Dnr: SLU.aqua. 2017.5.2-314

Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Institutionen för akvatiska resurser

2018-05-18

Genetisk analys av lax fångad nedströms Lilla Edets kraftverk i Göta älv

Linda Söderberg & Johan Dannewitz

Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för akvatiska resurser, Sötvattenslaboratoriet
Stångholmsvägen 2, 178 93 Drottningholm

Bakgrund

Göta älv är Sveriges vattenrikaste älv och var en gång en av de bästa älvarna för laxfiske i Sverige. Cirka 60 km upp i Göta älv ligger Lilla Edets kraftverksstation. Då kraftverket togs i bruk 1926 dämdes stora delar av laxens uppväxtområden i huvudfåran över. Trots att det idag finns två fisktrappor förbi kraftstationen är lekområden belägna uppströms kraftverket dåligt utnyttjade.

Vattenfall släpper årligen ut cirka 40 000 odlade laxsmolt vid Lilla Edet, huvudsakligen ettåriga. Dagens odlade stam har sitt ursprung i Säveån. Men historiskt har även andra stammar används i aveln. I mitten av 1960-talet gjordes försök med Gullspångslax. På 70-talet gjordes sedan utsättningsförsök med Laganlax (Degerman m.fl. 1999) samt en blandning av Laganlax och egen avelsfisk som rimligen härstammade från Grönån och Säveån. Laxforskaren Per-Olov Larsson bedömde 1985 att ”det som nu kallas Götaälvlax har sitt ursprung i Laganstammen” (Bilaga 8, Arbetsgruppen för Göta älvs fiskevårdsplan, 1986). Avelslaxen fiskades vid Lilla Edet, men odlades i Långhult, Småland.

En arbetsgrupp för laxen i Göta älv bildades av Fiskeriverket, Länsstyrelsen och Sportfiskarna i början av 1980-talet (Arbetsgruppen för Göta älvs fiskevårdsplan, 1986). Arbetsgruppen föreslog ett byte av laxstam för utsättningar i huvudfåran. Efter lyckosamma

provutsättningar av fettfeneklippt Säveålax under 1980-talet gick man helt över till att använda denna laxstam för produktion av utsättningsmaterial. Bytet av laxstam från Laganlax till Säveålax bedöms ha varit genomfört cirka år 1990.

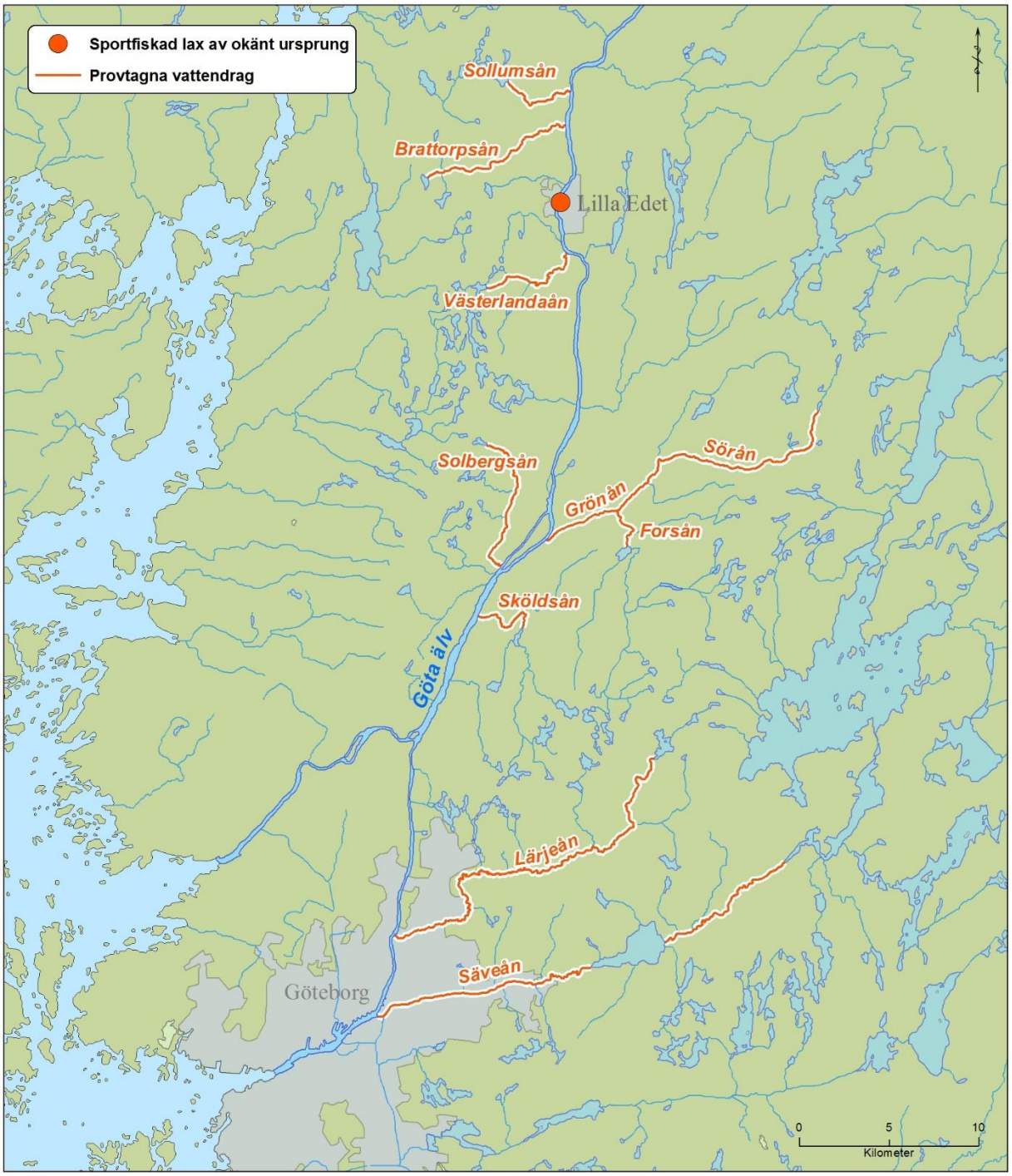
Utöver vattenkraftens negativa effekter på vildlaxproduktionen i Göta älv påverkades de vilda bestånden i Göta älvs biflöden även av försurningen under 1970-talet. Laxbestånden i Säveån och Grönån klarade sig relativt bra medan övriga bestånd slogs ut eller överlevde i mycket små bestånd. Efter att kalkningsverksamheten startade i slutet av 70-talet började det åter dyka upp lax i flera av de mindre biflödena. I t.ex. Solbergsån noterades lax vid elfiske 1984 efter att det inte funnits lax där på många år (Degerman m.fl. 1990).

