

Genetisk struktur hos lax i Torneälven och Kalixälven – med speciellt fokus på uppvandringstid hos vuxen lax från olika delar av Torneälven

Emma Lind¹, Johan Dannewitz¹, Stefan Palm¹, Atso Romakkaniemi², Tore Prestegard¹ och Johan Östergren¹

¹ Sötvattenslaboratoriet, Institutionen för akvatiska resurser, SLU

² Naturresursinstitutet (Luke), Uleåborg, Finland

Sammanfattning

Huvudsyfte med denna studie var att göra en populationsgenetisk kartläggning av lax, *Salmo salar*, i Kalixälvens och Torneälvens vattensystem för att kvantifiera graden av genetisk variation mellan och inom olika delar av dessa närliggande älvar som är delvis sammanhängande. Ett annat syfte var att undersöka om lax som vuxit upp i olika delar av Torneälven återvänder till älven för lek vid olika tidpunkter. Vi ville också studera om tiden för smoltutvandring varierar mellan lax född i olika delar av Torneälven. Studien är baserad på genetisk analys (med 18 så kallade mikrosatellitmarkörer) av elfiskade laxungar, stirr, från olika områden i de båda älvarna, samt av vuxen lax fångad inom sportfiske och utvandrande smolt från en smoltfälla i Torneälven.

Resultaten visar att det inom respektive älv finns genetiska skillnader mellan laxungar från olika områden. Inom båda älvarna framträder ett tydligt mönster där insamlingsområdenas avstånd till älvmynningen avgör graden av genetisk differentiering – detta i hög grad oberoende av i vilken älv (Kalix eller Torne) laxen är född. Överlag följer den genetiska variationen en "isolation by distance"-modell, där laxar från närbelägna områden är mer genetiskt lika än laxar från områden längre ifrån varandra. Även om genetiska skillnader kan påvisas mellan i stort sett samtliga provtagna områden i älvarna kan materialet delas in i två till tre huvudgrupper (genetiska kluster) som kännetecknas av olika geografiska avstånd till havet. I båda älvarna finns en inomälvstruktur som sannolikt upprätthålls genom att det genetiska utbytet är begränsat mellan olika lek- och uppväxtområden. Däremot framträder ingen tydlig övergripande genetisk skillnad mellan lax från de två älvarna,

undantaget biflödet Ängesån i Kalixälven som avviker mer tydligt från lax i övriga delar inom Kalix- och Torneälven.

Genetisk analys av lekvandrande vuxen lax från Torneälven visade att individer som härstammar från områden högre upp i systemet i genomsnitt återvänder tidigare på säsongen jämfört med lax som vuxit upp i områden närmare mynningen. Motsvarande analyser av utvandrande smolt från Torneälven visade inte på någon tydlig koppling mellan utvandringstid och uppväxtområde. Det fanns dock svaga indikationer på att smolt som härstammar från de övre delarna av älven tenderar att vandra ut i havet något senare än smolt som vuxit upp på områden längre nedströms.

I ett avslutande steg användes skattade fördelningar av vuxen lax och smolt från olika uppväxtområden i kombination med data från den räkning av vuxen lax och smolt som sker i Torneälven, för att grovt uppskatta produktionen av lax i olika delar av älvsystemet. Även om beräkningarna är förknippade med stora osäkerheter tyder dessa på att en majoritet av den vuxna lax som idag anländer till Torneälven reproducerar sig i de mellersta delarna av älven. I linje med detta resultat tycks de mellersta delarna av älven idag också stå för den största produktionen av utvandrande smolt.

Inledning

Atlantlaxen, *Salmo salar*, är en viktig del av vår fauna och av stort intresse för både fritidsfiskare, yrkesfiskare och forskare. Laxbestånden i Östersjön har historiskt sett haft stor ekonomisk betydelse och beskattats hårt. Under de senaste två decennierna har dock exploateringen minskat och många laxbestånd i Östersjön har utvecklats i positiv riktning. Dagens laxförvaltning syftar till en sund och långsiktigt hållbar förvaltning av våra vilda laxstammar. I framtiden kommer förvaltningen sannolikt att fokuseras än mer på enskilda laxbestånds status och utveckling, vilket kommer att kräva gedigen kunskap om de olika bestånden.

De flesta tidigare studier av genetisk struktur hos lax i Östersjön har fokuserat på genetiska skillnader mellan lax från olika älvar. Dessa studier har visat att det i varierande grad finns tydliga genetiska skillnader mellan lax från de flesta laxälvar i Östersjön (t.ex. Ståhl 1987). Genetiska skillnader uppstår och upprätthålls då genflödet, utbytet av gener mellan olika lokala populationer, är begränsat. En ytterligare förklaring till de genetiska skillnader som finns mellan laxbestånd i olika delar av Östersjöområdet (till exempel mellan Baltikum och Bottniska viken) anses vara att laxarna en gång har invandrat från olika så kallade refugier, det vill säga olika platser där arten överlevt den senaste istiden (t.ex. Nilsson *m.fl.* 2001; Säisä *m.fl.* 2005).

Laxen har en utpräglad heminstinkt vilket innebär att den i stor utsträckning återvänder till sin födelseälv för att reproducera sig (Scheer 1939). Detta beteende skapar förutsättningar för ett begränsat genflöde mellan vattendrag. Det är dock mindre undersökt i vad mån heminstinkten styr laxens val av lek område även inom en älv. Om driften att återvända är så stark att laxen inte bara hittar hem till sin födelseälv, utan även till det lokala område i älven där den kläcktes finns förutsättningar för utveckling av en genetisk inomälvstruktur. Det finns också exempel i litteraturen på detta. Inom den stora Tanaälven, som utgör gränsälv mellan norra Norge och Finland och mynnar i Barents hav, kunde exempelvis Vähä *m.fl.* (2007, 2011) med hjälp av genetiska data identifiera minst 20-30 lokala populationer av atlantlax. Även från Nordamerika finns exempel på genetiska skillnader mellan lokala bestånd av Stilla-havslax (*Oncorhynchus* sp.) från olika delar inom samma större vattensystem.

