

GENETISK VARIATION – NYCKELN TILL ANPASSNING OCH ÖVERLEVAD

LINDA LAIKRE & KERSTIN JOHANNESSON

När biologisk mångfald eller biodiversitet nämns tänker de flesta på en mångfald av arter. Men minst lika viktig är den genetiska variation som finns inom arter. Genetisk variation – eller genetisk mångfald – är variation på dna-nivå och den finns inom och mellan bestånd av arter. Denna del av biologisk mångfald håller nycklarna till beståndens långsiktiga överlevnad. Har de tillräcklig genetisk variation för att kunna anpassa sig till de allt snabbare miljöförändringarna? Detta är knäckfrågan som behöver komma i ökat fokus nu i klimatkrisens tidevarv. Arters och hela ekosystems framtid vilar på en bas av dna-variation som borgar för långsiktig överlevnad och resiliens. Den vetenskapliga kunskapen om hur genetisk mångfald kan säkerställas finns, men praktisk förvaltning har länge släpat efter. Det finns dock ljus i tunneln – Sverige ser just nu ut att ta ledartröjan när det gäller att integrera genetisk variation i övervakning och förvaltning.

VARIATION INOM ARTER – ERKÄNT VIKTIG SEDAN DARWIN

Fram till 1800-talet låg vetenskapligt fokus på beskrivning av ”typindivider” av växt- och djurarter. Charles Darwin och andra med honom samtida vetenskapspersoner uppmärksammade dock den variation som finns mellan individer inom samma art. Beteende, utseende och fysiologi varierar mellan individer även om de tillhör samma art. Inomartsvariationen är en

grundpelare i Darwins evolutionsteori¹, även om han aldrig löste frågan om vilka mekanismer som gör att avkomma liknar sina föräldrar. Den nöten knäckte den österrikiske munken och ärftlighetsforskaren Gregor Mendel.² Vikten av Mendels upptäckter insågs först efter hans död i början av 1900-talet då liknande ärftlighetsforskning återupptogs av Edit Saunders och William Bateson.³

Den del av genetiken som fokuserar på att förstå hur bestånd av djur och växter fungerar genetiskt, och hur arvsanlag förändras i förekomst och funktion från generation till generation, kallas populationsgenetik. Denna forskningsinriktning tog sin början på 1920-talet då Darwins och Mendels upptäckter kombinerades och lade grunden för modern evolutionsteori. Då lades också den teoretiska grunden för vår moderna bevarandegenetik som matematiskt beskriver begrepp som inavel, förlust av genetisk variation, genetiskt utbyte mellan populationer och effekterna av naturligt urval (= selektion).⁴

Ett problem med genetisk variation är att den är osynlig för ögat. Endast i begränsad omfattning och för vissa karaktärer kan kombinationen av genvarianter hos en individ avgöras med hjälp av synliga egenskaper. Längre trodde forskarna att det inte fanns mycket genetisk variation i naturen. De antog att de flesta

1 Darwin, 1859.

2 Mendel, 1866.

3 Bateson & Saunders, 1902.

4 Wright, 1931.



Studier på öring var bland de första genetiska studierna av organismer från naturen som genomfördes i Sverige. Foto: Håkan Tunón.

varianter av gener hade rensats bort genom naturlig selektion, så att endast det bästa anlaget (*wildtypen*) fanns kvar. Nya mutationer trodde man försvann snabbt om de inte var bättre än den gamla vildtypen, för då ersatte de denna. Redan på Darwins tid hade man klart för sig att även människan kunde selekttera på den variation som fanns inom djur- och växtbestånd. Inom avel och växtförädling fick man därför förhållandevis snabbt förändringar i många egenskaper. Idag vet vi att det finns oändligt mycket mer variation än den som syns på utsidan av organismer och att generna samspelar i komplicerade nätverk.

