

GENETISK VARIASJON HOS MJØSAURE

av

Øystein Skaala, Trond Taugbøl og Jostein Skurdal**FYLKESMANNEN I OPPLAND
MILJØVERNNAVDELINGEN****RAPPORT 18, 1991**

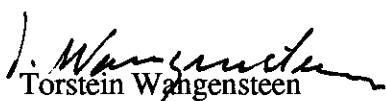
Referanse: Skaala, Ø., Taugbøl, T. & Skurdal, J. 1991. Genetisk variasjon hos mjøsaure. Fylkesmannen i Oppland, miljøvernnavdelingen. Rapport 18/91, 17 s.

FORORD

"Operasjon Mjøsørret" vart sett igang i 1988. Målet var mellom anna å auke aurebestanden ved auka utsetting og habitatforbetringar. Auren i Mjøsa har vore kultivert gjennom ei årrekke, og Hunderaure vart klekt kunstig allereie i 1860. Fleire fiskeforeningar og grunneierlag har sett ut settefisk i Mjøsa og tiløpselvene dei siste 40-50 åra.

Det var eit ynskje å få kartlagd den genetiske variasjonen hos mjøsauren før det vart auka utsetting. Kartlegginga skal nyttas til å avklare utsettingsstrategiar og som referanse for å måle eventuelle framtidige endringar. Fylkesmannen i Oppland tok kontakt med forsker Øystein Skaala ved Havforskningsinstituttet i Bergen i 1988 for å få utført studiane av genetisk variasjon hos mjøsauren. Ola Hegge har hjulpet til med å samla inn aurematerialet og Laila Unneland har gjort det meste av laboratoriearbeidet. En stor takk til dem begge.

Lillehammer, august 1991


Torstein Wangensteen
Fylkesmiljøvernsjef


Trond Taugbøl
Fung. fiskeforvalter

INNHOLD

	Side
1. SAMANDRAG	4
2. INNLEIING	5
3. BESKRIVING AV LOKALITETANE	5
4. MATERIALE OG METODAR	8
5. RESULTAT OG DISKUSJON	9
5.1. Om den genetiske variasjonen	9
5.2. Innvandringshistorie	14
5.3. Konsekvensar for forvaltninga	14
6. REFERANSAR	16

1. SAMANDRAG

Det vart samla inn aure frå fleire innløpselver til Mjøsa for populasjonsgenetiske studiar. Totalt vart det analysert 623 individ frå 12 lokalitetar. Det vart påvist genetisk variasjon i fylgjande loci: AAT-4, CPK-1, GPD-2, IDH-2, LDH-5, MDH-2, MDH-3 og PGI-3. Ingen unike allel vart registrert, men allelet MDH-3(110), som er svært sjeldant, vart berre påvist i tre individ i ein av dei 12 undersøkte lokalitetane (Bråstadelva). For totalmaterialet vart det funne variasjon i 8 av 32 loci (25%). Gjennomsnittleg kalkulert heterozygoti varierer frå 2.6% i Brumunda til 6.8% i Våla. Det undersøkte materialet viste stor grad av genetisk heterogenitet, og det vart funne signifikante skilnader i allelfrekvensar mellom lokalitetane. Det viser at det er reproduktive barrierar mellom populasjonane. Det går eit hovudskilje mellom vestlege og austlege populasjonar, særleg tydeleg i variabiliteten i CPK-1. To av dei vestlege populasjonane, Rinda og Vismunda, er meir like dei austlege populasjonane. Dette har mest sannsynleg samanheng med utsetting av fisk frå Brumunda (austleg populasjon) i desse lokalitetane og illustrerer såleis verknaden av utsetjing og kunstig genflyt.

2. INNLEIING

Studiar gjennomført dei siste 20 åra, med bruk av moderne biokjemiske metodar, har vist at mange arter er oppsplitta i populasjonar (stammer) med ulikt arvemateriale. Ei rekke arbeid er utført på aure, *Salmo trutta* (Ryman og Ståhl 1981, Ferguson 1989, Ryman 1983) og enkelte meiner at auren er ein av dei mest differensierte (oppspalta) artene av vertebratar vi kjenner. Biologiske studiar av aure har føregått i lang tid, men synspunkta på genetisk differensiering, arvelege særtrekk og taxonomi (slektskap) har variert atskilleg gjennom tidene (Behnke 1986). Tidlege aurebiologar klassifiserte gjerne auren i ei rekke forskjellige arter. På dei britiske øyane rekna ein i periodar med 10 arter (Gunther 1866), mellom anna sjøaure *Salmo trutta*, vestleg sjøaure *S. cambricus*, austleg sjøaure *S. brachypoma*, elveaure *S. fario* og stor innsjøaure *S. ferox*. Sidan 1758 er det beskrive om lag 50 arter som vi i dag reknar som variantar innafor arten *S. trutta* (Behnke 1972). Desse variantane er nå gruppert saman i ein polytypisk art (dvs. en art med mange ulike typar), *Salmo trutta* (Regan 1911, Trewavas 1953).

I Norge har det i storparten av vårt hundreår vore god latin å sjå på auren som ein homogen art med berre mindre arveleg skilnad mellom populasjonar (Dahl 1913; Sømme 1941). Ei slik grov klassifisering gjenspeglar ikkje dei genetiske skilnadene mellom populasjonar som nyare populasjonsgenetisk forsking har vist. I dag er ikkje spørsmålet om genetiske skilnader mellom populasjonar særleg kontroversielt. Dei fleste er merksame på at kjennskap til den genetiske populasjonsstrukturen hos ein art er viktig for å kunna forstå biologien til vedkomande art, og for å kunna forvalta artene best mogeleg.

