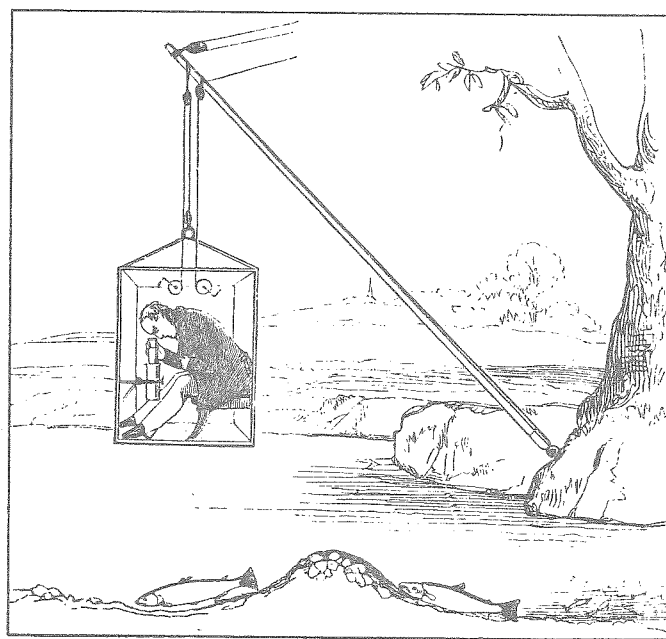


Information från

SÖTVATTENS- LABORATORIET Drottningholm



ERIK DEGERMAN
PER NYBERG

Effekter av sjökalkning på fiskbestånd

OLLE RING
HÅKAN JANSSON
TORBJÖRN ÖST
TORLEIF ANDERSSON

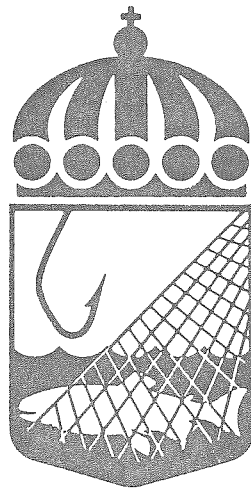
Nedärvningsstudier av variabla loci hos
harr (*Thymallus thymallus* L.)

LARS NORMAN

Selektion vid laxfiskars naturliga fort-
plantning och under odlingsförhållanden

INNEHÅLL

ERIK DEGERMAN PER NYBERG	Effekter av sjökalkning på fiskbestånd	sid 1-35
OLLE RING HÅKAN JANSSON TORBJÖRN ÖST TORLEIF ANDERSSON	Nedärvningsstudier av variabla loci hos harr (<u>Thymallus thymallus</u> L.)	36-49
LARS NORMAN	Selektion vid laxfiskars naturliga fort- plantning och under odlingsförhållanden	50-63



FISKERIVERKET

ISSN 0346-7007

Effekter av sjökalkning på fiskbestånd

Erik Degerman
Per Nyberg

Sötvattenslaboratoriet
170 11 DROTTNINGHOLM

FÖRORD

Detta arbete är inte frukten av vår möda på Sötvattenslaboratoriet utan resultatet av en fantastisk miljövårdsinsats som tack vare statliga medel och oavlönade egeninsatser utförts av privatpersoner samt tjänstemän regionalt. Det är inte möjligt att räkna upp alla inblandade, men NI skall ha ett stort och varmt tack!

I denna skrift presenteras bara en syntes av alla provfiske som gjorts i kalkade sjöar under försöksverksamheten med kalkning. De enskilda sjöarna har beskrivits närmare i enskilda rapporter från kalkningsprojekten och i ett basdokument som finns att tillgå på Fiskeristyrelsen i Göteborg. Ytterligare rapporter från försöksverksamheten med kalkning kommer under 1989-90.

Trots att resultaten i denna rapport visar att kalkningarna varit framgångsrika och räddat fiskbestånd får vi inte glömma att minskade utsläpp av försurande ämnen på sikt är den enda lösningen på försurningsproblemen.

SAMMANFATTNING

Denna rapport redovisar resultat av kalkningar på fiskbestånden i 112 sjöar. Sjöarna kalkades i huvudsak åren 1978-82. De enskilda sjöarna beskrivs i ett basdokument som finns att tillgå på Fiskeristyrelsen.

Sjöarna kalkades med kalkstensmjöl med en direktgiva till sjön i median av 22 g kalkstensmjöl per kubikmeter vatten. Den vanligaste fraktionen av kalkstensmjöl var 0-0.5 mm.

För det samlade materialet gav kalkningen en signifikant ökning av pH. Kalkningens varaktighet berodde på sjöns omsättningstid, hur sur sjön var före kalkning samt använd fraktion av kalkstensmjöl.

Fiskbeståndens utveckling har studerats genom provfiske med översiktsnät, samt i ett fåtal objekt biologiska länkar, före samt efter kalkning. I 38 sjöar finns även provfisken utförda ytterligare längre efter kalkning. Provfiskena genomfördes inom de olika projekten och materialet är heterogent, men den standardisering som skett medger en övergripande statistisk analys.

På grund av fiske vid låg vattentemperatur erhöles låga fångster i vissa sjöar. Låg temperatur hade signifikant negativ effekt på fångsten per nätansträngning (f/a) av abborre och mört och positiv effekt på gädda. Antalet använda nät var lågt i några sjöar och detta har i enstaka sjöar påverkat antalet fångade arter. Hänsyn är taget till dessa båda komplikationer vid bearbetningarna.

Vid statistiska analyser har enbart sjöar provfiskade med översiktsnät nyttjats. Sjöar fiskade med biologiska länkar är ej medtagna i analysen då dessa redskap inte fångar unga fiskar (kortare än 16 cm). Jämförelser av artsammansättningen mellan biologisk länk och översiktsnät är dock möjlig.

Antalet arter ökade efter kalkning. Ökningen fortsatte vid provfiske längre efter kalkning och visar på en successiv återhämtning. I kraftigt försurade sjöar erhöles ingen ökning av artantalet på grund av utslagning av känsliga arter även i intilliggande sjöar, dvs

någon potentiell rekolonisatör fanns ej. Arter som på detta sätt försvunnit utgörs t ex av mört och röding, men i enstaka fall har även abborre försvunnit och sjön blivit fisktom.

Totalvikten av fisk per nätansträngning ökade signifikant efter kalkning (från 1.0 till 1.4 kg per nät), liksom totalfångsten i antal individer (från i medeltal 14 till 24 st/nät).

Antalet individer (fångst per ansträngning, f/a) av abborre och rekryteringen ökade efter kalkning. Ett lägsta pH av 5.2 tycks vara kritiskt för arten. F/a av abborre före kalkning berodde på provfiskets utförande (antal nät och vattentemperatur) samt förekomsten av mört. Abborre gynnades av minskade bestånd av mört. F/a av abborre efter kalkning berodde på totalantalet andra individer samt artantalet. Ju fler arter och individer desto lägre fångst av abborre.

Mört saknades i flera gravt försurade sjöar. Ju surare sjö, desto större, ju nordligare belägen och ju klarare, desto oftare saknades mört. F/a och rekryteringen av mört ökade signifikant efter kalkning och ett pH under 6.1 tycks vara kritiskt för arten. Enstaka mörtbestånd har återkommit i sjöar genom uppvandring och mänsklig inplantering, men ännu saknas arten i flera sjöar trots vattenkemiskt lyckade kalkningar.

Förekomst av gädda kunde före kalkning förklaras med lägsta uppmätta pH, antalet individer av andra arter samt vattentemperaturen.

F/a och rekrytering av gädda i det samlade materialet ökade efter kalkning, men ej signifikant. F/a var signifikant korrelerat till färgtalet, konduktiviteten och vattentemperaturen. F/a av gädda var låg i klara, näringsfattiga vatten och ökade betydligt med sänkt vattentemperatur.

F/a av gers ökade i stora sjöar medan den minskade i små sjöar, vilket troligen var en effekt av konkurrens med andra arter.

Sik och siklöja förekom i stora sjöar som inte varit alltför sura.

F/a eller rekrytering ökade ej efter kalkning för sik, men siklöja hade signifikant förbättrad rekrytering. Endast ett fåtal sjöar med arterna ingick dock i analysen.

Siklöja och mört uppvisade inbördes konkurrens i några sjöar. Den förra arten dominerade i stora och den senare i små sjöar.

Förändringen i f/a av nors var positivt korrelerad till förändringen i f/a av abborre, dvs de svarade likartat på kalkningsåtgärderna. Båda svarade mer positivt på kalkning i sjöar med få andra arter än i sjöar med många andra arter.

F/a av braxen och benlöja var positivt korrelerade med mört, då alla tre arterna gynnas i relativt näringsrika sjöar.

Antalet stora abborrar var större efter kalkning i flera sjöar. Troligen var detta en effekt av ökat födoutbud. Olika analyser av fisksamhället visar att få signifikanta förändringar skett och i de fall de skett har de bedömts vara normaliseringar av fiskfaunan. Abborre har ofta dominerat fisksamhället strax efter kalkning, men i sjöar där uppföljning skett längre efter kalkning minskade successivt abborrens dominans och övriga arter ökade i antal. Inga exempel på bestånd av "tusenbröder" av abborre har noterats.

Kalkningsverksamheten har varit en framgångsrik och världsunik insats för att i avvaktan på minskade utsläpp tillfälligt vidmakthålla fiskarter i försurade sjöar. Utvecklingen av fiskbestånden efter kalkning har visats bero på hur väl kalkningen lyckats, men också på interaktioner mellan fiskarterna i sjön. För att undvika stress och populationsfluktuationer bör kalkningsverksamheten i framtiden inriktas på preventiva kalkningar av vatten innan pH understiger 6. I vissa sjöar måste kalkningsinsatserna kompletteras med återintroduktion av försvunna arter.

1. INLEDNING

De negativa effekterna av försurningen på fisk blev uppenbara under slutet av 1960- och början på 1970-talet. Studier visade att en mängd sjöar i södra Sverige mist fiskarter eller hade gravt skadade bestånd (Hultberg & Stenson 1970, Almer 1972, Dickson et al. 1975,

Lessmark 1976, Almer & Hanson 1980, Johansson & Nyberg 1981). Sedan tidigare var det känt att kalkning var en metod att höja pH till sådana nivåer att fisk kunde överleva. I norska och svenska fiskodlingar kalkades intagsvattnet redan på 1920- och 1930-talen. Kalkningar av försurade sjöar utfördes i mindre skala på 1960-talet (Stenberg 1965) och allt fler kalkningar utfördes av enskilda i början av 1970-talet. Fiskeristyrelsen fick hösten 1976 i uppdrag av regeringen att genomföra en femårig försöksperiod med statsbidrag till kalkning av försurade sjöar och vattendrag. Under perioden skulle vatten av betydelse för fiske, naturvård och rörligt friluftsliv åtgärdas och erfarenheter vinnas om metoder, effekter och kostnader av kalkning. Verksamheten kom att pågå under tiden 1977 till 30 juni 1982 då Statens Naturvårdsverk tog över huvudmannskapet. Under perioden kalkades ca 1 100 objekt och den totala budgeten var 78 milj.kr.

Uppföljningen av de kemiska och biologiska effekterna av kalkningen utfördes inom respektive kalkningsprojekt. I de flesta projekt föreskrevs sk normalprogram, som omfattade analys av pH, alkalinitet, konduktiviteten och färgtal samt summan av Ca och Mg, eller jonerna analyserade var för sig, 2 ggr/år. I ett mindre antal objekt av speciellt intresse föreskrevs olika typer av specialprogram kopplat till normalprogrammet. I 112 sjöar företogs provfisken med nät för att följa fiskbeståndens utveckling efter kalkning. Provfisken genomfördes omedelbart före och i regel tre år efter kalkning. I 38 sjöar har ytterligare provfisken utförts längre efter kalkning och en långsiktig analys av effekterna på fisk har varit möjlig. Uppgifter om kalkningarna liksom undersökningsresultaten inrapporterades till Fiskeristyrelsen och uppföljningen löpte vanligen i fem år. De sista kalkningsprojekten beviljades medel 1982 och kalkningarna utfördes 1983. Uppföljningen utfördes sedan under en femårsperiod varför försöksverksamheten kommit att pågå till 1988.

Genom verksamhetens uppläggning, där uppföljningarna företogs inom respektive projekt, och därför utfördes av personer med skiftande kompetens, är resultaten från enskilda sjöar av varierande kvali-

tet. För att få jämförbara data från provfisken efter fisk och kräftor utgavs enkla "Råd och anvisningar för provfisken i samband med kalkning av sjöar och vattendrag" och standardiserade blanketter (Fiskeristyrelsen 1979). Av skilda skäl har dessa rekommendationer inte alltid följts. Detta medför att resultaten från enskilda sjöar ofta inte är möjliga att utvärdera statistiskt. Det samlade materialet utgör trots detta en värdefull databas för den fortsatta övervakningen av försurningspåverkan på landets sjöar. Resultaten från de enskilda vattnen har sammanställts och kommenterats i ett separat basdokument och utdrag sänds efter hand till berörda bidragstagare samt finns att tillgå som stencil på Fiskeristyrelsen, Göteborg, samt på Fiskeristyrelsens Sötvattenslaboratorium, Drottningholm.

Delar av det behandlade materialet har tidigare presenterats i olika sammanhang t ex Alenäs (1986), Alenäs et al. (1982), Bengtsson et al. 1980, Edman et al. (1988), Eriksson et al. (1982, 1983), Fiskeristyrelsen & Statens Naturvårdsverk (1979, 1981), Fraser et al. (1985), Hultberg & Andersson 1982, Nyberg 1984, Nyberg et al. (1986 a,b). Från flertalet av de enskilda projekten finns dessutom separata sammanställningar av effekter och erfarenheter. Fiskenämnader, Fiskeristyrelsens utredningskontor, länsstyrelser, kommuner, Fiskevattenägareförbundets konsulenter, privata konsulter, kalkentreprenörer och flera andra organisationer har svarat för en diger dokumentation som finns att tillgå på Fiskeristyrelsen. Föreliggande rapport utgör den första av en serie slutrapporter från Fiskeristyrelsens försöksverksamhet.

Utöver den uppföljning som gjordes inom de olika kalkningsprojekten avsattes årligen en mindre summa av kalkningsanslaget till forskning och undersökning vid universitet, Sötvattenslaboratoriet, Naturvårdsverket och Institutet för vatten- och luftvårdsforskning. De resultat som framkommit i dessa mer forskningsinriktade projekt i ett mindre antal vatten utgör ett mycket väsentligt komplement till föreliggande material för att bedöma effekterna av kalkning på sjöekosystemen.

2. MATERIAL OCH METODER

2.1 Vattenkemisk uppföljning

Den vattenkemiska uppföljningen inom de redovisade projekten omfattar analys av pH, alkalinitet, färgtal och konduktivitet en till sex gånger per år i normalfallet. Vanligen togs provet i ytan, men i vissa projekt har mer omfattande djupprofiler tagits och provtagningsintensiteten varit högre. I föreliggande material används bara data från ytvatten. Analysen av vattenprov har företagits av en mängd olika laboratorier utan interkalibrering.

Vid utvärderingen har alkalinitetsdata ej använts, dels därför att alkalinitetsdata i en del projekt är fåtaliga från tiden före kalkning, medan enstaka pH-mätningar ofta föreligger, dels därför att alkalinitetsskalan slutar vid 0 vid pH 5.4 och att aciditet mycket sällan analyserats. Även surare vatten har därför fått alkaliniteten 0. Starkt försurade vatten blir därmed svåra att särskilja med hjälp av enbart alkalinitet.

Vid författande av denna rapport var inte samtliga projekt datalagda, varför kompletta vattenkemiserier inte förelåg från samtliga projekt. Som vattenkemiska parametrar har därför valts lägsta uppmätta och rapporterade pH före och efter kalkning, samt medelvärde av färgtal och konduktivitet före resp efter kalkning.

En utförlig vattenkemisk redovisning kommer att färdigställas av Fiskeristyrelsen under år 1990.

2.2 Sjöuppgifter och kalkningsuppgifter

Sjö- och kalkningsuppgifter har tagits från de enskilda projektens rapportering till Fiskeristyrelsen och vid behov kompletterats med data från Naturvårdsverkets kalkningsregister. Uppgifterna för enskilda projekt är ibland osäkra speciellt vad gäller sjöns area, volym och medeldjup. I basdokumentet med de enskilda sjöarna har osäkra uppgifter markerats med ett frågetecken.

De flesta sjöar kalkas vidare efter försöksverksamheten i länsstyrelsernas regi, men uppgifter om dessa kalkningar

har endast angivits för de enskilda sjöarna i de fall då kalkningen kan påverka resultatet av provfiskena.

Den direkta kalkgivan till sjön har angetts som den del av kalkstensmjölet som kommit sjön direkt tillgodo genom kalkning i sjön eller dess strandzon.

2.3 Provfiskemetodik

I instruktionerna för provfiskets genomförande angavs att provfisket skulle utföras med bottensatta översiktsnät (Filipsson 1972). Maskstorleken på näten var 10-75 mm vid provfiskena före och efter kalkning. Vid vissa senare provfisken har dessutom finmaskigare översiktsnät (6.25-75 mm) använts. Ansträngningen skulle vara 2-5 nät i sjöar under 50 ha, ca 10 nät i sjöar av 50-200 ha och minst 20 nät i större sjöar. Provfiskena skulle utföras under juli-september, medan lekfiske endast skulle utföras i speciella projekt. Näten skulle läggas spridda över hela sjön och på såväl grunda som djupa bottenar. Provfisket efter kalkning skulle genomföras 3-5 år efter kalkningsinsatsen och utföras med samma nättyp, teknik och på samma platser som vid provfisket före kalkning.

