

Fører kraftutbygging til økt genetisk mangfold hos ørret? Undersøkelse av villfisk fra Tinnsjø, Måna og Møsvatn i Telemark

Jan Heggenes¹ og Knut H. Røed²

¹Høgskolen i Telemark, N-3800 Bø i Telemark, Norge,

²Norges Veterinærhøgskole, Boks 8146 Dep. 0033 Oslo I, Norge

HiT skrift nr 4/2004

ISBN 82-7206-231-3 (trykt)

ISBN 82-7206-232-1 (online)

ISSN 1501-8539 (trykt)

ISSN 1503-3767 (online)

Serietittel: *HiT skrift* eller *HiT Publication*

Høgskolen i Telemark

Postboks 203

3901 Porsgrunn

Telefon 35 57 50 00

Telefaks 35 57 50 01

<http://www.hit.no/>

Trykk: Kopisenteret. HiT-Bø

© Forfatterne/Høgskolen i Telemark

Det må ikke kopieres fra rapporten i strid med åndsverkloven og fotografiloven, eller i strid med avtaler om kopiering inngått med KOPINOR, interesseorganisasjon for rettighetshavere til åndsverk

Sammendrag

Genetisk struktur til populasjoner av ørret i Telemark (og Norge forøvrig) er lite kjent. Likevel er fiskeforvaltningen sitt mål å basere alle tiltak på 'stedegne bestander'. Denne strategien er i hovedsak grunnet på en kombinasjon av 'føre var'-prinsippet og teoretiske antagelser om at stedegne bestander er lokalt tilpasset. Ørret som art er genetisk svært heterogen, noe som sannsynligvis kan oppstå i løpet av få generasjoner. Slik variasjon er knyttet til sprednings- og vandringsmønster som bestemmer flyten av gener mellom populasjoner og generasjoner. Ulike vandringshinder i elver kan derfor føre til varierende grad av isolasjon og dermed begynnende genetiske forskjeller. I elva Måna mellom Møsvatn og Tinnsjø er det bygd 4 dammer i perioden 1906-1958 som delvis har isolert ørretbestandene i de forskjellige delene av elva til ulike tider. For å undersøke mulige effekter av dammer som (semi)barrierer for fiskevandring og dermed genflyt, ble villfisk av ørret innsamlet fra Møsvatn, 6 stasjoner i Måna, og fra Tinnsjø, og analysert genetisk for ni mikrosatelitt loci. Alle populasjonene viste stor genetisk variasjon (gjennomsnittlig antall alleler per locus 5.3-8.9, observert heterozygositet 0.57-0.65 per populasjon, og total $F_{st}=0.032\pm SE0.002$). Parvise multilocus F_{st} estimater viste at det ikke var signifikante forskjeller mellom innsjøpopulasjonene i Tinnsjø og Møsvatn, mens det var betydelig populasjonsstrukturering i Måna. Populasjonene i nedre del av Måna viste små forskjeller ($F_{st}=0.0035-0.0091$). De skilte seg heller ikke fra populasjonene i Møsvatn, men noe fra Tinnsjø, selv om den genetiske avstanden ikke var stor. Den øverste populasjonen i Måna, rett under Møsvassdammen, skilte seg imidlertid sterkt ut fra de andre ($F_{st}>0.035$). Analyser av genetiske avstander (Nei) og tilhørighets-tester ga de samme resultater. Populasjonsstruktureringen i øvre del av Måna er sannsynligvis et resultat av reguleringen, hvor en barriere (dam) har isolert populasjonen og skapt større genetisk avstand gjennom genetisk drift. På kort sikt kan dette føre til samlet sett større genetisk mangfold. På lengre sikt kan det føre til tap av sjeldne alleler og innavl, og kan derfor være en flaskehals for populasjonenes overlevelse.

Nøkkelord: mikrosatelitter, populasjonsgenetikk, lokal struktur, ørret, elv

Innledning

Bevaring av naturlig biologisk mangfold er det grunnleggende prinsipp for naturvern og -forvaltning både internasjonalt (e.g. Heywood 1995), nasjonalt og regionalt (Fylkesmannen i Telemark 1997). Ved begrenset kunnskap om økologiske og evolusjonære prosesser, aktualiseres det konserverende 'føre var'-prinsippet (e.g. Heywood 1995). Mer handlingsrom i naturforvaltningen er derfor betinget av mer kunnskap, særlig om genetisk mangfold. Gener, arter, bestander (populasjoner) og økosystemer er viktige nivåer for biodiversitet. Selv om fokus i vern av biodiversitet ofte er på bevaring av arter, er bevaring av genetisk mangfold viktigst i et evolusjonært perspektiv. Det bestemmer mulighetene bestander har for å tilpasse seg varierende miljøforhold (e.g. Slobodkin & Rapoport 1974; Amos & Harwood 1998), også for ferskvannsfisk (e.g. Carvalho 1993; Carvalho & Hauser 1994, Koskinen *et al.* 2002).

Ørret (*Salmo trutta*), vår vanligste og mest utbredte fisk, viser stor økologisk variasjon (polytypisk; Elliott 1994). Den er også en av de mest genetisk variable vertebrater som er kjent, og viser ofte store forskjeller mellom bestander (e.g. Ferguson 1989; Ball-Iloera *et al.* 2002). Innenfor sitt naturlige utbredelsesområde, er ørret oppdelt (fragmentert) i lokale populasjoner. Det blir ofte *a priori* sett som et tegn på lokale tilpassinger som bedrer overlevelse og reproduksjon i dette miljø (e.g. Carvalho 1993; Estoup *et al.* 1998, Hansen *et al.* 2002), og som derfor vil være evolusjonært viktige enheter (evolutionary significant units, ESS; Busby *et al.* 1996) som bør bevares. Dette er det teoretiske grunnlaget for en forvaltningsstrategi som tar utgangspunkt i bevaring av stedeegne bestander. Nyere undersøkelser dokumenterer at det hos laksefisk kan oppstå stor genetisk variasjon også i løpet av få generasjoner (Koskinen *et al.* 2002, Meldgaard *et al.* 2003), dels som et resultat av genetisk drift og dels som et resultat av naturlig seleksjon (Hansen *et al.* 2002, Koskinen *et al.* 2002). Den relative betydningen av disse to prosessene er likevel som regel uklar (Adkinson 1995). I små populasjoner vil tilfeldig genetisk drift være den viktigste prosess som fører til genetisk differensiering, og dermed økt genetisk mangfold.

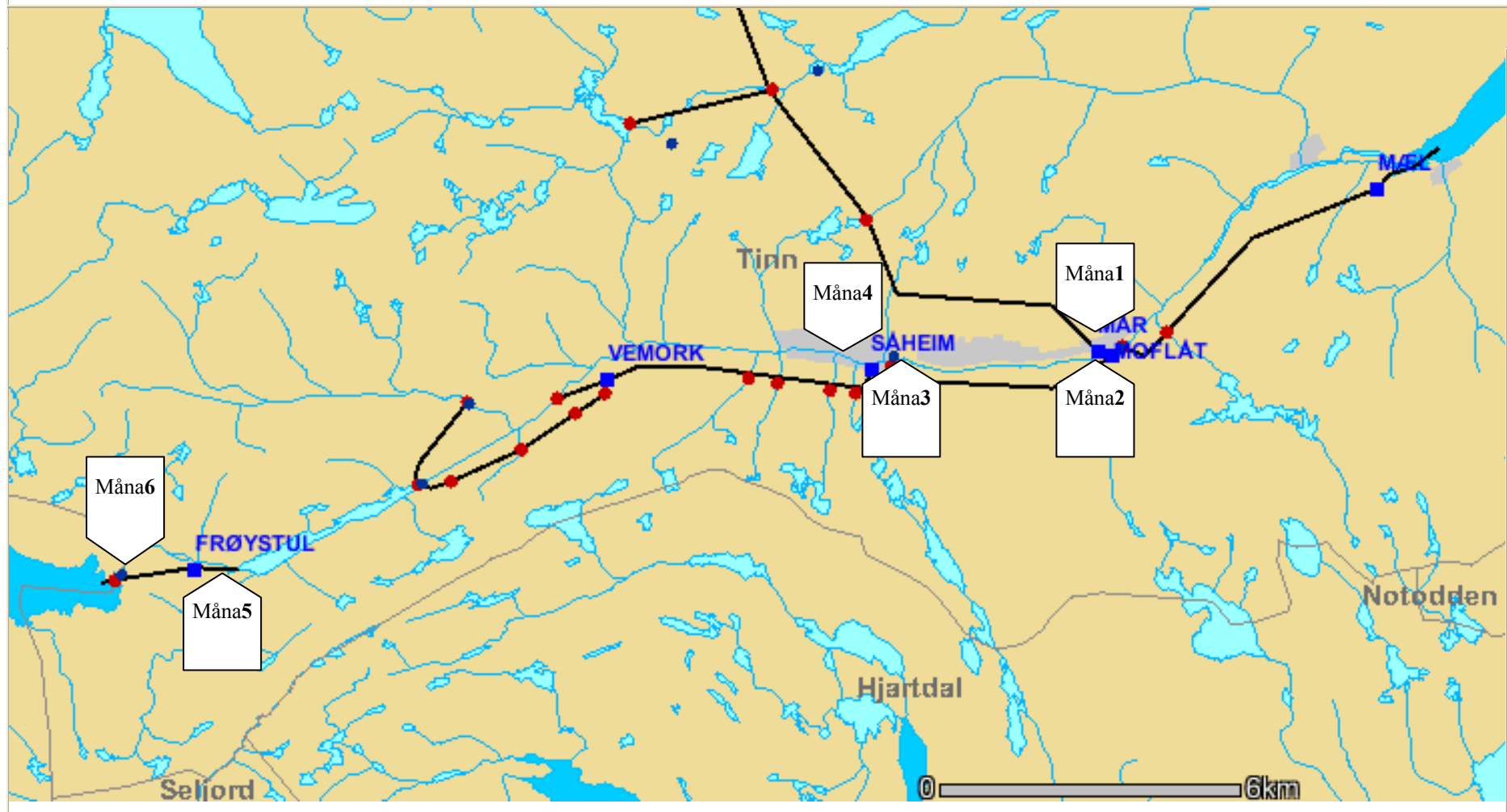
I Norge, og spesielt i Telemark som det eldste og mest utbygde vassdragsfylket, har tidligere sammenhengende naturlige bestander av ørret blitt sterkt berørt av vassdragreguleringer. Særlig bygging av dammer vil påvirke vandringsmulighetene. Oppkomsten av genetisk variasjon mellom bestander er knyttet til sprednings- og vandringsmønster som bestemmer flyten av gener mellom populasjoner og generasjoner (e.g. Wenburg *et al.* 1998, Hansen *et al.* 2002, Meldgaard *et al.* 2003). Ulike vandringshinder i elver kan derfor føre til varierende grad av isolasjon og dermed begynnende genetiske forskjeller. Nyere undersøkelser som viser betydelig genetisk variasjon hos ørret i små elvesystemer, indikerer at dette har utviklet seg over tid pga. naturlige vandringshinder, f.eks. vannfall, eller valg av gyteplasser (Carlsson *et al.* 1999, Carlsson & Nilsson 2000, 2001). Vi vet lite om hvordan, og eventuelt hvor fort, konstruksjon av menneskeskapt vandringshinder som for eksempel dammer og liten vannføring, kan påvirke genetisk variasjon hos ørret. Målet med foreliggende undersøkelse var derfor å undersøke genetisk struktur hos ørret i det første store vassdraget i Norge som ble utbygget - Månassdraget (siden 1906). Vår arbeidshypotese var at helt eller delvis isolasjon av ørretbestander i Måna pga. utbygging har ført til større genetisk differensiering.