Mjøsa (123 m o.h.) er den største innsjøen i Norge med eit areal på 362 km². I innsjøen, som har eit største djup på 449 m, lever 20 ulike fiskearter. Mjøsa har tidlegare hatt 35-40 elvar og bekker med gode gytemuligheter for aure. I nyare tid har gytemulighetene og oppvekstområda for aureyngel blitt betydeleg redusert som følge av forureining, kanalisering, forbygging, reguleringar og vandringssperrer. På midten av 70-tallet vart det antyda at berre ca. 30-35% av tidlegare gyte- og yngelområder var intakte, mens ca. 50% kunne reknast som totalt øydelagde (Nashoug 1976). I det siste tiåret har det imidlertid vore teikn til betring, og fleire mindre bekker som på 70-tallet nærast var fisketomme, har igjen fått ein god bestand av mjøsaure.

Målet med dette arbeidet har vore å undersøkja mengda og fordelinga av genetisk variasjon hos nokre av dei gjenverande aurepopulasjonane i den største innsjøen i Norge.

3. BESKRIVING AV LOKALITETANE

Aure vart samla inn frå 12 lokalitetar: Gudbrandsdalslågen, Våla, Gausa, Rinda, Vismunda, Bråstadelva, Lenaelva, Brumunda, Stensengbekken, Bruvollbekken, Skanselva og Båhusbekken. Lokalitetane varierer enormt i storleik; fra Gudbrandsdalslågen med midlere

vassføring i juli på mer enn $600 \text{ m}^3/\text{s}$ og et nedslagsfelt på 11.500 km^2 , til dei fire sistnevnte bekkane som er nær tørre i periodar. Den geografiske spredninga av lokalitetane er gjeven i figur 1.

Gudbrandsdalslågen, eller berre Lågen som den oftast vert kalla, har eit nedbørfelt på heile 11.500 km^2 . Lågen er gyteelva for Hunderaure, den største mjøsaurestamma både i tal og storleik. Hunderauren kan nå ei vekt på opptil 18-20 kg. Størsteparten av bestanden gyter nedanfor Hunderfossen, derav navnet Hunderaure. Mjøsauren vandrar omlag 7 mil oppover elva. Det er og fisketrapp i Harpefossen slik at omlag 4 mil til er teoretisk åpna, men berre eit fåtal aure vandrar opp her. Utbygginga av Hunderfossen på 60-tallet har kraftig redusert den naturlege rekrutteringa av Hunderaure på grunn av lita vassføring i dei viktigaste oppvekstområda for ungfisken. Regulanten har pålegg om å setja ut 15.000 unge-einingar årleg. (Ei unge-eining er ein aure på 20-25 cm utsett før 1. juli. Ved utsetting av mindre aure eller på eit seinare tidspunkt, må det kompenseras med eit større tal etter ein bestemt omrekningstabell). Av dagens Hunderaure (bygd på felleregistrering og fangstar til mjøsfiskarane) stammer omlag 50% fra naturleg rekruttering, den andre halvdelen er eit resultat av utsettingar. Utsettingane har pågått sidan 1965, og fram til og med 1990 er det totalt sett ut 785.000 settefisk (hovedsakeleg to-åringar). Berre stadeigen fisk er nytta som stamfisk. All settefisk vert merka, og som stamfisk vert det helst brukt naturleg rekruttert aure (dvs.aure som ikkje er merka).

Auren som er nytta i denne undersøkinga, vart fanga i mai og oktober 1988 på ei omlag 300 m lang strekning frå Hunderfossen og nedover.

Våla, med nedbørfelt på 303 km^2 , er ei sideelv til Lågen og renn ut ved Ringebu, omlag 6 mil nord for Lillehammer. Elva har ei eiga storaurestamme med oppvekstområde i Lågen. Det er teke gytefisk på opptil 10 kg i elva. Frå Lågen kan auren vandra omlag 3 km oppover elva. Hovedproblemet for aurebestanden i Våla er lita vassføring. Dette problemet er forsterka etter ei kraftutbygging i 1983. Viktige gyteområde har i periodar nærmast vore tørrlagde. I tillegg gir kanalisering og forbygning i deler av elva därlege oppvekstforhold for ungfisken. For å styrkja bestanden er det sidan 1986 årleg sett ut 5-7.000 einsomrig aure av stadeigen stamme, og det er også føreteke habitatforbetringar.

Auren i denne undersøkinga vart fanga i oktober 1988 frå utløpet og 1.5 km oppover, hovedsakeleg på ei 3-400 m strekning omlag 1 km frå utløpet.

Gausa har eit nedbørfelt på 934 km^2 og renn ut i Lågen ved Fåberg. Mjøsauren kan vandre omlag 22 km oppover elva. På denne lange strekningen er det mange gode gyte- og oppvekstområde, men også lange strekninger der elva er forbygd/kanalisiert og har få skjulestader og kvileplasser for aure. Lita vassføring i tørkeperiodar er eit anna hovedproblem. På 70-talet var det mykje utsetting av einsomrig Hunderaure i Gausa. Nøyaktig antal er ukjent, men det dreiar

seg om titusenvis.