Vid vittjningen skulle fisken längdmätas till närmaste mm, fångsten per nät räknas, artbestämmas och vägas artvis.

2.4 Statistisk behandling

Den begränsade provfiskeinsatsen och odetaljerad redovisning (exempelvis ej fångst per djupzon) medförde att statistisk behandling av resultaten från enskilda sjöar endast varit möjlig i undantagsfall. För samtliga projekt har dock artsammansättningen före resp efter kalkning testats med chi-square-test. Resultatet har angetts för den enskilda sjön (basdokumentet) i de fall signifikanta förändringar erhållits.

För det samlade materialet har multivariata metoder använts för att analysera provfiskeutfallet efter att projekt där provfisket inte skett med översiktsnät sållats bort. Transformering med 10-log har skett av sjöarea, omsättningstid samt maxdjup för att göra dessa parametrar "normalfördelade".

Diskriminantsanalys har använts för att analysera förekomst/frånvaro av enskilda arter i sjöar före och efter kalkning. Parat t-test och teckentest har använts för att jämföra fångst per nätansträngning före med fångsten efter kalkning. I de fall flera provfisketillfällen förelegat har ANOVA använts.

Stegvis multipel linjär regression har använts för att förklara utvecklingen av enskilda variabler, vanligen fångst per nätansträngning av enskilda arter. Då denna teknik använts har såväl morfometriska (area, maxdjup, medeldjup, omsättningstid), geografiska (nord-syd-läge, öst-väst-läge, samt höjd över havet), kemiska (lågsta uppmätta pH före resp efter kalkning, medelfärgtal och -konduktivitet före resp efter kalkning), kalkningstekniska (direkt giva, kalkstensmjölsfraktion, kalkningsår), fisketekniska (antal använda nät, provfiskedjup, vattentemperatur vid provfisket) som biologiska variabler (fångst per nätansträngning av enskilda arter, antal arter, medellängd för dominerande arter) ingått i analysen. Inom resp kategori (morfometriska, geografiska, kemiska, kalkningstekniska, fisketekniska samt biologiska parametrar) har vid inbördes signifikant korrelation endast den mest bidragande faktorn till förklaringen använts.

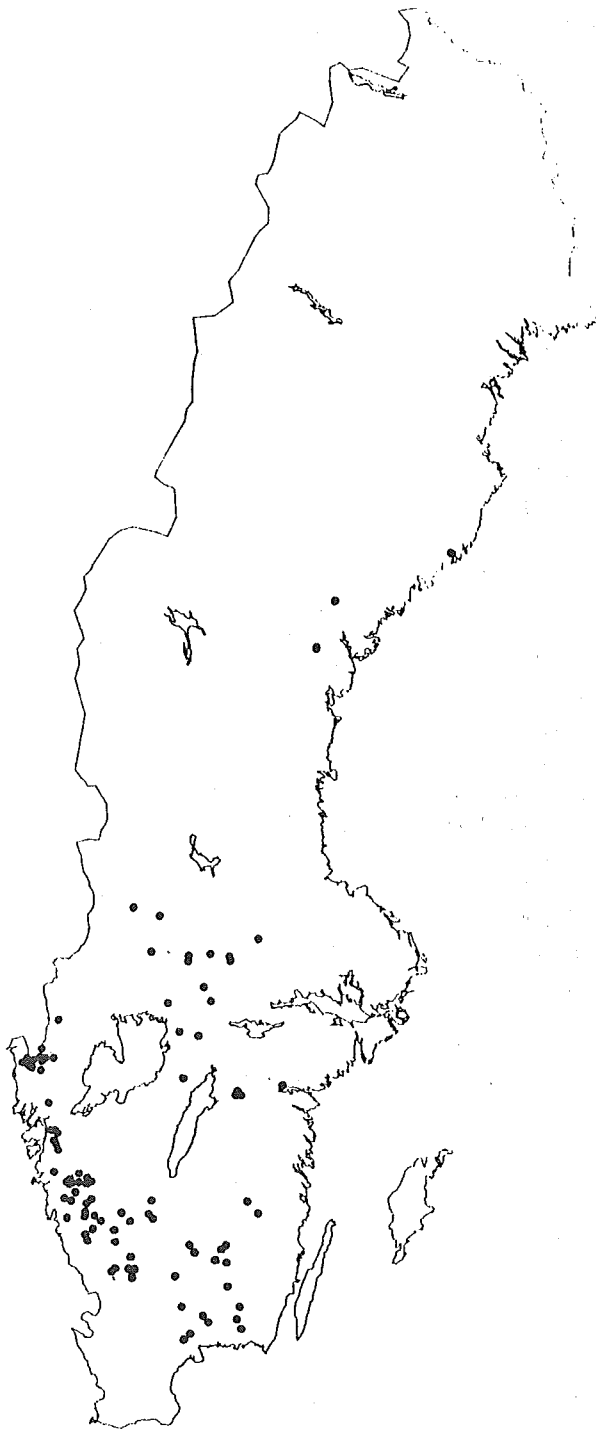
För klassificering och ordination av fisksamhället före resp efter kalkning har korrelationsmatriser och quick kluster upprättats samt principal components beräknats (Norusis 1988). Programvara och manualer för SPSS statistikprogram har använts.

3. RESULTAT OCH DISKUSSION

3.1 Undersökta sjöar

De undersökta sjöarna är i huvudsak belägna i västra och södra Sverige då endast ett fåtal vatten från norrlands-länen ingick i försöksverksamheten (Figur 1, Tabell 1). Erfarenheter från högt belägna näringfattiga vatten i skogområden finns dock med i materialet medan inga rena fjällvatten ingår. Alltjämt 1989 finns ytterst få fjällsjöar kalkade. Höjden över havet för de undersökta sjöarna var 21-447 m (Tabell 2).

Sjöarealen var som medianvärde 123 hektar. Endast 7 sjöar hade en areal över 1000 ha. Sjömaxdjupet var som medianvärde 18 m och omsättningstiden 1.5 år. Generellt kan sägas att sjömaterialen under försöksverksamheten utgjordes av större sjöar (större areal, maxdjup och omsättningstid) än den genomsnittliga sjön som kalkades under perioden 1983-87 (medianyta 22 ha, Nyberg & Thörnelöf 1988).



Figur 1. De provfiskade sjöarnas läge i landet.

Tabell 1. Undersökta sjöars läge angivet med x- och y-koordinat. Sjöarna sorterade länsvis.

SJÖNAMN	X-KOORD	Y-KOORD	LÄN	SJÖNAMN	X-KOORD	Y-KOORD	LÄN
HJÄSSASJÖN	649656	147405	5	LÄNGETJÄRN	640460	129466	14
MAGDESJÖN	649979	147608	5	GINGSJÖN	639332	129882	14
TREHÖRNINGEN	649700	147900	5	SURTESJÖN	641768	127580	14
SKIREN	650581	152471	5	BRUREVATTEN	644864	127754	14
ÖGELN	638030	148585	6	DJUPEVATTEN	645059	127772	14
HURVEN	633911	134035	6	KVARNDAHMEN	644913	127604	14
STENGÅRDSHULTASJÖN	638317	138010	6	ÖSTRA NEDSJÖN	640458	130232	15
SKÄRVSJÖN	636438	138132	6	SÖDRA BOKSJÖN	654899	126380	15
EKHULTASJÖN	636891	137772	6	N. KORNSJÖN	653813	126173	15
STRÅKEN	632688	142513	7	M. KORNSJÖN	653461	126344	15
SÖDRASJÖ	625838	143569	7	S. KORNSJÖN	652556	126311	15
TORSERYDSSJÖN	630037	135928	7	N. BULLAREN	653621	125388	15
MIEN	625184	144083	7	FEGEN	635040	133900	15
FÖRHULTASJÖN	633426	142203	7	STORE VÄKTOR	645919	127873	15
ROTTNEN	629022	146127	7	LILLE VÄKTOR	645787	128014	15
LINNEBJÖRKESJÖN	631522	146051	7	KRINGVATTNET	645916	127905	15
TJURKEN	630195	140578	7	BRÄTESJÖN	646011	127840	15
FÄMLINGEN	626855	141154	7	HÄLERESJÖN	646068	127870	15
YASJÖN	630732	135868	7	HOLMESJÖN	649064	127101	15
NEJSJÖN	630835	135633	7	VÄSTERSJÖN	644651	127874	15
HADKROKEN	632867	145547	7	RÖDVATTEN	644529	127782	15
ÄNGHULTASJÖN	633494	145972	7	STENDAHMEN	644056	128151	15
ARESJÖN	631690	145084	7	KROKSJÖN	644037	128041	15
STORA HAMMARISJÖN	636850	149669	8	SKOTTESJÖN	653837	126678	15
FLAKEN	626842	147473	8	LILLA LB	653868	127677	15
LJUSTERHÖVDEN	625350	147154	10	TÖLLSJÖN	640854	130982	15
HÄLEN	623955	141956	10	GESEBOLSJÖN	640340	131137	15
HÖRNEN	624409	147579	10	VISEN	636944	134814	15
RASLÄNGEN	623319	141457	10	STORE HALEN	636195	135723	15
HJÄLASJÖN	631136	134114	13	HEDGÄRDESSJÖN	638018	130993	15
HÖGSJÖN	635387	131653	13	HJÖGASJÖN	638478	131441	15
BARKEN	634751	130909	13	STORA SVANSJÖN	638308	129370	15
HJÄRTAREDDSSJÖN	634154	131102	13	TOLKEN	636869	130895	15
LILLA HALLÄNGEN	636230	132523	13	ÖNHERN	641321	130145	15
KROKSJÖN	638789	128695	13	VÄSTRA ÖRESJÖN	637072	130923	15
STORA KROKSJÖN	630902	133865	13	SÄVSJÖN	636803	131853	15
SANDSJÖN	630703	133707	13	UNDEN	651567	141795	16
HJÖASJÖN	630771	133833	13	SVARTTJÄRN	657934	128257	17
KARSHULTESJÖN	636545	128799	13	STÖLLETSJÖN	670083	136706	17
JÄLLUNDEN	632375	135738	13	STORA ÄLGSJÖN	659656	140125	17
N. BLÖTEVATTNET	653584	125009	14	STORA ULLEN	665302	138478	17
S. BLÖTEVATTNET	653497	125002	14	NÄTSJÖN	664175	142498	18
BJGDESJÖN	653737	125017	14	VASSBLSJÖN	661456	143994	18
EKBLIDVATTNET	653685	124772	14	MULTEN	656100	143425	18
SORVAMMSJÖN	653825	124942	14	GRYTSJÖN	656439	141519	18
NORDVAMMSJÖN	653916	124858	14	STORA TOMSJÖN	664744	142444	18
SÖDRA HOSJÖN	653700	125254	14	LILLA TOMSJÖN	664829	142563	18
ÖVRE BOLSJÖN	652816	125218	14	SAXEN	659888	144840	18
STORA SKARSJÖN	646146	127403	14	STORA KUHLAN	664979	144860	18
STOCKASJÖN	640477	131413	14	UNGEN	666556	150149	19
SANDSJÖN	640497	128905	14	KLOTENSJÖN	664173	147095	19
STORA HÄRSJÖN	640364	129240	14	STORA KORSLÄNGEN	664775	146931	19
LILLA HÄRSJÖN	640768	129438	14	UPPRÄHLEN	669253	139468	20
BLOMMAN	640638	129438	14	BÄRMSJÖN	702995	158946	22
VÄLLSJÖN	640816	129342	14	VÄLLINGSJÖN	697853	156942	22
HORNASJÖN	640473	129112	14	STÖCKSJÖN	707940	171693	24

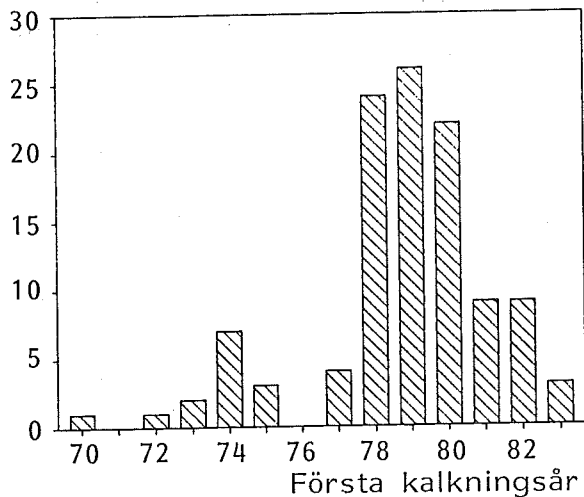
Tabell 2. Medelvärde, medianvärde samt min- och maxvärde för sjökaraktistika för de 112 undersökta sjöarna.

PARAMETER	MEDELVÄRDE	MEDIAN	MIN	MAX
Höjd över havet (m)	144	132	21	447
Sjöareal (ha)	380	123	2	9540
Avrinningsområde (km ²)	38	12	0.2	350
Sjövolym (milj. m ³)	51	7	0.10	3000
Omsättningstid (år)	3.3	1.5	0.1	46
Maxdjup (m)	21	18	2.3	96
Medeldjup (m)	7.6	6.3	0.5	33

3.2 Kalkningar och vattenkemi

De sjöar som omfattas av föreliggande rapport har kalkats första gången under perioden 1970-83. Åren 1978-80 kalkades huvuddelen (71%), medan 14 sjöar medtagits som kalkades första gången åren före försöksverksamhetens start (Figur 2). Dessa 14 sjöar kalkades sedan ånyo med statligt stöd under försöksverksamheten. De flesta sjöar har sedan varit föremål för fortsatta kalkningar under 1980-talet.

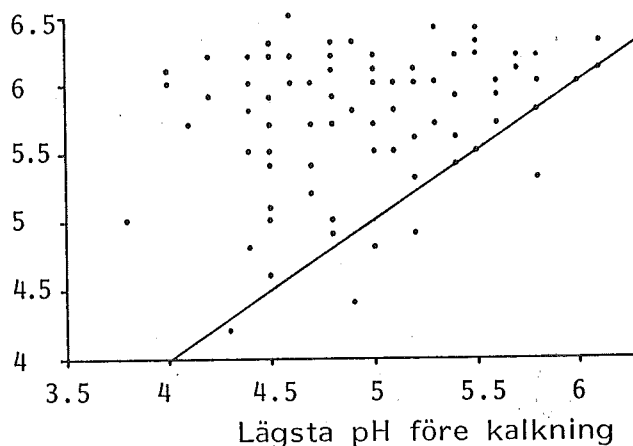
Antal sjöar



Figur 2. Första inrapporterade kalkningsår för de undersökta sjöarna.

Lägsta rapporterade pH före kalkning var i medeltal 5.0 med extremvärden av 3.8-6.1 (Figur 3). Efter kalkning var lägsta noterade pH i medeltal 5.8 med extremvärden av 4.2-6.5. Kalkningen hade givit en signifikant höjning av pH för varje enskild sjö sett till lägsta uppmätta pH (parvist t-test, $p < 0.001$).

Lägsta pH efter kalkning

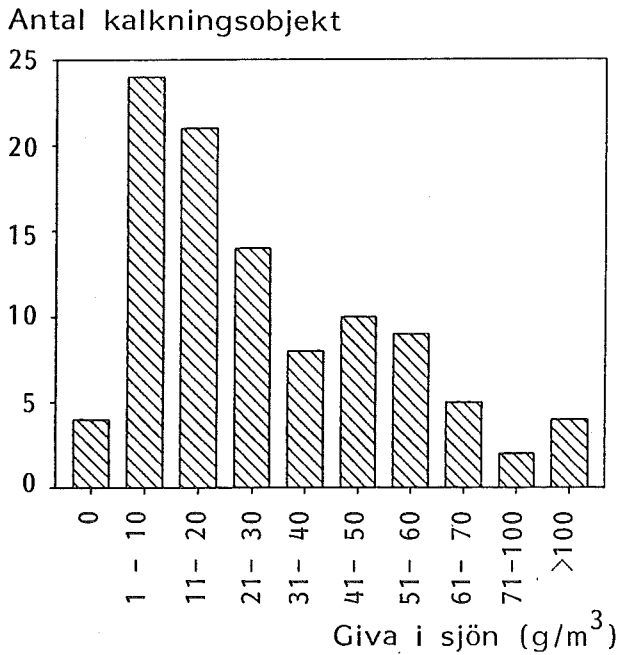


Figur 3. Lägsta uppmätta pH i de undersökta sjöarna före kalkning avsatt mot lägsta pH i samma sjö efter kalkning. 1:1 linjen, dvs ingen förändring, inlagd för jämförelse.

Den direkta kalkgivan till sjön varierade mycket mellan olika objekt där man vid vissa extrema markkalkningsobjekt inte lade någon kalk alls i sjön medan man i andra objekt avsiktligt "överdoserade" i små sjöar för att få effekt i större sjöar och vattendrag nedströms, exempelvis kalkningsprojekt Unden. Mediängivan var 22 g kalkstensmjöl per m³ och i 75% av fallen var givan lägre än 45 g/m³, medan den direkta givan var 0 g/m³ i fyra objekt (Figur 4).

Den använda kalkstensmjölsfraktionen varierade från 0-0.1 till 0-5 mm. Den vanligast använda fraktionen var 0-0.5 mm (46% av projekten) och den näst vanligaste fraktionen 0-0.2 mm (28% av projekten). Grövre fraktion än 0-1 mm användes enbart i 12% av projekten, vilka i huvudsak var markkalkningar.