Materiale og metoder

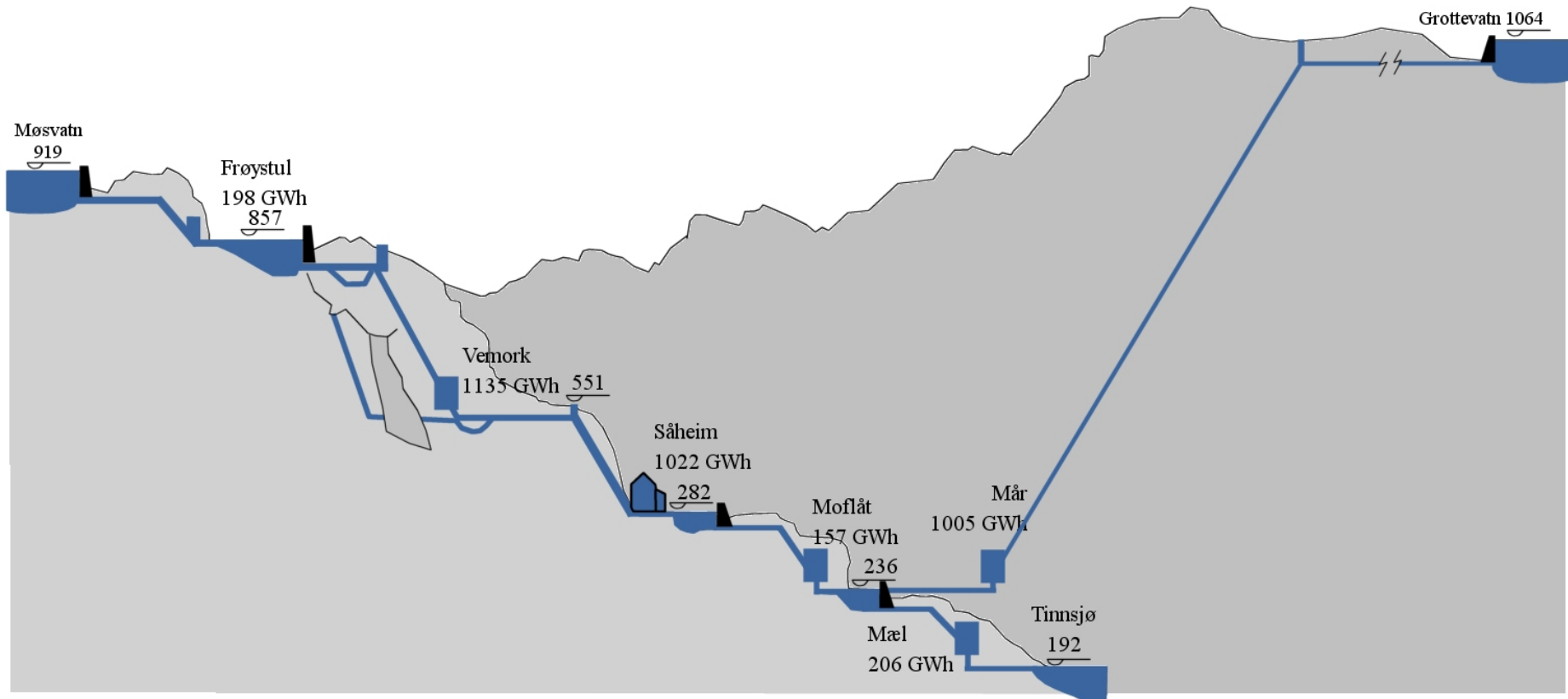
Vassdragsutbyggingen

Telemark har en internasjonalt sett lang historie med vassdragsutbygginger. Den eldste store og fremdeles en av de største, er utbyggingen av Måna-vassdraget fra Møsvatn til Tinnsjø (Fig. 1). Fire dammer som er bygget over en tidsperiode på 50 år (Møsvassdammen 1906, Skarfoss 1911, Såheim 1951, Dale 1957), har effektivt hindret all oppvandring, og i stor grad også nedvandring ettersom vannet fra alle dammene føres bort fra Måna, gjennom turbiner, og først tilbake til Måna direkte i neste damreservoar (Fig. 1, 2). Dette har delvis isolert den tidligere sammenhengende ørretbestanden i nedre del av Måna iallfall i tre ulike deler og for ulike tidsrom (oppstrøms Såheim 84 år, Såheim-Dale 49 år, nedstrøms Dale fremdeles fri vandringsvei til Tinnsjø). Oppstrøms Rjukanfossen, som har vært et naturlig oppvandringshinder fra siste istid, og Skarfossmagasinet, har ørretbestanden vært isolert fra Møsvatn siden 1906. Utbyggingene representerer derfor et langtids felt-eksperiment mht. mulige genetiske effekter på ørret av dammer og sterkt redusert vannføring, selv om dette er korte tidsrom i evolusjonær sammenheng.

MÅNA-VASSDRAGET



Figur 1. Kart over Måna-vassdraget fra Møsvatn (venstre) til Tinnsjø (høyre) med alle kraftstasjonene (firkanter) og vanninntakene (runde). Prøvetakingsstasjonene er vist med piler.



Figur 2. Profil av fallforholdene i Måna-vassdraget fra Møsvatn (venstre) til Tinnsjø (høyre) med inntak og utløp fra alle kraftstasjonene.

Ørretbestandene i Tinnsjø og Møsvatn er tidligere undersøkt genetisk i andre sammenhenger (Heggenes *et al.* 1996, Heggenes & Røed 2002, 2003). Det er vist at nedre Måna (nedstrøms dam Dale) fremdeles er det viktigste rekrutteringsområdet for ørret i Tinnsjø. I foreliggende undersøkelse er materialet fra Møsvatn og Tinnsjø også reanalysert i denne sammenheng.

Vassdrag og prøvetakingsstasjoner

Møsvatn som ble regulert første gang i 1906 (Fig. 1, 2; 900.0 - 918.5 moh.), har et alpint nedbørfelt på 1498 km², er 38 km langt med et overflateareal på max. 77.8 km² og min. 28.3. Totalt vann volum er 1064 mill. m³, og årlig vannføring ut (1990-99) er 1643,2 mill m³ (52,1 m³s⁻¹). Forekommende fiskearter er først og fremst ørret, mens røye (*Salvelinus alpinus*) sannsynligvis ble innført omkring 1920. Ørekyte (*Phoxinus phoxinus*) har av ukjente årsaker nylig blitt innført. Prøver av ørret (n = 40) ble innsamlet fra det nordlig-sentrale bassenget i selve Møsvatn ved flyte- og bunngarnfiske i 2000. Møsvassdammen hindrer nedvandring av fisk (siden 1906), men i perioden 1906-1926 ble vannet tappet i elveleiet. Siden 1926 tas vannet direkte fra Møsvatn inn i Frøystul kraftverk, med undervann direkte i Skarfosdammen (Fig. 2). Det er ikke pålagt minstevannføringer på mellomliggende elvestrekning på ca. 2.5km, og det er normalt ikke overløp fra dammen. Utover sjeldne episoder med damoverløp i flom, er elvestrekningen effektivt isolert og har vært det i lengst tid av alle delstrekninger i Måna. Det er imidlertid fremdeles mulig for ørret å vandre opp fra Skarfosmagasinet, selv om elvestrekningen er stri (gradient ca. 3 %). Vår øverste prøvetakings stasjon (Måna-6) for ørret lå øverst på denne elvestrekningen nær Møsvassdammen (Fig. 1, 2), mens neste prøvetakings stasjon lå ved innløpet til Skarfosdammen (Måna-5). Alle prøver fra elvestrekningene (n = ca. 30 per stasjon) ble innsamlet i 2000 med elektrisk fiskeapparat (type FA3, som gir eksponensielle pulser på 1200 V med en frekvens på 86 Hz, laget av Geomega a/s). All samlet ørret var 1+ eller større, med unntak av Måna-2 (5 stk. 0+) og Måna-4 (7 stk. 0+), ettersom genetisk strukturering hos 0+ synes å kunne være noe mer variabel enn for eldre fisk (Carlsson & Carlsson 2002). Genetisk struktur synes imidlertid å være stabil over tid (år og generasjoner) hos ørret i samme vannsystem i de få undersøkelsene som er gjort på dette (e.g. Carlsson & Nilsson 2000, Hansen *et al.* 2002), slik at gjentatt prøvetaking over år normalt ikke er nødvendig.

Fra magasinet i Skarfosdammen (Fig. 2) tas vannet direkte inn i Vemork og Såheim kraftstasjoner. Fallhøyden er 575m og fisk må eventuelt minimum passere 2 Francis-turbiner. Sannsynligheten for at nedvandrende fisk skal overleve er derfor svært liten. Undervann Såheim (6km nedstrøms Rjukanfossen i nedre Måna) går direkte i Moflåt kraftverk (siden 1951; Fig. 1, 2). Undervann Moflåt kraftverk går direkte i magasinet ved dam Dale og derfra direkte i Mæl kraftverk (siden 1957). Strekingen i nedre Måna fra Rjukanfossen til dam Dale har derfor vært effektivt isolert iallfall siden 1957. Det er ingen minstevannføring. Vanlig restvannføring er svært variabel, men ofte knapt 1 m³s⁻¹, mens Måna historisk hadde en middelvannføring på over 50 m³s⁻¹.

En mindre terskeldam oppstrøms Såheim har siden 1960-tallet hindret oppvandring av fisk. En prøvetakings stasjon lå oppstrøms dam Såheim på denne strekningen (Måna-4), en stasjon lå rett nedstrøms dam Såheim (Måna-3), og en stasjon lå rett oppstrøms dam Dale (Måna-2; Fig. 1, 2).

