

1994

NINA Rapport

Genetisk struktur og variasjon i elvemusling i Norge

Betydning for bestandenes økologiske tilstand

Sebastian Wacker
Bjørn Mejdell Larsen
Jon H. Magerøy
Ingerid Julie Hagen
Steinar Kålås
Sten Karlsson



NINAs publikasjoner

NINA Rapport

Dette er NINAs ordinære rapportering til oppdragsgiver etter gjennomført forsknings-, overvåkings- eller utredningsarbeid. I tillegg vil serien favne mye av instituttets øvrige rapportering, for eksempel fra seminarer og konferanser, resultater av eget forsknings- og utredningsarbeid og litteraturstudier. NINA Rapport kan også utgis på engelsk, som NINA Report.

NINA Temahefte

Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. Heftene har vanligvis en populærvitenskapelig form med vekt på illustrasjoner. NINA Temahefte kan også utgis på engelsk, som NINA Special Report.

NINA Fakta

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. Faktaarkene gir en kort framstilling av noen av våre viktigste forskningstema.

Annen publisering

I tillegg til rapporteringen i NINAs egne serier publiserer instituttets ansatte en stor del av sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler og i populærfaglige bøker og tidsskrifter.

Genetisk struktur og variasjon i elvemusling i Norge

Betydning for bestandenes økologiske tilstand

Sebastian Wacker
Bjørn Mejdell Larsen
Jon H. Magerøy
Ingerid Julie Hagen
Steinar Kålås
Sten Karlsson

Wacker, S., Larsen, B.M., Magerøy, J.H., Hagen, I.J., Kålås, S. & Karlsson, S. 2021. Genetisk struktur og variasjon i elvemusling i Norge. Betydning for bestandenes økologiske tilstand. NINA Rapport 1994. Norsk institutt for naturforskning

Trondheim, april 2021

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-4773-3

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

KVALITETSSIKRET AV

Odd Terje Sandlund

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningsjef Ingeborg Palm Helland (sign.)

OPPDRAGSGIVER(E)/BIDRAGSYTER(E)

Statsforvalteren i Trøndelag

OPPDRAGSGIVERS REFERANSE

20S0F100

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER/BIDRAGSYTER

Kjersti Hanssen

Pernille Stordal Rønning

FORSIDEBILDE

Elvemusling © Bjørn Mejdell Larsen

NØKKEWORD

- Norge
- Elvemusling
- Margaritifera margaritifera
- Økologisk status
- Rekruttering
- Genetisk variasjon
- Ørretmusling
- Laksemusling

KONTAKTOPPLYSNINGER

NINA hovedkontor
Postboks 5685 Torgarden
7485 Trondheim
Tlf: 73 80 14 00

NINA Oslo
Sognsveien 68
0855 Oslo
Tlf: 73 80 14 00

NINA Tromsø
Postboks 6606 Langnes
9296 Tromsø
Tlf: 77 75 04 00

NINA Lillehammer
Vormstuguvegen 40
2624 Lillehammer
Tlf: 73 80 14 00

NINA Bergen
Thormøhlens gate 55
5006 Bergen
Tlf: 73 80 14 00

www.nina.no

Sammendrag

Wacker, S., Larsen, B.M., Magerøy, J.H., Hagen, I.J., Kålås, S. & Karlsson, S. 2021. Genetisk struktur og variasjon i elvemusling i Norge. Betydning for bestandenes økologiske tilstand. NINA Rapport 1994. Norsk institutt for naturforskning.

Norge har en stor andel av de gjenværende bestandene av elvemusling i Europa. Likevel har elvemusling forsvunnet fra ca. én tredel av de historiske lokalitetene, og en betydelig andel av de gjenværende bestandene mangler helt eller delvis rekruttering. Det er ulike kjente risikofaktorer som kan påvirke rekruttering negativt, som redusert substratkvalitet og dårlig tilgang på vertsfisk. I tillegg til konvensjonell overvåkning, kan genetiske undersøkelser gi viktig kunnskap for forvaltning av arten. Elvemuslingbestander i Norge bruker enten ørret (ørretmusling) eller laks (laksemusling) som primærvert, og en bestand må forvaltes med hensyn til hvilken av disse artene som er primærverten. Det er genetiske forskjeller mellom ørretmusling og laksemusling, og bestander eller enkeltindivider med ukjent vert kan derfor tilordnes genetisk til ørretmusling eller laksemusling. I forvaltningssammenheng kan det også være viktig å undersøke om bestanden er sammensatt av muslinger av ulikt opphav, for eksempel som et resultat av utsettinger av muslinger.

De fleste ørretmuslingbestandene lever ovenfor vandringshindre for anadrom laksefisk og har derfor vært isolert fra andre bestander siden koloniseringen etter siste istid. Små isolerte bestander taper genetisk variasjon over tid, og i tillegg kan innavl forekomme. Redusert genetisk variasjon og innavl er forventet å redusere bestandens levedyktighet. Det er kjent fra tidligere undersøkelser at noen ørretmuslingbestander har veldig lav genetisk variasjon. Vassdrag med elvemusling har opplevd betydelige menneskeskapte forandringer i de siste tiårene, og store endringer i miljøet forventes i fremtiden som følge av klimaendringer. Det er derfor viktig for forvaltning av arten å ha kunnskap om genetisk variasjon i ørretmuslingbestandene og hvordan genetisk variasjon og innavl påvirker rekruttering.

Tre delprosjekter ble gjennomført:

1. Den genetiske databasen for elvemusling i NINA ble betydelig oppgradert ved genotyping av flere bestander og for flere genetiske markører. Genetisk variasjon og genetisk struktur (genetiske forskjeller mellom bestander) ble undersøkt i et utvidet utvalg bestander og med flere genetiske markører. Genetisk tilordning av bestander og enkeltindivider til ørretmusling og laksemusling med flere referansebestander og med flere markører ble validert.
2. Bestander med sjøørret som (sannsynlig) vert ble inkludert i undersøkelsen av genetisk variasjon og genetisk struktur. Genetisk variasjon og genetisk tilhørighet i disse elvemuslingbestandene med sjøørret som vert har ikke blitt undersøkt tidligere.
3. Sammenheng mellom genetisk variasjon, økologisk tilstand (rekruttering) og bestandsstørrelse ble undersøkt. Delprosjektet kombinerer den utvidete genetiske databasen med en nylig opprettet database med økologiske data, inkludert rekrutteringsdata.

Genetiske data fra totalt 76 elvemuslingbestander (fra 69 lokaliteter) og over 2700 individer ble brukt i undersøkelsen. Dette er en betydelig andel av de 432 kjente lokalitetene i Norge og lokalitetene var fordelt over alle fylker.

Det første delprosjektet viser at tidligere kunnskap om genetisk variasjon og genetisk struktur hos elvemusling er gyldig for et stort utvalg bestander fordelt over hele landet. Laksemusling har jevnt høy genetisk variasjon innad i bestandene, men mindre forskjeller mellom bestandene. Det er store genetiske forskjeller mellom ørretmuslingbestander, men den genetiske variasjonen innen ørretmuslingbestandene er i de fleste tilfeller betydelig lavere enn innen laksemuslingbestander. Noen ørretmuslingbestander har nesten ingen variasjon i det hele tatt ved de undersøkte markørene.

Det første delprosjektet viser også at bestander kan genetisk tilordnes ørretmusling og laksemusling med høy sikkerhet, ved bruk av et utvidet utvalg referansebestander og flere genetiske markører. Det er større usikkerhet i genetisk tilordning av enkeltindivider til ørretmusling og laksemusling. Usikkerheten er ulik for tilordning til ørretmusling og laksemusling. Ørretmusling fra bestander med forholdsvis høy genetisk variasjon blir ofte feiltildnet til laksemusling. Mulighet for genetisk tilordning av enkeltindivider må derfor evalueres i enkelttilfeller.

Det andre delprosjektet viser at bestander med sjøørret som (sannsynlig) vert, genetisk likner bestander med stasjonær ørret som vert og er genetisk forskjellig fra laksemusling. Bestandene ble genetisk tilordnet ørretmusling, til tross for at mange av bestandene var blant ørretmuslingbestandene med høyest genetisk variasjon.

Det tredje delprosjektet viser en kompleks sammenheng mellom genetisk variasjon og innavl med både rekruttering og bestandsstørrelse. Bestander med lav genetisk variasjon og lav bestandsstørrelse hadde ofte dårlig rekruttering. Det var samtidig en sammenheng mellom bestandsstørrelse og genetisk variasjon, og resultatene antydte at det var bestandsstørrelse og ikke genetisk variasjon i seg selv som påvirket rekruttering. Noen bestander hadde en høy grad av innavl, og nesten alle disse bestandene hadde dårlig rekruttering. Det var ingen sammenheng mellom innavl og bestandsstørrelse, og resultatene viste at sammenhengen mellom innavl og rekruttering var uavhengig av bestandsstørrelse.

Prosjektet har gitt ny kunnskap om sammenheng mellom genetisk og økologisk tilstand i elvemuslingbestander. Det er flere mulige virkningsammenhenger mellom genetisk variasjon, rekruttering og bestandsstørrelse som kan forklare resultatene. Resultatene viser at både stor bestandsstørrelse, høy genetisk variasjon og lite innavl har sammenheng med god rekruttering. Reduksjon av bestandsstørrelse må unngås fordi dette kan redusere rekruttering direkte og samtidig føre til tap av genetisk variasjon og høyere grad av innavl. Det er ukjent hvorfor noen bestander hadde en høy grad av innavl til tross for stor bestandsstørrelse. Kunnskap om dette behøves for å målrettet kunne redusere graden av innavl gjennom forvaltning. Fremtidige analyser bør også fokusere på å forstå betydningen av innavl på den ene siden og lokale genetiske tilpasninger på den andre siden. Dette vil kunne være spesielt viktig for å ta avgjørelser om tiltak for å redde truede bestander med lav genetisk variasjon og høy innavlsgrad.

Sebastian Wacker, sebastian.wacker@nina.no

Bjørn Mejdell Larsen, bjorn.larsen@nina.no

Ingerid Julie Hagen, ingerid.hagen@nina.no

Sten Karlsson, sten.karlsson@nina.no

Norsk institutt for naturforskning, Postboks 5685 Torgarden, 7485 Trondheim

Jon H. Magerøy, jon.mageroy@nina.no

Norsk institutt for naturforskning, Gaustadalléen 21, 0349 Oslo

Steinar Kålås, steinar.kalas@radgivende-biologer.no

Rådgivende biologer, Edvard Griegs Vei 3, 5059 Bergen

Innhold

Sammendrag	3
Innhold	5
Forord	6
1 Innledning	7
2 Metoder	9
2.1 Inndeling av elvemusling i Norge i lokaliteter.....	9
2.2 Utvalg av bestander.....	9
2.3 Status, vert og bestandsstørrelse.....	11
2.4 Genetiske analyser.....	12
2.5 Statistiske analyser.....	12
2.5.1 Genetisk variasjon.....	13
2.5.2 Betydning av genetisk variasjon for økologisk tilstand.....	13
3 Resultater	15
3.1 Genotypingssuksess.....	15
3.2 Genetisk variasjon.....	15
3.2.1 Genetisk variasjon innenfor bestander.....	15
3.2.2 Genetisk differensiering mellom bestander.....	16
3.2.3 Genetisk tilordning av elvemuslingbestander med usikker vertstilhørighet.....	19
3.2.4 Validering av genetisk tilordning av individuelle elvemuslinger.....	20
3.2.5 Genetisk variasjon og tilhørighet av bestander som bruker sjøørret som vert.....	20
3.3 Betydning av genetisk variasjon for økologisk tilstand.....	24
3.3.1 Ørretmusling.....	24
3.3.2 Laksemusling.....	27
4 Diskusjon	29
4.1 Genetiske data for elvemuslingbestander i Norge.....	29
4.2 Genetisk variasjon i ørretmusling og laksemusling.....	29
4.3 Genetisk differensiering mellom bestander.....	29
4.4 Genetisk tilordning av bestander og individer.....	31
4.5 Genetisk variasjon og tilhørighet av bestander som bruker sjøørret som vert.....	32
4.6 Betydning av genetisk variasjon for økologisk tilstand.....	33
4.7 Konklusjoner.....	35
5 Referanser	37
6 Vedlegg	40

Forord

Genetiske undersøkelser av elvemusling har vist genetiske forskjeller mellom bestander som bruker laks som vert og bestander som bruker ørret som vert. Undersøkelsene ble gjort i tidsrommet 2007-2013 og deretter ble genetiske metoder brukt i ulike forvaltningssammenheng. Bestander og enkeltindivider ble genetisk tilordnet til ørretmusling og laksemusling og i kultiveringsanlegget i Austevoll ble genetiske verktøy brukt for å undersøke om kultiveringen ivaretar den genetiske variasjonen. Handlingsplanen for elvemusling beskriver genetiske undersøkelser av elvemusling som et prioritert forskningsbehov.

I denne rapporten har vi undersøkt den genetiske strukturen hos elvemusling i Norge basert på hvilken vertsfisk de bruker. I tillegg til bestander med laks og stasjonær ørret som vert, ble bestander med sjøørret som vert inkludert i denne undersøkelsen. Vi har også undersøkt hvordan genetisk variasjon innenfor bestander påvirker den økologiske tilstanden. Undersøkelsen ble gjort med et utvidet utvalg genetiske markører og omfatter over 2700 individer fra 76 elvemuslingbestander fordelt over hele landet.

Vi takker Statsforvalteren i Trøndelag for finansiering av prosjektet. Prosjektet er basert på den genetiske databasen for elvemusling hos NINA. Databasen inneholder prøver som ble samlet inn og har blitt analysert gjennom mange enkeltprosjekter siden 2007. Over 1000 individer har blitt genotypet gjennom prosjektet. Prosjektet ble også støttet av Statsforvalterne i Vestland, Rogaland, Innlandet og Oslo og Viken, som finansierte genetisk undersøkelse av ytterlige bestander. Undersøkelsen brukte også genotyper fra elleve bestander fra et pågående prosjekt som undersøker opphav av elvemusling-bestander i Oslo og Viken, med støtte fra Statsforvalteren i Oslo og Viken.

Trondheim, april 2021

Sebastian Wacker
Prosjektleder

1 Innledning

Elvemusling er oppført som «sårbar» på Norsk Rødliste ([Norsk rødliste for arter \(artsdatabanken.no\)](https://www.artsdatabanken.no)) og er en ansvarsart for Norge, i og med at de norske bestandene utgjør en vesentlig andel av de gjenværende bestandene i Europa (Larsen 2018). Genetiske undersøkelser bidrar med viktig kunnskap og verktøy til forvaltningen av elvemusling (Karlsson & Larsen 2013, Larsen 2017). Genetiske metoder blir brukt for å tilordne elvemuslingbestander til ørretmusling og laksemusling (Karlsson & Larsen 2013; Larsen & Karlsson 2016) og for å undersøke om bestander er sammensatt av flere delbestander og om bestander kan ha opphav i tidligere utsetninger av muslinger (Magerøy et al. 2020). I forbindelse med kultivering av elvemusling i det nasjonale kultiveringsanlegget på Austevoll har genetisk overvåkning blitt brukt for å undersøke om genetisk variasjon blir ivaretatt (Wacker et al. 2019). Handlingsplanen for elvemusling peker ut genetisk tilordning av bestander til ørretmusling og laksemusling som et prioritert forskningsbehov (Larsen 2018). Kunnskap om artens genetiske struktur, altså genetiske forskjeller og likheter mellom bestandene, er et viktig grunnlag for forvaltning på vassdrags-, lokalitets- og bestandsnivå.

Tidligere undersøkelser av genetisk variasjon innenfor og mellom elvemuslingbestander i Norge har vist at det er generelle genetiske forskjeller mellom bestander som bruker ørret som primærvert og bestander som bruker laks som primærvert (Karlsson & Larsen 2013, Karlsson et al. 2014, Larsen 2018). Det er forholdsvis små genetiske forskjeller mellom laksemuslingbestandene, og den genetiske variasjonen innenfor bestandene er stor. Det er ofte store genetiske forskjeller mellom ørretmuslingbestandene, og mange av disse bestandene har lav genetisk variasjon. Lav genetisk variasjon og stor differensiering mellom ørretmuslingbestandene kan forklares med at bestandene forekommer ovenfor anadrom strekning og derfor er isolerte fra hverandre (Karlsson & Larsen 2013, Karlsson et al. 2014, Wacker et al. 2019). Isolasjonen har oppstått i forbindelse med landhevingen etter den siste istiden, og bestandene antas å ha utviklet genetiske forskjeller gjennom genetisk drift. Laksemuslingbestandene er derimot ikke isolert fra hverandre på samme måte, siden utveksling kan forekomme ved at glochidieinfisert laks vandrer mellom vassdragene. Reproduktiv utveksling kan forklare at laksemuslingbestandene er forholdsvis mere genetisk like hverandre og at den genetiske variasjonen innenfor bestandene er høy.

Genetisk variasjon innen og mellom elvemuslingbestander som bruker anadrom ørret (sjøørret) som primærvert er i liten grad undersøkt. Noen av disse bestandene forekommer i vassdrag der også laks forekommer, men muslingene infesterer likevel utelukkende sjøørret (Magerøy & Larsen 2020, Larsen 2019). Det er ukjent om bestandene genetisk tilhører ørretmusling eller laksemusling eller om de danner en egen, tredje gruppe. Det er også ukjent om disse bestandene har lav genetisk variasjon, i likhet med mange ørretmuslingbestander, eller har høy genetisk variasjon, som laksemusling. Denne kunnskapen vil være viktig for en felles forvaltning av elvemusling og deres vertsfisk. I tillegg kan kunnskap om genetisk tilhørighet av bestander med sjøørret som primærvert bidra til å forstå innvandringshistorien og opphavet til vertsspesifisiteten av elvemusling.