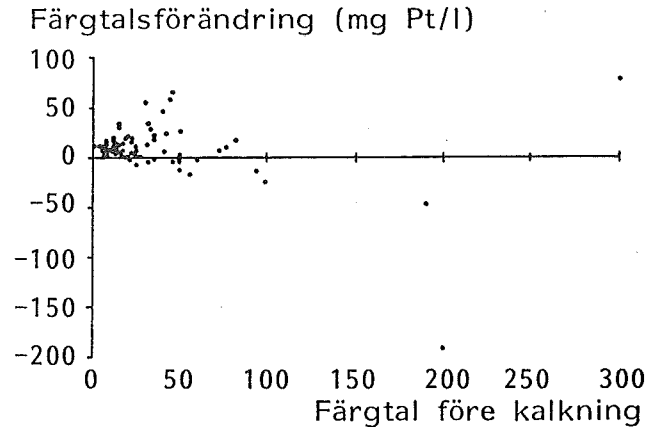
Det lägsta noterade pH efter kalkning var avhängigt sjöns omsättningstid, pH före kalkning samt kalkstensmjölsfrak-



Figur 4. Kalkgiva direkt till sjön (g/m³) i de undersökta sjöarna.

tionen (stegvis multipel linjär regression, $r^2=0.28$, $p<0.0001$). Den direkta kalkgivan vid kalkningen, läget i landet, höjden över havet, färgtalet eller konduktiviteten före kalkning gav däremot inte något signifikant bidrag till förklaringen. Ju längre omsättningstid, högre pH före kalkning och ju finare kalkstensmjölsfraktion desto högre pH erhöles. Att kalkgivan inte bidrog till förklaringen torde dels bero av att spridningen ibland utförts inom mycket begränsade områden i sjön med risk för låg kalkningseffekt samt att olika "typer" av kalk ingår, bl a s k T-kalk vilken är betydligt lättlösligare än kalkstensmjöl. Dessutom var givan ofta hög i små sjöar med kort omsättningstid som var känsligare för återförsurning. Vattenkemiska effekter av kalkning och kalkutnyttjande kommer att utvärderas i en senare rapport från Fiskeristyrelsen.

Färgtalet var i medeltal 34 mg Pt/l före kalkning och 42 efter första kalkningen, sjöarna var med andra ord relativt klara i jämförelse med senare kalkade sjöar, som hade ett medelfärgtal på 70 mg Pt/l (Nyberg & Thörnelöf 1988). Också denna ökning i färgtal efter kalkning var signifikant (parvis t-test, $p=0.028$). Noterbart var att i måttligt bruna sjöar (färgtal under 50



Figur 5. Medelfärgtalets förändring efter kalkning avsatt mot medelfärgtal (mg Pt/l) före kalkning. Färgtalet ökade i klara vatten, men minskade i några humösa vatten.

mg Pt/l) erhöles i regel en ökning av färgtalet efter kalkning, medan färgtalet tenderade att minska efter kalkning av brunare sjöar (Figur 5). Färgtalsökningen blev störst i sjöar som erhöles ett högt pH efter kalkning. Ökningen av färgtalet i de måttligt bruna sjöarna torde vara en effekt av ökad primärproduktion (förekomst av växtplankton) som en följd av förbättrade livsbetingelser för växtplankton, en minskad utfällning av humusämnen med aluminium (Almer et al. 1978), samt möjligen också en effekt av att mörktbestånden ökat och betar ned djurplankton (Stenson 1988).

Konduktiviteten (mS/m) ökade från i medeltal 6.4 före kalkning till 6.8 efter kalkning. Trots denna ringa ökning var skillnaden signifikant (parvis t-test, $p=0.016$) och ökningen borde till största del kunna tillskrivas ökade kalcium- och bikarbonatkoncentrationer.

3.3 Provfiskemetodik

Stora variationer i provfiskets utförande före respektive efter kalkning förelåg i en del projekt. Antalet använda nät per sjö var i median 12 före och 15 efter kalkning. Någon signifikant skillnad i antalet använda nät före resp efter kalkning i det samlade materialet förelåg dock ej. Som mest användes 272 nät och som minst 2 nät per sjö.

Vattentemperaturen vid provfiske och provfisketidpunkten på året varierade också mellan projekten. Lägsta vattentemperatur var 2.5 °C och högsta 22 °C enligt rapporteringen. I median var vattentemperaturen före kalkning 15.8 °C och efter 17.5 °C. Denna skillnad var statistiskt signifikant (parvis t-test, $p < 0.001$).

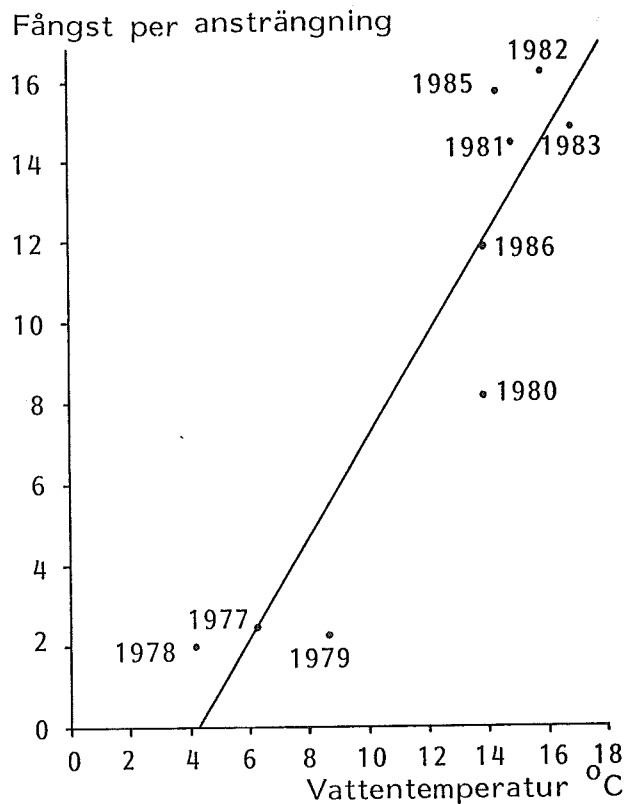
Största provfiskedjup har inte alltid angivits, men i de 64 sjöar där största provfiskedjup vid fisket före resp efter kalkning angivits förelåg en statistiskt signifikant ökning av största provfiskedjup efter kalkning (parvis t-test, $p = 0.041$). I 37 sjöar var provfiskedjupet oförändrat, i 20 hade det ökat efter kalkning och i resterande 7 minskat. I medeltal var största provfiskedjup 15 m före och 18 efter kalkning, samtidigt som maximala sjödjupet i dessa 64 sjöar i medeltal var 22 m.

Förändrad tidpunkt för provfiske, största provfiskedjup och antal nät som använts inom en och samma sjö kan medföra att skillnader i fångstutfall kan ha uppkommit som berott på provfiskets utförande. Detta kan maskera eventuella effekter av kalkning på fiskbestånden. För att kvantifiera dessa effekter av inkonsekvent utförda provfisken beräknades skillnaden i vattentemperatur, största provfiskedjup resp antal nät vid fisket före resp efter kalkning och relaterades till skillnader i antal fångade arter resp totalfångst av antal individer per nät.

Förändringen i antal fångade arter före resp efter kalkning i det samlade materialet relaterades till vattenkemiska data, morfometriska data, geografiska data, kalkningstekniska data samt förändring i vattentemperatur, fiskedjup och antal använda nät. Förändringen i artantal kunde signifikant förklaras med förändringen i vattentemperatur och förändringen i antalet använda nät (stegvis multipel linjär regression, $p < 0.001$, $r^2 = 0.32$). På samma sätt kunde förändringen i totalantalet individer per nätansträngning före resp efter kalkning signifikant korreleras till förändringen i vattentemperatur (stegvis multipel linjär regression, $p = 0.003$, $r^2 = 0.13$).

Detta innebär att temperatur och antal nät måste ingå som parametrar vid analys av det samlade materialet nedan. Skillnader i provfiskedjup var inte korrelerat till det samlade materialet, men kan för vissa enskilda sjöar ha haft stor betydelse och diskuteras därför vidare i basdokumentet med sjöarna.

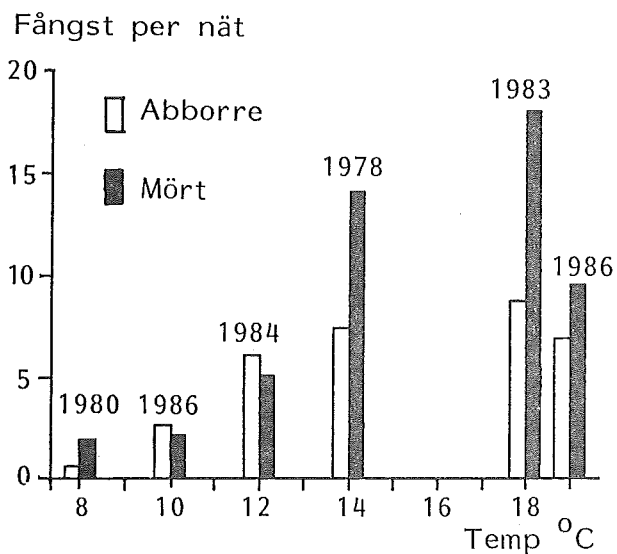
Några sjöar kan tjäna som illustrativa exempel på vattentemperaturens inverkan på fiskens aktivitet. I Stölletsjön, Torsby kommun, har ett ambitiöst provfiskeprogram genomförts 1977-86 för att följa effekterna av kalkningsinsatsen 1980. pH före kalkning var 5.1-5.7 och efter kalkning vanligen över 6, men 5.7 har uppmätts. Fångsten per ansträngning av abborre under tidsperioden kunde inte korreleras till någon annan faktor än vattentemperaturen vid provfisket (Figur 6, enkel linjär regression, $r^2 = 0.83$, $p < 0.001$). Provfiskena genomfördes de olika åren under augusti-november vid



Figur 6. Fångst av abborre per nätansträngning (f/a) avsatt mot vattentemperatur vid provfiske åren 1977-86 i Stölletsjön. Kalkning av sjön skedde 1980.

en vattentemperatur mellan 4.2 och 15 °C. Ett annat exempel är sjön Lilla Hallången i Högvadsåsystemet (Edman et al. 1988). Sjön kalkades första gången 1978 och hade före kalkningen som lägst pH 5.4, medan pH efter kalkningen varit över 6. Sjön provfiskades vid sex tillfällen åren 1978-86, men tyvärr vid olika vattentemperatur (8-18 °C), varför fångsten per ansträngning endast kunde korreleras till vattentemperaturen. Enkel linjär regression av fångsten per ansträngning av abborre mot temperaturen kunde förklara 76% av variationen ($p < 0.02$) och för mört 95% av variationen ($p < 0.001$, Figur 7). I båda dessa sjöar tenderar fångsten per ansträngning att bli mindre beroende av temperaturen då denna överstiger 14 °C. Utförs provfiskena sommartid juli-augusti tycks temperaturskillnader år från år inte inverka på fångsten per ansträngning (Nyberg & Degerman 1988).

Troligen är det så att i takt med att bytesfiskarna abborre och mört blir inaktiva vid låg vattentemperatur tvingas rovfisken gädda att själv bli mer aktiv i sitt födosök. Därför erhålls större fångster av gädda vid fiske vid lägre vattentemperaturer. Förändringen i fångst per ansträngning av gädda i samtliga sjöar vid jämförelse före och efter kalkning kunde signifikant enbart



Figur 7. Fångst av abborre resp mört per nätansträngning avsatt mot vattentemperatur vid provfiske vid sex tillfällen åren 1978-86 i Lilla Hallången. Kalkning av sjön skedde första gången 1978.

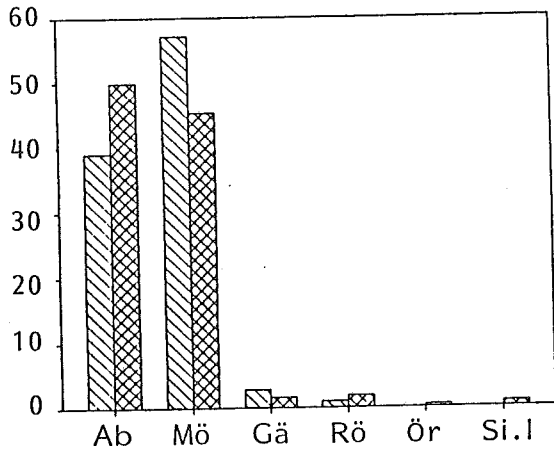
förklaras med förändringen i vattentemperaturen (enkel linjär regression, $r^2=0.14$, $p < 0.004$, se vidare avsnittet om gädda).

I samtliga analyser på det samlade materialet har enbart medtagits provfisker där översiktssnät använts. Provfiske med biologiska länkar medger knappast en statistisk utvärdering då alltför få stickprov ingår och nätserien har varierat från fall till fall. Dessutom fångar de nyttjade biologiska länkarna ej fisk under 16 cm kvantitativt, varför eventuella positiva effekter av kalkningar på arter som mört och abborre ej gått att påvisa när provfiske skett inom 3-4 år efter kalkning. I fyra sjöar har fångstutfallet i biologisk länk och översiktssnät jämförts. I Östra Nedsjön fiskades parallellt med de båda nättyperna, medan ett år skiljde i fisketidpunkt mellan nättyperna i de tre övriga sjöarna - Jällunden, Töllsjön och Stengårdshultasjön. Översiktssnäten fångade fler arter än de biologiska länkarna. I Töllsjön erhöles braxen enbart i översiktssnäten och i Östra Nedsjön erhöles elritsa enbart i översiktssnätet. Fångstsammansättningen i antal individer per nät skiljde dock ej signifikant vid jämförelse av fångsten i biologisk länk och översiktssnät (Chi-square-test, 3*2 tabell). En genomgående tendens tycks vara att gädda utgör en större andel av fångsten i biologiska länkar jämfört med översiktssnät (Figur 8) ett förhållande som orsakas av att små fiskar är underrepresenterade, medan större fiskar som gädda fångas.

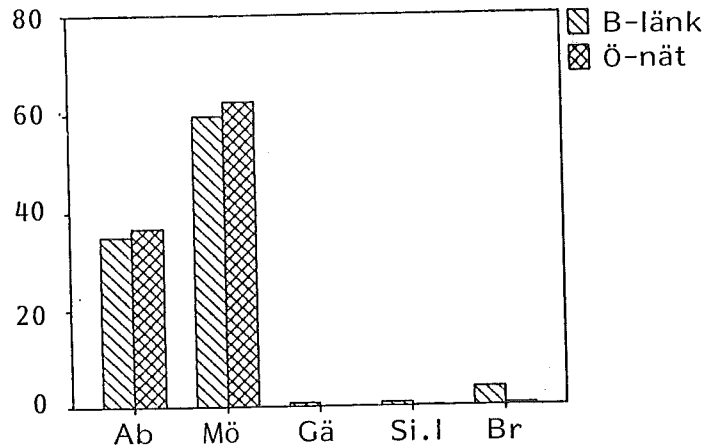
3.4 Antal fångade arter

Antalet fångade fiskarter i sjöarna före kalkning var i medeltal 3.2 och efter kalkning 3.8 (Figur 9), en skillnad som var statistiskt signifikant (parvis t-test, $p < 0.001$). Antalet fångade arter före kalkning relaterades till vattenkemiska och morfometriska data samt uppgifter om vattentemperatur vid fisket och antalet använda nät. Artantalet före kalkning kunde därvid signifikant korreleras till lägsta uppmätta pH i sjön samt sjöns area (stegvis multipel linjär regression,

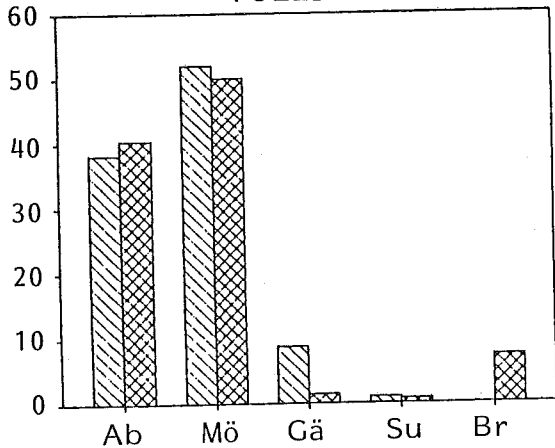
Andel (%) ÖSTRA NEDSJÖN



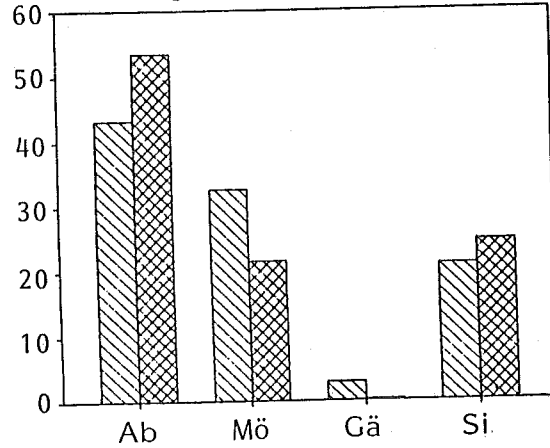
Andel (%) JÄLLUNDEN



Andel (%) TÖLLSJÖN

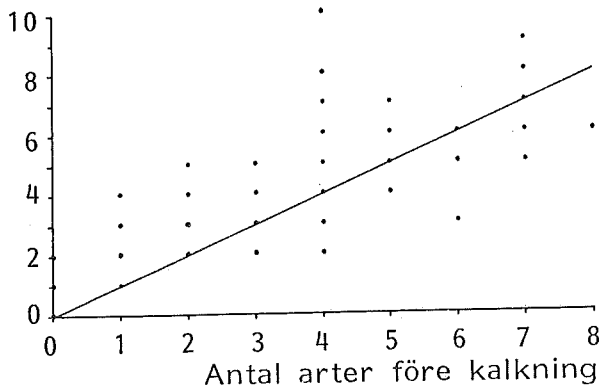


Andel (%) STENGÅRDSHULTASJÖN



Figur 8. En jämförelse av den procentuella andelen av olika arters andel av fångster vid provfiske med biologisk länk resp översiktsnät i fyra sjöar inom försöksverksamheten. Ab=abborre, Mö=mört, Gä=gädda, Rö=röding, Ör=öring, Si.l=siklöja, Si=sik, Su=sutare, Br=braxen.

