



Aqua reports 2023:12

## **Fem års DNA-analys av avelsfisk**

– kompensationsodlad lax och havsöring från åtta älvar

Linda Söderberg, Stefan Palm, Caroline Ek, Johan Östergren



Sveriges lantbruksuniversitet  
Swedish University of Agricultural Sciences

Institutionen för akvatiska resurser

# Fem års DNA-analys av avelsfisk - kompensationsodlad lax och havsöring från åtta älvar

Linda Söderberg, <https://orcid.org/0009-0003-6075-4568>, Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för akvatiska resurser

Stefan Palm, <https://orcid.org/0000-0002-9890-8265>, Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för akvatiska resurser

Caroline Ek, <https://orcid.org/0000-0002-4001-0997>, Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för akvatiska resurser

Johan Östergren, <https://orcid.org/0000-0002-7585-7629>, Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för akvatiska resurser

## Rapportens innehåll har granskats av:

Johan Dannewitz, Sveriges lantbruksuniversitet (SLU), Institutionen för akvatiska resurser  
Lovisa Wennerström, Sveriges lantbruksuniversitet (SLU), Institutionen för akvatiska resurser

**Finansiär:** Vattenfall, Fortum, Statkraft, Ljungans vattenregleringsföretag, Ångermanälvens vattenregleringsföretag, SLU.

Rapporten har tagits fram på uppdrag av Vattenfall, Ljungans vattenregleringsföretag, Fortum, Statkraft, Ångermanälvens vattenregleringsföretag, SLU. Rapportförfattarna ansvarar för innehållet och slutsatserna i rapporten. Rapportens innehåll innebär inte något ställningstagande från uppdragsgivarens sida.

**Publikationsansvarig:** Noël Holmgren, Sveriges lantbruksuniversitet (SLU), Institutionen för akvatiska resurser  
**Redaktör:** Stefan Larsson, Sveriges lantbruksuniversitet (SLU), Institutionen för akvatiska resurser  
**Utgivare:** Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för akvatiska resurser  
**Utgivningsår:** 2023  
**Utgivningsort:** Uppsala  
**Illustration framsida:** Rom som blir befruktad i Bergeforsens odling, Indalsälven, Foto: L. Söderberg  
**Upphovsrätt:** Alla bilder används med upphovspersonens tillstånd.  
**Serietitel:** Aqua reports  
**Delnummer i serien:** 2023:12  
**ISBN (elektronisk version):** 978-91-8046-681-3  
**DOI:** <https://doi.org/10.54612/a.1tnjl9jc1a>  
**Nyckelord:** genetik, släktskap, föräldraskapsbestämning, fiskodling, utsättning  
**Rekommenderad citering:** Söderberg m.fl. (2023). Titel. Aqua reports 2023:12. Uppsala: Sveriges lantbruksuniversitet. <https://doi.org/10.54612/a.1tnjl9jc1a>

## Sammanfattning

För att kompensera för kraftigt minskad naturlig reproduktion orsakad av vattenkraftsutbyggnad sker odling och utsättning av betydande mängder lax och havsöring i ett flertal av våra större vattendrag. Varje år tas nya avelsfiskar in för kramning (*sea ranching*). I Sverige ska all kompensationsodlad utsatt fisk vara fettfeneklippt. Tidigare märktes även en andel av lax- och havsöringsungarna (smolten) med yttre så kallade Carlinmärken, där inrapporterade återfynd har använts för olika studier och uppföljningar. Av flera olika anledningar har dock dessa märkningar i princip upphört. Som ett alternativ till yttre märkning har molekylärgenetiska analyser av återvändande avelsfisk börjat användas för att samla in information om de kompensationsodlade lax- och havsöringsstammarna. Genom att dra nytta av det faktum att samtliga individer bär på en unik genuppsättning, går det att baserat på data från återkommande DNA-analyser av avelsfisk göra diverse uppföljningar av odlingsverksamheten. De första DNA-analyserna genomfördes 2014. Därefter har antalet stammar som omfattas av analyserna gradvis ökat. Resultat från DNA-analyser av lax och havsöring erhållna till och med aveln 2018 har presenterats tidigare (Söderberg m.fl. 2019). I denna rapport ges en uppdaterad sammanställning av slutsatser och erfarenheter baserad på fortsatta analyser (t.o.m. aveln 2022) av totalt sju lax- och sex havsöringsstammar.

Samtliga de undersökta lax- och havsöringsstammarna uppvisade jämförelsevis hög genetisk variationsgrad, vilket kan förklaras av att det genom åren ingått inslag av älvsfrämmande individer bland de kramade avelsfiskarna. För lax i Skellefteälven observerades dock en signifikant minskad variationsgrad (färre anlagsvarianter) från 2014 till 2022 vilken kan återspegla en relativt hög förekomst av sterila hanar i kombination med att man relativt nyligen övergått till att para en hona med endast en hane. Under samma tidsperiod uppvisade laxen i Ljusnan tecken på ökad genetisk variationsgrad, vilket sammanfaller med en kraftigt ökad andel identifierad älvsfrämmande avelsfisk (från 3-4 % 2014-2015 till drygt 50 % 2022, en extremt hög nivå). Med undantag för Ljusnan varierade den genomsnittliga andelen älvsfrämmande lax mellan 0,3 och 3,3 %. Även för havsöring var andelen älvsfrämmande avelsfisk identifierad via DNA låg och utan något exempel på en större förändring över tid. Hos båda arterna härstammade de flesta älvsfrämmande avelsfiskarna från geografiskt mer närliggande älvar.

Hittills (t.o.m. 2022) har ca 25 % av de DNA-analyserade avelslaxarna identifierade föräldrar från tidigare år, där Skellefteälven och Lagan dominerar tack vare längst tidsserier. Inom några år förväntas föräldrar till samtliga odlade individer från de sju laxstammar som ingår i projektet att kunna identifieras. För havsöring, som analyserats under kortare tid, är andelen med identifierade föräldrar hittills endast 8 %. Även för denna art förväntas en snabbt ökande andel avelsfisk med identifierade föräldrar under de kommande åren. Andelen identifierade helsyskon som råkat bli parade med varandra varierade mellan noll och några få procent per år och stam, med tendens till något högre andelar hos havsöring jämfört med lax.

Avslutningsvis ges några exempel där DNA-baserade föräldraskapsbestämningar (för lax) använts som utgångspunkt för storleksjämförelser av hanar och honor med olika antal år i havet, ursprungsidentifieringar av kustfångade odlade individer, konstruktion av stamträd (*pedigree*) samt beräkningar av genetiskt effektiv populationsstorlek ( $N_e$ ). Baserat på antal återvändande avkommor per kramad förälder beräknades  $N_e$  för lax i Skellefteälven och Lagan till omkring 200 respektive 320 (per generation), vilket understiger det långsiktiga mål om  $N_e \geq 500$  som ofta refereras till i genetiska bevarandesammanhang. För att erhålla ökade effektiva populationsstorlekar krävs sannolikt fler avelslaxar i kombination med åtgärder som syftar till att ge en minskad variation i antalet avkommor per förälder.

## Summary

To compensate for reduced natural reproduction caused by hydropower development, hatchery rearing and stocking of significant quantities of salmon and anadromous brown trout (sea trout) smolts occur in several large Swedish rivers. New returning spawners are collected and used as brood stock each year (i.e. sea ranching) and all of the stocked smolts must have their adipose fins clipped. Earlier, released smolts were marked with external Carlin tags and the reported recoveries of these were utilised for various studies and follow-ups. However, for various reasons, these tagging programs have ceased. As an alternative to external marking, molecular genetic analyses of returning fish can be used to collect information about the compensatory reared stocks. As each individual carries a unique set of DNA it is possible, based on data from recurring genetic analyses of brood stock individuals, to conduct various follow-ups on the hatchery activities and reared stocks. The first DNA analyses were conducted in 2014 and since then the number of stocks covered by the analyses has gradually increased. Results from DNA analyses of salmon and sea trout obtained up to the breeding season of 2018 have been previously presented (Söderberg et al., 2019). This report provides an updated compilation of conclusions and observations based on ongoing analyses (up to the breeding season of 2022) of a total of seven salmon and six sea trout stocks.

All examined salmon and sea trout stocks exhibited a relatively high degree of genetic variation, possibly indicating recurrent inclusion of non-local spawners (strayers). However, a significant decrease in the level of genetic variation (fewer allelic variants) was observed for salmon in the River Skellefteälven from 2014 to 2022. This could reflect a relatively high occurrence of sterile males in combination with a recent shift to the pairing of one female with only one male. During the same period, salmon in the River Ljusnan showed signs of increased genetic variation, coinciding with a significant increase in the proportion of strayers (from 3-4% in 2014-2015 to over 50% in 2022, an extremely high level). Except for Ljusnan, the average proportion of non-local salmon ranged from 0.3% to 3.3%. Similarly, for sea trout, the proportion of non-local breeding fish identified via DNA was low, with no significant changes over time. In both species, most non-local breeding fish originated from geographically closer rivers.

So far (up to 2022), approximately 25% of the DNA-analysed salmon had parents identified from previous years' analyses, with Rivers Skellefteälven and Lagan dominating due to longer time series. In a few years, the parents of all of the cultivated individuals from the seven salmon stocks included in the project may be identified. For sea trout, which has been analysed for a shorter period, the proportion with identified parents is only 8%. However, a rapidly increasing proportion of breeding fish with identified parents is expected also for this species in the coming years, as the number of years the brood stock have analysed increases. The proportion of identified full siblings accidentally paired with each other varied between zero and a few percent per year and stock, with a tendency for slightly higher proportions in sea trout compared to salmon.

Finally, examples are presented where DNA-based parentage identifications (for salmon) have been used as a basis for the size comparisons of males and females with different numbers of years at sea, identification of river origin for hatchery-reared individuals caught in the coastal fishery, construction of pedigrees and calculations of effective genetic population size per generation ( $N_e$ ). Based on the number of returning offspring per spawned parent,  $N_e$  for salmon in Rivers Skellefteälven and Lagan was estimated to around 200 and 320 respectively, falling below the long-term goal of  $N_e \geq 500$  often referred to in genetic conservation contexts. To achieve increased effective population sizes, additional spawners likely will be needed in combination with measures aimed at reducing variation in the number of returning offspring per parent.

# Innehållsförteckning

<b>1. Introduktion och bakgrund.....</b>	<b>6</b>
<b>2. Material och metoder .....</b>	<b>10</b>
2.1. Analyserat material .....	10
2.2. Laborativa analyser .....	11
2.3. Statistiska analyser.....	12
2.3.1. Genetisk variation .....	12
2.3.2. Identifiering av helsyskongrupper .....	13
2.3.3. Ursprungsanalys – älvsegen/älvsfrämmande avelsfisk.....	13
2.3.4. DNA-baserad föräldraskapsbestämning.....	14
<b>3. Resultat och diskussion .....</b>	<b>16</b>
3.1. Genetisk variation .....	16
3.1.1. Lax .....	16
3.1.2. Havsöring.....	19
3.2. Identifiering av helsyskon .....	22
3.3. Ursprungsanalys – älvsegen/-främmande avelsfisk.....	23
3.3.1. Lax .....	23
3.3.2. Havsöring.....	28
3.4. DNA-baserade föräldraskapsbestämningar .....	31
3.4.1. Tillämpningar efter föräldraskapsbestämning.....	33
<b>4. Avslutande kommentar .....</b>	<b>41</b>
<b>5. Tack.....</b>	<b>42</b>
<b>Referenser.....</b>	<b>43</b>
<b>Bilaga 1.....</b>	<b>46</b>

# 1. Introduktion och bakgrund

Under 1900-talet har antalet vattendrag med vilda lax- och havsöringsbestånd minskat kraftigt på grund av försämrade vattenkvalitet och mänskliga aktiviteter som timmerflottning, omfattande fiske och inte minst vattenkraftsutbyggnad. Exempelvis fanns ursprungligen 80-120 laxvattendrag i länderna kring Östersjön (IBSFC & HELCOM 1999; Verspoor m.fl. 2007) medan det idag endast finns 27 vattendrag med vild östersjölax, varav 16 i Sverige (ICES 2021).

För att kompensera fisket för den minskade reproduktion som orsakats av vattenkraftsutbyggnaden sker sedan 1950-60-talet odling och utsättning av lax- och havsöringsmolt i sju utbyggda svenska älvar i Bottniska viken (Dalälven till Luleälven; Figur 2). Sådan ”kompensationsodling” av lax och/eller öring sker även i två vattendrag på västkusten (Lagan, Göta älv) samt i några av våra större sjöar (t.ex. Vänern och Siljan).

Inom den svenska kompensationsodlingen dominerar så kallad ”sea ranching” vilket innebär att man årligen infångar och kramar nya avelsfiskar efter att dessa återvänt efter ett eller flera års tillväxt i havet/sjön (se t.ex. Figur 1). I några fall (främst insjööring) används dock föräldrafiskar från landbaserade avelsbestånd.



Figur 1. En lax som hoppar utanför kraftverkets avelsfiske i Dalälven.

Foto: D. Philpott

För att effektivisera kompensationsodlingen och utvärdera dess effekter fanns under flera årtionden (1950-2010-tal) ett omfattande märkningsprogram där en liten andel av de årliga frisläppta odlade smolten i respektive älv var märkta med så kallade Carlinmärken, vilka fästs strax under ryggen. Det har även till mindre del skett märkning av vild lax och öring. Yttre fiskmärken (t.ex. Carlinmärken) har fördelen att de är synliga och ger detaljerad information om var och när den aktuella individen märkts och satts ut. Metoden kräver dock ett fungerande återrapporteringsystem samt att stora mängder fisk märks för att man ska kunna erhålla tillräckligt med information. Data erhållna via Carlinmärkning har gett värdefull information om exempelvis vandringsmönster, tillväxt och naturlig överlevnad, samt svarat på frågor om var och i vilken grad olika bestånd påverkats av fiske (t.ex. Carlin 1958, 1969; Degerman m.fl. 2012; Whitlock m.fl. 2017).

Sedan 2000-talets inledning har Carlinmärkningarna dock minskat kraftigt i Sverige och andra länder kring Östersjön, och idag är antalet märkta lax- och havsörings-smolt försumbar jämfört med tidigare. En huvudsaklig anledning till denna gradvisa utfasning av det tidigare märkningsprogrammet är att antalet och andelen återrapporterade fiskar har sjunkit kraftigt. Utvecklingen antas bero på en kombination av en ökad naturlig havsdödlighet, ett kraftigt minskat yrkesmässigt havsfiske samt minskande rapporteringsvilja. Forskning har dessutom visat att Carlinmärken kan påverka den märkta fisken negativt genom yttre skador och sänkt överlevnad (Palm m.fl. 2018).

Ett alternativ till yttre (som Carlinmärken) eller inre fiskmärken (t.ex. PIT, *Passive Integrated Transponder*) är att utnyttja det faktum att alla individer bär på en unik genuppsättning och därmed kan sägas vara ”genetiskt märkta” från födseln. Givet att man konsekvent samlar in och DNA-analyserar vävnadsprov (t.ex. fjäll eller en fenbit) från avelsfisk kan man tre till fem år senare med hög säkerhet identifiera föräldrarna till den återvändande avkomman (Palm & Söderberg 2017). Baserat på denna form av återkommande genetiska analyser kan man även identifiera älvsfrämmande individer (”felvandrare”) samt skatta avelsfiskarnas inbördes släktskap och exempelvis undvika parningar mellan helsyskon vars avkomma har särskilt hög inavelsgrad. Att med DNA-analys kartlägga och övervaka de kompensationsodlade bestånden ligger också i linje med kraftbolagens numera uttalade ambition att, utöver ålagd produktion av smolt för utsättning, även värna de odlade lax och havsöringsstammarnas genetiska variation och särart (Östergren m.fl., under tryckning).