Dam Dale stopper all oppvandring av fisk. Det er ingen minstevannføring nedstrøms dammen, og ikke overløp annet enn når Mæl kraftverk ikke er i funksjon. Det er derfor liten eller ingen nedvandring av fisk. Fra nedstrøms dam Dale er det imidlertid fri vandringsvei i Måna 8 km til innløp Tinnsjø, hvor undervann Moflåt også kommer inn (Fig. 1, 2). Her kan ørreten derfor vandre opp slik den har gjort siden siste istid, men vannføringen er sterkt redusert (fra > 50 til $< 1 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$). Øverst på denne strekningen, nedstrøms dam Dale, lå den nederste stasjonen i Måna (Måna-1).

Tinnsjø (40km) er regulert 187.2-191.2 moh. siden 1890 (nedbørfelt 1501km^2 , overflateareal 51 km^2 , vannvolum $9700 \times 10^6 \text{ m}^3$; middeldyp 190 m (max. 434 m)) (Fig. 1, 2). Ørret og røye vandret naturlig inn etter siste istid (Heggenes *et al.* 1996), muligens også abbor (*Perca fluviatilis*). Ørekyte er innført ved uhell i nyere tid (ca. 1950?). Ørret har 5 mulige rekrutterings elver i Tinnsjø, og Måna synes fremdeles å være den viktigste, iallfall for nordre del hvor prøver av voksen ørret ($> 25\text{cm}$) ble innsamlet med garnfiske (Heggenes *et al.* 1996, Heggenes & Røed 2003).

Ekstraksjon av mikrosatellitt DNA

Ørret viser betydelig genetisk variasjon (e.g. Hansen 2002). De DNA mikrosatellitt-teknikker som her er benyttet, er svært følsomme teknikker som gir mye informasjon om genetisk variasjon mellom og innen populasjoner (e.g. Estoup *et al.* 1998, Goldstein & Schlötterer 1999).

Mikrosatellitter er korte segmenter av DNA (vanligvis 50-200 basepar) som inneholder tandem repeterte sekvenser av 1-5 basepar. De er gjennomgående vidt utbredt i genomet og viser ofte stor grad av genetisk variasjon (polymorfi) og er som oftest ikke utsatt for seleksjon (nøytrale). De er derfor velegnet til å påvise eventuelle genetiske forskjeller mellom populasjoner som reflekterer stokastiske prosesser (genetisk drift).

Omtrent 100-200 mg vevsprøve ble brukt for å ekstrahere DNA ved en modifisert prosedyre etter salt-ekstraksjonsmetoden (Miller *et al.* 1988, Pogson *et al.* 1995). Variasjonen ble analysert ved å amplifisere opp de repeterte sekvensene ved hjelp av PCR-teknikk (Polymerase Chain Reaction). Variasjonen i PCR-produktene ble synliggjort og analysert ved å bruke en sekvenseringsmaskin (se Vedlegg I for detaljer).

Vi analyserte variasjon i ni forskjellige DNA mikrosatellitter, Bru13, Bru22, Str58, Str15, Bru25, Bru14, Str60, Str12, og Bru07 (Tabell 1, se Vedlegg II og Heggenes *et al.* 2002 for detaljer).

Analysar

Mikrosatellitt allel frekvenser for de forskjellige loci ble testet for avvik fra Hardy-Weinberg likevekt innen populasjoner (Fisher's eksakte tester) og for avvik fra koblings-ulikevekt mellom loci med programmene GENEPOP ver. 3.4 (Raymond & Rousset 1995) og FSTAT ver. 2.9.3.2 (Goudet 1995). Dersom en populasjon er i Hardy-Weinberg likevekt, indikerer det at det ikke er vesentlige genetiske endringer på gang, dvs. den er i 'genetisk balanse'. Dersom loci er i koblings-likevekt, betyr det at de nedarves uavhengig.

Parvise single og multilocus forskjeller mellom populasjoner i allel frekvenser ble testet ved å bruke permutasjons prosedyrer i GENEPOP og FSTAT (log-likelihood (G-baserte) tester). Alle sannsynlighetstester var basert på Markov kjede metoden med standard verdier i GENEPOP (Raymond & Rousset 1995) og 5000 i FSTAT. For alle tester som innebar flere parvise statistiske sammenligninger, ble signifikansnivået korrigert med den sekvensielle Bonferroni metoden (Rice 1989) for å unngå forhøyede Type I feil. Signifikans og konfidensintervall til F-verdiene ble undersøkt ved bruk av programmet FSTAT (Goudet 1995). Ulikheter i allelisk rikhet (allelic richness) og antall alleler per locus mellom populasjoner ble testet ved ikke-parametrisk Kruskal-Wallis test (Sokal & Rohlf 1995). Populasjons strukturering ble testet i FSTAT med F_{st} (det vanligst brukte mål på genetisk differensiering) etter Weir & Cockerham (1984). Programmet GENECLASS (Cornuet *et al.* 1999) ble brukt for å bestemme mest sannsynlig populasjonstilhørighet for det enkelte individ av ørret (assignment tester) og beregne genetiske avstander.

Programmene TFPGA ver. 1.3 (Miller 1997), BIOSYS-1 (Swofford & Selander 1981) og FSTAT ble brukt for å beregne generell deskriptiv statistikk (antall prøver, antall polymorfe loci, antall allel, observert og forventet heterozygositet per loci og populasjon, over loci og populasjon, og per loci over populasjoner). TFPGA ble også brukt til å beregne Nei's 'unbiased' minimum genetiske avstand mellom populasjoner (Nei 1978) og slektskaps identitet (coancestry identity; Reynolds *et al.* 1983). Cluster-diagram som summerer genetisk avstand (slektskaps'trær') etter UPGM-metoden (Uvektet Par-Gruppe Metoden med aritmetisk middel; Sneath & Sokal 1973, Swofford & Olsen 1990), ble beregnet og tegnet i programmet TFPGA. Bootstrapping ble brukt for å estimere relativ styrke og % loci som støttet de ulike knutepunkter og greiner (10 000 permutasjoner).

Mantel tester (Miller 1999) ble benyttet til å teste for betydningen av geografisk avstand, samt antall år etter dambygging, for genetisk isolasjon innen vassdraget, med F_{st} som mål på

genetiske forskjeller, og på en hierarkisk måte (standard produkt moment korrelasjon, Monte Carlo simuleringer med 10 000 permutasjoner for å estimere p).

Vi brukte også mikrosatellitt allel frekvenser til å undersøke om det var spor av nylige flaskehalsener i populasjonsstørrelsene til ørret, ved hhv. IAM="infinite allele model", SMM="stepwise mutation model" og TPM="two-phased model of mutation" testene i programmet BOTTLENECK (Cornuet & Luikart 1997) og med og uten "mode-shift" test. TPM-testen som anbefales av Cornuet & Luikart (1997) dersom det ikke er grunn til å anta annen modell, antar at populasjonen er nær mutasjon-genetisk drift likevekt og er uavhengig av mutasjonsmodell (IAM="infinite allele model" eller SMM="stepwise mutation model") for mikrosatellitt loci. Populasjoner som har gått gjennom flaskehalsener i den senere tid forventes å vise en reduksjon i andel av alleler med lav frekvens i forhold til alleler med moderat forekomst. Nylige flaskehalsener betyr her at de har inntruffet i løpet av de siste 40-80 generasjoner. Dersom man finner indikasjoner på nylige flaskehalsener, tyder det på at populasjonen har mistet genetisk variasjon pga. liten størrelse, og derfor kan være mindre levedyktig på sikt (Frankham *et al.* 2002).

Resultater

Variasjon i mikrosatellitter

De ni mikrosatellittene var alle variable (polymorfe, dvs. hadde mer enn ett allel, i gjennomsnitt $11.4 \pm SD 8.8$ per locus, min. 2 – max. 27) og indikerte genetisk variasjon og diversitet både innen og mellom populasjoner (Tabell 1; GENEPOP og BIOSYS). Alle mikrosatellittene var i koblings-likevekt (log-likelihood ratio G-tester; FSTAT og GENEPOP, Bonferroni justert $p < 0.05$), noe som viser at genotypene nedarves og segregerer uavhengig for alle ni mikrosatellitter (loci). De er derfor alle gode uavhengige indikatorer for å måle genetisk differensiering.

Det var klart signifikante forskjeller mht. totalt antall alleler i de ni loci (*Bru13*=15, *Bru22*=2, *Str58*=18, *Str15*=6, *Bru25*=27, *Bru14*=5, *Str60*=2, *Str12*=19, og *Bru07*=8; Kruskal-Wallis test, $\chi^2=64.512$, $p < 0.0001$). Det var derimot ingen forskjeller i allelisk rikhet (dvs. korrigert for ulike samplestørrelser; FSTAT) mellom populasjoner som mål på genetisk diversitet (Kruskal-Wallis test, $\chi^2=1.678$, $p=0.976$). Mikrosatellittene *Bru22* og *Str60* var for eksempel representert med kun to alleler i alle populasjoner, mens det mest variable loci *Bru25* var representert med 10 alleler i Måna-2 og 19 i både Tinnsjø og Møsvatn. Mikrosatellitten *Str15* varierte også mye særlig i Måna, med 9 alleler i Måna-2 og Måna-3 og hhv 13 og 15 alleler i Måna-6 og Måna-5. Forholdsvis mange alleler viste relativt lave frekvenser. Av i alt 27 forskjellige alleler påvist for *Bfu25*, forekom for eksempel 24 alleler med frekvenser lavere

enn 0.1, og 9 lavere enn 0.01. For *Str12* som var representert med i alt 19 alleler i materialet, hadde 16 alleler frekvens mindre enn 0.1 og 7 mindre enn 0.01. Tinnsjø var den populasjonen som hadde klart flest private alleler med 15 (*Bru13*=3, *Str38*=7, *Str15*=1, *Bru25*=2, *Bru14*=1, *Bru7*=1). Ingen andre populasjonene hadde mer enn 2 private alleler.