Antal arter efter kalkning



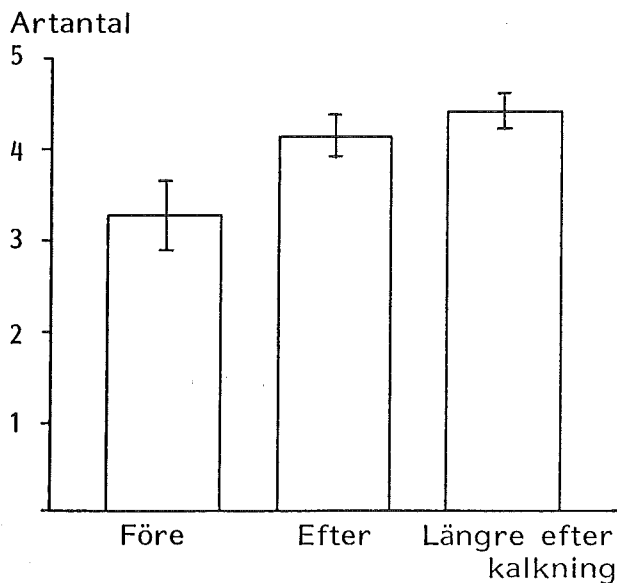
Figur 9. Antalet fångade fiskarter i resp sjö före kalkning avsatt mot efter kalkning. 1:1 linjen, dvs ingen förändring, inlagd för jämförelse.

$p < 0.000$, $r^2 = 0.45$). Efter kalkning visade en likartad analys att artantalet fortfarande var korrelerat till lägsta uppmätta pH före kalkning och sjöns area, men även temperaturen vid provfisket ($p < 0.000$, $r^2 = 0.59$). En skillnad var att den mest korrelerade parametern till artantalet efter kalkning var sjöarea, medan lägsta uppmätta pH var den mest korrelerade till artantalet före kalkning.

Förändringen i antalet fångade arter var inom en och samma sjö framför allt en effekt av nätinsatsen vid provfisket (se avsnitt 3.3). För att testa om förändringen av artantalet enbart var en effekt av inkonsekvent genomförda provfisken testades om förändringen i artantalet kunde relateras till lägsta

uppmätta pH före resp efter kalkning om hänsyn togs till förändringen i antalet använda nät vid provfiskena. pH klassades därvid i tre klasser; <5, 5-6, >6. Förändringen i antalet använda nät klassades i 8 klasser. Med hänsyn till skillnaden i nätinsats var förändringen i artantalet signifikant relaterad till pH före kalkning (MANOVA, $p=0.001$), medan ingen signifikans uppnåddes med lägsta uppmätta pH efter kalkning. Således erhöles en signifikant ökning av artantalet i de måttligt försurade sjöarna, medan gravt försurade sjöar uppvisade lägre respons. Förändringen av artantalet var snarare en effekt av pH före kalkning än uppnått lägsta pH efter kalkningen.

Materialet visar således på en signifikant ökning av antalet fångade arter efter kalkning, men alltjämt kvardröjer effekterna av försurningen i och med att lägsta uppmätta pH före kalkning var starkt korrelerat till artantalet. Detta innebär att arter slagits ut och att utslagna arter i vissa sjöar ej kommit tillbaka efter kalkning. Exempel på sådana sjöar är Brurevatten och Kvarndammen i Bohuslän och Rödvatten i Älvsborgs län där enbart abborre återstår trots vattenkemiskt fullgoda kalkningar.



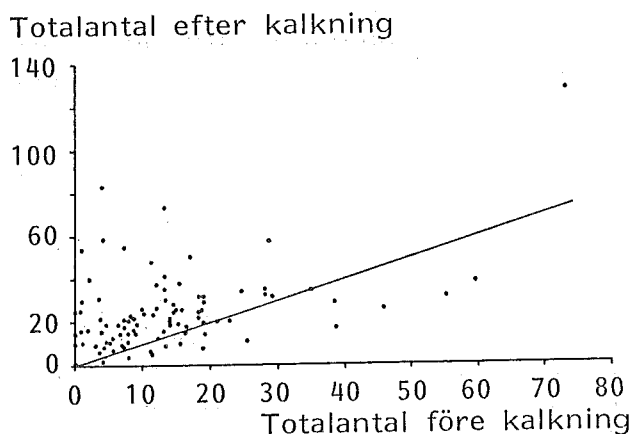
Figur 10. Medelantal fiskarter per sjö vid provfiske före, efter (2-4 år) samt längre efter (5-9 år) kalkning i 38 sjöar inom försöksverksamheten. Standard error inlagt som spridningsmått.

För de 38 sjöar där provfiske utförts före, efter samt längre efter kalkning ökade antalet fångade arter per sjö signifikant vid jämförelse av förhållandena före och efter kalkning (t-test, $p=0.001$), men ej vid jämförelse av provfisket efter resp längre efter kalkning (t-test, $p=0.08$) (Figur 10).

3.5 Totalfångst per ansträngning

Totalvikten per nätansträngning av de fångade individerna av samtliga arter var i medeltal 1.00 kg före kalkning och ökade till 1.40 kg efter kalkning ($n=91$, parvis t-test, $p<0.001$). Fångstvikten per nät ökade i signifikant fler objekt än den minskade (teckentest, $p=0.001$), ty av de 91 objekt där viktsuppgifter föreligger från provfisket före och efter kalkning hade fångstvikten ökat i 64 fall, minskat i 25 och var oförändrad i 2 fall. De sjöar i vilka fångstvikten minskat efter kalkning var sjöar som varit rejält försurade, lägsta uppmätta pH var i medeltal 5.0 (4.2-5.5) och där fångsten före kalkning dominerats av ett relativt storvuxet försurningsskadat fiskbestånd. När fiskbestånden domineras av individer kring 20 cm erhålles höga fångster i de använda näten som överrepresenterar dessa storleksgrupper. Efter kalkning dominerade unga individer, vilket initialt gav en lägre fångstvikt. Individantalet hade dock i de flesta fall ökat (se nedan) och successivt har den totala fångstvikten ökat vid senare provfisken, exempelvis i Sörvammsjön och Hornasjön.

Antalet fångade individer per nätansträngning på översiktsnät var i medeltal 13.6 före kalkning och ökade till 24.2 efter kalkning (parvis t-test, $p<0.001$). Endast i ett fåtal sjöar var fångstvikten oförändrad eller minskad (Figur 11). Vid stegvis multipel linjär regression av totalfångsten per nätansträngning före resp efter kalkning kunde totalfångsten före kalkning signifikant korreleras till lägsta uppmätta pH samt antal använda nät ($r^2=0.13$, $p=0.006$) och efter kalkning till lägsta uppmätta pH efter kalkning, sjöns maxdjup och vattentemperaturen vid provfisket ($r^2=0.20$, $p=0.0003$). Ju högre pH



Figur 11. Totalantalet fångade individer per nätansträngning före resp efter kalkning i respektive sjö. 1:1 linjen, dvs ingen förändring, inlagd för jämförelse.

uppmätt, ju färre nät före kalkning, ju högre vattentemperatur samt ju grundare sjöar desto fler individer fångade. Att fler individer fångats när få nät använts beror på att man i dessa fall i regel endast fiskat ytligt nära land där fiskförekomsten är störst.

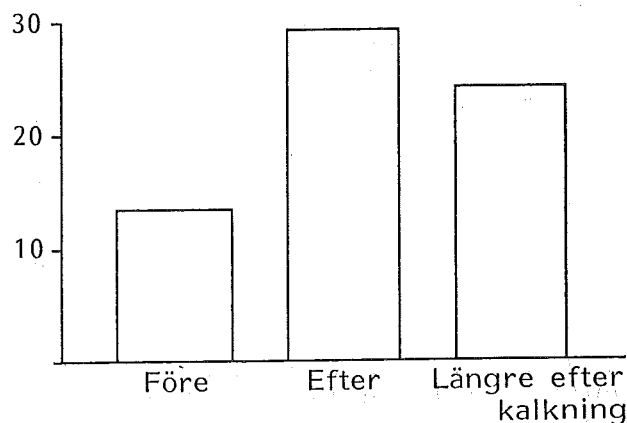
För att renodla effekterna av kalkningen samt försurningssituationen på förändringen i totalfångst (före resp efter kalkning) klassades temperaturskillnaden vid provfiskena i fem klasser medan lägsta uppmätta pH resp efter kalkning delades in i vardera tre klasser (<5, 5-6, >6). Totalfångstförändringen visades därvid vara signifikant beroende på lägsta uppmätta pH efter kalkning med hänsyn taget till temperaturskillnaden vid provfiskena (MANOVA, $p=0.047$). Ingen signifikant skillnad förelåg gentemot lägsta uppmätta pH före kalkning.

Före kalkning berodde totalantalet individer per nätansträngning främst på försurningssituationen samt provfiskets utförande. I de fall provfisket endast skedde med få nät grunt i sjön erhöles högre fångst än i de fall man också fiskat sjöns djupare partier och även under språngskiktet där fiskförekomsten normalt är lägre sommartid. Efter kalkning styrdes individantalet inte av pH före kalkning utan av pH efter kalkning, dvs hur lyckosam kalkningsinsatsen varit. Återigen syns att vattentemperaturen påverkar ak-

tiviteten hos fisk så att högre fångster erhöles när fisket skett sommartid. Att totalantalet individer per nät blir högre i grunda sjöar är en naturlig följd av att fiskbiomassan och individantalet är störst i sjöns ytlager.

För de 38 sjöar där provfiske även utfördes längre efter kalkning förelåg signifikant ökning av antalet fångade individer före mot efter kalkning (t-test, $p<0.001$) och även längre efter kalkning var ökningen signifikant jämfört med före kalkning ($p<0.001$) (Figur 12). Att fångsten minskade längre efter kalkning berodde på att fiskbestånden inte enbart utgjordes av unga individer födda efter kalkningen utan att ett mer varierat fiskbestånd förekom. Abborre svarade för huvuddelen av antalet individer, 67% före kalkning, 69% efter och 62% längre efter kalkning i dessa sjöar, varför förändringarna av det totala individantalet per nät till stor del berodde av förändringarna i abborrbeståndet.

Totalantal per nät



Figur 12. Medelantalet individer per nätansträngning vid provfiske före, efter (2-4 år) samt längre efter kalkning (5-9 år) i 38 sjöar inom försöksverksamheten.

3.6 Utveckling av enskilda arter efter kalkning

Nedan avses genomgående fångst i antal individer per nätansträngning i botten-satta översiktsnät.

Tabell 4. pH i Öresjön (Härryda och Marks kommuner) samt förekomst av abborrningar (visuellt). Uppgifter från Ralph Magnusson.

ÅR OCH MÅNAD	pH	KALKNINGSINSATS	UNGAR
1974 (01)	4.5	-	-
1975 (02)	4.4	Ja (Kalkslam)	ja
1976 (02)	4.8	-	-
1977 (03,05)	4.7, 5.3	Ja (5 ton kalk)	-
1978 (08,11)	4.9, 5.5	Ja (35 ton)	ja
1979 (05,08)	5.5, 4.9	-	-
1980 (05,08)	5.6, 4.0	Ja (10 ton)	ja
1981 (03)	4.5	-	-
1982 (08,12)	6.6, 6.3	Ja (208 ton)	-
1983 (04)	6.0	-	ja
1984 (07)	6.3	-	ja
1985 (07)	6.3	-	ja
1986 (05)	6.6	-	ja
1987 (04)	6.6	Ja (60 ton)	ja
1988 (04)	6.3	-	ja
1989 (04)	5.6	-	ja

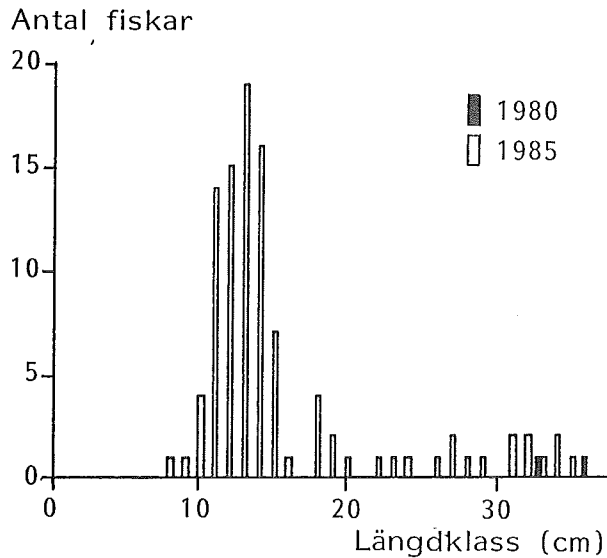
framgår att linjen planar ut vid pH över 5.5 och en något högre förklarad variation erhöles när pH-värden över 5.5 uteslöts ur analysen ($r^2=0.25$, $p<0.001$, $n=47$). Ekvationen för denna senare regressionslinje ger en skärning med x-axeln vid pH 5.2. Med andra ord indikerar resultaten att abborrens rekrytering varit störd i sjöar som någon gång haft pH under 5.2. I dessa vatten erhöles en positiv effekt av kalkning på rekryteringen.

Ett intressant bidrag har lämnats av Ralph Magnusson inom kalkningsprojektet Öresjön, Härryda och Marks kommuner. Han studerade förekomsten av abborrningar i sjön under en följd av år och satte förekomsten av ungar (dvs lyckad rekrytering) i samband med pH (Tabell 4). Abborre hade tillfällig reproduktion i sjön efter mindre kalkningar. Varaktigt positivt resultat erhöles efter en rejäl kalkinsats (1982). Kalkningen 1982 i Öresjön skedde i tre etapper (mars, juni samt december) och gav ej effekt förrän 1983. Vid vår-pH på 5.3 (1977) erhöles lyckad reproduktion, medan pH på 5.5 våren 1979 ej gav reproduktion. Således tycks det kritiska pH-värdet, enligt Magnussons iakttagelser, ligga i intervallet 5.3-5.5.

Den minskade medellängden hos abborre efter kalkning är generellt en effekt

av ökad rekrytering av ungar. Många har missuppfattat detta och menat att man efter kalkning får tusenbrödrabestånd av abborre. Inget känt sådant fall föreligger dock. Abborrar liksom andra fiskar är små när de föds! Antalet stora abborrar har istället ökat i fångsten efter kalkning jämfört med före kalkning i ett flertal sjöar inom försöksverksamhetsmaterialet, exempelvis i Gingsjön, Sandsjön, Södra Boksjön, Norra Kornsjön, Mellan Kornsjön, Norra Bullaren, Ömmern, Klotensjön, Stora Korslängen, Stockasjön, Store Malen, Grytsjön, Stora Älgsjön, Stora Kumlan, Stora Härsjön m fl. Denna effekt var vanligast i stora sjöar där äldre abborrar som fanns i sjön före kalkning ätit av de stora kullarna av unga abborrar och annan småfisk.

Flera exempel finns på kraftigt försurningsskadade abborrbestånd som räddats genom kalkning. Exempelvis i Rödvatten, Lilla Edets kommun, erhöles endast 0.07 abborrar per nätansträngning (två individer på 30 nät) vid provfiske före kalkning. Dessa abborrar var över 30 cm långa och åldersbestämdes (Ingemar Alenäs, IVL,) till 15 resp 18 år. Efter kalkning förekom åter unga (korta) individer och fångsten per nätansträngning var 10.8 (Figur 14). Före kalkning var pH under 5 och efter kalkning var pH över 6 med en alkalinitet av 0.16-0.44 mekv/l.



Figur 14. Längdfördelning hos abborre i Rödsvatten enligt provfiske 1980, före kalkning, och 1985, efter kalkning.

Fångst per nätansträngning

Mängden abborre före kalkning relaterades till vattenkemi, morfometriska parametrar samt vattentemperatur och antal använda nät vid provfisket, varvid vattentemperaturen och fångsten av mört gav en signifikant förklaring till abborrfångsten (Tabell 5). Abborrfångsten minskade med minskad temperatur och ökad fångst av mört. Minskad fångst med minskad vattentemperatur är en effekt av lägre aktivitet vid låg temperatur, medan mört torde konkurrera om födan. I takt med att mört försvinner från försurade sjöar tenderar också abborre att öka i antal, exempelvis i den okalkade referenssjön Rotehagssjön

(opubl. Sötvattenslaboratoriet). I Mjålasjön ökade abborre i samband med att mört dog ut efter en för liten kalkning. På motsvarande sätt minskade abborre signifikant i fångsten (t-test, $p < 0.05$) efter en signifikant ökning (t-test, $p < 0.05$) av mört i Ungen. Andra sjöar som tydligt uppvisat samma fenomen är Skottesjön och Stora Kroksjön. I sjöar där mört och sik eller siklöja ökat signifikant efter kalkning har denna förklaring till en signifikant minskning av abborrfångster också antagits vara för handen, exempelvis i Södra Kornsjön, Store Malen och Stora Älgsjön.