Idag finns ett bra laxfiske nedströms kraftstationen vid Lilla Edet. Fisket sker på odlad (fettfeneklippt) lax men även vildfödd (oklippt) lax fångas i ganska stor omfattning. Under 2017 dokumenterades fångst av 576 laxar varav 266 individer var oklippta och därmed sannolikt vildfödda. Av de 266 oklippta individerna provtogs 134 för genetisk analys. Syftet med denna studie var att på uppdrag av Sportfiskarna utreda ursprunget på de provtagna laxarna, med målsättningen att generera kunskap om exploateringen av olika laxbestånd i området. Denna kunskap kan i framtiden användas för att utveckla en beståndsbaserad förvaltning av den vilda laxen i Göta älv.

Material och Metoder

Under fiskesäsongen 2017 togs fjällprov på oklippt lax som fångades av sportfiskare på fiskesträckan vid Lilla Edet. Av totalt 266 fångade oklippta laxar provtogs 134 stycken. Fjällen placerades i fjällprovpåsar och skickades till Sötvattenslaboratoriet för genetisk analys. Den genetiska undersökningen utfördes med 18 väl etablerade mikrosatellitmarkörer enligt ett tidigare utarbetat protokoll (Palm m.fl. 2008; Whitlock m.fl. 2018). Av de 134 provpåsar som skickades in var två utan fjäll, ett prov var kontaminerat och två prover var inte från lax (*Salmo salar*) utan från någon annan art av laxfisk, vilket innebär att totalt 129 prover analyserades. Utöver det insamlade genetiska materialet av okänt ursprung analyserades även tidigare insamlade prover från Brattorpsån och Sollumsån (belägna uppströms Lilla Edet), Sköldsån, Solbergsån (belägna nedströms Lilla Edet) samt nya prover från den odlade stammen från Lilla Edet (tabell 1; figur 1). Dessa prover kombinerades med tidigare analyserade prover från Säveån, två lokaler i Grönån (Forsån och Sörån), Lärjeån och Västerlandaån, som samtliga ligger nedströms Lilla Edet, samt Brattorpsån (tabell 1; figur 1), och användes som jämförelse och referensdatabas (genetisk ”baseline”) för att utreda ursprunget på den oklippta lax som fångades vid Lilla Edet under 2017.

Insamling av framförallt yngre laxungar (0+) kan leda till att man får med flera individer från samma syskongrupp i sitt stickprov. En mindre genomtänkt insamling av material från en fiskodling kan ge liknande resultat, d.v.s. stickprov som domineras av ett litet antal familjer och som ger en icke-representativ bild av populationen i fråga, vilket kan påverka resultat i efterföljande statistiska analyser (Hansen m.fl. 1997; Waples & Anderson 2017). Vi använde därför programmet COLONY 2.0.4.4 (Jones & Wang 2010) för att analysera antalet helsyskon i respektive stickprov. Antalet helsyskon reducerades till maximalt två individer per helsyskongrupp (N_R; tabell 1).