Observert per locus heterozygositet (H_{obs} ; FSTAT) over alle prøvetakings stasjoner, varierte som forventet betydelig. Den var lavest med hhv. 0.26 og 0.33 for *Bru22* og *Str60* som begge bare hadde to alleler, mens både *Bru13*, *Bru25* og *Str12* viste heterozygositet høyere enn 0.80 (Tabell 1). Også over alle loci innen alle de åtte populasjonene var graden av variasjon høy, og nokså lik, med observert heterozygositet fra 0.57 i Måna-2 til 0.66 i Tinnsjø og Måna-6 (Tabell 1). Dette resulterte i en totalt sett høy variasjon for hele materialet (H_{obs} =0.62). Alle populasjonene var i Hardy-Weinberg likevekt for alle loci (Tabell 1; GENEPOP). Et annet mye brukt mål på genetisk variasjon, F_{st} , indikerte stor variasjon over populasjoner med en middelerdi for alle loci og populasjoner på F_{st} =0.032 \pm SE 0.002 (*Bru13*=0.031 \pm SE 0.010, *Bru22*=0.025 \pm SE 0.014, *Str58*=0.032 \pm SE 0.028, *Str15*=0.030 \pm SE 0.012, *Bru25*=0.038 \pm SE 0.014, *Bru14*=0.031 \pm SE 0.022, *Str60*=0.036 \pm SE 0.019, *Str12*=0.033 \pm SE 0.009, og *Bru07*=0.024 \pm SE 0.013; FSTAT). Som ventelig er, lå den største delen av variasjonen innen individer (sig_w =5.583), minste delen lå mellom individer innen samplet (sig_b = 0.099), mens det var betydelig variasjon mellom sample (sig_a = 0.187; FSTAT).

Tabell 1. Prøvesteder (=populasjoner), antall individer analysert (N) og genetiske diversitetsmål (antall alleler (N_{all}), forventet (Hardy-Weinberg likevekt; Nei's (1978) unbiased estimate) og observert (direct count) genetisk variasjon (heterosygositet; H_{forv} og H_{obs})) for ni mikrosatelitt loci for ørret i Måna-vassdraget.

* indikerer signifikant avvik fra Hardy-Weinberg likevekt.

| <i>Loci</i> | Tinnsjø | | | | Måna-1 | | | | Måna-2 | | | | Måna-3 | | | |
|--------------|----------------|-----------|------------|-----------|---------------|-----------|------------|-----------|---------------|-----------|------------|-----------|---------------|-----------|------------|-----------|
| | N | N_{all} | H_{forv} | H_{obs} | N | N_{all} | H_{forv} | H_{obs} | N | N_{all} | H_{forv} | H_{obs} | N | N_{all} | H_{forv} | H_{obs} |
| <i>Bru13</i> | 31 | 14 | 27.1 | 27 | 26 | 8 | 21.5 | 21 | 26 | 7 | 21.4 | 24 | 29 | 7 | 21.9 | 25 |
| <i>Bru22</i> | 32 | 2 | 28.2 | 28 | 27 | 2 | 10.1 | 13 | 26 | 2 | 7.6 | 9 | 29 | 2 | 8.4 | 10 |
| <i>Str38</i> | 31 | 15 | 24.6 | 24 | 28 | 5 | 18.4 | 19 | 19 | 5 | 13.2 | 12 | 27 | 8 | 18.8 | 22 |
| <i>Str15</i> | 32 | 6 | 24.8 | 26 | 27 | 4 | 17.4 | 19 | 23 | 4 | 16.5 | 12 | 26 | 4 | 14.6 | 16 |
| <i>Bru25</i> | 31 | 19 | 26.5 | 24 | 27 | 12 | 21.1 | 18 | 26 | 10 | 19.6 | 16 | 26 | 11 | 21.8 | 21 |
| <i>Bru14</i> | 40 | 4 | 10.3 | 12 | 26 | 3 | 10.7 | 10 | 27 | 3 | 10.3 | 9 | 28 | 2 | 5.5 | 6 |
| <i>Str60</i> | 32 | 2 | 14.0 | 10 | 27 | 2 | 5.4 | 6 | 25 | 2 | 4.6 | 5 | 28 | 2 | 9.0 | 11 |
| <i>Str12</i> | 31 | 11 | 26.8 | 23 | 28 | 10 | 23.9 | 22 | 22 | 9 | 18.3 | 19 | 29 | 9 | 23.5 | 29 |
| <i>Bru07</i> | 31 | 7 | 24.9 | 24 | 26 | 6 | 18.5 | 17 | 27 | 6 | 18.8 | 19 | 28 | 7 | 20.4 | 22 |
| <i>Alle</i> | 31.0 | 8.9 | 0.66 | 0.63 | 26.9 | 5.8 | 0.61 | 0.60 | 24.6 | 5.3 | 0.60 | 0.57 | 27.8 | 5.8 | 0.58 | 0.65 |

*signifikant HWE avvik, Bonferroni justert $p < 0.05$

| | <i>Måna-4</i> | | | | <i>Måna-5</i> | | | | <i>Måna-6</i> | | | | <i>Møsvatn</i> | | | | <i>Alle</i> |
|--------------|---------------|------------------|-------------------|------------------|---------------|------------------|-------------------|------------------|---------------|------------------|-------------------|------------------|----------------|------------------|-------------------|------------------|------------------|
| <i>Loci</i> | N | N _{all} | H _{forv} | H _{obs} | N | N _{all} | H _{forv} | H _{obs} | N | N _{all} | H _{forv} | H _{obs} | N | N _{all} | H _{forv} | H _{obs} | H _{obs} |
| <i>Bru13</i> | 30 | 10 | 25.4 | 25 | 30 | 10 | 25.5 | 24 | 26 | 8 | 21.2 | 23 | 39 | 12 | 32.6 | 38 | 0.87 |
| <i>Bru22</i> | 31 | 2 | 9.2 | 11 | 29 | 2 | 3.8 | 2 | 27 | 2 | 3.8 | 2 | 39 | 2 | 14.0 | 12 | 0.26 |
| <i>Str38</i> | 25 | 9 | 19.8 | 21 | 27 | 6 | 22.2 | 21 | 25 | 8 | 20.1 | 19 | 36 | 5 | 25.5 | 23 | 0.73 |
| <i>Str15</i> | 25 | 5 | 19.2 | 19 | 29 | 4 | 19.0 | 21 | 25 | 4 | 17.2 | 15 | 36 | 5 | 26.1 | 28 | 0.69 |
| <i>Bru25</i> | 27 | 14 | 24.4 | 24 | 30 | 13 | 26.2 | 28 | 27 | 12 | 23.5 | 25 | 38 | 19 | 32.0 | 29 | 0.80 |
| <i>Bru14</i> | 27 | 3 | 9.1 | 9 | 27 | 3 | 15.1 | 12 | 26 | 3 | 15.3 | 14 | 39 | 3 | 15.5 | 14 | 0.38 |
| <i>Str60</i> | 29 | 2 | 11.8 | 8 | 30 | 2 | 14.2 | 18 | 25 | 2 | 10.7 | 11 | 36 | 2 | 10.1 | 8 | 0.33 |
| <i>Str12</i> | 30 | 12 | 24.7 | 26 | 29 | 15 | 27.0 | 26 | 25 | 13 | 21.3 | 20 | 35 | 12 | 29.8 | 28 | 0.84 |
| <i>Bru07</i> | 31 | 4 | 21.4 | 17 | 30 | 6 | 19.3 | 12 | 26 | 6 | 19.6 | 19 | 32 | 5 | 23.5 | 23 | 0.66 |
| <i>Alle</i> | 28.3 | 6.8 | 0.65 | 0.63 | 29.2 | 6.8 | 0.65 | 0.62 | 25.8 | 6.4 | 0.66 | 0.64 | 36.7 | 7.2 | 0.62 | 0.64 | 0.62 |

*signifikant HWE avvik, Bonferroni justert $p < 0.05$

Variasjon mellom populasjoner

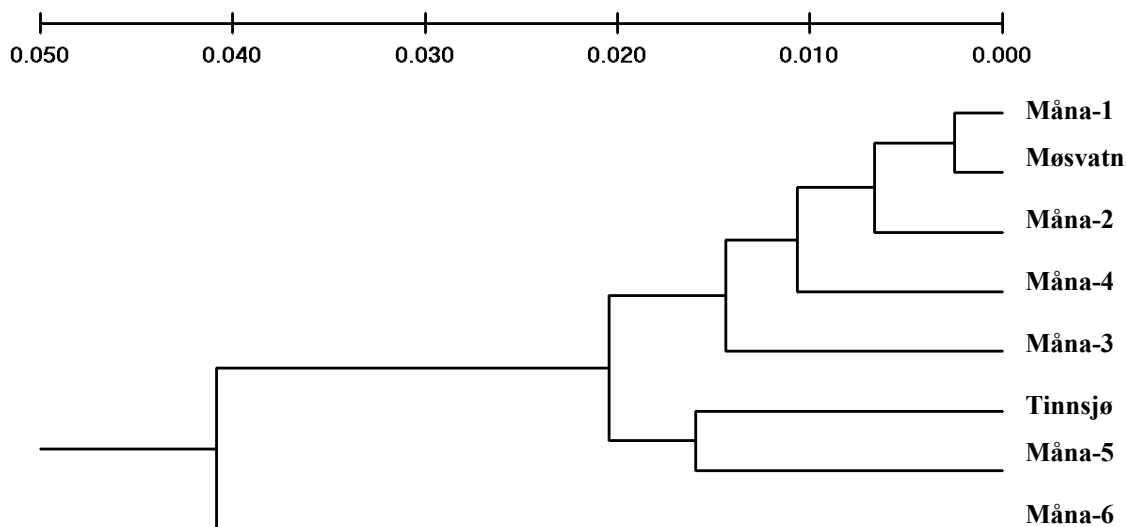
G-baserte eksakte tester (F_{st} i FSTAT) viste signifikante forskjeller mellom populasjonene for hvert av de ni undersøkte loci uavhengig og kombinert ($p < 0.003$). Det var imidlertid ikke signifikante forskjeller for alle par av populasjoner (Tabell 2). Mest iøynefallende var at det ikke var signifikant forskjell mellom ørrepopulasjonene i Tinnsjø og Møsvatn ($F_{st} = 0.0208$). Det var heller ingen forskjeller mellom de to nederste prøvetakings stasjonene i Måna ($F_{st} = 0.0066$), eller mellom stasjonene i nedre del av Måna (Måna-1, Måna-2, Måna-4) og Møsvatn ($F_{st} = 0.0035 - 0.0094$). Derimot skilte særlig den øverste populasjonen i Måna, rett under Møsvassdammen, seg sterkt ut fra alle de andre populasjonene med høye F_{st} -verdier, også fra nærliggende Møsvatn og Skarfossdammen ($F_{st} > 0.0350$). Reynolds' koeffisient for lik avstamning (0=samme avstamning; Reynolds *et al.* 1983) indikerte lignende forhold (Tabell 2). Det er en relativt lik 'avstamning' for ørreten mellom Tinnsjø, Møsvatn og nedre deler av Måna, mens særlig den øverste stasjonen i Måna skiller seg sterkt ut.