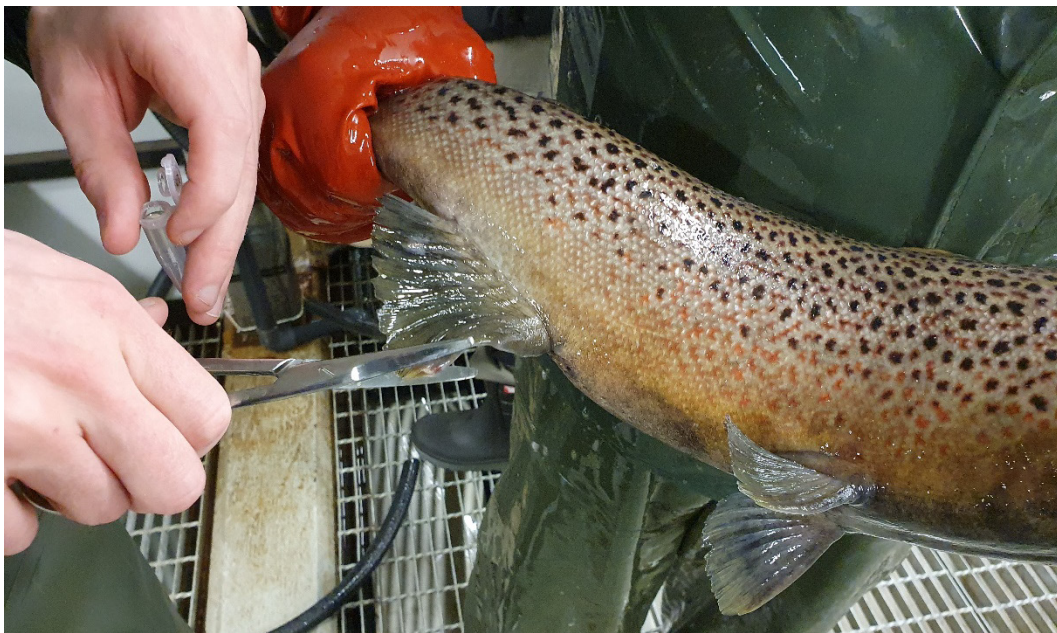


Figur 2. Anläggningar med kompensationsodling av lax och öring i Sverige. I denna rapport presenteras resultat baserade på genetik analys av avelsfisk från Laholm (Lagan), Fiskeriförsöksstationen och Västanå (Dalälven), Ljusne-strömmar (Ljusnan), Bergeforsen (Indalsälven), Forsmo (Ångermanälven), Långsele (lax och havsöring från Ångermanälven samt havsöring från Ljungan), Kvistforsen (Skellefteälven) samt Heden (Luleälven). Se även Tabell 1.



Sedan 2014 har genetiska analyser av avelsfisk från kompensationsodling utförts vid Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (SLU Aqua). Initialt omfattades endast ett fåtal laxstammar (Skellefteälven och Ljusnan följda av Lagan), men sedan 2017 har antalet analyserade populationer av både lax och havsöring ökat. Idag ingår totalt sju lax- och sex havsöringsstammar i den genetiska uppföljningen. En sammanfattning av resultat som hade erhållits vid analyser av avelsfiskar fram till och med 2018 presenterades av Söderberg m.fl. (2019). Därefter finns kortare årsrapporter (PM) vilka främst har fokuserat på resultat för det allra senaste årets analyserade avelsfisk (Söderberg & Palm 2023 med referenser).

Syftet med denna redovisning över arbetet med ”genetisk märkning” under perioden 2018-2022 är att ge en uppdaterad sammanfattning av verksamheten och resultaten så här långt. Till skillnad mot årsrapporterna, vilka omfattat relativt detaljerade resultat för enskilda odlingar och individer, ligger primärt fokus i denna rapport på mer övergripande erfarenheter och resultat. Vi ger även ett antal exempel på tillämpningar och frågeställningar som är möjliga att belysa efter att genetiska data samlats in från samma population under flera år.



*Figur 3. Ett vävnadsprov tas från en avelsöring i Heden, Luleälven.*

## 2. Material och metoder

### 2.1. Analyserat material

Genetisk analys av odlade lax- och/eller havsöringsstammar har hittills utförts i åtta svenska älvar (Figur 2). Eftersom utsättningskyldigheterna som anger antalet smolt som årligen ska sättas ut varierar mellan älvar och stammar (FUG 2019) skiljer sig antalet kramade och analyserade lekfiskar per älv och år (Tabell 1). Även tillgången på avelsfisk kan utgöra en anledning till att antalet analyserade individer varierat över tid.

Lekfisk (lax och havsöring) samlas in under sommaren och hösten. Den blivande avelsfisken hålls i bassänger till dess kramningen äger rum i mitten av oktober till början av december. I samband med kramningen (Figur 4) förs ett avelsprotokoll som anger vilken fisk som parats med vilken. Vidare noteras individdata som kön, eventuell intakt fettfena, vikt (kg) och i vissa fall längd (cm). På några odlingar använder man genomgående fettfeneklipt avelsfisk, medan man på andra odlingar ibland inkluderar en mindre andel oklippta individer som fångats i avelsfisket.

Vävnad för DNA-analys har bestått av fjäll- eller fenprov (Figur 3). I Dalälven tas ett fjällprov redan när fisken fångas. Eftersom individerna även märks med PIT-märken i samband med fångsten vet man senare vilken fisk som är vilken. I övriga älvar tas ett fenklipp i samband med kramningen. Fenklippet bevaras i 70 - 95 % etanol fram till genetisk analys.

För vissa statistiska analyser har även genetiska data för odlad lax från Umeälven 2012 (smolt) samt odlad havsöring från Ljusnan 2017 och Umeälven 2020 (avelsfisk) använts som referensprov. De två förstnämnda proven har analyserats inom andra projekt, medan genetiska data för avelshavsöring från Umeälven har genererats inom detta projekt.



*Figur 4. Kramad rom vid befruktning vid odlingen i Bergeforsen, Indalsälven.*

## 2.2. Laborativa analyser

Genetisk variation har studerats med hjälp av högvariabla så kallade mikrosatellitmarkörer. Lax och havsöring har analyserats separat med olika uppsättningar av markörer (18 för lax och 16 för havsöring; Söderberg m.fl. 2019). I korthet har DNA extraherats enligt Walsh m.fl. (1991) följt av PCR-analyser (två så kallade multiplex-reaktioner per art) och avslutande fragmentanalys (ABI 3500). Resultaten har visualiserats och tolkats med programmet GENEMAPPER Software5 (Chatterji & Patcher 2006).

Tabell 1. Antal analyserade avelsfiskar (lax och havsöring). Enstaka fall av arthybrider (mellan lax och havsöring) är inte medräknade.

Vattendrag	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	Total
<i>Lax</i>										
Lagan			118*	120	128	129	132	110	86	823
Dalälven				191	235	208	226	189	208	1257
Ljusnan	185	178				160*	117*	158	180	978
Indalsälven					200	199	200	200	192	991
Ångermanälven				56	177	177	180	180	180	950
Skellefteälven	100	100	98	98	100	100	100	100	127*	923
Luleälven					435	362	230*	378*	378*	1783
<b>Totalt</b>	<b>285</b>	<b>278</b>	<b>216</b>	<b>465</b>	<b>1275</b>	<b>1335</b>	<b>1185</b>	<b>1315</b>	<b>1351</b>	<b>7705</b>
<i>Öring</i>										
Dalälven				91	92	101	126	164	98	672
Ljusnan				96						96
Ljungan					109	108	87	81	20	405
Indalsälven				44	76	100	90	89	63*	462
Ångermanälven				79*	99*	100	100	100	100	578
Umeälven							96			96
Skellefteälven				50*		70	70	80	78	348
Luleälven					112	108	102	160	136	618
<b>Totalt</b>				<b>360</b>	<b>488</b>	<b>587</b>	<b>671</b>	<b>674</b>	<b>495</b>	<b>3275</b>

## 2.3. Statistiska analyser

För alla individer där vävnadsprovet var av god kvalitet och genetiska data (genotyper) kunde erhållas utfördes ett antal olika statistiska analyser, vilka är beskrivna nedan.

### 2.3.1. Genetisk variation

Avvikelser från förväntade genotypproportioner, vilka bland annat kan bero på så kallade noll-alleler, analyserades med MICRO-CHECKER (Van Oosterhout m.fl. 2004). FSTAT 2.9.3.2 (Goudet 1995) användes för att erhålla statistiska skattningar av mängd genetisk variation hos laxen och havsöringen från respektive älv och år. Specifikt beräknades förväntad heterozygotigrad ( $H_E$ ) samt antalet anlagsvarianter (*allelic richness*,  $A_R$ ) som beräknas med hänsyn taget till skillnader i materialstorlek.

Genetiska likheter och skillnader mellan olika grupper av lax respektive havsöring illustrerades grafiskt med så kallade dendrogram (släktskapsträd) erhållna med POPTREE2 (Takezaki m.fl. 2010). Dendrogrammen var baserade på

parvisa genetiska distanser (Nei's Da) och konstruerades med den så kallade *neighbour-joining* metoden. Den statistiska tillförlitligheten för olika "noder" i träden utvärderades med hjälp av bootstrapping (1000 replikat).

### 2.3.2. Identifiering av helsyskongrupper

Eftersom mängden avelsfisk är relativt begränsad kan helsyskongrupper återfångas i avelsfisket. För att identifiera grupper av återvändande helsyskon bland avelsfiskarna från samma älv och år analyserades erhållna genetiska data med programmet COLONY 2.0.6.6 (Jones & Wang 2010). Sådan analys behövs för att identifiera eventuella helsyskonparningar, det vill säga när ett avelspar har råkat bestå av två helsyskon. Avkomma till helsyskon har särskilt hög inavelsgrad och bör inte sättas ut. Större grupper av helsyskon kan även påverka vissa statistiska analyser av genetiska rådata, varför man inför dessa kan behöva reducera antalet individer inom större sådana grupper (Waples m.fl. 2017; Östergren m.fl. 2020).

### 2.3.3. Ursprungsanalys – älvsegen/älvsfrämmande avelsfisk

De flesta laxfiskar återvänder till den älv där de är födda (eller utsatta), medan en mindre andel söker sig till ett annat vattendrag för lek (Scheer 1939). I vissa fall finns även exempel från märkningsstudier på att felvandrade individer senare vandrat vidare till sin hemälv. Ett inslag av enstaka älvfrämmande lekfiskar ("felvandrare") anses evolutionärt viktigt då de motverkar inavel och förlust av genetisk variation, samtidigt som det ger arten förmåga att kolonisera nya områden. Om andelen älvfrämmande lekfiskar blir onaturligt hög finns dock risk att den mottagande populationens genetiska särart försvagas.

För att analysera det mest troliga genetiska ursprunget för den infångade avelsfisken (d.v.s. om den återvänt hem eller kommer från en annan älv) användes programmet ONCOR (Kalinowski m.fl. 2008) samt genetiska referensdatabaser. Konditionella ursprungssannolikheter för varje enskild individ beräknades med "*individual assignment*" (IA). Individer med en statistik sannolikhet  $\geq 95\%$  ansågs ha ett säkerställt ursprung, medan individer med en sannolikhet  $< 95\%$  ansågs ha ett osäkert ursprung (via föräldraskapsbestämning kan man dock få reda på ursprunget för vissa av dessa fiskar, se nedan).

Inför tidigare årsrapporter har ursprunget för samtliga laxar och havsöringar (fenklippta och oklippta) från respektive år och älv i Östersjön analyserats med hjälp av referensdatabaser som endast omfattade svenska odlade stammar (18 respektive 16 markörer). De oklippta laxarna analyserades även med en större referensdatabas (17 markörer) som även omfattade svenska vilda populationer samt vilda och odlade laxstammar från övriga länder runt Östersjön. De oklippta öringarna analyserades mot en referensdatabas (10 markörer) som även inkluderade ett antal vilda populationer från vattendrag som mynnar längs svenska östkusten.

Inför denna rapport har samtliga laxar respektive havsöringar från alla år och älvar som mynnar i Östersjön analyserats sammanslaget med syftet att utvärdera ursprung med hjälp av en och samma referensdatabas. Motsvarande tillvägagångssätt har tillämpats för laxen från Lagan på västkusten. För östersjölox användes en referensdatabas med vild och odlad lax från hela östersjöområdet analyserade med 17 markörer (Whitlock m.fl. 2018; ICES 2021). Databasen har uppdaterats med genotypdata för avelsfisk från odlade svenska stammar kramade till och med 2022. För laxen fångad i Lagan användes istället en referensdatabas med genetiska data för vilda och odlade laxbestånd från svenska västkusten (18 markörer; Söderberg m.fl. 2020). Denna databas har nyligen kompletterats med data för Smedjeån, ett biflöde som mynnar i Lagans nedersta del (Söderberg & Palm 2023).

För de åtta svenska kompensationsodlade stammarna av havsöring i Östersjön (Figur 2) har en referensdatabas med 16 markörer byggts upp under arbetet med föreliggande projekt. Utöver dessa data finns genetisk information för 10 av markörerna från tidigare studier avseende ett antal vilda havsöringsbestånd längs svenska östersjökusten, från Torneälven i norr till Mörrumsån i söder (dock endast en andel av samtliga vilda havsöringspopulationer längs kusten). För ursprungsbestämning av den fettfeneklippta (odlade) havsöringen, vilken utgör en majoritet av individerna (96 %), användes i ett första steg den odlade referensdatabasen med samtliga 16 markörer. I ett andra steg användes den större referensdatabasen som omfattar både odlade och vilda populationer (10 markörer) för motsvarande analys av de totalt 115 havsöringarna med intakt fettfena.

#### 2.3.4. DNA-baserad föräldraskapsbestämning

När det gått tillräckligt många år (3-5 år) efter att genetiska analyser inletts i en älv kan man identifiera föräldrarna till den avelsfisk som vandrar upp i älven för lek. DNA-baserade föräldraskapsbestämningar, där genotyper för avkomma matchas mot potentiella föräldrars genotyper, har genomförts separat för lax och havsöring med programmet MYKISS (Kalinowski 2008). Utöver genetiska data för potentiella föräldrar och avkommor användes även information från de avelsprotokoll som upprättas vid odlingarna.

Vid analyserna med MYKISS har samtliga tidigare kramade avelsfiskar från olika älvar och år slagits samman, uppdelat på honor och hanar. En sådan sammanslagning av individer från ett stort antal populationer och år har visat sig vara möjlig då i princip samtliga föräldrar, oavsett ursprung, har unika genotyper (Palm & Söderberg 2017). De resultat avseende föräldraskapsbestämningar som presenteras i denna rapport är hämtade från tidigare årliga analyser (Söderberg m.fl. 2019; Söderberg & Palm 2020, 2022, 2023; Söderberg & Ek 2021), där antalet potentiella föräldrafiskar i analyserna har ökat successivt över tid. Upp till två avvikelser (*mis-matches*) mellan en avkomma och dess identifierade föräldrapar har

accepterats. Sådana avvikelser, vilka var ovanliga i materialet, kan till exempel bero på nymutationer, feltolkningar av data (*drop-outs*) eller så kallade noll-alleler, det vill säga anlagsvarianter med en mutation i den sekvens där PCR-primern binder (innebär att anlagsvarianten inte ”syns”, en sann heterozygot tolkas exempelvis som homozygot).

Hittills är det framförallt de odlade laxstammarna som har analyserats tillräckligt länge för att föräldrar ska kunna identifieras. Hos lax finns idag flera älvar där det går att identifiera föräldrar till en majoritet av avelsfisken. Baserat på resultat från föräldraskapsbestämningar kan ett antal olika analyser genomföras, varav en del har kunnat belysas med traditionell märkning. Exempelvis går det att undersöka fiskens ålder och storlek efter tiden i havet samt identifiera odlade individer med intakt fettfena (missade vid fettfeneklippning). Vidare kan exakta uppgifter erhållas om antalet älvsfrämmande individer som kramats, eftersom informationen omfattar samtliga avelsfiskar och inte endast en andel (som tidigare vid Carlinmärkning). Det går även att beräkna stammarnas genetiskt effektiva populationsstorlekar, genomföra föräldraskapsanalyser av odlad lax fångad ute i havet samt, på sikt, konstruera stamträd (individuella släktskapsträd/*pedigreer*) som kan användas som grund inom det framtida avelsarbetet. I nedanstående resultatredovisning ges ett antal exempel på nämnda användningsområden.