Auren i denne undersøkinga vart samla inn i oktober 1988 på ein 500 m lang strekning ved Gausdal kyrkje, ca. 20 km frå utløpet.

Rinda, med nedbørfelt på 93.9 km², drenerer ut i Mjøsa ved Vingrom. Mjøsauren kan vandre ca. 4 km oppover elva. Det finst mange gode gyte- og oppvekstområde på denne strekninga, men i dei nedre 2 km er elva sterkt forbygd/kanalisert, og her er det relativt dårlige forhold for fisken. Dette har imidlertid til ein viss grad blitt utbetra ved dei nye forbygningsarbeida i 1989 som også la vekt på habitatforbetringar. I 1989 vart det også gravd ein djupål i utløpet av Rinda slik at oppvandringa vart letta. Lite vassføring i tørkeperiodar og få kulpar er eit hovedproblem. På 70-talet har det vore sett ut årsyngel og einsomrig fisk av både Hunder- og Brumunda-aure, men ingen nøyaktige utsettingstal er kjent.

Auren i denne undersøkinga vart fanga hausten 1987 og i oktober 1988 på ein 300 m strekning, 6-700 m frå utløpet og oppover.

Vismunda har eit nedbørfelt på 191.7 km² og drenerer ut i Mjøsa ved Biri. Fram til 1975 kunne mjøsauren vandra berre omlag 1 km oppover elva, men ved fjerning av ein demning er det no vandringsmuligheter ca. 7 km oppover elva. Det er truleg gode gyteforhold i elva, men forbygging/kanalisering gjer at det er tildels svært dårlige oppvekstforhold for ungfisk. Lite vassføring i tørkeperiodar og få kulpar er eit hovedproblem. I 1974 ble det sett ut 45.000 aureyngel av Brumundastammen.

Auren i denne undersøkinga vart fanga hausten 1987 og i oktober 1988 på en 500 m lang strekning, omlag 1 km frå utløpet og oppover.

Bråstadelva har eit nedbørfelt på 41.7 km² og renn ut i Mjøsa ca. 5 km nord for Gjøvik. Mjøsauren kan kun vandra 250 m oppover i elva, og gyte- og oppvekstforhold er dermed sterkt avgrensa. Såvidt vi veit er det ikkje føreteke nokon utsettingar av fisk i elva.

Aurematerialet vart fanga hausten 1987 i dei nederste 250 m av elva.

Lenaelva har eit nedbørfelt på 292 km² og drenerer ut i Mjøsa ved Skreia. Fram til 1975 kunne mjøsauren berre vandra omlag 2.5 km oppover i elva, men bygging av tre fisketrappar har lagt 30-40 km med elv- og bekkestrekning åpen for mjøsauren. På 70-talet var Lena-elva sterkt plaga av forureining (både landbruk, industri og hushaldning), og mjøsaurebestanden var kraftig redusert. I dei seinare år har forureiningssituasjonen betra seg, og største problemet for auren no synes å vera lite vatn i tørkeperiodar. Dette problemet blir forsterka ved jordvatning. Frå 1976 er det sett ut mykje einsomrig fisk i de øvre deler av elva, både Tunhovd-, Slidre og Brumunda-aure. Nøyaktig utsettingsantal er ukjent, men det har vore opp til 5.000 einsomringar pr. år.

Auren i denne undersøkinga vart fanga i oktober 1989 ca. på ein 100 m strekning ca. 7 km

frå utløpet.

Brumunda har eit nedbørfelt på 218 km² og drenerer ut i Furnesfjorden. Mjøsauren kan vandre omlag 18 km oppover i elva, til Bergsbuallet. Nest etter Lågen, har Brumunda den største bestanden av mjøsaure. Det er gode gyteplasser og oppvekstområde for yngel i elva, spesielt ca. 4 km frå utløpet og vidare oppover. Lita vassføring i tørkeperiodar (eit problem som er forsterka ved at omlag 10 % av nedbørsfeltet blei overført til eit anna vassdrag i 1960) og kanalisering/forbygning i nedre del er hovedproblema for aurebestanden. Kvart år vert det sett ut 2-5.000 tosomrig aure i vassdraget. Som stamfisk vert berre nytta Brumunda-aure. I 1989 blei det også føreteke betydelege habitatforbetringar i nedre del av elva.

Auren i denne undersøkinga vart fanga på ein strekning 2-5 km frå utløpet i september og oktober 1988.

Båhusbekken, Skanselva, Bruvollbekken og Stensengbekken er bekker med nedbørfelt mindre enn 25 km². Alle renn ut i Furnesfjorden og har på 70-talet vore sterkt utsett for forureining (giødselavrenning, silopressaft, utslipp fra halmluting m.m) slik at aurebestandane har vore nærmest utrydda. Idag har det i disse bekkene igjen etablert seg ein bra bestand av aure. Truleg har ein del av bestanden overlevd ute i Mjøsa og så reetablert seg i bekken igjen når forholda vart bedre, eller aure høgare opp i vassdraget har vandra nedover. I alle bekkene kan mjøsauren vandre minst ein kilometer oppover. Gyteforholda synes å være bra. Vassføringa er truleg viktigaste begrensande faktor. I tørkeperiodar kan bekkene bli nærmest tørrlagt på lange strekningar. I Båhusbekken vart det satt ut einsomrig Brumunda-aure tidleg på 80-talet (antal ukjent, men truleg nokre hundre). I Skanselva er det muligens og sett ut Brumunda-aure. I dei andre to bekkene er det såvidt ein veit ikkje sett ut aure.