Tabell 2. Genetisk differensiering mellom populasjoner av ørret fra Tinnsjø, seks stasjoner i Måna, og Møsvatn. Parvise verdier av F_{st} er over diagonalen og lik slektskapskoeffisient (Reynolds *et al.* 1983) under diagonalen. * indikerer signifikante forskjeller i F_{st} , Bonferroni justert $p < 0.05$, ns=ikke signifikant.

| Populasjon | Tinnsjø | Måna-1 | Måna-2 | Måna-3 | Måna-4 | Måna-5 | Måna-6 | Møsvatn |
|----------------|---------|---------|----------------------|---------|---------|---------|---------|----------------------|
| <i>Tinnsjø</i> | **** | 0.0332* | 0.0347* | 0.0386* | 0.0188* | 0.0229* | 0.0431* | 0.0208 ^{ns} |
| <i>Måna-1</i> | 0.0337 | **** | 0.0066 ^{ns} | 0.0163* | 0.0200* | 0.0274* | 0.0791* | 0.0035 ^{ns} |
| <i>Måna-2</i> | 0.0358 | 0.0072 | **** | 0.0346* | 0.0186* | 0.0385* | 0.0703* | 0.0134* |
| <i>Måna-3</i> | 0.0381 | 0.0153 | 33.9 | **** | 0.0228* | 0.0470* | 0.0813* | 0.0226* |
| <i>Måna-4</i> | 0.0195 | 0.0204 | 0.0194 | 0.0220 | **** | 0.0265* | 0.0490* | 0.0094 ^{ns} |
| <i>Måna-5</i> | 0.0237 | 0.0280 | 0.0395 | 0.0464 | 0.0271 | **** | 0.0350* | 0.0218* |
| <i>Måna-6</i> | 0.0438 | 0.0795 | 0.0709 | 0.0805 | 0.0495 | 0.0357 | **** | 0.0587* |
| Møsvatn | 0.0214 | 0.0039 | 0.0141 | 0.0221 | 0.0099 | 0.0224 | 0.0592 | **** |

Det var en sammenheng mellom geografisk og genetisk avstand i selve Måna (Mantel test, $Z=6.1040$, $r=0.5199$, $p=0.0190$), idet det var de to øverste og mest 'fjernt'liggende stasjonene i Måna (Fig. 1, 2) som skilte seg ut genetisk. Om innsjøene ble tatt med i analysen, ble sammenhengen imidlertid svakere ($Z=7.4010$, $r=0.3433$, $p=0.437$), trolig fordi begge kan være genetiske kildepopulasjoner. Ettersom dambyggingen begynte øverst i vassdraget og i hovedsak følger samme mønster som geografisk avstand, var det også en sammenheng mellom tid av (semi)isolasjon (dvs. tid siden dambygging) og genetisk avstand (Mantel test, $Z=6.535$, $r=0.3439$, $p=0.0409$) for hele datasettet (Tinnsjø og Møsvatn som felles populasjon). For stasjonene i Måna alene, var korrelasjonen høyere ($r=0.6800$), men ikke signifikant pga. færre data ($Z=4.191$, $p=0.0636$).

Nei's minimum genetiske avstand som er et mye brukt mål i denne type sammenlignende genetiske undersøkelser, tegner det samme bildet (Fig. 3). Den øverste stasjonen i Måna skiller seg klart ut. Alle simuleringene (bootstrapping, 10 000 permutasjoner, TFGA) og alle loci støttet denne grenen. Det var imidlertid lite som skilte Møsvatn, Tinnsjø og de nedre deler av Måna (0-3 loci, 32-66 % av simuleringene). Skillet mellom Tinnsjø/Måna-5 og de øvrige Møsvatn/Måna-stasjonene var i hovedsak et resultat av beregningsalgoritmen (UPGMA-clustering) og hadde ikke støtte i noe enkelt loci (32 % av simuleringene).



Figur 3. UPGMA diagram over Nei's unbiased minimum genetiske avstand mellom de undersøkte populasjonene. Bootstrap-verdier (10000 permutasjoner) er bestemmende for hvert knutepunkt.

Tilhørighets- (assignment-) testene, hvor genotypen til alle enkeltindivider fra de åtte prøvetakings stedene ble klassifisert til den nærmest liggende populasjon (GENECLASS; log-likelihood basert, direkte, samt simulert Bayesian metode med 10000 simuleringer) indikerte at selv om populasjonene var forskjellige, var avstandene mellom populasjonene ikke store. Omtrent halvparten av enkeltindividene (47.7 %; 116 av 243) ble direkte klassifisert riktig, dvs. til opprinnelsespopulasjonen. Det var imidlertid stor forskjell mellom populasjoner mht. om individene ble klassifisert riktig (Tabell 3). Høyest var Måna-6 som klassifiserte 66.7 % riktig og lavest Møsvatn som fikk 35.9 % av individene riktig klassifisert. Dette samsvarer derfor i stor grad med beregnede genetiske avstander (over). Tinnsjø skiller seg ut med et betydelig antall "stedegne" individer (private alleler), dvs. ørret som med 100 % sannsynlighet ble klassifisert som Tinnsjøørret. Om simuleringene og estimerte sannsynligheter videre ble lagt til grunn, ble individene i hovedsak klassifisert riktig for Tinnsjø, Møsvatn og de øvre stasjoner i Måna (> 69 %), mens resultatene var mer usikre i nedre del av Måna, som også skilte seg lite fra hverandre på andre avstandsmål (over). Tilhørighetstestene antydte også at Tinnsjø og Møsvatn har fungert som "genreservoarer" for Måna, idet 75 % (n=181) av individene ble klassifisert til en av innsjøene som mest eller nest mest sannsynlig.

Tabell 3. Resultater fra tilhørighetstester for alle enkeltindivider i alle populasjoner. Antall individer testet, antall individer (%) som direkte ble riktig klassifisert, antall individer (%) som etter simuleringer av sannsynlig tilhørighet over alle individer og populasjoner ble mest eller nest mest sannsynlig, og stedegen, dvs. individer som hadde 0 sannsynlighet for å tilhøre noen annen populasjon.

| | Tinnsjø n=32 | Måna-1 n=28 | Måna-2 n=27 | Måna-3 n=29 | Måna-4 n=31 | Måna-5 n=30 | Måna-6 N=27 | Møsvatn n=39 |
|------------------------------|-------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|-------------------------------|
| Direkte | 13 (40.6) | 13 (46.4) | 17 (63.0) | 17 (58.6) | 12 (38.7) | 12 (40.0) | 18 (66.7) | 14 (35.9) |
| (Nest)Mest sannsynlig | 29 (90.6) | 8 (28.6) | 12 (44.4) | 15 (51.7) | 25 (80.7) | 22 (73.3) | 21 (77.8) | 27 (69.2) |
| Stedegen | 12 (37.5) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |

Resultatene for genetiske avstander må imidlertid tolkes med forsiktighet, ettersom noen av populasjonene muligens kan ha vært gjennom en genetisk flaskehals som påvirker populasjonens genetiske struktur. Flaskehalstestene (BOTTLENECK) for IAM og SMM-modellene antydte at 4 av 6 stasjoner i Måna kan ha tapt genetisk variasjon (sjeldne alleler) som et resultat av en periode(r) med små populasjonsstørrelser (Måna-1, Måna-3, Måna-4, Måna-5; Tabell 4). Det var som forventet ingen slike tendenser for Tinnsjø og Møsvatn. Imidlertid er det TPM-modellen som trolig best beskriver situasjonen i Måna og derfor bør tillegges størst vekt i resultatene (Cornuet & Luikhart 1997). Denne to-fase mutasjonsmodellen ga ikke indikasjoner på er flaskehals (Tabell 4), uavhengig av forutsetningen om "mode-shift" eller ikke.

Tabell 4. Resultater fra testing for tidligere genetiske flaskehals (svært få individer i populasjonen) for ørret fra Tinnsjø, seks stasjoner i Måna, og Møsvatn. Ikke-parametriske Wilcoxon to-sample to-veis tester er signifikante når $p < 0.05$. TPM=two-phased modell, IAM=infinite allel modell, SMM=stepwise mutation model (alle resultatene under forutsetning av “mode-shift”).

| | Tinnsjø | Måna-1 | Måna-2 | Måna-3 | Måna-4 | Måna-5 | Måna-6 | Møsvatn |
|------------|---------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------|
| <i>TPM</i> | 0.9102 | 1.0000 | 0.6523 | 0.5703 | 0.2031 | 0.1640 | 0.4258 | 0.4258 |
| <i>IAM</i> | 0.4961 | 0.1641 | 0.0500 | 0.0500 | 0.0020 | 0.0195 | 0.0059 | 0.1289 |
| SMM | 0.1289 | 0.0098 | 0.2500 | 0.0039 | 0.8203 | 0.4961 | 0.1289 | 0.4961 |

Diskusjon

Undersøkelsen av genetisk strukturering i Tinnsjø, Måna og Møsvatn viste at det ikke var signifikante forskjeller mellom de to hovedpopulasjonene i Tinnsjø nederst og Møsvatn øverst i vassdraget ($F_{st}=0.0208$), dvs. at de genetisk er å betrakte som en felles bestand.

Det var heller ingen forskjeller mellom Måna-1 og Måna-2 nederst i elva, eller mellom Møsvatn og Måna-1 eller Måna-4 ($F_{st} \leq 0.0094$). Ørret vandret sannsynligvis inn i Tinnsjø naturlig etter siste istid (for ca. 8500-9000 år siden; Heggenes *et al.* 1996). Nedre deler av Måna opp til Rjukanfossen, hvor det ikke finnes naturlige vandringshinder, må ha blitt kolonisert i samme tidsrom. Det er sannsynlig at Møsvatn og Måna oppstrøms Rjukanfossen har blitt kolonisert fra samme populasjon, slik resultatene her viser, ved menneskets hjelp kanskje for mer enn 6000 år siden (Heggenes & Røed 2002). Naturlig har derfor populasjonene vært utsatt for mulig seleksjon og lokal genetisk tilpassing og populasjonsstrukturering i flere tusen år. Likevel var det ingen signifikante forskjeller mellom hovedpopulasjonene Tinnsjø og Møsvatn. Større populasjoner av ørret og laks blir generelt ansett for å være genetisk stabile over lang tid (Ryman 1983, Nielsen *et al.* 1997, Laikre 1999). Testing for flaskehalset viste heller ingen indikasjoner på betydelige populasjonsreduksjoner verken i Tinnsjø eller Møsvatn. Ørret i Møsvatn er derfor genetisk å betrakte som en delbestand fra Tinnsjø. Likeledes skilte populasjonene i nedre del av Måna seg lite særlig fra Møsvatn, mens det var noe større og signifikante forskjeller fra Tinnsjø. Dette skyldes nok i noen grad at Tinnsjø som den eneste undersøkte lokaliteten, hadde et betydelig antall ”stedegne” individer (private alleler) iflg. tilhørighetstestene, noe som er å forvente i en stor og gammel kilde-populasjon. Derimot var det signifikante og store forskjeller i de undersøkte populasjoner i øvre del av Måna, særlig for Måna-6 rett under Møsvassdammen, hvor F_{st} verdiene var betydelig høyere ($F_{st} \geq 0.0431$) enn mellom noen andre populasjoner ($F_{st} \leq 0.0386$), bortsett fra til nærliggende Måna-5 ($F_{st}=0.035$). Nei’s

genetiske avstand og cluster-analysene viste det samme bildet, hvor avstanden mellom Måna-6 og de øvrige populasjonene er over dobbelt så stor (>0.040) som mellom noen andre populasjoner (≤ 0.020). De andre populasjonene clustrer i hovedsak i en felles gruppe. Tilhørighets(assignment)-testene viste også det samme mønsteret, hvor ørret fra Måna-6 viste klart best tilhørighet (66.7%), og Møsvatn lavest (35.9%). Alle analysene viser derfor et entydig bilde.