Genetisk variasjon er av stor betydning for enhver bestands overlevelse og tilpasningsevne (Reed & Frankham 2003, Frankham 2005, Hoffmann et al. 2017). Sammenhengen mellom genetisk variasjon og bestandenes tilstand er i dag ukjent for elvemusling, men vil spesielt kunne påvirke ørretmuslingbestander negativt. Ørretmuslingbestander har generelt lavere genetisk variasjon enn laksemuslingbestander. Noen ørretmuslingbestander oppviser ingen eller nesten ingen variasjon i de undersøkte markørene (Karlsson et al. 2014). Samtidig er bare en firedel av de over 400 nåværende norske elvemuslingbestandene vurdert å være i god eller svært god økologisk tilstand, og omkring halvparten av bestandene mangler rekruttering (Larsen & Magerøy 2019). I tillegg har elvemusling tidligere forsvunnet fra en betydelig andel (25–37 %) av de opprinnelig kjente lokalitetene i Norge. Kjente risikofaktorer for elvemusling er for eksempel økt forekomst av finsediment i substratet og redusert tilgang til egnet vertsfisk. Basert på kunnskap fra andre arter (Frankham 2005) og at det er vist at enkelte muslingbestander har veldig lav genetisk variasjon, vil lav genetisk variasjon kunne være en viktig risikofaktor for mange

bestander av elvemusling. Kunnskap om betydningen av genetisk variasjon for bestandenes tilstand kan dermed være svært viktig for forvaltningen av elvemusling i Norge.

I denne rapporten undersøker vi genetisk variasjon innenfor og mellom elvemuslingbestander i Norge i et utvidet antall bestander og med flere genetiske markører sammenliknet med tidligere undersøkelser (Karlsson & Larsen 2013, Karlsson et al. 2014). Tidligere undersøkelser av genetisk variasjon i ørretmusling og laksemusling er hovedsakelig basert på seks genetiske markører. For å øke sikkerheten i de statistiske analysene har vi i denne undersøkelsen økt antall markører til femten. Det undersøkte materialet omfatter i tillegg flere bestander med tilgang til sjørret som vertsfisk, og vi sammenligner genetisk variasjon i disse bestandene med laksemuslingbestander og bestander med stasjonær ørret som eneste tilgjengelige vertsfisk.

Den andre delen av rapporten undersøker sammenhengen mellom genetisk variasjon i elvemuslingbestander og deres økologiske tilstand. Dette ble hovedsakelig undersøkt i ørretmusling, fordi det er store forskjeller i genetisk variasjon innenfor bestander av ørretmusling, men ikke i bestander av laksemusling. Kunnskap om tilstand har blitt innsamlet i forbindelse med det nasjonale overvåkningsprogrammet og andre undersøkelser over flere tiår. Kunnskapen har nylig blitt sammenstilt og oppsummert av Larsen og Magerøy (2019). Denne rapporten knytter databasen for økologisk tilstand til den utvidete genetiske databasen, for å undersøke om tilstand er relatert til genetisk variasjon.

2 Metoder

2.1 Inndeling av elvemusling i Norge i lokaliteter

Forekomstene av elvemusling i Norge er inndelt i lokaliteter. Beskrivelsen av denne inndelingen er hentet fra Larsen og Magerøy (2019), med noen små endringer.

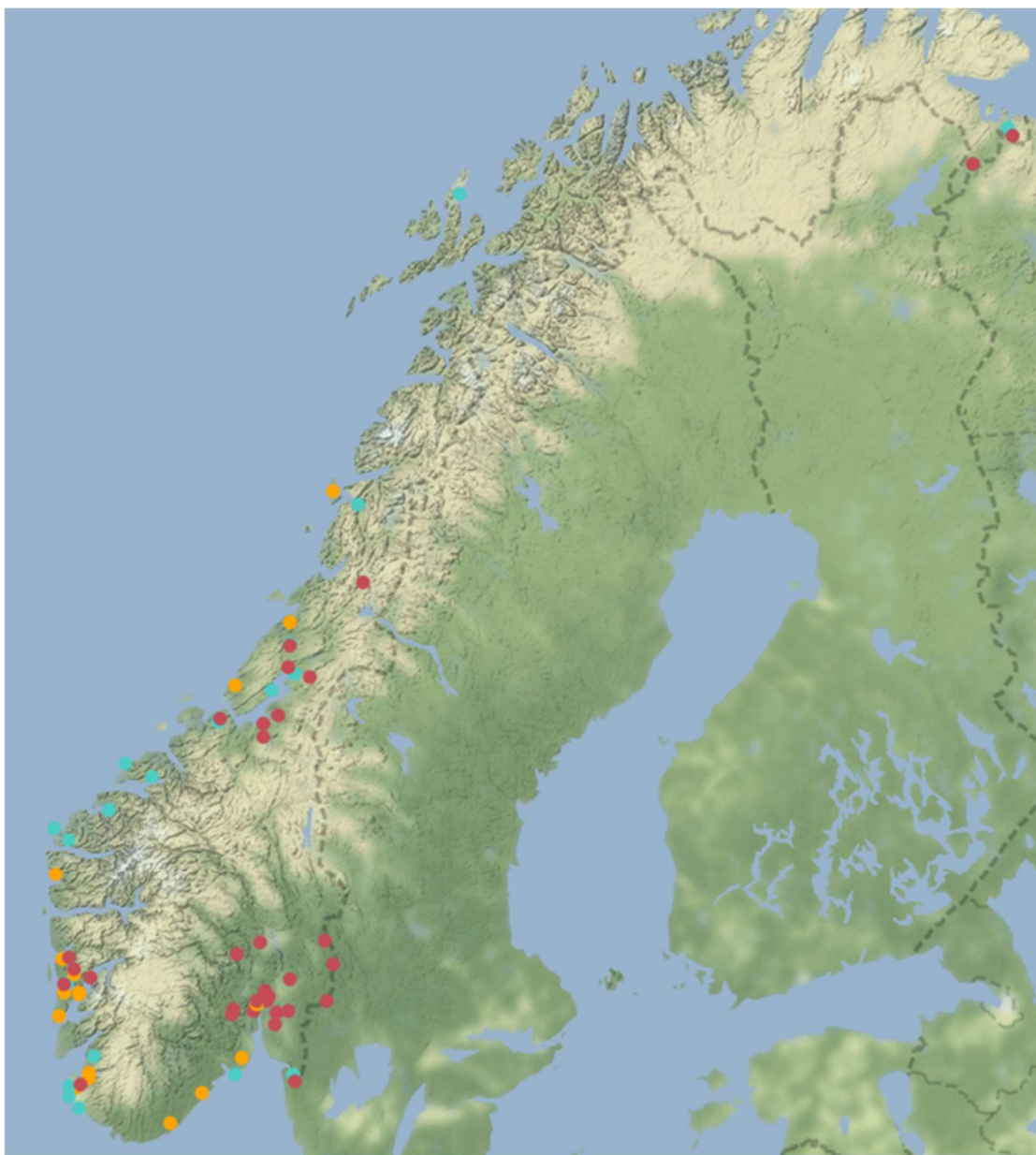
Definisjonen på en lokalitet ligner på inndelingen som NVE benytter i nedbørfeltdatabasen Regine ([Nedbørfelt \(REGINE\) - NVE](#)) (Larsen og Magerøy 2019). Hele hovedstrengen i et vassdrag utgjør dermed en lokalitet. Finner man imidlertid elvemusling i en sideelv blir dette en ny lokalitet, og finner man musling i en sideelv til denne sideelven blir det en ny lokalitet. Det er gjort avvik fra dette i de store vassdragene på Østlandet. Drammensvassdraget er delt inn i lokalitetene Drammenselva, Ådalselva og Begna på grunn av de store innsjøene Tyrifjorden og Sperillen. Tilsvarende er Randselva og Etna angitt som to lokaliteter på grunn av Randsfjorden. I tillegg er det skilt mellom forekomster av elvemusling innen samme lokalitet, som bruker forskjellig vertsfisk (laks eller ørret).

Lokalitet må likevel ikke forveksles med en populasjon (Larsen og Magerøy 2019). Man kan ha to eller flere populasjoner av elvemusling i samme lokalitet, som kan være adskilt av avstand/vandringshinder/innsjøer eller krav til vertsfisk. Samtidig kan to lokaliteter utgjøre én populasjon. Elvemusling i ulike lokaliteter kan også ha felles opphav på grunn av utsettinger.

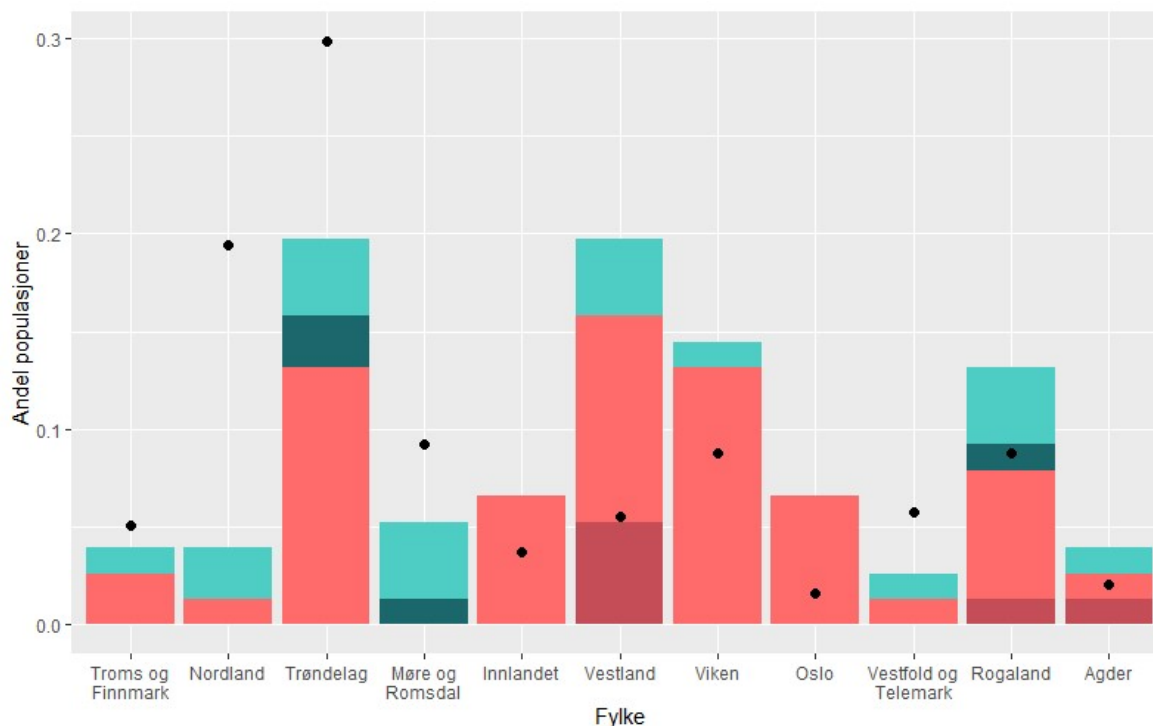
I rapporten er elvemusling fra hver lokalitet omtalt som en «bestand», uten å ta hensyn til mulige tilfeller av for eksempel felles opphav på grunn av utsettinger. Det ble gjort unntak for sju lokaliteter der prøver ble samlet inn ovenfor og nedenfor vandringshinder for anadrom laksefisk. I disse tilfellene ble elvemusling nedenfor og ovenfor vandringshinder behandlet som ulike bestander (**tabell 3**).

2.2 Utvalg av bestander

Rapporten undersøker genetisk variasjon og struktur i alle norske bestander som ligger i den genetiske databasen for elvemusling hos NINA. Databasen ble utvidet som del av dette prosjektet, ved utvidet genotyping av tidligere innsamlete prøver og genotyping av prøver som det fantes ekstrahert DNA fra (Larsen 2015). Innsamlete prøver ble valgt ut for genotyping ved at (i) det forelå statusdata for bestanden, (ii) god geografisk spredning ble sikret og at fylkene ble best mulig representert i forhold til andelen kjente elvemuslinglokaliteter, (iii) bestander med både god og dårlig status ble representert og (iv) bestander med sjøørret som vert ble representert. Totalt 76 elvemuslingbestander fra 69 lokaliteter ble brukt i undersøkelsen. Bestander fra alle elleve fylker i Norge ble tatt med i undersøkelsen (**figur 1**; **figur 2**).



Figur 1. Fordeling av de 76 undersøkte elvemuslingbestandene i Norge. Grønne sirkler er laksemuslingbestander, røde og gule sirkler er ørretmuslingbestander med henholdsvis ingen forekomst og forekomst av sjørøtt.



Figur 2. Andel elvemuslingbestander som inngår i undersøkelsen etter fylke og primærvert ($N = 76$). Grønne søyler viser laksemuslingbestander (mørkegrønn med usikkerhet i vert) og røde søyler viser ørretmuslingbestander (mørkerøde med usikkerhet i vert). Svarte sirkler viser fordelingen av alle kjente elvemuslinglokaliteter i Norge etter Larsen og Magerøy (2019) ($N = 432$).

2.3 Status, vert og bestandsstørrelse

Økologisk status for elvemuslinglokalitetene i Norge er basert på en svensk modell for å bedømme verneverdien (som også sier noe om levedyktigheten) av ulike lokaliteter med elvemusling (Henrikson et al. 1998, Söderberg 1998). Det ble valgt ut seks kriterier som er viktige for overlevelsen til en bestand på lang sikt (bestandsstørrelse, gjennomsnittstetthet, utbredelse, minste musling, andel muslinger mindre enn 20 mm og andel muslinger mindre enn 50 mm), og det ble gitt 0/1–6 poeng innenfor hvert kriterium. Modellen ble senere modifisert av Larsen og Hartvigsen (1999) som modererte kravene for å oppnå høyest poengsum for kriteriene «andel muslinger <2 cm» og «andel muslinger <5 cm» (tabell 1). I denne rapporten er total poengsum for lokalitetene (varierende mellom 4 og 36 poeng) benyttet i analysene.

Bestandsstørrelse for de forskjellige elvemuslinglokalitetene er i hovedsak estimert på bakgrunn av gjennomsnittlig tetthet av muslinger og beregnet areal av tilgjengelig utbredelsesområde. Tetthetsdataene er enten antall muslinger pr. m^2 eller antall muslinger pr. minutt, omregnet til antall muslinger pr. m^2 etter Larsen (2017). Tilgjengelig areal er basert på målinger i kart av lengden på utbredelsesområdet til muslingen og gjennomsnittlig bredde på vassdraget innenfor dette utbredelsesområdet. For et flertall av lokalitetene er bestandsstørrelsen justert basert på observert andel nedgravde muslinger i vassdraget eller basert på en forventet andel nedgravde muslinger (se f.eks. Larsen 2017). I tillegg er det ofte gjort ekspertvurderinger av om estimatene overestimerer eller underestimerer antallet muslinger ved lokaliteten. På grunn av usikkerhet i estimering av bestandsstørrelse ble ikke faktisk antall muslinger brukt, men bestandene tildelt en størrelsesklasse (Larsen og Magerøy 2019).

Tabell 1. Kriterier og poengklasser for bedømmelse av status/levedyktighet for elvemusling. Tabellen viser antall poeng en gitt lokalitet med elvemusling blir gitt for hver av kriteriene bestandsstørrelse, tetthet, utbredelse, minste musling funnet, og andel musling mindre enn 2 og 5 cm. Poengene blir så oppsummert over kriteriene. Omarbeidet etter Söderberg (1998). Tabellen er hentet fra Larsen og Hartvigsen (1999).

Kriterium	1 p	2 p	3 p	4 p	5 p	6 p
1 Bestandsstørrelse (i tusen)	<5	5–10	11–50	51–100	101–200	>200
2 Gjennomsnittstetthet (ind/m ²)	<2	2,1–4	4,1–6	6,1–8	8,1–10	>10
3 Utbredelse (km)	<2	2,1–4	4,1–6	6,1–8	8,1–10	>10
4 Minste musling funnet (mm)	>50	41–50	31–40	21–30	11–20	≤10
5 Andel muslinger <2 cm (%)	>0–1	>1–2	>2–3	>3–4	>4–5	>5
6 Andel muslinger <5 cm (%)	>0–5	6–10	11–15	16–20	21–25	>25

For å identifisere hvilken vertsart som benyttes av de ulike elvemuslingbestandene benyttes flere forskjellige metoder. Ifølge Larsen og Magerøy (2019) er vertsart kjent for 116 av lokalitetene, sannsynlig vertsart er angitt for 176 lokaliteter, og vertsart er ikke kjent for 140 lokaliteter (**tabell 2**). For lokalitetene med kjent vertsart er denne fastsatt basert på undersøkelser av infestering av muslinglarver på gjellene til ungfisk av laksefisk (Larsen 2017) og/eller genetiske undersøkelser (Karlsson & Larsen 2013, Karlsson et al. 2014). For lokalitetene med sannsynlig kjent vertsbruk er denne fastsatt basert på ekspertvurderinger av hva som er den mest sannsynlige vertsarten, basert på data om tilgjengelig vertsfisk eller muligheten for oppgang av anadrom fisk. Blant de lokalitetene der vertsarten er kjent, utgjør laks og ørret henholdsvis 25,9 og 74,1 % av lokalitetene (**tabell 2**). I rapporten er ørretmuslinglokaliteter (med forekomst av både stasjonær ørret og sjøørret) også vurdert med hensyn på om det er stasjonær ørret eller sjøørret som mest sannsynlig er hovedverten for lokaliteten. Begrunnelse for hvordan lokaliteter er regnet som sikre sjøørret- eller sannsynlige sjøørretlokaliteter finnes i vedlegg, **tabell 6.2**.

Tabell 2. Opplysninger om kjent eller sannsynlig vertsfisk (laks eller ørret) for muslinglarvene i lokaliteter med levende elvemusling i Norge. Tabellen er hentet fra Larsen og Magerøy (2019).