Lägsta uppmätta pH uppvisade inget samband med abborrfångsten före kalkning i analysen ovan (Tabell 5). Vid en jämförelse av sjöar med fångst av arten före kalkning erhöles i medeltal 9.4, 9.0 resp 10.2 individer per nät i sjöar där pH som lägst före kalkning varit under 5, mellan 5-6 resp över 6. Denna skillnad mellan olika pH-kategorier var ej signifikant (ANOVA). Vid grav försurning försvinner dock arten vilket framgår av provfiskena i Karskultesjön, Halland, där pH var 4.4-4.5 under en längre period (Almer & Hanson 1980) och i Djupevatten, Bohuslän, med pH kring 4.3 under 1970-talet.

Mängden abborre efter kalkning kunde signifikant förklaras med lägsta uppmätta pH före resp efter kalkning, antal fiskarter efter kalkning samt totalantalet individer (exkl abborre) som fångades (Tabell 5). För att närmare studera effekterna av biotiska parametrar eliminerades pH ur analysen, varvid en modell med enbart totalantalet arter samt totalantalet fångade indi-

Tabell 5. Stegvis multipel linjär regression av fångsten per nätansträngning (antal individer) mot sjö morfometriska, kemiska, fisketekniska samt biotiska parametrar före resp efter kalkning. Determinationskoefficient och p-värde angivna. + framför parametrarna i modellen anger att de var positivt korrelerade till fångsten per nätansträngning av arten.

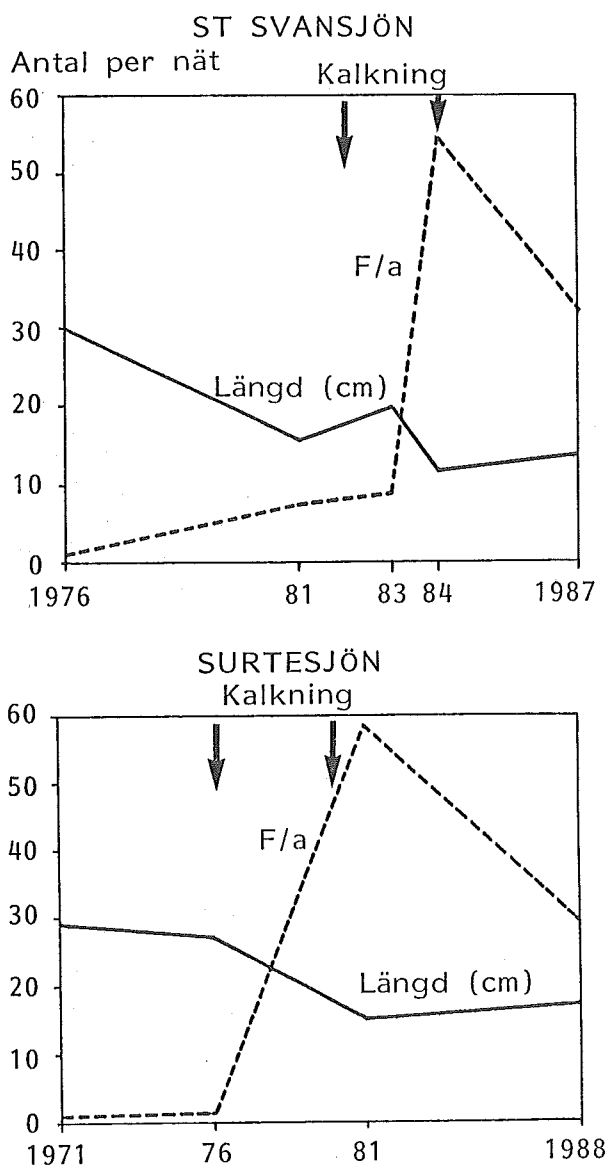
ART	NÄR	MODELL	r ²	p
Abborre	Före	+Vattentemp., -F/a av mört	0.13	<0.01
	Efter	-pH-före, +pH-efter, -arter, -individer	0.36	<0.001
	Efter	(pH eliminerat) -arter, -individer	0.12	<0.01
Mört	Före	+arter, +konduktivitet, +färgtal	0.30	<0.001
	Efter	+pH-före kalkning, +färgtal	0.14	<0.01
Gädda	Före	+färgtal, +konduktivitet, -temperatur	0.62	<0.001
	Efter	+färgtal	0.08	=0.02

vider (exkl abborre) signifikant bidrog till att förklara fångsten av abborre (Tabell 5). Om man enbart ser till sjöar med ytvattentemperatur över 14 °C vid provfiskena så kan ökningen i abborrfångst, dvs f/a efter kalkning dividerat med f/a före, korreleras med artantalet i sjöarna före kalkning (linjär regression, $r^2=0.13$, $p<0.02$). Att utvecklingen av abborrbeståndet efter kalkning är starkt beroende av befintlig annan fiskfauna är tidigare känt (Nyberg et al. 1986a). Eriksson & Tengelin (1987) har även visat att utvecklingen av abborrbestånd i kalkade

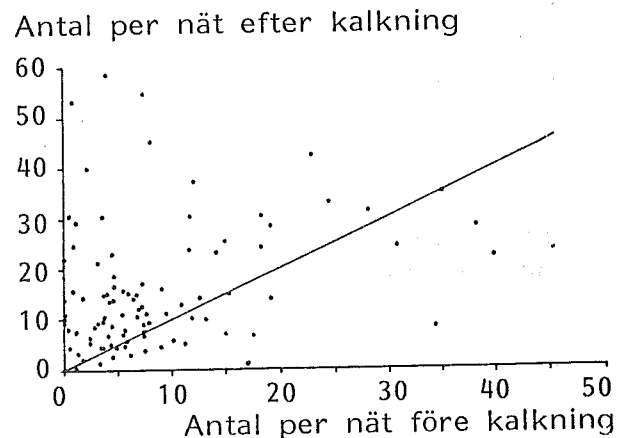
sjöar kan bero på abborrbeståndets täthet, i sjöar med glesa abborrbestånd blev ökningen större. Abborre är en konkurrenssvag art och troligen är även de pelagiska ynglen känsliga för predation.

Typiska exempel på utvecklingen av abborrbestånd efter kalkning av sjöar med få eller inga andra fiskarter utgör sjöarna Stora Svansjön och Surtesjön (Figur 15). I Surtesjön har endast abborre fångats medan även enstaka mört och utsatt röding fångats i de senare fiskena efter kalkning i Stora Svansjön.

I de 94 sjöar där provfisken före och efter var jämförbara ökade mängden abborre i 68, minskade i 25 och var oförändrad i en sjö (Figur 16). Statistiskt sett var antalet sjöar med ökat abborrbestånd signifikant större än vad som kan förväntas av slumpen (teckentest, $p<0.001$) och denna skillnad understryks om även de absoluta värdena medräknas (parvis t-test, $p<0.001$).



Figur 15. Utveckling av abborrbestånd efter kalkning av sjöar där konkurrenter och rovfisk reducerats eller eliminerats av försurningen. Se vidare i texten.



Figur 16. F/a av abborre efter kalkning mot f/a av abborre före kalkning i resp sjö. 1:1 linjen, dvs ingen förändring, inlagd för jämförelse.

3.6.2 Mört

Förekomst

Mört saknades i kraftigt försurade sjöar före kalkning. Som exempel på sjöar i föreliggande material där mört försvunnit och inte återkommit efter kalkning kan nämnas Surtesjön, Södrasjö, Barken, Karshultesjön, Stockasjön,

Sandsjön, Lilla Härsjön, Långetjärn, Brurevatten, Djupevatten, Kvarndammen, Västersjön, Rödvatten, Stendammen, Kroksjön och Mjögasjön.

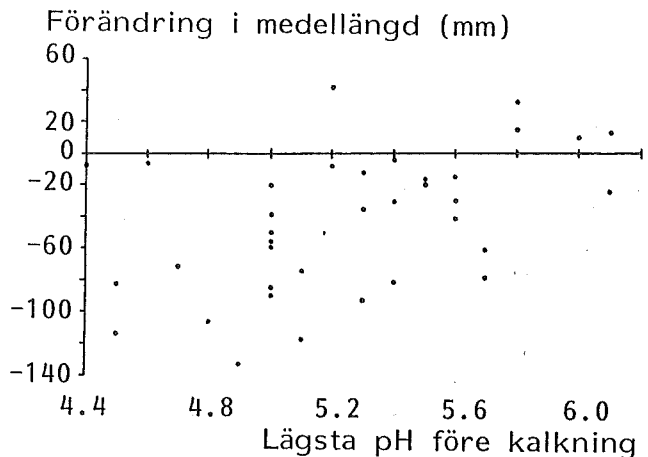
Vid en diskriminantsanalys av sjöar med resp utan mört befanns att lägsta uppmätta pH, sjöarea och färgtal var de viktigaste diskriminerande parametrarna (Tabell 3). Mört förekom i regel ej i gravt försurade sjöar, samt ej i stora och klara sjöar. Det sistnämnda förhållandet har tidigare observerats av Almer (1972) som visade att mört i historisk tid saknats i flera extremt klara, stora sjöar på västkusten. Detta torde bero på att dessa sjöar är alltför näringsfattiga för arten (Nyberg et al. 1986b, Degerman 1987). Efter kalkning var de starkast diskriminerande parametrarna mellan sjöar med och utan mört fortfarande lägsta uppmätta pH före kalkning och sjöarea, men också nordläget i landet (Tabell 3). Ju större sjö, ju surare före kalkning och ju längre norrut belägen i landet desto oftare saknades mört i fiskfaunan efter kalkning.

Degerman & Nyberg (1987) fann vid motsvarande analys på ett material av 110 kalkade sjöar att lägsta uppmätta pH var en viktig faktor för att förklara mörts förekomst. Att arten försvunnit från 16 av 112 sjöar i föreliggande material indikerar att trots vattenkemiskt bra kalkningar kvarstår stora skador på fisksamhället i många sjöar.

Rekrytering

Rekryteringen av unga mörtindivider, dvs lyckad reproduktion samt överlevnad till dess att individerna kunnat fångas i fisket, ökade efter kalkning, vilket visas i en sänkt medellängd och -vikt i flertalet kalkningsprojekt. För de 38 sjöar där längduppgifter före resp efter kalkning förelåg hade medellängden minskat i 33, dvs 87%, vilket var en statistiskt signifikant förändring (teckentest, $p < 0.0001$). På samma sätt erhöles en signifikant förändring om beräkningar sker med absolutvärden (medellängd i mm) (parvis t-test, $p < 0.001$).

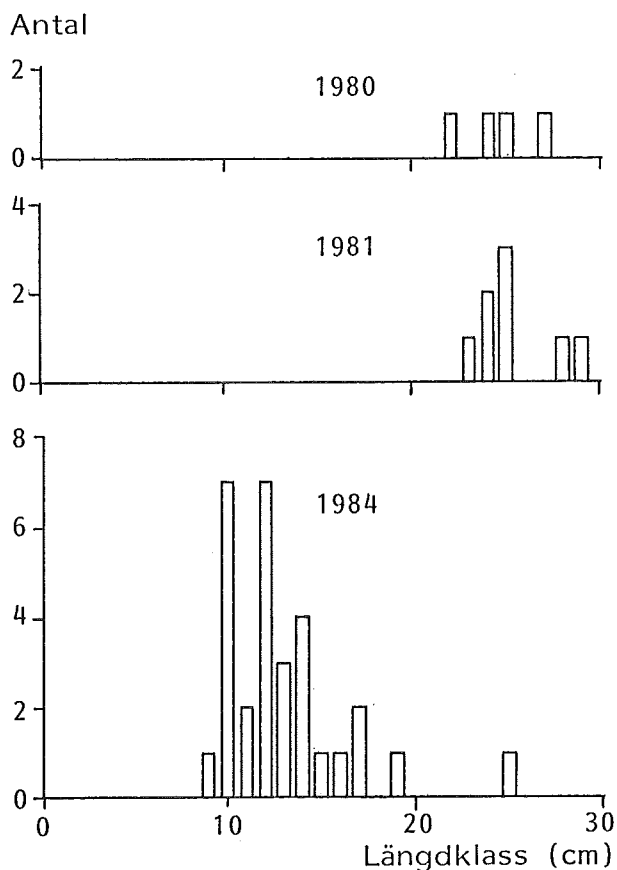
Förändringen i medellängd för mörtpopulationerna före resp efter kalkning



Figur 17. Förändring i mörtbeståndets medellängd vid jämförelse av provfisket före kalkning med provfisket efter kalkning avsett mot lägsta uppmätta pH i sjön. Vid låga pH erhålls "kortare" mörtar efter kalkning, vilket tolkas som en positiv effekt av kalkning på rekryteringen.

var signifikant korrelerad till lägsta uppmätta pH före kalkning i sjöarna ($r^2=0.22$, $p < 0.003$, $n=36$). Den erhållna korrelationslinjen antyder att ingen minskning av mörts medellängd efter kalkning erhöles när lägsta uppmätta pH varit 6.1 (Figur 17). Med andra ord indikerade resultaten en förbättrad rekrytering av mört efter kalkning av sjöar som haft pH under 6.1.

Flera exempel finns på sjöar med endast ett fåtal äldre mörtar före kalkning där rekryteringen åter kommit igång efter kalkning. I Södra Kornsjön, Dals Eds kommun, var medellängden för mört år 1980 före kalkning 25.9 cm och fångsten per nätansträngning 0.2 st. Kalkningen skedde 1980 och vid provfisket 1981 märktes ingen förändring i mörtbeståndet, men vid provfisket 1984 fångades 10.5 mörtar per nätansträngning och medellängden hade minskat till 12.6 cm (Figur 18). Således hade en stark föryngring av mörtbeståndet skett. Sjön Store Malen, Tranemo kommun, kalkades vintern 1977/78 samt år 1983. Vid provfisket 1978 erhöles en bild av sjöns fiskbestånd under försurningsfasen då fiskar yngre än 2 år knappast fångas med de använda näten. Fångsten av mört per nätansträngning var 0.45 och de hade en medellängd på 26.2 cm. Vid provfiskena åren 1982, 1985 och 1987 syntes en kraftig nyrekrytering av unga

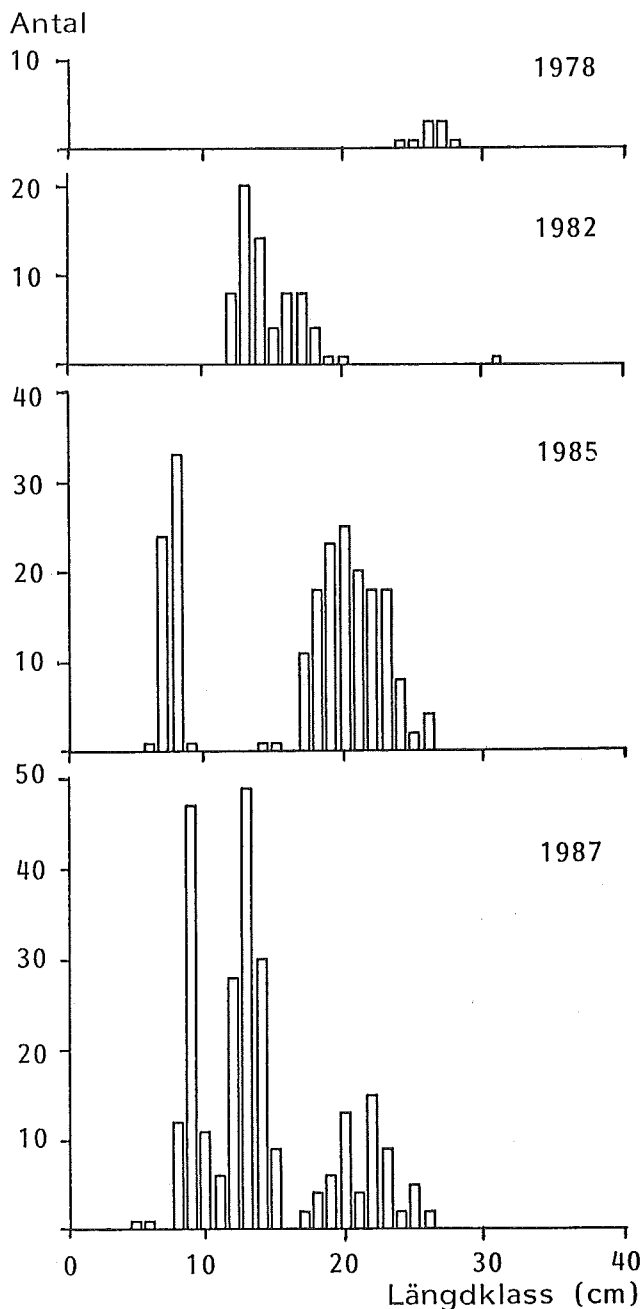


Figur 18. Längdfördelning för mörtpopulationen i Södra Kornsjön enligt provfisken 1980, 1981 och 1984. Kalkning skedde 1980.

mörtar och fångsten per ansträngning var 1.0-7.6 st och medellängden 14-17 cm (Figur 19). Sjön är belägen i ett mycket försurad område och vissa år erhålles, trots kalkningar, störningar i mörten rekrytering, vilket indikeras av luckor i längdfördelningen. Åldersbestämningar av mörten 1985 visade att de individer som fångades 1985 var födda åren 1978-80 samt 1984, dvs omedelbart efter kalkningarna (Sötvattenslaboratoriet opublicerat).

