

2020-03-18

Genetisk särart och variation hos svenska bestånd av Atlantlax

Linda Söderberg, Emma Lind, Erik Degerman, & Stefan Palm

Sammanfattning

På västkusten finns lax (*Salmo salar*) som vandrar ut till Atlanten för tillväxt, Atlantlax. Huvudsyfte med denna studie var att göra en genetisk kartläggning med DNA-markörer (mikrosatelliter) av lax från olika vattendrag längs svenska västkusten. Arbetet utgör en fortsättning inom ett fortlöpande projekt för att kartlägga populationernas genetiska variation och särart.

- Vi analyserade lax från 17 huvudvattendrag längs Sveriges västkust, från Rönneå i söder till Enningdalsälven i norr. I några av vattendragen (elva stycken) delades materialet även in efter olika biflöden eller övre och nedre del av vattendraget (Rolfsån). Totalt finns därför 29 "delpopulationer" av lax analyserade.
- Resultaten visade på en tydlig genetisk struktur där lax från samtliga vattendrag (med tillräckligt antal individuella prover analyserade) var genetiskt skilda ifrån varandra.
- I jämförelse med studier av samma art från andra områden var de genetiska skillnaderna relativt begränsade. Bidragande till detta kan dels vara att populationerna längs västkusten tycks ha ett gemensamt post-glacialt ursprung, samt "felvandring" mellan de ofta närliggande vattendragen.
- De genetiska skillnaderna ökade med geografiskt avstånd.
- Primärt kan man på genetisk basis dela in populationerna i två geografiska huvudgrupper. Den "sydliga gruppen" består av populationer från Rönneå upp till Kungsbackaån, medan den "nordliga gruppen" omfattar Rolfsån upp till Enningdalsälven. Det är även möjligt att göra en indelning i fyra grupper, i princip som indelningen i två grupper, men med Göta älv och Lagan som tillkommande grupper.
- Den genetiska variationen, mätt i termer av antal anlagsvarianter ("allelic richness"), visade sig öka generellt med arealen uppväxtområden för laxungar i vattendraget.
- Från flera av åarna finns ännu alltför få individer analyserade för säkra slutsatser, och det rekommenderas att successivt komplettera det befintliga datasetet med fler analyserade individer. Strävan bör generellt vara att ha minst 50 analyserade individer per (del-)population.

- Eftersom flera av vattendragen och bestånden är små, och jämförelsevis snabba naturliga genetiska förändringar kan förväntas, kommer även upprepade insamlingar behövas på längre sikt för att upprätthålla en aktuell bild av den genetiska populationsstrukturen.
- Ett antal populationer har gått igenom tidigare ”flaskhalsar” där populationsstorleken varit mycket liten. Försurning, förorening, vattenkraftutnyttjande och stängda vandringsvägar har varit viktiga orsaker. Bestånd i några sådana vattendrag har återhämtat sig efter att ha varit utslagna, ibland möjligen genom att andra laxstammar än den ursprungliga etablerat sig.
- Arealen uppväxtområden i laxvattendragen längs svenska västkusten har tack vare fiskevårdande åtgärder ökat mellan 1999 och 2019, men samtidigt har mängden laxungar per ytenhet sjunkit på grund av en försämrad överlevnad i havet. Den totala produktionen av laxsmolt är idag därför lägre än 1999. Detta visar på vikten av att fortsätta att tillgängliggöra nya habitat med fiskvägar, samt att restaurera befintliga habitat inom laxens nuvarande och forna utbredningsområde.

Innehåll

1	Inledning.....	4
2	Material och metoder.....	5
2.1	Undersökta vattendrag	5
2.2	Insamlingsmetodik och genetisk analys	7
2.3	Statistiska metoder	8
3	Resultat	9
4	Diskussion	18
4.1	Generella resultat.....	18
4.2	Implikationer för laxförvaltning	20
4.3	Fortsatt arbete	20
5	Erkännanden	21
6	Referenser	22
	Bilaga 1.....	26
	Bilaga 2.....	27



Elfiske i Ätran.

1 Inledning

På svenska västkusten finns 25 huvudvattendrag med vildlax, *Salmo salar*, beroende på hur små vattendrag/populationer man inkluderar (Degerman m fl 1999; Degerman m fl 2017). Atlantlaxen leker i vattendrag från Vege å i söder till Enningdalsälven i norr, den senare, som mynnar inne i Idefjorden, utgör gränsälv mot Norge. Efter i genomsnitt två (1-3) år i vattendragen vandrar laxungarna ut i Atlanten. Där växer de sig stora under vanligen 1-2 år och återvänder sedan för lek till det vattendrag där de är födda. Laxfiskar är kända för sin heminstinkt, *homing*, som gör att lokala populationer med distinkta genetiska skillnader kan utvecklas relativt snabbt.

Både tätheten av laxungar i vattendragen längs västkusten och överlevnaden för ung lax i Atlanten har kraftigt minskat sedan 1980-talet (Degerman m fl 2016; Degerman m fl 2017). Troligtvis finns flera bidragande orsaker till detta, men klimatförändringar har pekats ut som en möjlig orsak till den försämrade överlevnaden i havet (Friedland m fl 2009). I vattendragen bidrar vattenkraftverk och dammar, som minskar artens uppväxtområden och försämrar kvalitén på kvarvarande områden, till lägre tätheter av laxungar (Degerman m fl 1999). Bland andra belagda orsaker till negativ beståndsutveckling ingår försurning och parasiter; framför allt laxparasiten *Gyrodactylus salaris* har påverkat bestånden längs västkusten negativt de senaste decennierna (Alenäs 1998; Degerman m fl 2012a). Försurningspåverkan var särskilt omfattande på 1970-80-talen, men successivt har påverkan mildrats genom en omfattande kalkningsverksamhet (Alenäs m fl 1995; Schibli & Ottosson 1995; Degerman m fl 2015; Schibli & Stibe 2015).

Vad gäller laxen i Östersjön (Östersjölox) har man med selektivt neutrala genetiska markörer fått en bild av vilka bestånd som finns och hur de förhåller sig till varandra (t ex Säisä m fl 2005). Detta är kunskap som används vid förvaltningen av Östersjöns laxbestånd genom arbetsgruppen WGBAST (Working Group on Baltic Salmon and Trout) inom ICES (Internationella havsforskningsrådet) och av SLU Aqua (Östergren m fl 2015). Även för bestånd av Atlantlax från övriga Europa och Nordamerika finns omfattande genetiska kartläggningar (Verspoor m fl 2007) som också används inom ICES och NASCO (The North Atlantic Salmon Conservation Organization) som kunskapsunderlag vid analyser och förvaltning.

Laxen på svenska västkusten har inte studerats lika ingående, och det finns hittills ingen komplett genetisk kartläggning av bestånden. Sedan 1980-talet har visserligen lax från vilda och odlade bestånd ingått i ett antal genetiska studier (Bilaga 1). Bland annat har man kunnat konstatera att laxen längs svenska västkusten är tydligt genetiskt skild från den i Östersjön och Vänern, medan den är närmare släkt med lax från övriga delar av östra Atlanten (t.ex. Ståhl 1987; Säisä m fl 2005). Ingen tidigare studie har dock inkluderat mer än ett fåtal populationer. I flera fall har också materialstorlekarna varit små, och i vissa fall är det oklart när och var i vattendraget den aktuella fisken har varit insamlad. Dessutom har olika typer av genetiska markörer använts under årens lopp, i de flesta fall lågvariabla allozymer eller mitokondriellt DNA (Bilaga 1), där data inte alltid är direkt jämförbara.

För att möjliggöra långsiktig förvaltning av laxen längs svenska västkusten krävs bland annat kunskap om beståndens genetiska status och hur de genetiskt förhåller sig till varandra. En grundläggande kartläggning behövs för att identifiera unika och särskilt skyddsvärda populationer. Eftersom flera vattendrag på västkusten saknat lax under ett antal år i mitten av 1900-talet (ex Nissan, Kungsbackaån,

Anråseån, Himleån) så är det viktigt att klarlägga ursprunget och den genetiska variationen i de bestånd som finns idag i dessa vatten. Det finns exempelvis observationer som visat att lax av genetiskt främmande, ofta odlad, ursprung vandrat upp i några av de större laxåarna på västkusten (Alenäs 2000; Pedersen m fl 2007; Dannewitz & Prestegard 2008; Dannewitz & Prestegard 2009; Palm m fl 2011). Utöver sådana analyser kan molekylära genmarkörer utgöra kraftfulla verktyg för att belysa olika praktiska frågeställningar. Exempelvis har genetiska data använts för att identifiera avvikande individer (förmodat förrymd odlad lax) vilka utesluts ur aveln vid kompensationsodling i Lagan och Göta älv (Dannewitz & Prestegard 2008; Dannewitz & Prestegard 2009; Palm m fl 2011).

Idag förvaltas lax vid västkusten på tre nivåer: (1) gemensamt med andra länder inom begreppet "North-East Atlantic salmon" (i princip Storbritannien, norra Island, Ryssland, Norge och Danmark), (2) sammantaget inom svensk förvaltning ("svensk Atlantlax") samt (3) på älvspecifik nivå. I det senare fallet sköts ofta förvaltningen av lokala fiskevårdsområden i samarbete med Länsstyrelser och Havs- och Vattenmyndigheten.

Genom en genetisk kartläggning finns möjlighet att avgöra om de svenska laxbestånden kan indelas i biologiskt baserade "*management units*", där grupper av populationer med likartad genetisk sammansättning, liknande vandringsmönster, med mera kan hanteras separat. En sådan biologiskt baserad indelning vore bättre än dagens system, där samtliga laxbestånd utefter svenska västkusten i regel behandlas tillsammans. Sedan 2017 finns även underlag för att förvalta laxen på västkusten bestandsvis då det finns älvvisa/bestandsvisa demografiska förvaltningsmål framtagna för hur många lekfishar som krävs för att maximera produktionen respektive hålla produktionen på en säker biologisk nivå (Tamario & Degerman 2017).

Huvudsyfte med denna studie har varit att kvantifiera graden av genetisk variation mellan och inom laxpopulationer från 17 huvudvattendrag längs Sveriges västkust, från Rönneå till Enningdalsälven. För arbetet har samma uppsättning DNA-markörer (18 så kallade mikrosatelliter) analyserats som tidigare använts för genetiska studier av Östersjölax. De flesta av markörerna används också vid återkommande analyser inom ICES/WGNAS (Working Group on North Atlantic Salmon) av lax från övriga länder på båda sidor av norra Atlanten. Rapporten utgör en utökad och delvis omarbetad version av ett tidigare arbete (Lind m fl 2018).