Kategori	Antall lokaliteter	Prosentandel
1 = laks	30	6,9
5 = ørret	86	19,9
15 = sannsynligvis laks	40	9,3
51 = sannsynligvis ørret	136	31,5
NA = ingen opplysninger	140	32,4
Sum	432*	100,0

*13 lokaliteter er delt opp i bestander med henholdsvis laksemusling og ørretmusling

2.4 Genetiske analyser

DNA ble ekstrahert som beskrevet av Karlsson og Larsen (2013), ved bruk av Dneasy tissue kit fra Qiagen. NINA har i mange studier genotypet åtte mikrosatellitter fordelt på to PCR multiplexer som beskrevet av Karlsson og Larsen (2013) og Karlsson et al. (2013). To av mikrosatellittene har imidlertid vist signifikante avvik fra Hardy-Weinberg likevekt, som sannsynligvis tilskrives usikker genotyping. Disse har derfor ikke blitt inkludert i de videre analysene. De seks resterende mikrosatellittene har imidlertid blitt brukt i mange studier, og i genetisk tilordning av elvemusling til vertsart. Karlsson et al. (2016) beskriver utviklingen av et nytt mikrosatellitt-assay der man beholdt seks av de åtte opprinnelige markørene og ni nye markører ble inkludert fra primersekvenser fra Geist et al. (2003) og Garlie (2010) fordelt i to ulike PCR multiplexer. I denne analysen ble muslingene undersøkt med hensyn til det nye markørsettet på 15 mikrosatellitter.

2.5 Statistiske analyser

Undersøkelsen har benyttet DNA-prøver fra den genetiske databasen for elvemusling hos NINA som er genotypet for 15 markører. Individuer som ble genotypet for færre enn ti markører ble ekskludert fra analysen. I tillegg ble bare bestander med minst 15 genotypete individer inkludert i analysen. Avvik fra genetisk (Hardy-Weinberg) likevekt for hver markør og for hver bestand ble testet i R pakken *pegas* (Paradis 2018).

2.5.1 Genetisk variasjon

Genetisk variasjon innenfor bestandene ble undersøkt i form av heterozygositet (forekomst av ulike alleler ved en markør) og allelrikdom (antall forskjellige alleler uavhengig av antall prøver). Observert heterozygositet og allelrikdom ble beregnet ved hjelp av R pakken *hierfstat* (Goudet 2005), og forventet heterozygositet ble beregnet ved hjelp av R pakken *adegenet* (Jombart 2008). Forskjeller i genetisk variasjon innen bestander mellom ørretmusling og laksemusling ble testet ved t-test. Forskjeller mellom bestander med sjøørret som vert og bestander med stasjonær ørret som vert ble testet med ikke-parametrisk Mann-Whitney-Wilcoxon test på grunn av avvik fra normalfordeling.

Genetisk differensiering mellom bestander ble undersøkt i form av parvise genetiske forskjeller (genetisk forskjell mellom to bestander) mellom alle de undersøkte elvemuslingbestandene (parvis genetisk distanse). Parvis genetisk distanse F_{ST} ble beregnet i R pakken *mmod* (Winter 2012). Nei's parvise distanse (Nei 1987) ble beregnet i R pakken *poppr* (Kamvar et al. 2014). Nei's parvise distanser mellom alle de undersøkte elvemuslingbestandene ble visualisert i et prinsippkoordinatanalyse-plot (PCA plot) ved bruk av R pakken *stats* (R Development Core Team 2017).

En lineær blandet effekt modell ble brukt for å undersøke om det var en forskjell i genetisk distanse til laksemusling mellom ørretmuslingbestander med stasjonær og anadrom ørret som vert. Denne modellen tok hensyn til at parvise distanser beregnet til hver enkelt av de 18 laksemuslingbestandene ikke er statistisk uavhengig. Genetisk differensiering ble også visualisert som parvise genetiske distanser mellom hver undersøkt bestand til hver av de 18 undersøkte laksemuslingbestandene.

Fordeling av den totale genetiske variasjonen til vertstilørighet, bestander innenfor vertstilørighet og individer innenfor bestander ble undersøkt med AMOVA (Analysis of Molecular Variance) ved hjelp av R pakken *poppr* og implementering av pakken *ade4* (Dray & Dufour 2007).

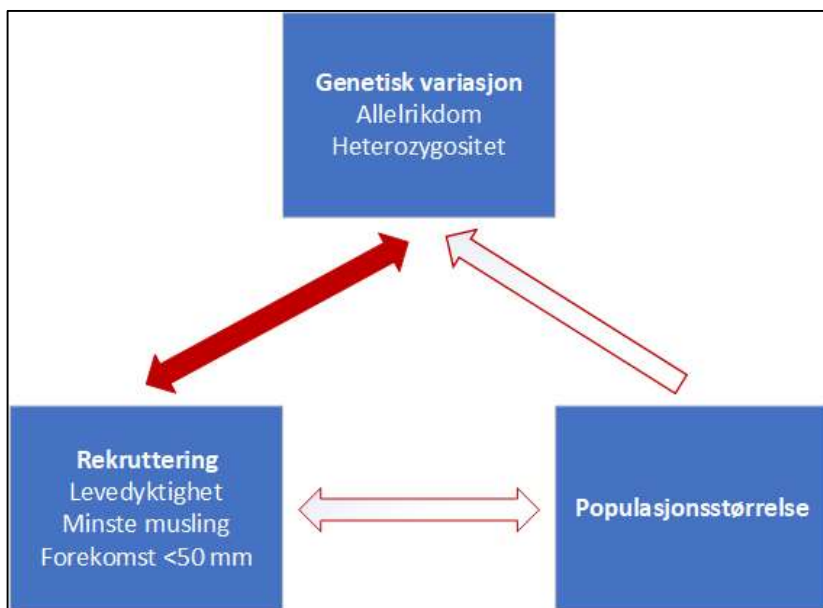
2.5.2 Betydning av genetisk variasjon for økologisk tilstand

Formålet med denne delen av undersøkelsen var å undersøke om genetisk variasjon påvirker tilstanden til elvemuslingbestander. Bestandsstørrelse er forventet til å påvirke både genetisk variasjon og tilstand. Vi undersøkte derfor sammenhengen mellom disse tre variablene (**figur 3**). Genetisk variasjon i form av forventet heterozygositet og allelrikdom ble benyttet, men resultatene var stort sett like og vi viser bare resultater for allelrikdom. I tillegg til genetisk variasjon ble grad av innavl («inbreeding coefficient»; FIS) undersøkt. Innavl skyldes reproduksjon mellom beslektede individer og resulterer i større grad av homozygositet enn forventet ut ifra allelfrekvensene.

Økologisk tilstand (se avsnitt 2.3) ble analysert som levedyktighet, størrelse til minste musling påvist og andel muslinger <50 mm. Bestandsstørrelse inngår i beregning av levedyktighet og en undersøkelse av sammenheng mellom levedyktighet og bestandsstørrelse er derfor ikke hensiktsmessig (**figur 3**). Vi har derfor hovedsakelig undersøkt rekruttering som indikator for økologisk tilstand. Manglende rekruttering anses også som den største trusselen mot elvemusling i Norge (Larsen 2018, Larsen & Magerøy 2019). De minste muslingene lever nedgravd i

sedimentet. I undersøkelsen av størrelse til minste musling påvist ble det derfor bare benyttet bestander der det har blitt utført graveundersøkelser i substratet.

Sammenheng mellom genetisk variasjon, økologisk tilstand og bestandsstørrelse ble undersøkt ved bruk av korrelasjoner. På grunn av stort avvik fra normalfordelingen, ble det brukt Spearman korrelasjoner for sammenhengen med andel muslinger <50 mm og genetisk variasjon. Vi brukte en multipel regresjon for å undersøke effekten av genetisk variasjon eller innavl og bestandsstørrelse på rekruttering. Modellene estimerer den effekten hver av disse faktorene har når den andre faktoren holdes konstant.



Figur 3. Sammenheng mellom genetisk variasjon, rekruttering og bestandsstørrelse.

Genetisk variasjon og rekruttering: Bestander med lav genetisk variasjon kan ha redusert evne til tilpasning til miljøendringer og derfor redusert rekruttering. Samtidig kan redusert rekruttering gi tap av genetisk variasjon når få individer rekrutterer (lav effektiv bestandsstørrelse).

Populasjonsstørrelse og genetisk variasjon: Små bestander har større sannsynlighet for å tape genetisk variasjon gjennom genetisk drift (tilfeldige endringer i allelfrekvenser og tap av alleler).

Populasjonsstørrelse og rekruttering: Bestander med redusert rekruttering blir mindre. Små bestander kan ha økt sannsynlighet for manglende befruktning av hunnmuslingene og dermed redusert rekruttering.

3 Resultater

3.1 Genotypingsuksess

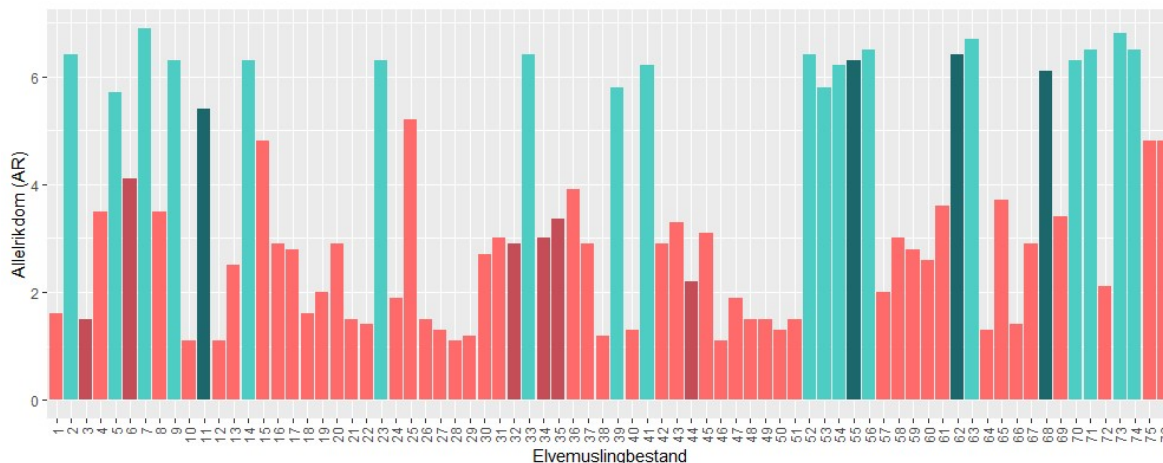
Vi undersøkte genetisk variasjon i totalt 2746 individer av elvemusling fra 76 bestander (69 lokaliteter). Genotyping for én av de 15 undersøkte markørene var mislykket for en stor andel av prøvene og denne markøren (MarMa4143) ble ekskludert i analysen. Blant individene som ble inkludert i analysen var total andel markører med mislykket genotyping lav (0,24 %). Mellom 15 og 84 individer ble undersøkt fra hver av de 76 bestandene (**tabell 6.1**). Vi testet for avvik fra Hardy-Weinberg likevekt for hver markør innenfor bestand. Andelen av bestander som viste signifikant avvik ($P < 0,05$) fra Hardy-Weinberg likevekt var 1-37 % for de 14 undersøkte markørene. Avvik fra Hardy-Weinberg likevekt ble hovedsakelig funnet i ørretmuslingbestander med lav genetisk variasjon. For disse bestandene kan avvik forklares med en høy grad av innavl, og alle markører ble brukt i videre analyser.

3.2 Genetisk variasjon

3.2.1 Genetisk variasjon innenfor bestander

Det var store forskjeller i genetisk variasjon mellom bestandene med elvemusling. Noen bestander viste ekstremt liten genetisk variasjon, og nesten alle undersøkte individer var genetisk identiske for de undersøkte markørene (**tabell 6.1**). Andre bestander viste stor genetisk variasjon, og alle undersøkte individer hadde ulike genotyper (**tabell 6.1**). Allelrikdom (gjennomsnittlig antall ulike alleler per markør, standardisert for antall prøver) innenfor bestander varierte fra 1,1 (Svilandselva) til 6,9 alleler (Håelva - laks), og forventet heterozygositet (andel markører med to ulike alleler) varierte fra 0,005 (Svilandselva) til 0,651 (Ogna - laks) (**figur 4; figur 5; tabell 6.1**).

Om laks eller ørret er primærvert var kjent for 66 av de 76 undersøkte bestandene (**tabell 6.1**). Genetisk variasjon var betydelig høyere i laksemuslingbestander ($N=18$) enn i ørretmuslingbestander ($N=48$). Allelrikdom var signifikant forskjellig og mer enn dobbelt så høy i laksemuslingbestander (6,3 alleler) som i ørretmuslingbestander (2,4 alleler) (t-test: $P < 0,001$; **figur 4**). Også forventet heterozygositet var signifikant forskjellig og mer enn dobbelt så stor i laksemuslingbestander (0,598) som i ørretmuslingbestander (0,253) (t-test: $P < 0,001$; **figur 5**). Alle undersøkte laksemuslingbestander hadde stor genetisk variasjon (AR: 5,7–6,9; He: 0,551–0,651), mens det var bestander med både liten og stor genetisk variasjon blant ørretmuslingbestandene (AR: 1,1–5,2; He: 0,005–0,557) (**figur 4; figur 5**). Likevel var det kun én ørretmuslingbestand som hadde høyere genetisk variasjon enn laksemuslingbestanden med lavest genetisk variasjon (**figur 4; figur 5**).



Figur 4. Gjennomsnittlig allelrikdom estimert fra fjorten mikrosatellitt-markører i 76 ulike bestander av elvumusling. Grønne stolper er laksemuslingbestander (mørkegrønn med usikkerhet i vert) og røde stolper er ørretmuslingbestander (mørkerøde med usikkerhet i vert). Navn og lokalisering av bestander er gitt i tabell 6.1.



Figur 5. Gjennomsnittlig forventet heterozygositet estimert fra fjorten mikrosatellitt-markører i 76 ulike bestander av elvumusling. Grønne stolper er laksemuslingbestander (mørkegrønn med usikkerhet i vert) og røde stolper er ørretmuslingbestander (mørkerøde med usikkerhet i vert). Navn og lokalisering av bestander er gitt i tabell 6.1.

3.2.2 Genetisk differensiering mellom bestander

Det var betydelig større genetisk forskjell mellom ørretmuslingbestandene enn mellom laksemuslingbestandene. Gjennomsnittlig parvis genetisk distanse (F_{ST} ; genetisk differensiering mellom to bestander) var 0,32 mellom ørretmuslingbestandene (F_{ST} : 0-0,97; 2209 parvise sammenligninger) og 0,01 mellom laksemuslingbestandene (F_{ST} : 0-0,05; 272 parvise sammenligninger) (t-test: $P < 0,001$).

Visualisering av parvise genetiske distanser mellom alle bestander viste tydelig genetisk forskjell mellom ørretmusling og laksemusling (**figur 6**). Laksemuslingbestandene ble gruppert tett sammen, mens ørretmuslingbestandene viste en større spredning utenfor grupperingen av laksemuslingbestandene (**figur 6**). Laksemusling- og ørretmuslingbestandene ble primært delt opp

langs x-aksen i PCA-plottet, som viser den første komponenten fra prinsipalkomponentanalysen (**figur 6**). Parvise genetiske distanser er per definisjon påvirket av genetisk variasjon (heterozygositet), og den første komponenten fra prinsipalkomponentanalysen var sterkt korrelert med heterozygositet (Pearson korrelasjon: $r = 0,84$, $P < 0,001$, $N = 76$). Dette var også tilfellet i en tilsvarende analyse som bare omfattet ørretmuslingbestander (resultater ikke vist), og grupperingen av ørretmuslingbestandene i denne analysen liknet grupperingen i fellesanalysen med laksemusling.

For å se nærmere på genetisk differensiering mellom ørretmusling- og laksemuslingbestandene undersøkte vi parvise genetiske distanser fra hver bestand til de 18 undersøkte laksemuslingbestandene (**figur 7**). Resultatene viste at laksemuslingbestandene hadde lav parvis genetisk distanse til alle de andre undersøkte laksemuslingbestandene (**figur 7**). Ørretmuslingbestandene hadde høyere parvis genetisk distanse til laksemuslingbestandene, men dette varierte betydelig mellom ørretmuslingbestandene (**figur 7**). Likevel var det ingen overlapp i gjennomsnittlig parvis genetisk distanse til laksemuslingbestandene mellom laksemusling- og ørretmuslingbestandene (**figur 7**).

Vi brukte analyse av molekylærgenetisk variasjon (AMOVA) for å estimere andelen av den totale genetiske variasjonen i dataene som ble forklart av vertstilhørighet, av tilhørighet til bestand innenfor vertstilhørighet og av individer innenfor bestander. Omkring 19 % av den totale genetiske variasjonen i dataene ble forklart av vertstilhørighet ($P < 0,001$). En stor andel (35 %) av variasjonen ble forklart av inndeling i bestander innenfor vert ($P < 0,001$). Den resterende variasjonen ble forklart av individer innenfor bestandene.

Noen bestander viste en avvikende genetisk distanse i forhold til vertstilhørighet. Ørretmuslingbestanden i Askerelva (#21) og i Svenheimselva (#45) ble plassert i forholdsvis stor avstand fra de andre ørretmuslingbestandene (**figur 6**). Genetisk distanse (F_{ST}) til laksemuslingbestandene var dog ikke større enn for andre ørretmuslingbestander (**figur 7**). Ørretmuslingbestanden i Haukåselva (#36) og i Drakstelva (#60) ble plassert nære og innenfor grupperingen av laksemuslingbestandene (**figur 6**). For Haukåselva, men ikke i samme grad for Drakstelva, var også genetisk distanse (F_{ST}) til laksemuslingbestandene liten (**figur 7**).



Figur 6. Prinsipalkomponentanalyse (PCA, principal component analysis) basert på Neis parvise genetiske distanser mellom 76 elvemuslingbestander, estimert fra fjorten mikrosatellitt-markører. Grønne sirkler er laksemuslingbestander (mørkegrønn med usikkerhet i vert) og røde sirkler er ørretmuslingbestander (mørkerøde med usikkerhet i vert). Navn og lokalisering av bestander er gitt i tabell 6.1.



Figur 7. Parvis genetisk distanse F_{ST} mellom alle elvemuslingbestandene som inngår i materialet og de 18 sikre laksemusling-bestandene som ble undersøkt. Grønne sirkler er laksemuslingbestander (mørkegrønn med usikkerhet i vert) og røde sirkler er ørretmuslingbestander (mørkerøde med usikkerhet i vert). Navn og lokalisering av bestander er gitt i tabell 6.1.