Figur 1. Karta över de provtagna vattendragen som används i referensdatabasen. I kartan är även Lilla Edet utmärkt där den oklippta laxen av okänt ursprung provtogs av sportfiskare.

För att undersöka om de insamlade proverna från Göta älv som användes som jämförelsematerial i referensdatabasen är genetiskt olika, och kan antas representera separata populationer eller delpopulationer, undersöktes dessa stickprov med diverse analysmetoder, bl.a. parvisa jämförelser av F_{ST}. Genetisk variation och F-statistik beräknades med programmet FSTAT 2.0.6.3 (Goudet 1995). För att undersöka stickprovens relativa genetiska likheter/skillnader gjordes vidare ett dendrogram (”släktträd”) baserat på Neighbour-Joining-metoden och parvisa genetiska avstånd (Cavalli-Sforza & Edwards 1967)

i programmet PHYLIP 3.6.9.5 (Felsenstein 2004) samt en principalkomponentanalys (PCA) med PCAgen 1.2 (Goudet 1999).

Tabell 1. Beskrivning av 12 stickprov av lax från Göta älv som analyserats genetiskt. Oklippta individer av okänt ursprung som fångades vid Lilla Edet 2017 delades in i två grupper; de som enligt genetiska analyser antas ha sitt ursprung i Göta älv (N=121) samt åtta individer (Oklippta okänt ursprung) som sannolikt inte härstammar från Göta älv (se text). I tabellen anges insamlingsår (år), antalet provtagna laxar (N) samt antal efter syskonreduktion (N_R). Statistiska analyser är baserade på N_R. Vidare anges graden av genetisk variation som förväntad heterozygotigrad (H_E) och *allelic richness* (A_R; baserat på 8 diploida individer), samt *inbreeding coefficient* (F_{IS}; statistisk signifikans ***<0,001; **<0,01; *<0,05).

	År	N	N_R	H_E	A_R	F_{IS}
Oklippta Lilla Edet	2017	121		0,83	7,56	0,031***
Odlad L. Edet	2018	103	65	0,75	5,51	0,011
Brattorpsån	2012, 2014	53	35	0,80	6,70	-0,046**
Sollumsån	2012	40	22	0,74	5,84	0,007
Sköldsån	2012	16	14	0,75	5,69	-0,019
Solbergsån	2013	51	35	0,83	7,33	-0,012
Säveån	1999, 2009, 2010	60	59	0,78	6,43	0,004
Grönån, Forsån	2009,2010	38	34	0,80	6,59	0,009
Grönån, Sörån	2009,2010	34	26	0,80	6,77	-0,006
Lärjeån		8	8	0,79	6,39	-0,003
Västerlandaån		36	30	0,78	6,21	-0,049**
Oklippta okänt ursprung	2017	8		0,85	8,22	0,053

För att utreda ursprunget på den oklippta lax som fångades vid Lilla Edet i samband med sportfisket 2017 gjordes en så kallad ”*mixed stock analys*” (MSA) i programmet ONCOR (Kalinowski m.fl. 2007). Ett problem med metoden är att den kräver att samtliga potentiella givarpopulationer ingår i den referensdatabas som de okända individerna jämförts med. Om inte alla givarpopulationer finns representerade kommer eventuella främmande individer som härstammar från populationer som inte är provtagna ändå ”klassas” till någon av de i referensdatabasen ingående populationerna. För att undvika detta uteslöts i ett första steg individer som sannolikt inte härstammade från någon av de provtagna populationerna i Göta älv. En sannolikhetsberäkning i GENECLASS 2.0 (Piry m.fl. 2004) med en Bayesiansk metod (Rannala & Mountain 1997) och simuleringsalgoritm enligt Paetkau m.fl. (2004) visade att åtta individer uppvisade låga sannolikheter (p<0,01) att tillhöra något av bestånden i Göta älv, troligen beroende på att de härstammade från någon eller några populationer som inte ingår i vår genetiska referensdatabas. Dessa åtta individer fick bilda en egen grupp (tabell 1) som analyserades separat. Övriga individers ursprung (utryckt som andelar från respektive givarpopulation) skattades med MSA-analysen i ONCOR. Från MSA analysens resultat beräknades också hur många individer som kom från respektive population.

Ett simuleringstest med programmet ONCOR användes för att studera precisionen i ursprungsanalyserna, d.v.s. hur bra MSA kan tänkas fungera med den aktuella uppsättningen av genetiska markörer och bestånd i referensdatabasen. Resultaten av dessa inledande analyser presenteras i tabell 2 och visade att MSA väntas ge resultat med relativt

hög precision för samtliga bestånd förutom Lärjeån (som dock representeras av relativt få individer, N=8).