På 1960–1970-talen kom en ny teknik, den så kallade *elektroforestekniken*, som gjorde det möjligt att mäta genetisk variation i gener som styr proteinbildning i vilda växter och djur.⁵ Den variation som inte gick att se utanpå individerna blev nu synlig inne på laboratorier där resultat av dna-variation visade sig i olika

proteinvarianter som kunde visualiseras. Tekniken var tillräckligt billig för att medge att många individer kunde analyseras, och i stort sett alla sorters organismer kunde analyseras. Nu började forskarna snabbt att kartlägga mängden genetisk variation inom och mellan bestånd för en rad olika arter i naturen.

GENETISK VARIATION BÖRJAR TIDIGT KARTLÄGGAS I SVERIGE

I Sverige var Nils Rymans forskargrupp vid Stockholms universitet tidigt ute med att kartlägga genetisk mångfald i naturen i mitten av 1970-talet. Gruppen fokuserade sina studier till stor del på laxartade fiskar – öring och lax – där det gick att få kunskap om elektroforesteknikens tillämpning genom samarbete med forskare i USA.

Forskarna förvånades över att de hittade mycket stor genetisk variation och inte minst tydliga skillnader mellan öring från olika vatten. Till och med inom de extremt små och

⁵ Hubby & Lewontin, 1966; Utter et al., 1973.

grunda Bunnarsjöarna några mil väster om Vålådalen, uppströms Ånnsjön, kunde man med hjälp av en enda proteinbildande gen urskilja två reproduktivt isolerade bestånd av öring som samexisterade.⁶ Nyligen har moderna avancerade dna-sekvenseringsmetoder bekräftat dessa tidiga resultat. De två bestånden som lever tillsammans skiljer sig markant i mängden genetisk variation. Den ena populationen har ovanligt låg grad av genetisk variation medan den andra är väldigt variabel.⁷

Tidigt konstaterades inom forskningen att omfattande genetiska förändringar och förlust av genetisk variation sker när fisk odlas i fångenskap. Detta drabbade till exempel svenska lax- och öringstammar. Dessa sattes i odling för att kompensera för den naturliga reproduktionen som förhindrades när vattenkraften byggdes ut i många älvar. Resultat blev att de odlade laxstammarna förändrades genetiskt, förlorade variation och blev inavlade.⁸ Eftersom inavel ofta leder till sjukdom, skador, nedsatt livskraft och liknande negativa effekter (så kallad inavelsdepression) bedömdes detta direkt som allvarligt. Forskarna insåg direkt vikten av att genetiska hänsyn måste tas i naturvårdsarbetet och att utsättning av genetiskt förändrade bestånd kan ha negativ påverkan på genetiken hos kvarvarande naturliga bestånd. Om genetiskt förändrade och inavlade stammar sprider sina gener till naturliga bestånd kan detta negativt påverka överlevnadsförmågan.⁹ Redan under tidigt 1980-tal påtalades behovet av genetiska hänsyn i fiskeförvaltningen och vikten av att övervaka genetisk mångfald.¹⁰

6 Allendorf et al., 1976; Ryman et al., 1979.

7 Saha et al., insänt manuskript, 2021.

8 Ryman & Ståhl, 1980; Ryman, 1981; Ståhl, 1983.

9 Skaala et al., 2019.

10 Ryman, 1981.

BEVARANDEGENETIKEN VÄXER SOM EN NY FORSKNINGSINRIKTNING

Den australiensiske genetikern Otto Frankel varnade under tidigt 1970-tal för genetisk utarmning kopplad till monokulturer av olika grödor.¹¹ Tillsammans med Michael Soulé och andra kollegor skrev han de böcker som blev startskottet för det nya forskningsfältet bevarandebiologi (*conservation biology*) som växte fram i takt med att förlusterna av biologisk mångfald blev allt mer uppenbara. Här ingick genetiken som en central del, och populationsgenetisk teori utgjorde grunden för flera riktlinjer som än idag tillämpas.¹²

GENETISK VARIATION – GRUNDEN FÖR ALL BIOLOGISK MÅNGFALD

Genetisk variation utgörs av skillnader på dna-nivå. Varje enskild gen har en specifik plats på dna-molekylen och varje gen har ritningen (koden eller sekvensen) för det protein som katalyserar en eller flera viktiga reaktioner i cellen. Tillsammans med övriga genetiskt kodade proteiner bestämmer dessa proteiner individens olika egenskaper och funktioner. Genom mutationer – slumpmässiga förändringar – uppstår små skillnader i dna hos gener. Detta resulterar i att det uppstår varianter av en viss gen. Det vill säga att dna-sekvensen kan se lite olika ut trots att genen är densamma. Genvarianter kallas ofta alleler och förekomsten av alleler, innebär att det finns genetisk variation (figur 1, nästa sida).