Auren i denne undersøkinga vart fanga i oktober 1988 på følgjande stader i bekkene:

Båhusbekken: 5-10 aure fanga på strekninga 100-600 m frå utløpet. Resten vart fange på ein 200 m strekning omlag 2 km frå utløpet. Skanselva: Auren vart fanga på ein 500 m lang strekning omlag 1 km frå utløpet. Bruvollbekken: Auren vart fanga fra utløpet og 1,5 km oppover. Stensengbekken: Auren vart fanga frå utløpet og 200 m oppover.

4. MATERIALE OG METODAR

Auren vart samla inn med elektrisk fiskeapparat. Antal aure frå dei ulike lokalitetane er gjeve i tabell 2. Det vart i alt undesøkt 623 individ fordelt på 12 lokalitetar. Talet på individ som er analysert er lite for nokre av lokalitetane. Dette skuldast dels at populasjonane er små og dels vanskar med vassføringa under innsamlinga. I fylge Ferguson og Fleming (1983) vil ein prøve på 30 individ eller meir gje eit rimeleg bra estimat for allelfrekvensar når berre ein populasjon er involvert. Alle individ vart frosne ned etter innsamling, og sendt til Havforskningsinstituttet i Bergen for genetiske studiar. Prøvar av muskel, lever og auga vart opparbeidde same dag som elektroforesestudiane vart gjennomført. Gelane vart laga av 12%

stivelse i den aktuelle bufferen. Det vart brukt to ulike buffersystem: A) TCB gel buffer: 0,015M Tris, 0,001M citric acid, 0,003M boric acid og 0,001M LiOH; elektrode buffer: 0,3M boric acid og 0,1M LiOH; begge bufferane vart justert til pH 8,6. B) AM gel buffer: 0,002M citric acid; electrode buffer: 0,04M citric acid; begge bufferane vart justert til pH 6,1 med N-(3-aminopropyl)morpholine.

Det vart farga for fylgjande enzym: aspartate aminotransferase (AAT), alcohol dehydrogenase (ADH), adenylate kinase (AK), creatine phosphokinase (CPK), esterase (EST), glycerophosphate dehydrogenase (GPD), isocitrate dehydrogenase (IDH), lactate dehydrogenase (LDH), malate dehydrogenase (MDH), malic enzyme (ME), phosphoglucose isomerase (PGI), phosphoglucomutase (PGM). Desse enzyma er koda av tilsaman 32 loci. Ein reknar gjerne eit locus som polymorf når frekvensen av det vanlegaste allelet var mindre enn 0,99. I dette tilfellet har vi rekna eit locus som polymorf når vi har registrert eitt eller fleire variant allel i vedkomande locus fordi sikkerheten i metoden er så stor at sjansen for feiltolkning er minimal. Heterozygoti vart estimert ved å kalkulera forventa (expected) heterozygote frekvensar frå dei observerte allele frekvensane (Ferguson 1980). IDH og EST vart ikkje inkludert i utrekninga av genetisk variasjon p.g.a. metodiske problem med desse enzyma. Vi har fylgt Allendorf og Utter (1979) sine forslag til nomenklatur.

Fordeling av genotypar og allelfrekvensar vart testa ved ein G-test (Sokal og Rohlf 1969). Hos aure er MDH-3 eigentleg to loci, gjerne omtala som MDH-3/4, som produserer enzym med så like vandringseigenskapar at ein ikkje kan avgjera kven av dei to som forårsakar den observerte variasjonen. Det er berre mogeleg å skilja to genotypar i desse gena, og allelfrekvensane blir estimert ved å ta kvadratrota av frekvensen av MDH-3 (100/100) genotypen. I dette tilfellet vart allelfrekvensanse testa med ein t-test med ein arc sin transformasjon (Sokal and Rohlf 1969).

Elleve av dei tolv undersøkte populasjonane vart kombinert i ein klusteranalyse (Nei 1981, unbiased genetic distance). Bruvollbekken er ikkje inkludert i denne klusteranalysen fordi data for AAT-4 manglar for denne populasjonen, og talet på analyserte individ er lite frå denne lokaliteten. Sammenlikninga som er basert på 7 loci som er polymorfe hos aure, vart utført på "BIOSYS-1 PC computer program package" (Swofford and Selander 1989).

5. RESULTAT OG DISKUSJON

5.1. Om den genetiske variasjonen

Det vart påvist genetisk variasjon i fylgjande loci: AAT-4, CPK-1, GPD-2, IDH-2, LDH-5, MDH-2, MDH-3 og PGI-3. Registrerte allel og ekstreme frekvensar er gitt i Tabell 1. IDH-2 er ikkje inkludert i kalkuleringa av heterozygoti pga. førekomensten av ekstra ikkje-gentisk variasjon. I enkelte tilfelle hender det at eit allel er avgrensa til ein eller nokre få populasjonar,

Tabell 1. Enzym, loci, variantallel og ekstreme frekvensar av desse registrert hos aure frå bekker og elver i Mjøsa.

