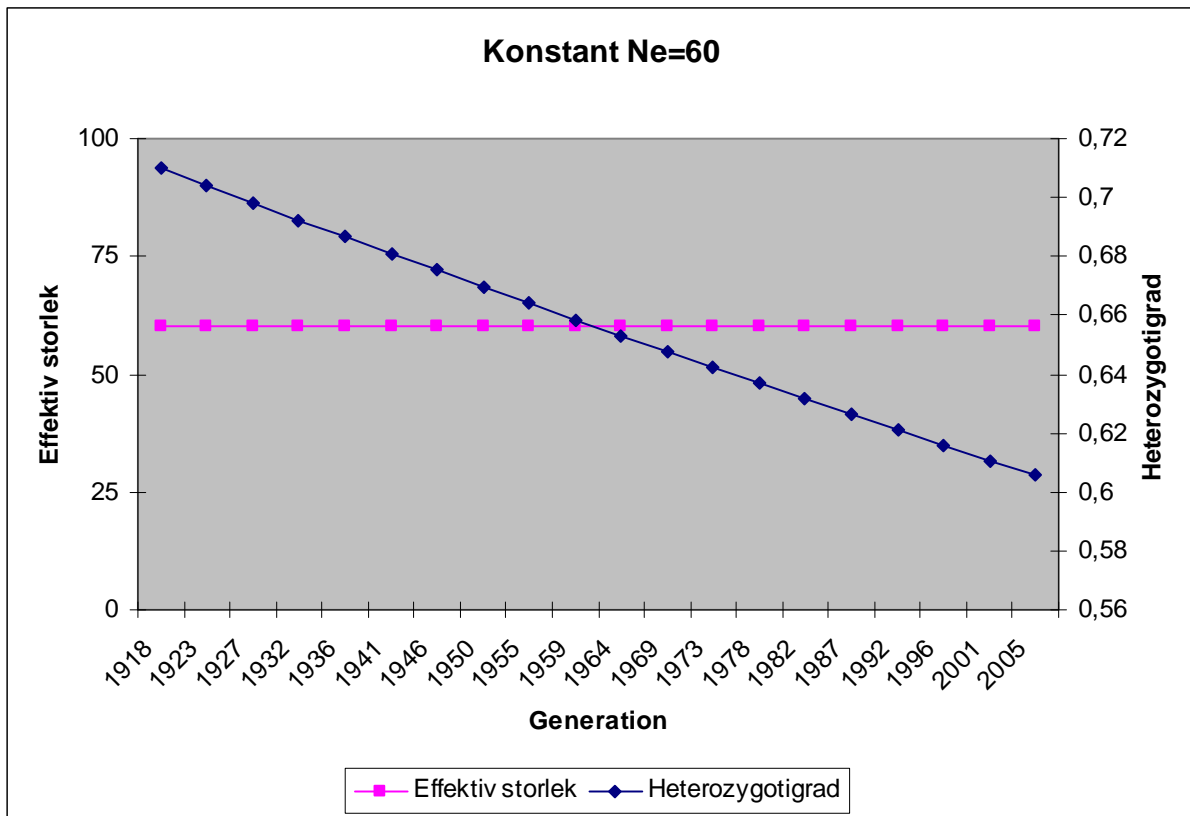
## APPENDIX

Tabell 2. Resultat från hierarkisk analys av genetisk variation mellan lokaler och mellan årsklasser inom lokaler.