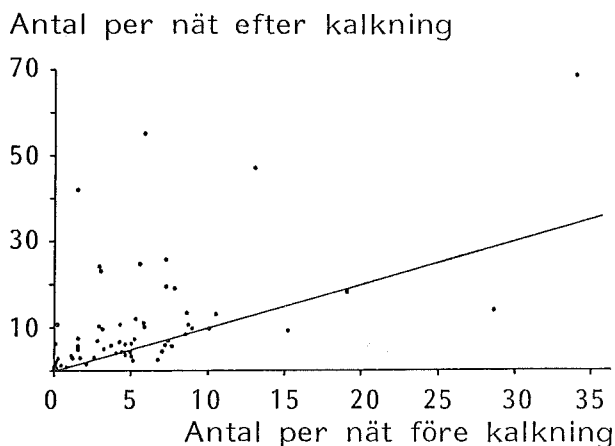
Fångst per ansträngning

Efter kalkning ökade mörtfångsten i 72% av sjöarna där arten förekom före eller efter (Figur 20). Statistiskt sett var antalet sjöar med ökat mörtbodystånd signifikant större än vad som kan förväntas av slumpen (teckentest, $p < 0.0007$) och denna skillnad understryks även om de absoluta värdena medräknas (parvis t-test, $p < 0.001$).



Figur 19. Längdfördelning för mörtpopulationen i Stora Malen enligt provfisken 1978, 1982, 1985 och 1987. Kalkningar skedde 1978 och 1983.

I några sjöar dök mört oväntat upp efter att inte ha förekommit i sjön under lång tid. I Stora Svansjön, Marks kommun, försvann mörten på 1940-talet. pH var under 5 i sjön under flera årtionden, men efter en kalkning 1982 har sjön haft bra vattenkvalitet. Provfisken 1976, 1981 samt 1983 visade att mörten ej längre förekom, men vid provfiske år 1984 fångades plötsligt 5 mörtar med en medellängd av 19 cm. Vid



Figur 20. F/a av mört före resp efter kalkning. 1:1 linjen, dvs ingen förändring, inlagd för jämförelse.

provfiske år 1987 fångades två mörtar med en medellängd av 28 cm. Att mörten återkom till sjön kan antingen bero på avsiktliga utsättningar eller att mörtarna vandrat upp från nedströms vatten. Det är dock mindre troligt, i så fall borde även gädda kommit in i sjön. Det återstår nu att se om arten kan bilda bestånd i sjön igen. I Nordvamm-sjön, Strömstads och Tanums kommuner, hade mört ej förekommit naturligt under 1900-talet. I sjön förekom bara öring och abborre. Kalkningar av sjön startade 1975 och förnyade kalkningar skedde 1982. Abborre och öring har svarat bra på kalkningsinsatserna, men 1981 dök mört för första gången upp i fångsterna. Senare provfisken har visat att mörten bildat bestånd i sjön. Då mört saknas i vattensystemet uppströms och ett vattenfall omöjliggör uppströms vandring till Nordvamm-sjön måste mörten ha kommit till sjön med mänsklig hjälp. En trolig förklaring är att mört använts som levande agn vid fiske och resterande ej nyttjade mörtar tömts i sjön. Samma förklaring till att mört återuppträdde, men ej bildade bestånd, efter kalkning ger Edman et al. (1988) till fångst av mört i sjön Högsjön i Högvadsåsystemet. I detta senare fall tillhörde mört sjöns ursprungliga fauna och gäddan i sjön kommer säkerligen att gynnas av den "nya" bytesfisken, men i Nordvamm-sjön har ett nytt element förts in genom slarv. Inom övre delarna av vissa vattensystem bör fiske med levande

agn ej tillåtas. Liknande problem med spridning av elritsa vid fiske har uppmärksammats i Sverige och Norge (Filipsson & Lindh 1988).

3.6.3 Gädda

Förekomst

Gäddan som är topprovfisken i de flesta sjöar uppträder i låg numerär och är dessutom svår att fånga med översiktsnät. Den lever tämligen stationärt samt kan slita sig ur näten på grund av sin storlek. Förekomst av gädda i sjöar kan därför vara svår att skatta om provfiskeinsatsen är alltför liten. Ju högre pH desto oftare förekom gädda och ju fler individer av andra arter som förekom desto oftare förekom gädda före kalkning (Tabell 3). I sjöar utan gädda före kalkning fångades i medeltal 9.6 individer av andra arter per nät och i sjöar med gädda 16.6. Ju lägre vattentemperatur desto oftare påträffades gädda i sjöarna. Vid en liknande diskriminantsanalys på förekomst av gädda i sjöarna efter kalkning var sjöarealen, lägsta uppmätta pH före kalkning samt antalet använda nät de viktigaste faktorerna för att förklara förekomsten av gädda, men den erhållna funktionen var ej statistiskt signifikant (Tabell 3). Då gädda kan undgås att fångas om arten uppträder i låg numerär torde resultatet före kalkning till stor del vara avhängigt att gädda i sura sjöar med få bytesfiskar förekom så sparsamt att arten ej fångades. Efter kalkning ökade antalet bytesfiskar och denna faktor hade ej längre någon direkt avgörande betydelse.

Rekrytering

Rekryteringen av unga individer av gädda, dvs lyckad reproduktion samt överlevnad till dess att individerna kunnat fångas i fisket, efter kalkning förelåg i vissa sjöar vilket indikeras av en ökad fångst av unga (korta) individer. För de 22 sjöar där längduppgifter före resp efter kalkning förelåg hade medellängden för gädda

minskat i 13, ökat i 8 och var oförändrad i en sjö, vilket inte var en statistiskt signifikant förändring (teckentest, $p=0.38$, parvis t-test, $p=0.42$).

Exempel på sjöar finns dock där en kraftig föryngring hos gädda kunnat sättas i relation till förbättrad vattenkvalitet efter kalkning. Stora Skarsjön, Bohuslän, kalkades 1975 och vid provfiske sommaren 1976 fångades ett flertal gäddor födda våren 1975. Dessa ettåriga gäddor var 34 cm i genomsnitt och hade således tillvuxit mycket bra.

Fångst per ansträngning

Efter kalkning ökade gäddfångsten i 55% av sjöarna där arten fångades före eller efter kalkning. Statistiskt sett var antalet sjöar med ökat gäddbestånd ej signifikant större än vad som kan förväntas av slumpen (teckentest, $p=0.45$).

Fångsten per nätansträngning av gädda i sjöarna före kalkning kunde signifikant korreleras till färgtalet, konduktiviteten och vattentemperaturen vid provfisket (Tabell 5). Efter kalkning erhöles på motsvarande sätt endast en signifikant positiv korrelation med färgtalet (Tabell 5). Fångsten av gädda ökade generellt med färgtalet, minskade med temperaturen och ökade med konduktiviteten. Sjö morfometriska karaktärer eller förekomst och fångst av andra arter gav inget bidrag till förklaringen. Gädda fångades i väldigt liten andel av stora, djupa, klara (lågt färgtal) och näringsfattiga (låg konduktivitet) sjöar, exempelvis Visen, Mien, Store Malen m fl.

Förändringen i fångst av gädda före jämfört med efter kalkning (differensen i antal gäddor/nätansträngning) var signifikant korrelerad med vattentemperaturen ($r^2=0.14$, $p<0.004$), vilket ytterligare understryker att fångsten av gädda i sjöarna var starkt beroende av provfisketidpunkten på året. Jämförelser mellan provfisken kan endast göras då de utförs under samma vattentemperaturregim. Sommartid är bytesfisken aktiv och gäddan lurpassar, medan bytesfisken blir inaktiv på

vintern varvid gäddan möjligen tvingas bli mer aktivt kringsimmande.

3.6.4 Gers

Förekomst

Förekomsten av gers i sjöar före kalkning testades med diskriminantsanalys (se metodik) och de tre viktigaste faktorerna för att förklara förekomst av gers i sjöarna var lägsta uppmätta pH, sjöarealen samt konduktiviteten (Kan. korr.=0.50, $p=0.028$). Gers var således vanligare i stora sjöar som ofta hade låg konduktivitet. Delvis kan detta vara ett utslag av artens utbredning. Gers förekommer ej i västsverige där sjöarna i genomsnitt har högre ledningsförmåga. Arten förekommer däremot i östra Sverige. Görs analysen enbart på sjöar i östra Sverige erhålles samma viktigaste diskriminerande variabler, men ökad konduktivitet ökar då istället chansen att gers förekommer. Denna diskriminansfunktion var dock ej signifikant, men antyder ändå att gers inom sitt utbredningsområde i landet gynnas av näringsrikare sjöar.

Efter kalkning gav motsvarande analys sjöarealen, lägsta uppmätta pH före kalkning samt antalet använda nät som starkast bidragande variabler för att skilja mellan sjöar med resp utan gers (Kan. korr.=0.52, $p=0.0007$, d.f.=8). Arten förekom således i stora sjöar där nätinsatsen i regel var högre, vilket skulle förklara sambandet med antalet använda nät. Beroendet av ett högre uppmätt lägsta pH kan vara chimärt då gers av utbredningsskäl normalt inte förekommer i sjöarna på västkusten, vilka varit de suraste sjöarna.

Fångst per ansträngning

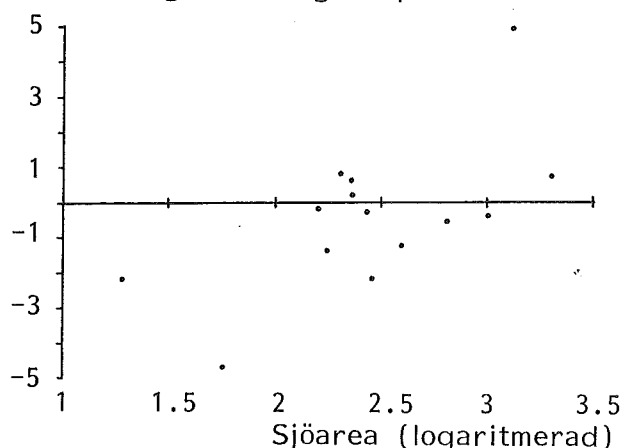
Antalet sjöar där gers ökade i fångsten efter kalkning var 10 och där arten minskade 9, dvs ingen skillnad förelåg (teckentest, t-test).

Förändringen i fångst per nätansträngning av gers vid jämförelse av förhållandena före med efter kalkning var

signifikant korrelerat med logaritmen av sjöarean ($r^2=0.45$, $p<0.004$, $n=14$). Noterbart var att gers minskade i täthet efter kalkning i små sjöar och ökade i stora sjöar (Figur 21). Materialet är litet och enstaka observationer orsakar de signifikanta sambanden, dock kan det förhålla sig så att gers missgynnas i små sjöar efter kalkning på grund av de ökade populationerna av abborre, medan det kan föreligga större expansionsutrymme för arten i stora sjöar.

Fångsten av gers per nätansträngning efter kalkning var också signifikant korrelerad med logaritmen av sjöarean ($r^2=0.47$) och införs även lägsta uppmätta pH i modellen erhöles en hög förklaringsgrad (Stegvis multipel linjär regression, $r^2=0.58$, $p<0.001$) för de 19 sjöar som hade gers före eller efter kalkning. Ju större sjö och desto bättre pH-förhållanden före kalkning desto fler gers per ansträngning. Egentligen skulle man kunna ha förväntat sig att gers skulle öka mest efter kalkning i de sjöar som varit sura. Att ökningen istället kommer i de sjöar som aldrig haft speciellt lågt pH kan tyda på att ökningen av gers efter kalkning kanske till del är en effekt av gödning vid kalkning. Kalken innehåller fosfor och kan dessutom bidra till att öka befintlig fosfors tillgänglighet.

Förändring i antal gers per nät



Figur 21. Förändringen i fångst per nätansträngning av gers vid jämförelse av provfisket före resp efter kalkning avsatt mot logaritmen av sjöarean. Gers ökade i stora sjöar och minskade i antal i små.

3.6.5 Sik

Förekomst

Sik förekom i 20 sjöar i materialet och dessa var vanligen stora sjöar och vid en diskriminantsanalys avseende förekomst resp avsaknad av sik i sjöarna före kalkning var sjöarean tillsammans med provfiskets utförande (vattentemperatur och antal använda nät) de viktigaste förklarande variablerna (Tabell 3). Efter kalkning var vid motsvarande analys effekten av vattentemperaturen minskad och de tre viktigaste parametrarna var förutom sjöarea och antal använda nät även lägsta uppmätta pH före kalkning.

Rekrytering

Rekryteringen av unga individer av sik, dvs lyckad reproduktion samt överlevnad till dess att individerna kunnat fångas i fisket, kan indikeras av om populationens medellängd minskar. Medellängden och -vikten minskade i 6 av 10 kalkningsprojekt där längduppgifter före resp efter kalkning förelåg. Således förelåg ingen övergripande förändring av sikens rekrytering efter kalkning.

I sjön Unden skedde kalkning på sikens lekplatser och omfattande siklek ("som aldrig förr") rapporterades från de kalkade områdena.

Fångst per ansträngning

Andelen sjöar där sik ökade i fångsten efter kalkning var dubbelt så stor som andelen där arten minskade efter kalkning, men skillnaden var ej signifikant (teckentest, $p=0.21$). Ej heller sett till fångst per ansträngning förelåg någon signifikant skillnad (parvis t-test, $p=0.62$). I det samlade materialet kan således ingen genomgripande förändring av sikbestånden visas.

Exempel finns dock på sjöar med sik där fångsten per ansträngning ökat signifikant efter kalkning. Exempelvis sjön Visen, Tranemo kommun, där pH var 5.4-5.7 åren före kalkning och fångsten av sik per bottennät var 0.8 och per

flytnät 1.5. Efter kalkning ökade bottenmötsfångsten 4 ggr och flytnätsfångsten 5 ggr. Även mört och abborre ökade i antal efter kalkning. Ökningen för mört i flytnäten var med en faktor 9.

3.6.6 Siklöja

Förekomst

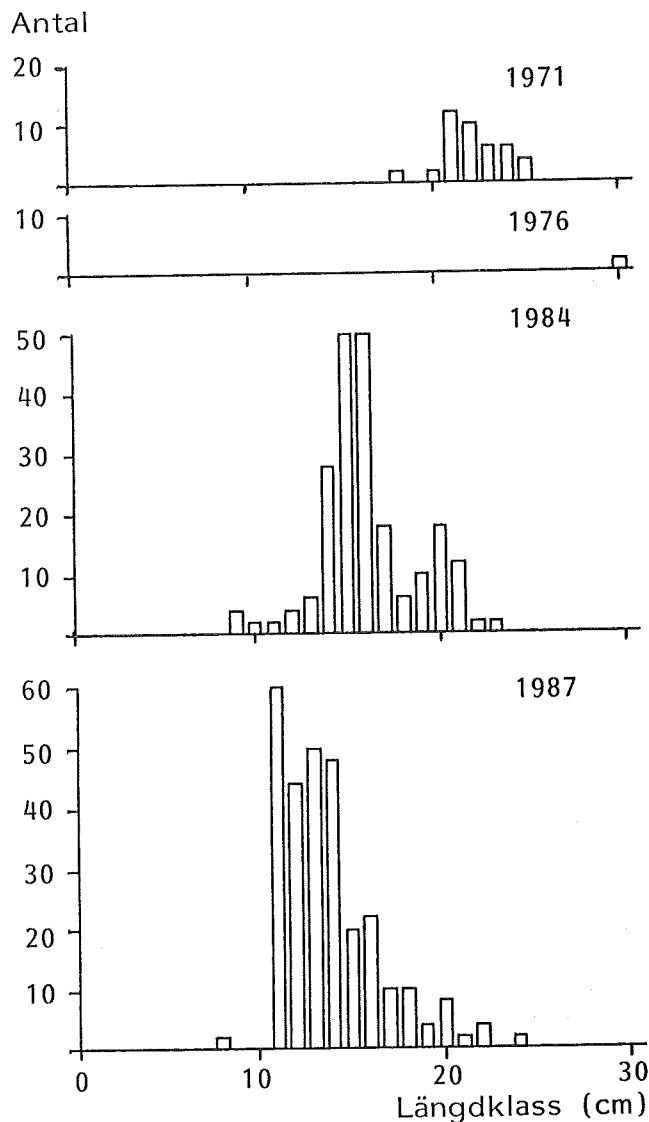
Siklöja förekom i 27 av sjöarna i föreliggande material.

Diskriminantsanalys av sjöar med resp utan siklöja visade att sjöarean var den viktigaste faktorn för förekomst av arten (Tabell 3). Före kalkning var dessutom konduktiviteten och temperaturen vid provfisket viktiga för att skilja på sjöar med resp utan siklöja, medan efter kalkning faktorerna antal använda nät samt lägsta uppmätta pH före kalkning var starkt bidragande. Analysen pekar således på att siklöja vanligen ej förekom i små sjöar och att arten troligen var underrepresenterad i materialet på grund av för få använda nät vid provfiskena. Vid fiske med få nät har dessa oftast satts grunt varvid siklöjan undgått att fångas.