Enzym	Locus	Allel	Ekstrem frekvens
Aspartate aminotransferase	AAT-4	74	0.000-0.208
Creatine phosphokinase	CPK-1	115	0.196-0.881
Glycerophosphate dehydrogenase	GPD-2	50	0.000-0.093
Lactate dehydrogenase	LDH-5	100*	0.000-0.155
Malate dehydrogenase	MDH-2	152	0.009-0.179
Malate dehydrogenase	MDH-3	85	0.010-0.414
Malate dehydrogenase	MDH-3	110	0.000-0.002
Phosphoglucoseisomerase	PGI-3	110	0.000-0.071

* Svarar til det raske allelet, tidlegare LDH-5(105)

gjerne i låg frekvens. I det undersøkte materialet gjeld dette for eit raskt allel i MDH-3, kalla MDH-3(110). Dette allelet vart registrert berre i ein av dei 12 undersøkte populasjonane (Bråstadelva), og forekom der i 3 av 64 undersøkte individ. Det vart ikkje registrert signifikante avvik i genotypefordelinga innafor kvart locus i høve til den teoretisk forventa (Hardy-Weinberg) fordelinga, men i Rinda og Vismunda vart det funne eit numerisk underskot av heterozygotar. Dette tydar på at prøven inneheld individ frå to eller fleire genetisk ulike populasjonar (Wahlund effekten). For totalmaterialet er det funne genetisk variasjon i 8 av 32 loci (25%) (Tabell 1). Dette er rimeleg, og svarar til andre arbeid, t.d. Ferguson og Fleming (1983) som fann polymorfisme i 14 av 60 undersøkte loci (23%). Gjennomsnittleg heterozygoti varierer frå 2.6% i Brumunda til 6.8% i Våla (Tabell 2). Til samanlikning fann Ferguson og Fleming (1983) verdiar frå 0.0 til 6.2%. I andre norske populasjonar analysert for det same utvalet av gen som er brukt her, er det funne verdiar mellom 1.4% og 10.2% hos ferksvasstasjonær aure (Skaala og Nævdal 1989, Skaala 1991).

Eit utval av sju populasjonar (Brumunda, Vismunda, Skanselv, Rinda, Gausa, Bråstad og Lågen) vart testa for genetisk heterogenitet. Testen gav utslag i AAT-4 ($p<0.0001$), CPK-1 ($p<0.001$), GPD-2 ($p<0.035$), MDH-2 ($p<0.0001$) og PGI-3 ($p<0.011$). Det vart også testa for skilnader mellom to og to populasjonar. Såleis var det signifikant skilnad mellom Lågen og Gausa i CPK-1 ($p<0.001$) og MDH-3 ($p<0.0001$), mellom Lågen og Vismunda i AAT-4 ($p<0.057$), CPK-1 ($p<0.001$) og MDH-2 ($p<0.004$), mellom Lågen og Brumunda i CPK-1 ($p<0.0001$), MDH-2 ($p<0.036$) og MDH-3 ($p<0.0001$) og mellom Lågen og Rinda i CPK-1 ($p<0.001$). Likeins vart det funne signifikante skilnader mellom Bråstadelva og Rinda i

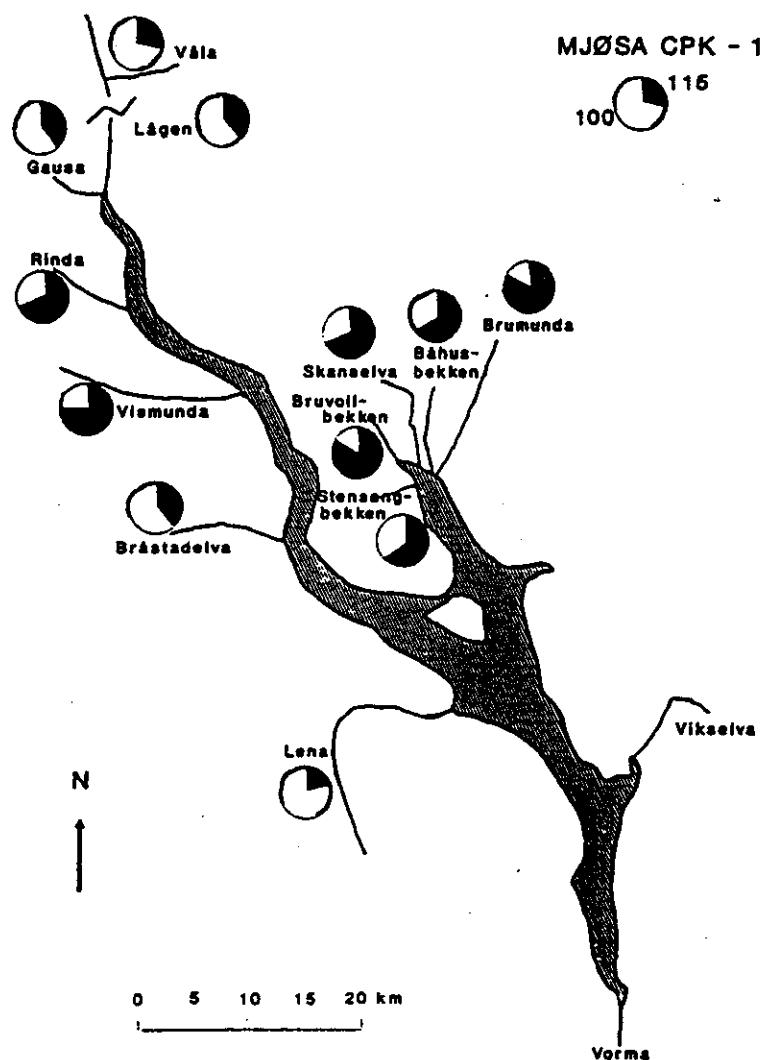
MDH-3 ($p<0.023$).