2 Material och metoder

2.1 Undersökta vattendrag

Analyserade data kommer från 17 huvudvattendrag längs Sveriges västkust samt elva biflöden till dessa (Tabell 1). Två av de analyserade stickproven representeras av kompensationsodlad fisk; "Göta älv-avel" respektive "Lagan-avel". Laxungar dominerar, men prover från sportfiskefångad vuxen lax har kompletterat materialet från Säreån. Även i provet Lagan-avel är det vuxna individer (avelsfisk) som analyserats. Eftersom materialet delats upp i huvudfåror och biflöden, och i ett fall även i övre och nedre del av vattendraget (Rölsån), ingår totalt 29 stickprov i analyserna. Enstaka individer som insamlats i andra vattendrag, exempel Löftaån och Lärjeån, har varit för få för meningsfulla analyser.

Bland de totalt 17 huvudvattendragen saknar endast två (mindre sidovattendrag i Rönne å) säkra kända uppgifter om tidigare utsättningar (Tabell 1). Troligen har det inte skett utsättningar i dessa. Noterbart var att i 6 av 17 (35 %) av huvudvattendragen hade smoltutsättningar med främmande stam skett (mestadels lax från Lagan och Ätran). I de kompensationsodlade vattendragen (Lagan samt Göta älvs huvudfåra) har det satts ut nästan 4 miljoner respektive över 1,2 miljon smolt av lokalt ursprung under perioden 1970-2019.

Tabell 1. Karakteristika för de utvalda vattendragen i ordning från söder till norr, med analyserade delpopulationer 1-29. Area avser avrinningsområdets storlek och MQ är skattad årsmedelvattenföring enligt SMHI. Habitat avser skattad areal uppväxtområde för laxungar. Smolt totalt är den kända mängden av utsatt smolt (1- och 2-åriga perioden 1970-2019). Arealen uppväxtområde anges inte för Göta älv-avel och Lagan-avel. Siffran för annan använd stam avser om utsättningar av någon annan stam är känd, och hur många stammar som använts sedan 1970.

Population nr	Huvudflod-område	Vattendrag	Vattentyp	Area (km ²)	MQ (m ³ /s)	Habitat (ha)	Smolt totalt	Sista år utsättning	Använt annan stam
	96	Rönne å							1
1	96	Rönne å	Huvudfåra	1896.6	26	17	32950	1990	1
2	96	Bäljane å	Biflöde	242.6	3.21	8.3	?		?
3	96	Rössjöholmsån	Biflöde	163.1	2.4	4.2	?		?
4	97	Stensån	Huvudfåra	284.5	4.7	12.4	0		0
5	98	Lagan avel	Huvudfåra	6452	83.4		3435600	2019	0
6	100	Fylleån	Huvudfåra	392.8	9	17.8	5990	1984	0
7	101	Nissan	Huvudfåra	2686	46.9	5	971216	2019	5
8	101	Senneån	Biflöde	81.53	1.83	4	17500	1989	2
9	102	Suseån	Huvudfåra	450	9.11	9.5	18750	1988	1
	103	Ätran							0
10	103	Ätran	Huvudfåra	3342	59.1	43.2	65876	1994	0
11	103	Högvadsån	Biflöde	476.8	10.7	22.5	499	1992	0
12	104	Himleån	Huvudfåra	208	3.98	8	0		0
	105	Viskan							1
13	105	Viskan	Huvudfåra	2202	40.9	16.1	60566	1992	1
14	105	Surtan	Biflöde	212.8	3.76	12.7	0		0
	106	Rolfsån							0
15	106	Rolfsån övre	Huvudfåra	450	9.2	7.8	0		0
16	106	Rolfsån nedre	Huvudfåra	693.2	13.7	3.1	6750	1983	0
17	107	Kungsbackaån	Huvudfåra	301.9	5.93	6	500	1983	1
	108	Göta älv							1
18	108	Göta älv avel	Huvudfåra	50103	543		1067678	2019	1
19	108	Säveån	Biflöde	1750.3	25.1	13.7	51539	1990	0
20	108	Grönån	Biflöde	197.5	3.1	3.5	5780	1978	0
21	108	Sollumsån	Biflöde	35.81	62	0.18	0		0
22	108	Solbergsån	Biflöde	20.15	0.38	2	0		0
23	108	Brattorpsån	Biflöde	27.85	0.48	0.9	2000	1982	1
24	108	Västerlandaån	Biflöde	27.2	0.44	0.3	0		0
25	108/109	Anråseån	Huvudfåra	101	1.94	2.2	0	1969	0
26	108/109	Bratteforsån	Huvudfåra	76	1.37	2.1	0		0
27	110	Örekilsälven	Huvudfåra	1340	23.1	12.6	57290	1987	0
28	111	Strömsån	Huvudfåra	256	4.14	1	0		0
29	112	Enningdalsälven	Huvudfåra	624	10.5	2.5	12900	1985	0



Figur 1. Karta över de vattendrag (huvudvattendrag och biflöden) varifrån lax har analyserats genetiskt. Totalt har 17 huvudvattendrag undersökts (grå prickarna indikerar mynningen på hittills ej undersökta laxvattendrag). Grönån, Säreån, och Brattorpsån är biflöden till Göta älv. Även Sollumsån och Solbergsån är undersökta biflöden till Göta älv, men har inte markerats i kartan. Sennan är biflöde till Nissan och Högvadsån till Åtran.

2.2 Insamlingsmetodik och genetisk analys

Insamling av material har skett med elfiske i samtliga fall utom i de två odlingarna. Detta innebär att vildfödda laxungar (årsungar eller äldre ungar) utgör materialet i samtliga övriga vattendrag (med undantag av komplettering med 11 vuxna individer i Säreån). Totalt insamlades genetisk information från 2113 individer. Efter reduktion av helsyskon (se nedan) och alltför små material (<15 individer, i detta fall Löftaån och Lärjeån) utfördes statistiska analyser på 1585 individer. Med undantag för de två kompensationsodlade stammarna (Lagan-avel och Göta älv-avel) analyserades material från flera insamlingsplatser (elfiskelokaler) i samma huvudvattendrag eller biflöde, och ofta har laxen dessutom insamlats under flera år. Lax från samma huvudvattendrag respektive biflöde har i regel slagits samman, grundat på avsaknad av säkerställda genetiska skillnader mellan insamlingsplatser och/eller -år. När

sådana genetiska skillnader kunnat konstateras (inom Rönneå, Viskan, Rolfsån och Göta Älv) har dock lax från samma vattendrag behållits uppdelade på flera insamlingsområden (Tabell 1).

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

2.3 Statistiska metoder

Större familjegrupper i ett analyserat prov kan påverka resultat från efterföljande statistiska analyser (Waples m fl 2017). Därför analyserades materialen med programmet COLONY 2.0.6.3 (Jones & Wang 2010) och antalet identifierad helsyskon reducerades till maximalt två stycken per prov.

För skattning av genetisk variation inom (*förväntad heterozygositet*, H_E ; *allelic richness*, A_R) och mellan grupper av individer (F_{ST}) har vi använt programmet FSTAT (Goudet 1995). Samma program har även använts för att undersöka förekomst av avvikelser från Hardy-Weinberg-proportioner i form av över- respektive underskott av heterozygota genotyper (kvantifierat med F_{IS}).

Genetisk variation i termer av *förväntad heterozygositet*, H_E ; *allelic richness*, A_R respektive F_{IS} , har testats mot ett antal omgivningsvariabler för att se vilka faktorer som är korrelerade. Dessa analyser har genomförts som stegvis multipla linjära regressioner för den beroende variabeln mot storleken av laxhabitat (10-logaritmerad), medelvattenföring (10-logaritmerad), mängd utsatt smolt (10-logaritmerad) samt medeltäthet täthet av laxungar i redovisade elfisken totalt under perioden 1995-2015.

Genetiska avstånd mellan stickprov illustrerades grafiskt med hjälp av så kallade dendrogram ("släktskapsträd") baserade på parvisa genetiska avstånd (Cavalli-Sforza & Edwards 1967) och neighbor-joining metoden (med programmet PHYLIP; Felsenstein 2004). För att skatta graden av statistiskt stöd för olika grupperingar i dendrogrammet användes så kallad bootstrapping (1000 replikat). För att undersöka samband mellan genetiska och geografiska avstånd analyserades parvisa genetiska distanser ($F_{ST}/(1-F_{ST})$) och motsvarande geografiska avstånd (km) med programmet Genepop on the web (Raymond & Rousset 1995; Rousset 2008).

För att vidare studera den genetiska populationsstrukturen användes STRUCTURE (Pritchard m fl 2000). Med detta program grupperas individerna i genetiska grupper, så kallade kluster, baserat på kriterier som bland annat innebär att avvikelser från Hardy-Weinberg-proportioner minimeras. Grupperingen av individerna baserades helt på genetiska data och tog inte hänsyn till annan information som exempelvis fångstplatsen. Metoden förväntas därför ge en objektiv bild av den genetiska strukturen i materialet. Modeller med 1 till 29 kluster (K) analyserades med vardera 20 replikat (bestående av 100 000 burn-ins och 100 000 iterationer). För att utvärdera resultaten från STRUCTURE och beräkna det mest sannolika antalet genetiska kluster användes den så kallade Evanno-metoden med programmet STRUCTURE HARVESTER (Earl & von Holdt 2012).

Programmet ONCOR (Kalinowski m fl 2008) användes för att erhålla en bild av hur väl man kan tänkas kunna studera stamsammansättningen i stickprov av okänt ursprung genom jämförelser med en så kallad "baseline", en genetisk referensdatabas (i detta fall bestående av de analyserade laxarna från västkusten). Med ett så kallat "Leave-one-out test" tar programmet bort enskilda individer från baseline, och utifrån

den genetiska profilen hos populationerna i baseline skattas därefter individens mest sannolika ursprung. För att erhålla en säkrare beräkning och öka den statistiska precisionen slogs vissa områden samman till fyra så kallade rapportgrupper (baserade på resultat från STRUCTURE). Indelningen i rapportgrupper var följande (färgerna hänför sig till grupper definierade i Figur 4):

1. Orange: Rönneå; Stensån; Fylleån; Sennan; Suseån; Högvadsån; Ätran; Himleån; Viskan
2. Rosa: Göta älv-avel; Sollumsån; Säveån; Grönån; Brattorpsån; Västerlandaån
3. Blå: Lagan-avel; Nissan; Kungsbackaån
4. Gul: Anråseån; Bratteforsån; Enningdalsälven; Örekilsälven; Strömsån; Rolfsån; Solbergsån.