Tabell 2. Utvärderingar av referensdatabasen och precisionen i ursprungsanalyser. Andel individer (med 95% konfidensintervall, CI) som härleds tillbaka till "rätt" population enligt MSA med programmet ONCOR, baserat på 1000 simulerade individer av känt ursprung.

Å	Andel	CI
Säveån	0,98	0,95 - 1,00
G. Forsån	0,90	0,85 - 0,95
G. Sörån	0,94	0,89 - 0,97
Brattorpsån	1,00	1,00 - 1,00
Sollumsån	0,97	0,95 - 1,00
Sköldsån	0,99	0,95 - 1,00
Solbergsån	0,99	0,97 - 1,00
Lärjeån	0,75	0,68 - 0,81
Västerlandaån	0,98	0,95 - 1,00
Odlad L. Edet	1,00	0,99 - 1,00

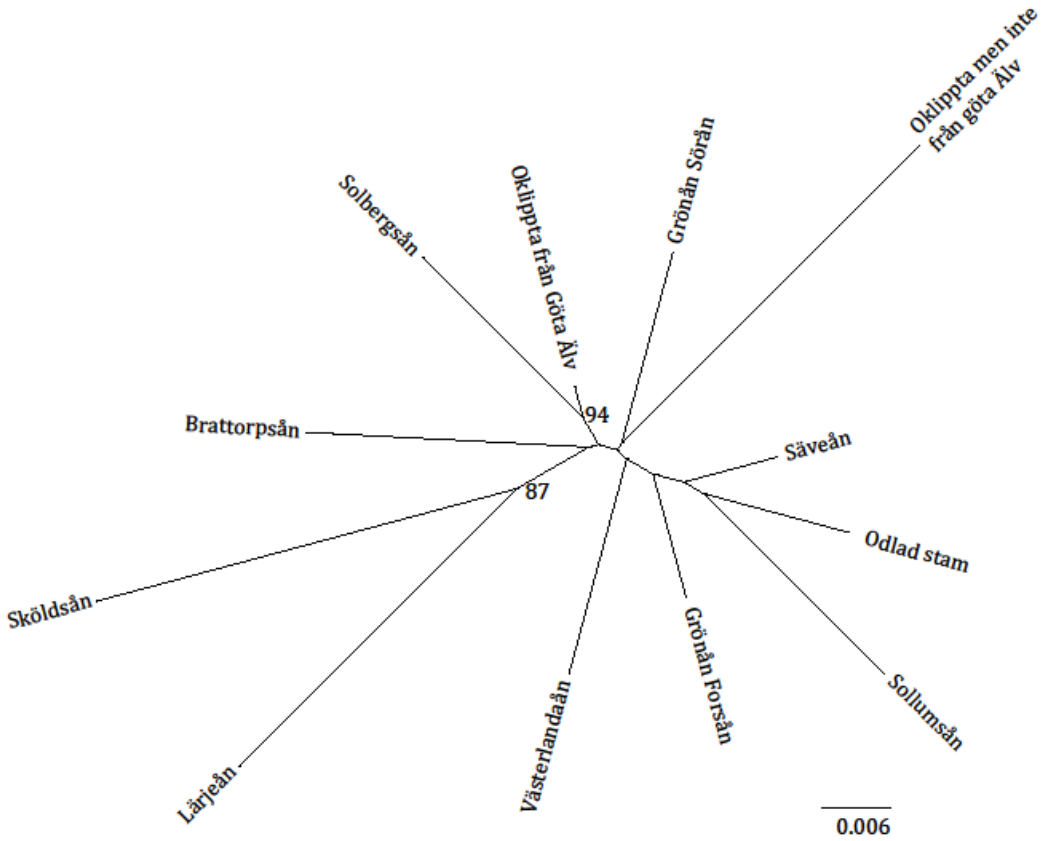
Resultat

Den genetiska variationen uttryckt som genomsnittlig heterozygotigrad (H_E) för lokalerna i Göta älv varierade mellan 0,74 i Sollumsån och 0,83 i Solbergsån (tabell 1) med ett medelvärde av 0,78 (sd=0,16; för samtliga stickprov utom de båda oklippta från Lilla Edet). Dessa värden ligger i samma nivå som för lax från övriga västkusten (Lind m.fl. 2018) även om medelvärdet för Göta älv var något lägre. Ett annat sätt att kvantifiera graden av genetisk variation är *allelic richness* (A_R), vilket beskriver det genomsnittliga antalet anlagsvarianter korrigerat för stickprovsstorleken. A_R (baserat på 8 diploida individer) var lägst i den odlade stammen (5,51). Hos den vilda laxen varierade A_R mellan 5,69 i Sköldsån och 7,33 i Solbergsån (tabell 1) med ett medelvärde av 6,35 (sd=1,88; för stickproven utom de båda oklippta från Lilla Edet) vilket igen är något lägre jämfört med lax från övriga Västkusten (Lind m.fl. 2018). De båda oklippta proven hade höga värden för både H_E och A_R, vilket är enligt förväntan för ett prov av blandat ursprung.