*Stirr i en kläckback i FFS, Dalälven, några har lite gulesäck kvar och några är simfärdiga.*

## 3. Resultat och diskussion

I detta avsnitt presenteras resultat baserade på mellan fem och nio års genetiska analyser av avelsfisk. Vidare förklaras och diskuteras dessa resultat. Totalt har 7 705 laxar och 3 275 havsöringar DNA-analyseras mellan 2014 och 2022 (Tabell 1). Enstaka prov av avelsfiskar utan vävnad (tomt rör/kuvert) samt identifierade arthybrider är inte medräknade. Varje år fanns några prov där DNA var av dålig kvalitet eller kontaminerat (DNA från mer än en individ); dessa bortfall har varierat mellan älvar, år och mellan de båda arterna.

### 3.1. Genetisk variation

#### 3.1.1. Lax

Årliga skattningar av förväntad heterozygotigrad ( $H_E$ ) och antal anlagsvarianter beräknat med hänsyn till materialstorlekar (*allelic richness*,  $A_R$ ) baserat på 18 markörer är illustrerade i Figur 5 och 6 (se även Bilaga 1). I Bilaga 1 presenteras även skattningar av  $F_{IS}$  som anger graden av avvikelser från de genotypproportioner som förväntas enligt Hardy-Weinbergs lag. Eftersom inga nämnvärda sådana avvikelser observerats hos lax diskuteras inte  $F_{IS}$  för denna art vidare.

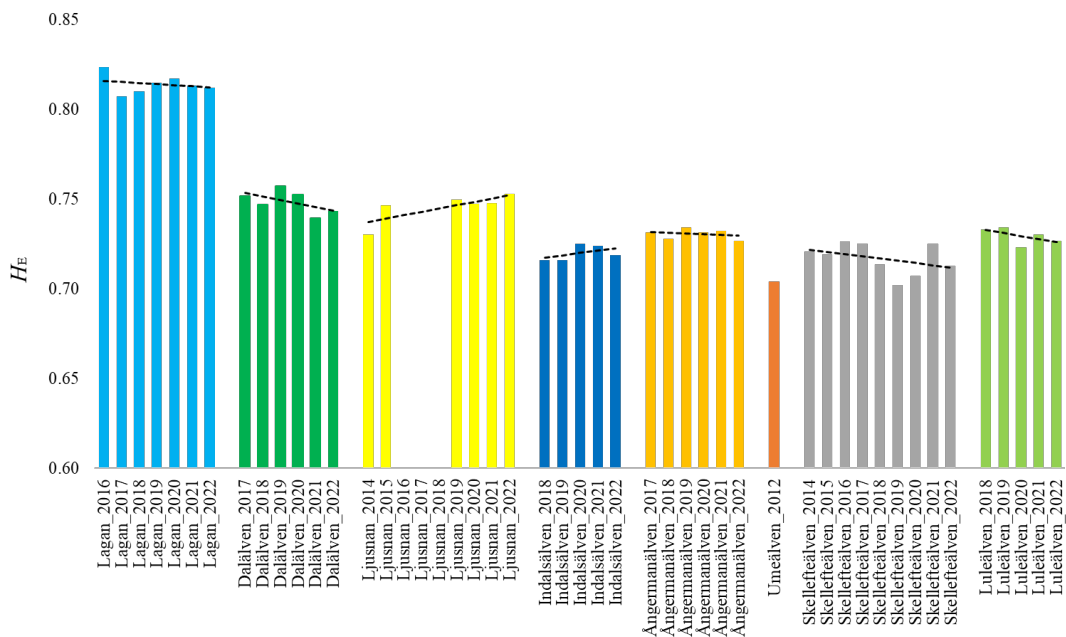
Laxen från Lagan på västkusten uppvisade genomgående högst skattningar av  $H_E$  och  $A_R$ , trots att man endast använder i genomsnitt ca 60 avelspar per år. Anledningen är att laxen på västkusten (och i övriga Atlanten) uppvisar en generell högre variationsgrad än den i Östersjön (Bourret m.fl. 2013; Palm & Söderberg 2020), vilket sannolikt är kopplat till artens invandringshistoria efter senaste istiden (Nilsson m.fl. 2001; Säisä m.fl. 2005). För den odlade östersjölaxen var de skattade nivåerna för  $H_E$  (Figur 4) relativt lika och utan signifikanta trender, även om ökningen av  $H_E$  i Ljusnan var på gränsen till statistiskt signifikant ( $P = 0,07$ ; linjärt regressionstest).

Vad gäller  $A_R$  hos östersjölax finns däremot tydliga skillnader mellan stammar samt en signifikant minskning över tid i Skellefteälven ( $P < 0,01$ , linjärt regressionstest; Figur 5). Högst antal anlagsvarianter (förutom i Lagan på västkusten) observerades hos laxen i Luleälven. I denna älv har man tidigare satt ut laxstammar med flera olika geografiska ursprung (Montén 1988). Vid en nyligen genomförd genetisk studie med så kallade SNP-markörer observerades också att

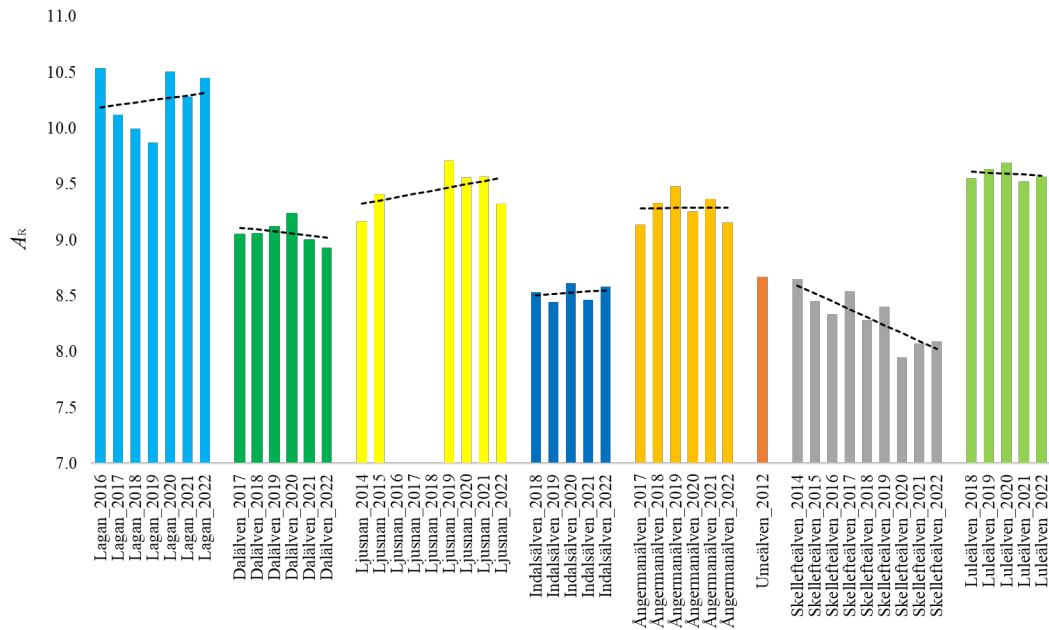


dagens population av luleälvslox avviker markant från den ursprungliga genpoolen under 1930-40-talet, innan älven byggdes ut (Östergren m.fl. 2021). En anledning till det nuvarande höga antalet anlagsvarianter hos de analyserade mikrosatelliterna kan därför vara att många av dessa varianter har tillförts via de tidigare stamförflyttningar som främst ägde rum under 1960-talet.

I Skellefteälven har  $A_R$  (och  $H_E$ ) minskat över tid, och minskningen för  $A_R$  är statistiskt signifikant (Figur 5). Denna gradvisa förlust av anlagsvarianter tyder på att laxstammens genetiskt effektiva populationsstorlek har varit begränsad under senare år (se nedan), samtidigt som få avelsfiskar härstammat från andra älvar. Även för Indalsälven var skattningarna av  $A_R$  jämförelsevis låga, men i detta fall saknas en trend över tid. En intressant notering är att man i studien av Östergren m.fl. (2021) kunde observera att just laxen i Indalsälven hade förändrats genetiskt jämförelsevis lite under de omkring 60 år som studerades (Skellefteälven ingick inte i studien). Det kan också noteras att det inom föreliggande studie observerats att andelen älvsfrämmande laxar i Indalsälven varit påfallande låg (se nedan).



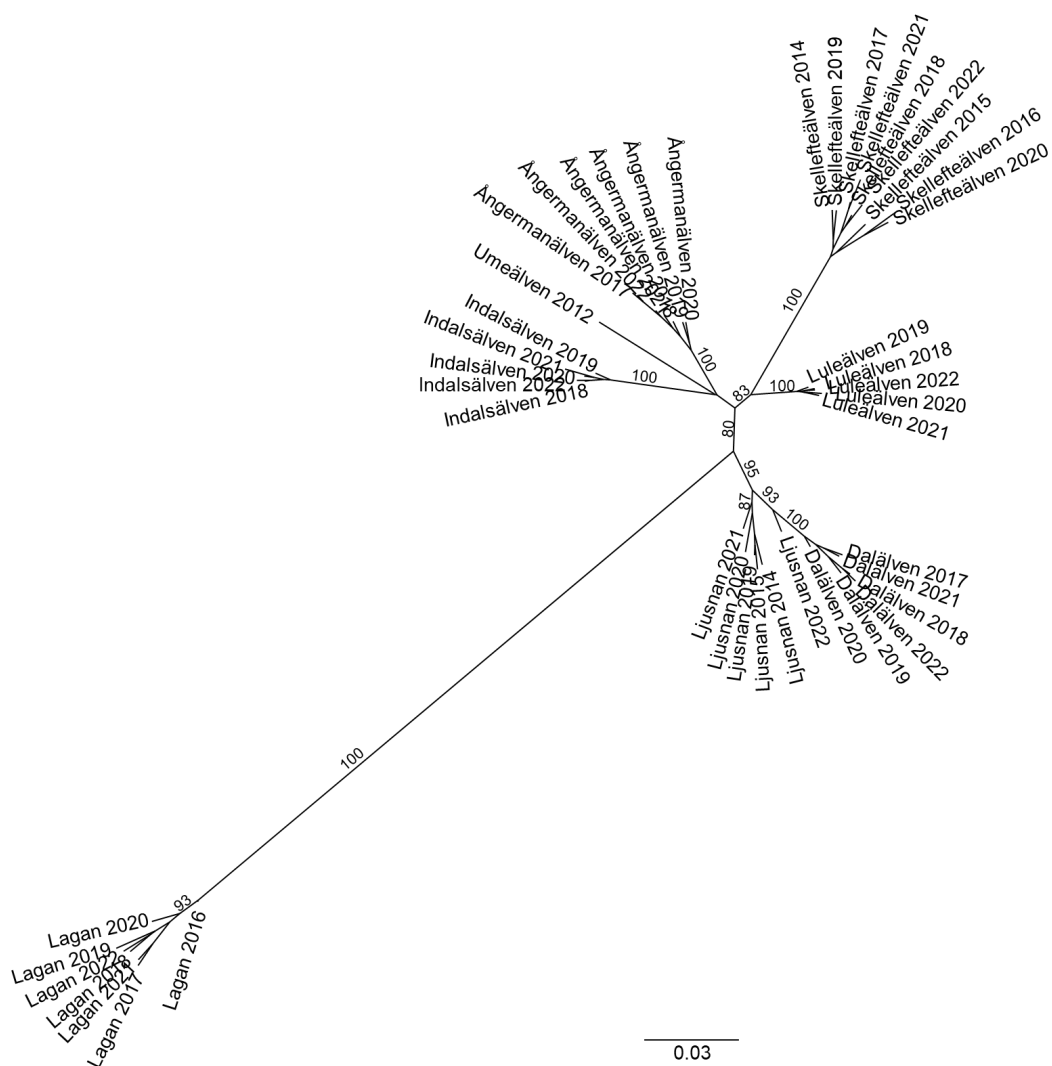
Figur 5. Genetisk variation för lax (18 mikrosatellit-markörer) uttryckt som förväntad heterozygotigrad ( $H_E$ ) uppdelat per år och älva. Ingen av de temporala förändringarna var statistiskt signifikant ( $P > 0,05$ , linjär regression).



Figur 6. Genetisk variation för lax (18 mikrosatellit-markörer) uttryckt som allelic richness ( $A_R$  baserat på 39 diploida individer) uppdelat per år och älv. Den temporala minskningen i Skellefteälven var statistiskt signifikant ( $P < 0,01$ ; linjär regression).

Laxen i Ljusnan är den enda stam där mängden genetisk variation tycks ha ökat över tid; både  $A_R$  och  $H_E$  uppvisar positiva trender även om ingen av dessa är statistiskt signifikant (Figur 5 och 6). Sådana ökningar är förväntade i just Ljusnan där en ökande andel avelslax med ursprung från Dalälven ingått i aveln de senaste åren (se nedan).

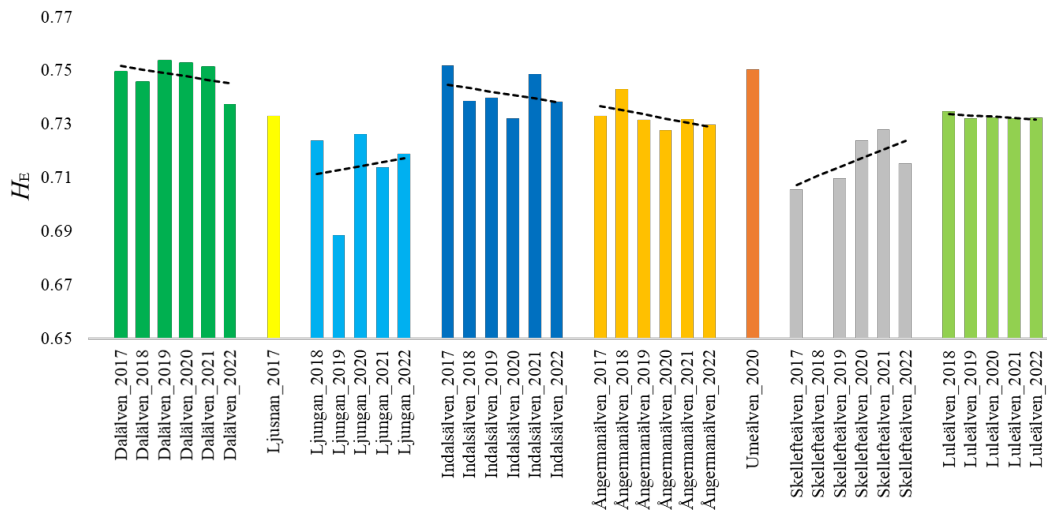
I Figur 7 visas ett dendrogram över de årliga prover med odlad avelslax som analyserats. Som väntat är laxen från Lagan på västkusten tydligt avvikande från östersjöstammarna. Oavsett kramningsår är avelsfisken från respektive älv genetiskt lika. Ett undantag är dock laxen från Ljusnan 2022 som är intermediärt placerad mellan övriga år i Ljusnan och laxen från Dalälven. Detta beror på en mycket hög andel dalälvslox som olyckligtvis användes vid aveln i Ljusnan detta år (se nedan). Överlag är också laxarna från de sydligaste östersjöälvarna Ljusnan och Dalälven genetiskt lika. Även bestånden från Indalsälven, Ångermanälven och Umeälven längre norrut är relativt lika varandra, medan Skellefteälven (och delvis Luleälven) framstår som något mer avvikande (Figur 7).