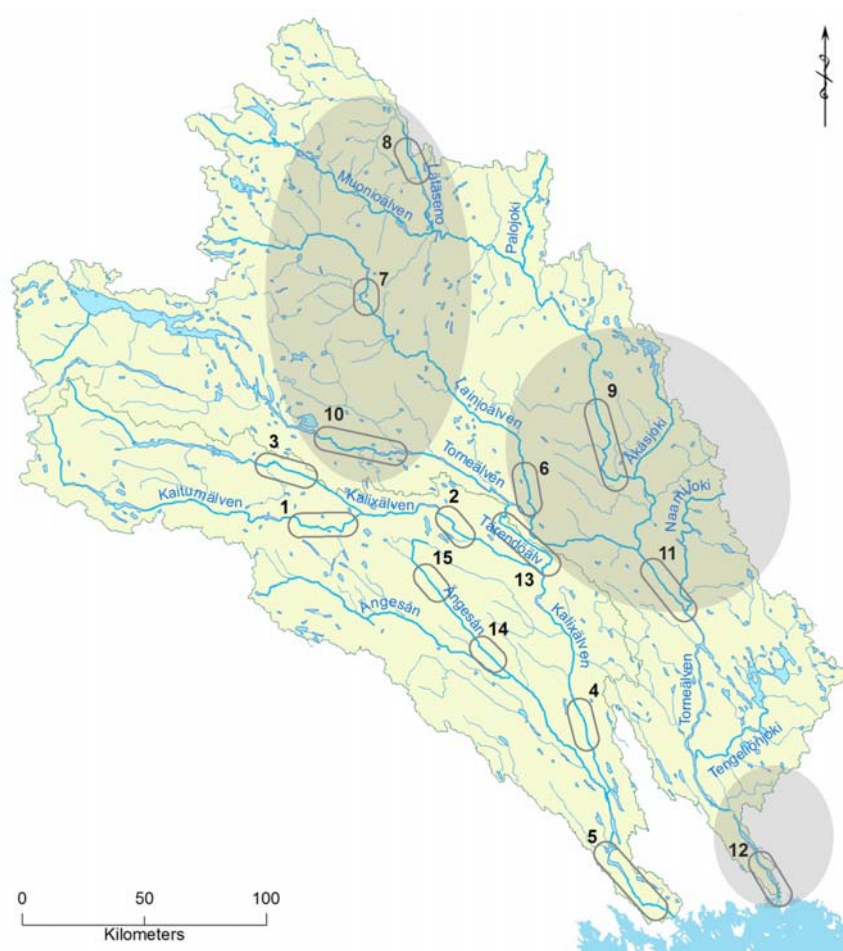
I en tidigare studie av livshistoriekaraktärer (åldersfördelning bland smolt samt havsålder bland lekfisk av olika kön) kunde Kallio-Nyberg och Pruuki (1990) inte finna några tydliga tecken på inomälvsvariation hos lax i Torneälven när de jämförde individer fångade på varierande avstånd från mynningen under olika delar av vandrings säsongen. Detta resultat utesluter dock inte förekomst av en inomälvstruktur. Lax från Torneälven och Kalixälven har ingått i ett flertal tidigare genetiska studier (t. ex. Ståhl. 1987, Koljonen *m.fl.* 1999, Nilsson *m.fl.* 2001; Säisä *m.fl.* 2005). Tidigare arbeten har dock fokuserats på jämförelser över större geografiska områden, som genetisk struktur inom Östersjön eller över ännu större geografisk skala. I tidigare genetiska undersökningar som inkluderat prover från Torne- eller Kalixälven har därför endast enstaka eller ett fåtal platser inom älvarna provtagits, och dessa studier har därmed inte kunnat (eller haft ambitionen att) besvara frågan om det även finns en genetisk struktur inom älvsystemen på liknande sätt som i Tanaälven (Vähä *m.fl.* 2007, 2011) eller i skotska River Tay (Stewart *m.fl.* 2012).

Torneälven och Kalixälven är långa älvar med flera huvudgrenar och biflöden, vilka delvis sitter ihop med varandra genom en så kallad bifurkation vid Täreändö, där ungefär hälften av vattnet i Torneälvens huvudgren rinner ner i Kalixälven via Täreändöälven (Figur 1). Torneälven och Kalixälven är två av fyra svenska nationalälvar (övriga är Pite- och Vindelälven), och är mycket viktiga för den vilda Östersjö-laxen. Likt många andra vattendrag i Bottniska viken har utvecklingen av dessa båda älvars laxbestånd generellt sett varit positiv sedan 1990-talet. Tätheterna av uppväxande laxungar, stirr, har ökat markant och Torneälven står idag för den största produktionen av vild laxsmolt bland Östersjöns samtliga vildlaxälvar (ICES 2014).

För att förvalta laxfisket i både kustområdet och i älvarna på ett långsiktigt hållbart sätt, bör hänsyn tas till samtliga delpopulationers bärkraft. Kunskap

om förekomsten av eventuella delpopulationer, samt variation i vandringstid mellan dessa är därför nödvändig. Denna studie syftar till att kartlägga den genetiska strukturen i Torneälvens och Kalixälvens vattensystem, med särskilt fokus på Torneälven, för att svara på följande huvudfrågeställningar:

- Finns genetiska skillnader mellan stirr (laxens älv-stadium) från olika uppväxtområden? Om ja, hur är den genetiska variationen strukturerad:
 - i) I förhållande till älv?
 - ii) I förhållande till inbördes avstånd mellan uppväxtområden?
 - iii) I förhållande till avstånd från uppväxtområde till havet?
- Kan man spåra till vilken del av Torneälven lekmogen vuxen lax är på väg? Finns ett samband mellan den lekmogna laxens genetiska "tillhörighet" och när på säsongen de vandrar upp i älven och fångas?
- Vandrar smolt från olika delar av Torneälven ut vid olika tider?
- Kan man med befintlig information uppskatta antalet leklaxar som är på väg till olika delar av Torneälven samt använda denna kunskap för att utvärdera dagens laxfiskeförvaltning? Går det på liknande vis även att skatta produktiviteten av lax i olika delar av Torneälven genom att kombinera genetisk information och resultat från smolträkning?



Figur 1. Karta över Torne- och Kalixälvens vattensystem. De numrerade områdena visar var vävnadsprov tagits från laxstirr (insamlade hösten 2012 på sammanlagt 42 olika lokaler). Elfiskelokalerna har slagits samman till 15 områden baserat på geografisk närhet samt genetisk likhet. Skuggade områden över Torneälven indikerar hur lokalerna i denna älv delats in i tre så kallade rapportgrupper inför s.k. Mixed Stock Analyser (programmet ONCOR). Ytterligare detaljer ges i texten.

Material och metoder

Insamlingsmetodik och antal prov

Analyserade data består av tre olika delar: stationär stirr, lekmogen vuxen lax samt utvandrande smolt. Mer specifikt insamlades 688 stationära laxungar, så kallad stirr, från sammanlagt 42 olika elfiskelokaler i Torne- och Kalixälven (inklusive bifurkationen mellan de två älvarna) under hösten 2012. Fjällprov analyserades dessutom från 287 vuxna laxar fångade med spö under 2009 och 2010 i nedre delen av Torneälven, 110-180 km uppströms från mynningen

(från 4 juni till 15 augusti, sammanlagt prov från 72 dagar; data från Finska vilt- och fiskeriforskningsinstitutet). Därtill ingick 196 prover på smolt insamlade under smolträkning 2011 nära Torneälvens mynning enligt ett stratifierat system, där 3-5 smolt per dag provtogs mellan 14 maj till 28 juni (sammanlagt 45 dagar). Totalt består det analyserade datasetet av 1159 individer.

Tabell 1. Antal laxstirr per insamlingsområde i Torne- och Kalixälven (totalt 15 stycken; se Figur 1). Varje område omfattar lax av olika ålder (årsungar och äldre) från 1-5 elfiskelokaler som slagits samman grundat på geografisk närhet samt genetisk likhet (inga säkerställda genetiska skillnader). I tabellen visas också totalt antal funna alleler (genvarianter) per område, genomsnitt av antal alleler per område med hänsyn till den överlag minsta provstorleken (Allelic richness) och H_E (Expected heterozygosity) (två olika mått på grad av genetisk variation) samt "inavelskoefficienten" (F_{IS} ; vilket kvantifierar graden av genomsnittlig avvikelse från s.k. Hardy-Weinberg-proportioner).