"*Inbreeding coefficient*" (F_{IS}) kvantifierar avvikelsen från förväntade genotypproportioner vid Hardy-Weinberg-jämvikt. Två lokaler (Brattorpsån och Västerlandaån) uppvisade ett signifikant negativt värde för F_{IS} (överskott av heterozygota genotyper; tabell 1) vilket indikerar att dessa stickprov kan härstamma från ett litet antal föräldrar. Stickprovet från Lilla Edet bestående av oklippt lax av förmodat vilt ursprung uppvisade istället ett signifikant positivt värde för F_{IS}, d.v.s. ett underskott av heterozygoter, vilket indikerar att stickprovet i själva verket består av individer från flera genetiskt distinkta bestånd (s.k. Wahlund-effekt, Hartl & Clark 1997). Även de åtta oklippta individer som enligt initiala analyser sannolikt inte härstammar från Göta älv uppvisade ett positivt F_{IS} som dock inte var signifikant skilt från noll (vilket kan bero på den begränsade stickprovsstorleken).

Parvisa jämförelser av genetisk differentiering (F_{ST}; appendix) visar på statistiskt signifikanta skillnader mellan de flesta stickproven från Göta älv. Generellt tycks Sköldsån vara mest

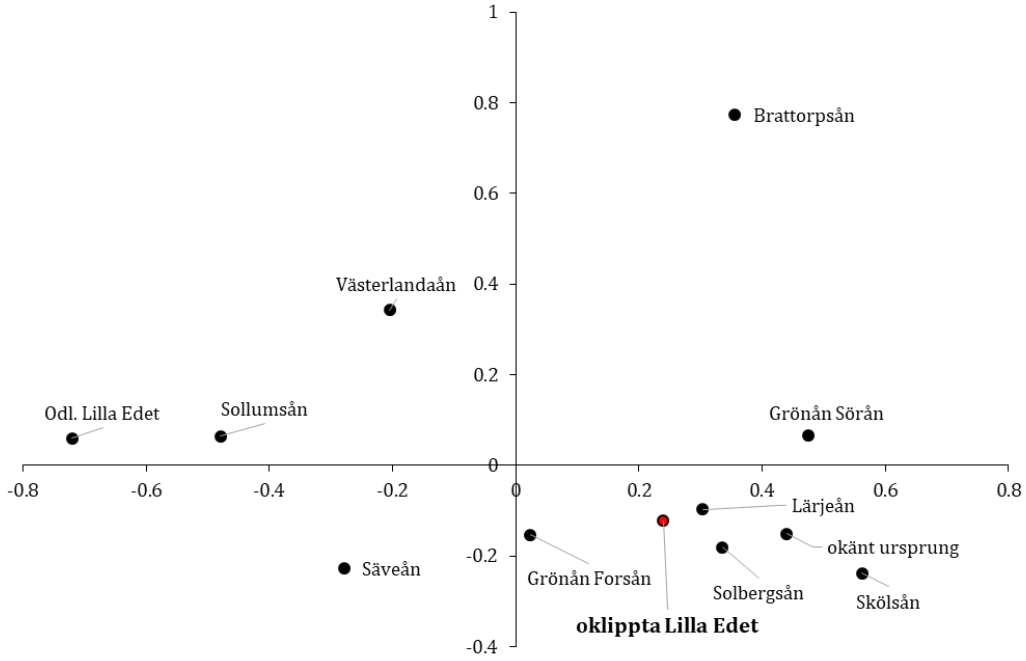
avvikande från övriga provtagna vattendrag, men även Sollumsån, Västerlandaån och Brattorpsån avvek relativt mycket. Skillnaderna mellan den odlade stammen i Göta älv och Säveån var mindre påtaglig, vilket var väntat eftersom den odlade stammen grundades med avelsfisk från Säveån. Dendrogrammet (figur 2) visar inget tydligt mönster men indikerar att det finns mer eller mindre påtagliga genetiska skillnader mellan i princip samtliga provtagna lokaler. Här framgår även att de oklippta laxarna var mest lika laxen från Solbergsån och att den odlade stammen är relativt lik Säveålax. Principalkomponentanalysen (PCA) stödjer i stort dendrogrammet (figur 3), förutom att stickprovet från Lärjeån är mer likt den oklippta laxen från Lilla Edet (vilket kan vara en effekt av den begränsade stickprovstorleken från Lärjeån).



Figur 2. Dendrogram baserat på parvisa genetiska avstånd mellan stickprov av lax från laxförande vattendrag som mynnar i Göta älv, den odlade stammen, samt ett stickprov av oklippt vuxen lax av okänt ursprung från Lilla Edet (som delats upp i två separata grupper; de som anses ha sitt ursprung i Göta älv och de som sannolikt inte kommer från Göta älv). Siffrorna anger graden av statistisk säkerhet (%) baserat på 1000 bootstraps (endast värden >80% utritade).