Genetisk variation inom arter finns dels inom individer (om två olika anlag ärvt från föräldrarna i en viss gen), dels mellan individer

11 Frankel, 1970 & 1974.

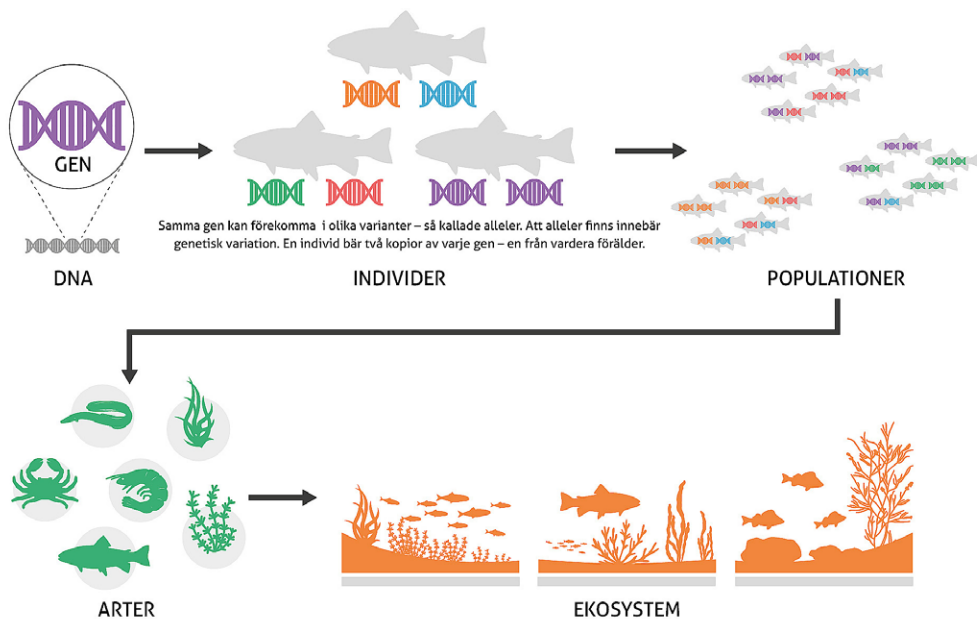
12 Soulé & Wilcox, 1980; Frankel & Soulé, 1981.

inom samma bestånd och slutligen mellan olika bestånd inom arten. Den genetiska variationen är viktig på både kort och lång sikt. För en enskild individ kan bärandet av två olika varianter av en viss gen ibland innebära en fördel ifall det ena anslaget är bättre än det andra under vissa förutsättningar. Den genetiska skillnaden mellan individer kan vara nödvändig för fysiologiska, beteendemässiga, och andra typer av skillnader som behövs för att interaktionen mellan individer ska vara optimal.

I ett anpassnings- och överlevnadsperspektiv för populationen och arten leder förekomst

av flera genvarianter för samma gen till att naturlig selektion kan gynna vissa varianter i en viss miljö och andra i en annan miljö. Detta brukar kallas lokal anpassning – och innebär att djur- och växtbestånd anpassar sig genetiskt till de specifika förhållanden som är kopplade till den geografiska plats där de lever. Utan genetisk variation inom arter är lokal anpassning omöjlig. Arten gynnas alltså av att ha bestånd med mycket genetisk variation som möjliggör att den kan existera i olika miljöer och därmed ha en större utbredning.