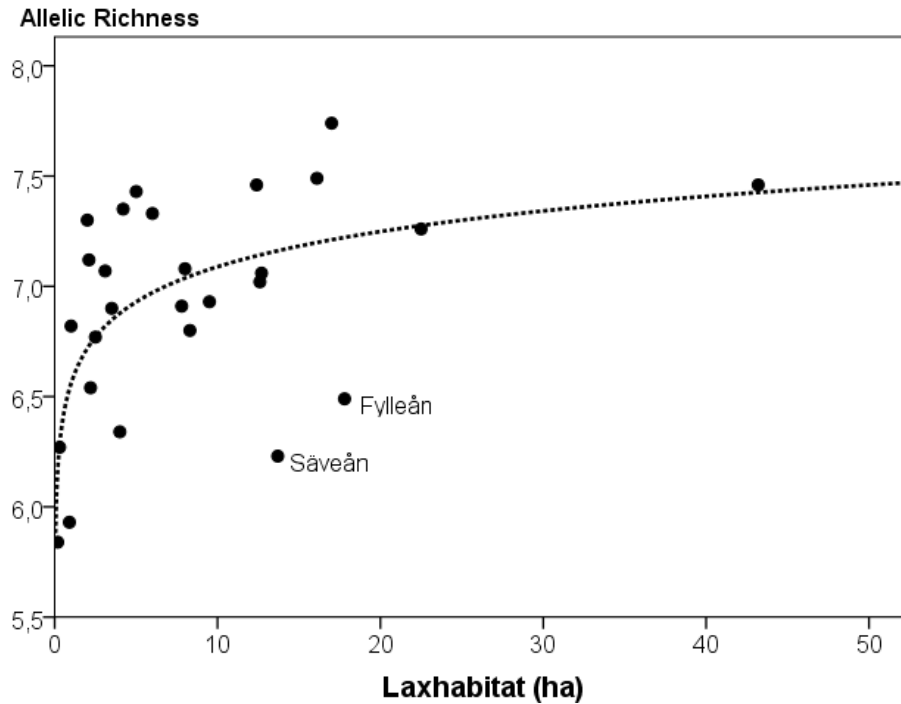
3 Resultat

Det fanns en tydlig genetisk struktur hos laxpopulationerna längs Sveriges västkust. Vid parvisa jämförelser av relativa allelfrekvenser kvantifierade med F_{ST} förelåg statistiskt signifikanta skillnader i en huvuddel av fallen (Bilaga 2). Sett över samtliga populationer fanns också en övergripande genetisk differentiering ($F_{ST}=0,042$, $p<0,0001$). Graden av genetisk variation inom populationerna (Tabell 2), mätt som förväntad heterozygositet (H_E) och allelic richness (A_R , baserat på 8 diploida individer), varierade mellan 0,74 och 0,84 (medelvärde 0,81, $sd=0,03$), respektive 5,84 och 7,74 (medelvärde 6,92, $sd=0,48$).

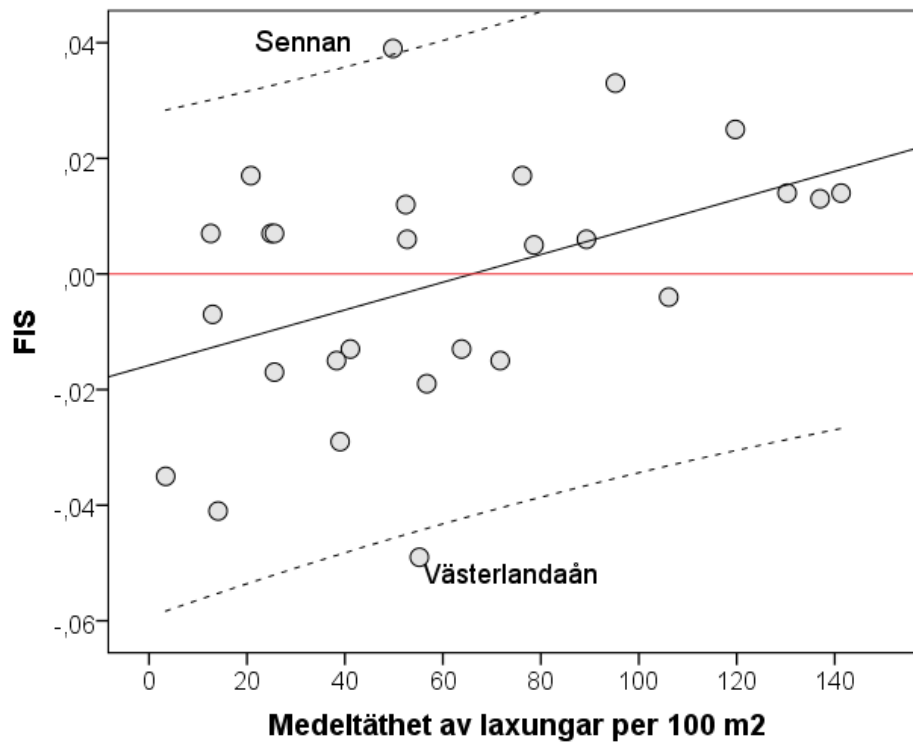
Mängden anlagsvarianter (A_R) var signifikant korrelerad till uppväxthabitatets storlek för laxungar och ökade logaritmiskt med arealen (Figur 2). Vid uppväxthabitat med arealer över 5 hektar var sambandet mindre uttalat. I samma analys framstod tydligt att laxen från Fylleån och Säveån hade lägre genetisk variation än förväntat utifrån det generella sambandet (Figur 2). Eftersom A_R och förväntad heterozygositet (H_E) sinsemellan var signifikant korrelerade (bivariat Pearson korrelation; $r=0.96$, $p<0,001$) innebar detta att ett signifikant positivt samband mellan H_E och arealen laxhabitat också förelåg.

Analys skedde även av över- respektive underskott av heterozygota genotyper (kvantifierat som F_{IS}). Det förelåg en generell och statistiskt signifikant ökning av värdet av F_{IS} med ökad medeltäthet av laxungar vid elfisken i berörda vattendrag (Figur 3). Det var således vanligare med underskott av heterozygota genotyper (indikeras av positiva värden på F_{IS}) i vattendrag med högre täthet av laxungar (Tabell 2, Figur 3). I några populationer förekom samtidigt ett signifikant heterozygotöverskott vilket återspeglas i negativa F_{IS} -skattningar (Tabell 2). Specifikt gällde detta små vattendrag som exempelvis Västerlandaån (Tabell 2, Figur 3).

Flertalet av populationerna från vattendragen kunde efter parvisa jämförelser påvisas vara genetiskt skilda från andra populationer i andra vattendrag (Bilaga 2). Noterbart var samtidigt att laxen från Viskans huvudfåra (Viskan Skansen) inte var signifikant skild från den i Nissan, Sennan, Suseån, Ätran, Högvadsån, eller från två av lokalerna i Rönne å (Bilaga 2). Från Viskan Skansen fanns dock enbart 10 individer analyserade (Tabell 2) och frånvaron av signifikanta genetiska skillnader kan därför i huvudsak vara orsakad av små stickprov (låg statistisk styrka).



Figur 2. Allelic richness avsatt mot hektar uppväxtområde för laxungar i de olika vattendragen. Linjen markerar en signifikant samvariation (logaritmisk, $n=26$, $r^2_{adj}=0,341$, ANOVA $p=0,001$).



Figur 3. Beräknat värde på F_{IS} avsatt mot medeltäthet av laxungar i vattendragen 1995-2015. Vattendrag utanför 95%-konfidsintervall för regressionslinjen (markerat med streckade linjer) angivna i Figuren med namn.

Baserat på ett släktskapsträd (dendrogram) kunde de undersökta områdena uppdelas i fyra grupper i stort sett överensstämmande med vattendragens geografiska position (Figur 4): en nordlig (gul cirkel), en sydlig (orange cirkel), lokaler i Göta älv (rosa cirkel) samt Lagan och Nissan (blå cirkel; populationen i Nissan är grundad på odlad lax från Lagan och smolt från samma stam sätts fortfarande ut i vattendraget). Gränsen mellan den nordliga och sydliga gruppen gick mellan Rolfsån (nordlig) och Kungsbackaån (sydlig) där populationerna var tydligt genetiskt åtskilda (Figur 4) trots att vattendragen mynnar endast ca 750 m från varandra (Figur 1). Geografiskt är Kungsbackaån något mer nordlig än Rolfsån men genetiskt tillhör Rolfsån och Kungsbackaån det nordliga respektive sydliga klustret. Laxen i Kungsbackaån var mest lik Lagans odlade stam och Nissan. Noteras kan även att provet från Solbergsån (biflöde till Göta älv) var basalt placerad på grenen med övrig lax från samma vattensystem, dock utan tydligt statistiskt stöd för sin placering (Figur 4).

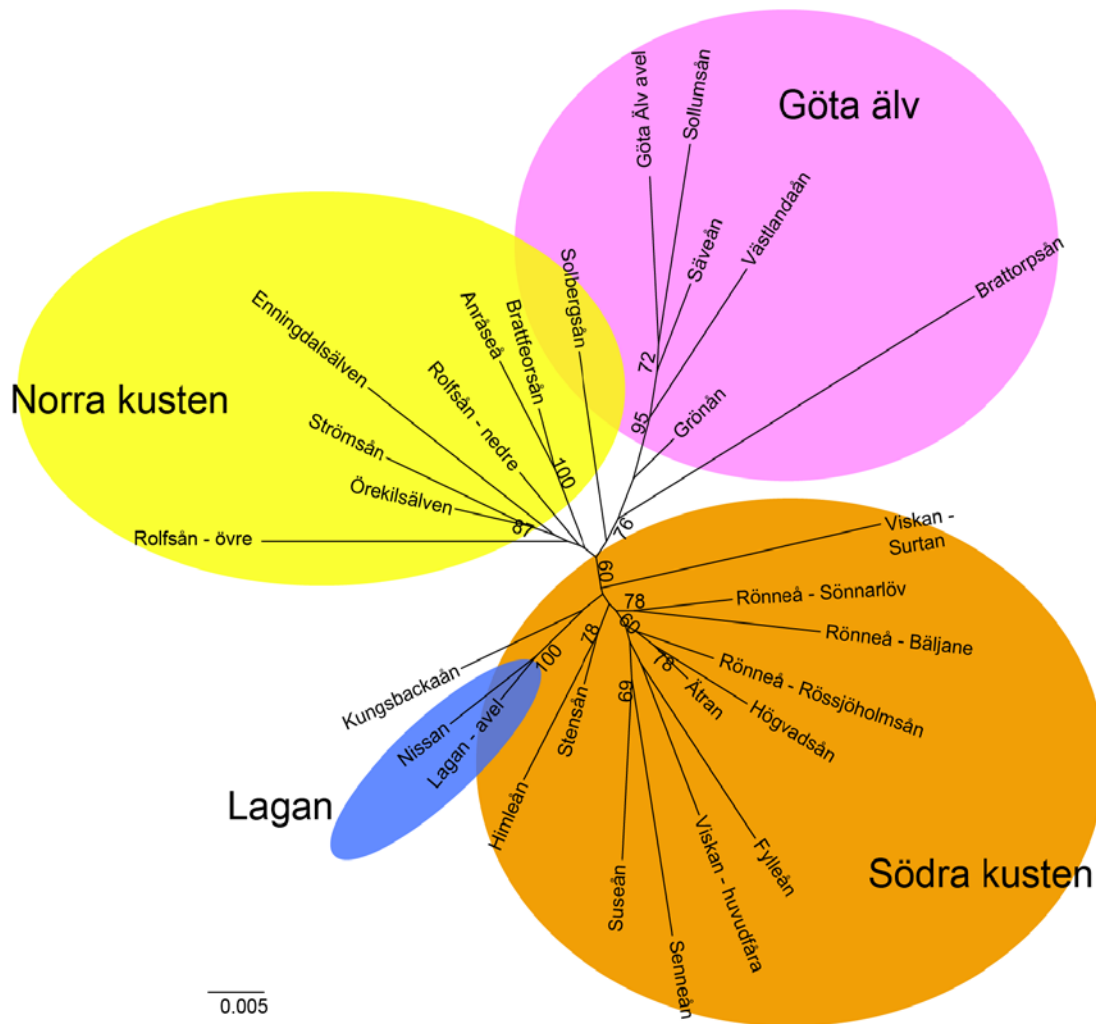
Analysen med STRUCTURE gav bäst ”statistisk anpassning” till det analyserade datasetet för två genetiska kluster ($K=2$; Figur 5) vilka sammanföll väl med uppdelningen i sydliga och nordliga bestånd enligt dendrogrammet (Figur 4) med gräns vid Rolfsån. Även en modell med fyra genetiska kluster ($K=4$) gav en god passning till data (näst mest sannolik). Vid $K=4$ delades den tidigare norra gruppen (orange för $K=2$) upp i två kluster: ett för norra västkusten (gul) samt ett för Göta älv (rosa; Figur 5). Dock avvek provet från Solbergsån (Göta älv) från mönstret genom att domineras av klustret för nordkusten (och inte det med övriga populationer från Göta älv) vilket är i linje med dendrogrammet. Även den södra gruppen (blå för $K=2$) bildade två delar där Lagan-avel och Nissan bildade ett kluster (blått). Kungsbackaån var en blandning mellan alla fyra kluster, men mest likt det blåa. Övriga stickprov från sydkusten utgjorde ett ytterligare eget kluster (orange; Figur 5).