Tabell 2. Talet på analyserte individ og allelfrekvensar i 7 polymorfe loci hos aure frå Mjøsa og gjennomsnittleg heterozygoti (kalkulert over 27 loci).

Lokalitet	N	LOCI						H%	
		AAT-4	CPK-1	GPD-2	LDH-5	MDH-2	MDH-3	PGI-3	
Vestlege:									
Lågen	35	0.875	0.629	0.970	1.000	0.986	0.586	0.971	4.9
Våla	29	0.810	0.776	0.907	0.845	0.821	0.670	1.000	6.8
Gausa	43	0.841	0.686	0.942	1.000	0.917	0.902	0.977	5.9
Rinda	78	0.966	0.391	1.000	0.994	0.994	0.884	0.929	4.5
Vismunda	41	0.800	0.293	1.000	1.000	0.842	0.973	0.976	4.1
Bråstad	64	1.000	0.617	0.945	1.000	0.977	0.960*	0.961	2.9
Lena	56	0.792	0.804	1.000	0.911	0.991	0.964	1.000	3.3
Austlege:									
Stenseng	37	0.923	0.378	1.000	0.971	0.878	0.990	1.000	3.3
Bruvoll	21	-	0.119	1.000	1.000	0.857	0.926	1.000	-
Skanselv	48	0.821	0.396	1.000	1.000	0.979	0.968	1.000	3.2
Båhus	38	0.911	0.329	0.974	1.000	0.974	0.973	1.000	2.8
Brumunda	133	0.968	0.197	1.000	0.994	0.927	0.957	1.000	2.6

*Inkludert 3 heterozygotar for 110-allelet

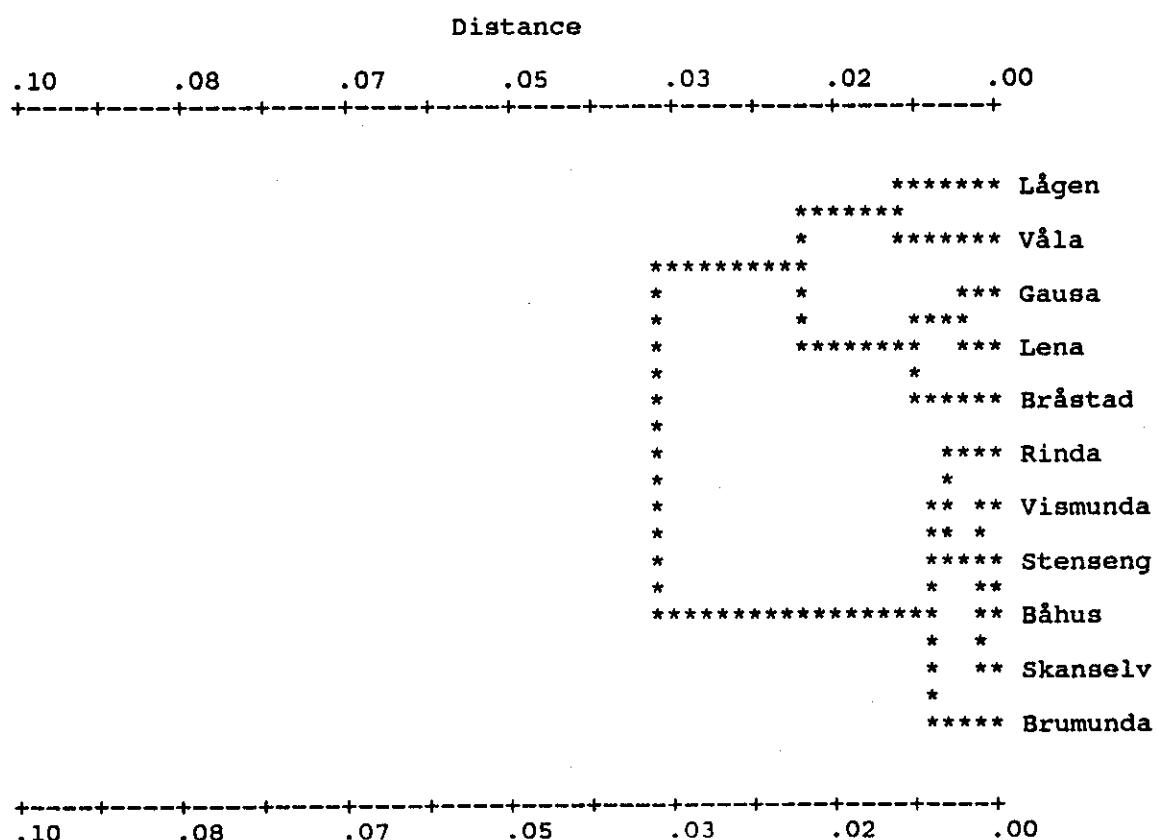
Aurematerialet frå Mjøsa viste seg å vera heterogent, og signifikante skilnader i allelfrekvensar mellom populasjonar er vanleg. Det er funne betydelege skilnader mellom dei to hovudvassdraga Lågen og Brumunda, men også mellom andre vassdrag. Skilnaden i genetisk variasjon mellom populasjonar på austsida og vestsida av Mjøsa er særleg tydeleg i CPK-1 (Figur 1) og PGI-3. På vestsida varierer frekvensen av CPK-1(115) dvs. variant allelet, frå 0.196 til 0.383 ($\bar{x}=0.298$), unntake Rinda og Vismunda, medan det på austsida varierer frå 0.604 til 0.881 ($\bar{x}=0.716$) (Figur 1, Tabell 1 og 2). Variant allelet PGI-3(110) som er funne i frem av sju populasjonar på vestsida, vart ikkje funne i nokon av dei 5 populasjonane på austsida. To av populasjonane på vestsida av innsjøen, Rinda og Vismunda, er meir like dei austlege populasjonane. Særleg i CPK-1 er dette tydeleg (Figur 1). Når ein ser på utsetningshistorien i området, er dette forståeleg. Medan det i dei vestlege populasjonane Lågen, Våla og Gausa er nytta materiale frå vestlege populasjonar til utsetjing, har dei to avvikande populasjonane Rinda og Vismunda, motteke genetisk materiale frå Brumunda, hovudelva på austsida. I Bråstadelva skal det ikkje ha funne stad utsetjing av noko omfang.