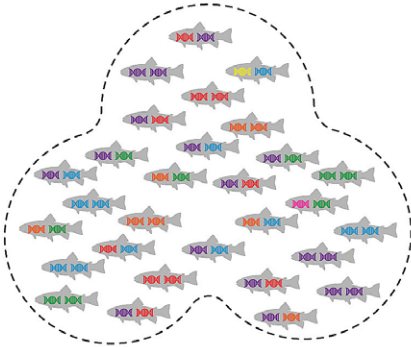
Den genetiska variationen utgör basen för evolution av en art eller ett bestånd i de fall



Figur 1. Förutom att det finns genetiska skillnader mellan olika arter så finns det oftast mycket genetisk variation inom en art – detta brukar betecknas som den genetiska nivån av biologisk mångfald. Den genetiska variationen består av skillnader på dna-nivå. En enskild gen kan förekomma i varianter som skiljer sig i dna-molekylens sekvens. Sådana varianter av en och samma gen kallas alleler och symboliseras här med en schematisk dna-figur som här visas med olika färg. Genetiska skillnader förekommer inom individer (individer som har två olika varianter av en viss gen), mellan individer (individer kan bära olika alleler) inom bestånd samt mellan bestånd. Denna genetiska variation utgör grunden för all biologisk mångfald. Illustration: Jerker Lokrantz/Azote.

MYCKET GENETISK VARIATION

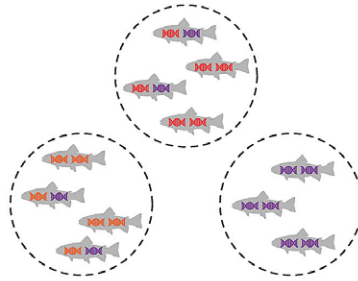
Stora populationer bibehåller mycket genetisk variation



- Bättre anpassningsförmåga
- Större chans till långsiktig överlevnad
- Högre motståndskraft

LITE GENETISK VARIATION

Små, isolerade populationer förlorar genetisk variation



- Sämre anpassningsförmåga
- Mindre chans till långsiktig överlevnad
- Lägre motståndskraft

Figur 2. Bevarandegenetisk forskning över flera decennier visar att djur- och växtbestånd med mycket genetisk variation har många fördelar vad gäller möjlighet till överlevnad och anpassning jämfört med bestånd som har låg grad av genetisk variation. I figuren symboliseras genetisk variation med färger. Varje individ kan bära två kopior av varje enskild gen och dessa kan förekomma i olika varianter (så kallade alleler, här illustrerade av färgade, symboliska dna-figurer). Ju mindre genetisk variation, desto sämre blir beståndens livskraft och överlevnadsförmåga. Illustration: Jerker Lokrantz/Azote.

förändringar sker i miljön. På detta sätt kan den genetiska variationen betraktas som evolutionens verktygslåda. Med många verktyg finns bättre chans att klara nya utmaningar.

Avsaknaden av genetisk variation inom ett bestånd av en art minskar chansen att de genvarianter som skulle klara av ett nytt virus eller en anpassning till en högre temperatur, eller andra utmaningar, finns tillgängliga. Undantaget virus och bakterier och små encelliga organismer, kan övriga organismer heller inte hoppas på nya mutationer som tillför den variation som behövs eftersom mutationer sällan uppstår och i de allra flesta fall sänker en individs överlevnadsförmåga. Mutationer är alltså helt nödvändiga för att skapa genetisk variation. Men positiva mutationer sker väldigt sällan och denna evolutionära kraft verkar därför väldigt långsamt. I det korta

tidsperspektiv som människan kan överblicka är mutationer inte något vi kan hoppas på för att återskapa förlorad genetisk variation bland våra flercelliga arter. Det tar hundratusentals generationer att bygga upp genetisk variation via mutationer. Detta är en orsak till att det är så allvarligt att genetisk variation förloras. Vi kan inte återskapa den. Vi måste lära oss att bevara så mycket som möjligt av den genetiska variation som den biologiska evolutionen har skapat under årmiljoner och som är helt nödvändig för fortsatt liv på jorden.