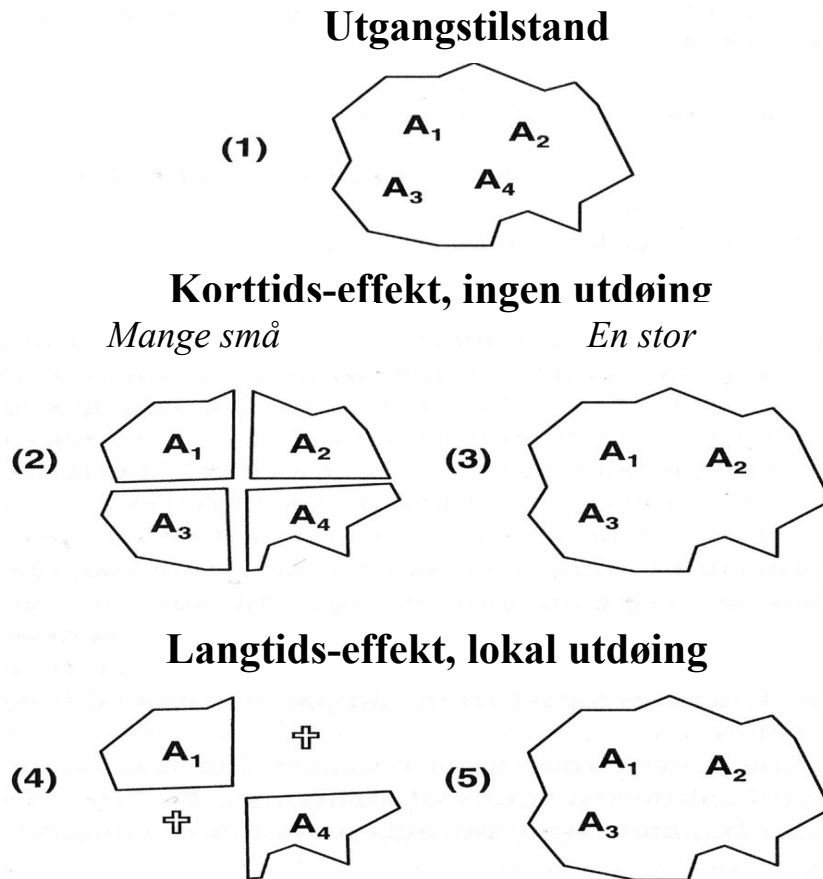
Ettersom ørret i Tinnsjø og Møsvatn genetisk ligger så nær hverandre, og det er velkjent at Måna opp til Rjukanfossen før regulering naturlig fungerte som gyte- og oppvekstområder for Tinnsjøørret, er det sannsynlig at den nåværende genetiske struktureringen i Måna i betydelig grad er knyttet til reguleringsinngrepene og bygging av dammer i perioden 1906-1958. Dammene vil fungere som semi-barrierer for fiskevandring, og dermed for utveksling av genetisk materiale og lokal bestandsstørrelse.

Selv om det er vel kjent at ørret lett danner lokalt forskjellige genetiske populasjoner (e.g. Ryman 1983, Ferguson 1989, Skaala 1992, Ball-Illosera 2002), er det er tidligere gjort få systematiske undersøkelser av genetisk strukturering hos ørret i en enkelt sammenhengende elv (Estoup *et al.* 1998, Carlsson *et al.* 1999, Carlsson & Nilsson 2000). Disse har imidlertid vist at ørret naturlig kan danne genetisk forskjellige lokale populasjoner over korte avstander (2-3 km; Estoup *et al.* 1998, Carlsson *et al.* 1999), dels som et resultat av geomorfologiske semi-barrierer og dermed små populasjoner og genetisk drift (Carlsson *et al.* 1999, Carlsson & Nilsson 2001). Fra tidligere genetiske undersøkelser i Skandinavia er det velkjent at barrierer som er totale vandringshinder, for eksempel fossefall, kan resultere i genetiske forskjeller oppstrøms og nedstrøms (Skaala & Nævdal 1989, Hindar *et al.* 1991, Carlsson *et al.* 1999). Noe mer uventet er det kanskje at Carlsson & Nilsson (2000) fant forskjellige populasjoner i en 10 km lang sammenhengende elv uten slike strukturer, men dette var en gyte- og oppvekstelv for anadrom så vel som stasjonær ørret, og uten innsjøer med større kilde-populasjoner av ørret. Carlsson & Nilsson (2000) mener således at struktureringen skyldes ørretens relativt presise valg av gyteområder og 'trofasthet' mot disse ('homing'). I Måna-systemet er situasjonen en helt annen, med store populasjons'reservoarer' som er genetisk like i de store innsjøene i begge ender av vassdraget, hvor ørret naturlig kunne vandre både opp og ned (ikke Rjukanfossen). Tilhørighetstestene viste at Tinnsjø/Møsvatn har fungert som genreservoarer, idet 75% av alle individene ble klassifisert til en av innsjøene som mest eller nest mest sannsynlig populasjon. Sannsynligheten for en tilsvarende naturlig strukturering og årsaker som Carlsson & Nilsson (2000) fant, er derfor liten, selv om Rjukanfossen siden istiden har vært et naturlig hinder. Det er kort vandringsvei opp og ned fra Møsvatn, og det var stasjonen nærmest Møsvatn som skilte seg mest ut. Dessverre kan det ikke direkte dokumenteres, at Måna6 og Måna5 var lik Møsvatn før regulering, ettersom det ikke eksisterer genetiske prøver, for eksempel ørretskjell, fra tiden før regulering. En lignende undersøkelse av betydningen av bygging av terskler for genetisk variasjon til harr (*Thymallus thymallus*) i en dansk elv (Meldgaard *et al.* 2003) fant et mønster nokså likt som Måna, og konkluderer med at terskler kan være en viktig faktor som påvirker populasjonsstrukturering. Her ble mikrosatelitter basert på ca. 60 år gamle skjellprøver sammenlignet med nåtidsdata. I

Måna fant vi på samme måte som Meldgaard *et al.* (2003), en signifikant sammenheng mellom tid med antatt isolasjon (år etter dambygging) og genetisk avstand. Selv om det også var en slik sammenheng til geografisk avstand, gjelder dette ikke den populasjonen som skilte seg mest ut, Måna-6, ettersom den ligger rett nedstrøms Møsvatn.

Populasjonsstrukturering hos elvelevende salmonider kan i hovedsak skyldes to ulike prosesser, lokal tilpassing gjennom naturlig seleksjon og/eller genetisk drift (e.g. Adkinson 1995), som begge påvirkes av gen flyten mellom bestandene. Den relative betydningen av disse to ulike prosessene, er uklar og omdiskutert (Fisher 1930, Wright 1931). Hansen *et al.* (2002) analyserte 5 danske populasjoner av anadrom ørret over tid (1910 til 1990) vha. 8 mikrosatelitter, og fant at lokale tilpassinger i lokale populasjoner bare var sannsynlig i relativt store bestander utsatt for sterkt seleksjonspress. Ved svakere seleksjonspress var tilpassinger mer sannsynlig på regional basis. Dette understøttes av teoretiske betraktninger (Adkinson 1995). En reduksjon i bestandsstørrelse kan derfor føre til at lokale tilpassinger brytes ned pga. genetisk drift. I en sjelden ny undersøkelse dokumenterte Koskinen *et al.* (2002) at seleksjon var den vesentlige prosessen for genetisk strukturering i harr som nylig (ca. 100 år) var introdusert i tre ulike miljøer, selv om genetisk drift også spilte en rolle. Hendry *et al.* (2000) dokumenterte utvikling av reproduktiv isolasjon mellom to laksestammer på færre enn 13 generasjoner. Carlsson *et al.* (1999) mener genetisk differensiering mellom ørret-populasjoner i en liten elv skyldes genetisk drift i små bestander som er delvis isolert. Meldgaard *et al.* (2003) hevder også at populasjonsstrukturering hos harr pga. terskelbygging skyldtes genetisk drift over ca. 60 år. I Måna har bygging av dammer i de siste 100 år ført til at naturlig sammenhengende innsjø/elvestrekninger har blitt i det vesentlige isolert i relativt små populasjoner. I slike små populasjoner vil, dersom det ikke er et meget sterkt seleksjonspress, tilfeldige genetiske forandringer, genetisk drift, være den viktigste prosessen som fører til endring i genfrekvenser og etter hvert fiksering av vanlige alleler og tap av sjeldne alleler (Frankham *et al.* 2002). Basert på modellbetraktninger (Fig. 4), vil slik oppdeling av tidligere sammenhengende populasjoner på kort sikt øke total genetisk differensiering og diversitet, selv om alleler raskere vil bli fiksert i små populasjoner. Sannsynligheten for tap av alleler er større fra en samlet stor populasjon, enn fra flere oppdelte populasjoner. På den annen side vil grad av innavl øke i de små populasjonene (Frankham *et al.* 2002). På lengre sikt, når utdøing av populasjoner kan inntreffe bl. a. pga. innavl, vil flere små populasjoner derimot føre til mer tap av genetisk mangfold (Fig. 4). Utviklingen vil imidlertid avhenge av fiskens vandringsmønster og dermed mulig gen-utveksling mellom populasjonene. Ørretpopulasjonene i Måna kan se ut til å være inne i en tidlig fase i en slik utvikling, hvor oppdeling av populasjonene øker genetisk mangfold (Fig. 4). Testing for tap av genetisk variasjon pga. flaskehals med små populasjoner, indikerte at dette kan ha vært tilfelle i Måna, men resultatene var ikke entydige og avhengig av valg av modell. Genetisk drift synes å ha vært mest utpreget på den genetisk sett avvikende øverste stasjon i Måna, som har vært isolert over lengst tidsrom av alle de undersøkte stasjonene. Særlig interessant er det, at ettersom denne stasjonene ligger rett under Møsvassdammen, er det utelukket at den før bygging av dammen har vært vesentlig forskjellig fra ørreten i Møsvatn pga. fri ut- og innvandring. Vi konkluderer derfor med at genetisk differensiering

her skyldes isolasjon av en liten bestand gjennom bygging av dam (1906) og senere inntak av nesten alt vann direkte i kraftstasjon (Frøystul).