Fylleån vid Årnarp.

Tabell 2. Antal analyserade laxar (totalt 1585 individer, 29 stickprov) per vattendrag. I Tabellen visas även medelantal anlagsvarianter (alleler) per prov, genomsnitt antal anlagsvarianter med hänsyn till den överlag minsta provstorleken (*allelic richness*, baserat på 8 diploida individer) samt och H_E (förväntad heterozygotigrad) som utgör olika mått på mängd genetisk variation. F_{IS} kvantifierar genomsnittlig avvikelse från s.k. Hardy-Weinberg-proportioner, där asterisk(er) markerar skattningar vilka avviker signifikant från noll (*= $p<0,05$; **= $p<0,01$). Hflomr = huvudflodområde enligt SMHI.

	Område	Hflomr	Antal individer	medel- antal alleler	A_R	H_E	F_{IS}
1	Rönne å	96	134	15,8			
	– Sönnarslöv	96	44	13,2	7,74	0,84	0,007
	– Bäljane å	96	44	11,6	6,80	0,79	0,007
	– Rössjöholmsån	96	46	12,2	7,35	0,83	-0,013
2	Stensån	97	106	14,2	7,46	0,84	-0,004
3	Lagan-avel	98	337	13,6	6,73	0,82	-0,003
4	Fylleån	100	27	9,4	6,49	0,80	-0,019
5	Nissan	101	20	10,6	7,43	0,84	0,012
	-Sennan	101	13	7,8	6,34	0,80	0,039
6	Suseån	102	21	9,3	6,93	0,82	-0,013
7	Ätran	103	54	12,8	7,46	0,84	0,013
	-Högvadsån	103	42	12,4	7,26	0,83	0,014
8	Himleån	104	27	10,9	7,08	0,83	0,006
9	Viskan	105	28	12,1			
	– Skansen huvudfåra	105	10	9,6	7,49	0,84	0,025
	– Surtan	105	18	9,7	7,06	0,81	-0,029
10	Rolfsån	106	126	258	7,21	0,82	0,005
	– övre	106	19	9,6	6,91	0,79	-0,035
	– nedre	106	107	13,1	7,07	0,82	0,006
11	Kungsbackaån	107	36	11,7	7,33	0,84	0,033*
12	Göta Älv	108	276				
	Göta älv-avel	108	62	8,2	5,51	0,75	0,022
	– Säveån	108	49	9,8	6,23	0,78	-0,015
	– Grönån	108	57	12,3	6,90	0,81	0,014
	– Sollumsån	108	22	7,4	5,84	0,74	0,007
	– Solbergsån	108	34	11,7	7,30	0,83	-0,007
	– Brattorpsån	108	22	7,9	5,93	0,77	-0,041*
	– Västerlandaån	108	30	8,9	6,21	0,78	-0,049**
13	Anråseå	108/109	71	12,2	6,54	0,79	-0,015
14	Bratteforsån	108/109*	74	12,1	7,12	0,83	0,005
15	Örekilsälven	110	77	13,2	7,02	0,81	0,017
16	Strömsån	111	37	10,7	6,82	0,81	-0,017
17	Enningdalsälven	112	36	10,6	6,77	0,81	0,017

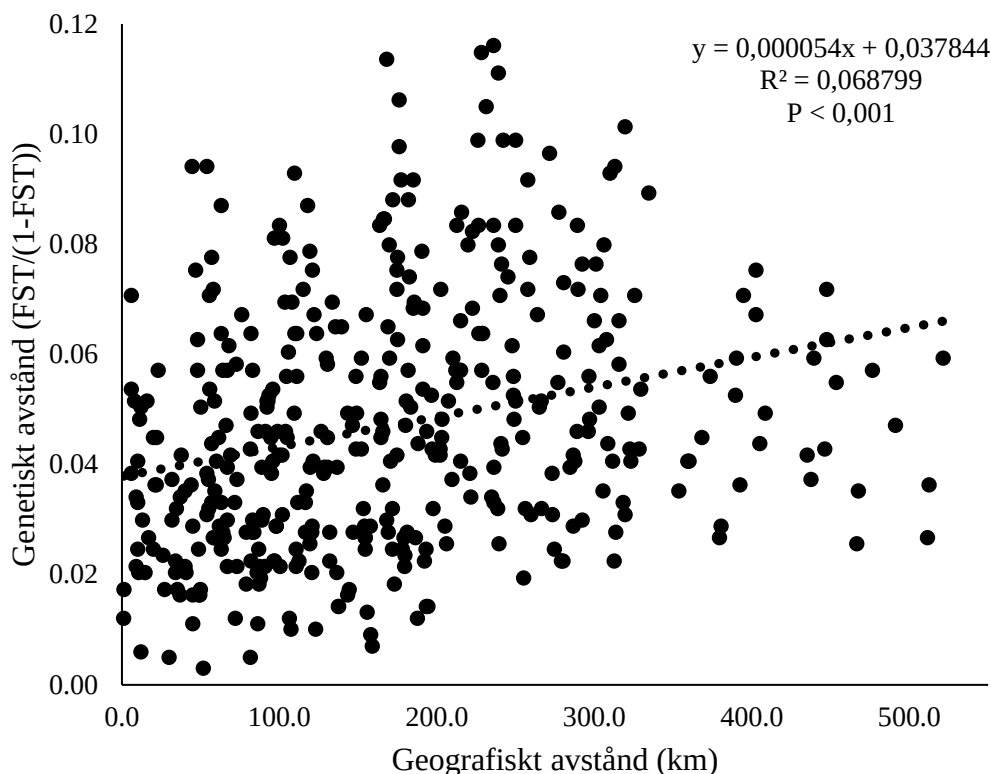


Figur 4. Dendrogram (släktskapsträd) baserat på parvisa genetiska avstånd för lax från vattendrag med delområden längs Sveriges västkust (Figur 1, Tabell 1 & 2). Siffrorna anger statistiskt stöd i procent efter Bootstrap-analys (endast värden > 60 % visade). Gul cirkel markerar prov som primärt tillhör gruppen med nordliga lokaler vid analys med STRUCTURE (K=4; Figur 5) medan orange cirkel representerar områden som primärt tillhör sydliga lokaler. Lokaler i Göta älv (rosa) och Lagan (blå) bildar egna kluster, och Kungsbackaån är en blandning av dem alla men mest lik Nissan och Lagan.



Figur 5. Resultat från STRUCTURE efter uppdelning av materialet i två (vänster) respektive fyra (höger) genetiska kluster. Varje liggande stapel representerar en individ där de olika färgerna representerar skattade andelar av genetiskt material från respektive kluster. Vattendragen är sorterade från söder (överst) till norr (nederst).

Korrelationsanalyser mellan genetiska och geografiska distanser visade att när hela datasetet (29 delpopulationer) analyserades fanns en signifikant positiv korrelation ($r^2 = 0,0686$, $p < 0,001$) mellan genetiska och geografiska avstånd (Figur 6).

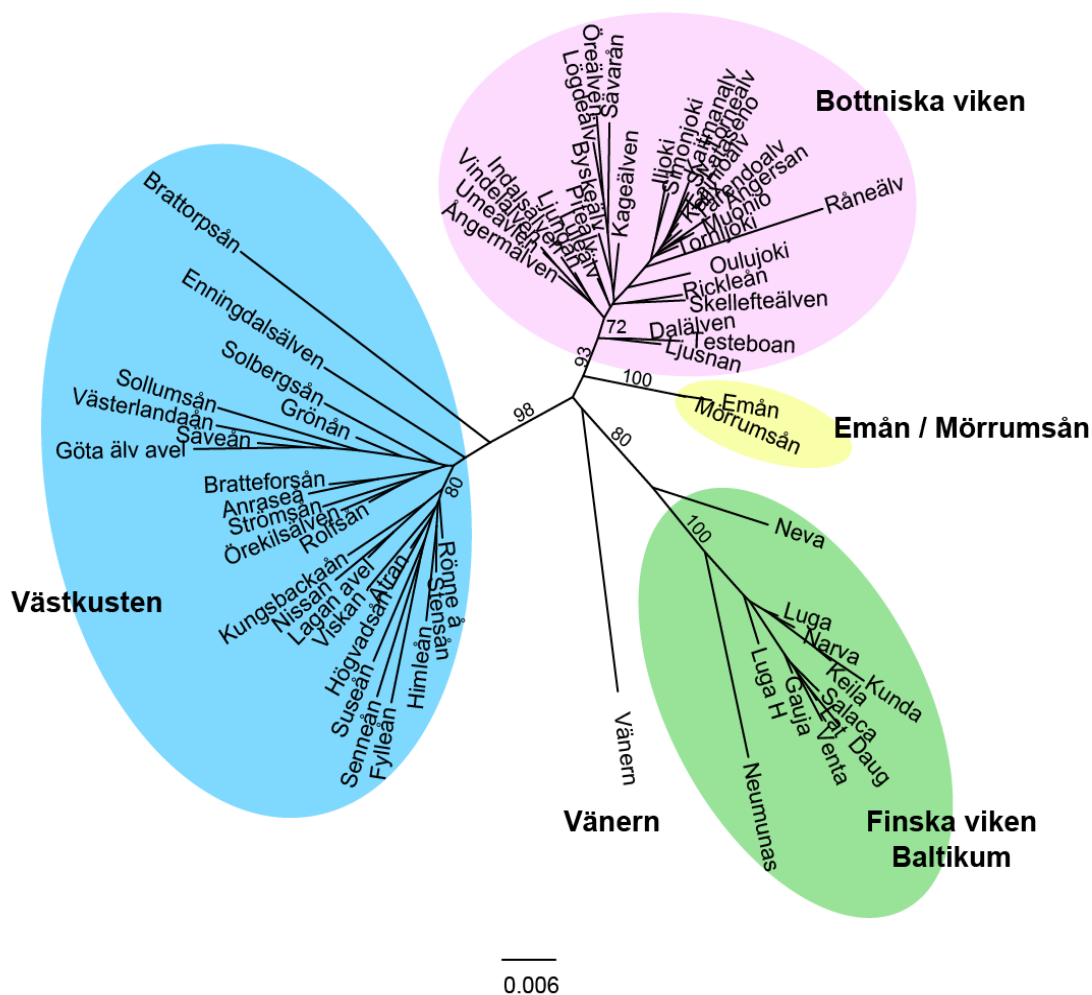


Figur 6. Korrelation mellan geografiskt avstånd och genetisk distans för de 29 delpopulationerna.