Idag finns omfattande empiriska belägg för att stor genetisk variation hos ett bestånd är kopplad till hög anpassningsförmåga, god motståndskraft, hög resiliens och god potential för såväl kortsiktig (några generationer) som långsiktig överlevnad hos beståndet (figur 2, ovan).

EN EXPLOSION AV GENETISKA STUDIER AV DJUR OCH VÄXTER

Idag finns effektiva metoder att kartlägga stora delar av vilda organismers arvs massa, och man studerar inte bara de gener som kodar för proteiner utan även mycket av resterande dna-variation och ibland praktiskt taget all variation som finns hos en individ. När en människas hela arvs massa sekvenserades (kartlades) för första gången tog det mer än tio år och kostade 3 miljarder US-dollar och liknandes vid ett månlandningsprojekt. Idag tar sekvenseringen några veckor, och kostnaden är några hundratusen kronor eller lägre för att få fram en kartläggning av arvs massan hos en art (ett så kallat *referensgenom*, genom = hela arvs massan hos en art, uttalas ”jenååm”). När sedan individer ska provtas och sekvenseras för att till exempel övervaka den genetiska mångfalden är själva sekvenseringen inte dyrare än insamlingen av vävnadsprover från individer.

NÅGRA EXEMPEL PÅ VAD VI VET OM GENETISK VARIATION HOS SVENSKA DJUR OCH VÄXTER

I Sverige har hittills över 500 arter studerats genetiskt.¹³ Sammanställningar av dessa vetenskapliga studier har kontinuerligt gjorts av forskare på uppdrag av Naturvårdsverket¹⁴ eller fritt för vetenskaplig publicering.¹⁵

De marina arterna som fått anpassa sig till Östersjöns låga salthalt uppvisar i stort sett alla mycket stora genetiska skillnader om



*Blåmusslorna i Östersjön skiljer sig från dem på västkusten. Foto: Andreas Treptel/
Creative Commons. Något beskuren.*

man jämför Östersjöns bestånd och västkustens.¹⁶ Hos de flesta arter sker ett dramatiskt genetiskt skifte i eller strax innanför Öresund och danska bälten. Det finns två möjliga förklaringar till dessa dramatiska förändringar. Antingen har den låga salthalten genom naturligt urval åstadkommit andra genetiska varianter för att klara anpassningen till Östersjön, eller så har bestånd som redan var genetiskt olika tagit sig till Östersjön strax efter att den bildades för 8 000 år sedan. I några fall vet vi att det gått till på just detta sätt och att de bestånd vi har i Östersjön inte alls är nära släkt med dem som finns på västkusten. Exempel på detta är blåmusslorna och östersjömusslorna i Östersjön som båda har sina närmaste släktingar i norra Stilla havet. Vissa av Östersjöns bestånd har blivit så olika västkustens bestånd att de i princip fungerar som olika arter. Detta

13 Posledovich et al., 2021.

14 Laikre & Ryman, 1997; Andersson et al. 2007; Posledovich et al., 2021.

15 Laikre et al., 2008; Wennerström et al., 2017.

16 Johannesson et al., 2020.



Torsken i östra Östersjön skiljer sig genetiskt från den i Västerhavet. Foto: Håkan Tunón.

gäller det så kallade östra beståndet av torsk i Östersjön, och det gäller skrubbskädda (flundra) och även blåstång.

Länge kunde sillen i Atlanten inte särskiljas genetiskt från den som finns i Östersjön (strömmingen). Först nyligen, sedan det blivit möjligt att undersöka hela arvsmassan, upptäcktes att strömmingen har unika anpassningar till Östersjön och att ungefär 500 gener är inblandade i detta mönster. Forskarna upptäckte att enskilda gener som styr synförmågan har varianter som är speciellt anpassade till Östersjöns ljusförhållanden. Ungefär 100 gener uppvisar också skillnader mellan vår- och höstlekande strömming i Östersjön.¹⁷ Strömmingen är alltså inte alls genetiskt homogen så som man tidigare trott. Även den visar lokala anpassningar till olika

förhållanden i Östersjön, i tillägg till de skillnader som finns jämfört med Västerhavets sillbestånd.