Rekrytering

Rekryteringen av unga individer av siklöja, dvs lyckad reproduktion samt överlevnad till dess att individerna kunnat fångas i fisket, ökade efter kalkning, vilket visas i form av en sänkt medellängd och -vikt i flertalet kalkningsprojekt. För de 13 sjöar där längduppgifter före resp efter kalkning förelåg hade medellängden minskat i 10, vilket dock inte var en statistiskt signifikant förändring (teckentest, $p=0.09$). Studeras dock inte enbart förändringen utan även förändringens styrka (medellängd i mm) så var skillnaden statistiskt signifikant (parvis t-test, $p=0.023$).

Provfiskeresultaten från till exempel Stora Härsjön, Lerum och Härryda kommuner, visar hur ett försurningsskadat siklöjebestånd ("i det närmaste utrotat" (Almer & Hanson 1980)) tack vare kalkning 1978 räddats och åter har fungerande reproduktion (Figur 22).



Figur 22. Längdfördelning för fångad siklöja vid provfisker 1971, 1976, 1984 och 1987 i Stora Härsjön, som kalkades 1978.

Rekrytering av siklöja behöver dock inte enbart vara en följd av att unga individer fötts i sjön då arten, liksom mört, har en stor vandringsförmåga. I Mellan-Kornsjön, Dals Eds kommun, uppträdde siklöja efter kalkning efter att ha uppvandrat från nedströms belägna Södra Kornsjön, en höjdskillnad på 6 m.

Fångst per ansträngning

Andelen sjöar där siklöja ökade i fångsten efter kalkning var 69%, men denna skillnad avvek inte signifikant från slumpen (teckentest, $p=0.077$). Ej heller förelåg signifikant skillnad

vid beaktande av fångsten per ansträngning före resp efter kalkning (parvis t-test, $p=0.13$).

Förändringen i fångst per ansträngning av antal siklöja efter kalkning jämfört med före kalkning var positivt korrelerad till sjöarea ($r=0.18$), medan förändringen i f/a av mört på samma sätt var negativt korrelerad (-0.05). Det förelåg således en tendens till att siklöja ökade efter kalkning i stora sjöar, medan mört i siklöjesjöar tenderade att minska i antal efter kalkning av stora sjöar. Detta skulle kunna var en effekt av inbördes konkurrens mellan arterna. Exempelvis i Östra Nedsjön, Borås kommun, visar insamlad fångststatistik, se basdokumentet, från fiskare under perioden 1968-87 att siklöja och mört var starkt negativt korrelerade (enkel linjär regression, $r^2=0.40$, $p<0.05$). Antingen den ena eller den andra arten dominerade i sjön (Figur 23). Att orsaken är konkurrens om födan, djurplankton, styrks av undersökningar som visat att mängden stora kräftdjursplankton i rödingsjöar med siklöja och mört tillsammans är betydligt lägre än i sjöar med enbart mört (Nyberg et al. 1986b). Siklöjans konkurrensförmåga syns också gentemot arter som abborre. I Stora Härsjön, nämnd ovan, minskade beståndet av siklöja på grund av försurningen. År 1971 erhöles 6.9 abborrar och 2.6 siklöjor per nät. Vid provfisken 1976 och 1977 erhöles en

resp ingen siklöja, medan abborrfångsten samtidigt var hög; 24.4 resp 26 st/nät. Efter kalkningar har siklöjebeståndet ökat till 2.4-2.8 individer per nät vid provfisken åren 1984-87 samtidigt som antalet abborrar sjunkit till 15.1-15.8 per nät. Enstaka gädda och ett fåtal mörtar har också fångats i sjön.

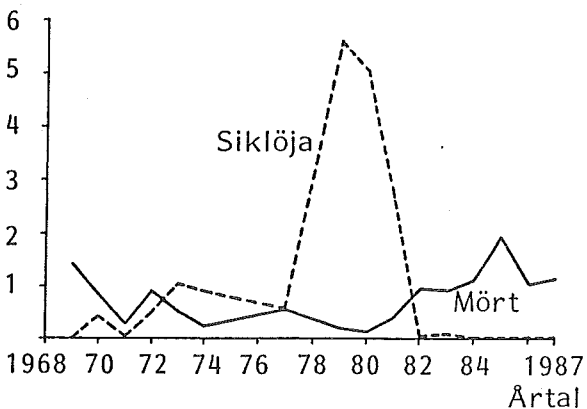
3.6.7 Rödning

Antalet sjöar med rödning var för litet för omfattande analyser i enlighet med vad som genomförts ovan. En större genomgång av effekter av kalkningar i rödingsjöar finns dock publicerad (Nyberg et al. 1986b). Rödingsjöarna inom det föreliggande materialet var Östra Nedsjön, Södra Boksjön, Unden, Upprämen, Stora Ullen och Vällingsjön. En ökning av fångsten skedde i de fyra förstnämnda sjöarna. I medeltal fångades 0.19 rödingar per nätansträngning före kalkning och 0.43 efter, en ökning som inte var signifikant (parvis t-test).

Kalkningarna av rödingsjöarna var vattenkemiskt framgångsrika och i medeltal var lägsta uppmätta pH före kalkning 4.9 och efter kalkning 6.1. Kalkningseffekten var således god i dessa sjöar med lång omsättningstid, vilket också beskrivits tidigare (Nyberg et al. 1986b).

Rödningen har slagits ut i flera sjöar på grund av försurningen (Dickson et al. 1975, Nyberg et al. 1986b), men efter kalkning har arten återintroducerats i bland annat Södra Boksjön och Upprämen (Nyberg 1988) samt i Södra Hosjön.

Fångst per nätansträngning



Figur 23. Fångststatistik (journalföring) från fiske i Östra Nedsjön 1968-87. Endast mört och siklöja redovisade.

3.6.8 Öring

Endast ett fåtal sjöar utgjordes av öringssjöar, dvs sjöar där öring i antal utgjorde en av de mest dominanta arterna; Norra Blötevattnet, Ejgdesjön, Ekelidvattnet, Sörvammssjön, Nordvammssjön, Södra Boksjön samt Vällingsjön. De sistnämnda två sjöarna dominerades av rödning och abborre, medan de övriga dominerades av öring och abborre och är belägna tillsammans i Norra Bohuslän. I de nämnda sjöarna var pH som lägst före kalkning i medeltal 4.6 och efter kalkning 5.9.

Totalantalet fiskar (alla arter) före kalkning var 14.2 per nätansträngning och 30.0 efter kalkning i samtliga sju sjöar. Den huvudsakliga ökningen utgjordes av abborre medan medelfångsten av öring var 1.3 före och 1.2 efter kalkning. Förändringen av öring var ej signifikant (parvis t-test). I tre sjöar minskade fångsten av öring per nätansträngning och ökade i fyra. Således gav kalkningarna ingen övergripande generell ökning av öringpopulationerna. Orsaken till att abborre ökade efter kalkning, medan ingen förändring skedde för öring torde stå att finna i att öring har sin reproduktion och de första levnadsåren förlagd till rinnande vatten som är betydligt mer svårkalkade. Surstötar i lekbäckarna vid snösmältning tycks ha begränsat öringreproduktionen. Fortsatta kalkningsåtgärder har dock gett bra resultat. Som ett exempel på fångstutvecklingen i öringsjöar kan Ejgdesjön, Strömstads kommun, visas. På grund av försurningen hade fiskbestånden decimerats till endast ett fåtal återstående fiskar i sjön vid provfisken 1973 och 1974 (Figur 24). Efter kalkningen 1974 ökade abborren kraftigt och även öringen reagerade positivt. Återförsurningen medförde dock sjunkande fångster och 1980 var öringfångsten låg. Förnyade kalkningar 1982 och 1987 har medfört

en successiv förbättring och öringbeståndet i sjösystemet är räddat.

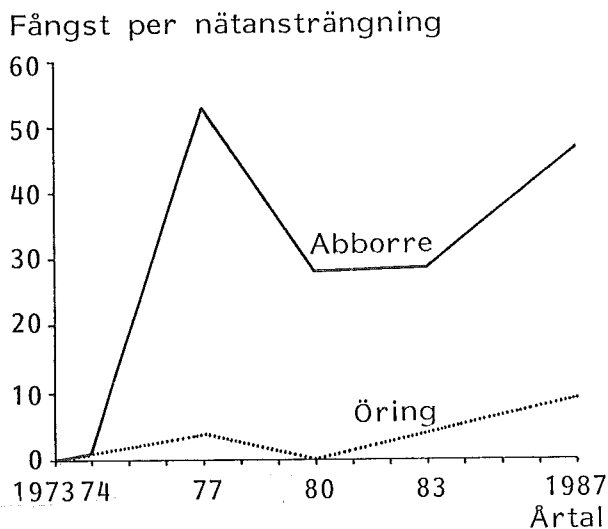
Många öringpopulationer har dock försvunnit på grund av försurningen (Nyberg et al. 1986b) och kalkningsåtgärderna måste i högre grad än tidigare koncentreras på rinnande vatten och på återintroduktion av öring.

3.6.9 Övriga arter

I de 14 sjöar där lake fångades efter kalkning hade ingen signifikant förändring av fångsten per nätansträngning skett (parvis t-test, $p=0.46$). I medeltal var fångsten 0.10 före och 0.14 efter kalkning. Förändringen i fångsten av lake kunde inte signifikant korreleras med någon parameter. Fångsten av lake på översiktsnät är generellt låg (Degerman & Nyberg 1987) och möjligen erhålls inte en representativ bild av lakbestånden.

I de åtta sjöar där **benlöja** fångades efter kalkning hade fångsten per nätansträngning ökat i sex, men denna ökning var ej statistiskt signifikant (parvis t-test, $p=0.63$). I medeltal erhöles 0.28 före och 0.39 benlöjor per nät efter kalkning. Förändringen i fångsten av benlöja kunde inte signifikant korreleras med någon parameter. Degerman & Nyberg (1987) visade att fångsten av benlöja i 110 kalkade sjöar var negativt korrelerad med fångsten av sik och siklöja. Någon sådan tendens förelåg inte i föreliggande material, där benlöja troligen var underrepresenterad på grund av att översiktsnäten haft en minsta maskstorlek av 10 mm.

I de åtta sjöar där **nors** fångades förelåg en statistiskt signifikant ökning av norsfångsten efter kalkning (parvis t-test, $p=0.045$). I medeltal erhöles 0.11 före och 0.59 norsar per nätansträngning efter kalkning. Förändringen i norsfångst, dvs ökningen eller minskningen efter kalkning, kunde signifikant positivt korreleras till förändringen av abborrfångsten per nätansträngning. Abborr- och norsbestånden svarade på ett likartat sätt på kalkningsåtgärderna (linjär regression, $r^2=0.77$, $p=0.0027$). Det är tidigare noterat att förekomst av nors medför att abborrpopulationen blir mer storväxt (Degerman & Nyberg 1987), men



Figur 24. Fångst per nätansträngning i Ejgdesjön som kalkades 1974, 1982 och 1987. (Observera att värdena för öring multiplicerats med 10.)

att även fångsten av abborre skulle kunna öka är ej belagt. Eventuellt kan sambandet bero på att båda arterna är konkurrens- och predationskänsliga. De förekommer därför i rikast bestånd i sjöar med få arter (Degerman & Nyberg 1987). Efter kalkning av artfattiga sjöar har abborre och nors kunnat expandera.

I de 17 sjöar där **braxen** fångades efter kalkning var fångsten i medeltal 0.43 före kalkning och 1.8 per nätansträngning efter kalkning, en skillnad som dock ej var statistiskt signifikant (parvis t-test, $p=0.21$). I 11 sjöar ökade fångsten efter kalkning och i 6 sjöar minskade fångsten. Förändringen i fångsten av braxen var signifikant korrelerad med förändringen av fångsten av mört (linjär regression, $r^2=0.40$, $p=0.004$), dvs utvecklingen av dessa båda arter tycks ha varit likartad efter kalkning.

3.7 Tillväxt

Tillväxtanalyser har generellt ej ingått i uppföljningen av kalkningarnas påverkan på fiskbestånden i sjöarna. Tillväxtanalyser har ändå genomförts i ett antal projekt. Institutet för vatten- och luftvårdsforskning har genomfört åldersanalyser inom kalkprojekt Härskogen (Alenäs 1986), projekt Väktorsjöarna samt projekt Västerlandaån. Från andra projekt finns åldersanalyser utförda av Sötvattenslaboratoriet, men ofta saknas då åldersanalyser från provfisket före kalkning som utfördes av de enskilda kalkningsprojekten. Sötvattenslaboratoriets analyser har dock till stora delar

sammanfattats i Almer (1972), Almer & Hanson (1980), Eriksson et al. (1982, 1983), Nyberg (1984, 1988) samt Nyberg et al. (1986a,b).

Generellt kan sjöarna indelas i fyra grupper med avseende på försurningspåverkan (Tabell 6).

I **gravt försurade** sjöar med mycket glesa och gamla abborrbestånd tillväxer abborren dåligt på grund av försurningsstress och ringa födoutbud (exempelvis i Rödvatten, Alenäs opubl). Stora abborrar har till exempel inga unga fiskar att äta. Efter kalkning av denna sjötyp så kommer unga och gamla abborrar att tillväxa mycket bra (Alenäs opubl., basdokumentet). Övergången mellan denna dåliga tillväxt och den extremt goda tillväxt som erhålls i sjötypen nedan är glidande.

I **måttligt försurade** sjöar där abborre har problem med reproduktionen och beståndet därmed är svagt minskar konkurrensen om föda, speciellt som mörtbeståndet ofta är utslaget. Abborrarna tillväxer bra (Almer 1972, Almer & Hanson 1980) och efter kalkning när bestånden ökar brukar tillväxten avta (Alenäs 1986, Eriksson et al. 1982).

I **ringa försurade** sjöar minskar mängden mört och mängden abborre ökar istället. Abborrens inbördes födokonkurrens blir därvid stor och individernas tillväxt minskar något i jämförelse med "normalsjöns". Efter kalkning ökar abborrens tillväxt, speciellt stor blir ökningen för äldre abborre som gynnas av födotillgången i form av unga abborrar (Nyberg et al. 1986a). Noterbart är att antalet stora abborrar ökar i denna sjötyp efter kalkning (se tidigare avsnitt).

Tabell 6. Schematisk uppställning av tillväxt hos abborre i sjöar under olika försurningspåverkan. Exempelen i tabellen hänför sig till sjöar i försöksverksamheten (se basdokumentet). f anger före kalkning.

PÅVERKANSGRAD	GRAV	MÅTTLIG	RINGA	OPÅVERKAD
pH-värde	< 5	5 - 6	5.5 - 6.5	> 6
Beståndsstorlek	Ringa	Ringa	Rikt	Normalt
Tillväxt	Dålig-God	God	Ngt försämrad	Normal
Exempel	Rödvatt.-f	Västersj.-f Surtesjön-f	Flertalet	Raslången L. Hallången

3.8 Fisksamhället före och efter kalkning

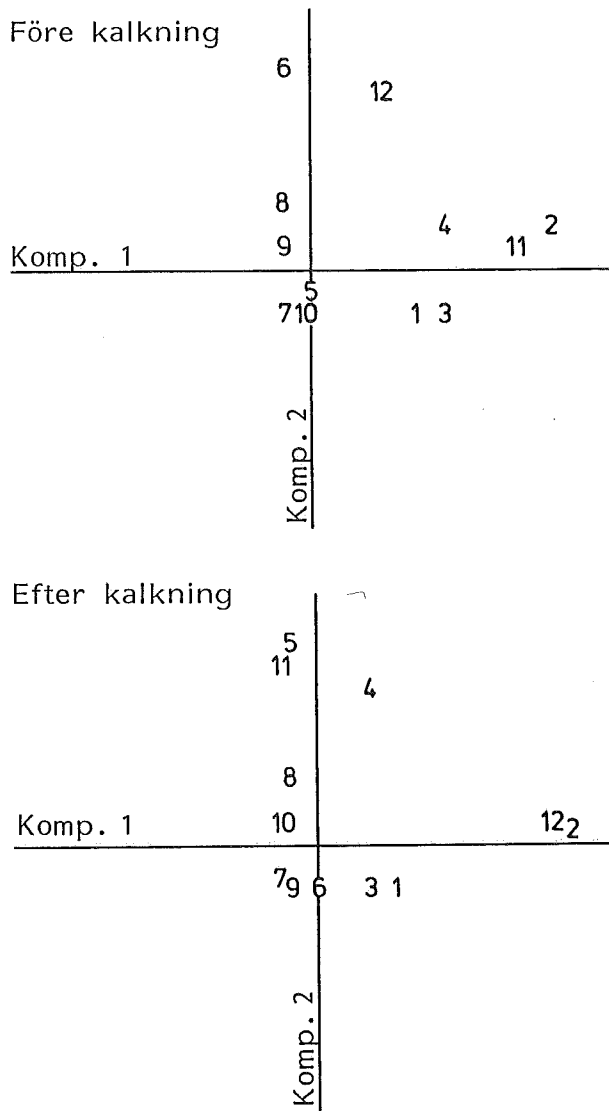
För att studera om de förändringar som skett i fisksamhällena efter kalkning var av betydelse (signifikanta) och i så fall medfört en bestående förändring av fisksamhället har nedan ett antal analyser utförts för att jämföra förhållandena före med efter kalkning. Slutligen redovisas långtidsutvecklingen av fiskbestånden i 38 sjöar som studerats vid fler än två tillfällen.