I åtte av de undersøkte vassdragene ble to elvemuslingbestander fra henholdsvis nedenfor og ovenfor vandringshinder for anadrom fisk undersøkt. Ved tre av disse lokalitetene (Aursunda, Enningdalselva, Ogna) var genetisk variasjon betydelig høyere i bestanden i den anadrome delen enn i den ikke-anadrome delen av vassdraget (**tabell 3**). Ved disse lokalitetene var også genetisk differensiering meget høy mellom bestandene (F_{ST} : 0,214–0,290; **tabell 3**). Derimot var genetisk variasjon bare ubetydelig redusert i bestandene i de ikke-anadrome delene av Karpelva, Lomma, Skjelåna og Svenheimselva/Loneelva (**tabell 3**). I Lomma var genetisk variasjon lav (tilsvarende ørretmusling), mens genetisk variasjon var høy i de tre andre tilfellene (**tabell 3**). Ved disse lokalitetene var også genetisk differensiering ubetydelig (F_{ST} : 0,004–0,030; **tabell 3**). I Fossåa var genetisk variasjon lavere i anadrom enn i ikke-anadrom del og genetisk differensiering moderat (**tabell 3**).

Tabell 3. Estimer av allelrikdom (AR; allelic richness) og forventet heterozygositet (He) av elvemuslingbestander fra henholdsvis anadrom og ikke-anadrom del av samme lokalitet og F_{ST} mellom bestandene. Lokalisering av bestander (Nr) er gitt i vedleggstabell 6.1. * indikerer at sjøørret er antatt primærvert.

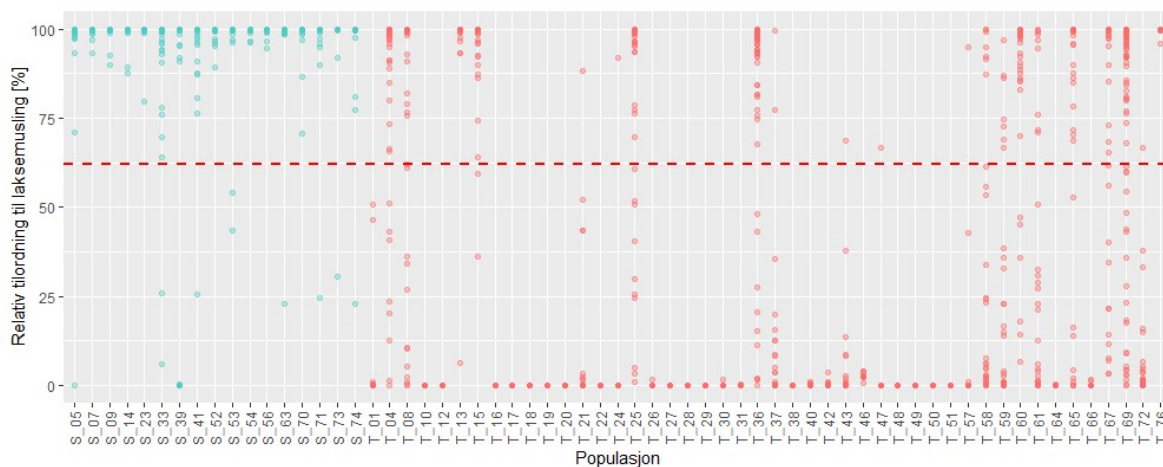
Lokalitet	Anadrom			Ikke-anadrom			F_{ST}
	Nr	AR	He	Nr	AR	He	
Aursunda	56	6,5	0,591	57	2,0	0,201	0,214
Enningdalselva	23	6,3	0,596	24	1,9	0,029	0,274
Fossåa	34*	3,0	0,329	35	3,4	0,405	0,170
Karpelva	74	6,5	0,607	75	4,8	0,553	0,030
Lomma	28*	1,1	0,007	29	1,2	0,021	0,014
Ogna	63	6,7	0,651	64	1,3	0,072	0,290
Skjelåna	42*	2,9	0,470	43	3,3	0,466	0,004
Svenheimselva/ Loneelva	39	5,8	0,551	45	3,1	0,388	0,020

3.2.3 Genetisk tilordning av elvemuslingbestander med usikker vertstilhørighet

For ni av de undersøkte bestandene var primærverten usikker. Steinslandselva [#11], Åheimselva [#55], Mossa [#62] og Slørdalselva [#68] hadde laks som antatt primærvert og er gruppert genetisk sammen med laksemuslingbestandene (**figur 6**). Disse bestandene hadde også lav parvis genetisk distanse (F_{ST}) til laksebestandene (**figur 7**). Vassbotnbekken [#3], Frøylandsbekken [#6], Døsjaelva [#32], Fossåa [#34, #35] og Sundfjordelva [#44] hadde ørret som antatt primærvert og grupperte seg genetisk sammen med ørretmuslingbestandene (**figur 6**). Disse bestandene hadde også en forholdsvis stor parvis genetisk distanse F_{ST} til laksemuslingbestandene (**figur 7**).

3.2.4 Validering av genetisk tilordning av individuelle elvemuslinger

Vi undersøkte mulighetene for genetisk tilordning av enkeltindivider til laksemusling- og ørretmusling ved hjelp av programmet GeneClass. Enkeltindivider ble tilordnet til 17 laksemuslingbestander og 46 ørretmuslingbestander. Laksemuslingbestanden i Storelva (#2) ble ikke tatt med i denne analysen på grunn av at den med høy sannsynlighet har felles opphav med laksemuslingbestanden i Håelva (#7) (Magerøy et al. 2020). Deretter ble sannsynligheter for tilordning oppsummert for henholdsvis laksemusling- og ørretmuslingbestandene. Individer fra laksemuslingbestandene ble med høy sannsynlighet tilordnet laksemusling, og bare 5 % av individene hadde en relativ tilordning til laksemusling lavere enn 62 % (**figur 8**). Det var betydelig større usikkerhet i tilordning av individer fra ørretmuslingbestandene (**figur 8**). Usikkerheten varierte mye mellom ørretmuslingbestandene. Når 62 % tilordning til laksemusling ble brukt som grenseverdi, ble mellom 0 % og 100 % av individer fra de 46 bestandene tilordnet riktig til ørretmusling (**figur 8**). Individer fra ørretmuslingbestander med lav genetisk variasjon ble med stor sikkerhet tilordnet riktig, mens individer fra ørretmuslingbestander med høy genetisk variasjon i stor grad ble tilordnet feil. Blant ørretmuslingbestander med en forventet heterozygositet under 0,4 (31 av 46 bestander) ble aldri mer enn 8 % av individene tilordnet feil til laksemusling.

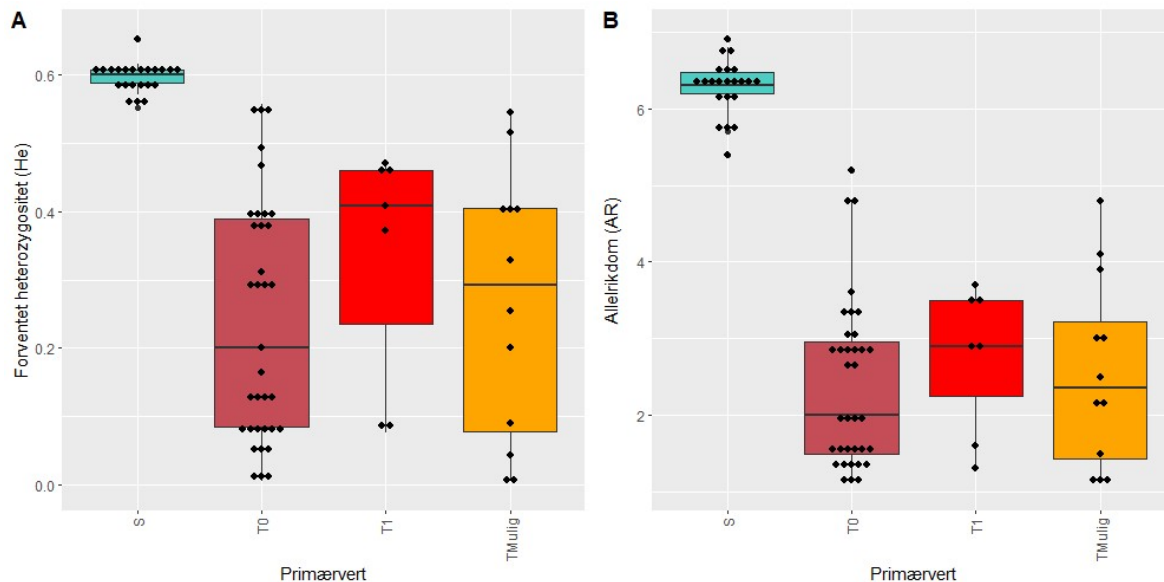


Figur 8. Validering av genetisk tilordning av enkeltindivider til ørretmusling og laksemusling i programmet GeneClass. Figuren viser den samlede relative sannsynligheten for tilordning til laksemuslingbestandene for enkeltindivider fra 17 laksemusling- (grønne sirkler) og 46 ørretmuslingbestander (røde sirkler). Den røde stiplede linjen viser 5-persentilen i tilordning av laksemuslinger. Individer med en lavere relativ tilordning til laksemusling enn denne grenseverdien er sannsynligvis ikke laksemusling.

3.2.5 Genetisk variasjon og tilhørighet av bestander som bruker sjøørret som vert

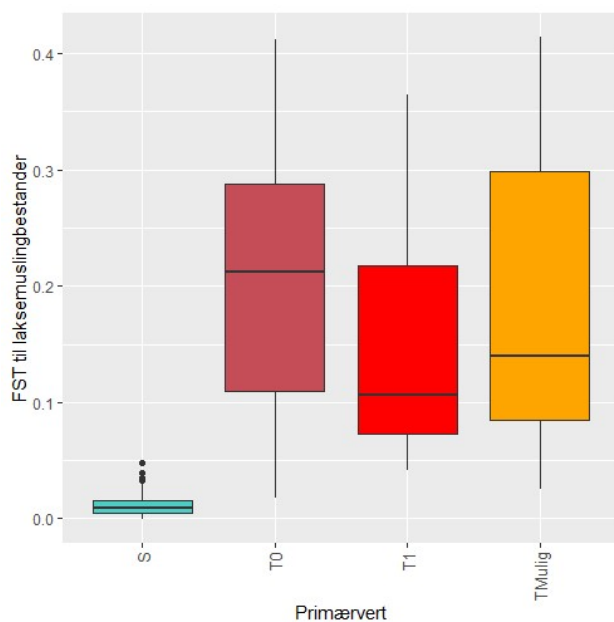
Sju av de undersøkte ørretmuslingbestandene forekommer i anadrom sone med sjøørret som den mest sannsynlige verten (**tabell 6.2**). I tillegg er sjøørret mulig vert for ytterlige elleve undersøkte ørretmuslingbestander (**tabell 6.2**). Det var store forskjeller i genetisk variasjon blant

bestandene med sjøørret som vert eller mulig vert (**figur 9**). Genetisk variasjon var lavere enn i laksemuslingbestandene, og det var stort overlapp med ørretmuslingbestandene fra ikke-anadrome områder (**figur 9**). Gjennomsnittlig genetisk variasjon var høyere i bestandene med sjøørret som vert eller mulig vert enn i ørretmuslingbestandene fra ikke-anadrome områder, men forskjellen var ikke statistisk signifikant (Mann-Whitney-Wilcoxon test; alle $P > 0,15$; **figur 9**).



Figur 9. Gjennomsnittlig forventet heterozygositet (A) og allelrikdom (B) estimert fra fjorten mikrosatellitt-markører i 76 ulike bestander av elvemusling. Grønt boksplot er laksemuslingbestander, brune og røde boksplot er ørretmuslingbestander med henholdsvis ingen forekomst og forekomst av sjøørret. Gule boxplots er ørretmuslingbestander med mulig forekomst av sjøørret. Hver svart sirkel viser estimatet for én bestand. Noen bestander hadde usikker primærvert, men ble genetisk tilordnet i avsnitt 3.4.

I visualisering av Nei's parvise genetiske distanser mellom bestandene, på to dimensjoner (to prinsipalkomponenter), ble mange bestander med sjøørret som (mulig) primærvert plassert mellom laksemuslingbestandene og ørretmuslingbestandene fra ikke-anadrome områder (**figur 10**). Gjennomsnittlig parvis genetisk distanse til de 18 undersøkte laksemuslingbestandene var større for ørretmuslingbestandene fra ikke-anadrom strekning enn for ørretmuslingbestandene med tilgang til sjøørret, men forskjellen var ikke signifikant (GLMM: $\chi^2 = 2,3$, $P = 0,32$; **figur 11**).



Figur 11. Parvis genetisk distanse F_{ST} fra 76 elvemuslingbestander til 18 laksemuslingbestander. Grønt boksplot er laksemuslingbestander, brune og røde boksplot er ørretmuslingbestander med henholdsvis ingen forekomst og forekomst av sjøørret. Gule boksplot er ørretmuslingbestander med mulig forekomst av sjøørret. Noen bestander hadde usikker primærvert, men ble genetisk tilordnet i avsnitt 3.2.3.

3.3 Betydning av genetisk variasjon for økologisk tilstand

Vi undersøkte om det er en sammenheng mellom genetisk variasjon og økologisk tilstand innenfor ørretmusling- og laksemuslingbestander. Samtidig forventes det sammenheng mellom bestandsstørrelse og både genetisk variasjon og økologisk tilstand (**figur 3**).

3.3.1 Ørretmusling

Det var store forskjeller i genetisk variasjon mellom ørretmuslingbestander (**figur 4**; **figur 5**). Noen bestander hadde nesten ingen genetisk variasjon, og det er derfor en god mulighet for å kunne studere en mulig sammenheng mellom genetisk variasjon og økologisk tilstand. Det var en signifikant sammenheng mellom genetisk variasjon målt som allelrikdom og økologisk tilstand målt som levedyktighet (**figur 12A**), som størrelse av minste musling påvist (**figur 12C**) og som andel av muslinger mindre enn 50 mm (**figur 12E**). Ørretmuslingbestander med høy genetisk variasjon var i bedre økologisk tilstand enn ørretmuslingbestander med lav genetisk variasjon. Det var også en signifikant sammenheng mellom graden av innavl i ørretmuslingbestander og økologisk tilstand (**figur 12B**; **figur 12D**; **figur 12F**). Bestander med lavere grad av innavl var i bedre økologisk tilstand.

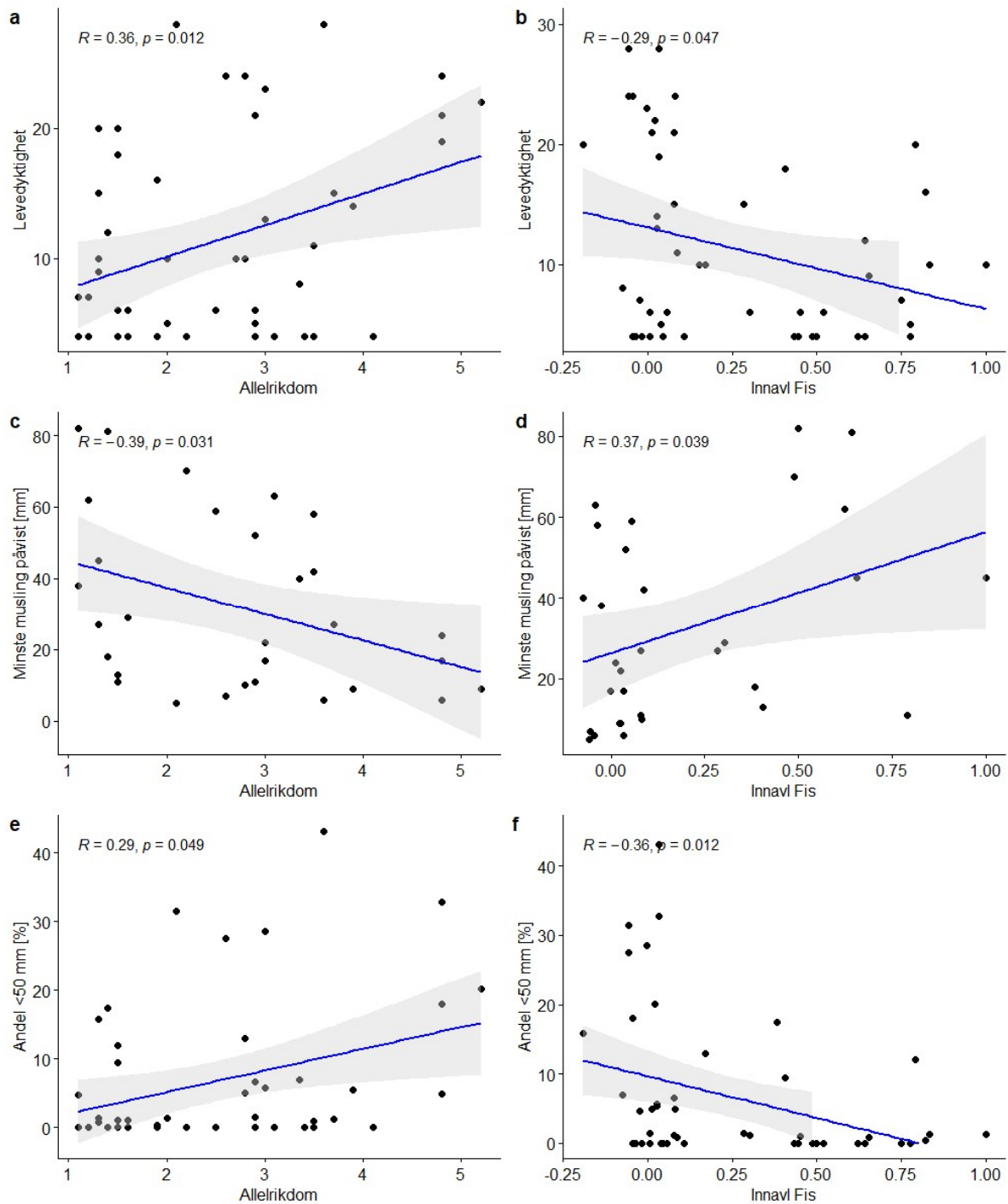
Sammenheng mellom genetisk variasjon og økologisk tilstand kan skyldes en underliggende effekt av bestandsstørrelse, hvis bestandsstørrelse påvirker både genetisk variasjon og økologisk tilstand (**figur 3**). Større bestander hadde større genetisk variasjon (**figur 13A**), men ikke lavere grad av innavl (**figur 13C**). Derimot var tetthet signifikant korrelert med graden av innavl (**figur 13D**), men ikke med genetisk variasjon (**figur 13B**). Bestandene med høyest tetthet hadde en lav grad av innavl (**figur 13D**).