Flera landlevande arter visar stark genetisk struktur, det vill säga stora genetiska skillnader mellan bestånd över sina utbredningsområden, och till viss del kan sådana mönster spegla invandringshistoria. Arter som vanlig näbbmus, skogssork, åkersork, lövsångare, fjällarv och backglim koloniserade Sverige genom invandring från både söder och norr/öster efter senaste istiden. Genetiska mönster från denna invandring avspeglar sig fortfarande i dagens populationer med en tydlig hybridzon där de två invandringslinjerna möts.¹⁸ Ett sådant mönster med tydliga genetiska skillnader mellan bestånd i nord respektive syd finns även hos älg men där ser de genetiska grupperna ut att ha bildats efter det att älgen koloniserade

¹⁷ Lamichaney et al., 2012; Barrio et al., 2016; Hill et al., 2019.

¹⁸ Andersson et al., 2007.

Sverige. Detta skedde sannolikt som en effekt av populationsminskningar med efterföljande populationsexpansion.

Det har genomförts många genetiska studier av de stora rovdjuren i Sverige och dessa visar bland annat att vargen är mycket starkt inavlad. Under lång tid har individer av varg visat samma inavelsnivåer som man förväntar sig ifrån avkomma efter parning mellan helsyskon. Även järven är starkt inavlad och genetiskt isolerad.¹⁹ För båda dessa arter gäller att populationerna är för små och alldeles för isolerade från andra bestånd i Finland och längre österut för att de ska kunna upprätthålla den genetiska variation som behövs för att vara långsiktigt livskraftiga.

ÖKAD SAMVERKAN MELLAN FORSKARE OCH FÖRVALTARE KRING GENETISK MÅNGFALD

Ända sedan de första genetiska studierna av vilda arter i Sverige gjordes på 1970-talet har forskare påpekat vikten av att denna kunskap används i förvaltningen för att säkerställa att arter inte utarmas på genetisk variation. Likaså slog FN:s globala konvention om biologisk mångfald 1992 fast vikten av att kartlägga, bevara, övervaka och hållbart nyttja genetisk mångfald (liksom art- och ekosystemmångfald). I de svenska miljömålen står även sedan 2005 att arter ”ska kunna fortleva i långsiktigt livskraftiga bestånd med tillräcklig genetisk variation”. Trots detta har förvaltningen av vilda djur och växter i hög grad släpat efter när det gäller genetisk mångfald och forskare har upplevt en frustration över att vetenskapliga data ej nyttjats optimalt i bevarandearbetet.

Genom att ta in kunskap om genetisk variation i förvaltningen kan hot upptäckas tidigt – förlust av genetisk variation kan upptäckas

innan beståndet eller arten är under starkt hot. Inavel kan undvikas om den upptäcks genom åtgärder som möjliggör genetiskt utbyte mellan bestånd – till exempel vandringskorridorer eller förflyttning av individer mellan områden. Genom övervakning kan trender i den genetiska variationen upptäckas och om förluster går för snabbt kan insatser sättas in för att stoppa sådan utarmning.

På senare år har stora förändringar skett synen på vikten av genetiska hänsyn i förvaltning. Forskningsprogrammen BaltGene (2009–2011) och BAMBI (2014–2018) gjorde viktiga insatser här genom att först belägga bristen på genetiska hänsyn i förvaltningen av skyddade områden i Östersjön och därefter undersöka varför bristerna fanns. Båda programmen finansierades av EU via forsknings- och utvecklingsprogrammet BONUS för Östersjöområdet. Främsta orsakerna till att genetiken inte beaktades var kunskapsluckor hos förvaltare samt bristfälliga och otydliga riktlinjer och anvisningar från ansvariga myndigheter högre upp i hierarkin.²⁰ Ett kunskapsexperiment där forskare provade olika sätt att öka kunskapen om genetisk variation hos förvaltare visade på vikten av kontinuerlig kunskapskommunikation mellan forskare och förvaltare.²¹ Experimentet i sig, liksom efterföljande konferenser där forskare och förvaltare möttes, skapade viktiga bryggor som har lett till vidare insatser för genetisk mångfald inte minst inom övervakning av genetisk variation.²²

²⁰ Sandström et al., 2016.