En MSA av de 121 vildfödda laxar som efter initiala analyser visade sig tillhöra någon av Göta älvs laxpopulationer visade att dessa laxar framförallt kom från Säveån (28 %), Solbergsån (25 %) och Grönån (29 %; Forsån 13 % resp. Sörån 16 %; figur 4; tabell 3), medan en mindre andel tycks härstamma från Lärjeån och Brattorpsån (6 % vardera). För övriga bestånd omfattar konfidensintervallet 0 och det finns därmed inte statistiska belägg för att dessa bestånd verkligen är representerade i stickprovet med oklippta laxar från Lilla Edet. Dessa andelar omräknade till antal individer (i stickprovet om 121 laxar) gav 34

individer från Säveån, 30 individer från Solbergsån samt 19 respektive 16 individer från Sörån och Forsån (Grönån), medan 7 härstammade från vardera Lärjeån och Brattorpsån (tabell 3). Dessa siffror räknades upp för att motsvara det totala antalet oklippta laxar som fångades vid Lilla Edet 2017 (antagande om samma andel individer med ursprung Göta älv ger N=240) vilket resulterade i 67 individer från Säveån, 59 från Solbergsån, 37 respektive 31 från Sörån och Forsån samt 14 individer från vardera Lärjeån och Brattorpsån (tabell 3).

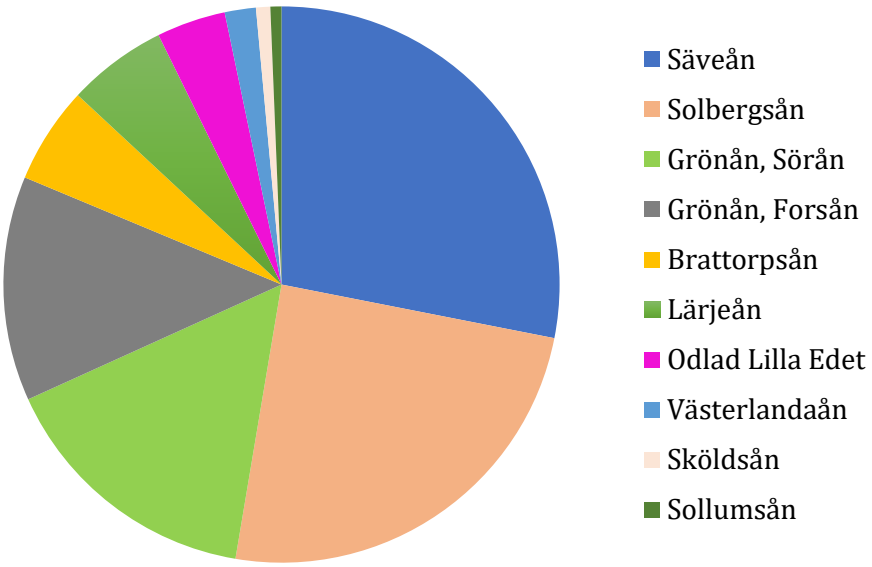


Figur 3. Resultat från PCA som illustrerar genetiska skillnader och likheter mellan stickprov. Resultatet påminner i stort om det mönster som framkommer i dendrogrammet (Figur 2).

Tabell 3. Skattningar av det genetiska bidraget av olika laxstammar från Göta älv i stickprovet av oklippt lax från Lilla Edet. Bidraget utrycks som andel (%) samt som antal i det analyserade stickprovet (N=121) och totalt (N=240). 95 % konfidensintervall ges inom parentes.

Vattendrag	Proportion (%) i stickprov N=121	Antal individer i stickprov N=121	Antal individer i stickprov N=240
Säveån	28 (20-41)	34 (24-50)	67 (47-100)
Solbergsån	25 (13-35)	30 (16-42)	59 (31-83)
Grönån, Sörån	16 (4-24)	19 (5-29)	37 (10-58)
Grönån, Forsån	13 (5-26)	16 (6-31)	31 (13-63)
Brattorpsån	6 (1-12)	7 (1-15)	14 (2-29)
Lärjeån	6 (0*-10)	7 (0*-12)	14 (1-25)
Odlad Lilla Edet	4 (0-10)	5 (0-12)	10 (0-23)
Västerlandaån	2 (0-6)	2 (0-7)	4 (0-15)
Sköldsån	1 (0-4)	1 (0-5)	2 (0-9)
Sollumsån	1 (0-4)	1 (0-5)	2 (0-9)

* Konfidensintervallets nedre gräns är större än noll men p.g.a. avrundning framstår det som noll i tabellen.