Det var en tydelig sammenheng mellom bestandsstørrelse (og tetthet) og økologisk tilstand. Større bestander (og bestander med høyere tetthet) var i bedre tilstand (**figur 14**). Sammenhengen var signifikant for både bestandsstørrelse og tetthet og for tilstand, målt som størrelse av minste musling og målt som andel muslinger mindre enn 50 mm (**figur 14**).

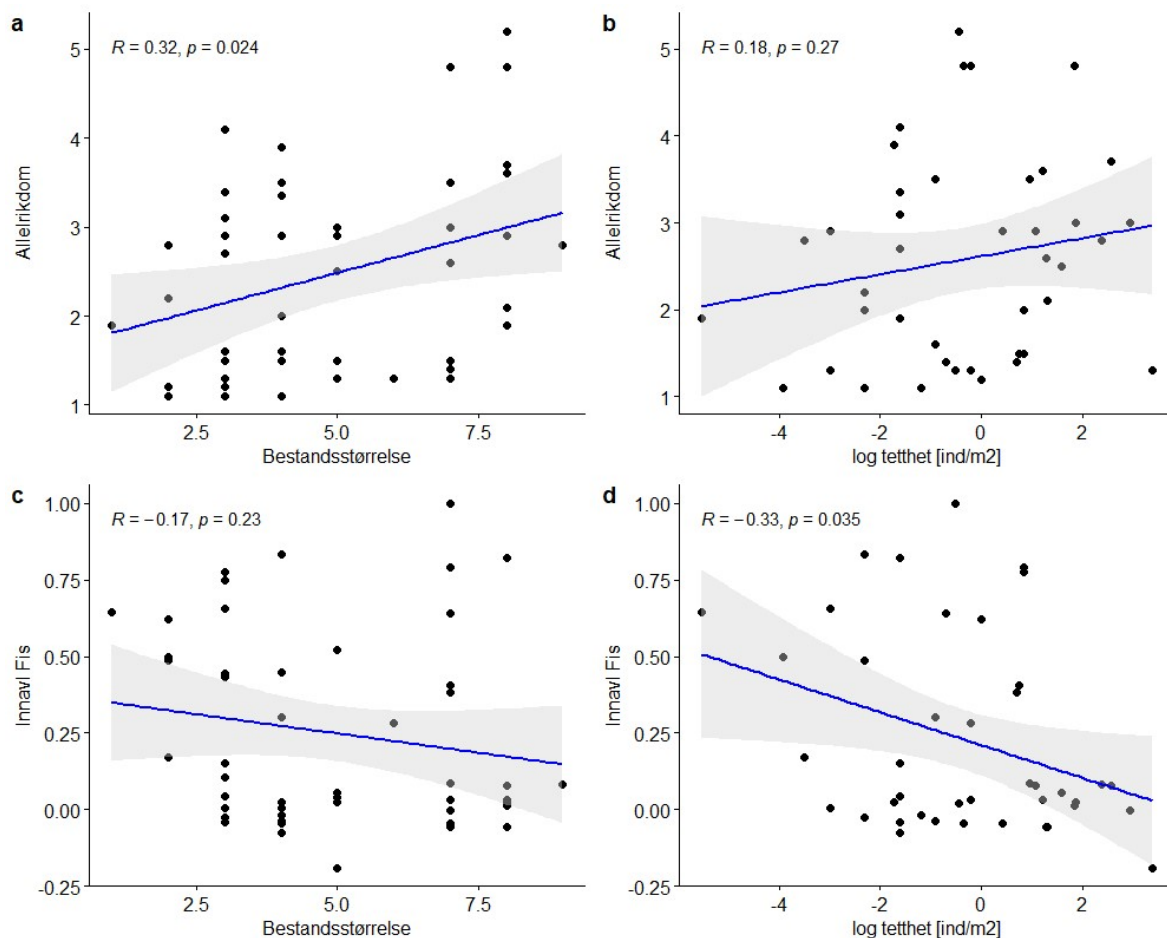
En lineær modell for effekten av genetisk variasjon (allelrikdom) og bestandsstørrelse på rekruttering (andel muslinger < 50 mm) viste at bestandsstørrelse (multippel regresjon: $F = 12,3$, $P = 0,001$), men ikke genetisk variasjon (multippel regresjon: $F = 2,1$, $P = 0,16$), hadde en effekt på rekruttering. Resultatene antyder at sammenhengen mellom genetisk variasjon og rekruttering skyldes en underliggende effekt av bestandsstørrelse, fordi større bestander har en høyere genetisk variasjon.

En lineær modell for effekten av innavl (F_{is}) og bestandsstørrelse på rekruttering (andel muslinger < 50 mm) viste at både bestandsstørrelse (multippel regresjon: $F = 15,0$, $P < 0,001$) og graden av innavl (multippel regresjon: $F = 5,0$, $P = 0,030$) hadde en effekt på rekruttering. Resultatene antyder at både større bestandsstørrelse og lavere grad av innavl bidrar positivt til rekruttering.

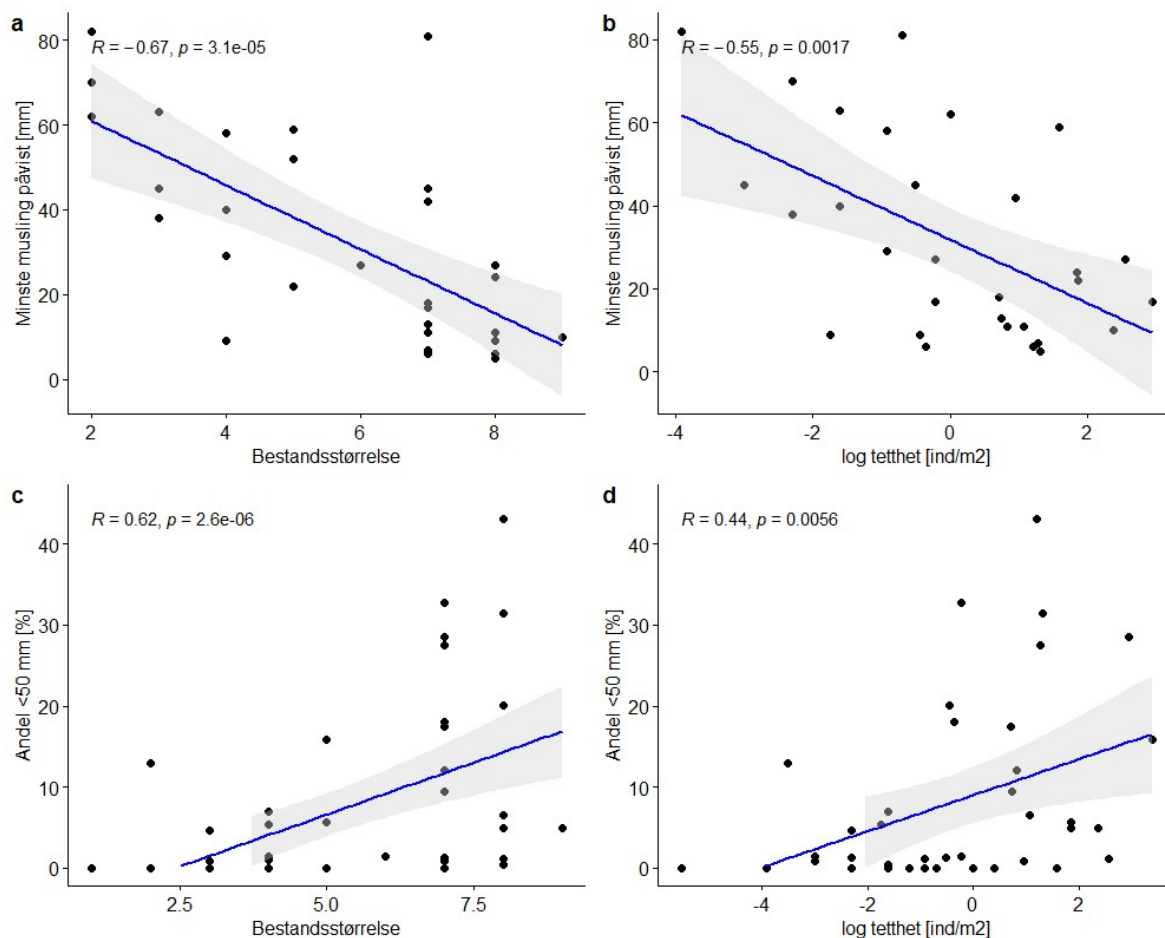
Sammenhengen mellom genetisk variasjon og økologisk tilstand forklarte bare en mindre andel av den totale variasjonen i økologisk tilstand (**figur 12**). For eksempel hadde noen ørretmuslingbestander lav genetisk variasjon, men likevel bra rekruttering (#26 Hoenselva, #40 Nyttingselva, #48 Finnsrudelva, #66 Sagelva, #72 Hestadelva). Alle disse bestandene var relativt store (minst kategori 5 = 2500 individer), og større enn forventet ut ifra den lave genetiske variasjonen.



Figur 12. Sammenheng mellom genetisk variasjon (målt som allelrikdom AR) og grad av innavl (Fis) og økologisk tilstand målt som levedyktighet (a,b), størrelse av minste musling påvist (c,d) og andel muslinger mindre enn 50 mm (e,f). Svarte sirkler viser estimater for ørretmuslingbestander og blå linjer viser korrelasjon (grått område viser 95 % konfidensintervall). Korrelasjonskoeffisienter (R) og signifikansnivå (p) er angitt for hver sammenheng.



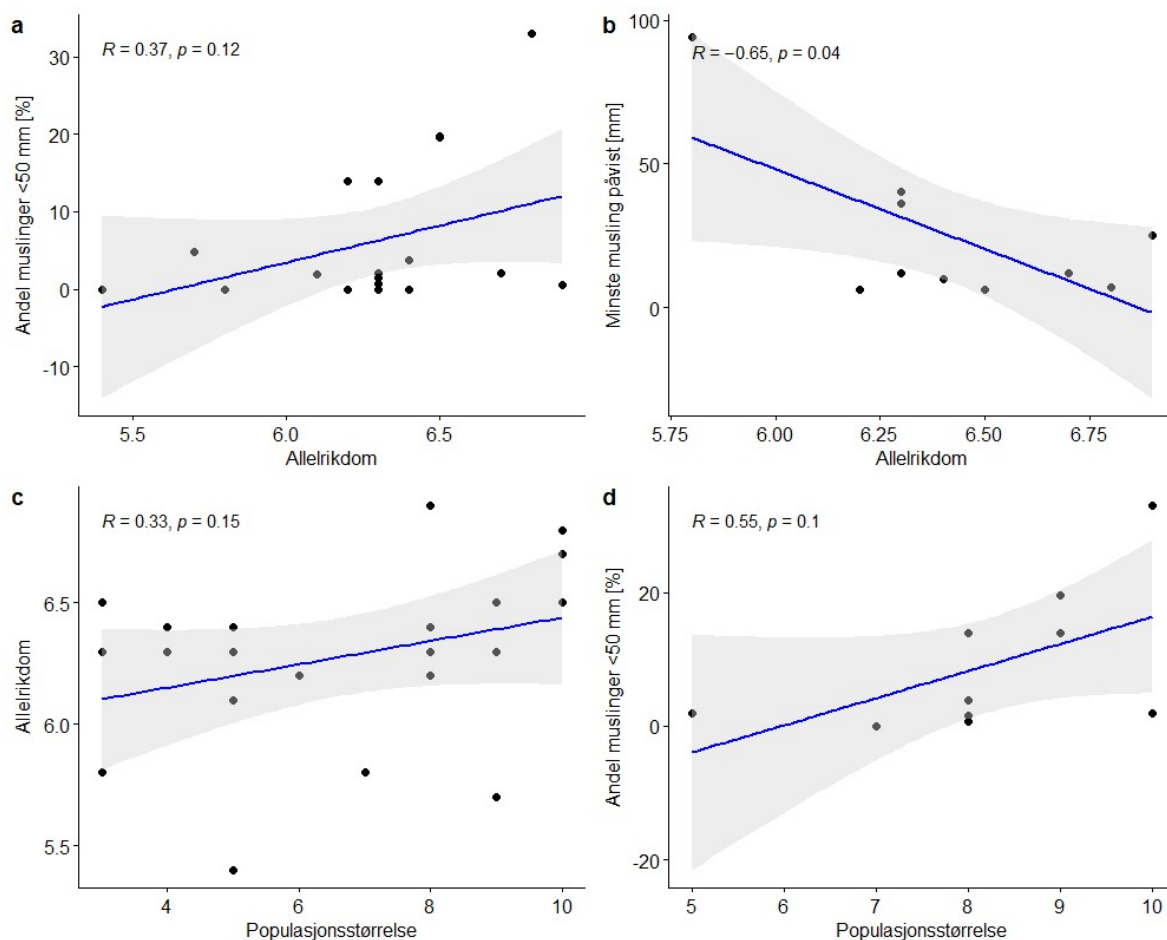
Figur 13. Sammenheng mellom bestandsstørrelse og tetthet og genetisk variasjon, målt som allelrikdom (a, b) og grad av innavl (F_{is}) (c, d). Svarte sirkler viser estimater for ørretmuslingbestander og blå linjer viser korrelasjon (grått område viser 95 % konfidensintervall). Korrelasjonskoeffisienter (R) og signifikansnivå (p) er angitt for hver sammenheng.



Figur 14. Sammenheng mellom bestandsstørrelse og tetthet og økologisk tilstand, målt som størrelse av minste musling påvist (a, b) og andel muslinger mindre enn 50 mm (c, d). Svarte sirkler viser estimater for ørretmuslingbestander og blå linjer viser korrelasjon (grått område viser 95 % konfidensintervall). Korrelasjonskoeffisienter (R) og signifikansnivå (p) er angitt for hver sammenheng.

3.3.2 Laksemusling

Det er små forskjeller i genetisk variasjon mellom laksemuslingbestandene, og genetisk variasjon var forholdsvis stor i alle bestander. Det var en signifikant sammenheng mellom genetisk variasjon (AR) og økologisk tilstand målt som størrelse av minste musling påvist (**figur 15B**), men denne sammenhengen ble forklart av én eneste bestand med forholdsvis lav genetisk variasjon og forholdsvis stor minste musling påvist (korrelasjon uten #53 Osenvassdraget: $R = -0,16$, $p = 0,68$). Det var ingen signifikant sammenheng mellom bestandsstørrelse og økologisk tilstand, målt som andel muslinger <50 mm (**figur 15D**) og genetisk variasjon (AR) (**figur 15C**).



Figur 15. Sammenheng mellom genetisk variasjon, målt som allelrikdom AR, og økologisk tilstand, målt som andel muslinger mindre enn 50mm (a) og størrelse av minste musling påvist (b). Sammenheng mellom bestandsstørrelse og genetisk variasjon, målt som allelrikdom AR (c), og økologisk tilstand, målt som andel muslinger mindre enn 50mm (d). Svarte sirkler viser estimater for lakse-muslingbestander, og blå linjer viser sammenheng estimert med lineære modeller (grått område viser 95 % konfidensintervall).

4 Diskusjon

4.1 Genetiske data for elvemuslingbestander i Norge

Den genetiske databasen for elvemusling hos NINA omfatter i dag rundt 4000 individer av elvemusling fra mer enn 100 lokaliteter i Norge. Over 1000 individer har blitt genotypet som del av dette prosjektet. Databasen inneholder prøver som har blitt genotypet for seks eller femten markører. De genetiske analysene i dette prosjektet er utelukkende basert på 15 markører. Resultatene vil derfor være sikrere enn tidligere tilsvarende undersøkelser basert på seks markører (Karlsson & Larsen 2013, Karlsson et al. 2014). Totalt inngikk 76 elvemuslingbestander (fra 69 lokaliteter) og over 2700 individer i undersøkelsen. Undersøkelsen dekker dermed en betydelig andel av de 432 kjente lokalitetene i Norge (Larsen & Magerøy 2019). Bestandene var fordelt over alle fylker, og utvalget gjenspeilte stort sett forekomsten av bestandene i de ulike delene av Norge. Det største avviket fra dette er Nordland, som er betydelig underrepresentert i undersøkelsen i forhold til forekomst av elvemusling i dette fylket.

Den utvidete genetiske databasen gir et meget solid datagrunnlag for undersøkelsene i dette prosjektet, av genetisk struktur og av sammenhengen mellom genetisk variasjon og økologisk tilstand. Den sistnevnte delen av undersøkelsen knytter den genetiske databasen til økologiske data som nylig har blitt sammenstilt av Larsen og Magerøy (2019). Den genetiske databasen vil også være av stor verdi i framtidige undersøkelser, knyttet til forvaltningen av elvemusling. Blant annet vil den gi et godt grunnlag for genetisk tilordning av bestander eller enkeltindivider til ørretmusling og laksemusling eller til enkeltbestander. En rekke grunnleggende spørsmål om elvemuslingens biologi vil i fremtiden også kunne undersøkes basert på den utvidete genetiske databasen.