	Område	Antal individer	Tot. antal alleler	Allelic Richness	H_E	F_{IS}
1.	Kaitum	48	151	7,57	0,69	0,015
2.	Kalix	50	151	7,52	0,69	0,001
3.	Kalixgren	42	133	6,71	0,67	-0,021
4.	KalixM	50	181	8,70	0,71	-0,003
5.	KalixL	50	186	8,83	0,72	0,009
6.	LainioL	50	176	8,52	0,70	-0,017
7.	LainioU	45	145	7,30	0,70	-0,003
8.	Latas	49	161	7,99	0,70	0,010
9.	Muonio	46	174	8,59	0,73	0,016
10.	SvTorne	50	157	7,69	0,69	-0,004
11.	TorneM	50	182	8,66	0,70	0,006
12.	TorneL	48	180	8,58	0,71	0,037
13.	Tarendo	52	177	8,45	0,71	0,021
14.	AngeL	25	151	8,39	0,72	0,032
15.	AngeU	25	125	6,94	0,70	-0,013

Genetisk variation inom och mellan stickprov från de 42 elfiskelokalerna, samt mellan individer av olika ålder i samma stickprov (årsungar och äldre, vilka går att särskilja utifrån storlek) undersöktes med flera olika statistiska metoder (se nedan). Individer av olika ålder från samma elfiskelokal slogs samman, då inga tecken på temporala genetiska skillnader mellan ungar av olika ålder (årsklasser) från samma lokal fanns i materialet. Motsvarande resultat visade vidare att de 42 elfiskelokalerna kunde reduceras till 15 områden baserat på geografisk närhet samt genetisk likhet, varav sju är belägna inom Torneälvens vattensystem (Figur 1). Det fanns inte heller några

genetiska skillnader mellan prover av vuxen lax från 2009 och 2010, och även dessa slogs ihop för vidare analyser.

Genetisk analys

I studien användes 18 högvariabla genetiska markörer (mikrosatelliter) som används rutinmässigt i studier av lax vid Sötvattenslaboratoriet. För information om metoder för isolering av DNA samt analys av mikrosatelliter, se Palm *m.fl.* (2008, 2013).

Statistiska analyser

Om ett stickprov domineras av helsyskon kan detta leda till att man får en felaktig bild av genfrekvenserna i populationen som undersöks (t.ex. Hansen *m.fl.* 1997). Programmet COLONY 1.2 (Jones och Wang 2009) användes därför för att identifiera helsyskongrupper (två eller flera helsyskon): efter analys behölls maximalt två individer från varje identifierad helsyskongrupp, vilket innebär att totalt 12 helsyskon plockades bort, medan återstående 676 laxstirr användes i analyserna.

Övriga statistiska metoder och program som användes för att analysera och utvärdera data är i korthet följande; skattningar av genetisk variation inom och mellan grupper har beräknats med hjälp av FSTAT (Goudet 1995) samt HIERFSTAT (Goudet 2005). Samma program har även använts för att detektera eventuella avvikelser från Hardy-Weinberg proportioner såsom över/underskott av heterozygoter. För att undersöka om den genetiska skillnaden mellan områden ökar med det geografiska avståndet användes korrelationsanalys baserad på genetiska och geografiska distanser med programmet "Isolation by distance, web service" (Jensen *m.fl.* 2005).

Genetiska likheter och skillnader mellan stickprov från olika geografiska områden har illustrerats grafiskt med hjälp av ett så kallat "släktskapsträd" (neighbor-joining dendrogram framtaget med programmet PHYLIP; Felsenstein 2004) baserat på parvisa genetiska avstånd (Cavalli-Sforza & Edwards 1967). För att vidare utreda populationsstrukturen använde vi oss av programmet STRUCTURE (Pritchard *m.fl.* 2000) där individer grupperas i genetiska grupper/kluster vilka uppfyller vissa teoretiska kriterier som kännetecknar genetiskt homogena populationer. Bland annat grupperas individerna så att avvikelser från Hardy-Weinberg-proportioner inom de identifierade klustren minimeras. Grupperingen av individer baseras helt på genetisk information och tar inte hänsyn till annan information som antagen populationstillhörighet baserad på fångstplats, och förväntas därför ge en objektiv bild av den genetiska strukturen i materialet. STRUCTURE användes även för att undersöka hur individer av smolt och vuxna laxar fångade vid olika tidpunkter grupperar sig i förhållande till de genetiska kluster som identifierats bland stirr insamlade från olika delar av Torneälven.

För att studera ursprunget på den uppvandrande lekmogna laxen samt den utvandrande smolten i Torneälven användes "Mixed Stock Analysis", MSA, med programmet ONCOR (Kalinowski *m.fl.* 2007). I dessa analyser studeras stamsammansättningen i stickprov av okänt ursprung genom jämförelser med en så kallad "baseline", en genetisk referensdatabas i detta fall bestående av de analyserade laxungarna från olika delar av Torneälven. I analyserna slogs vissa av de sju områdena i Torneälven samman till tre så kallade *rapportgrupper* för att öka den statistiska precisionen i analyserna (se Figur 1). Ursprunget på vuxen uppvandrande lax och utvandrande smolt studerades sedan genom att jämföra dessa rapportgrupper med referensdatabasen. På så sätt kunde vi till exempel skatta hur stor andel av den provtagna vuxna laxen som sannolikt härstammar från de övre delarna av Torneälven.

Vuxen lax och smolt delades upp i mindre grupper baserat på fångstdatum i älvfisket respektive smoltfällan, för att undersöka om det finns ett samband mellan härstamning inom Torneälven och vandringsstid. De vuxna laxarna delades in i sju grupper baserat på fångstdatum med lax från 8-10 dagar per grupp, där varje grupp bestod av 16-101 individer. Smolten delades in i fyra 10-dagarsperioder vilket resulterade i gruppstorlekar på cirka 50 individer. Ursprunget på laxen inom respektive grupp studerades med hjälp av MSA, och analyser gjordes för att studera eventuella samband mellan ursprung och vandringsstid. Resultat från dessa analyser i kombination med faktiska räkningar av stigande vuxen lax och utvandrande smolt gjorde det även möjligt att grovt uppskatta totala mängden smolt och leklax på väg från/till olika delar av Torneälven.