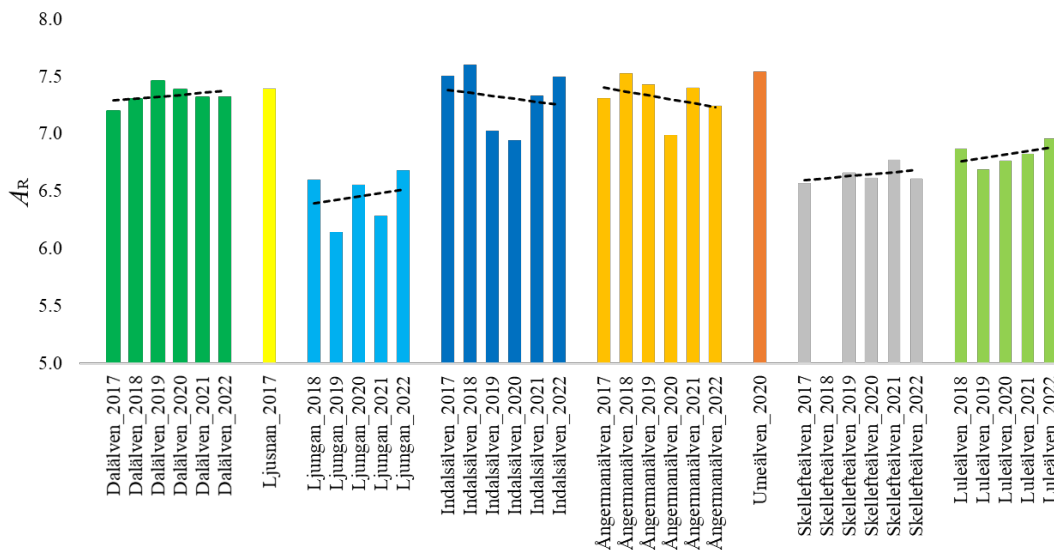
Figur 7. Dendrogram för odlad lax (18 mikrosatellit-markörer) för de älvar och år som ingått i undersökningen. Endast bootstrap-värden över 80 % är utskrivna (undantaget höga värden som grupperar olika år från samma älv).

### 3.1.2. Havsöring

För havsöring observerades ett antal mindre, men statistiskt signifikanta, avvikelser där genomsnittliga andelen heterozygota genotyper var lägre än de förväntade Hardy-Weinberg-proportionerna ( $F_{IS} > 0$ ; Bilaga 1). Dessa genomsnittliga heterozygot-underskott beror på avvikelser för enstaka markörer som enligt analys med MICROCHECKER kan återspegla förekomst av noll-alleler. Eftersom avvikelserna är små och endast berör enskilda markörer bedöms de dock inte påverka resultaten (t.ex. vid identifiering av älvsfrämmande fisk) mer än marginellt. Därför har samtliga 16 markörer använts vid nedanstående beräkningar.



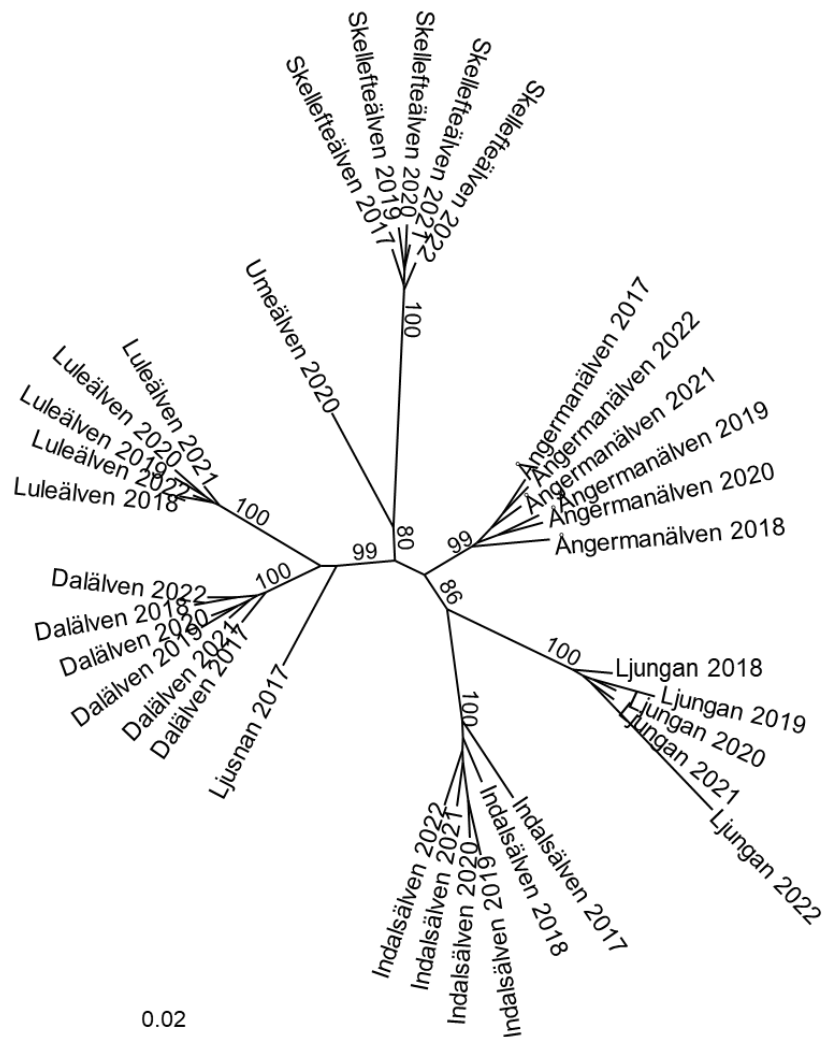
Figur 8. Genetisk variation för havsöring (16 mikrosatellit-markörer) uttryckt som förväntad heterozygotigrad ( $H_E$ ) uppdelat per år och älv. Ingen av de temporala förändringarna var statistiskt signifikant ( $P > 0,05$ , linjär regression).



Figur 9. Genetisk variation för havsöring (16 mikrosatellit-markörer) uttryckt som allelic richness ( $A_R$  baserat på 16 diploida individer) uppdelat per år och älv. Ingen av de temporala förändringarna var statistiskt signifikant ( $P > 0,05$ , linjär regression).

Årliga skattningar av förväntad heterozygotigrad ( $H_E$ ) och antal anlagsvarianter beräknat med hänsyn till variation i materialstorlek (*allelic richness*,  $A_R$ ) baserade på 16 markörer presenteras i Figur 8 och 9 (se även Bilaga 1). Variationsgraden hos den odlade havsöringen är av samma storleksordning som hos tidigare undersökta vilda havsöringsstammar vilka analyserats på Sötvattenslaboratoriet med samma

markörer (t.ex. Palm och Söderberg 2022a, 2022b). Överlag är havsöringen i Ljungan den stam som uppvisar lägst genetisk variationsgrad sett till  $H_E$  och  $A_R$ , men i absoluta tal är skillnaderna små mellan stammar och år (Figur 8 och 9).



Figur 10. Dendrogram för odlad havsöring (16 mikrosatellit-markörer) för de älvar och år som ingått i undersökningen. Endast bootstrap-värden över 80 % är utskrivna (undantaget höga värden som grupperar olika år från samma älv).

Likt laxen är havsöring från samma älv genetiskt lika varandra oavsett år (Figur 10). När det gäller vilka stammar som är mest lika varandra genetiskt finns dock några artskillnader. Exempelvis finns ingen signifikant skillnad mellan den odlade havsöringen i Luleälven och den från Dalälven, trots att detta är de älvar som ligger längst ifrån varandra geografiskt. En anledning till denna likhet kan vara

äldre förflyttningar av havsöring mellan dessa (och andra) älvar, men den dokumentation som finns om dessa äldre förflyttningar skulle behöva studeras närmare (Åke Forssén, Vattenfall AB, muntligen). I jämförelse med lax finns även en statistiskt signifikant skillnad mellan grupperna av havsöring från Ångermanälven och Indalsälven. Den något längre grenen för havsöringen från Ljungan kramad 2022 kan bero på att antalet fiskar i detta prov ( $N = 20$ ) är betydligt lägre än för övriga undersökta år och stammar (Tabell 1).

## 3.2. Identifiering av helsyskon

De statistiska analyserna med COLONY visade på förekomst av återvändande sannolika helsyskon från samtliga älvar och år hos både lax och havsöring. Helsyskongrupperna varierade i storlek från två individer och uppåt; den hittills största identifierade gruppen bestod av 29 laxar (Dalälven 2019), medan den näst största identifierade gruppen bestod av 15 laxar (Ångermanälven 2021). För havsöring har den hittills största helsyskongruppen bestått av 14 individer (Indalsälven 2019). Normalt dominerar dock grupper med två helsyskon, och de största klustren brukar bestå av 10-12 individer.

Antalet fall där man råkat para helsyskon med varandra varierade mellan älv och år. Hur ofta sådana helsyskonparningar förväntas av slumpen beror bland annat av hur många avelsfiskar man använder och direkta jämförelser blir därför inte helt rättvisande. Det vanligast förekommande fallet är noll eller ett korsat helsyskonpar per år, odling och stam, men för lax har upp till fem korsade helsyskonpar observerats under ett och samma år (Ljusnan 2022).

I Tabell 2 redovisas andelen laxhonor per år och stam som blivit parade med en helsyskonhane. Överlag varierar andelen oftast mellan noll och några få procent. För lax är den genomsnittliga andelen lägst i Luleälven (0,42 %) och högst i Skellefteälven (1,86 %), vilket troligen återspeglar att dessa älvar har det högsta respektive lägsta antalet kramade avelsfiskar (ca 400 respektive 100 per år). Även Dalälven har en genomgående hög andel helsyskonparningar (1,68 %), även om det totala antalet avelslaxar är relativt högt (ca 200 per år). I detta fall kan anledningen vara att den utsatta laxsmolten kommer från tre odlingar (Ljusneströmmar, Västanå, FFS; ca en tredjedel vardera) där dock antalet honor som levererat rommen till respektive odling skiljer sig åt (i medeltal 18, 24 respektive 58 % av de honor som kramats). Därmed blir vissa honor överrepresenterade som föräldrar till den utsatta smolten, vilket kan resultera i en förhöjd andel helsyskonparningar när avkomman återkommer för lek. För havsöring är andelen helsyskon som parats i genomsnitt något högre än hos lax (Tabell 2). Detta kan förklaras av att antalet avelspar generellt är lägre än för laxen.

Tabell 2. Andel avelshonor i procent som efter DNA-analys visat sig blivit befruktade med mjölke från en sannolik helsyskonhane. Eftersom man i vissa fall korsat en hona med två hanar (och vice versa) har vi valt att utgå från honorna. För de år där ingen avelsfisk analyserats saknas siffra, medan en nolla (0) anger att ingen av honorna blivit parad med ett helsyskon.

Älv	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	medel
<i>Lax</i>										
Lagan			1,7	1,7	0	0	3,0	1,8	0	1,17
Dalälven				1,0	1,7	1,8	0,9	1,8	2,9	1,68
Ljusnan	0	1,1				0	1,4	0	5,6	1,35
Indalsälven					2,0	1,0	0	1,0	1,0	1,00
Ångermanälven				0	1,1	3,3	1,1	0	1,1	1,10
Skellefteälven	4,0	0	2,0	0	4,0	0	0	2,0	4,7	1,86
Luleälven					0,5	0	0	1,1	0,5	0,42
<i>Havsöring</i>										
Dalälven				NA	0	0	3,1	2,3	0	1,08
Ljungan					3,6	5,5	4,0	0	0	2,62
Indalsälven					2,6	0	0	6,8	3,1	2,50
Ångermanälven				0	6,0	0	0	4,0	6,0	2,67
Skellefteälven						2,9	0	0	0	0,73
Luleälven					0	1,9	2,0	1,3	0	1,04

### 3.3. Ursprungsanalys – älvsegen/-främmande avelsfisk

I detta avsnitt presenteras genetiskt baserade skattningar (med ONCOR) av andelen sannolikt älvsegena respektive älvfrämmande avelsfiskar per år, stam och totalt. För östersjölox görs även en enklare jämförelse med motsvarande resultat baserade på Carlinmärkning från tidigare årtionden. Notera att nedanstående resultat för lax och havsöring genomgående är baserade på de individer som erhållit ett ”statistiskt säkert” ursprung ( $P > 0,95$ ), och att dessa sannolikhetsbaserade bedömningar i vissa fall kan vara felaktiga. Möjligt ursprung för mer osäkra individer ( $P < 0,95$ ) enligt ONCOR kommenteras inte. Säkrare ursprungsbestämningar kan erhållas via DNA-baserade föräldraskapsbestämningar, men hittills saknas sådana resultat för en majoritet av den undersökta laxen och öringen (se nedan).

#### 3.3.1. Lax

Tidigare studier har visat att laxstammarna på västkusten är relativt genetiskt lika varandra, men att de kan delas upp i fyra huvudsakliga populationskluster där den största skillnaden föreligger mellan de två nordliga och de två sydliga grupperna av

populationer (Söderberg m.fl. 2020). Överlag blir därför genetiska ursprungsskattningar för västkustlax jämförelsevis osäkra vad gäller enskilda ursprungspopulationer (vattendrag), medan det med högre precision går att avgöra om individer härstammar från de sydliga respektive nordliga klustren.

När samtliga avelslaxar från Lagan ( $N = 823$ ; 2016-2022) analyserades tillsammans minskade andelen älvsfrämmande laxar något jämfört med den totala andel som rapporterats baserat på tidigare analyser av data från enskilda år (Tabell 3). Andelen statistiskt säkra älvsfrämmande individer ( $P > 0,95$ ) var låg och varierade mellan noll och en procent per år, med ett medelvärde av 0,4 procent. Bland den fettfeneklippta majoriteten av laxarna fanns endast en älvsfrämmande individ vilken sannolikt härstammade från "Göta Älvs-klustret" (den kompensationsodlade Göta älvs-stammen tillsammans med ett antal vilda populationer från samma vattensystem). Ytterligare en fettfeneklippt individ härstammade med hög sannolikhet från Lagans biflöde Smedjeån, men eftersom individen var fettfeneklippt måste detta vara ett falskt resultat (högst troligen handlar det om en Lagan-lax). I övrigt fanns 14 fettfeneklippta laxar fångade i Lagan med statistiskt osäkert ursprung.

Bland de totalt 14 oklippta avelslaxarna från Lagan hade tio ett statistiskt säkert ursprung, där åtta härstammade just från Lagan vilket betyder att de kan ha missats vid fettfeneklippningen. De övriga två oklippta med säkert ursprung härstammade från det vilda beståndet i Fylleån ( $P = 1,00$ ) respektive Stensån ( $P = 1,00$ ), två mindre åar som mynnar nära Lagan i Laholmsbukten. De fyra oklippta laxarna med osäkert ursprung kommer troligen också från vilda populationer.

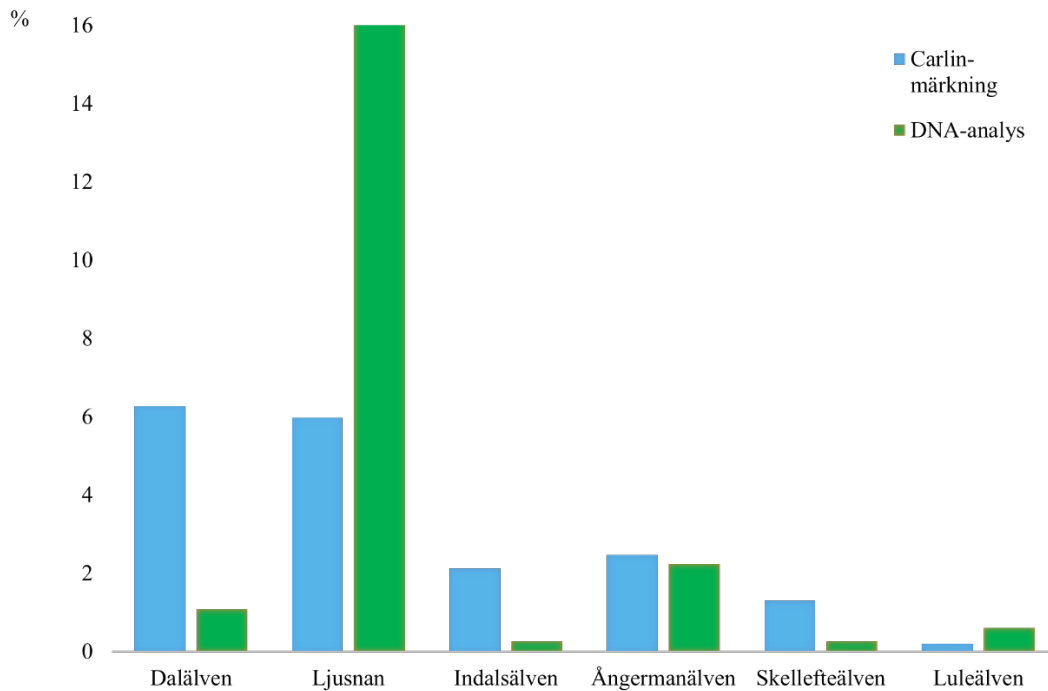
Som nämnts ovan analyserades ursprunget för avelslaxen från östersjösidan med en referensdatabas omfattande odlade och vilda bestånd från hela östersjöområdet (17 markörer). Individer med och utan intakt fettfena analyserades blandade. När avelslaxar från samtliga älvar och åar analyserades tillsammans erhöles, likt för Laganlaxen, andelar av älvsfrämmande individer som delvis avvek från de som skattats vid tidigare analyser (Tabell 3). Lågst genomsnittlig andel älvsfrämmande lax observerades i Indalsälven och Skellefteälven (0,3 % per år) följt av Luleälven (0,6 %). Den i särklass högsta andelen älvsfrämmande lax observerades i Ljusnan (18,7 %), där det höga medelvärdet förklaras av mycket höga och ökande andelar under senare år (2019-2022).