4.2 Genetisk variasjon i ørretmusling og laksemusling

Undersøkelse av genetisk variasjon i et utvidet utvalg bestander og med flere genetiske markører bekrefter tidligere funn av høyere genetisk variasjon i laksemusling enn i ørretmusling (Karlsson & Larsen 2013, Karlsson et al. 2014). De undersøkte laksemuslingbestandene hadde et jevnt høyt nivå av genetisk variasjon. Ingen av de 52 ørretmuslingbestandene hadde en større allelrikdom enn noen av de 22 laksemuslingbestandene, og kun én ørretmuslingbestand hadde høyere heterozygositet enn laksemuslingbestanden med lavest heterozygositet. Samtidig var det store forskjeller i genetisk variasjon mellom ørretmuslingbestandene. Noen av disse hadde nesten like høy genetisk variasjon som laksemusling, mens andre hadde nesten ingen målbar genetisk variasjon. Noen ørretmuslingbestander hadde ekstremt lav genetisk variasjon og nesten alle individene var identiske for de undersøkte markørene. Laksemuslingbestander er ofte større enn ørretmuslingbestander, men dette forklarte ikke høyere genetisk variasjon i de undersøkte laksemuslingbestandene.

Høyere genetisk variasjon i laksemusling enn i ørretmusling har nylig også blitt beskrevet for elvemusling i Sverige (Österling et al. 2020) og Irland (Geist et al. 2018). Tidligere undersøkelser av elvemusling i Norge (Karlsson & Larsen 2013, Karlsson et al. 2014) og denne undersøkelsen viser at større genetisk variasjon i laksemusling enn i ørretmusling er et fellestrekk i et stort antall bestander, fordelt over et stort geografisk område.

4.3 Genetisk differensiering mellom bestander

Undersøkelsen bekrefter tidligere resultater for den genetiske strukturen av elvemusling i Norge (Karlsson & Larsen 2013, Karlsson et al. 2014). Det var forholdsvis små genetiske forskjeller mellom de undersøkte laksemuslingbestandene, til tross for at bestander langs hele norskekysten ble undersøkt, fra grensen til Sverige i sørøst til grensen til Russland i nordøst. Genetisk forskjell mellom ørretmuslingbestandene varierte mye, men var i gjennomsnitt mye større enn mellom laksemuslingbestandene. Laksemuslingbestandene dannet en tett gruppering i

visualiseringen av genetisk distanse, mens ørretmuslingbestandene ble plassert nesten utelukkende utenfor denne gruppen. I sammenlikningen av genetisk distanse til laksemuslingbestandene var forskjellen mellom ørretmusling og laksemusling entydig: ingen av de 57 undersøkte ørretmuslingbestandene hadde en lavere genetisk distanse til laksemuslingbestandene enn noen av de 18 undersøkte laksemuslingbestandene.

Den genetiske strukturen i de 76 undersøkte bestandene viser at svak genetisk differensiering hos laksemusling og betydelig differensiering hos ørretmusling forekommer i hele utbredelsesområdet i Norge (Karlsson & Larsen 2013, Karlsson et al. 2014). Sammen med undersøkelser fra Sør-Sverige (Österling et al. 2020) og Irland (Geist et al. 2018), tyder resultatene på at forskjellen i genetisk differensiering mellom laksemusling og ørretmusling er et generelt mønster i Nord-Europa. Forskjellene i genetisk differensiering kan forklares med artens innvandringshistorie og vertsmobilitet (Karlsson et al. 2014, Wacker et al. 2019, Österling et al. 2020). Etter den siste istiden ble elvemusling introdusert til vassdrag i Nord-Europa av anadrom laksefisk. Dagens ørretmuslingbestander med stasjonær ørret som primærvert ble isolert fra andre bestander når vandringshindre for laksefisk oppstod under landhevingen. I de isolerte bestandene er tilfeldige endringer i allelfrekvenser (genetisk drift) forventet å øke genetisk differensiering over tid. Genetiske forskjeller mellom isolerte bestander kan også ha oppstått under koloniseringen, hvis lokalitetene ble koloniserte av et lite antall individer. Ved tilfeldig utvalg av et lite antall individer fra en bestand forventes det en reduksjon i genetisk variasjon («founder effect») og, samtidig, tilfeldige forskjeller i allelfrekvenser ved uavhengig kolonisering av flere vassdrag. Elvemuslingbestandene med laks som primærvert har mest sannsynlig aldri blitt fullstendig isolert fra hverandre, og genetisk utveksling mellom vassdragene kan dermed ha foregått ved forflytning av glochidier på juvenil og voksen laks.

Elvemusling forvaltes på lokalitetsnivå i Norge. I denne rapporten har vi vist at en lokalitet kan bestå av flere bestander og at det er behov for genetiske analyser for å identifisere stedegne bestander også innenfor vassdrag. Undersøkelsen bekrefter stor genetisk differensiering av ørretmuslingbestandene, som gir stor mulighet for lokale tilpasninger til vertsfisken og miljøet. Samtidig utgjør fraværet av genflyt mellom ørretmuslingbestandene og forventet tap av genetisk variasjon over tid, en mulig trussel. Sammenslåing av bestander med spesielt lav genetisk variasjon har blitt diskutert i tilfeller der bestandene er forholdsvis like hverandre (Linløkken et al. 2020). Fordeler ved sammenslåing av bestander, som for eksempel økt genetisk variasjon, må avveies mot tap av stedegne bestander med mulige lokale tilpasninger. Dette prosjektet har bidratt til viktig kunnskap om forholdet mellom genetisk variasjon og økologisk tilstand, men kunnskapsgrunnlaget for avveiningen mellom å ivareta genetisk integritet på den ene siden og sikre en tilstrekkelig høy genetisk variasjon for unngå innavlsdepresjon på den andre siden mangler fortsatt. På generelt grunnlag vil høy genetisk variasjon være viktig for en bestands mulighet til genetisk tilpasning og innavl forventes å kunne gi negative effekter i form av lavere overlevelse og produktivitet (innavlsdepresjon) (Hedrick et al. 2016). Imidlertid er det meget sannsynlig at de ulike muslingbestandene har en høy grad av lokal genetisk tilpasning som ved en innkrysning med musling fra andre bestander vil kunne bryte ned denne tilpasningen og gi en bestand som er dårligere tilpasset miljøet. I tillegg så vet vi ikke hvorvidt recessive skadelige gener som ligger til grunn for innavlsdepresjon har blitt selektert vekk fra bestanden (såkalt «purging», Hedrick & Garcia-Dorado 2016). Kontrollerte krysningsforsøk mellom elvemuslingbestander vil kanskje kunne gi noen svar på effekter av å blande bestander (utavl) på overlevelse og produktivitet i forhold til innavl og om bestander som vært isolert i lang tid vil kunne være compatible.

Svak genetisk differensiering i laksemusling indikerer derimot reproduktiv utveksling og genflyt mellom bestandene. Dette kan forventes å øke robustheten av bestandene mot tap av genetisk variasjon. I tillegg kan reproduktiv utveksling forventes å gi muligheter for naturlig rekolonisering av elver der elvemusling har forsvunnet. Rekolonisering er i dag lite undersøkt både med tanke på potensialet for å bygge opp levedyktige bestander og med tanke på genetiske konsekvenser.

Den genetiske strukturen av elvemusling i Norge ble i denne rapporten primært undersøkt med hensyn til vertstilørighet, men vi oppdaget også noen tydelige grupperinger av

ørretmuslingbestander fra samme geografiske område. Bestandene fra Oslo fylke dannet en tydelig gruppe, sammen med to bestander fra Viken. Disse bestandene ble genotypet som en del av et pågående prosjekt som undersøker et mulig felles opphav som følge av utsettinger av ørret infestert med muslinglarver. Felles opphav kan derfor forklare denne grupperingen. Utsettinger av elvemusling er lite undersøkt i Norge og kan være mere utbredd enn kjent i dag. Undersøkelsen omfattet et stort antall bestander med stor geografisk spredning og det er derfor usannsynlig at resultatene på genetisk struktur ha blitt påvirket av utsettinger. Kunnskap om utsettinger er viktig for forvaltningen av elvemusling og genetisk tilordning er ofte en forutsetning for å undersøke opphav.

Bestandene fra Innlandet dannet også én gruppe, sammen med to bestander fra Agder, noen av bestandene fra Viken og to bestander fra Rogaland. Fem av disse bestandene var med i en tidligere genetisk undersøkelse av elleve bestander fra Sørøst-Norge (Linløkken et al. 2020). Den undersøkelsen konkluderte med at bestandene i Glommavassdraget og i vassdrag som drenerer til Vänern mest sannsynlig har en felles innvandringshistorie fra øst. Men det er uklart om gruppering gjenspeiler felles opphav. Grupperingen skiller seg ut ved felles plassering på den laveste enden av x-aksen i PCA figuren (**figur 6**). Denne aksen er tett korrelert med genetisk variasjon, og bestandene ble gruppert tett sammen på grunn av lav genetisk variasjon ($He < 0,15$). Det er derfor usikkert om grupperingen skyldes genetisk likhet fra et felles opphav eller kun skyldes lav genetisk variasjon. At to bestander fra Rogaland også ble gruppert sammen med disse bestandene støtter ikke forklaringen av gruppering på grunn av felles opphav.

Genetisk distanse ble undersøkt for åtte tilfeller der elvemusling forekommer i anadrom og ikke-anadrom del av samme vassdrag. I fire av tilfellene (Aursunda, Enningdalselva, Fossåa, Ogna) var det tydelig genetisk differensiering mellom forekomstene, på samme nivå som mellom ørretmusling og laksemusling i ulike vassdrag. I tre av disse vassdragene var også genetisk variasjon større i elvemusling i den anadrome delen enn i den ikke-anadrome delen. Dette støtter tidligere funn av at ørretmusling og laksemusling kan oppvise store genetiske forskjeller innenfor samme vassdrag (Karlsson & Larsen 2013, Karlsson et al. 2014). I disse tre tilfellene var laks primærvert for elvemusling i den anadrome delen. I fire av vassdragene var det ingen betydelig genetisk differensiering mellom elvemusling i den anadrome og den ikke-anadrome delen. I to av disse (Karpelva, Svenheimselva/Loneelva) var laks primærvert i den anadrome delen, og den genetiske variasjonen var høy i begge deler av vassdragene. I de to andre vassdragene var sjørørret antatt primærvert i den anadrome delen av vassdraget og genetisk variasjon var høy i det ene vassdraget (Skjelåna), men ikke i det andre (Lomma). Resultatene forklares best ved at det er lokale omstendigheter i disse vassdragene, som nedstrøms spredning av ørretmusling inn i den anadrome delen av vassdraget. Nærmere undersøkelser av disse enkeltvassdragene kan gi ny og viktig kunnskap.

4.4 Genetisk tilordning av bestander og individer

Genetisk tilordning av bestander og individer til ørretmusling og laksemusling er et viktig verktøy i forvaltning av elvemusling (Larsen 2018). Som forventet viser undersøkelsen at genetisk tilordning til ørretmusling og laksemusling er sikrere for bestander enn for enkeltindivider. Sikkerheten av genetisk tilordning har blitt økt betydelig for begge tilordningsmetoder ved oppgradering av den genetiske databasen hos NINA, til femten markører og til et utvidet antall referansebestander.

På bestandsnivå er ørretmusling og laksemusling forskjellige i genetisk variasjon innenfor bestander og i genetisk differensiering til referansebestander av laksemusling. I disse analysene var det ingen overlapp mellom ørretmusling og laksemusling. Alle de 18 laksemuslingbestandene og de 48 ørretmuslingbestandene ble derfor tilordnet riktig vert. Bestander med ukjent eller usikker vert kan altså tilordnes genetisk til ørretmusling og laksemusling med høy sikkerhet. Vi anser disse resultatene som sikre på grunn av det store antallet referansebestander som ble inkludert i analysene. Vi har i denne undersøkelsen genetisk tilordnet fire laksemusling- og fem ørretmuslingbestander som hadde usikker primærvert. Dette kan også gjøres for bestander med

helt ukjent primærvert. Metoden kommer til å ha stor verdi for forvaltningen av elvemusling i Norge.

På individnivå er tilordning til ørretmusling og laksemusling knyttet til større usikkerhet. Denne usikkerheten har trolig blitt redusert ved bruk av flere referansebestander (17 laksemusling- og 46 ørretmuslingbestander) og flere genetiske markører. Valideringen av genetisk tilordning av individer i programmet GeneClass viser at laksemuslingindivider nesten aldri blir tilordnet til ørretmusling, mens en stor andel ørretmuslingindivider fra noen bestander blir tilordnet til laksemusling. Dette betyr at hvis et individ blir tilordnet med høy relativ sannsynlighet til ørretmusling så kan resultatet anses som sikkert. Hvis et individ derimot blir tilordnet med høy relativ sannsynlighet til laksemusling, så er ikke metoden alene egnet til å fastslå tilhørighet til vertsfisk. Undersøkelsen viser at disse individene enten kan være laksemusling eller tilhøre en ørretmuslingbestand med forholdsvis høy genetisk variasjon.

Det vil ofte være aktuelt å kombinere ulike metoder i tilordningen av elvemusling til vertsfisk. Hvis problemstillingen for eksempel er å bruke genetiske metoder for å undersøke om det finnes enkelte ørretmusling-individer i en laksemuslingbestand, så kan tilordning på bestandsnivå kombineres med tilordning av enkeltindivider. Bestanden kan med stor sikkerhet tilordnes laksemusling, og deretter er også en tilordning av enkeltindivider til ørretmusling robust. Er problemstillingen omvendt, kan genetisk tilordning være mer krevende. Genetisk tilordning av enkelte laksemuslingindivider i en ørretmuslingbestand forutsetter at genetisk variasjon i ørretmuslingbestanden er lav. Som et alternativ til tilordning til ørretmusling og laksemusling, kan genetisk tilordning til enkeltbestander være aktuelt i situasjoner der enkelte individer innenfor en bestand mistenkes å ha avvikende opphav. Muligheter og utfordringer i genetisk tilordning av enkeltindivider må vurderes i hvert enkelt tilfelle.

4.5 Genetisk variasjon og tilhørighet av bestander som bruker sjøørret som vert

Sju av de undersøkte ørretmuslingbestandene er fra lokaliteter med forekomst av sjøørret og elleve fra lokaliteter med mulig forekomst av sjøørret. Hovedkonklusjonen er at genetisk variasjon og genetisk differensiering av disse bestandene likner ørretmusling uten tilgang til sjøørret som vertsfisk. Genetisk variasjon var lavere enn i laksemusling, og bestandene ble plassert utenfor gruppen av laksemusling i analysen av genetisk differensiering. Det var en tendens til at bestandene som bruker sjøørret som vert hadde høyere genetisk variasjon enn gjennomsnittet av ørretmusling og svakere differensiering til laksemusling. Disse forskjellene var ikke signifikante, som kan skyldes det begrensede antallet undersøkte bestander med sjøørret som vert. Uansett var det store forskjeller mellom bestander som bruker sjøørret som vert i både genetisk variasjon og i differensiering til laksemusling.

Genetisk variasjon og struktur av elvemusling som bruker sjøørret som vert ble nylig undersøkt i Sør-Sverige (Österling et al. 2020). Fire bestander med sjøørret som vert ble undersøkt sammen med to bestander med forekomst av laks og elleve bestander med bare tilgang til stasjonær ørret. Bestander med sjøørret som vert var genetisk forskjellig fra både bestander med laks som vert og bestander med stasjonær ørret som vert. Genetisk variasjon i tre av bestandene med sjøørret som vert var høyere enn i innlandsbestandene. Innlandsbestandene var dog hentet fra et begrenset område i Sør-Sverige og hadde lavere genetisk variasjon enn bestander i Midt-Sverige (Geist et al. 2010, Österling et al. 2020). Det er derfor usikkert om resultatene vil gjelde hvis man undersøker et større geografisk område.

Bestandene med sjøørret som vert forventes å ha høyere genetisk variasjon enn innlandsbestander utfra vertsmobilitet. Elvemusling i anadrome vassdrag ble muligens aldri isolert gjennom vandringshindre for anadrom laksefisk. Genetisk utveksling med andre bestander som bruker sjøørret som vert kan derfor forventes, hvis disse forekommer innenfor rekkevidde for infestert sjøørret som vandrer mellom vassdrag. En utvidet analyse med mange flere sjøørretmuslingbestander enn de syv sikre og 11 usikre som inngikk i dette prosjektet, vil kunne avdekke hvordan

den genetiske variasjonen er fordelt i forhold til geografiske områder og distanser. For eksempel vil en slik analyse kunne vise om bestander som bruker sjøørret som vert grupperes genetisk innenfor en fjord, eller ett fjordsystem, til forskjell fra laksemuslingbestander som ikke viser noen sterk sammenheng med geografisk beliggenhet. Genflyt fra andre bestander er forventet å opprettholde genetisk variasjon, men det finnes i dag lite kunnskap om hvordan glochidier blir transportert mellom elvemuslingbestander på voksen og juvenil laks og ørret. At den genetiske variasjonen var lavere i bestander med sjøørret som vert enn i laksemuslingbestander antyder at det er mindre genflyt knyttet til sjøørret enn til laks som vertsart eller at den genetiske variasjonen ble redusert allerede under etablering. Tap av genetisk variasjon fra et begrenset antall individer av elvemusling (såkalt founder-effekt) som koloniserte vassdragene etter den siste istiden forventes å være mindre for bestander i anadrom del av vassdrag enn for innlandsbestander som ligger høyere i vassdragene, som sannsynligvis ble kolonisert av et lavere antall individer. Det kan heller ikke utelukkes at noen bestander med sjøørret som vert har opphav i innlandsbestander, som følge av nedstrøms spredning av voksne muslinger, muslinglarver eller infestert fisk. En alternativ forklaring til genetiske forskjeller mellom ørretmusling og laksemusling er at disse er et resultat av to separate koloniseringsprosesser etter den siste istiden (Karlsson et al. 2014, Wacker et al. 2019).