Utvärderingen av den genetiska databasen för lax längs västkusten visade att möjligheten att erhålla korrekt stamsammansättning är god om man använder så kallade rapportgrupper baserade på resultaten från STRUCTURE (Tabell 3). För att hänföra ("assign") analyserad lax till sin ursprungspopulation var träffsäkerheten dock lägre, ibland till och med mycket låg (27 % för Nissan och 32 % för Himleån). Detta innebär att man har viss möjlighet att fastställa från vilket område med vattendrag en okänd lax (t ex fångad i havet) härstammar, medan det är mer osäkert från vilket enskilt vattendrag inom området individen kommer. Det finns även mycket goda möjligheter att särskilja en Atlantlax från svenska västkusten från laxpopulationer i Östersjön. Dock bör framhållas att inga genetiska prov finns medtagna från lax i flera andra geografiska områden (t.ex. norsk vild eller odlad "oppdrettlax"), vilket gör att en sådan analys behäftad med viss osäkerhet. Ett motsvarande släktskapsträd dendrogram (släktskapsträd) som i Figur 4 visade att västkustlaxen utgjorde en distinkt genetisk grupp (Figur 7). Som visats i tidigare studier fanns även tydliga grupperingar inom Östersjön.

Tabell 3. Resultat efter utvärdering av referensdatabasen (baseline) med så kallat "leave-one-out test" (programmet ONCOR) för att uppskatta hur väl man med genetiska data (18 mikrosatelliter) kan identifiera ursprungspopulation för en enskild lax. Kolumn två och tre anger för individer tillbaka till respektive å / älv medan kolumn fyra och fem anger hur väl en individ kan hänföras till rätt rapportgrupp identifierade av STRUCTURE Figur 5.

Vattendrag	% individer korrekt identifierade (population)	Vanligaste fel-identifiering (population)	% individer korrekt identifierade (rapportgrupp)	Vanligaste fel-identifiering (rapportgrupp)
Rönne å	66,2%	Ätran	90,8%	Blå
Stensån	72,0%	Rönne å	89,2%	Blå
Lagan-avel	94,0%	Nissan	96,7%	Gul
Fylleån	76,2%	Rönne å	85,7%	
Nissan	26,7%	Lagan-avel	86,7%	Gul
Sennan	50,0%	Stensån	100,0%	
Suseån	41,2%	Stensån	100,0%	
Ätran	57,5%	Rönneå	89,7%	Blå
Högvadsån	48,7%	Ätran	100%	
Himleån	31,8%	Stensån	86,4%	Blå
Viskan hela	53,8%	Rönne å	92,3%	Blå
Rolfsån	75,9%	Örekilsälven	85,3%	Orange
Kungsbackaån	54,3%	Grönån	60,0%	Orange
Göta älv-avel	93,5%	Säveån	100,0%	
Säveån	82,2%	Grönån	97,8%	
Grönån	67,3%	Säveån	78,2%	Orange
Sollumsån	81,0%	Säveån	100,0%	
Solbergsån	75,8%	Rönne å	81,8%	Orange
Brattorpsån	81,8%	Rönne å	86,4%	Orange
Västerlandaån	70,0%	Grönån	90,0%	Orange
Anråseå	72,6%	Brattefors	88,7%	Orange
Bratteforsån	64,9%	Anråseå	98,6%	
Örekilsälven	67,6%	Rolfsån	93,0%	Orange
Strömsån	63,9%	Örekilsälven	94,4%	Orange
Enningdalsälven	84,6%	Rolfsån	96,2%	



Figur 7. Dendrogrammet (släktskapsträd) för lax från olika områden i Sverige och övriga delar av Östersjöområdet samt Vänern. Prover placerade nära varandra i trädet var mer genetiskt lika och vice versa. Bootstrap-värden > 70% är endast inritade på huvudgrenar (ej inom grupper). "Vänern" utgörs av lax från Klarälven.

4 Diskussion

4.1 Generella resultat

Vi har undersökt om det finns övergripande genetiska skillnader mellan laxpopulationer från 17 huvudvattendrag längs Sveriges västkust. Huvuddelen av de 29 provtagna laxpopulationerna var signifikant genetiskt åtskilda. Sett över samtliga populationer fanns också en övergripande genetisk differentiering som dock var relativt låg i jämförelse med exempelvis Östersjön (t ex Säisä m fl 2005). Bidragande till detta kan dels vara att populationerna längs västkusten tycks ha ett gemensamt post-glacialt ursprung (till skillnad mot i Östersjön), dels en möjlig relativt större genetisk påverkan av lokal felvandring än i andra områden då många av laxåarna mynnar nära varandra och den svenska västkusten är jämförelsevis kort, samt att några bestånd verkar ha ersatts av lax från närliggande eller odlade bestånd.

Den genetiska variationen (allelic richness) visade sig generellt öka med ökad areal uppväxtområden för laxungar. Detta indikerar att större habitat medför en större genetisk effektiv populationsstorlek, vilket minskar risken för förlust av genetisk variation (jämför Östergren & Nilsson 2012). Det visar vidare på vikten av att fortsätta att tillgängliggöra nya habitat med fiskvägar och restaurera befintliga habitat inom laxens forna och nuvarande utbredningsområde.

Laxen från Fylleån och Säreån uppvisade betydligt lägre genetisk variation än förväntat utifrån det generella sambandet med areal uppväxtområde (Figur 2). Båda åarna uppvisar också relativt låga tätheter av laxungar vid elfiske och är påverkade av vattenkraftutnyttjande. Beståndet i Fylleån har dessutom varit svagt en längre tid och fiskeförbud har därför rått ett antal år på 1980-talet (Degerman m fl 1999).

Beräkningar som gjorts vid Sötvattenslaboratoriet (SLU) visar att arealen uppväxtområden för Atlantlax i vattendragen längs västkusten ökat med 15 % mellan 1999 och 2015 (Degerman m fl 2016) och att vattenkvaliteten har förbättrats genom kalkning. Samtidigt har dock beståndstätheten, mätt som antal laxungar per hektar uppväxtområde, minskat med 45 % sedan slutet på 1980-talet (op cit). Huvudorsaken tycks vara försämrad överlevnad i havet, troligen kopplat till ett varmare klimat med ökad konkurrens och interaktioner med andra fiskarter i Norska havet (WGNAS 2017). Detta innebär att det, trots goda insatser, idag råder ett restaureringsunderskott. För att säkra Atlantlaxens genetiska variation och motståndskraft mot miljöförändringar måste därför arbetet med att restaurera och tillgängliggöra habitat och samtidigt anpassa fisket fortsätta.

Den genetiska skillnaden mellan de olika västkustvattendragen följer en *isolation-by-distance*-modell (IBD) där populationer som ligger nära varandra är mer genetiskt lika varandra medan populationer långt ifrån varandra är genetiskt mer olika. Detta är ett förväntat mönster hos en art med uttalad heminstinkt (homing-beteende; Scheer 1939), där individerna i stor utsträckning återvänder till det vattendrag där de är födda för att reproducera sig. Enligt märkningsstudier tenderar felvandrande lax och havsöring (Degerman m fl 2012b) också att påträffas oftare i vattendrag som ligger geografiskt nära hemälven, vilket implicerar ett mindre genetiskt utbyte mellan vattendrag som ligger längre ifrån varandra.

Trots övergripande tecken på IBD kan laxen längs västkusten delas upp i två huvudgrupper som korrelerar med geografi. En sådan indelning stöds av både STRUCTURE och dendrogram; en sydlig grupp bestående av området från Rönneå upp till Kungsbackaån och en nordlig grupp består av Rolfsån-övre till

Enningdalsälven (Figur 4 & 5). Utöver dessa båda grupper bildar Göta älv (med biflöden) samt Lagan (med Nissan) distinkta grupper.

Indelningen av västkustlaxen i två tydliga huvudgrupper kan hänga samman med kustens morfometri samt med antalet laxåar och deras storlek. Samtidigt finns tydliga skillnader i individstorlek mellan lax från olika älvar som inte samvarierar med den genetiska strukturen. De populationer som har återvändande lekfisk av störst storlek är spridda längs kusten men representerar generellt större vattendrag, ofta sjörika sådana (Spjut & Degerman 2015). Att Göta älv bildar en egen genetisk grupp (mest lik det nordliga klustret) förklaras antagligen av att det är en så vattenrik älv och att naturlig felvandring skett (och sker) främst mellan älvens olika delar och biflöden. Vidare tycks två lokaler i det södra klustret vara genetiskt påverkade av den odlade Lagan-stammen.

Ett antal bestånd har gått igenom kända demografiska flaskhalsar, det vill säga perioder med låg numerär. I den lilla Himleån var laxen helt borta under 1970-1980-talen och arten påträffades åter först 1987 (Degerman m fl 1999). Man har spekulerat i att den lax som återkoloniserade Himleån skulle härstamma från utsatt Ätranlax i närliggande Viskan (Figur 2) eller vildfödd lax från Viskanpopulationen. Detta är dock inte något vi inte kan se några tydliga tecken på i denna studie. I vår analys var Himleålxaxen mest lik den från Stensån.