Resultat

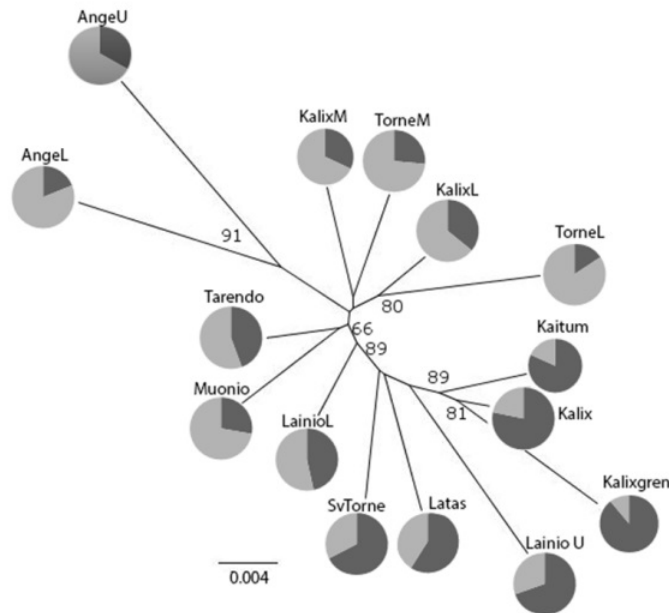
Övergripande genetisk struktur i Torneälven & Kalixälven

Enligt våra resultat finns en tydlig genetisk struktur inom Torne- och Kalixälven. Parvisa analyser av genetisk differentiering, mätt som relativa skillnader i allelfrekvenser (F_{ST}), visar att statistiskt signifikanta skillnader återfinns i ca 90 procent av de parvisa jämförelserna mellan samtliga 15 undersökta områden i Torne- och Kalixälven (bilaga 1). Sett över samtliga 15 områden finns också en övergripande genetisk skillnad ($F_{ST} = 0,016$; $p < 0,001$). Intressant är att vid en motsvarande jämförelse av samtliga sturr från de båda älvarna (sju respektive åtta områden sammanslagna) kunde endast en mycket liten genetisk skillnad observeras ($F_{ST} = 0,0015$; $p < 0,001$). Vid en liknande men statistiskt mer korrekt hierarkisk jämförelse med programmet HIERFSTAT, där hänsyn först tas till variationen mellan områden inom respektive älv, återstod ingen övergripande genetisk skillnad alls mellan sturr från Torne och Kalix älvsystem ($F_{ST}^{(hierarkiskt)} = -0,001$; $p = 0,43$). Detta illustrerar att det inte är vilken älv laxen härstammar från som främst påverkar graden av genetisk skillnad.

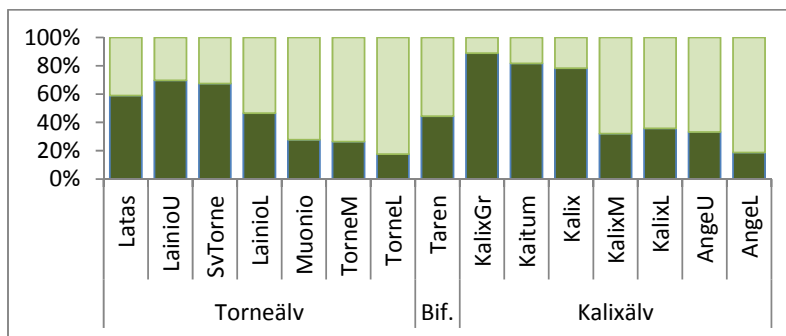
Istället finns en tydlig koppling mellan avstånd till havet och genetisk skillnad inom respektive älv. Överlag, när all stirr från båda älvorna analyseras samtidigt, ökar graden av genetisk differentiering med det geografiska avståndet enligt en så kallad "*isolation-by-distance*" modell (geografiskt avstånd mellan samtliga 15 lokaler via havet: $r=0,25$; $p=0,02$). Detta betyder att grupper av laxstirr som växt upp på närliggande områden är mer genetisk lika varandra jämfört med laxstirr som växt upp på områden som ligger långt ifrån varandra. Det finns också ett motsvarande samband mellan genetisk differentiering och uppväxtområdenas höjd över havet i meter ($r=0,32$; $p<0,01$).

Sambandet mellan avstånd och genetisk differentiering blir än mer tydligt när älvorna analyseras var för sig (Kalixälven: $r=0,59$; $p<0,001$; Torneälven: $r=0,41$; $p<0,01$). Ett IBD-liknande mönster framgår även i ett släktskapsträd över samtliga lokaler (Figur 2), där geografiskt närliggande områden (oavsett älv) tenderar att vara placerade nära varandra och vice versa. Av trädet framgår även att de båda områdena i Ängesån (biflöde till Kalixälven; Figur 1) avviker tydligt från övriga områden i båda älvorna, samtidigt som det finns en genetisk skillnad även mellan laxar från de båda områdena inom Ängesån (bilaga 1).

Ovanstående resultat bekräftas till stora delar vid analyser med STRUCTURE, där samtliga stirr från de båda älvorna delades in i två huvudsakliga grupper/kluster. Av resultatet framgår också att en majoritet av individerna från områdena högt upp i systemen grupperas tillsammans, medan stirr från lokaler längre nedströms i båda älvorna i större utsträckning hamnar i den andra gruppen (Figur 3).



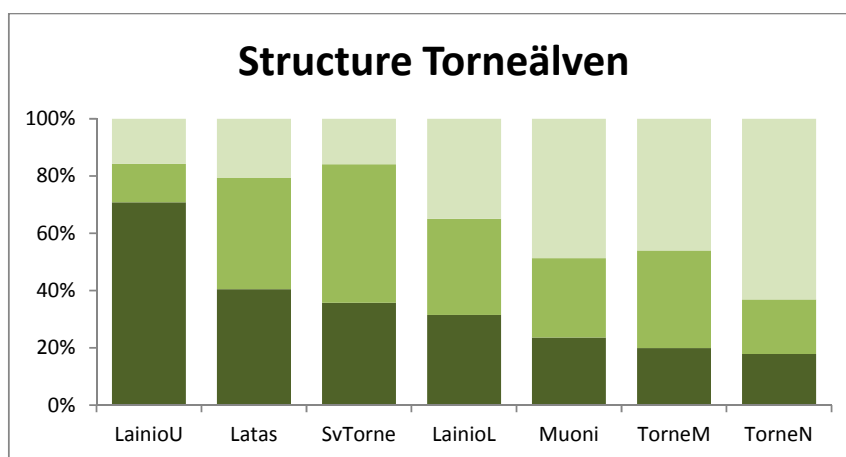
Figur 2. Dendrogram (släktskapsträd) som visar genetiska likheter och skillnader mellan lax från olika områden (se Figur 1 samt Tabell 1). Områden placerade nära varandra i trädet är mer genetiskt lika och vice versa. Till exempel hamnar Kalix mellan (KalixM), Torne mellan (TorneM), Kalix nedre (KalixL) och Torne nedre (TorneL) nära varandra, vilket innebär att de är genetiskt sett relativt lika varandra. Även områden högt upp i vattensystemen sitter grupperade nära varandra. De två områdena i Kalixälvens biflöde Ångesån (AngeL och AngeU) är tydligt skilda från övriga undersökta områden. Tårtdiagrammen längst ut på grenarna visar resultat från STRUCTURE där andelen gener från två "genetiska kluster" illustreras genom olika nyanser av grått.