Figur 4. Teoretisk modell for forventede endringer i samlet genetisk variasjon dersom en tidligere sammenhengende populasjon deles opp (fragmenteres) i (delvis) isolerte småpopulasjoner. På kort sikt vil genetisk drift og eventuelt sterkt lokalt seleksjonspress føre til økt genetisk variasjon. På lengre sikt vil derimot genetisk variasjon tapes dersom oppdelingen i flere mindre populasjoner fører til at noen populasjoner dør ut. (Fra Frankham et al. 2003).

I den grad genetisk drift er en vesentlig faktor som fører til populasjonsdifferensiering og økt genetisk diversitet, kan det ikke begrunne en forvaltningsstrategi som baserer seg på stedeodne bestander. Begrunnelsen for denne strategi er den teoretiske antagelsen om lokalt tilpassede populasjoner. Små bestander som blir utsatt for de samme genetiske prosesser som ørreten i Måna, er mest sannsynlig 'stedeodne' pga. genetiske tilfeldigheter. De representerer derfor ingen lokal tilpassing. Framtidige genetiske undersøkelser bør derfor i større grad fokusere på

mulige årsaker til genetisk differensiering. Genetisk variasjon og populasjonsstrukturering er ikke ensbetydende med lokal tilpassing.

Referanser

Adkinson, M. D. 1995. Population differentiation in Pacific salmon: local adaptation, genetic drift, or the environment? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52, 2762-2777

Amos, W. & Harwood, J. 1998. Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 353, 177-186.

Ball-Illósera, N.S., Garcia-Marin, J.L. & Pla, C. 2002. Managing fish population under mosaic relationships. The case of brown trout (*Salmo trutta*) in peripheral Mediterranean populations. *Conservation Genetics* 3, 385-400.

Banks, M.A. & Eichert, W. 2000. A computer program for population assignment of individual based on multilocus genotype data. *The Journal of Heredity* 91, 87-89

Busby, P.J., Wainwright, T.C., Bryant, G.J., Lierheimer, L.J., Waples, R.S., Waknitz & Lagomarsino, I.V. 1996. Status review of west coast steelhead from Washington, Idaho, Oregon, and California. NOAA Technical Memorandum NMFS-NWFSC-27, National Marine Fisheries Service, National Oceanic and Atmospheric Administration, US Department of Commerce.

Caughley, G. & Gunn, A. 1996. *Conservation biology in theory and practice*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 459 s.

Carlsson, J., Olsen, K.H., Nilsson, J. Øverli, Ø. & Stabell, O.B. 1999. Microsatellites reveal fine-scale genetic structure in stream-living brown trout. *Journal of Fish Biology* 55, 1290-1303.

Carlsson, J. & Nilsson, J. 2000. Population genetic structure of brown trout (*Salmo trutta* L.) within a northern boreal forest stream. *Hereditas* 132, 173-181.

- Carlsson, J. & Nilsson, J. 2001. Effects of geomorphological structures on genetic differentiation among brown trout populations in a northern boreal river drainage. *Transactions of the American Fisheries Society* 130, 36-45.
- Carlsson, J. & Carlsson, J.E.L. 2002. Micro-scale distribution of brown trout: an opportunity for kin selection? *Ecology of Freshwater Fish* 11, 234-239.
- Carvalho, G.R. 1993. Evolutionary aspects of fish distribution: genetic variability and adaptation. *Journal of Fish Biology* 43, 53-73.
- Carvalho, G.R., & Hauser, L., 1994. Molecular genetics and the stock concept in fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 4, 326-350.
- Cornuet, J.M., Piry, S., Luikart, G., Estoup, A. & Silignac, M. 1999. New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics* 153, 1989-2000.
- Cornuet, J.M. & Luikart, G. 1997. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottleneck from allele frequency data. *Genetics* 144, 2001-2014.
- Elliott, J.M., 1994. *Quantitative ecology and the brown trout*. Oxford University Press, Oxford.
- Estoup, P., Rousset, F., Michalakis, Y., Cornuet, J-M., Adriaens, M. & Guyomard, R., 1998. Comparative analysis of microsatellite and allozyme markers: a case study investigating microgeographic differentiation in brown trout (*Salmo trutta*). *Molecular Ecology* 7, 339-353.
- 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.
- Fisher, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Frankham, R., Ballou, J.D. & Briscoe, D.A. 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fylkesmannen i Telemark 1997. Miljøtilstanden i Telemark. Rapport, Fylkesmannen i Telemark Miljøvern avdelingen, Skien.

Goldstein, D.B. & Schlötterer, C. 1999. *Microsatellites: Evolution and Applications*. Oxford University Press, Oxford.

Goudet, J. 1995. FSTAT (vers. 1.2): A computer programme to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* 86, 485-485.

Hansen, N.M. 2002. Estimating the long-term effects of stocking domesticated trout into wild brown trout (*Salmo trutta*) populations: an approach using microsatellite DNA analysis of historical and contemporary samples. *Molecular Ecology* 11, 1003-1015.

Hansen, M.M., Ruzzante, D.E., Nielsen, E.E., Bekkevold, D. & Mensberg, K.L.D. 2002. Long-term effective population sizes, temporal stability of genetic composition and potential for local adaptation in anadromous brown trout (*Salmo trutta*) populations. *Molecular Ecology* 11, 2523-2535.

Heggenes, J., Skaala, Ø., Borgstrøm, R. & Igland, O.T. 1996. Fiskeutsettinger i Tinnsjø: Genetiske effekter på lokal bestand. Proceedings Fiskesymposiet 1996, 91-104. Vassdragsregulantenenes Forening, Asker.

Heggenes, J., Røed, K., Høyheim, B. & Rosef, L. 2002. Microsatellite diversity assessment of brown trout (*Salmo trutta*) population structure indicate limited genetic impact of stocking in a Norwegian alpine lake. *Ecology of Freshwater Fish* 11, 93-100.

Heggenes, J. & Røed, K.H. 2003. Genetisk undersøkelse av stamfisk av ørret fra Måna, Tinnsjø. HiT-Notat nr. 1-2003, Høgskolen i Telemark, 10 s.

Hendry, A.P., Wenburg, J.K., Bentzen, P., Volk, E.C. & Quinn, T.P. 2000. Rapid evolution of reproductive isolation in the wild: Evidence from introduced salmon. *Science* 290, 516-518.

Heywood, V.H., 1995. *Global biodiversity assessment*. UNEP, Cambridge University Press, Cambridge.

Hindar, K., Jonsson, B., Ryman, N. & Ståhl, G. 1991. Genetic relationships among landlocked, resident and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. *Heredity* 66, 83-91.

Koskinen, M.T., Haugen, T.O. & Primmer, C.R. 2002. Contemporary fisherian life-history evolution in small salmonid populations. *Nature* 419, 826-830.

Laikre, L. 1999. *Conservation genetic management of brown trout (Salmo trutta) in Europe*. Report by the concerted action on identification, management and exploitation of genetic resources in the brown trout ("Troutconcert"; EU fair CT97-3882).

Meldgaard, T., Nielsen, E.E. & Loeschcke, V. 2003. Fragmentation by weirs in a riverine system: A study of genetic variation in time and space among populations of European grayling (*Thymallus thymallus*) in a Danish river system. *Conservation Genetics* 4, 735-747.

Miller, M.P. 1997. *Tools for Population Genetic Analysis (TFPGA) v. 1.3*. Department of Biological Sciences, Northern Arizona University, Flagstaff, AZ.

Miller, M.P. 1999. *Mantel-Struct v. 1.0*. Department of Biological Sciences, Northern Arizona University, Flagstaff, AZ.

Miller, S.A., Dykes, D.D. & Polesky, H.F. 1988. A simple salting out procedure for extracting DNA from human nucleated cells. *Nucleic Acids Research* 16, 1215.

Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89, 583-590.

Nielsen, E.E., Hansen, M.M. & Loeschcke, V. 1997. Analysis of microsatellite DNA from old scale samples of Atlantic salmon: A comparison of genetic composition over 60 years. *Molecular Ecology* 6, 487-492.

Pogson, G.H., Mesa, K.A. & Boutilier, R.G. 1995. Genetic population structure and gene flow in the Atlantic cod, *Gadus morhua*: A comparison of allozyme and nuclear RFLP loci. *Genetics* 139, 375-385.

Raymond, M. & Rousset, F. 1995. GENEPOP (Version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86, 248-249.

Reynolds, J., Weir, B.S. & Cockerham, C.C. 1983. Estimation of the coancestry coefficient: basis for a short-term genetic distance. *Genetics* 105, 767-779.

Rice WR. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43, 223-225.

Ryman, N. 1983. Patterns and distribution of biochemical genetic variation in salmonids: differences between species. *Aquaculture* 33, 1-21.

Skaala, Ø. 1992. *Genetic variation in brown trout *Salmo trutta* L., and application of genetic markers in studies on gene flow from cultured populations*. Dr. scient. thesis, Institutt for fiskeri og marinbiologi, Universitetet i Bergen.

Skaala, Ø. & Nævdal, G. 1989. Genetic differentiation between freshwater resident and anadromous brown trout, *Salmo trutta*, within watercourses. *Journal of Fish Biology* 34, 597-605.

Slobodkin, L.R. & Rapoport, A., 1974. An optimum strategy of evolution. *Quarterly Review of Biology* 49, 181-200.

Sneath P.H.A. & Sokal, R.R. 1973. *Numerical taxonomy, the principles and practice of numerical classification*. In Kennedy, D. & Park, R.B. (eds.). W.H.Freeman, San Francisco, USA.

Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. W.H. Freeman, San Francisco, California.

Swofford, D.L. & Selander, R.B. 1981. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *Journal of Heredity* 72, 281-283.

Swofford, D.L. & Olsen, G.J. 1990. Phylogeny Reconstruction. I: Hillis, D.M. & Moritz, C. (eds.) *Molecular Systematics*. Sinauer Associates Inc., Sunderland.

Weir, B.S. & Cockerham, C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38, 1358-1370.