I Kungsbackaån var laxbeståndet svagt eller kanske till och med borta i slutet 1970-talet på grund av försurning och förorening. Lax påträffades vid elfiske 1954, men var sedan mycket sällsynt fram till 1983. Man har antagit att populationen i Kungsbackaån skulle vara påverkad av Rolfsålxax. Dels mynnar vattendragen nära varandra i Kungsbackafjorden (endast ca 1 km mellan mynningarna), dels har Rolfsålxax satts ut i Kungsbackaån 1983 (Degerman m fl 1999). Våra resultat visar att laxen i Kungsbackaån har ett mer blandat genetiskt ursprung, som tenderar att ha störst likhet med den odlade Lagan-stammen. Däremot finns ingen påtaglig likhet med den närliggande Rolfsålxax, där laxen istället mest liknar populationerna längs den norra kusten. Övre Rolfsålxax har länge varit utan åtkomst för lax från havet. Fiskvägar har nyligen etablerats. Från Rolfsålxax-övre finns 19 analyserade individer, dessa var i många analyser avvikande från Rolfsålxax-nedre (Figur 4) och uppvisade ett icke signifikant heterozygotöverskott (Tabell 2) som indikerar få föräldrafiskar. Detta kan dock även bero på ett begränsat stickprov, och resultatet måste därför tolkas försiktigt. För säkrare slutsatser behövs analys av ytterligare individer från Rolfsålxax-övre. Man kan också förvänta en stabilisering av förhållandena om/när fler lekfiskar kan nå området.

Nissans laxstam var utslagen under en stor del av 1900-talet tack vare dåligt fungerande fiskvägar (två stycken), vattenkraftutbyggnad och förorening. Nissan kallades i folkmun "döda floden". De första utsättningarna för återintroduktion av lax skedde 1979 med blandade smolt från Lagan (1500 stycken) och Ätran (1000 stycken). Utsättningarna fortsatte i Nissan, och från 1995 gick man över helt till Laganlax. Det är därmed inte förvånande om Lagans och Nissans laxpopulationer är genetiskt lika, speciellt som åarna mynnar nära varandra i Laholmsbukten. Nissan uppvisar också inslag av Lagans odlade stam (Figur 5 K=2, K=4) och grupperas tydligt med Lagan i dendrogrammet (Figur 4). Noterbart är dock att laxpopulationen i Sennan, Nissans biflöde, varken grupperades med Nissan eller med Lagan-avel. Återigen finns här ett problem med relativt få insamlade individer, 20 respektive 13 stycken vardera i Nissan och Sennan. Det rekommenderas att ytterligare individer insamlas från Nissan och Sennan för att

dokumentera tydligt hur återkolonisationen skett. Först därefter kan behovet av eventuella förstärkningsutsättningar, samt val av stam och åldersstadium för dessa, värderas.

Brattorpsån och Västerlandaån utmärkte sig i vår studie genom att uppvisa signifikant heterozygotöverskott, vilket kan återspegla få föräldrafiskar. Åarna är biflöden till Göta älv, där Brattorpsån mynnar uppströms vandringshindret vid Lilla Edet där det dock finns fiskväg sedan länge. Uppväxthabitatet för lax i Brattorpsån ån är litet (Tabell 1) och det sätts ut mycket smolt nedströms vid Lilla Edet. Trots detta är beståndet mer likt de andra biflödena i Göta älv än den odlade laxen från Göta älv. Som noterats ovan var det analyserade materialet från Brattorpsån för litet för att medge säkra slutsatser (n=22, Tabell 2). Åns laxpopulation bör därför prioriteras i framtida analyser, liksom kontroll av mängden uppvandrande vild lekfisk förbi Lilla Edet. Västerlandaån mynnar strax nedom Lilla Edet och har ett mycket litet uppväxthabitat (Tabell 1), vilket naturligt torde begränsa antalet möjliga föräldrafiskar.

4.2 Implikationer för laxförvaltning

Resultaten i denna genetiska kartläggning kan ha betydelse för framtida förvaltning, framförallt på älvspecifik nivå. De svenska laxbestånden på västkusten kan även delas in i minst två biologiskt baserade "management units", grupper av populationer med sinsemellan likartad genetisk sammansättning som möjligen bör förvaltas separat.

Efter kalibrering med internationella data med samma markörer för Atlantisk lax kan resultatet från denna studie användas i arbetet vid ICES arbetsgrupp WGNAS. Detta kan bland annat ge ökad möjlighet att genetiskt identifiera felvandrad lax till ursprungspopulation. Felvandrande laxar av tydligt främmande genetiskt ursprung har förekommit i Lagan (Dannewitz & Prestegard 2008), Göta älv (Palm m fl 2011) och Ätran (Pedersen m fl 2007, Alenäs 2000). De felvandrande laxarna i Ätran kom sannolikt från tidigare laxutsättningar i södra Östersjön med en teknik som kallas "fördröjd utsättning" (delayed release) (Pedersen m fl 2007). Våra genetiska resultat visar dock att Ätranlax (och lax från biflödet Högvasån) är unika och väl skilda från östersjölax, varför dessa tidigare felvandrade Östersjölaxar inte verkar ha påverkat genomtet i någon större omfattning.

Varje år rymmer stora mängder odlad lax från laxodlingar på kusten i Norge och Skottland, vilket anses utgöra ett genetiskt hot mot vilda laxbestånd (Karlsson m fl 2016). Det framstår som fullt möjligt att sådana förrymda individer stiger i våra laxvattendrag längs västkusten för lek. Det pågår arbete vid SLU Aqua i samarbete med NINA i Norge (finansierat av Havs- och Vattenmyndigheten) att för ett urval av de svenska västkuståarna tillämpa samma genetiska metodik (särskild uppsättning s.k. SNP-markörer) som tidigare använts för att skatta genetisk påverkan av förrymd odlad lax på norska vilda bestånd (Karlsson m fl 2016).

4.3 Fortsatt arbete

Arbetet med denna genetiska "baseline" för svensk västkustlax bör, som nämnts, även ge möjlighet att identifiera "främmande" laxar. För att få fram data från norska bestånd av främst odlad lax har ett samarbete och utbyte av genprov påbörjats med kolleger från Norge.

Det framgick i några fall att antalet analyserade laxar i ett stickprov var för litet för säkra slutsatser. I det fortsatta arbetet bör mer individer insamlas från främst Ljöftån och Lärjeån (ej redovisade i denna

rapport), Rolfsån-övre, Suseån, Viskan (båda lokalerna), Sollumsån, Brattorpsån, Fylleån, Nissan och biflödet Sennan. Ett antal laxvattendrag har inte alls undersökts och prover bör samlas in från dessa lokaler (bland annat Strömsån, Genevadsån och Smedjeån). Efter att data för denna rapport sammanställts har dock prov från Vege å, det sydligaste vattendraget med Atlantlax, analyserats genetiskt (Palm 2019).

5 Erkännanden

Ett stort tack till de som hjälpt till med finansiering av tidigare projekt och praktisk insamling av prover i fält; Jack Olsson, Niklas Wengström och Per-Erik Jakobsen på Sportfiskarna Region Väst; Hans Schibli och Johan Lundgren på Länsstyrelsen i Halland; Daniel Johansson, Lars Molander och kolleger på Länsstyrelsen i Västra Götalands län; Johan Wagnström Länsstyrelsen Skåne och Anders Eklöv, Eklövs Fiske och Fiskevård. Johan Dannewitz och Johan Östergren har gett konstruktiv kritik. Tore Prestegaard har hjälpt till med provbearbetningen. Carl Tamaro har bidragit med kartor och GIS-arbete. Studien har finansierats med medel från Havs- och Vattenmyndigheten inom arbetet med Atlantlax.



Rolfsåns nedre delar vid Gåsevadsholm.

6 Referenser

- Alenäs, I., Degerman E. & L. Henriksson, 1995. Liming strategies and effects: The river Högvadsån case study. Liming of Acidified Surface Waters, pp:363-374.
- Alenäs, I., 1998. *Gyrodactylus salaris* på lax i svenska vattendrag och lax-problematiken på svenska västkusten. Vann 1: 135-142.
- Alenäs, I., 2000. Frånskiljning av laxar med främmande genetiskt ursprung vid laxtrappan i Herting Ätran (103) Falkenberg hösten 1999. Miljö- och hälsoskyddskontoret, Falkenberg Rapport 2000:2, 8 s.
- Berntsson, K.-E. & R. Johansson, 1977. Havsöring undersökningar i Anråsån. Meddelande från Havsfiskelaboratoriet nr 230, 7 s.
- Cavalli-Sforza, L. L. & A.W. Edwards, 1967. Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures. American journal of human genetics, 19 (3 Pt 1), 233.
- Dannewitz, J. & T. Prestegard, 2008. Genetisk analys av fenklippt och oklippt lax från Lagan. PM/Rapport från Sötvattenslaboratoriet 2008-11-13.
- Dannewitz, J. & T. Prestegard, 2009. Genetisk analys av fenklippt och oklippt lax från Göta älv. PM/Rapport från Sötvattenslaboratoriet 2009-02-09.
- Degerman, E., Almer, B. & K. Höglind, 1999. Västkustens laxåar. Fiskeriverket information 1999:9.
- Degerman, E., Petersson, E., Jacobsen, P.-E., Karlsson, L., Lettevall, E. & F. Nordwall, 2012a. Laxparasiten *Gyrodactylus salaris* i västkustens laxåar. Aqua reports 2012:8.
- Degerman, E., Leonardsson, K. & H. Lundqvist, 2012b. Coastal migrations, temporary use of neighboring rivers, and growth of Sea trout (*Salmo trutta*) from nine northern Baltic Sea rivers. Ices Journal of Marine Science. 69(6), 971–980.
- Degerman, E., Bergquist, B. & E. Petersson, 2015. Effekter av kalkning på fisk i rinnande vatten. Resultat från 30 år av elfisken i kalkade vattendrag. Havs- och vattenmyndigheten rapport 2015:23, 75 s.
- Degerman, E., Törnblom, J. & B. Sers, 2016. Fisheries, status and management of Atlantic salmon stocks in Sweden: national report for 2015. Working Group on North Atlantic Salmon. Working paper 2016/22, 19 s.
- Degerman, E., Tamario, C., Persson, J. & B. Sers, 2017. Fisheries, status and management of Atlantic salmon stocks in Sweden: national report for 2016. Working Group on North Atlantic Salmon. Working paper 2015/13, 19 s.
- Earl, D. & A. von Holdt, 2012. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. Conservation Genetics Resources 4:359–361.