Figur 3. Resultat från STRUCTURE där samtliga analyserade laxar från Torneälven och Kalixälven delats in i två genetiska kluster/grupper. Varje stapel representerar ett stickprov bestående av ett större antal analyserade laxungar från ett uppväxtområde där andelen gener från respektive kluster anges i procent (mörk- respektive ljusgrönt). Det ena klustret domineras av laxstirr fångade högt upp i älvsystemen, medan det andra klustret domineras av laxstirr från lokaler närmare kusten (jfr. karta; Figur 1).

Genetisk struktur inom Torneälven

Det fanns även genetiska skillnader mellan sturr från samtliga sju områden i Torneälven (se bilaga 1 för parvisa jämförelser av allelfrekvenser, F_{ST}). De genetiska skillnaderna ökade med såväl geografiskt avstånd ($r=0,41$; $p<0,01$) som höjd över havet ($r=0,64$; $p=0,002$). Sturr från Torneälven utgjorde den referensdatabas, "baseline", som sedan användes för att identifiera mest sannolika ursprung hos uppvandrande vuxen lax samt utvandrande smolt. När vi utvärderade de sju provtagningslokalerna i Torneälven med STRUCTURE blev tre genetiska kluster/grupper det mest sannolika utfallet. En av grupperna dominerar i lokaler högt upp i systemet, en grupp i de nedre lokalerna (närmast havet) medan den tredje gruppen är mest vanlig i de fem mellersta lokalerna (Figur 4).



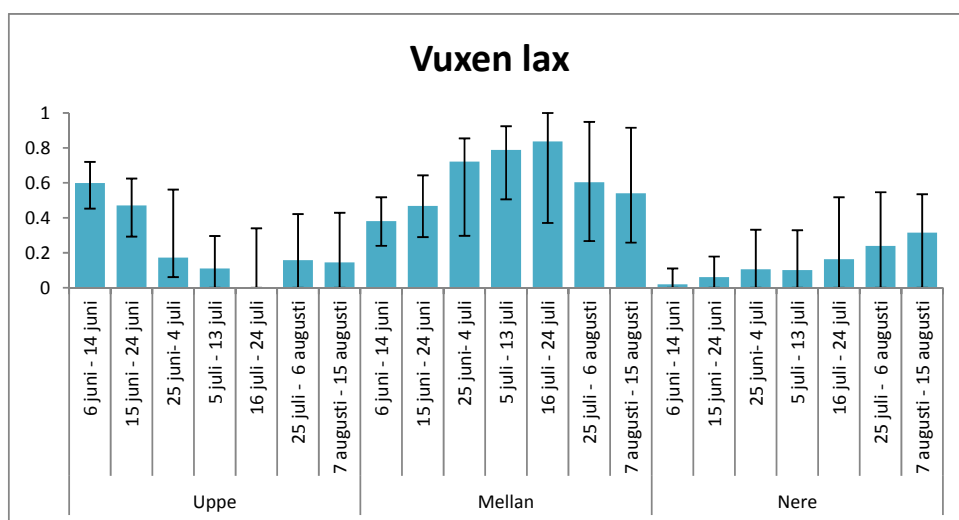
Figur 4. Resultat från STRUCTURE. Figuren visar uppdelning av laxsturr från Torneälven i tre genetiska kluster/grupper. Det mörkgröna klustret dominerar i de övre delarna av Torneälven medan det ljusgröna dominerar i älvens nedre delar.

MSA; Mixed Stock Analysis

Utvärdering av referensdatabasen (baseline). En statistisk utvärdering av referensdatabasen för Torneälven bestående av laxsturr (resultat ej redovisade) visade att möjligheten att erhålla korrekt stamsammansättning vid MSA-analys var god, och att den blev mycket god om man använder så kallade rapportgrupper baserade på geografisk närhet och genetisk likhet. Vi använde tre rapportgrupper: "Nere"= TorneL; "Mellan"= Muonio, TorneM, LainioL; "Uppe"=LainU, Latas, SvTor.

Även på individnivå kan relativt säkra slutsatser om geografiskt ursprung inom Torneälven erhållas utifrån genetisk information med hjälp av så kallad *individual assignment* (IA); analys av simulerade data med ONCOR visade att omkring 95 procent av individerna klassificerades korrekt då ovanstående tre rapportgrupper användes. I denna studie har dock inte några resultat från analys med IA använts.

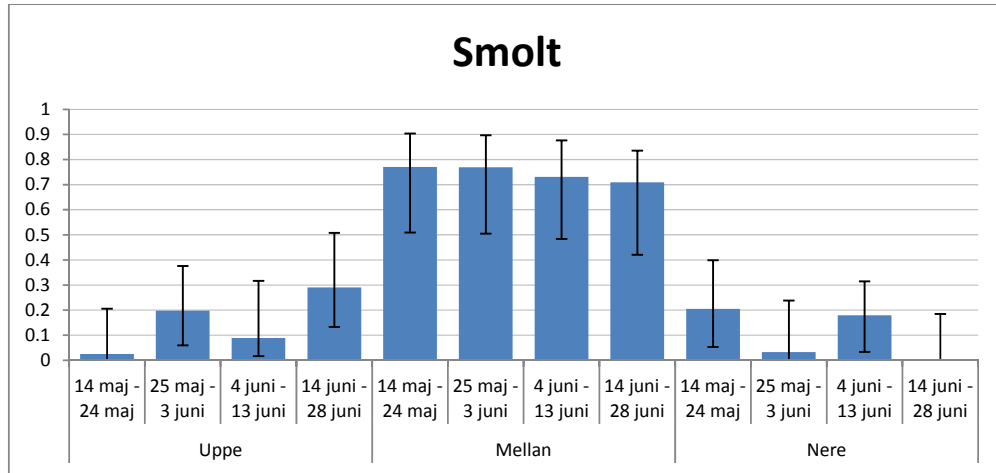
Vuxen lax. Uppvandrande vuxna laxar fångade vid sportfiske 2009-2010 delades in i grupper med avseende på fångsttid (10-dagarsperioder). Ursprunget hos laxen inom respektive grupp studerades genom jämförelser med referensdatabasen. Resultat från MSA visar att sammansättningen av lax förändrades under uppvandringssäsongen; en större andel av laxen fångad tidigt på säsongen kopplades till lokaler högt upp i älven medan lax fångad senare på säsongen främst kopplades till lokaler längre nedströms i älven (Figur 5).



Figur 5. Resultat från Mixed Stock Analysis, MSA, på vuxna laxar fångade vid olika tidpunkter. Av figuren framgår att lax som fångas tidigt på säsongen främst kommer från de övre delarna av Torneälven, och vice versa. Totalt sett dominerar lax från "Mellan" i det material som analyserats.