Figur 1. Oversikt over Mjøsa og lokalitetar der aure er innsamla. Frekvensar av CPK-1 alleler er vist som kake-diagram. Merk frekvensane til CPK-1(115) i Rinda og Vismunda.

Skilnadene i allelfrekvensar mellom austlege og vestlege stammer viser seg og att i estimatet for gjennomsnittleg heterozygoti. Dei vestlege populasjonane har ein gjennomsnittleg heterozygoti på 4.8 (unnateke Rinda og Vismunda), medan dei austlege har eit gjennomsnitt på 3.0.

Den observerte skilnaden i allelfrekvensar og fordeling av variantar går igjen i dendrogrammet (Figur 2). Den største genetiske distansen finn vi såleis mellom dei austlege og dei vestlege populasjonane. Grupperinga samsvarer godt med den geografiske fordelinga av populasjonane, med unntak av Vismunda og Rinda. På trass av at dei ligg på vestsida av Mjøsa grupperer desse to populasjonane seg med dei austlege populasjonane, og illustrerer såleis verknaden av utsetjing og kunstig genflyt.



Figur 2. UPGMA kluster analyse for 11 av dei 12 undersøkte populasjonane.

5.2. Innvandringshistorie

Eit karakteristisk trekk ved populasjonane i Mjøsa er dei høge frekvensane av variant-allelet i CPK-1, kalla CPK-1(115). Hos anadrome aurepopulasjonar i Norge er det vanleg at dette allelet føreligg i låge frekvensar eller manglar heilt. Hos ferskvassstasjonære populasjonar har vi unntaksvis funne det i høge frekvensar, til dømes i Byglandsfjorden ($p=0.779$).

Dette fenomenet er interessant i forhold til hypotesar for innvandringshistorie etter istida. Huitfeldt-Kaas (1918) har føreslege fleire innvandringsruter, mellom anna ei vestleg for anadrom aure og ei austleg for ferskvassfiskar med opphav i Väneren i Sverige, opp gjennom vassdraga til Mjøsa og Østerdalen. Under perioden 7500-6000 f.Kr. var klimaet i Skandinavia varmare enn no, og Østersjøen vart eit ferskvassbasseng, *Ancylus-sjøen*. I byrjinga på denne perioden var det mogeleg for ferskvassfisk å kolonisera austlege deler av Norge, samt Finnmark (Pethon 1985). Genetiske data frå Sverige (Ryman 1983) viser at CPK-1(115) allelet ofte føreligg i høge frekvensar i Sverige, og i Väneren området er frekvensane høge, tilsvarende som i Mjøsa og Bygland. Ein analysert prøve frå Finnmark (Tomaselva) viser også høg frekvens av dette allelet. I anadrome populasjonar i Norge er frekvensen av dette allelet låg, tilsvarende det ein finn i Irland (Crozier og Ferguson 1985). Andre studiar bekreftar dei høge frekvensane av dette allelet i austlege populasjonar (Chakraborty et al. 1982, Osinov 1984, Kangur og Paaver 1988), og dei låge frekvensane i vestlege populasjonar (Ferguson 1985). Allelfrekvensane hos aure bekreftar såleis Huitfeldt Kaas (1918) sin hypotese om austlege og vestlege innvandringsruter.

5.3. Konsekvensar for forvaltninga

Heterogeniteten i det samfengte materialet og signifikante skilnader i allel-frekvensar mellom populasjonar er bevis for reproduktive barrierar mellom populasjonar. Slike barrierar er ein føresetnad for at populasjonane skal differensiera genetisk, og har betydning for individua si tilpassing til miljøet dei lever i. Skilnaden mellom austlege og vestlege populasjonar i Mjøsa kan ha fleire årsaker. Det er vanskeleg å forklara denne skilnaden med utsetting åleine. Mest sannsynleg er det eit reelt hovudskilje mellom populasjonane på austsida og vestsida. Lokalitetane på austsida (unnateke Brumunda) er mindre bekker som på 70-talet var sterkt forureinsa. Truleg var då aurebestandane reduserte. Slike endringar i populasjonsstorleik vil naturleg nok redusera det genetiske mangfaldet. Med tanke på nykolonisering og utvikling av nye livskraftige populasjonar i dei skadde lokalitetane, er det viktig å sikra dei attverande lokalitetane som er lite eller ikkje påverka av forureining og transplantasjonar slik at desse eventuelt kan fungera som genbankar for nærliggjande lokalitetar.