- Felsenstein J (2004) PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.6. Distributed by the author. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle.
- Friedland, K.D., MacLean, J.C., Hansen, L.P., Peyronnet, A.J., Karlsson, L., Reddin, D.G., Ó Maoiléidigh, N. & J.L. McCarthy, 2009. The recruitment of Atlantic salmon in Europe. *ICES Journal of Marine Science* 66: 289–304.
- Goudet, J., 1995. FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of heredity*, 86(6), 485–486.
- Gyllensten, U. & A. Wilson, 1987. Mitochondrial DNA of salmonids: inter- and intraspecific variability detected with restriction enzymes. In: *Population Genetics and Fishery Management*, Ryman, U. & Utter, F. (eds). Washington Sea Grant Publications/University of Washington Press. Seattle and London.
- Jansson, H., 1994. Genetisk variation i lax från Lagan. Meddelande 1/1994. Laxforskningsinstitutet, Älvkarleby.
- Jansson, H., 1997. Genetiska skillnader mellan lax från halländska vattendrag. Rapport. Laxforskningsinstitutet, Älvkarleby.
- Jansson, H. & T. Öst, 2001. Genetisk uppföljning av kompensationsodlade lax- och öringstammar. Rapport till Laxforskningsinstitutets intressenter. Laxforskningsinstitutet, Älvkarleby.
- Jansson, H., Holmgren, I., Wedin, K. & T. Andersson, 1991. High frequency of natural hybrids between Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *S. trutta* L., in a Swedish river. *Journal of Fish Biology* 39 (Supplement A): 343–348.
- Jansson, H., Höggren, M., Johlander, A. & R. Johansson, 1989. Genetisk undersökning av lax från Viskans och Ätrans vattensystem. Meddelande 1989:3. Laxforskningsinstitutet, Älvkarleby.
- Jensen, J.L., Bohonak, A.J. & S.T. Kelley, 2005. Isolation by distance, web service. *BMC Genetics* 6: 13. v.3.23 <http://ibdws.sdsu.edu/>
- Jones, O., & J. Wang, 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources* 10:551–555.
- Kalinowski, S.T., Manlove, K. & M.L. Taper, 2008. ONCOR: Software for genetic stock identification. Montana State University, Bozeman, Montana. Available from <http://www.montana.edu/kalinowski/Software/ONCOR.htm> (accessed November 2017)
- Karlsson, S., Diserud, O.H., Fiske, P. & Hindar, K., 2016. Widespread genetic introgression of escaped farmed Atlantic salmon in wild salmon populations. *ICES J Mar Science*, 73:2488–2498.
- Laikre, L., Larsson, L.C., Palmé, A., Charlier, J., Josefsson, M. & N. Ryman, 2008. Potentials for monitoring gene level biodiversity: using Sweden as an example. *Biodiversity and Conservation* 17:893–910.
- Larson, P.O., 1974. Migration of the Swedish west coast salmon stocks. Laxforskningsinstitutet Meddelande, 1974:3.

- Lind, E., Degerman, E., Söderberg, L., & Palm, S. 2018. Populationsgenetisk struktur hos svenska bestånd av Atlantlax, Rapport till Havs och Vattenmyndigheten, 32 s.
- Nielsen, E.E., Hansen, M.M. & V. Loeschke, 1996. Genetic structure of European populations of *Salmo salar* L. (Atlantic salmon) inferred from mitochondrial DNA. *Heredity* 77:351-358.
- Nielsen, E.E., Hansen, M.M. & K.L.D. Mensberg, 1998. Improved primer sequences for the mitochondrial ND1, ND3/4, and ND5/6 segments in salmonid fishes: application to RFLP analysis of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 53:216-220.
- Nielsen, E.E., Hansen, M.M. & V. Loeschke, 1999. Genetic variation in time and space: microsatellite analysis of extinct and extant populations of Atlantic salmon. *Evolution* 53:261-268.
- Nilsson, J., Gross, R., Asplund, T., Dove, O., Jansson, H., Kelloniemi, J., Kohlmann, K., Löytynoja, A., Nielsen, E.E., Paaver, T., Primmer, C.R., Titov, S., Vasemägi, A., Veselov, A., Ost, T., & J. Lumme, 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, J.K., Stephens, M. & P. Donnelly, 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945–959 (program STRUCTURE, version 2.1).
- Palm, S., 2019. Genetisk analys av lax i Vege å, Skåne län. SLU Sötvattenslaboratoriet, PM 2019-11-27, SLU-id 2019-5.4-309, 6 s.
- Palm, S., Degerman, E., Prestegård, T. & J. Dannewitz, 2011. Genetisk kartläggning av lax i Göta älv med biflöden. Länsstyrelsen i Västra Götalands län, Naturvårdsenheten. Rapport nr: 2011:50 ISSN: 1403-168X.
- Palm, S. & T. Prestegård, 2013. Genetisk analys av lax från Rönne å med tillflöden. PM/Rapport från Sötvattenslaboratoriet. 15 sid.
- Palm, S., Dannewitz, J., Prestegård, T. & J. Östergren, 2013. Laxing och felvandrad lax i Mörrumsån - en genetisk analys. *Aqua reports* 2013:20. Sveriges lantbruksuniversitet, Drottningholm. 44 s.
- Pedersen, S., Rasmussen, G., Nielsen, E. E., Karlsson, L. & P. Nyberg, 2007. Straying of Atlantic salmon, *Salmo salar*, from delayed and coastal releases in the Baltic Sea, with special focus on the Swedish west coast. *Fisheries Management and Ecology*, 14: 21–32.
- Rousset, F., 2008. Genepop 007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resources* 8: 103-106.
- Rosén, N., 1948. On the salmon of the west coast of Sweden. Svenska Hydrografisk-biologiska kommissionens skrifter. Nr 10, 10 s.
- Raymond, M. & F. Rousset, 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Heredity*, 86:248-249
- Rüetschi, E., Alfjorden, A. & H. Jansson, 1986. Genetisk variation hos lax i Götaälvsområdet. Elevarbete, Fiskevårdslinjen Göteborg, 1986-01-15.

- Scheer, B.T., 1939. Homing instinct in salmon. *The Quarterly Review of Biology*, 14: 408-420.
- Schibli, H. & J. Ottosson, 1995. Elfisken i kalkade vatten inom Hallands län. Redovisning av elfisken 1951-1994. *Meddelande* 1995:2.
- Schibli, H. & L. Stibe, 2015. Elfiskeundersökningar inom kalkningsuppföljningen i Hallands län 1989-2014. Länsstyrelsen i Hallands län, Enheten för naturvård och miljöövervakning, meddelande 2015:3, 131 s.
- Spjut, D. & E. Degerman, 2015. Effekter av fångstbegränsningar på spöfiskad lax. *SLU Aqua report* 2015:19, 29 s.
- Ståhl, G., 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon. In: *Population Genetics and Fishery Management*, Ryman, U. & Utter, F. (eds). Washington Sea Grant Publications/ University of Washington Press. Seattle and London.
- Säisä, M., Koljonen, M.L., Gross, R., Nilsson, J., Tähtinen, J., Koskiniemi, J., & A. Vasemägi, 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(8): 1887-1904.
- Tamario, C. & E. Degerman, 2017. Setting biological reference points for Atlantic salmon in Sweden. Working Group on North Atlantic Salmon. Working paper 2017/14, 32 s.
- Verspoor, E., Stradmeyer, L., Nielsen, J.L., 2007. *The Atlantic Salmon*. Genetics, Conservation and Management. Blackwell publishing Ltd. Oxford, UK. ISBN: 978-1-4051-1582-7.
- Waples, R.S. & E.C. Anderson, 2017. Purging putative siblings from population genetic data sets: a cautionary view. *Molecular Ecology* 26:1211-1224.
- WGNAS, 2017. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS). ICES CM 2017/ACOM:20, 296 s.
- Östergren, J. & J. Nilsson, 2012. Importance of life-history and landscape characteristics for genetic structure and genetic diversity of brown trout (*Salmo trutta* L.) *Ecology of Freshwater Fish*. Volume 21, Issue 1, January 2012, Pages: 119–133. DOI: 10.1111/j.1600-0633.2011.00529.x.
- Östergren, J., Lind, E., Palm, S., Tärnlund, S., Prestegard, T. & J. Dannewitz, 2015. Stamsammansättning av lax i det svenska kustfisket 2013 & 2014 – genetisk provtagning och analys. PM Inst. för akvatiska resurser, SLU.

Bilaga 1. Sammanställning av tidigare genomförda genetiska studier inkluderande lax från vattendrag längs svenska västkusten (uppdaterad version av Tabell S2 i Laikre m fl 2008).

Vattendrag/stam	Ursprung	Genetiska markörer	Referens(er)
Arödsån	-	-	-
Anråseån	-	-	-
Bratteforsån	-	-	-
Bäveån	-	-	-
Enningdalsälven	-	-	-
Fylleån	vildfödd	allozymer	Ståhl 1987
	vildfödd	allozymer	Jansson 1997
	vildfödd	mtDNA	Nilsson m fl 2001
Genevadsån	vildfödd	allozymer	Jansson 1997
	vildfödd	mtDNA	Nilsson m fl 2001
Göta älv (huvudfåran)	odlad	allozymer	Rüetschi m fl 1986
	vildfödd	mikrosatelliter	Pedersen m fl 2007 Dannewitz & Prestegard 2009; Palm m fl 2011
	vildfödd+odlad	mikrosatelliter	
Göta älv (Grönån)	vildfödd	allozymer	Rüetschi m fl 1986
	vildfödd	allozymer	Jansson m fl 1991
	vildfödd	mtDNA	Nilsson m fl 2001
	vildfödd	mikrosatelliter	Palm m fl 2011
Göta älv (Säveån)	odlad	allozymer	Rüetschi m fl 1986
	vildfödd	mtDNA	Nilsson m fl 2001
	odlad	allozymer	Jansson & Öst 2001
	vildfödd	mikrosatelliter	Palm m fl 2011
Himleån	-	-	-
Kungsbackaån	-	-	-
Lagan	odlad	allozymer	Rüetschi m fl 1986
	vildfödd+odlad	allozymer	Ståhl 1987
	odlad	allozymer	Jansson 1994
	vildfödd	allozymer	Jansson 1997
	vildfödd	mtDNA	Nielsen m fl 1996
	odlad	mtDNA	Nilsson m fl 2001
	odlad	allozymer	Jansson & Öst 2001
	odlad	mikrosatelliter	Säisä m fl 2005
	odlad	mikrosatelliter	Pedersen m fl 2007
	vildfödd+odlad	mikrosatelliter	Dannewitz & Prestegard 2008, 2009
Löftaån	-	-	-
Nissan	-	-	-
Rolfsån	vildfödd	allozymer	Jansson 1997
	vildfödd	mtDNA	Nilsson m fl 2001
Rönne å	vildfödd	mtDNA	Nilsson m fl 2001
	vildfödd	mikrosatelliter	Palm & Prestegard 2013
Stensån	vildfödd	allozymer	Jansson 1997
	vildfödd	mtDNA	Nilsson m fl 2001
Strömsån	-	-	-
Suseån	-	-	-
Tvååkersån	-	-	-
Törlan	-	-	-
Viskan (Surtan/Enån)	vildfödd	allozymer	Jansson m fl 1989
Ätran	vildfödd	mtDNA	Gyllensten & Wilson 1987
	vildfödd+odlad	allozymer	Ståhl 1987
	vildfödd	allozymer	Jansson m fl 1989
	vildfödd	allozymer	Jansson 1997
	odlad	mtDNA	Nielsen m fl 1996
	vildfödd+odlad	mikrosatelliter	Nielsen m fl 1998, 1999
	odlad	mtDNA	Nilsson m fl 2001
	vildfödd	mikrosatelliter	Pedersen m fl 2007
Örekilsälven	Vildfödd	mtDNA	Nilsson m fl 2001

Bilaga 2. Parvisa analyser; övre högra hörnet av genetisk differentiering, mätt som relativa skillnader i allelfrekvenser (F_{ST}). Statistiskt signifikanta skillnader markerade. Nedre vänstra hörnet, avstånd i kilometer mellan åmynningar.