²¹ Lundmark et al., 2019.

²² Sandström et al., 2019.

¹⁹ Ekblom et al., 2018.



Hur är den genetiska bredden för våra "tama" och vilda pollinatörer? Under 2020 inleddes övervakning av genetisk mångfald hos några pollinerande insekter. Foto: Håkan Tunón.

SVERIGE STARTADE PILOTÖVERVAKNING AV GENETISK MÅNGFALD 2020

Havs- och vattenmyndigheten inledde 2017 ett projekt för att ta fram förslag till program för att övervaka genetisk mångfald. Pilotstudier i sötvatten respektive marin miljö utökades under 2020 till att gälla övervakning av genetisk variation hos fyra prioriterade arter – torsk, sill, lax och ålgräs. Målet är bland annat att belysa om viktiga bestånd av dessa arter har förlorat genetisk variation under de senaste decennierna. Tack vare vävnadsbanker kan denna fråga belysas för åtminstone fiskarterna. Starten av denna myndighetsstyrda övervakning av genetisk mångfald innebär att Sverige tar täten internationellt. Endast Skottland och Schweiz har också kommit igång med övervakning av genetisk mångfald.

Havs- och vattenmyndigheten i Sverige har utvecklat indikatorer för genetisk mångfald som kommer att provas under det fortsatta arbetet och dessa kommer även att kunna jämföras med indikatorer som nyligen utvecklats internationellt som förslag till konventionen om biologisk mångfald. Naturvårdsverket gav en forskargrupp i uppdrag att under 2020 ta fram ett program för hur övervakning av genetisk variation skulle kunna utformas och integreras i pågående förvaltning. Rapporten föreslår en rad praktiska åtgärder och insatser²³ och pilotövervakning av genetisk mångfald hos älg och några pollinerande insekter inleddes också under 2020 av Naturvårdsverket.

Den ökade förståelsen för betydelsen av genetisk mångfald bland förvaltare och

23 Posledovich et al., 2021.

beslutsfattare, liksom forskningens snabbt ökande kunskaper och effektivare tekniker att kartlägga arters genetiska variation, ökar våra möjligheter att säkerställa genetiskt hållbara bestånd av organismer till nytta för framtida generationer.