Tabell 3. Andel i procent av statistiskt säkra ( $P > 0,95$ ) älvsfrämmande avelslaxar från respektive älv och år enligt analys med ONCOR och 17 markörer (18 för Lagan). Avsaknad av siffra betyder att genetiska data/resultat saknas medan noll (0) anger att ingen älvsfrämmande fisk identifierats. Medelvärdena inom parentes på nedersta raden har beräknats för resultat från tidigare år (då data för avelslaxarna från respektive älv och år analyserades separat med avseende på ursprung).

Avelsår	Lagan	Dalälven	Ljusnan	Indalsälven	Ångermanälven	Skellefteälven	Luleälven
2014			2,9			0,0	
2015			4,1			0,0	
2016	0,0					1,2	
2017	0,0	0,0			2,5	1,2	
2018	0,8	1,0		0,0	0,0	0,0	0,7
2019	0,0	2,1	14,4	0,7	7,0	0,0	1,7
2020	0,8	2,7	20,5	0,6	5,2	0,0	0,0
2021	1,0	1,4	19,8	0,0	3,6	0,0	0,4
2022	0,0	0,0	50,4	0,0	1,6	0,0	0,0
medelvärde	0,4 (0,8)	1,2 (0,8)	18,7 (16,4)	0,3 (0)	3,3 (3,4)	0,3 (1,3)	0,6 (0,2)

En jämförelse gjordes mellan andelen älvsfrämmande lax i denna studie och motsvarande data från äldre Carlinmärkningar (Figur 11). För att erhålla en så rättvisande jämförelse som möjligt inkluderades endast större Carlinmärkta individer ( $> 3$  kg), då man genom åren främst använt större lax vid aveln. Som tidigare ingår endast de genetiskt analyserade individer vars ursprung gått att säkerställa med hög sannolikhet ( $\geq 95$  %). Den största skillnaden i andelen älvsfrämmande lax kan observeras i Ljusnan (Figur 11), där de senaste årens mycket höga andel laxar med ursprung från Dalälven avviker från hur det sett ut under tidigare årtionden. I övrigt är skillnaderna mindre, men i både Dalälven, Indalsälven och Skellefteälven har andelen älvsfrämmande lax varit lägre under senare år medan skillnaderna varit små i Ångermanälven och Luleälven (Figur 11). Möjligen har vårt urval avseende vikt (Carlindata) och ”säkerställt” genetiskt ursprung ( $\geq 95$  %) en viss betydelse för denna jämförelse, men det bedöms inte ha påverkat det generella resultatet i någon högre omfattning.



Figur 11. Andel älvsfrämmande laxar återfångade i avelsfisket i sex kompensationsodlade östersjöälvar. De blå staplarna är baserade på äldre data för Carlinmärkt lax (1950-1990-talet) medan de gröna staplarna representerar DNA-analyserade, älvsfrämmande avelslaxar ( $\geq 95\%$  ursprungssannolikhet) från denna studie. Endast Carlinmärkta individer  $> 3$  kg är inkluderade.

Varför andelen älvsfrämmande individer skiljer sig mellan älvar kan bero på flera faktorer så som älvarnas geografiska läge, flödet och mängden utsatt smolt, men betydelsen av dessa (och ytterligare) möjliga förklaringar skulle behöva belysas närmare. Varför andelen älvsfrämmande lax tycks ha sjunkit över tid i flera älvar (t.ex. Dalälven) är också oklart, och något som skulle behöva undersökas närmare.

I Tabell 4 presenteras det mest sannolika genetiska ursprunget med avseende på älv för östersjölox. Trots att analysen omfattade ett stort antal vilda och odlade stammar från hela östersjöområdet ursprungsbestämde i princip samtliga statistiskt säkra ( $P > 0,95$ ) laxar till någon av de sju kompensationsodlade svenska stammarna. Endast två (oklippta) laxar härstammade med hög sannolikhet från den vilda populationen i Mörrumsån i Blekinge (Tabell 4). De övriga oklippta laxarna hade antingen ett osäkert ursprung eller härstammade från någon av de kompensationsodlade stammarna, vilket innebär att de troligen har undgått fettfeneklippning.

Överlag finns en tendens att de statistiskt säkra älvsfrämmande östersjöloxarna som identifierats härstammar från geografiskt närliggande älvar (Tabell 4). Ett undantag utgörs dock av Ångermanälven som ligger ungefär halvvägs mellan

Dalälven och Luleälven, och där det identifierats lax från samtliga svenska kompensationsodlade laxstammar förutom Skellefteälven.

Tabell 4. Mest sannolikt älvursprung bland avelslaxar från älvar som mynnar i Östersjön (Bottniska viken) enligt analys med ONCOR och 17 markörer. I kolumnen längst till höger anges antalet individer med statistiskt osäkert ursprung ( $P < 0,95$ ).  $N$  anger antalet totala analyserade laxar per älv (fem år eller mer). Fetstil används för att markera de siffror som representerar lax med sannolikt älvseget ursprung.

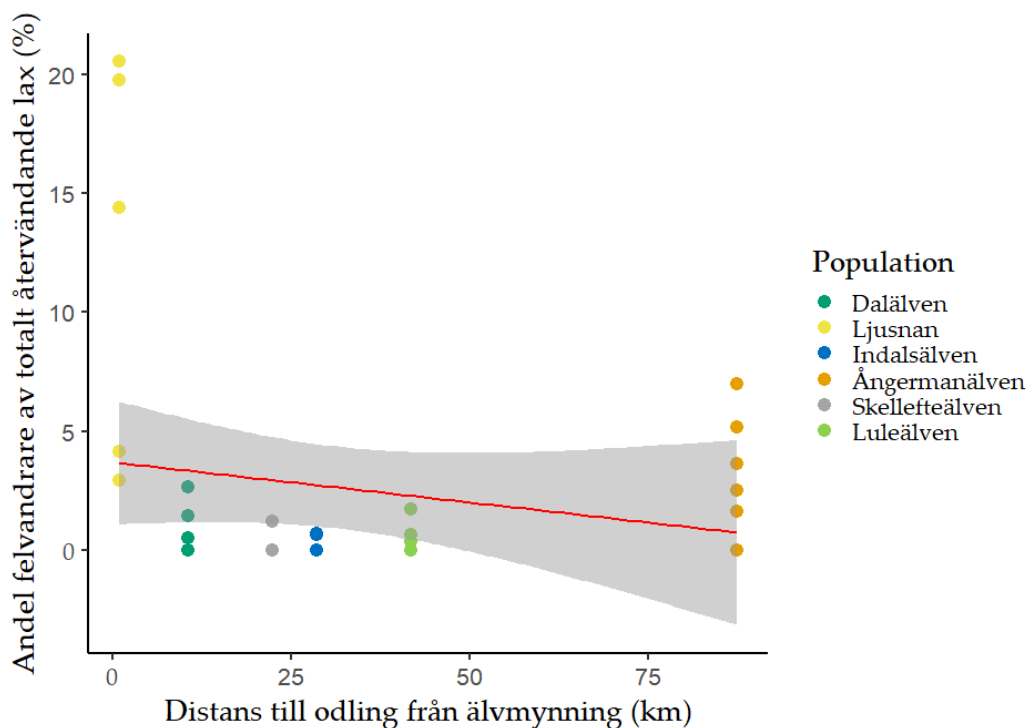
Sannolik ursprungsälv										
Fångstälv	$N$	Mörrumsån	Dalälven	Ljusnan	Indalsälven	Ångermanälven	Umeälven	Skellefteälven	Luleälven	Osäkra
Dalälven	1257	2	<b>948</b>	8	1					298
Ljusnan	962		99	<b>558</b>		17			4	284
Indalsälven	991				<b>779</b>			2		210
Ångermanälven	950		1	2	4	<b>543</b>	1		10	389
Skellefteälven	922							<b>769</b>	2	151
Luleälven	1779		2	1	1	3			<b>1226</b>	546

Den mycket höga (och ökande) andelen älvfrämmande lax i Ljusnan härstammar i första hand från närliggande Dalälven (82,5 % av samtliga säkra älvfrämmande) följt av Ångermanälven (14,2 %). Det är ännu oklart vad denna drastiska ökning av andelen älvfrämmande lax från främst Dalälven kan bero på (Söderberg & Palm 2023). Oavsett orsak(er) har denna oönskade utveckling resulterat i en påtaglig genetisk förändring där laxen kramad i Ljusnan 2022 är betydligt mer lik stammen i Dalälven än avelsfiskarna från tidigare år (Figur 7). Om denna oönskade utveckling fortsätter kommer ljusnanlaxens genetiska särart snart ha gått förlorad. Därför är det viktigt att utreda orsakerna till denna onormalt höga andel felvandrad lax.

En återkommande fråga från verksamhetsutövarna är i vilken grad det geografiska avståndet mellan avelsfisket och kusten påverkar andelen älvfrämmande lax i olika älvar. Inte minst har Ljusnan, med sin höga och ökande andel lax från andra älvar och ett avelsfiske som endast ligger ca 500 m från havet, lyfts fram som ett exempel där närheten till mynningen skulle kunna vara av betydelse.

I Figur 12 presenteras resultatet från en statistisk analys av sambandet mellan geografiskt avstånd från havet till avelsfisket i respektive älv samt den (med

ONCOR) skattade andelen älvsfrämmande lax per år. Analysen bekräftar att det finns ett svagt negativt statistiskt signifikant samband, där andelen älvsfrämmande lax sjunker med ett ökande geografiskt avstånd. Det måste dock framhållas att om Ljusnan (där avståndet till havet är lägst samtidigt som andelen älvsfrämmande lax är högst) exkluderas erhålls ett omvänt (positivt) statistiskt signifikant samband. Eftersom äldre data visar att Ljusnan tidigare haft en lägre andel älvsfrämmande lax (Figur 11; se även Östergren m.fl. 2021), och så länge orsaken till den kraftigt ökande andelen under senare år inte är utredd, måste Figur 12 därför tolkas med försiktighet.



Figur 12. Samband mellan den genomsnittliga andelen älvsfrämmande avelslax och geografiskt avstånd mellan avelsfisken och kusten i sex kompensationsodlade laxälvar. Det negativa sambandet är statistiskt signifikant ( $P < 0,01$ ; logistisk regression). Notera att en "outlier" (Ljusnan 2022, ca 50 % älvsfrämmande lax; Tabell 3) har exkluderats.

### 3.3.2. Havsöring

Som beskrivits ovan analyserades i ett första steg endast fettfeneklippta avelshavsöringar med hjälp av en odlad referensdatabas (16 markörer), följt av en motsvarande analys för den oklippta havsöringen med en större databas som omfattar både odlade och vilda bestånd (10 markörer). I Tabell 5 redovisas skattade

andelen älvsfrämmande fettfeneklippt havsöring per älv och år. Överlag var andelarna låga. Den lägsta genomsnittliga andelen observerades för Skellefteälven (0,0 %) och den högsta i Ångermanälven (2,8 %). Dessa andelar är genomgående klart lägre än de procentsatser för ”*spawning straying*” som redovisats av Degerman m.fl. (2012, sid. 975), baserat på återfynd i älv (augusti till november) av Carlinmärkt havsöring utsatt under perioden 1998-2007. Likt för lax är orsakerna till skillnader mellan äldre märkningsdata och nyare genetiska resultat oklara.

Tabell 5. Andel i procent av statistiskt säkra ( $P > 0,95$ ) älvsfrämmande fettfeneklippta havsöringar från respektive älv och år enligt analys med ONCOR och 16 markörer (endast svenska kompensationsodlade havsöringstammar). Avsaknad av siffra betyder att genetiska data/resultat saknas medan noll (0) anger att ingen älvsfrämmande fisk identifierats.

Avelsår	Dalälven	Ljusnan	Ljungan	Indalsälven	Ångermanälven	Skellefteälven	Luleälven
2017	6,2	0,0*		2,9	4,7	0,0	
2018	0,0		1,1	3,2	5,8		2,2
2019	1,3		0,0	1,1	3,6	0,0	1,1
2020	1,0		0,0	5,1	0,0	0,0	0,0
2021	2,7		1,4	1,4	2,5	0,0	0,0
2022	0,0		0,0	1,9	0,0	0,0	0,0
medelvärde	1,8		0,5	2,6	2,8	0,0	0,6

\* Resultat från tidigare separat analys (Söderberg & Östergren 2018)

Till skillnad mot lax finns ännu inget exempel för havsöring på kraftigt förhöjda andelar älvsfrämmande fisk, likt för laxen i Ljusnan. Dock ska påpekas att havsöring från just Ljusnan hittills endast analyserats under ett enda år (avel 2017, Tabell 1; Söderberg & Östergren 2018), vilket var innan den kraftiga ökningen av älvsfrämmande lax i samma älv inleddes. Det finns dock indikationer från tidigare studier på att havsöringarna i Ljusnan och närliggande Dalälven kan ha blivit mer genetiskt lika varandra över tid. Vid en analys av stickprov (stirr 2005/2006) från dessa två och ett antal andra havsöringsstammar rapporterade Östergren m.fl. (2016)  $F_{ST} = 0,09$  ( $P < 0,001$ ; 10 mikrosatelliter) vilket kan jämföras med ett senare beräknat  $F_{ST} = 0,02$  ( $P < 0,001$ ; 16 mikrosatelliter) baserat på avelsfisk från 2017/2018 (Söderberg m.fl. 2019). Eftersom de båda  $F_{ST}$ -skattningarna mellan havsöringsstammarna i Ljusnan och Dalälven är baserade på stirr respektive vuxen avelsfisk analyserade med delvis olika DNA-markörer (nio gemensamma) bör dock skillnaden dessa emellan tolkas med viss försiktighet.

I Tabell 6 presenteras det mest sannolika genetiska ursprunget för fettfeneklippta havsöring. Likt för lax härstammar de flesta älvsfrämmande individer från geografiskt mer närliggande älvar. Åter är Ångermanälven den älv som uppvisar flest olika genetiska ursprung bland de älvsfrämmande avelshavsöringarna, även om den geografiska spridningen bland dessa ursprungsalvar är något mer begränsad än hos den älvsfrämmande laxen i samma älv (jämför Tabell 6 och 4). Havsöringen från Ångermanälven är också den stam som hittills observerats i flest andra älvar (Tabell 6).

Det mest sannolika ursprunget för de totalt 115 oklippta havsöringar som använts i aveln under perioden 2017-2022 (inklusive 24 fiskar från Umeälven 2020) beräknat med den större referensdatabasen (10 markörer) visade att de flesta av dessa hade ett osäkert ursprung (83 stycken). Bland de 32 oklippta havsöringarna med statistiskt säkert ursprung härstammade en klar majoritet (31 stycken) från samma älv där de kramats vilket innebär att de missats vid fettfeneklipningen, eller möjligen härstammar från föräldrar som lyckats leka i älven eller i något mindre närliggande biflöde. Endast en oklippt havsöring härstammade från annan älv (en individ med genetiskt ursprung från Ångermanälven kramad i Dalälven 2019).

Tabell 6. Mest sannolikt ursprung bland fettfeneklippta avelshavsöringar enligt analys med ONCOR och 16 markörer. I kolumnen näst längst till höger anges antalet fettfeneklippta individer med statistiskt osäkert ursprung ( $P < 0,95$ ) medan kolumnen längst till höger anger antalet oklippta havsöringar (vars ursprung har analyserats separat med en större referensdatabas och endast 10 markörer).  $N$  anger totala antalet analyserade individer per älv (fem år eller mer). Fetstil används för att markera de siffror som representerar havsöring med sannolikt älvseget ursprung. Ljusnan är ej inkluderad (endast avelsfisk från 2017 har analyserats).