	Rönneå – Sönnarslöv	Rönneå – Bäljane å	Rönneå – Rössjöholmsån	Stensån	Lagan-avel	Fylleån	Nissan	Sennan	Suseån	Högvadsån	Åtran	Himleån	Viskan - surtan	Viskan - skansen	Rollsån över	Rollsån nedre	Kungsbackaån	Göta ålv-avel	Säveån	Grönån	Sollumsån	Solbergsån	Brattorpsån	Västerlandaån	Anråseå	Bratteforsån	Örekilsälven	Strömsån	Enningdalsälven
Rönneå – Sönnarslöv		0,0236***	0,012***	0,0157***	0,0264***	0,0451***	0,0124***	0,0223***	0,0272***	0,0197***	0,012***	0,0163***	0,0241***	0,0089	0,0397***	0,0216***	0,0137***	0,0655***	0,0456***	0,0217***	0,0623***	0,0185***	0,0578***	0,0443***	0,0403***	0,0222***	0,0261***	0,0245***	0,0261***
Rönneå – Bäljane å	10		0,0327***	0,0358***	0,058***	0,0626***	0,0468***	0,0489***	0,049***	0,0452***	0,0321***	0,0314***	0,042***	0,0288***	0,0539***	0,041***	0,0463***	0,0902***	0,0721***	0,0444***	0,0854***	0,0475***	0,0855***	0,0736***	0,0532***	0,0411***	0,0498***	0,0539***	0,0564***
Rönneå – Rössjöholmsån	1	9		0,0107***	0,0262***	0,0383***	0,0208***	0,0292***	0,0267***	0,0138***	0,0102***	0,0167***	0,0259***	0,0065	0,0426***	0,0237***	0,0139***	0,0708***	0,0487***	0,0224***	0,0708***	0,0305***	0,0663***	0,0462***	0,0391***	0,0267***	0,0279***	0,0343***	0,0349***
Stensån	45	55	45		0,0294***	0,0353***	0,0171***	0,033***	0,016***	0,0219***	0,011***	0,0104***	0,0277***	0,0139 *	0,0543***	0,031***	0,0184***	0,0742***	0,0596***	0,0301***	0,0327***	0,0708***	0,0516***	0,0487***	0,0292***	0,0394***	0,0412***	0,0446***	
Lagan-avel	58	68	59	13		0,049***	0,0058 *	0,043***	0,0404***	0,0366***	0,0264***	0,0301***	0,0377***	0,0274***	0,0486***	0,0394***	0,0235***	0,0812***	0,0644***	0,0372***	0,0899***	0,0409***	0,0692***	0,0633***	0,0541***	0,0429***	0,0467***	0,047***	0,0521***
Fylleån	66	76	67	21	8		0,0513***	0,0493***	0,0355***	0,038***	0,0343***	0,0511***	0,0552***	0,024 **	0,0703***	0,0525***	0,0443***	0,0964***	0,0835***	0,0539***	0,1043***	0,0581***	0,0999***	0,0837***	0,0756***	0,0531***	0,0624***	0,0701***	0,067***
Nissan	72	82	73	27	12	6		0,0393***	0,0347***	0,0271***	0,0164***	0,0203***	0,0271***	0,0213	0,0456***	0,0264***	0,0126***	0,0775***	0,0594***	0,0283***	0,0898***	0,0273***	0,0604***	0,0575***	0,0521***	0,0312***	0,0337***	0,035***	0,0355***
Sennan	82	92	83	37	22	16	10		0,0286 **	0,0292***	0,0256***	0,0385***	0,0433***	0,0211	0,0671***	0,0431***	0,0351***	0,0893***	0,0637***	0,0385***	0,0773***	0,0508***	0,0738***	0,0669***	0,0644***	0,0499***	0,0553***	0,0634***	0,0589***
Suseån	82.7	92.7	83.7	49.4	37.7	31.7	21.7	31.7		0,0201***	0,0201***	0,0267***	0,0441***	0,0182	0,0732***	0,047***	0,0385***	0,1021***	0,084***	0,0489***	0,1025***	0,0484***	0,0948***	0,0768***	0,0541***	0,0422***	0,0585***	0,066***	0,056***
Högvadsån	136.4	146.4	137.4	96.3	94.9	88.9	78.9	88.9	40.7		0,0052	0,029***	0,0398***	0,0053	0,0559***	0,0383***	0,0277***	0,0766***	0,063***	0,0361***	0,0768***	0,0374***	0,079***	0,0597***	0,0562***	0,0376***	0,0476***	0,0555***	0,0396***
Åtran	106.4	116.4	107.4	86.3	64.9	58.9	48.9	58.9	10.7	30		0,0156***	0,0316***	0,0031	0,0403***	0,0304***	0,0207***	0,0654***	0,0475***	0,0228***	0,0691***	0,0277***	0,065***	0,0503***	0,0449***	0,0249***	0,0374***	0,0388***	0,0421***
Himleån	143.3	153.3	144.3	123	101.8	95.8	85.8	95.8	64.1	66.9	36.9		0,0314***	0,0196***	0,049***	0,0239***	0,0171***	0,0754***	0,0574***	0,0267***	0,0783***	0,0323***	0,0735***	0,0519***	0,0472***	0,0268***	0,0332***	0,039***	0,0432***
Viskan - surtan	178	188	179	157.7	136.5	130.5	120.5	130.5	98.8	101.6	71.6	34.7		0,0242 **	0,0543***	0,0297***	0,0306***	0,0747***	0,0533***	0,0413***	0,0813***	0,0341***	0,0724***	0,0609***	0,0529***	0,0397***	0,0411***	0,0414***	0,0527***
Viskan - skansen	158	168	159	137.7	116.5	110.5	100.5	110.5	78.8	81.6	51.6	14.7	20		0,0347 **	0,0215***	0,0174 **	0,0597***	0,0436***	0,0219***	0,0556***	0,0217***	0,063 **	0,0472***	0,0382***	0,0235***	0,033***	0,0417***	0,0336***
Rollsån över	202	212	203	181.7	180.5	174.5	164.5	174.5	119.3	129.6	99.6	58.7	64	44		0,0317***	0,0455***	0,0667***	0,0538***	0,0282***	0,0798***	0,0355***	0,0701***	0,0665***	0,0529***	0,0378***	0,0307***	0,0375***	0,051***
Rollsån nedre	192	202	193	171.7	170.5	164.5	154.5	164.5	109.3	119.6	89.6	48.7	54	34	10		0,0166***	0,0587***	0,0423***	0,0187***	0,065***	0,0243***	0,0604***	0,0427***	0,0426***	0,0201***	0,0116***	0,0236***	0,0298***
Kungsbackaån	193.2	203.2	194.2	172.9	171.7	165.7	155.7	165.7	121.3	120.8	90.8	49.9	55.2	35.2	11.2	1.2		0,0704***	0,0509***	0,0241***	0,0716***	0,0282***	0,0595***	0,0437***	0,0498***	0,0247***	0,0257***	0,0299***	0,0321***
Göta ålv-avel	240	250	241	219.7	182	176	166	176	168.1	163.6	133.6	96.7	102	82	58	48	46.8		0,0211***	0,0336***	0,0385***	0,0484***	0,08***	0,0324***	0,0857***	0,0554***	0,061***	0,0767***	0,0876***
Säveån	249	259	250	228.7	191	185	175	185	177.3	122	92	105.7	111	91	67	57	55.8	9		0,0208***	0,0373***	0,0369***	0,0715***	0,032***	0,0659***	0,0406***	0,0409***	0,0524***	0,0682***
Grönån	279	289	280	259.7	221	215	205	215	207.3	209.6	179.6	146.7	152	132	98	88	86.8	40	40		0,0433***	0,0202***	0,0536***	0,0256***	0,0443***	0,0216***	0,0213***	0,031***	0,0394***
Sollumsån	300	310	301	289.2	242	236	226	236	228.3	212.6	182.6	166.7	172	152	118	108	106.8	60	54	20		0,0542***	0,0859***	0,0479***	0,0774***	0,0598***	0,0734***	0,0786***	0,0922***
Solbergsån	255	265	256	234.7	197	191	181	191	183.3	128	98	111.7	117	97	73	63	61.8	12	6	34	48		0,0596***	0,0403***	0,0434***	0,0208***	0,0263***	0,025***	0,0278***
Brattorpsån	303	313	304	292.2	245	239	229	239	231.3	215.6	185.6	169.7	175	155	121	111	109.8	63	57	23	54	63		0,066***	0,0849***	0,0614***	0,0666***	0,0672***	0,0824***
Västerlandaån	296	306	297	276.7	263.7	257.7	247.7	257.7	250	226.6	196.6	163.7	169	149	115	105	103.8	57	63	17	50	69	6		0,0654***	0,0439***	0,0435***	0,0566***	0,0655***
Anråseå	286.5	296.5	287.5	266.2	228.5	222.5	212.5	222.5	214.6	210.1	180.1	143.2	148.5	128.5	104.5	94.5	93.3	44.5	55.5	86.5	100	61.5	109.5	103.5		0,0233***	0,0538***	0,0556***	0,0622***
Bratteforsån	312.5	322.5	313.5	292.2	254.5	248.5	238.5	248.5	240.6	236.1	206.1	169.2	174.5	154.5	130.5	120.5	119.3	72.5	81.5	112.5	123.5	87.5	135.5	126.5	26		0,0212***	0,0277***	0,0398***
Örekilsälven	379.5	389.5	380.5	359.2	321.5	315.5	305.5	315.5	307.6	303.1	273.1	236.2	241.5	221.5	197.5	187.5	186.3	139.5	148.5	179.5	190.5	154.5	202.5	193.5	83	67		0,0177***	0,0272***
Strömsån	466.5	476.5	467.5	446.2	408.5	402.5	392.5	402.5	394.6	390.1	360.1	323.2	328.5	308.5	284.5	274.5	273.3	226.5	235.5	266.5	277.5	239.5	289.5	280.5	170	154	87		0,028***
Enningdalsälven	511.5	521.5	512.5	491.2	453.5	447.5	437.5	447.5	439.4	435.1	405.1	368.2	373.5	353.5	329.5	319.5	318.3	271.5	280.5	311.5	319.5	286.5	334.5	325.5	215	199	132	45	



Nissans nedersta fiskväg vid Slottsmöllan, en av flera dåligt fungerande uppströms passager.