Det er påvist utsett genetisk materiale, sannsynlegvis frå Brumunda, i Rinda og Vismunda.

Slike utsetjingar vil homogenisera aurestammene i Mjøsa og viska ut genetiske særtrekk og eventuelle tilpassingar. Då ein veit lite om konsekvensane av kunstig blanding av genetisk ulike populasjonar, veit vi ikkje om blandinga har hatt uheldig innverknad på populasjonane. Det vi likevel veit er at auren har ei utprega naturleg evne til å danna genetisk distinkte populasjonar med stor grad av reproduktiv isolasjon, og at dette kan ha betydning for individua si tilpassingsevne. Følgjeleg bør ein unngå populasjonsblanding i framtida, og i størst mogeleg grad nytta lokalt genetisk materiale til utsetjing.

Berre 12 av aurepopulasjonane i Mjøsa er undersøkt genetisk, og ei vidare oppfølging bør inkludera fleire populasjonar på austsida og rundt utløpet. Det ville og vera interessant å undersøkja lokalitetar nær Bråstadelva med tanke på 110-allelet i MDH-3, som berre er påvist i denne elva. Dei to populasjonane Rinda og Vismunda som har motteke genetisk materiale frå Brumunda er særleg interessante i det vidare arbeidet. I dette tilfellet har vi høve til å undersøkja om det introduserte genmaterialet vil bli inkorporert i populasjonane, om det vil etablera seg ei genotype fordeling i teoretisk likevekt, og eventuelt kor raskt dette vil gå etter at utsettingane er stoppa. Dette er spørsmål som det fins lite eksperimentelle data om, men som får stadig større aktualitet i samband med utsett fisk, rømt fisk og vern av naturlege genressursar.

REFERANSAR

- Allendorf, F. and F. Utter.* (1979). Population genetics. In: Fish physiology (W. S Hoar, D. J. Randall and J. R. Brett, eds) Vol VIII, pp. 407-454. London, Academic Press.
- Behnke, R. J.* (1972). The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes. *J. Fish. Res. Board Can.* 29, 639-671.
- Behnke, R. J.* (1986). Brown trout. *Trout*, 27, 42-47.
- Chakraborty, R., M. Haag, N. Ryman and G. Ståhl.* (1982). Hierarchical gene diversity analysis and its application to brown trout population data. *Hereditas* 97, 17-21.
- Crozier, W.W. and A. Ferguson.* (1985). Electrophoretic examination of the population structure of brown trout, *Salmo trutta* L., from the Lough Neagh catchment, Northern Ireland. *J. Fish Biol.* 28, 459-477.
- Dahl, K.* (1913). Laks og ørret. Fiskeri og kultur. Gyldendal Forlag, Oslo.
- Ferguson, A.* (1980). Biochemical systematics and evolution. Blackie. London. 194 pp.
- Ferguson, A.* (1989). Genetic differences among brown trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for the conservation and management of the species. *Freshwater biology* 21, 35-46.
- Ferguson, A. and C.C. Fleming* (1983). Evolutionary and taxonomic significance of protein variation in the brown trout (*Salmo trutta* L.) and other salmonid fishes. pp. 85-99. In: G.S. Oxford and D. Rollinson (eds.) Protein polymorphism: Adaptive and taxonomic significance. Academic Press, London.
- Gunther, A.* (1866). Catalogue of the Fishes of the British Museum, Vol 6. London: Taylor & Francis. 368 pp.
- Huitfeldt-Kaas, H.* (1918). Ferskvandsfiskene utbredelse og indvandring i Norge. Centraltrykkeriet. Kristiania. 106 s.
- Kangur, M. and T. Paaver.* (1988). Reproduction and population structure of sea trout along the coast of Estonia. ICES 1988 Bul/No. 46.
- Nashoug, O.* (1976). Årsberetning 1975. Mjøsutvalget. Fiskeritekniker for Mjøsa med tilløpselver og Vorma. 109 s.
- Osinov, A.G.* (1984). Zoogeographical origins of brown trout, *Salmo trutta* (*Salmonidae*): Data from biochemical genetic markers. *J. Ichtyol.* 24, 10-23.
- Pethon, P.* (1985). Aschehoughs store fiskebok. Aschehough. 447 s.
- Regan, C. T.* (1911). The Freshwater Fishes of the British Isles. London, Methuen. 287 pp.
- Ryman, N. and G. Ståhl.* (1981). Genetic perspectives of the identification and conservation of Schandinavian stocks of fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38, 1562-1575.
- Ryman, N.* (1983). Patterns of distribution of biochemical genetic variation in salmonids: differences between species. *Aquaculture* 33, 1-21.

- Skaala, Ø. and G. Nævdal.* (1989). Genetic differentiation between freshwater resident and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. within watercourses. J. Fish Biol. 34, 597-605.
- Skaala, Ø.* (1991). Genetic variation in wild and hatchery populations of brown trout (*Salmo trutta* L.) in Norway. Submitted to J. Fish Biol.
- Sokal, R.R. and F. J. Rohlf.* (1969). Biometry. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Swofford, D. L. and R. B. Selander.* (1989). BIOSYS-1. A PC program for the analysis of allelic variations in genetics. Release 1. July 1989.
- Sømme, J.D.* (1941). Ørretboka. Oslo. Jacob Dybwads forlag. 591 s.
- Trewawas, E.* (1953). Sea-trout and brown-trout. Salmon Trout Mag. 139, 199-215.