REFERENSER

- Allendorf, F., Ryman, N., Stennek A. & Ståhl, G. 1976. Genetic variation in Scandinavian brown trout (*Salmo trutta* L.): evidence of distinct sympatric populations. *Hereditas* 83:73–82.
- Andersson, A.-C., Andersson, S. & Lönn, M. 2007. *Genetisk variation hos vilda växter och djur i Sverige. En kunskapsöversikt om svenska arter och populationer, teori och undersökningsmetoder*. Rapport 5712. Naturvårdsverket, Stockholm.
- Barrio, A.M. et al. 2016. The genetic basis for ecological adaptation of the Atlantic herring revealed by genome sequencing. *eLIFE* 5:e12081. DOI: 10.7554/eLife.12081
- Bateson W. & Saunders, E.R. 1902. The facts of heredity in the light of Mendel's discovery. *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society* 1:125–160.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London.
- Eklblom, R. et al. 2018. Genome sequencing and conservation genomics in the Scandinavian wolverine population. *Conservation Biology* 32:1301–1312.
- Frankel, O.H. 1970. Variation – the essence of life. *Proceedings of the Linnaean Society of New South Wales* 95:158–169.
- Frankel, O.H. 1974. Genetic conservation: Our evolutionary responsibility. *Genetics* 78(1):53–65.
- Frankel, O.H. & Soulé, M.E. 1981. *Conservation and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hill, J. et al. 2019. Recurrent convergent evolution at amino acid residue in fish rhodopsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 37:18473–18478. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1908332116
- Hubby, J.L. & Lewontin, R.C. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54:577–594.
- Johannesson, K., Le Moan, A., Perini, S. & André, C. 2020. A Darwinian laboratory of multiple contact zones. *Trends in Ecology and Evolution* 35:1021–1036.
- Laikre, L., Larsson, L.C., Palmé, A., Charlier, J., Josefsson, M. & Ryman, N. 2008. Potentials for monitoring gene level biodiversity: using Sweden as an example. *Biodiversity and Conservation* 17:893–910.
- Laikre, L. & Ryman, N. 1997. *Övervakning av biologisk mångfald på gennivå. Förslag till åtgärds- och forskningsprogram*. Rapport 4824. Naturvårdsverket, Stockholm.
- Lamichhaney, S. et al. 2012. Population-scale sequencing reveals genetic differentiation due to local adaptation in Atlantic herring. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(47):19345–19350. doi:10.1073/pnas.1216128109
- Lundmark, C., Sandström, A., Andersson, K. & Laikre, L. 2019. Monitoring the effects of knowledge communication on conservation managers' perception of genetic biodiversity – A case study from the Baltic Sea. *Marine Policy* 99:223–229.
- Mendel, G. 1866. Versuche über Pflanzenhybriden, *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn, Bd. IV (1865), Abhandlungen*: 3–47.
- Posledovich, D., Eklblom, R. & Laikre, L. 2021. *Mapping and monitoring genetic diversity in Sweden. A proposal for species, methods and costs*. Report 6959. Swedish Environmental Protection Agency, Stockholm.
- Ryman, N., Allendorf, F.W. & Ståhl, G. 1979. Reproductive isolation with little genetic divergence in sympatric populations of brown trout (*Salmo trutta*). *Genetics* 92:247–262.
- Ryman, N. & Ståhl, G. 1980. Genetic changes in hatchery stocks of brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:82–87.

- Ryman, N. (red.). 1981. Fish gene pools: preservation of genetic resources in relation to wild fish stocks. *Ecological Bulletin Stockholm* 34: 111.
- Sandström, A., Lundmark, C., Jansson, E., Edman, M. & Laikre, L. 2016. Assessment of management practices regarding genetic biodiversity in Baltic Sea marine protected areas. *Biodiversity and Conservation* 25:1187–1205.
- Sandström, A., Lundmark, C., Andersson, K., Johannesson, K. & Laikre, L. 2019. Understanding and bridging the conservation-genetics gap in marine conservation. *Conservation Biology* 33:725–728.
- Skaala, Ø. et al. 2019. An extensive common-garden study with domesticated and wild Atlantic salmon in the wild reveals impact on smolt production and shifts in fitness traits. *Evolutionary Applications* 12:1001–1016. DOI: 10.1111/evo.12777
- Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (red.). 1980. *Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Ståhl, G. 1983. Differences in the amount and distribution of genetic variation between natural populations and hatchery stocks of Atlantic salmon. *Aquaculture* 33:23–32.
- Sandström, A., Lundmark, C., Jansson, E., Edman, M. & Laikre, L. 2016. Assessment of management practices regarding genetic biodiversity in Baltic Sea marine protected areas. *Biodiversity and Conservation* 25:1187–1205.
- Sandström, A., Lundmark, C., Andersson, K., Johannesson, K. & Laikre, L. 2019. Understanding and bridging the conservation. *Conservation Biology* 33:725–728.
- Utter, F.M., Hodgins, H.O., Allendorf, F.W., Johnson, A.G. & Mighell, J.L. 1973. Biochemical variants in Pacific salmon and rainbow trout: Their inheritance and application in population studies, s. 329–339 i *Genetics and mutagenesis of fish*. Schröder, J.H. (red.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Wennerström, L., Jansson, E. & Laikre, L. 2017. Baltic Sea genetic biodiversity: Current knowledge relating to conservation management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 27:1069–1090. DOI: 10.1002/aqc.2771
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97–159.