Sannolik ursprungsalv											
Fångstälv	$N$	Dalälven	Ljusnan	Ljungan	Indalsälven	Ångermanälven	Umeälven	Skellefteälven	Luleälven	Osåkra	Oklippta
Dalälven	672	<b>500</b>	7			2				123	40
Ljungan	414			<b>365</b>		1	1			30	17
Indalsälven	461	2		2	<b>384</b>	6				66	1
Ångermanälven	575		3	1	5	<b>454</b>	3			99	10
Skellefteälven	347							<b>318</b>		6	23
Luleälven	618					1	1	1	<b>529</b>	86	0

### 3.4. DNA-baserade föräldraskapsbestämningar

Efter att DNA-analyser av avelsfisk har påbörjats tar det ett antal år innan dess avkomma börjar återvända. Tidsintervallet beror på hur gammal avkomman var när den sattes ut som smolt samt hur många år den spenderat i havet innan den återvänt som könsmogen. Eftersom DNA-analyser av lax och havsöring pågått under olika antal år i olika älvar (Tabell 1) varierar antalet avelsfiskar med identifierade föräldrar kraftigt.

Hittills har 1 975 laxar (av 7 705 DNA-analyserade, 25,6 %) identifierade föräldrar som kramats tidigare år. I Tabell 7 anges andelen individer med kända föräldrar per stam och år. Skellefteälven var den första älven där föräldrar kunde identifieras; två grilse-hanar kramade 2017 (föräldrar från aveln 2014). Därefter har andelen laxar i Skellefteälven med identifierade föräldrar ökat, och sedan 2019 har andelen varit nära 100 %. Även i Lagan, där analyserna inleddes 2016, har föräldrar till i princip samtliga avelsfiskar kunnat identifieras sedan 2021. Sedan 2022 är andelen närmare 100 % även i Dalälven och Ångermanälven, medan det kommer dröja ytterligare några år innan föräldrar till samtliga avelslaxar i Ljusnan och Luleälven kan identifieras (Tabell 7). I Ljusnan DNA-analyserades inga laxar under perioden 2016-2018 vilket har fördröjt möjligheterna att identifiera föräldrar i denna älv. I Luleälven är majoriteten av laxsmolten tvåårig (medan övriga älvar främst sätter ettårig smolt) vilket leder ett års fördröjning (jämför t.ex. med Indalsälven i Tabell 7, där DNA-analyser pågått lika länge som i Luleälven).

För havsöring har hittills endast 256 av 3 275 (7,8 %) DNA-analyserade avelsfiskar identifierade föräldrar. Att andelen är lägre än för lax beror främst på att majoriteten av havsöringssmolten sätts ut som tvåårig samtidigt som havsöringen ofta tenderar att stanna något längre i havet innan den återvänder för lek. De första fallen av identifierade föräldrar till havsöringarna fanns bland avelsfisken 2021 från tre älvar, och även 2023 förväntas en stor del av avelsfisken sakna identifierade föräldrar (Tabell 8).

Tabell 7. Andel (%) avelslaxar med DNA-identifierade föräldrar, per år och älv. Avsaknad av siffra betyder att inga avelsfiskar har DNA-analyserats, medan en nolla (0) betyder att avelsfisk har analyserats men att inga föräldrar kunnat identifieras. Värdena på den nedersta raden (avel 2023) utgör en prognos för andelen älvsegna individer med identifierade föräldrar detta år.

Avelsåar	Lagan	Dalälven	Ljusnan	Indalsälven	Ångermanälven	SkeIlefeälven	Luleälven
2014			0			0	
2015			0			0	
2016	0					0	
2017	0	0			0	2,0	
2018	0	0		0	0	90,0	0
2019	1,6	0	66,9	0	0	100	0
2020	73,6	10,8	23,1	0	2,3	98,0*	0
2021	99,1	75,1	0	1,0	52,0	97,0**	0,5
2022	100	99,5	5,0	81,3	92,8	100	39,7
2023	100	100	50-80	90-100	100	100	50-80

\* 98 (av 100) avelsfiskar har två identifierade föräldrar, medan övriga två är helsyskon med identifierad mamma kramad 2016 (troligen saknas DNA för pappan, då ett fåtal avelsfiskar från 2016 inte har analyserats genetiskt).

\*\* 97 (av 100) avelsfiskar har två identifierade föräldrar, medan tre endast har en identifierad förälder kramad 2016.

Tabell 8. Andel (%) avelshavsöring med DNA-identifierade föräldrar, per år och älv. Avsaknad av siffra betyder att inga avelsfiskar har DNA-analyserats, medan en nolla (0) betyder att avelsfisk har analyserats men att inga föräldrar kunnat identifieras. Värdena på den nedersta raden (avel 2023) utgör en prognos för andelen älvsegna individer med identifierade föräldrar detta år.

Avelsåar	Dalälven	Ljusnan	Indalsälven	Ångermanälven	SkeIlefeälven	Luleälven
2017	0		0	0	0	
2018	0	0	0	0		0
2019	0	0	0	0	0	0
2020	0	0	0	0	0	0
2021	37,2 *	0	5,7	4,0	0	0
2022	88,8	30,0	44,4	48,0	19,2	1,5
2023	90-100	50-80	70-90	70-90	30-50	20-50

\* En individ med identifierade föräldrar kramade i Ljusnan 2017



### 3.4.1. Tillämpningar efter föräldraskapsbestämning

I detta avsnitt ges några exempel där resultat från DNA-baserade föräldraskapsbestämningar för lax (där mest data finns) har använts för att analysera olika frågor. Några av frågorna kan även belysas med traditionella märkningsförsök, medan andra kräver genetisk information.

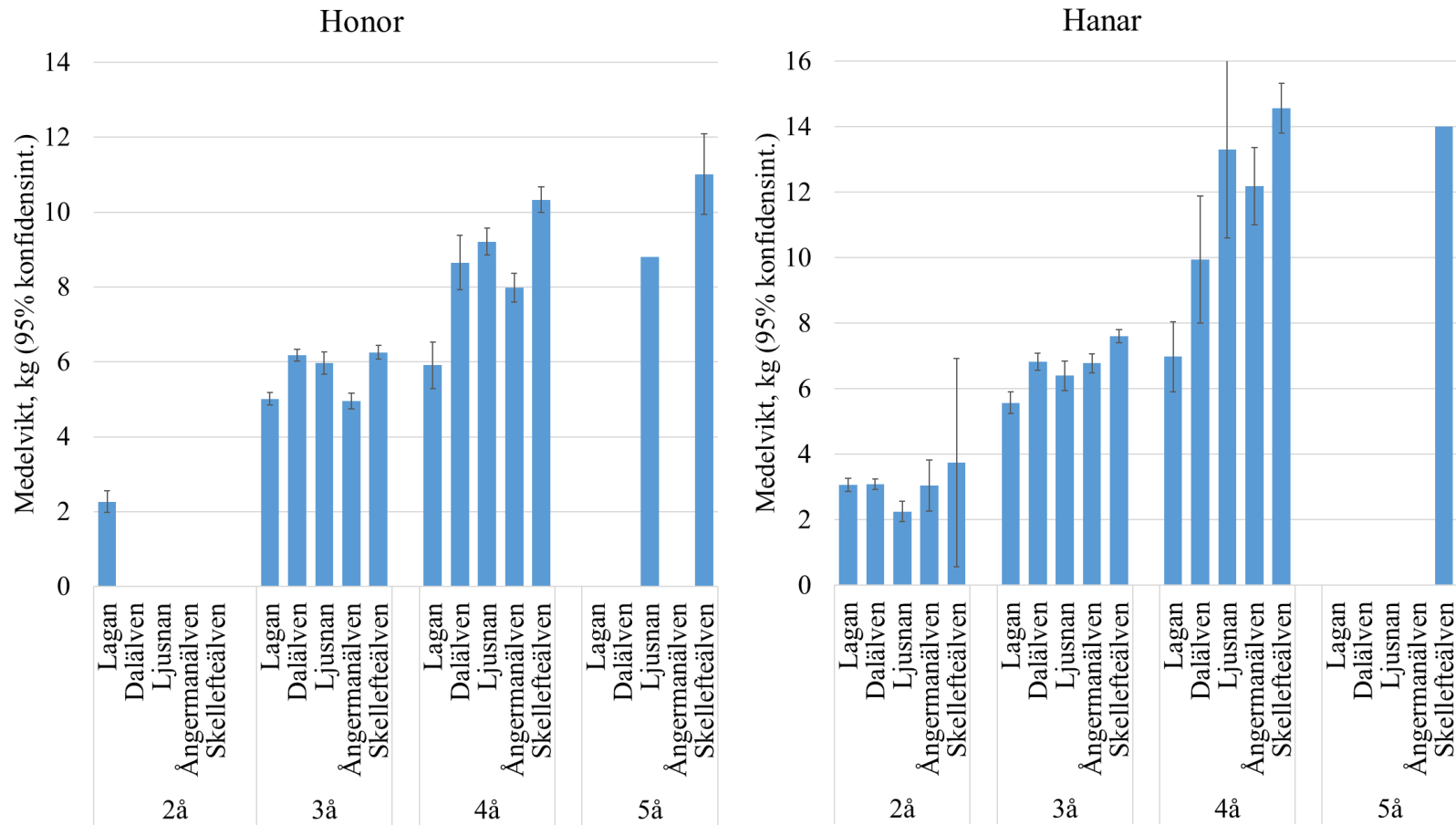
#### *Medelvikt och ålder*

I Figur 13 visas medelstorlekar för honor och hanar av olika havsålder. Endast medelvikt visas då många av avelsfiskarna saknar längddata, särskilt under de tidigare åren i tidsserien med DNA-analyser. Av figuren framgår flera olika saker. Dels saknas honor med endast ett havsår förutom i tre fall i Lagan, vilket var väntat då grilse-honor generellt är vanligare i Atlanten än i Östersjön. Genomgående är laxen från Lagan på västkusten också mindre vid en given ålder, undantaget grilsehanarna. Vidare syns att upp till två havsår har könen relativt lika medelvikt, medan de äldre hanarna (> 2 havsår) i Östersjön är klart större än honorna av samma ålder. Motsvarande information har tidigare kunnat erhållas via Carlinmärkning, men då endast för den mindre andel av den odlade laxen som varit märkta.

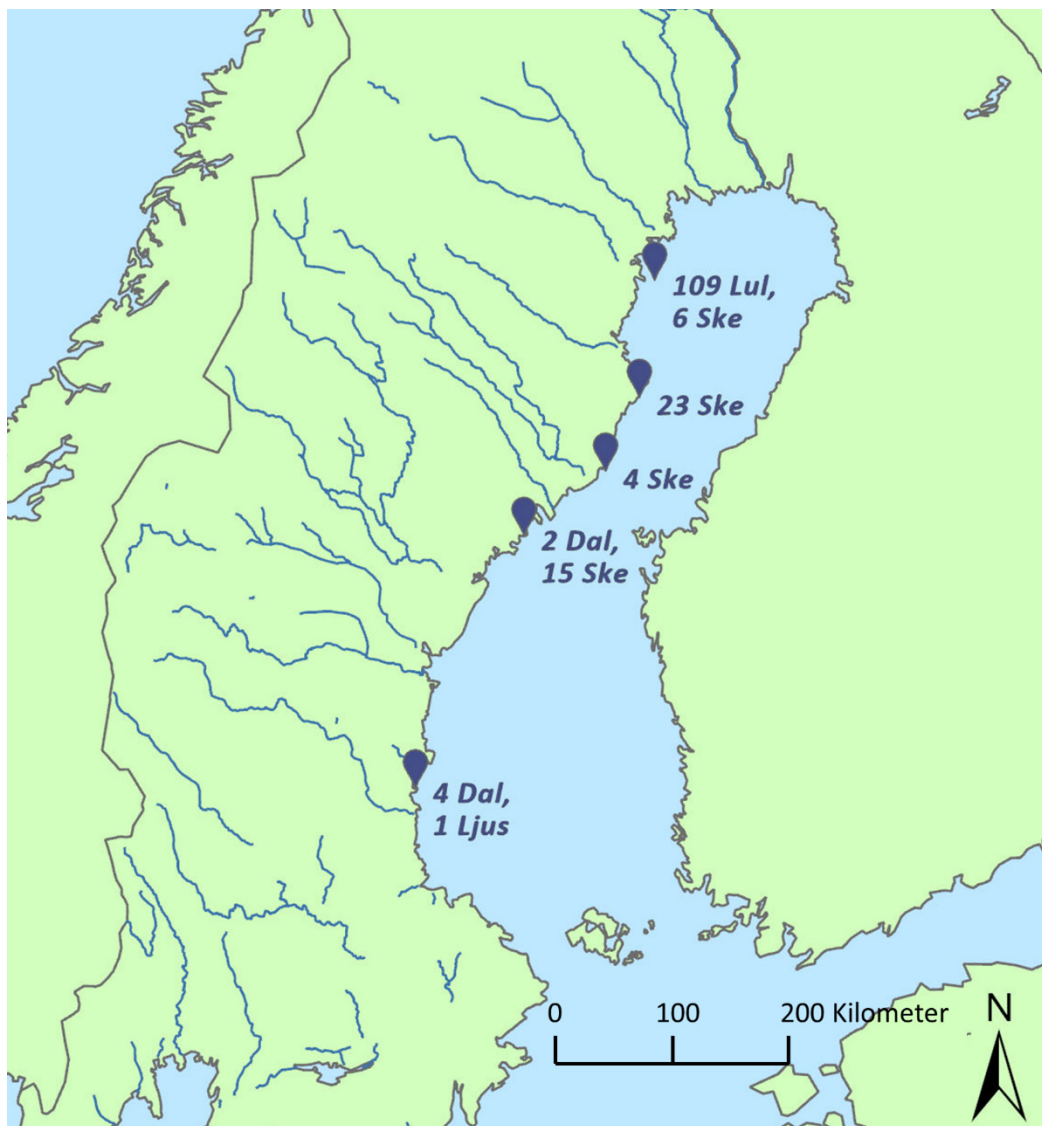
#### *Kustfångad lax*

Med hjälp av DNA-baserad föräldraskapsbestämning går det även att med högre precision än vid statistisk analys (med exempelvis ONCOR) identifiera ursprunget för odlad lax fångad i havet. I likhet med Carlinmärkning erhålls, utöver stamtillhörighet, även information om fiskens födelseår med mera. En viktig skillnad mellan att använda DNA respektive traditionell märkning vid studier av lax (eller havsöring) som fångas i hav eller älv är dock att man för genetiska studier måste samla in vävnadsprover. Detta kräver planering och särskilda insamlingar.

På kartan i Figur 14 visas ett antal lokaler där lax fångad av yrkesfiskare 2020-2022 har DNA-analyserats. Analyserna har skett inom ett separat projekt (HaV dnr 2912-2020, med EU-finansiering via Jordbruksverket) där syftet varit att, med hjälp av individuella ursprungssannolikheter, kartlägga var och när vilda och odlade laxbestånd fångas längs norrlandskusten. Baserat på samma genetiska individdata har kända, odlade föräldrar till 164 av totalt 734 (vilda och odlade) individer kunnat identifieras. Av dessa 164 laxar var ursprunget för 38 (23 %) statistiskt osäkert vid analys med ONCOR.



Figur 13. Medelvikt (95 % konfidensintervall) för laxhonor och -hanar med DNA-identifierade föräldrar (de fem kompensationsodlade stammar där tillräckligt med data hittills genererats). På x-axeln anges havsålder (totalålder minus smoltålder). Notera att för Dalälven och Ångermanälven har det hittills (t.o.m. aveln 2022) inte varit möjligt att identifiera individer med fyra havsåår.



Figur 14. Fem lokaler längs svenska norrlandskusten där yrkesfiskad lax (2020-2022) har ursprungsbestämts till fyra kompensationsodlade stammar med hjälp av DNA-baserad föräldraskapsbestämning. Siffrorna anger antalet individer från respektive stam (Dal = Dalälven, Ljus = Ljusnan, Ske = Skellefteälven, Lul = Luleälven).