Smolt. Smoltproverna delades in i fyra grupper efter fångsttid (10-dagars intervaller), med cirka 50 individer per grupp. Resultat från MSA visar att den största andelen av smolten genetiskt härstammar från rapportgruppen "Mellan" (Figur 6), det vill säga från Muonio, Torne Mellan och Lainio Nere (områden 6,9 och 11 i figur 1). Dock framträder inte ett lika tydligt mönster när det gäller förändringar i sammansättningen över tid; de skattade

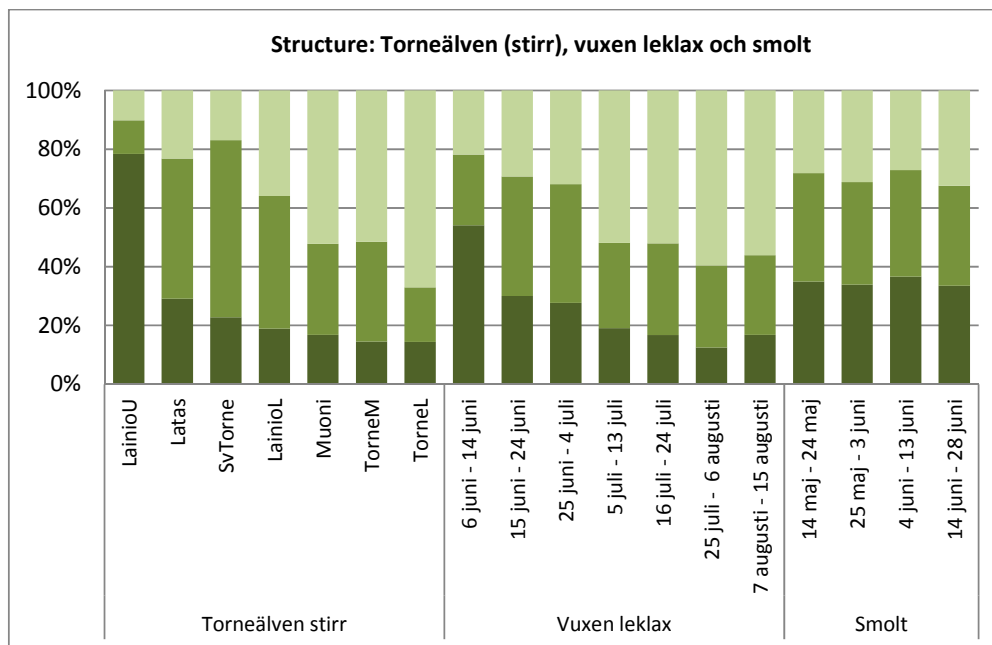
andelarna av smolt från de tre områdena varierar inte så mycket. Analyserna innefattar dessutom relativt stora osäkerheter och det går inte att statistiskt säkerställa skillnader i smoltens ursprung mellan olika tidsperioder, även om indikationer finns att andelen smolt från områden högt upp i älven ökar något senare under säsongen, medan ett omvänt mönster kan anas för smolt från de mest nedströms belägna delarna (figur 6).



Figur 6. Resultat från Mixed Stock Analysis, MSA, på smolt fångade vid olika tidpunkter. Av figuren framgår att en majoritet av smoltens härstammar från rapportgrupp "mellan" oavsett vandringstid. Däremot föreligger ingen säker förändring av laxsmoltens genetiska sammansättning sett över tid.

Vidare analyser av vuxen lax och smolt med STRUCTURE

Stirr, vuxen lax och smolt från Torneälven analyserades samtidigt med programmet STRUCTURE med tre genetiska kluster förinställt, alltså samma antal kluster som vid ovanstående STRUCTURE-analys baserad endast på stirr från Torneälven (se Figur 4). Resultatet bekräftar ett mönster som i mångt och mycket styrs av avståndet från mynningen; ett genetiskt kluster dominerar på områden långt upp i älven, det andra i mellandelarna och det tredje i nedre delarna av älven (Figur 7). I likhet med (de oberoende) MSA-analyserna kunde åter den vuxna lax som fångats inom sportfiske tidigt på säsongen i stor utsträckning kopplas till det genetiska kluster som dominerar långt uppströms och vice versa, det vill säga lax som anländer/fångas tidigt på säsongen är i hög grad på väg till de övre delarna av älven. Hos smolt finns däremot inte något tydligt samband mellan uppväxtområde och utvandringstid, vilket åter är i linje med resultaten från MSA.

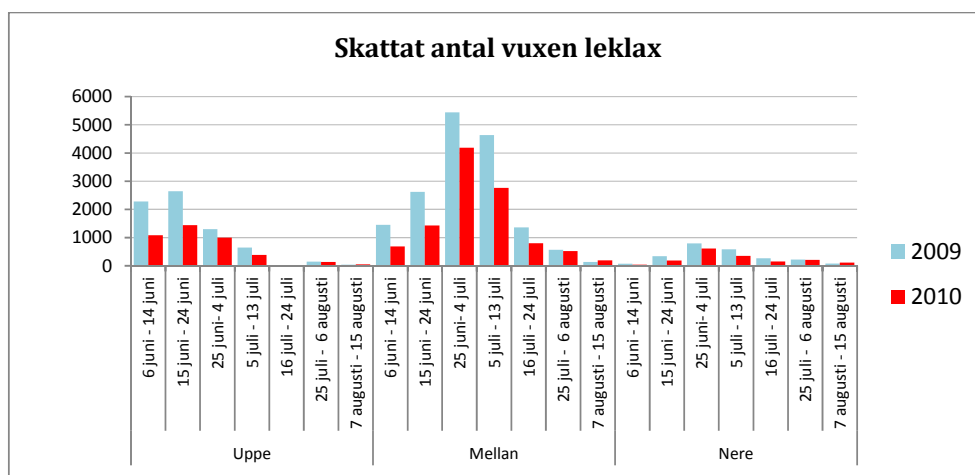
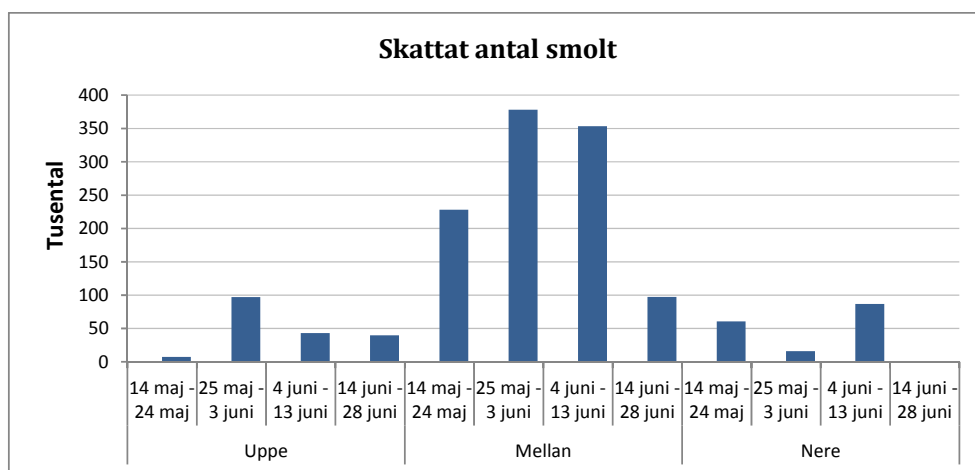


Figur 7. Resultat från STRUCTURE där antalet genetiska kluster (K) är satt till 3. Figuren visar bland annat att ursprung i älven bland vuxen lax varierar över tid; de laxar som kommer tidigast på säsongen är på väg långt uppströms medan de som fångas senare tycks vara på väg att leka längre nedströms i älven. Mörkgrönt i figuren visar det kluster som är dominant bland stirr högst upp i älven samt hos vuxen leklax infångad tidigt på säsongen. Ljusgrönt i figuren visar det kluster som är dominant nära älvmynningen (hos stirr) samt hos leklax fångad senare på säsongen. För smolt finns inget tydligt samband i relation till utvandringstid.