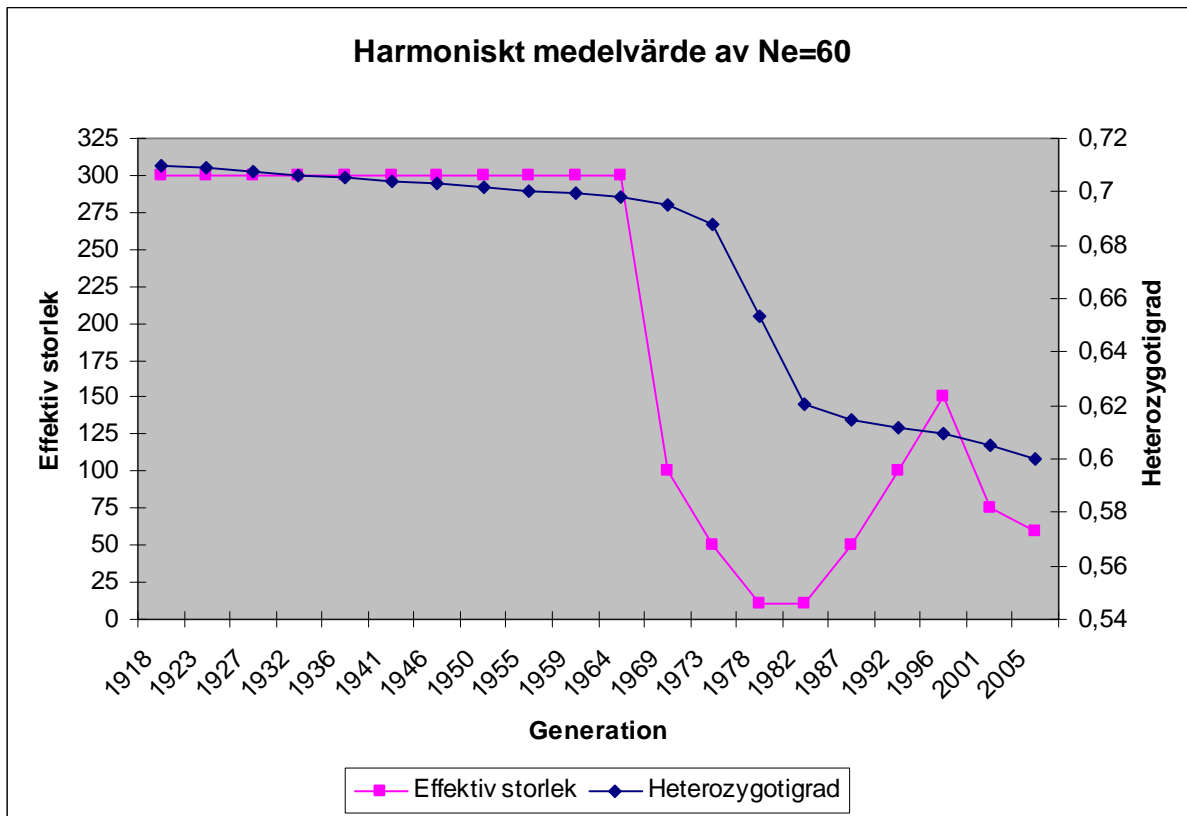
Variationskälla	F-värde	P-värde
Mellan lokaler	0,017	<0.01
Mellan årsklasser inom lokaler	0,040	<0.001
Mellan individer inom årsklasser	-0,035	

Tabell 3. Skattningar av effektiv populationsstorlek ( $N_e$ ) med konfidensintervall, effektivt antal föräldrar per år, samt uppskattat antal lekfiskar per år.

Lokal	$N_e$	95% CI		$N_b$	Antal lekfiskar per år
Fälån	87,1	262,5	43,4	24,9	70
Gisslebäcken	42,3	67,1	27,6	9,2	26
Ryabäcken	Går inte att uppskatta pga databrist				
Storån	32,0	60,0	16,8	7,0	20
Ularåsbäcken	20,5	29,4	14,1	4,5	13



Figur 7. Förlust av genetisk variation (heterozygositet) under 19 generationer i en hypotetisk population med en konstant effektiv storlek på 60.



Figur 8. Förlust av genetisk variation (heterozygositet) under 19 generationer i en hypotetisk population med en varierande effektiv storlek med harmoniska medelvärdet 60.





LÄNSSTYRELSEN  
VÄSTRA GÖTALANDS LÄN

[www.o.lst.se](http://www.o.lst.se)