Även om resultaten i Figur 14 inte är direkt jämförbara mellan olika odlade stammar, eftersom DNA-analyserna pågått olika länge, utgör de ändå exempel på att ett genetiskt märkningsprogram kan användas även för lax fångad i havet. Som väntat dominerar lax från Skellefteälven och Luleälven i de nordliga fångsterna, närmare dessa älvars mynningar, medan lax med föräldrar från Dalälven och Ljusnan identifierats längre söderut. Noterbart är dock att två dalälvslaxar fångats långt norrut (strax söder om Umeälvens mynning) medan fyra fångats strax utanför Ljusnan (Figur 14). Att lax från Dalälven kan förekomma norr om den egna älvmynningen i Bottenhavet har även visats vid tidigare Carlinmärkningar (t.ex.

Jacobson m.fl. 2020). Det höga antalet laxar från Luleälven från den nordligaste lokalen var samtliga fångade 2022 – det första år när föräldrar till avelsfisk i denna stam kunnat identifieras i nämnvärd omfattning (ca 40 %; Tabell 7). Bland de 164 odlade laxarna med kända föräldrar fanns även fyra individer med intakt fettfena som således missats vid fettfeneklippingning.

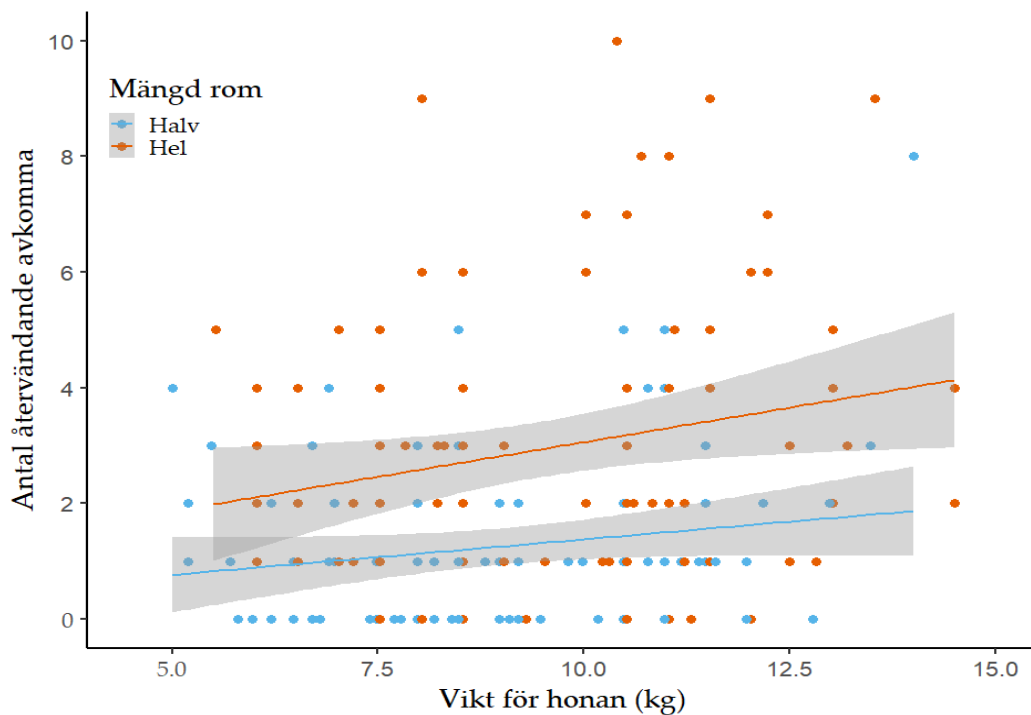
#### *Antal återvändande avkommor*

Med hjälp av föräldraskapsbestämning kan man även erhålla data på hur många avkommor som återvänder och undersöka eventuella skillnader för detta antal med hänsyn taget till faktorer som kön, avelsfiskens storlek, år etc. Figur 16 visar ett exempel för laxhonor från Skellefteälven där man av utrymmesskäl delvis använder samma kläckback för befruktad rom från två (oftast mindre) honor, medan rommen från andra (oftast större) honor placeras i egen back (Figur 15; Söderberg & Ek 2021). En hel kläckback motsvarar ca 7 000 romkorn (romkornen räknas).



*Figur 15. Befruktade ägg i kläckback vid odlingen i Kvistforsen, Skellefteälven.*

Av Figur 16 framgår att variationen i antalet återvändande avkommor är stor, men att större honor i genomsnitt har signifikant fler återvändande avkommor (*Count model*;  $P < 0,01$ ). Sannolikheten att ens få återvändande avkomma är också signifikant högre för honor med hel kläckback jämfört med endast halv (*Hurdle model*;  $P < 0,001$ ). Det faktum att antalet avkommor ökar med honornas storlek, trots att antalet ägg inom grupperna med hel respektive halv back är konstant, indikerar en högre överlevnad bland avkomman till stora honor. Detta kan i sin tur bero på att större honor får större rom, och att det hos lax och andra fiskar ofta finns ett positivt samband mellan äggens storlek och avkommans överlevnad (Fleming 1996; Hixon m.fl. 2014). Även den storleksselektion som ibland tillämpas på odlingarna, och där en andel av den minsta avkomman sällas bort, skulle delvis kunna förklara det mönster som syns i Figur 16.



Figur 16. Antal återvändande avkommor från laxhonor med olika vikt i Skellefteälven (enligt DNA-baserad föräldraskapsbestämning), uppdelat på de honor vars rom kläckts i hel respektive delad (halv) kläckback. I figuren visas skattade linjära samband mellan honans vikt och antalet avkommor för hel respektive halv kläckback.

#### Genetiskt effektiv populationsstorlek

Antalet avelsfiskar är en viktig faktor som i hög grad avgör med vilken hastighet inavel ackumuleras och slumpmässiga förluster och förändringar av populationens genetiska variation äger rum. För odling av laxfisk har länge funnits riktlinjer för

hur många individer som behöver kramas årligen för att erhålla en genetiskt effektiv populationsstorlek ( $N_e$ ) av "tillräcklig storlek", där  $N_e \geq 500$  idag ofta anges som mål (se Östergren m.fl. under tryckning, med referenser). Utöver antalet avelsfiskar avgörs dock storleken av denna centrala bevarandegenetiska parameter även av andra faktorer som könkvoten samt hur stor variation som finns mellan föräldrar vad gäller antalet avkommor i nästa generation (ju högre varians desto lägre  $N_e$ ). Vad storleken för  $N_e$  är i de kompensationsodlade stammarna av lax och havsöring har därför i hög grad förblivit okänt (Östergren m.fl. under tryckning).

Inom ett separat projekt finansierat av Energiforsk har det genetiskt effektiva antalet individer per år ( $N_b$ ) och generation ( $N_e$ ) för de kompensationsodlade laxstammarna i Skellefteälven och Lagan beräknats baserat på detaljerad demografisk information från de DNA-baserade föräldraskapsbestämningar som beskrivits ovan. Specifikt användes antalet kramade laxhanar och -honor under tre år (2014-16) i Skellefteälven och två år (2016-17) i Lagan, samt antalet återvändande avkommor i nästa generation från dessa föräldrafiskar. Ytterligare detaljer om beräkningarna ges av Östergren m.fl. (under tryckning).

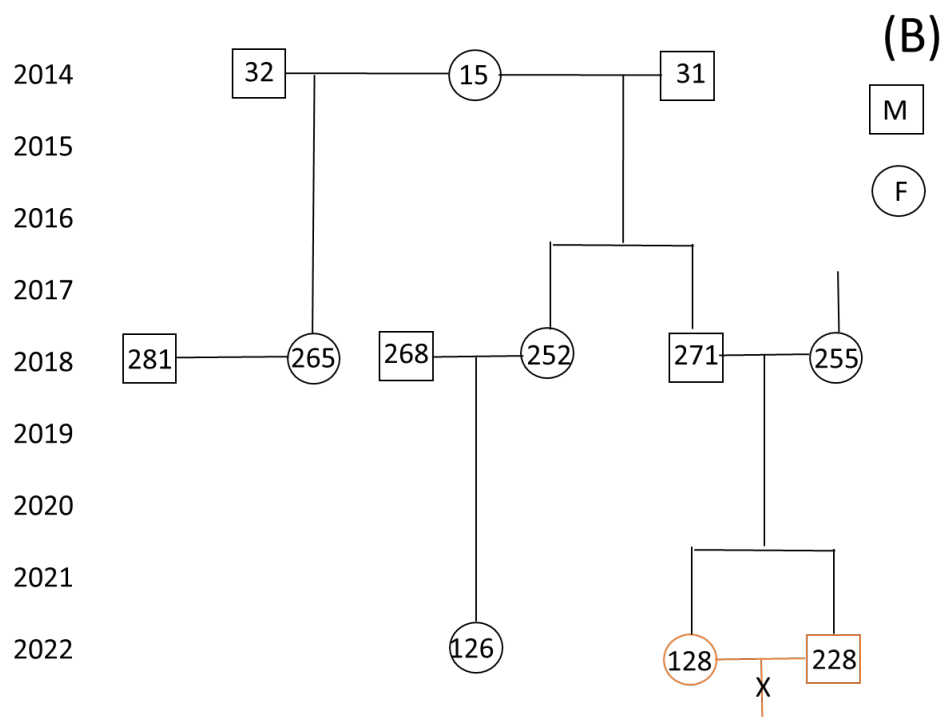
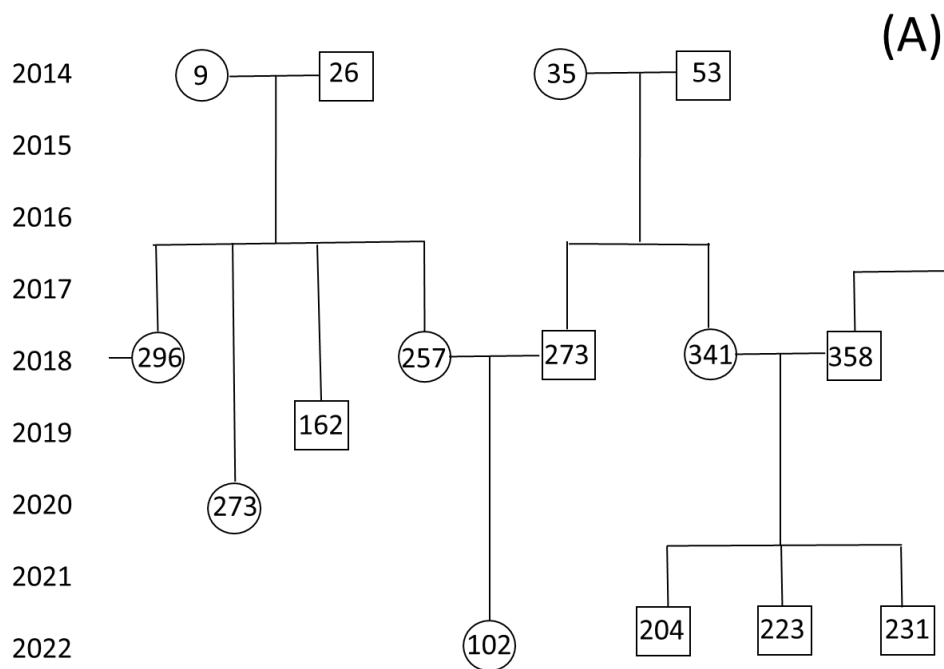
Det genetiskt effektiva antalet föräldrar per år ( $N_b$ ) beräknades till mellan 44 och 51 i Skellefteälven och 73 och 81 i Lagan, vilket motsvarar en effektiv populationsstorlek per generation ( $N_e$ ) av omkring 200 respektive 320, vilket således ligger under det långsiktiga målet  $N_e \geq 500$ . De omkring 60 % högre skattningarna av  $N_b$  och  $N_e$  för Lagan beror dels på ett högre (ca 20 %) antal kramade avelsfiskar, samt en lägre varians för antalet återvändande avkommor per förälder, vilket framförallt beror på en hög varians bland laxhanarna i Skellefteälven (Östergren m.fl., under tryckning). För att öka storleken av  $N_e$  krävs sannolikt en kombination av fler avelsfiskar samt andra åtgärder som syftar till att reducera variationen för hur många avkommor per föräldrar som återvänder i nästa generation. I Skellefteälven finns exempelvis tecken på en förhöjd variation vad gäller fertiliteten bland laxhanarna, där en hög andel förefaller vara sterila. Vid parning mellan endast en hona och en hane kan därför även många honors potentiella avkomma gå förlorad. Även användningen av hela och halva kläckbackar (se ovan) kan bidra till en ökad variation i antalet avkommor (Östergren m.fl., under tryckning).

Slutligen ska betonas att relationen mellan antalet avelsfiskar och  $N_e$  kan skilja sig mellan stammar och odlingar, vilket resultaten för laxen i Skellefteälven och Lagan illustrerar. Hur mycket sådan variation som förekommer kommer kunna belysas närmare under kommande år, givet att DNA-analyser av avelsfisk fortsätter och ytterligare  $N_e$ -skattningar erhålls för fler av de kompensationsodlade lax- och havsöringsstammarna.

### *DNA-baserade stamträd*

Med DNA-baserad föräldraskapsbestämning kan man konstruera så kallade stamträd (*pedigreer*) som grafiskt illustrerar släktskapsrelationer mellan enskilda individer, såsom föräldrar och avkommor i en eller flera generationer. Hittills har endast individer från tre efterföljande generationer identifierats i Skellefteälven. Figur 17 visar exempel på mindre delar av det stamträd som håller på att byggas upp för denna stam, där det redan finns flera exempel på släktskapsband som spänner över tre generationer. Av figuren syns bland annat att avkomman från ett och samma avelspar kan återvända efter olika antal år i havet (2-4), även om de flesta syskon återkommer efter två år. Vidare finns ett exempel på att två helsyskon råkat bli parade med varandra.

I framtiden, när stamträdet är ännu större, finns möjlighet att genomföra beräkningar av exempelvis inavelsgrad och inbördes släktskap, vilket kan användas för att utvärdera avelsarbetet samt planera detta inför framtiden. Man ska dock vara medveten om att för att kunna använda detaljerad DNA-baserad släktskapsinformation i det praktiska avelsarbetet krävs både tidig provtagning (i kombination med att den provtagna fisken märks med exempelvis PIT-tags, likt i Dalälven) samt att de laborativa och statistiska analyserna hinner genomföras innan aveln inleds



Figur 17. Exempel på stamträd (pedigree) för laxindivider med identifierade föräldrar från Skellefteälven. Honor anges med cirklar och hanar med kvadrater. Delfigur A och B representerar olika delar av ett större gemensamt stamträd, där identifierat släktskap finns mellan individerna 358 i delträd A samt 265, 252 och 271 i delträd B. Årtalen (vänstra kanten) anger kramningsår. Hona 128 och hane 228 (annan färg i B) representerar två helsyskon parade med varandra.



## 4. Avslutande kommentar

Som beskrivs i denna rapport har arbetet med genetiska analyser av avelsfisk, som inleddes 2014 och därefter ökat i omfattning, genererat stora mängder data och resultat. De hittills genomförda analyserna har bland annat givit information om genetisk variationsgrad och effektiva populationsstorlekar, identifiering av helsyskonparningar och älvsfrämmande individer, missade fenklippningar samt individuella släktskapsförhållanden. Utöver ovanstående har det via DNA-baserade föräldraskapsbestämningar även gått att identifiera enstaka fall av felaktiga uppgifter för kön eller vikt, samt avvikelser från förda parningsprotokoll. Dessa resultat har till viss del redan påverkat det praktiska avelsarbetet.

Ännu är det dock bara för några av de kompensationsodlade laxstammarna där vi med hjälp av DNA-analyser har kunnat identifiera föräldrar till samtliga avelsfiskar. Givet att arbetet fortlöper, kommer dock denna form av detaljerad och användbar information snart att finnas tillgänglig för samtliga lax- och havsöringsstammar som omfattas av detta genetiska ”märkningsprogram”. Med ökad kunskap och information öppnar sig ytterligare möjligheter att svara på frågor och ge odlingarna en ökad vetenskapligt underbyggd vägledning för avelsarbetet, även om det ska tilläggas att logistiska och ekonomiska ramar alltid sätter gränser för vad som är möjligt att genomföra i praktiken.