Bestander med sjøørret som vert likner ørretmusling genetisk og er genetisk forskjellig fra laksemusling. Vi fant ingen betydelig genetisk forskjell fra bestander med stasjonær ørret som vert. Det er mulig å tilordne bestander med sjøørret som vert til ørretmusling ved hjelp av genetiske analyser, på samme måte som det er mulig for bestander med stasjonær ørret som vert. Det er derimot ikke mulig å skille mellom ørretmuslingbestander i anadrome og ikke-anadrome vassdrag på grunnlag av de undersøkte genetiske markørene. Fem av de undersøkte bestandene med sjøørret som vert var blant ørretmuslingbestandene med høyest genetisk variasjon. Disse bestandene kan være av stor verdi i forvaltningssammenheng, fordi de inneholder mye av den genetiske variasjonen som har blitt observert i ørretmusling.

Det er tidligere vist i eksperimenter at to av bestandene med stasjonær ørret som primærvert har infestert sjøørret (Wacker et al. 2019). Det er derimot ukjent om bestander med sjøørret som vert infesterer stasjonær ørret i samme grad som sjøørret. Det er heller ikke kjent hvor stor betydning sjøørret har som vert sammenliknet med stasjonær ørret i elvemuslinglokaliteter der sjøørret forekommer. Kunnskap om betydning og egnethet av stasjonær og anadrom ørret for ørretmusling er relevant for forvaltningen i sammenheng med kunstige vandringshinder i vassdrag med elvemusling. I flere av de undersøkte ørretmuslingbestandene med sjøørret som primærvert er oppvandringen av sjøørret i dag sperret. Dette utelukker genetisk utveksling med andre elvemuslingbestander, selv hvis rekruttering opprettholdes med stasjonær ørret som vert. Forvaltning av elvemuslingbestander med sjøørret som vert må ta hensyn til vertsfisken, på samme måte som for andre ørretmuslingbestander og for laksemuslingbestander.

4.6 Betydning av genetisk variasjon for økologisk tilstand

Det var en sammenheng mellom genetisk variasjon, bestandsstørrelse og økologisk tilstand blant de undersøkte ørretmuslingbestandene. Bestander med lavere genetisk variasjon og stor grad av innavl hadde oftere manglende rekruttering enn bestander med høy genetisk variasjon og lite innavl. Samtidig hadde mindre bestander lavere genetisk variasjon, høyere grad av innavl og oftere manglende rekruttering enn større bestander. Forskjeller i genetisk variasjon og bestandsstørrelse forklarte dog bare en mindre andel av variasjonen i økologisk tilstand. Noen bestander med lav genetisk variasjon hadde stor levedyktighet og nylig rekruttering. Noen små bestander hadde betydelig genetisk variasjon, og noen store bestander hadde lav genetisk variasjon. Laksemuslingbestandene hadde en jevn høy grad av genetisk variasjon og det var ingen sammenheng mellom genetisk variasjon, tilstand og populasjonsstørrelse.

Det store antallet undersøkte bestander forklarer at svake sammenhenger (lav korrelasjonskoeffisient) var signifikante i denne undersøkelsen. Det er heller ikke forventet at genetisk variasjon og bestandsstørrelse til sammen forklarer en veldig stor andel av variasjonen i rekruttering (høy

korrelasjonskoeffisient), i og med at mange miljøfaktorer er kjent for å påvirke levedyktighet og rekruttering hos elvemusling i Norge negativt (Larsen 2018, Magerøy et al. 2020). Bestander med samme nivå av bestandsstørrelse og genetisk variasjon er derfor forventet å være i ulik tilstand avhengig av miljøforholdene i vassdragene. Samtidig kan bestander med like miljøforhold være i ulik tilstand avhengig av innavl og genetisk variasjon. Det var ikke mulig å korrigere for miljøforholdene i undersøkelse av sammenheng mellom genetisk variasjon og tilstand. Standardiserte data på habitatkvalitet (f.eks. redokspotensial, vannkvalitet og vertsfisk) samles i overvåkning av elvemusling (Larsen 2018). Disse kan muligens brukes i framtidige prosjekter for å undersøke om genetisk variasjon, innavl og bestandsstørrelse påvirker tilstand uavhengig av habitatkvalitet.

En sammenheng mellom graden av innavl og levedyktighet ble ikke funnet i en tidligere undersøkelse av elleve ørretmuslingbestander i Sørøst-Norge (Linløkken et al. 2020). At en signifikant sammenheng ble funnet i denne undersøkelsen kan mest sannsynlig forklares med et større antall undersøkte bestander. Sammenhengen mellom bestandsstørrelse og genetisk variasjon og graden av innavl har blitt undersøkt i tolv ørretmuslingbestander i Sør-Sverige (Österling et al. 2020). Det var ingen sammenheng mellom disse faktorene når alle bestander ble undersøkt samlet, men en signifikant sammenheng mellom bestandsstørrelse og genetisk variasjon (forventet heterozygositet) blant åtte bestander fra vassdraget Göta Älv.

En mulig forklaring på sammenhengen mellom genetisk variasjon og rekruttering er at bestander med lav genetisk variasjon er forventet å ha en redusert evne til å tilpasse seg til et miljø i forandring (Frankham 2005, Hoffmann et al. 2017). Bestander med lav genetisk variasjon kan derfor være i god økologisk tilstand mens miljøet er stabilt, men levedyktigheten reduseres når miljøet endrer seg. Elvemuslingbestander er oftest truet ved redusert eller uteblivende rekruttering, mens voksne muslinger har lav dødelighet og kan overleve perioder med dårligere miljøforhold. Rekruttering er derfor en egnet indikator på økologisk tilstand. Den lange levetiden til elvemusling (250-300 år) gjør at bestander kan overleve lange perioder uten rekruttering. Dette gir gode muligheter for å undersøke om genetisk variasjon påvirker rekruttering. I denne undersøkelsen ble genetisk variasjon målt i voksne individer, og forekomst av småmuslinger viser i hvilken grad disse har lyktes med rekrutteringen i de siste tiårene. Forekomst av muslinger som er 20 mm og 50 mm lange tilsvarer rekruttering innenfor anslagsvis de siste 10 og 20 år (Larsen 2018). De menneskeskapte miljøendringene har økt i de siste tiårene, og i denne tidsperioden kan bestander med lav genetisk variasjon ha fått problemer med å tilpasse seg miljøendringene.

Nesten alle bestander med høy grad av innavl ($F_{IS} > 0,5$) hadde ingen eller svak rekruttering de siste 20 år (<5 % muslinger <50 mm). Høy grad av innavl kan redusere levedyktigheten umiddelbart («inbreeding depression») og kan redusere evnen til å tilpasse seg miljøendringer (Hoffmann et al. 2017). Innavl kan være resultatet av tilfeldig variasjon i allelfrekvenser i små bestander (genetisk drift), men det var ingen sammenheng mellom bestandsstørrelse og graden av innavl i de undersøkte bestandene. En høy grad av innavl ble funnet i både små og store bestander. Vi fant også at innavl påvirket rekruttering uavhengig av bestandsstørrelse. Innavl i elvemusling kan også skyldes lav tetthet, som muligens kan ekskludere noen individer fra reproduksjon eller redusere antall hanner som fertiliserer en hunnmusling (Wacker et al. 2018). Lav tetthet kan også øke forekomsten av selv-fertilisering hos elvemusling (Bauer 1987, Linløkken et al. 2020), noe som har et stort potensial for å øke graden av innavl, men dette er lite undersøkt. I vår undersøkelse ble det funnet en sammenheng mellom tetthet og innavl i de undersøkte bestandene, der bestandene med høyest tetthet ikke hadde tegn til innavl. Det ble imidlertid funnet høy grad av innavl i bestander med både moderat og lav tetthet. Resultatene tyder på at innavl kan ha stor betydning for bestandenes tilstand. Kunnskap om hvorfor noen bestander har en høy grad av innavl og hvordan innavl påvirker rekruttering kan være av stor betydning for forvaltningen.

Det var en tydelig sammenheng mellom bestandsstørrelse og rekruttering i de undersøkte bestandene. Andelen av småmuslinger var størst i de store bestandene. Sammenhengen mellom bestandsstørrelse og rekruttering var uavhengig av graden av innavl, og resultatene tyder på at

det var bestandsstørrelse som skapte sammenhengen mellom genetisk variasjon og rekruttering. I de minste bestandene kan rekruttering tenkes å være redusert fordi hunnmuslinger som står høgst opp i vassdraget ikke blir befruktet av spermier som blir transportert nedstrøms, men dette har sannsynligvis liten påvirkning i bestander av moderat og stor størrelse. Det virker mere sannsynlig at sammenhengen mellom bestandsstørrelse og rekruttering skyldes at rekrutteringen har vært svekket i noen bestander over lang tid, og at dette har redusert bestandsstørrelsen.

Undersøkelsen tyder på at små elvemuslingbestander kan være dobbelt truet. Små bestander hadde oftere dårlig rekruttering og oftere lav genetisk variasjon. Blant bestandene med lav genetisk variasjon ble god rekruttering bare funnet når bestandene var forholdsvis store. Små bestander er også forventet å tape ytterligere genetisk variasjon, selv om dette muligens foregår sakte hos elvemusling sammenliknet med mange andre arter (Wacker et al. 2018). Tap av genetisk variasjon forventes å være redusert på grunn av lang levetid og overlappende generasjoner (Hoffman et al. 2017). I tillegg er reproduksjonssystemet karakterisert av hann- og hunnpolygami og et veldig høyt antall hanner som bidrar til avkom fra hver hunn (Plesnar-Bielak et al. 2012, Wacker et al. 2018). Dette vil også sannsynligvis redusere tapet av genetisk variasjon. Lav genetisk variasjon kan i framtiden bli en større trussel for elvemusling hvis miljøforholdene endrer seg på stor geografisk skala, som under klimaendringer. Resultatene understreker betydningen av å opprettholde så høy bestandsstørrelse og tetthet som mulig i forvaltningen av elvemusling, både for å bevare genetisk variasjon, men også for å redusere mulige direkte negative effekter av lav bestandsstørrelse på rekrutteringen.

Undersøkelsen viser at de fleste bestandene med høy grad av innavl er truet av dårlig rekruttering. Dette var tilfellet for både små og store bestander med høy grad av innavl, og effekten av innavl på rekruttering var uavhengig av bestandsstørrelse. Det er ikke kjent hvorfor det var stor grad av innavl i noen bestander, og hvorfor innavl forekom i enkelte store bestander. Videre undersøkelser er nødvendig for å identifisere fellestrekk blant bestandene med høy grad av innavl, som for eksempel selv-fertilisering. Resultatene viser at reduksjon av innavl må anses som et viktig mål i forvaltningen av elvemusling. Viktige faktorer for å unngå innavl er å unngå reduksjon i bestandsstørrelse og tetthet samt fragmentering av bestander. Måltrettete tiltak forutsetter større kunnskap om faktorene som påvirker innavl i elvemuslingbestandene.

4.7 Konklusjoner

Den genetiske databasen for elvemusling hos NINA har blitt betydelig oppgradert som del av dette prosjektet. **Kartlegging av genetisk variasjon innenfor og mellom bestander** har bekreftet tidligere resultater for genetisk variasjon og genetisk struktur hos elvemusling knyttet til vertsbruk (ørretmusling og laksemusling). Metodene som brukes for genetisk tilordning av bestander og enkeltindivider i forvaltningssammenheng har blitt bekreftet ved hjelp av et utvidet antall referansebestander og genetiske markører.

For første gang i Norge har elvemuslingbestander med **sjørret som vert** blitt inkludert i undersøkelser av genetisk variasjon og struktur. Bestander med sjørret som vert liknet ørretmusling genetisk og var differensierte fra laksemusling, men var blant ørretmuslingbestandene med høyest genetisk variasjon.

Undersøkelsen av sammenhengen mellom **genetisk variasjon og økologisk tilstand** i et stort antall ørretmuslingbestander, fordelt over hele landet, har gitt verdifull kunnskap for forvaltningen av arten. Bestander med lav bestandsstørrelse og høy grad av innavl hadde ofte dårlig rekruttering. Genetisk tilstand av bestander er en mulig forklaring på forskjeller i økologisk tilstand og må ses i sammenheng med miljøpåvirkning. Graden av innavl var ikke knyttet til bestandsstørrelse, og bestandsstørrelse forklarte bare en mindre andel av forskjellene i genetisk variasjon. Genetisk overvåking er derfor nødvendig for å måle genetisk variasjon og innavl i enkeltbestander.

Kunnskap fra dette prosjektet og den oppdaterte genetiske databasen for elvemusling hos NINA, vil ha stor verdi for framtidige prosjekter innenfor genetisk overvåkning av elvemusling og for forvaltningen av elvemusling i Norge.

5 Referanser

- Bauer, G. 1987. Reproductive strategy of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*. *Journal of Animal Ecology* 56(2): 691-704.
- Dray, S. & Dufour, A.B. 2007. The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22(4): 1-20.
- Frankham, R. 2005. Genetics and extinction. *Biological Conservation* 126(2): 131-140.
- Garlie, S. 2010. Utvikling av mikrosatelitt multipleks PCR for genetiske studier av *Margaritifera margaritifera*. MSc. Høgskolen i Hedmark.
- Geist, J., Rottmann, O., Schröder, W. & Kühn, R. 2003. Development of microsatellite markers for the endangered freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. (Bivalvia : Unionoidea). *Molecular Ecology Notes* 3(3): 444-446.
- Geist, J., Söderberg, H., Karlberg, A. & Kuehn, R. 2010. Drainage-independent genetic structure and high genetic diversity of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera*) in northern Europe. *Conservation Genetics* 11(4): 1339-1350.
- Geist, J., Moorkens, E., Killeen, I., Feind, S., Stoeckle, B.C., Connor, A.O. & Kuehn, R. 2018. Genetic structure of Irish freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* and *Margaritifera durrovensis*): Validity of subspecies, roles of host fish, and conservation implications. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* 28(4): 923-933.
- Goudet, J. 2005. HIERFSTAT, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. *Molecular Ecology Notes* 5(1): 184-186.
- Hedrick, P.W. & Garcia-Dorado, A. 2016. Understanding Inbreeding Depression, Purging, and Genetic Rescue. *Trends in Ecology & Evolution* 31(12): 940-952.
- Hellen, B.A. & Kålås, S. 2007. Prøvefiske i Sævellavatnet og vurdering av anadrom fisk og elvemusling i Hopselva i 2007. *Rådgivende Biologer Rapport* 1024.
- Henriksen, S. & Hilmo, O. 2015. Norsk rødliste for arter 2015.
- Henrikson, L., Bergström, S.-E., Norrgrann, O. & Söderberg, H. 1998. Flodpärlmuslan i Sverige. Dokumentation, skyddsvärde och åtgärdsförslag för 53 bestånd. Del II i: Eriksson, M.O.G., Henrikson, L. & Söderberg, H. (red.) Flodpärlmuslan i Sverige. *Naturvårdsverket Rapport* 4887.
- Hoffman, J.R., Willoughby, J.R., Swanson, B.J., Pangle, K.L. & Zanatta, D.T. 2017. Detection of barriers to dispersal is masked by long lifespans and large population sizes. *Ecology and Evolution* 7(22): 9613-9623.
- Hoffmann, A.A., Sgro, C.M. & Kristensen, T.N. 2017. Revisiting Adaptive Potential, Population Size, and Conservation. *Trends Ecology Evolution* 32(7): 506-517.
- Johnsen, G.H., Kålås, S. & Wathne, I. 2018. Status for elvemusling i Haukåsvassdraget 2017. *Rådgivende Biologer Rapport* 2629.
- Jombart, T. 2008. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24(11): 1403-1405.
- Kamvar, Z.N., Tabima, J.F. & Grunwald, N.J. 2014. Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction. *PeerJ* 2.
- Karlsson, S. & Larsen, B.M. 2013. Genetiske analyser av elvemusling *Margaritifera margaritifera* (L.) – et nødvendig verktøy for riktig forvaltning av arten. *NINA rapport* 926.
- Karlsson, S., Larsen, B.M., Eriksen, L. & Hagen, M. 2013. Four methods of nondestructive DNA sampling from freshwater pearl mussels *Margaritifera margaritifera* L. (Bivalvia: Unionoidea). *Freshwater Science* 32(2): 525-530.
- Karlsson, S., Larsen, B.M. & Hindar, K. 2014. Host-dependent genetic variation in freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.). *Hydrobiologia* 735(1): 179-190.