Figur 4. MSA-analysen visar hur stor andel respektive å bidrar med i stickprovet av oklippt lax (med sannolikt ursprung från Göta älv) som samlades in vid Lilla Edet 2017. Observera att den odlade stammen samt Västerlandaån, Sköldsån och Sollumsån hade ett konfidensintervall som omfattar noll och att dessa bestånds representation därför inte kan fastställas med statistisk säkerhet.

Diskussion

Huvudsyftet med denna studie var att bestämma ursprunget på oklippt lax som fångades vid Lilla Edet under fiskesäsongen 2017. ”*Mixed stock*”-analysen (MSA) visade att den oklippta laxen till största delen bestod av vild lax från Säveån, Solbergsån samt Grönåns biflöden Sörån och Forsån (tabell 3, figur 4). Det relativt stora inslaget av Säveålax var delvis förvånande eftersom detta biflöde ligger långt nedströms Lilla Edet. Dessa resultat indikerar att laxen rör sig ganska mycket i Göta älvs huvudfåra innan den vandrar upp för lek. Inslaget av lax från Grönån var mer enligt förväntan då detta biflöde ligger närmare Lilla Edet.

Även Solbergsån ligger nära Lilla Edet men är ett ganska litet biflöde med relativt låg produktion av lax. Därför var det stora inslaget (25 %) av lax av förmodat ursprung från Solbergsån i stickprovet från Lilla Edet något förvånande. En tänkbar förklaring är att laxbestånd (även sporadiska) i de minsta biflödena till Göta älv har ett liknande ursprung som laxen i Solbergsån (d.v.s. odlad lax, se nedan). Eftersom flera av dessa mindre biflöden inte finns representerade i vår referensdatabas finns en risk att lax som eventuellt härstammar från dessa kopplas till Solbergsån i MSA-analysen. Det skattade inslaget av lax från Solbergsån kan således bestå av en blandning av lax från flera mindre, genetiskt lika laxbestånd i Göta älv.

Att utreda ursprunget på vildlaxbestånden i Göta älvs biflöden är svårt. Flera av åarna är små och många bestånd slogs mer eller mindre ut av försurningen under 1970-talet. Säveån och Grönån har haft självreproducerande bestånd av lax under lång tid, även under de värsta åren med försurning. Dessa bestånd kan därför antas vara ursprungliga, även om viss genetisk påverkan från andra bestånd inte kan uteslutas. Många av bestånden som

slogs ut under försurningsperioden återkoloniserades då kalkningsverksamheten fick effekt under 1980-talet, sannolikt av lax av odlat ursprung (då fortfarande av Laganstam). Det genetiska inslaget av odlad lax (framförallt av Laganstam men även den nya stammen med ursprung i Säveån) är sannolikt stort även i de små biflöden vars laxbestånd överlevde försurningsepoken i numerärt mycket små bestånd. Felvandrad lax från andra vattendrag kan också ha påverkat den genetiska variationen hos de vilda laxbestånden i Göta älv. Göta älv har stor vattenföring jämfört med andra vattendrag på västkusten och har därför relativt stor lockeffekt på lax, vilket antas vara en bidragande orsak till att t.ex. lax av förmodat norskt ursprung (förrymd odlingslax) under vissa år observerats vid Lilla Edet (Palm m.fl. 2011). De vilda laxbestånden i Göta älvs biflöden har således ett mer eller mindre blandat genetiskt ursprung, där ursprungliga populationer sannolikt dominerar i Säveån och Grönån medan inslag av odlad lax och eventuellt lax från andra bestånd utanför Göta älv kan antas vara större i de mindre biflödena. Den höga genetiska variationen i Solbergsån kan t.ex. förklaras av att detta bestånd sannolikt utgör en blandning av de båda odlade stammar (med ursprung i Lagan och senare Säveån) som hållits i Göta älv, kanske även med inslag från andra bestånd i och utanför Göta älv.

De flesta laxbestånden i Göta älvs biflöden är små vilket innebär att genetiska förändringar och förluster kan ske snabbt genom s.k. genetisk drift. Genetisk drift är sannolikt en viktig orsak till att vi observerar signifikanta genetiska skillnader mellan i princip samtliga stickprov som vi analyserat. Effekter av genetisk drift i små populationer kan t.ex. vara orsaken till att dagens odlade stam i Lilla Edet, som periodvis upprätthållits med relativt få avelspar, skiljer sig från Säveålaxen trots att den odlade stammen startades upp med avelsfisk från Säveån. Genetisk drift kan också förklara den relativt låga variationsgraden i vissa bestånd.

För att utreda ursprunget på de åtta oklippta laxar som exkluderades p.g.a. sannolikt främmande ursprung krävs ytterligare analyser som inkluderar alla laxbestånd på västkusten och eventuellt även prover från norsk odlad lax, något som inte rymdes i denna studie.