Wenburg, J.K., Bentzen, P. & Foote, C.J. 1998. Microsatellite analysis of genetic population structure in an endangered salmonid: the coastal cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki clarki*). *Molecular Ecology* 7, 733-749.

Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97-139.

VEDLEGG I

Mikrosatelitt DNA

Under følger en mer detaljert og teknisk beskrivelse av DNA- og analyse-metoder. I Resultat og kommentarer har vi konsentrert oss om hovedspørsmålet hvorvidt populasjonene er like eller ikke. For oversiktens skyld er derfor ikke alle resultater rapportert i detalj.

Omtrent 100-200 mg vevsprøve ble brukt for å ekstrahere DNA ved en modifisert prosedyre etter salt-ekstraksjonsmetoden beskrevet av Miller et al. (1988). Framgangsmåten var lik som i Pogson et al (1995), med unntak av at inkubasjon i lysis buffer som inneholdt 0.8 % SDS og 250ug Proteinease K ble gjort over natten ved 50°C.

Fremre primere ble ende-merket med fluoresens og PCR gjort på en GeneAmp PCR System 9600 (Perkin-Elmer Cetus) i 10 µl reaksjonsblandinger som inneholdt 20-40 ng genomisk template DNA, 2 pmol av hver primer, 50 mM KCl, 1.5 mM MgCl, 10 mM Tris-HCl, 0.2 mM dNTP and 0.5 U AmpliTaq (Perkin-Elmer). Termosykliske parametre etter denaturering ved 94°C i 5 min var 30 sykler ved 95°C i 1 min, 54°C annealing temperatur i 30 s, fulgt av forlengelse ved 72°C i 1 min. Det siste polymerisasjons-skrittet ble forlenget til 10 min. PCR produktet ble kjørt på elektroforese med en ABI Prism 310 Genetic-Analyzer for fluoresens merkede produkter.

VEDLEGG II

Mikrosatellitt-primere som benyttes ved NVH (BasAm/genetikk/K.H.Røed) for populasjonsgenetiske studier av brunørret

| | | |
|--------------|--------------------------------|-----|
| BRUN-13-A | TGA AAC TAG GAT GCC TGG | FAM |
| BRUN-13-B | TCT GAC CCA CAC ACA AGC | |
| BRUN-14-A | TCC TCT ATC ATA CGG CTG | FAM |
| BRUN-14-B | ATC AGA TGA CCC AGT GGC | |
| BRUN-22-A | CCA AAT AAC TGA CAA GTG AG | HEX |
| BRUN-22-B | CAG AGG TTG ATA ATG GGG | |
| BRUN-25-A | TGA TGG GAT GGT GTT TCC | HEX |
| BRUN-25-B | ACA TTT GCA CAC GGG TAG | |
| BrStrut-12-A | AAT CTC AAA TCG ATC AGA AG | HEX |
| BrStrut-12-B | AGC TAT TTC AGA CAT CAC C | |
| BrStrut-15-A | TGC AGG CAG ACG GAT CAG GC | FAM |
| BrStrut-15-B | AAT CCT CTA CGT AAG GGA TTT GC | |
| BrStrut-58-A | AAC AAT GAC TTT CTC TGA C | TET |
| BrStrut-58-B | AAG GAC TTG AAG GAC GAC | |
| BrStrut-60-A | CGG TGT GCT TGT CAG GTT TC | HEX |
| BrStrut-60-B | GTC AAG TCA GCA AGC CTC AC | |

HiT skrift / HiT Publication

| | | |
|--|---------|----------|
| Jan Heggenes Fører kraftutbygging til økt genetisk mangfold hos ørret? 25 s. | 4/2004 | kr. 90 |
| Tangen, Jan Ove, red. Kyststien – tre perspektiver. 27 s. | 3/2004 | kr. 90 |
| Jan Ove Tangen Idrettsanlegg og anleggsbrukere-tause forventninger og taus kunnskap. 59 s. | 2/2004 | kr. 100 |
| Greta Hekneby Fonologisk bevissthet og lesing. 43 s. | 1/2004 | kr. 85 |
| Ingunn Fjørtoft og Tone Reiten Barn og unges relasjoner til natur og friluftsliv. 83 s. | 10/2003 | kr. 140 |
| Else Marie Halvorsen Teachers' understanding of culture and of transference of culture. 40 s. | 9/2003 | kr. 80 |
| P.G. Rathnasiri and Magnar Ottøy Oxygen transfer and transport resistance across Silicone tubular membranes. 31 s. | 8/2003 | kr. 170 |
| Else Marie Halvorsen Den estetiske dimensjonen og kunstfeltet - ulike tilnærminger. 17 s. | 7/2003 | kr. 70 |
| Else Marie Halvorsen Estetisk erfaring. En fenomenologisk tilnærming i Roman Ingardens perspektiv. 12 s. | 6/2003 | kr. 60 |
| Steinar Kjosavik Fra forming til kunst og håndverk, fagutvikling og skolepolitikk 1974-1997. 48 s. | 5/2003 | kr. 90 |
| Olav Solberg, Herleik Baklid, Peter Fjågesund (red.) Tekst og tradisjon. M. B. Landstad 1802-2002. 106 s. | 4/2003 | kr. 126 |
| Ella Melbye Hovedfagsoppgaver i forming Notodden 1976-1999. Faglig innhold sett i lys av det å forme. 129 s. 1 CD-rom | 3/2003 | kr. 210 |
| Olav Rosef m.fl. <i>Escherichia coli</i> -bakterien som alle har –men som noen blir syke av – en oversikt. 22 s. | 2/2003 | kr. 66 |
| Olav Rosef m.fl. Forekomsten av <i>E.coli</i> O157 ("hamburgerbakterien") hos storfe i Telemark og i kjøttdeig fra Trøndelag. 25 s. | 1/2003 | kr. 70 |
| Roy Istad Oppretting av polygon. 24 s. | 3/2002 | kr. 30 |
| Ella Melbye (red.) Hovedfagsstudium i forming 25 år. 81 s. | 2/2002 | kr. 70 |
| Vassli, Idar Wayne A. Grudems profetiforståelse. 27 s. | 1/2002 | kr. 40 |
| Olav Rosef m.fl. Hjorten (<i>Cervus elaphus atlanticus</i>) i Telemark. 29 s. | 1/2001 | kr. 100 |
| Else Marie Halvorsen Kulturforståelse hos lærere i Telemark anno 2000. 51 s. | 4/2000 | kr. 50 |
| Norvald Fimreite, Bjarne Nenseter and Bjørn Steen Cadmium concentrations in limed and partly reacidified lakes in Telemark, Norway. 16 s. | 3/2000 | kr. 20 |
| Tåle Bjørnvold Minimering av omstillingstider ved produksjon av høvellast. 65 s. | 2/2000 | kr. 55 |
| Sunil R. de Silva (ed.) International Symposium. Reliable Flow of Particulate Solids III. Proceedings. 11.- 13. August 1999, Porsgrunn, Norway. Vol. 1-2 | 1/2000 | kr. 1200 |

HiTskrift kan bestilles fra Høgskolen i Telemark, kopisenteret i Bø: Kopisenter@bo.hit.no, tlf. 35952834 eller på internett: <http://www.hit.no/main/content/view/full/1201>

HiT notat / HiT Working Paper

| | | |
|--|--------|---------|
| Roy M. Istad: Tettere studentoppfølging? Undervegsrapport fra et HiT-internt prosjekt. 15 s. | 1/2004 | kr. 70 |
| Eli Thorbergesen m.fl. ”Kunnskapens tre har røtter...” Praksisfortellinger fra barnehagen. En FOU-rapport. 42 s. | 5/2003 | kr. 130 |
| Per Arne Åsheim (ed.) Science didactic. Challenges in a period of time with focus on learning processes and new technology. 54 s. | 4/2003 | kr. 140 |
| Roald Kommedal and Rune Bakke Modeling Pseudomonas aeruginosa biofilm detachment. 29 s. | 3/2003 | kr. 130 |
| Elisabeth Aase Ledelse i undervisningssykehjem. 27 s., vedlegg | 2/2003 | kr. 90 |
| John Heggnes og Knut H. Røed Genetisk undersøkelse av stamfisk av ørret fra Måna, Tinnsjø. 10 s. | 1/2003 | kr. 70 |
| Erik Halvorsen (red.) Bruk av Hypermedia og Web-basert informasjon i naturfagundervisningen. Presentasjon og kritisk analyse. 69 s. | 2/2002 | kr. 150 |
| Harald Klempe Overvåking av grunnvannsforurensning fra Revdalen kommunale avfallsfylling, Bø i Telemark. Årsrapport 2000. 24 s. | 1/2002 | kr. 30 |
| Jan Ove Tangen Kompetanse og kompetansebehov i norske golfklubber. 12 s. | 6/2001 | kr. 20 |
| Øyvind Risa Evaluering av Musikk 1. 5 vektall. Desember 2000. Høgskolen i Telemark, Allmennlærerutdanninga på Notodden. 39 s. | 5/2001 | kr. 40 |
| Harald Klempe Overvåking av grunnvannsforurensning fra Revdalen kommunale avfallsfylling, Bø i Telemark. Årsrapport 1999. 22. s. | 4/2001 | kr. 30 |
| Harald Klempe Overvåking av grunnvannsforurensning fra Revdalen kommunale avfallsfylling, Bø i Telemark. Årsrapport 1998. 22 s. | 3/2001 | kr. 30 |
| Sigrun Hvalvik Tolking av historisk tekst – et hermeneutisk perspektiv. Et vitenskapsteoretisk essay. 28 s. | 2/2001 | kr. 30 |
| Sigrun Hvalvik Georg Henrik von Wright: Explanation of the human action : an analysis of von Wright’s assumptions form the perspective of theory development in nursing history. 27 s. | 1/2001 | kr. 30 |
| Arne Lande og Ralph Stålberg (red.) Bruken av Hardangervidda – ressurser, potensiale, konflikter. Bø i Telemark 8.-9. april 1999. Seminarrapport. 57 s. | 3/2000 | kr. 50 |
| Nils Per Hovland Studentar i oppdrag : ein rapport som oppsummerer utført arbeid og røynsler frå prosjektet ”Nyskaping som samarbeidsprosess mellom SMB og HiT”, 1998-2000. 24 s. | 2/2000 | kr. 30 |
| Jan Heggnes Undersøkelser av gyteplasser til ørret i Tinnelvas utløp fra Tinnsjø (Tinnoset), Notodden i Telemark, 1998. 7 s. | 1/2000 | kr. 20 |

HiT notat kan bestilles fra Høgskolen i Telemark, kopisenteret i Bø: Kopisenter@bo.hit.no, tlf. 35952834 eller på internett: <http://www.hit.no/main/content/view/full/1201>