- Karlsson, S., Larsen, B.M., Balstad, T., Eriksen, L. & Hagen, M. 2016. Elvemusling - evaluering av en kultiveringsmetode. NINA rapport 1257. Norsk institutt for naturforskning.
- Kålås, S. 2017. Status for elvemuslingen i Nytingneselva 2016. Rådgivende Biologer Rapport 2366.
- Kålås, S. 2019. Undersøkingar av elvemusling i 2018 og status for arten i Hordaland. Rådgivende Biologer Rapport 2822.
- Kålås, S. 2020. Inventering av elvemuslingbestandane i Skjelåna og Åreidelva i Vestland fylke 2019. Rådgivende Biologer Rapport 3048.
- Kålås, S. 2021. Inventering av elvemuslingbestandar i tre elvar i Hordaland i 2020. S. 20-34 i: Kålås, S. (red.) 2021. Oppfølgande undersøkingar av elvemusling og status for arten i Vestland fylke i 2020. Rådgivende Biologer Rapport 3302.
- Lamberg, A. & Strand, R. 2019. Videoovervåking av sjøørret og laks i Sandvikselva i Bærum kommune i 2011 - 2018. SNA-rapport 03-2019.
- Larsen, B.M. & Hartvigsen, R. 1999. Metodikk for feltundersøkelser og kategorisering av elvemusling *Margaritifera margaritifera*. NINA Fagrapport 37.
- Larsen, B.M. & Berger, H.M. 2005. Ereviksbekken (Skeiviksbekken), Rogaland (vassdragsnr. kystfelt 032.1). S. 9-17 i: Larsen, B.M. (red.) 2005. Overvåking av elvemusling (*Margaritifera margaritifera*) i Norge. Årsrapport 2003. NINA Rapport 37.
- Larsen, B.M. 2007. Elvemusling og fisk i Hammerbekken, Aust-Agder: Etterundersøkelser i forbindelse med utslipp av dieselolje i vassdraget høsten 2006. NINA Rapport 319.
- Larsen, B.M. & Bjerland, J.M. 2012. Overvåking av elvemusling i Norge. Årsrapport 2011. Hestadelva, Nordland. NINA Rapport 871.
- Larsen, B.M. 2015. Innsamling og sikring av DNA-prøver fra elvemusling som er benyttet som stammuslinger ved kultiveringsanlegget på Austevoll. NINA Minirapport 583.
- Larsen, B.M. & Karlsson, S. 2016. Elvemusling i Enningdalselva, Østfold. Overvåking av muslingbestanden ved Holtet i 2015. NINA Rapport 1283.
- Larsen, B.M. 2017. Overvåking av elvemusling i Norge. Oppsummering av det norske overvåkingsprogrammet i perioden 1999-2015. Norsk institutt for naturforskning (NINA). NINA Rapport 1350.
- Larsen, B.M. 2018. Handlingsplan for elvemusling (*Margaritifera margaritifera*) 2019–2028. Miljødirektoratet. Rapport M–1107|2018.
- Larsen, B.M. 2019. 6. Oldelva. S. 62-71 i: Larsen, B.M. & Magerøy, J.H. 2019. Overvåking av elvemusling i Norge. Årsrapport for 2018. NINA Rapport 1686.
- Larsen, B.M. & Magerøy, J.H. 2019. Elvemuslinglokalteter i Norge. En beskrivelse av status som grunnlag for arbeid med kartlegging og tiltak i handlingsplanen for 2019-2028. NINA Rapport 1451.
- Larsen, B.M. & Magerøy, J.H. 2019. Overvåking av elvemusling i Norge. Årsrapport for 2018. Norsk Institutt for Naturforskning (NINA). NINA Rapport 1686.
- Linløkken, A.N., Garlie, S., Johansen, W. & Wilson, R.C. 2020. Assessing Evolutionary Significant Units (ESU) of the Endangered Freshwater Pearl Mussel (*Margaritifera margaritifera*) in Southeast Norway on the Basis of Genetic Analysis. Genes 11(9).
- Magerøy, J.H. & Larsen, B.M. 2018. Elvemusling i Hammerbekken, Aust-Agder. Status med henblikk på tilstand og utsetting av juvenil elvemusling. NINA Rapport 1563.
- Magerøy, J.H. & Larsen, B.M. 2020. 4 Skorgeelva. S. 37-50 i: Larsen, B.M. & Magerøy, J.H. 2020. Overvåking av elvemusling i Norge. Årsrapport for 2019. NINA Rapport 1837.
- Magerøy, J.H., Wacker, S., Foldvik, A. & Larsen, B.M. 2020. Elvemuslingens leveområde. Hvilke landskaps- og habitatvariabler påvirker utbredelse, tetthet og rekruttering hos elvemusling? NINA Rapport 1744.
- Magerøy, J.H., Larsen, B.M., Wacker, S. & Karlsson, S. 2020. Elvemusling i Vegårvassdraget (Stor-elva og Lilleelv), Aust-Agder. En lokal ørretmusling og en innført laksemusling? NINA Rapport 1702.

- Magerøy, J.H. 2021. Har utsetting av ørret infestert med elvemuslinglarver bidratt til etablering av nye muslingbestander i Oslo og Akershus? Bruk av DNA-analyser til å svare på spørsmålet. NINA Prosjektnotat 251.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press.
- Österling, E.M. & Söderberg, H. 2015. Sea-trout habitat fragmentation affects threatened freshwater pearl mussel. *Biological Conservation* 186: 197-203.
- Paradis, E. 2018. Analysis of haplotype networks: The randomized minimum spanning tree method. *Methods in Ecology and Evolution* 9(5): 1308-1317.
- Persson, U. & Enge, E. 1992. Tetthetsregistreringer av laks og aure i Rogalandsvassdrag. 1991. . Fylkesmannen i Rogaland, Miljøvernavdelingen, Miljørapport nr. 3-1992.
- Plesnar-Bielak, A., Skrzynecka, A.M., Prokop, Z.M. & Radwan, J. 2012. Mating system affects population performance and extinction risk under environmental challenge. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 279(1747): 4661-4667.
- R Development Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reed, D.H. & Frankham, R. 2003. Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17(1): 230-237.
- Söderberg, H. 1998. Undersökningstyp. Övervakning av flodpärlmusla. Del III i: Eriksson, M.O.G., Henrikson, L. & Söderberg, H. (red.). 1998. Flodpärlmuslan i Sverige. Naturvårdsverket Rapport 4887.
- Wacker, S., Larsen, B.M., Jakobsen, P.J. & Karlsson, S. 2018. High levels of multiple paternity in a spermcast mating freshwater mussel. *Ecology & Evolution* 00: 1-9.
- Wacker, S., Larsen, B.M., Jakobsen, P.J. & Karlsson, S. 2019. Multiple paternity promotes genetic diversity in captive breeding of a freshwater mussel. *Global Ecology and Conservation* 17: e00564.
- Wacker, S., Larsen, B.M., Karlsson, S. & Hindar, K. 2019. Host specificity drives genetic structure in a freshwater mussel. *Scientific Reports* 9.
- Winter, D.J. 2012. MMOD: an R library for the calculation of population differentiation statistics. *Molecular Ecology Resources* 12(6): 1158-1160.
- Österling, M., Lopes-Lima, M., Froufe, E., Hadzihalilovic, A.H. & Arvidsson, B. 2020. The genetic diversity and differentiation of mussels with complex life cycles and relations to host fish migratory traits and densities. *Scientific Reports* 10.

6 Vedlegg

Tabell 6.1. Oppsummert statistikk fra fjorten mikrosatellitt-markører fra 76 elvemuslingbestander (fra 69 lokaliteter) med ørret (T) eller laks som vert (S) eller ørret (TS) eller laks (ST) som sannsynlig vert. N er antall undersøkte muslinger, A er gjennomsnittlig observert antall ulike alleler, AR er gjennomsnittlig allelrikdom (allelic richness) basert på femten diploide individer, He er gjennomsnittlig forventet heterozygositet, Ho er gjennomsnittlig observert heterozygositet, MLG er antall unike genotyper F_{IS} er grad av innavl.

Nr	Bestand	Vert	Fylke	N	AR	A	He	Ho	MLG	F_{IS}
1	Hammerbekken	T	Agde	59	1.6	2.2	0.077	0.054	21	0.303
2	Storelva	S	Agde	29	6.4	7.8	0.612	0.616	29	0.000
3	Vassbotnbekken	TS	Agde	30	1.5	1.6	0.091	0.029	15	0.776
4	Ereviksbekken	T	Roga	48	3.5	4.1	0.471	0.499	48	-0.037
5	Figgjo_L	S	Roga	30	5.7	6.7	0.570	0.561	30	0.018
6	Frøylandsbekken	TS	Roga	30	4.1	5.1	0.392	0.386	30	0.044
7	Håelva_L	S	Roga	30	6.9	8.7	0.615	0.614	30	0.002
8	Lerangsbekken	T	Roga	26	3.5	4.1	0.372	0.346	26	0.087
9	Ogna (Rogaland)	S	Roga	30	6.3	7.6	0.616	0.564	30	0.101
10	Røyrvikelva	T	Roga	24	1.1	1.1	0.009	0.003	3	0.500
11	Steinslandselva	ST	Roga	60	5.4	6.6	0.592	0.585	60	0.048
12	Svilandselva	T	Roga	30	1.1	1.1	0.005	0.005	2	-0.018
13	Svinesbekken	T	Roga	28	2.5	2.6	0.412	0.425	28	0.056
14	Bergselva	S	VeTe	28	6.3	7.3	0.600	0.599	28	0.040
15	Skorgeelva	T	VeTe	30	4.8	5.4	0.545	0.543	30	0.012
16	Akerselva	T	Oslo	30	2.9	3.4	0.288	0.274	30	0.038
17	Gjørjabekken	T	Oslo	30	2.8	3.1	0.300	0.244	30	0.169
18	Movannsbekken	T	Oslo	50	1.6	1.9	0.134	0.057	30	0.445
19	Skarselva	T	Oslo	29	2.0	2.1	0.165	0.032	17	0.834
20	Sørkedalselva	T	Oslo	60	2.9	3.8	0.285	0.255	60	0.079
21	Askerelva	T	Vike	32	1.5	1.7	0.089	0.045	14	0.433
22	Bingselva	T	Vike	30	1.4	1.6	0.081	0.019	10	0.642
23	Enningdalselva_L	S	Vike	30	6.3	7.6	0.596	0.583	30	0.012
24	Enningdalselva_Ø	T	Vike	27	1.9	2.3	0.092	0.029	9	0.644
25	Hobøelva	T	Vike	59	5.2	6.4	0.557	0.547	59	0.022
26	Hoenselva	T	Vike	29	1.5	1.7	0.134	0.081	21	0.406
27	Kampåa	T	Vike	57	1.3	1.6	0.043	0.016	12	0.284
28	Lomma_SØ	T	Vike	18	1.1	1.1	0.007	0.000	2	1.000
29	Lomma_Ø	T	Vike	30	1.2	1.3	0.021	0.002	5	0.750
30	Mosjøbekken	T	Vike	75	2.7	3.4	0.296	0.256	74	0.152
31	Tunnsjøbekken	T	Vike	58	3.0	3.9	0.312	0.312	58	-0.002
32	Døsjaelva	TS	Vest	53	2.9	3.4	0.386	0.379	53	0.107
33	Storelva (Erviksvatnet)	S	Vest	66	6.4	9.0	0.607	0.604	66	-0.010
34	Fossåa_SØ	TS	Vest	15	3.0	3.0	0.329	0.257	15	0.261
35	Fossåa_Ø	TS	Vest	15	3.4	3.4	0.368	0.405	15	-0.074
36	Haukåselva	T	Vest	83	3.9	5.1	0.515	0.503	83	0.026
37	Hopselva	T	Vest	23	2.9	3.1	0.408	0.415	23	0.005

Nr	Bestand	Vert	Fylke	N	AR	A	He	Ho	MLG	F _{is}
38	Kvernavikselvo	T	Vest	25	1.2	1.2	0.043	0.006	5	0.623
39	Loneelva	S	Vest	40	5.8	7.8	0.551	0.509	40	0.129
40	Nytingneselva	T	Vest	62	1.3	1.4	0.097	0.120	21	-0.191
41	Oselva	S	Vest	30	6.2	7.7	0.574	0.550	30	0.066
42	Skjelåna, Sam- nanger_SØ	T	Vest	26	2.9	3.1	0.470	0.533	26	-0.128
43	Skjelåna, Sam- nanger_Ø	T	Vest	30	3.3	3.6	0.466	0.460	30	0.029
44	Sundfjordelva	TS	Vest	54	2.2	2.4	0.255	0.101	43	0.488
45	Svenheimselva	T	Vest	26	3.1	3.2	0.388	0.406	26	-0.043
46	Åreidelva	T	Vest	28	1.1	1.1	0.007	0.008	6	-0.025
47	Begna	T	Innl	30	1.9	2.2	0.137	0.012	9	0.823
48	Finnsrudelva	T	Innl	60	1.5	1.6	0.077	0.018	20	0.792
49	Gjerda	T	Innl	30	1.5	1.6	0.088	0.048	14	0.450
50	Hunnselva	T	Innl	30	1.3	1.4	0.056	0.012	8	0.655
51	Røgden	T	Innl	30	1.5	1.7	0.119	0.040	17	0.521
52	Aureelva	S	Møre	30	6.4	7.6	0.604	0.564	30	0.066
53	Osenvassdraget	S	Møre	31	5.8	7.1	0.587	0.581	31	0.025
54	Rugga	S	Møre	39	6.2	7.8	0.600	0.588	39	0.027
55	Åheimselva	ST	Møre	60	6.3	8.9	0.605	0.576	60	0.049
56	Aursunda_L	S	Trøn	23	6.5	7.3	0.591	0.601	23	0.007
57	Aursunda_Ø	T	Trøn	28	2.0	2.3	0.201	0.031	10	0.777
58	Bekk i Nufsfjord	T	Trøn	30	3.0	3.2	0.401	0.386	30	0.026
59	Borråselva	T	Trøn	30	2.8	3.4	0.400	0.369	30	0.081
60	Drakstelva	T	Trøn	30	2.6	2.9	0.397	0.419	30	-0.057
61	Mellingelva	T	Trøn	29	3.6	4.1	0.400	0.421	29	0.034
62	Mossa	ST	Trøn	28	6.4	7.5	0.604	0.596	28	0.037
63	Ogna_L	S	Trøn	35	6.7	8.4	0.651	0.610	35	0.069
64	Ogna_Ø	T	Trøn	15	1.3	1.3	0.072	0.000	6	1.000
65	Oldelva	T	Trøn	30	3.7	4.3	0.449	0.430	30	0.078
66	Sagelva	T	Trøn	30	1.4	1.5	0.063	0.033	11	0.383
67	Seterbekken	T	Trøn	30	2.9	3.1	0.391	0.415	30	-0.044
68	Slørdalselva	ST	Trøn	52	6.1	8.4	0.570	0.580	52	-0.010
69	Utvikelva	T	Trøn	84	3.4	4.4	0.493	0.492	84	0.005
70	Åstelva_L	S	Trøn	30	6.3	7.6	0.585	0.590	30	0.008
71	Fusta	S	Nord	31	6.5	8.1	0.603	0.599	31	0.011
72	Hestadelva	T	Nord	28	2.1	2.4	0.200	0.214	28	-0.058
73	Åelva	S	Nord	30	6.8	8.4	0.594	0.583	30	0.042
74	Karpelva_L	S	Trom	24	6.5	7.5	0.607	0.609	24	0.038
75	Karpelva_Ø	T	Trom	32	4.8	5.8	0.553	0.547	32	0.034
76	Skjellbekken	T	Trom	19	4.8	4.9	0.540	0.580	19	-0.046

Tabell 6.2. Ørretmuslingbestander med forekomst av sjøørret og mulig forekomst av sjøørret som potensiell vert på strekningen der DNA-prøvene er samlet inn og stikkord om grunnlag for inndeling.

Nr	Bestand	Sjøørret	Kommentar
1	Hammerbekken	Ja	Ingen vandringshindre (pers. obs. JHM). Anadrom fisk påvist i hele utbredelsesområdet (Larsen 2007).
4	Ereviksbekken	Ja	Mindre vandringshindre (pers. obs. JHM). Anadrom fisk påvist ovenfor disse (Larsen & Berger 2005).
8	Lerangsbekken	Ja	Mindre vandringshindre (pers. obs. JHM). Anadrom fisk påvist ovenfor disse (Persson & Enge 1992).
40	Nyttingneselva	Ja	Ingen vandringshindre (Kålås 2017) (pers. obs., SK).
42	Skjelåna,	Ja	Ingen vandringshindre i nedre del av utbredelsesområdet (Kålås 2020) (pers. obs. SK).
37	Samnanger_SØ	Ja	Ingen vandringshindre, og anadrom fisk påvist innenfor hele utbredelsesområdet (Hellen & Kålås 2007) (pers. obs., SK).
65	Hopselva	Ja	Ingen vandringshindre i nedre del, og anadrom fisk påvist i nåværende utbredelsesområde (Larsen 2019).
3	Oldelva	Mulig	Ingen vandringshindre i nedre del av utbredelsesområdet (pers. obs. JHM).
13	Vassbotnbekken	Mulig	Ingen egentlige vandringshindre, men bratt stigning og stor stein gjør oppgang vanskelig. Bekken «forsvinner» i ura (pers. obs. BML).
15	Svinesbekken	Mulig	Anadrom fisk påvist i store deler av utbredelsesområdet (Magerøy & Larsen 2020).
28	Skorgeelva	Mulig	Denne delen av utbredelsesområdet (Magerøy 2021) ligger i anadrom sone (Lamberg & Strand 2019).
34	Lomma_SØ	Mulig	Flere vandringshindre i utbredelsesområdet (pers. obs. SK). Anadrom fisk påvist ovenfor det nederste (Kålås 2021).
36	Fossåa	Mulig	Haukåselva var sannsynligvis opprinnelig anadrom, men ble demmet opp i 1889 (Johnsen et al. 2018).
38	Haukåselva	Mulig	Ingen større vandringshinder innenfor utbredelsesområdet (pers. obs., SK). Anadrom oppgang er antatt (Kålås 2021)
44	Kvernavikselvo	Mulig	Opprinnelig anadrom, men demmet opp ca. 1900 (H.J. Sundfjord pers. med. i Kålås 2019).
46	Sundfjordelva	Mulig	Ingen større vandringshinder innenfor utbredelsesområdet (pers. obs., SK). Anadrom oppgang er antatt (Kålås 2020)
58	Åreidelva	Mulig	Opprinnelig anadrom, men kulvert hindrer oppgang av sjøørret (pers. obs. BML).
72	Bekk i Nufsfjord	Mulig	Vandringshinder i nedre del av utbredelsesområdet. Anadrom fisk bare sporadisk påvist ovenfor dette (Larsen & Bjerland 2012).
	Hestadelva		

Norsk institutt for naturforskning, NINA, er en uavhengig stiftelse som forsker på natur og samspillet natur–samfunn.

NINA ble etablert i 1988. Hovedkontoret er i Trondheim, med avdelingskontorer i Tromsø, Lillehammer, Bergen og Oslo. I tillegg driver NINA Sæterfjellet avlsstasjon for fjellrev på Oppdal, og forskningsstasjonen for vill laksefisk på Ims i Rogaland.

NINAs virksomhet omfatter både forskning og utredning, miljøovervåking, rådgivning og evaluering. NINA har stor bredde i kompetanse og erfaring med både naturvitere og samfunnsvitere i staben. Vi har kunnskap om artene, naturtypene, samfunnets bruk av naturen og sammenhenger med de store drivkreftene i naturen.

ISSN:1504-3312
ISBN: 978-82-426-4773-3

Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Torgarden, 7485 Trondheim

Besøks-/leveringsadresse: Høgskoleringen 9, 7034 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00, Telefaks: 73 80 14 01

E-post: firmapost@nina.no

Organisasjonsnummer 9500 37 687

<http://www.nina.no>



Samarbeid og kunnskap for framtidens miljøløsninger