Tack

Vi tackar Anders Asp för hjälp med kartan över Göta älv, Berit Sers för elfiskedata, Erik Degerman och Håkan Carlstrand för hjälp med bakgrundsinformation och den förre även med kommentarer på rapporten, Stefan Palm för kommentarer på text och analyser samt Sportfiskarna för insamling av prover och finansiering av projektet.

Referenser

Arbetsgruppen för Göta älvs fiskevårdsplan, 1986. Laxbestånden i Göta och Nordre älv med biflöden – sammanställning av vissa uppgifter. 5 s samt 8 bilagor.

Cavalli-Sforza L.L. & Edwards A.W.F. (1967). Phylogenetic Analysis Models and Estimation Procedures. *American journal of human genetics* **19**, 233-257.

Degerman E., Sjölander E., Johlander A., Sjöstrand P., Höglin K., Thorsson L. & H. Carlstrand (1990). Kalkning för att motverka försurningspåverkan på fisk i rinnande vatten. Inf. fr. *Sötvattenslaboratoriet,* **4**:27-214.

Degerman E., Almer B. & K. Höglind (1999). Västkustens laxåar. *Fiskeriverket Information* **1999:9**, 156 s

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. (1999). PCAgen ver. 1.2.1 Population Genetics Laboratory, University of Lausanne, Lausanne.

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.

Hartl D.L. & Clark A.G. (1997). Principles of population genetis. Sinauer Associates, Inc Publisher, Sunderland, Massachusetts.

Jones O. & Wang J. (2010). 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.L. (2007). ONCOR - A computer program for genetic stock identification. Department of Ecology, 310 Lewis Hall, Montana State University.

Lind E., Degerman E., Söderberg L. & Palm S. (2018). Populationsgenetiskstruktur hos Svenska bestånd av Atlantlax. Rapport till HaV 33s.

Palm S., Degerman E., Prestegaard T. & Dannewitz J. (2011). Genetisk kartläggning av lax i Göta älv med biflöden. Länsstyrelsen Västra Götalands Län, rapport **2011**:50.

Paetkau D., Slade R., Burden M. & Estoup A. (2004). Direct, real-time estimation of migration rate using assignment methods: a simulation-based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology* **13**:55-65.

Piry S., Alapetite A., Cornuet J-M., Paetkau D., Baudouin L. & Estoup A. (2004). GENECLASS 2: A software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity* **95**:536-539.

Rannala B. & Mountain J.L. (1997). Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proccedings of the National Academy of Science of the USA* **94**: 9197-9221.

Waples R.S. & Anderson E.C. (2017). Purging putative siblings from population genetic data set: a cautionary view. *Molecular Ecology* **26**:1211-1224.

Whitlock R., Mäntyniemi S., Palm S., Koljonen M-L., Dannewitz J. & Östergren J. (2018). Integrating genetic analysis of mixed populations with a spatially explicit population dynamics model. *Methods in Ecology and Evolution* **9**:1017-1035.

Appendix

Tabell I. Parvisa genetiska skillnader mellan populationer uttryckta som F_{ST} (över diagonalen). De flesta jämförelser är signifikanta efter Bonferroni-korrektion (under diagonalen; NS=ej signifikant; *= P<0,05; **=P<0,01; ***=P<0,001).

	Säveån	**Grönån Forsån**	**Grönån Sörån**	**Lärjeån**	**Väster-landån**	**Odlad L. Edet**	**Brat-torpsån**	**Sollums-ån**	**Sköldsån**	**Solbergs ån**	**Oklippta L.Edet**	**Okänt ursprung**
Säveån		0.02	0.04	0.05	0.03	0.02	0.04	0.03	0.07	0.03	0.01	0.03
G. Forsån	***		0.02	0.04	0.03	0.03	0.03	0.04	0.06	0.02	0.01	0.01
G. Sörån	***	***		0.05	0.04	0.06	0.04	0.06	0.07	0.03	0.01	**0.01**
Lärjeån	***	***	**		0.06	0.06	0.05	0.07	0.07	0.04	**0.02**	**0.04**
Västerlandaån	***	***	***	***		0.03	0.04	0.05	0.08	0.04	0.03	0.03
Odlad L. Edet	***	***	***	***	***		0.05	0.04	0.10	0.05	0.03	0.05
Brattorpsån	***	***	***	***	***	***		0.06	0.07	0.04	0.02	0.03
Sollumsån	***	***	***	***	***	***	***		0.10	0.05	0.04	0.06
Sköldsån	***	***	***	**	***	***	***	***		0.07	0.05	0.06
Solbergsån	***	***	***	**	***	***	***	***	***		0.01	0.01
Oklippta L. Edet	***	***	***	NS	***	***	***	***	***	***		**0.00**
Okänt ursprung	***	*	NS	NS	***	***	***	***	**	**	NS	