En grov uppskattning av mängden leklax och smoltproduktionen i olika delar av Torneälven

I Torneälven används sedan 2009 ett så kallat DIDSON-ekolod vid Kattilakoski, som årligen registrerar antalet passerande leklaxar under uppvandrings-säsongen. Samtidigt övervakas hela älvens smoltproduktion med hjälp av en smoltfälla placerad i Tornio nära utloppet. Baserat på de genetiska resultaten i föreliggande rapport och skattningar av antal vuxna laxar respektive smolt som vandrat förbi under olika delar av samma säsonger genomfördes några enklare räkneövningar i syfte att uppskatta *totala mängden lax* på väg till/från de tre huvudsakliga genetiska grupper i Torneälven (övre, mellan, nedre). På detta vis uppskattades att ca 64 procent av den lax som passerade DIDSON-lodet de aktuella provtagningsåren härstammade från Torneälvens mellersta delar, ca 26 procent kom från de övre delarna av älven medan återstående 10 procent var från älvens nedersta delar (Figur 8). Cirka 75 procent av den totala mängden utvandrande smolt uppskattades härstamma från älvens mellersta delar, medan ca 13 och 12 procent uppskattades härstamma från älvens övre

respektive nedersta delar (Figur 8). Vid dessa beräkningar finns ett antal osäkerhetsfaktorer att ta hänsyn till, bland annat är sannolikt andelen vuxen lax från Torneälvens nedersta del underrepresenterad i det sportfiskade materialet (fångat 110 -180 km från mynningen). Men beräkningarna ger ändå en viss uppfattning om produktionen i olika delar av älven. De flesta vuxna laxar tycks härstamma från de mellersta delarna av Torneälven. Detta stämmer överens med motsvarande beräkningar på antal smolt från olika delar av älven, där de mellersta delarna ser ut att ha producerat betydligt mer smolt än övriga områden.



Figur 8. Skattat totalt antal smolt 2011 (övre figuren) och vuxen lax 2009, 2010 (nedre figuren) per tidsperiod på vandring från/till olika delar av Torneälven. Skattningarna är baserade på genetiska ursprungsbestämningar i kombination med resultat från räkning av smolt och uppvandrande vuxen fisk under samma år som provtagningen skedde.

Diskussion

Inom Torneälven och Kalixälven finns säkerställda genetiska skillnader av varierande storlek mellan laxungar som växt upp i olika områden. Den genetiska strukturen följer ett så kallad "isolation-by-distance"-mönster. Den naturliga tolkningen är att genflödet mellan olika delar inom älvsystemet är begränsat, och att de flesta individer återvänder för lek till samma område som de är födda inom. Det genetiska mönster vi identifierat i älvarna utgörs av en kontinuerlig genetisk förändring med geografiskt avstånd, och det tycks inte finnas några tydligt avgränsade eller identifierbara delbestånd (med möjligt undantag för Kalixälvens biflöde Ängesån), även om analys med STRUCTURE urskiljer två till tre "genetiska kluster" baserat på de provtagna laxungarnas avstånd till älvmynningen.

En intressant iakttagelse är att de tydligaste genetiska skillnaderna inte finns mellan älvarna utan mellan laxungar i områden på olika avstånd från havet inom samma älv. Ett sådant mönster kan uppkomma om laxen utvecklat en stark heminstinkt som främst är baserad på vandringstid och vandringsansträngning. I de (ovanliga) fall där lax vandrar upp i "fel" älv för lek, följer de troligen ändå sin instinkt att vandra långt eller kort, vilket kan förklara de större genetiska likheterna mellan högt respektive lågt belägna lokaler i dessa båda närbelägna vattendrag. I sammanhanget kan nämnas att det finns indikationer på att graden av "felvandring" mellan Torne- och Kalixälven kan vara högre än vad man normalt brukar se hos arten (Aas *m.fl.* 2011); ungefär sju procent av märkt lax vildfödd i Torneälven har senare återfångats i Kalixälven (A. Romakkaniemi, opublicerade data) vilket kan förklara att det föreligger en så liten övergripande genetisk skillnad mellan de båda älvarnas laxbestånd.

Vi fann en ganska tydlig koppling mellan genetiskt ursprung inom Torneälven och tidpunkten för återvandring av leklax. Det genomgående mönstret var att den lax som ska högt upp i systemet anländer tidigare på säsongen. Liknande mönster har tidigare observerats hos lax i andra stora älvar, till exempel finns tydliga skillnader mellan delpopulationernas uppvandringstid i Tanaälven där lax som leker i biflöden anländer tidigare än de som leker i älvens huvudfåra (Vähä 2011). Även i Vindelälven (Östergren 2006) och i skotska River Tay (Stewart *m.fl.* 2002) tenderar den lax som ska vandra långt upp i systemet att anlända tidigare på säsongen. Vi kunde också vid en uppräknig av mängden vuxen lax från olika uppväxtområden, givet vissa osäkerheter, se att flest antal laxar härstammade från de mellersta delarna av Torneälven. Detta stämmer även med motsvarande beräkningar av antalet smolt från olika delar av älven, där de mellersta delarna i dagsläget ser ut att producera betydligt mer smolt än övriga områden högre uppströms samt närmast mynningen.

Slutord

Idag förvaltas fisket i Torneälven bland annat genom försommarfredning i kustområdet, med målet att minst 50 procent av laxen ska ha hunnit passera upp i älven innan fisket utanför mynningen startar (se t.ex. Palm *m.fl.* 2015). Försommarfredningen infördes under mitten av 1980-talet, med förstärkningar under mitten av 1990-talet, och anses ha haft positiv betydelse för vildlaxbestånden. Den fiskestadga som utgör en del av gränsälvsöverenskommelsen mellan Sverige och Finland innehåller regler för fisket inom Torneälvens fiskeområde. I stadgan finns bland annat bestämmelser om fiskesäsongen i älvsområdet och havsområdet. Genom nationella bestämmelser får senare startdatum än det som anges i stadgan, den 17 juni, fastställas för de olika fiskarkategoriernas fiske med fasta redskap i havsområdet. Yrkesfisket eller annat fiske med fasta redskap ska dock inledas senast den 29 juni.

Resultaten i föreliggande studie kan ha betydelse för den framtida lokala förvaltningen av laxen i Torneälven, då ny kunskap om en genetisk struktur samt skillnader i vandringstid har framkommit. Detta kan innebära att fisket behöver utformas för att ta bättre hänsyn till samtliga "delpopulationers" bärkraft. För att reglera fisket av lax från olika delar av älvsystemet kan synkroniserade förvaltningsåtgärder behövas, vilka omfattar även mer avlägsna kustområden i Finland och Sverige där lax från Kalix och Torne älv ingår i fångsterna.