## 5. Tack

Tack till personalen på odlingarna som genomfört den genetiska provtagningen. Susanne Tärnlund och Magnus Larsson (SLU Aqua) hjälpte till med GIS-analyser, medan Malin Hällbom och Birgitta Jacobson (SLU Aqua) assisterade med laborativt arbete. Studien har finansierats av Vattenfall AB, Statkraft AB, Vattenregleringsföretagen, Fortum AB samt SLU.



*Ägg från 14 olika honor som står och sväller efter befruktningen vid FFS i Älvkarleby, Dalälven.*

## Referenser

- Bourret V, Kent MP, Primmer C, Vasemägi A, Karlsson S, Hindar K, McGinnity  
*SNP-array reveals genome-wide patterns of geographical and potential adaptive divergence across the natural range of Atlantic salmon (Salmo salar)*. *Molecular Ecology* 22(3): 532-51. [http://doi: 10.1111/mec.12003](http://doi:10.1111/mec.12003).
- Carlin B (1958). *Preliminär redogörelse för vandringsfiskutredningens märkningar av odlade laxungar*. Vandringsfiskutredningen meddelande 1958:2.
- Carlin B (1969). *The migration of salmon*. Laxforskningsinstitutets meddelande. 1969:2.
- Chatterji S, Patcher L (2006). *Reference bases annotation with GeneMapper*. *Genome Biology* 7(4): R29. [http://doi: 10.1186/gb-2006-7-4-r29](http://doi:10.1186/gb-2006-7-4-r29)
- Degerman E, Leonardsson K, Lundqvist H (2012). *Coastal migrations, temporary use of neighbouring rivers, and growth of sea trout (Salmo trutta) from nine northern Baltic Sea rivers*. *Journal of Marine Science* 69(6): 971-980. <http://doi:10.1093/icesjms/fss073>
- Fleming IA (1996). *Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6: 379-416.
- FUG (2019). *Svensk kompensationsodling av lax och öring - med riktlinjer för godkänd smolt*. Fiskeutredningsgruppen (FUG), Länsstyrelserna i Västra Götaland, Västernorrland och Norrbotten. PM 29 sidor.
- Goudet J (1995). *FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics*. *Journal of heredity* 86(6): 485-486. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111627>
- Hixon MA, Johnson DW, Sogard SM (2014). *BOFFFFs: on the importance of conserving old-growth age structure in fishery populations*. *ICES Journal of Marine Science* 71: 2071-2185. doi:10.1093/icesjms/fst200
- IBSFC, HELCOM (1999). *Baltic Salmon rivers – status in the late 1990s as reported by the countries in the Baltic Region*. The Swedish Environmental Protection Agency, The Swedish National Board of Fisheries, Stockholm. Göteborgs Länstryckeri AB Göteborg 1999. ISBN 91-972770-3-7
- ICES (2021). *Baltic Salmon and Trout Assessment Working Group (WGBAST)*. *ICES Scientific Reports*. 3 (26). <https://doi.org/10.17895/ices.pub.7925>
- Jacobson P, Gårdmark A, Huss M (2020). *Population and size-specific distribution of Atlantic salmon Salmo salar in the Baltic Sea over five decades*. *Journal of Fish Biology* 96:408–417.
- Jones O, Wang J (2010). *Colony: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data*. *Molecular Ecology Resources*, 10(3): 551-555. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02787.x>

- Kalinowski S (2008). *Mykiss: Software for estimating reproductive success from genetic data*. [online]. Department of Ecology Montana State University, Bozeman, Montana. Available from <http://www.montana.edu/kalinowski>
- Kalinowski ST, Manlove K, Taper ML (2008). *ONCOR: Software for genetic stock identification*. [online]. Department of Ecology Montana State University, Bozeman, Montana. <http://www.montana.edu/kalinowski/Software/ONCOR.htm>.
- Montén E (1988). *Fiskodling och vattenkraft : en bok om kraftutbyggnadernas inverkan på fisket och hur man sökt kompensera skadorna genom främst fiskodling*. Vällingby: Vattenfall. Tryckoffset AB. ISBN: 9171862757
- Nilsson J, Gross R, Asplund T, Dove O, Jansson H, Kelloniemi J, Kohlmann K, Löytynoja A, Nielsen EE, Paaver T, Primmer C, Titov S, Vasemägi A, Veselov A, Ost T, Lumme J (2001). *Matrilinear phylogeography of Atlantic salmon (Salmo salar L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area*. *Molecular Ecology* 10(1): 89-102. <http://doi:10.1046/j.1365-294x.2001.01168.x>.
- Palm S, Alanära A, Dannewitz J, Petersson E, Kagervall A, Östergren J (2018). *Kunskapsammanställning inför nationell märkningsstrategi och indexvattendrag för odlad lax*. Rapport till Havs- och vattenmyndigheten 51 sidor.
- Palm S, Söderberg L (2017). *Genetisk märkning av odlad östersjölax*. PM 26 sidor.
- Palm S, Söderberg L (2020). *A microsatellite marker calibration for Atlantic salmon - SLU Aqua vs. "SalSea"*. PM 7 sidor.
- Palm S, Söderberg L (2022). *Genetisk analys av havsöring från Ljungan*. PM 10 sidor.
- Palm S, Söderberg L (2022). *Genetisk analys av havsöring från Västernorrland: utökad studie*. PM 19 sidor.
- Säisä M, Koljonen M-L, Gross R, Nilsson J, Tähtinen J, Koskiniemi J, Vasemägi A (2005). *Population genetic structure and postglacial colonization of Atlantic salmon (Salmo salar) in the Baltic Sea area based on microsatellite DNA variation*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62(8): 1887-1904. <https://doi.org/10.1139/f05-094>
- Scheer BT (1939). *Homing instinct in salmon*. *The Quarterly Review of Biology*, 14(4): 408-420. <https://doi.org/10.1086/394593>
- Söderberg L, Ek C (2021). *Genetisk analys av lax och havsöring kramad 2020 i svenska kompensationsodlingar*. PM 49 sidor.
- Söderberg L, Lind E, Degerman E, Palm S (2020). *Genetisk särart och variation hos svenska bestånd av Atlantlax*. PM 28 sidor.
- Söderberg L, Palm S (2020). *Genetisk analys av kompodlad lax och havsöring från 2019*. PM 39 sidor.
- Söderberg L, Palm S (2022). *Genetisk analys av avelsfisk kramad 2021: lax och havsöring från åtta svenska kompensationsodlingar*. PM 47 sidor.
- Söderberg L, Palm S (2023). *Genetisk analys av avelsfisk kramad 2022: lax och havsöring från åtta svenska kompensationsodlingar*. PM 51 sidor.
- Söderberg L, Östergren J (2018). *Genetisk analys av öring från Ljusnan*. PM 11 sidor.
- Söderberg L, Östergren J, Palm S (2019). *Genetisk analys av avelsfisk, lax och havsöring från svenska kompensationsodlingar*. *Aqua reports* 2019:18.

- Institutionen för akvatiska resurser, Sveriges lantbruksuniversitet,  
Drottningholm Lysekil Öregrund.
- Takezaki N, Nei M, Tamura K (2010). *POPTREE2: Software for constructing population trees from allele frequency data and computing other population statistics with windows interface*. *Molecular Biology and Evolution* 27(4): 747-752. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp312>
- Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P (2004). *MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data*. *Molecular Ecology Notes* 4(3): 535-538. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Verspoor E, Stradmeyer L, Nielsen J (2007). *The Atlantic salmon: Genetics, Conservation and Management*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford UK. ISBN: 978-0-470-99584-6
- Walsh PS, Metzger DA, Higuchi R (1991). *Chelex 100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR-based typing from forensic material*. *Biotechniques* 10(4): 506-513. <https://doi.org/10.2144/000114018>
- Waples RS, Anderson EC (2017). *Purging putative siblings from population genetic data sets: a cautionary view*. *Molecular Ecology* 26(5): 1211-1224. <https://doi.org/10.1111/mec.14022>
- Whitlock R, Kopra J, Pakarinen T, Jutila E, Leach A, Levontin P, Jounela P, Kuikka S, Romakkaniemi A (2017). *Mark-recapture estimation of mortality and migration rates for sea trout (*Salmo trutta*) in the northern Baltic Sea*. *ICES Journal of Marine Science* 74(1): 286-300.
- Whitlock R, Mäntyniemi S, Palm S, Koljonen M-L, Dannewitz J, Östergren J (2018). *Integrating genetic analysis of mixed populations with a spatially-explicit population dynamics model*. *Methods in Ecology and Evolution* 9(4): 1017-1035. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12946>
- Östergren J, Nilsson J, Lundqvist H, Dannewitz J, Palm S (2016). *Genetic baseline for conservation and management of sea trout in the northern Baltic Sea*. *Conservation Genetics* 17:177-191.
- Östergren J, Palm S, Gilbey J, Dannewitz J (2020). *Close relatives in population samples: evaluation of the consequences for Genetic Stock Identification*. *Molecular Ecology Resources* 20(2): 498-510. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13131>
- Östergren J, Palm S, Gilbey J, Spong G, Dannewitz J, Königsson H, Persson J, Vasemägi A (2021). *A century of genetic homogenization in Baltic salmon - evidence from archival DNA*. *The Proceedings of the Royal Society B* 288: 20203147. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.3147>
- Östergren J, Palm S, Söderberg L, Persson L (2023). *Strategiskt arbete för bevarande av genetisk variation i svensk kompensationsodling*. Energiforsk Rapport 2023:xx (under tryckning).

## Bilaga 1

*Tabell A. Genetisk variation hos lax för alla undersöka år i de olika älvarna. Antalet undersöka laxar ( $N$ ) som har analyserats efter att helsyskongrupper har reducerats till max två individer, förväntad heterozygotigrad,  $H_E$ , medel för antalet observerade anlagsvarianter  $A_L$ , justerat antal anlagsvarianter  $A_R$ , samt  $F_{IS}$  som mäter avvikelser av genotypproportioner som förväntas enligt Hardy-Weinbergs lag.*

Älv	År	$N$	$H_E$	$A_L$	$A_R$	$F_{is}$
Lagan	2016	99	0.82	11.7	10.54	-0.007
Lagan	2017	98	0.81	11.4	10.12	-0.015
Lagan	2018	110	0.81	11.7	9.99	-0.016*
Lagan	2019	99	0.82	11.0	9.87	0.01
Lagan	2020	103	0.82	12.1	10.51	-0.011
Lagan	2021	101	0.81	11.8	10.28	-0.014
Lagan	2022	73	0.81	11.7	10.45	-0.017
Dalälven	2017	118	0.75	10.1	9.05	-0.004
Dalälven	2018	128	0.75	10.7	9.05	-0.003
Dalälven	2019	104	0.76	10.3	9.12	-0.004
Dalälven	2020	139	0.75	10.7	9.24	-0.017*
Dalälven	2021	118	0.74	10.3	9.00	-0.012
Dalälven	2022	140	0.74	10.4	8.93	0.018*
Ljusnan	2014	148	0.73	10.8	9.17	0.003
Ljusnan	2015	128	0.75	10.6	9.41	-0.013
Ljusnan	2019	126	0.75	11.2	9.71	-0.007
Ljusnan	2020	92	0.75	10.8	9.56	0.016
Ljusnan	2020	121	0.75	11.1	9.57	-0.004
Ljusnan	2020	46	0.75	9.6	9.32	-0.007
Indalsälven	2018	156	0.72	9.8	8.53	0.001
Indalsälven	2019	157	0.72	9.6	8.45	-0.006
Indalsälven	2020	170	0.73	9.9	8.61	-0.022**
Indalsälven	2021	120	0.72	9.5	8.47	-0.001
Indalsälven	2022	136	0.72	9.6	8.58	0.01
Ångermanälven	2017	56	0.73	9.5	9.14	-0.012
Ångermanälven	2018	177	0.73	10.8	9.33	-0.003
Ångermanälven	2019	126	0.73	11.0	9.48	-0.004
Ångermanälven	2020	142	0.73	10.8	9.25	0.014
Ångermanälven	2021	123	0.73	10.6	9.37	-0.003
Ångermanälven	2022	115	0.73	10.3	9.16	-0.006
Umeälven	2012	89	0.70	9.8	8.67	0.022*
Skellefteälven	2014	51	0.72	9.1	8.65	0.025
Skellefteälven	2015	55	0.72	8.8	8.45	0.006
Skellefteälven	2016	39	0.73	8.3	8.33	0.021
Skellefteälven	2017	66	0.73	9.1	8.54	-0.044***
Skellefteälven	2018	70	0.71	8.9	8.28	0.001
Skellefteälven	2019	74	0.70	9.1	8.40	-0.01
Skellefteälven	2020	82	0.71	8.6	7.95	-0.014

---

Skellefteälven	2021	71	0.73	8.6	8.08	0
Skellefteälven	2022	86	0.71	8.9	8.09	-0.021*
Luleälven	2018	335	0.73	12.6	9.56	0.009
Luleälven	2019	308	0.73	12.4	9.63	-0.001
Luleälven	2020	197	0.72	12.3	9.69	0.006
Luleälven	2021	335	0.73	12.3	9.52	-0.002
Luleälven	2022	323	0.73	12.3	9.57	-0.012*

---



*Tabell B. Genetisk variation hos havsöring för alla undersöka år i de olika älvarna. Antalet undersöka laxar ( $N$ ) som har analyserats efter att helsyskongrupper har reducerats till max två individer, förväntad heterozygotigrad,  $H_E$ , medel för antalet observerade anlagsvarianter  $A_L$ , justerat antal anlagsvarianter  $A_R$ , samt  $F_{IS}$  som mäter avvikelser av genotypproportioner som förväntas enligt Hardy-Weinbergs lag.*

Älv	År	<i>N</i>	<i>H<sub>E</sub></i>	<i>A<sub>L</sub></i>	<i>A<sub>R</sub></i>	<i>F<sub>IS</sub></i>
Dalälven	2017	66	0.75	9.9	7.20	0.018
Dalälven	2018	63	0.75	10.4	7.30	0.034*
Dalälven	2019	76	0.75	10.9	7.46	0.046**
Dalälven	2020	94	0.75	10.9	7.38	0.052***
Dalälven	2021	106	0.75	11.1	7.32	0.05***
Dalälven	2022	75	0.74	10.3	7.32	0.021
Ljusnan	2017	70	0.73	10.1	7.39	0.016
Ljungan	2018	67	0.72	9.0	6.60	0.031*
Ljungan	2019	48	0.69	7.9	6.15	0.008
Ljungan	2020	54	0.73	8.3	6.56	-0.016
Ljungan	2021	57	0.71	8.1	6.29	0.01
Ljungan	2022	16	0.72	6.7	6.69	0.049
Indalsälven	2017	38	0.75	9.4	7.51	0.008
Indalsälven	2018	64	0.74	9.9	7.60	0.004
Indalsälven	2019	58	0.74	8.5	7.02	0.038*
Indalsälven	2020	57	0.73	8.7	6.95	0.039**
Indalsälven	2021	66	0.75	9.7	7.34	0.032*
Indalsälven	2022	48	0.74	9.5	7.50	-0.017
Ångermanälven	2017	62	0.73	9.8	7.31	0.031*
Ångermanälven	2018	59	0.74	9.8	7.53	0.021
Ångermanälven	2019	86	0.73	10.6	7.43	0.002
Ångermanälven	2020	72	0.73	9.3	6.99	0.015
Ångermanälven	2021	66	0.73	9.6	7.40	-0.013
Ångermanälven	2022	58	0.73	9.5	7.25	-0.019
Umeälven	2020	77	0.75	10.4	7.54	0.002
Skellefteälven	2017	46	0.71	8.3	6.57	0.009
Skellefteälven	2019	67	0.71	9.1	6.66	0.044**
Skellefteälven	2020	64	0.72	8.3	6.62	0.043**
Skellefteälven	2021	71	0.73	8.8	6.78	-0.004
Skellefteälven	2022	71	0.72	8.3	6.61	0.005
Luleälven	2018	101	0.74	9.4	6.87	0.018
Luleälven	2019	99	0.73	8.8	6.69	0.026*
Luleälven	2020	84	0.73	9.0	6.77	0.04**
Luleälven	2021	108	0.73	9.4	6.82	0.018
Luleälven	2022	121	0.73	9.5	6.96	0.006