Erkännanden

Ett stort tack till de som hjälpt till med insamling av prover och information om Torne- Kalixälven; speciellt Markku Kilpala, Stefan Stridsman, Ville Vähä, Kari Pulkkinen, Matti Ankkuriniemi, Irmeli Torvi och Rauno Hokki. Vi vill även tacka de sportfiskare längs Torneälven som samlat in fjällprov. Studien har finansierats av medel från fiskekortsintäkter i Torneälven samt Havs- och vattenmyndigheten och från FORMAS (anslag till Johan Östergren).

Referenser

- Aas Ø., Einum S., Klemetsen A., Skurdal J. 2011. *Atlantic Salmon Ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.F. 1967. Phylogenetic analysis models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics* 19: 233-257.

- Felsenstein J. 2004. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.6. Distributed by the author. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle.
- Goudet J. 1995. FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* 86: 485-486.
- Goudet J. 2005. HIERFSTAT, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. *Molecular Ecology Notes* 5: 184–186.
- Hansen M.M., Nielsen E.E., Mensberg K.L.D. 1997. The problem of sampling families rather than populations: Relatedness among individuals in samples of juvenile brown trout *Salmo trutta* L. *Molecular Ecology* 6: 469-474.
- ICES 2014. Report of the Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group (WGBAST), 26 March–2 April 2014, Aarhus, Denmark. ICES CM 2014/ACOM:08. 342 pp.
- Jensen J.L., Bohonak A.J., Kelley S.T. 2005. Isolation by distance, web service. *BMC Genetics* 6: 13. v.3.23 <http://ibdws.sdsu.edu/>
- Jones O., Wang J. 2009. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources* 10: 551–555.
- Kalinowski S.T., Manlove K.R., Taper M. 2007. ONCOR: a computer program for genetic stock identification. Montana State University.
- Kallio-Nyberg, I. & Pruuki, V. 1990. Diversity in the salmon stock (*Salmo salar* L.) of the Tornionjoki River and the rehabilitation strategy. *Finnish Fisheries Research* 11: 45-52.
- Koljonen, M. L., Jansson, H., Paaver, T., Vasin, O., & Koskiniemi, J. 1999. Phylogeographic lineages and differentiation pattern of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea with management implications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1766-1780.
- Nilsson, J., Gross, R., Asplund, T., Dove, O., Jansson, H., Kelloniemi, J., ... Lumme, J. 2001. Matrilinear phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area. *Molecular Ecology* 10: 89-102.
- Pritchard JK., Stephens M., Donnelly P. (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945–959 (program STRUCTURE, version 2.1).

- Palm S., Dannewitz J., Järvi T. *et al.* 2008. No indications of Atlantic salmon (*Salmo salar*) shoaling with kin in the Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 1738-1748.
- Palm S., Dannewitz J., Prestegard T., Östergren J. 2013. Laxing och felvandrad lax i Mörrumsån - en genetisk analys. *Aqua reports* 2013:20. Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm. 44 s.
- Palm S., Romakkaniemi A., Dannewitz J., Jokikokko E., Pulkkinen H., Pakarinen T., Östergren J. 2015. Torneälvens bestånd av lax, havsöring och vandringsrik - gemensamt svensk-finskt biologiskt underlag för bedömning av lämpliga fiskeregler under 2015. Biologiskt underlag till Havs- och vattenmyndigheten, 31 s.
- Scheer B.T. 1939. Homing instinct in salmon. *The Quarterly Review of Biology*, 14: 408-420
- Stewart D.C., Smith G.W., Youngson A.F. 2012. Tributary-specific variation in timing of return of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) to fresh water has a genetic component. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 276-281.
- Ståhl, G. 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon. In: *Population genetics and fishery management*. Editors: N. Ryman and F. Utter. Washington Sea Grant Program. University of Washington Press, Seattle, Wash. pp. 121-141.
- Säisä, M., Koljonen, M. L., Gross, R., Nilsson, J., Tähtinen, J., Koskiniemi, J., & Vasemägi, A. 2005. Population genetic structure and postglacial colonization of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea area based on microsatellite DNA variation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 1887-1904.
- Vähä J-P., Erkinaro J., Niemelä E., Primmer C.R. 2007. Life-history and habitat features influence the within-river genetic structure of Atlantic salmon. *Molecular Ecology* 16: 2638-2654.
- Vähä J-P., Erkinaro J., Niemelä E., *et al.* 2011. Temporally stable population-specific differences in run timing of one-sea-winter Atlantic salmon returning to a large river system. *Evolutionary Applications* 4: 39-53.
- Östergren, J. 2006. Migration and genetic structure of *Salmo salar* and *Salmo trutta* in northern Swedish rivers. PhD thesis. Department of Aquaculture. Swedish Agricultural University.

Bilaga 1. Parvisa analyser av genetisk skillnad mellan laxungar från olika provtagningsområden i Torne- och Kalixälven, mätt som relativa skillnader i allelfrekvenser (F_{ST}) mellan samtliga 15 områden. Jämförelser mellan de sju områdena inom Torneälven (kursiverade namn) är inramade. Asterisk efter F_{ST} -värdet anger graden av statistisk signifikans efter korrigering för multipla jämförelser (n.s. anger ingen statistiskt säkerställd skillnad).

	Kaitum	Kalix	Kalixgren	KalixM	KalixL	LainioL	LainioU	Latas	Muonio	SvTorne	TorneM	TorneL	Tarendo	AngeL	AngeU
Kaitum		0,000 n.s.	0,007***	0,010***	0,009***	0,005***	0,015***	0,008***	0,022***	0,008***	0,030***	0,030***	0,010***	0,040***	0,030***
Kalix			0,008**	0,013***	0,007***	0,005***	0,017***	0,006***	0,020***	0,008***	0,026***	0,028***	0,007**	0,036***	0,030***
Kalixgren				0,030***	0,022***	0,018***	0,033***	0,015***	0,035***	0,019***	0,040***	0,048***	0,026***	0,060***	0,047***
KalixM					0,001 n.s.	0,003*	0,024***	0,013***	0,002**	0,009***	0,003 n.s.	0,007***	0,000 n.s.	0,012***	0,017***
KalixL						0,001 n.s.	0,018***	0,011***	0,007**	0,012***	0,006 n.s.	0,005 n.s.	0,002 n.s.	0,015***	0,018***
<i>LainioL</i>							0,024***	0,009***	0,006***	0,008***	0,010***	0,014***	0,000 n.s.	0,023***	0,018***
<i>LainioU</i>								0,020***	0,030***	0,035***	0,030***	0,030***	0,020***	0,036***	0,037***
<i>Latas</i>									0,020***	0,014***	0,022***	0,030***	0,011***	0,039***	0,031***
<i>Muonio</i>										0,018***	0,008***	0,010***	0,004 n.s.	0,022***	0,020***
<i>SvTorne</i>											0,023***	0,030***	0,009***	0,041***	0,031***
<i>TorneM</i>												0,007***	0,004*	0,015***	0,022***
<i>TorneL</i>													0,009***	0,016***	0,025***
Tarendo														0,016***	0,018***
AngeL															0,020***
AngeU															

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