3.8.1 Korttidseffekter

Principal component analys (PCA) av fisksamhället genomfördes på fångst per nätansträngning för de 12 vanligaste arterna (se Appelberg et al 1989). PC-analys söker den linjära kombinationen av ingående parametervärden som förklarar största delen av variationen. Före kalkning gav PCA en uppdelning av fiskfaunan utefter de två positiva axlarna (Figur 25). Den första principal komponenten förklarade 18% av variationen och ordinerade sjöar med siklöja, nors, lake, öring på den negativa sidan. Röding och sik hamnade kring noll och övriga arter på den positiva sidan. Den första principal komponenten var signifikant positivt korrelerad med färgtal och lägsta uppmätta pH och negativt med temperaturen. Således torde artfördelningen kunna tolkas som kallvattensfiskar från klara, fattiga sjöar med ett relativt lågt pH till vänster och varmvattensfiskar från mindre och näringsrikare sjöar med ett relativt högre pH till höger. Den andra principal komponenten förklarade ytterligare 12% av variationen och ordinerade abborre, gädda, sik, nors och röding på den negativa sidan. Denna komponent var inte signifikant korrelerad med någon omgivningsvariabel, men uppvisade störst positiv korrelation med lägsta uppmätta pH och negativ korrelation med omsättningstiden.

PC-analys på fiskfaunan före kalkning delade således huvudsakligen in faunan efter vattentemperatur (vid provfisket), lägsta uppmätta pH samt sjöstorlek.

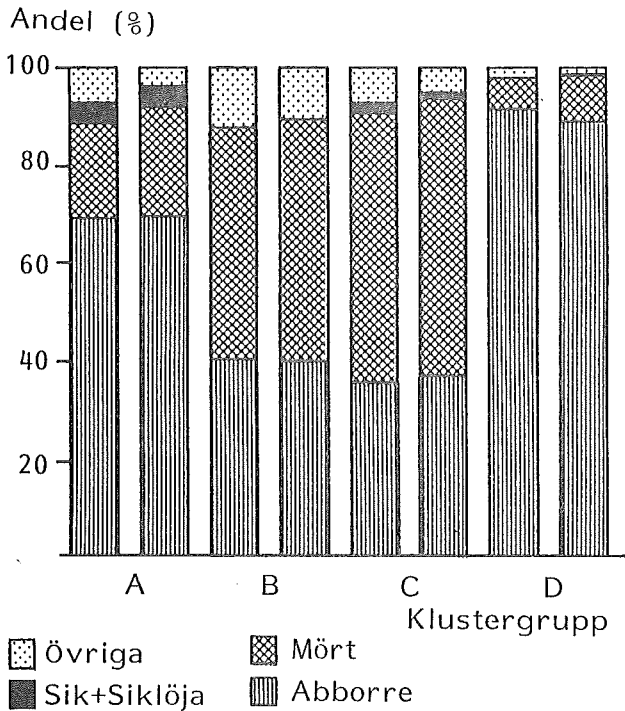
PC-analys på fiskfaunan efter kalkning gav en likartad fördelning, men med



Figur 25. Plott av olika fiskarters position i förhållande till första resp andra principal komponenten före (över) resp efter kalkning (under).

1=abborre, 2=mört, 3=gädda, 4=gers, 5=sik, 6=siklöja, 7=nors, 8=lake, 9=öring, 10=röding, 11=benlöja, 12=braxen.

viss inbördes förändring mellan arterna (Figur 26). Den första komponenten förklarade 17% av variationen och förlade sik, nors, lake, öring, röding samt benlöja på den negativa sidan, medan siklöja hamnade kring 0 och övriga arter på den positiva sidan. Denna första komponent var signifikant positivt korrelerad med färgtalet före kalkning, den positiva korrelationen med pH före kalkning ($r=0.21$) var hög men ej signifikant.



Figur 26. Medelartsammansättning före och efter kalkning i fångst per nätansträngning av dominerande arter (grupper) i de fyra kluster som urskiljdes.

Den andra principal komponenten förklarade ytterligare 16% av variationen och abborre, gädda, siklöja, nors och öring hamnade på den negativa sidan. Denna andra komponent var signifikant positivt korrelerad med lägsta uppmätta pH samt sjöarean. Starkaste negativa sambandet förelåg med nordläget i landet.

PG-analys på fiskfaunan efter kalkning delade således huvudsakligen upp faunan efter färgtal, sjöareal och lägsta uppmätt pH. Dessa parametrar kan grovt översättas till **sjöstorlek, trofigrad och försurningspåverkan**. Samma förklaring kan ges till PCA-resultatet före kalkning och trots viss inbördes förändring mellan arterna kan ingen större förändring sägas ha skett. Möjligen att inverkan av det lägsta uppmätta pH minskats efter kalkning, vilket kan tolkas som en positiv effekt av kalkningarna. Appelberg et al. (1989) fann också vid motsvarande analys av 110 kalkade sjöar att lägsta uppmätta pH och sjöstorleken var viktiga förklarande parametrar till uppdelningen av fiskfaunan, men signifikanta bidrag erhöles även från latitud och altitud.

I den citerade analysen ingick dock sjöar med en större geografisk spridning i landet, vilket skulle kunna förklara skillnaden i resultat. De två studierna gav eljest ett likartat resultat vid jämförelse av förhållandena efter kalkning.

Med chi-square-analys testades om förändringar skett i arternas inbördes förhållande i provfiskefångsten före resp efter kalkning. Samtliga sjöar där mer än en art fångades ingick i analysen. Av totalt 83 testade sjöar hade signifikanta förändringar i arternas inbördes styrkeförhållanden endast skett i 11 sjöar (13%, se basdokumentet). Det var huvudsakligen i sjöar där abborre hade hög numerär före kalkning medan mört eller siklöja var starkt decimerade, dvs i måttligt försurade sjöar, som förändringar förelåg. Efter kalkning hade abborrens numerär endast ökat måttligt, medan mört eller siklöja ökat betydligt och det inbördes förhållandet därvid förändrats. I Hosjön ökade laxartad fisk (röding+öring) relativt abborre som en följd av återintroduktioner. Många sjöar hade naturligtvis ökade bestånd av flera arter, men där det inbördes förhållandet ej förändrades.

Sammantaget kan sägas att i måttligt försurade sjöar där känsliga arter fortfarande levde kvar erhöles ibland en förändring i arternas inbördes styrkeförhållande, medan gravt eller ringa försurade sjöar uppvisade endast mindre förändringar i styrkebalans mellan arterna.

Fångsten per nätansträngning av resp art korrelerades linjärt mot övriga arter. Signifikant positiva samband förelåg mellan flera arter. Abborre och mört var signifikant korrelerade före, men ej efter kalkning (Tabell 7 och 8). Mört och gädda var signifikant korrelerade såväl före som efter kalkning. Också braxen och mört var signifikant korrelerade såväl före som efter kalkning, men braxen var ej korrelerad med gädda. Det enda signifikant negativa sambandet förelåg mellan sik och abborre efter kalkning (Tabell 8), vilket kan vara en effekt av att siken är överlägsen unga abborrar som djurplanktonätare (Svärdson 1976) samt bero på sikens predation på abborryngel. Den enda arten av de tolv undersökta som ej uppvisade något samband med övriga

Tabell 7. Korrelationsmatris (linjär korrelation) mellan fångst per ansträngning av de tolv mest frekventa arterna före kalkning. Endast signifikant ($p < 0.05$) korrelerade korrelationskoefficienter angivna.

	Abb.	Mört	Gäd.	Gers	Sik	Sikl	Nors	Lake	Öri.	Röd.	Löja	Brax
Abb.		0.22										
Mört	0.22		0.27	0.23							0.56	0.28
Gäd.		0.27									0.25	
Gers		0.23									0.26	
Sik												
Sikl							0.24					0.24
Nors												
Lake						0.24						
Öri.												
Röd.												
Löja		0.56	0.25	0.26								
Brax		0.28										0.24

Tabell 8. Korrelationsmatris (linjär korrelation) av fångst per nätansträngning för de tolv mest frekventa arterna efter kalkning. Endast signifikanta ($p < 0.05$) korrelationskoefficienter angivna.

	Abb.	Mört	Gäd.	Gers	Sik	Sikl	Nors	Lake	Öri.	Röd.	Löja	Brax
Abb.					-0.22				0.29			0.21
Mört			0.40									0.61
Gäd.		0.40										
Gers					0.26						0.21	
Sik	-0.22			0.26				0.20			0.29	
Sikl								0.28				
Nors												
Lake					0.20	0.28				0.45		
Öri.	0.29											
Röd.								0.45				
Löja				0.21	0.29							
Brax	0.21	0.61										

arter var nors. Icke signifikanta negativa samband med nors förelåg för de flesta arter undantaget röding och lake. Benlöja uppvisade positiva samband med mört, gädda och gers, vilket torde vara en effekt av att dessa arter uppträder rikast i samma typ av näringsrika, grunda sjöar (Appelberg et al. 1989).

Resultaten kan tolkas som att abborre och mört utvecklades olika i sjöarna efter kalkning beroende på försurningspåverkan före kalkning. Gädda kan vara beroende av mört som bytesfisk då gäddbeståndet följer mörtbeståndet i numerär, men möjligheten att artena uppträder rikligast i samma sjötyp går ej heller att utesluta. Braxen och mört gynnas båda av näringsrikare miljöer och uppträder i störst numerär i sådana sjöar.

Quick cluster analys, baserat på nearest centroid sorting, genomfördes på fångstresultatet från sjöarna före kalkning. Ingående variabler var initialt fångst per nätansträngning av de tolv vanligaste fiskarterna: abborre, mört, gädda, gers, sik, siklöja, nors, lake, öring, röding, braxen och benlöja. Denna typ av analys kräver att antalet kluster bestäms på förhand och då tidigare fyra fisksamhällen identifierats i motsvarande typ av sjöar (Appelberg et al. 1989) valdes denna siffra. Variablerna som signifikant bidrog till klusterseparationen urskiljdes med ANOVA ($p < 0.05$) och användes i fortsatt analys. Vid förhållandena före kalkning gav f/a av arterna abborre, mört samt benlöja signifikant bidrag till separationen. En stor och tre mindre grupper urskiljdes (Tabell 9).

Tabell 9. Antal sjöar och deras medelareal fördelade inom respektive kluster samt några karakteristika för klustren före kalkning.

BENÄMNING	ANTAL SJÖAR	AREA (ha)	LÄGSTA pH	FÄRG TAL (mg Pt/l)	KONDUKTIVITET mS/m
KLUSTER A	79	429	5.0	30	6.1
KLUSTER B	2	23	5.8	104	8.3
KLUSTER C	14	275	5.2	56	7.4
KLUSTER D	7	145	4.9	24	6.4

Tabell 10. Medelvärden för de fyra klustergrupperna före respektive efter kalkning. Totalfångst är f/a av antal individer.

KLUSTER	ARTANTAL		TOTALFÅNGST	
	före	efter	före	efter
A	3.1	3.6	9.3	21.4
B	5.0	2.5	66.2	82.6
C	4.1	4.8	16.3	24.9
D	2.7	2.8	38.1	28.8

Respektive sjö klassades till ett av de fyra klustren och fiskbeståndens utveckling före respektive efter kalkning i respektive sjö utgjorde underlag för medelvärden (Tabell 10) för respektive kluster.

Kluster A var den största gruppen och här ingick såväl små som stora näringsfattiga sjöar som dominerades av abborre (Tabell 9, Figur 26). Inom gruppen ingick bl a sjöarna med röding och flera sjöar med öring. Siklöja förekom i några sjöar. F/a och artantalet ökade efter kalkning (Tabell 10). Abborrens andel av f/a var oförändrad medan mörts andel ökade (Figur 26).

Kluster B var svagt sura, mycket bruna sjöar med mört som dominerande art, men även med stort inslag av benlöja och braxen. I gruppen ingick endast två sjöar och skall tillmätas mindre betydelse. Denna grupp hade färre antal fångade arter efter kalkning, en skillnad som dock ej var signifikant och till stor del torde bero på att få nät används vid provfiske i den ena sjön. Eljest skedde inga förändringar i den inbördes artbalansen i sjöarna (Figur 26).

Kluster C var den näst största gruppen och utgjordes av medelstora relativt näringsrika sjöar med mört, sik och siklöja som viktiga arter. Samtidigt var fångsten av abborre relativt sett låg

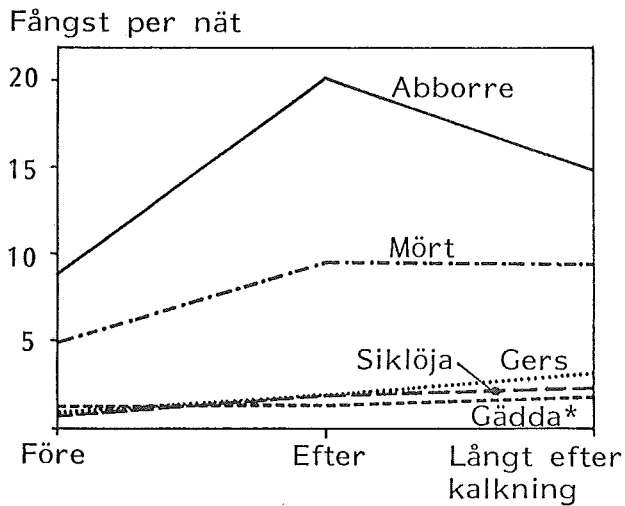
och andelen gädda hög. Artantalet och f/a ökade efter kalkning i denna grupp (Tabell 10, Figur 26).

Kluster D utgjordes av relativt små, klara, gravt försurade sjöar med god förekomst av abborre (Figur 26). Denna grupp var den enda grupp där totalfångsten per nätansträngning minskade efter kalkning (Tabell 10), men denna minskning var ej signifikant. Den berodde på minskade abborrbestånd i Holmesjön och Skottesjön efter kalkning. I den förra sjön var orsaken en misslyckad kalkning utförd år 1973 före kalkningsverksamheten (basdokumentet). I den senare sjön minskade abborrbestånd rejält efter kalkning, troligen som en effekt av ett ökat mörtbestånd.

Klusteranalysen visar således generellt sett få förändringar inom de fyra grupperna av fiskbestånd. En expansion av mört i förhållande till abborre var dock genomgående (Figur 26).

3.8.2 Långtidsutveckling

I 38 sjöar har, som nämnts i avsnitten om antal arter (3.4) och totalfångst per nätansträngning (3.5), provfisken utförts både före kalkning, efter kalkning (2-4 år) samt längre efter (5-9 år) kalkning. Totalantalet arter i sjöarna fortsatte att öka längre efter kalkning (Figur 10), medan



Figur 27. Medelfångsten per nätansträngning (f/a) av några viktiga arter före, efter (2-4 år) samt längre efter (5-9 år) kalkning i 38 sjöar inom försöksverksamheten. (Observera att f/a av gädda multiplicerats med 10.)

totalfångsten minskade något jämfört med den stora ökning som förelåg omedelbart efter kalkning (Figur 12). För enskilda arter förelåg generellt en successiv ökning i antal efter kalkning, undantaget abborre som minskade något längre efter kalkning

(Figur 27). Förändringarna i abborrebeståndet var signifikanta vid samtidig jämförelse av förhållandena före, efter resp längre efter kalkning (ANOVA, $p < 0.001$), medan inga sådana signifikanta samband förelåg för övriga arter.

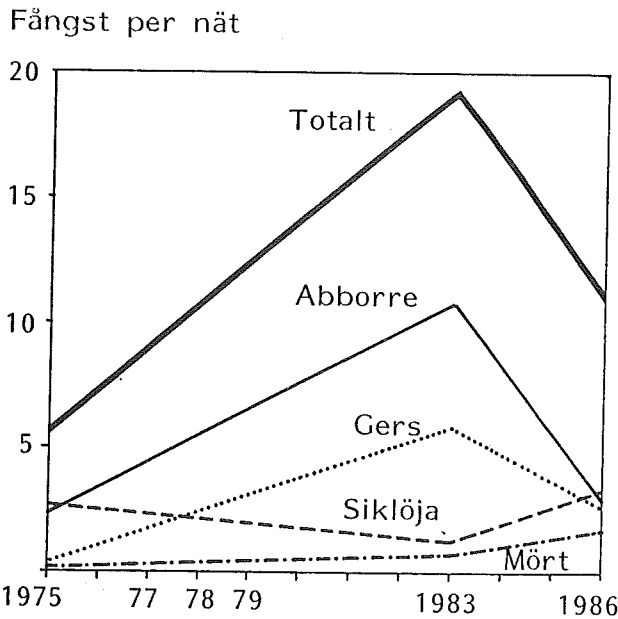
Vid parvis jämförelse (parvis t-test) av fångsten per nät före med fångsten efter respektive längre efter kalkning förelåg ett flertal signifikanta förändringar (Tabell 11).

Av materialet från de 38 sjöar som följts under en längre tid efter kalkning framgår således att den stora ökningen av abborre snabbt avklingat och att istället successivt arter som sik, siklöja, gers ökat, medan mörts utveckling varit stabil efter kalkning. För gädda har en ökning förelagat, men denna ökning är ej statistiskt säkerställd.

Som exempel på denna utveckling kan redovisas sjön Unden, den största sjön i materialet. Sjön provfiskades år 1975 ned till 25 m djup, medan senare provfisken omfattade hela sjön ned till maxdjupet, 96 m. För jämförelse redovisas därför endast fångsten i 0-25 m för dessa senare fisken åren 1983 och 1986. Kalkningarna 1977-79 av den

Tabell 11. Parvis t-test av fångst per nätansträngning (antal) av de vanligaste arterna i 38 sjöar som provfiskats före, efter (3-5 år) samt längre efter kalkning (5-9 år). Statistisk signifikanta skillnader anges med * ($p < 0.05$), ** ($p < 0.01$) samt *** ($p < 0.001$). Icke signifikanta fall anges med n.s.

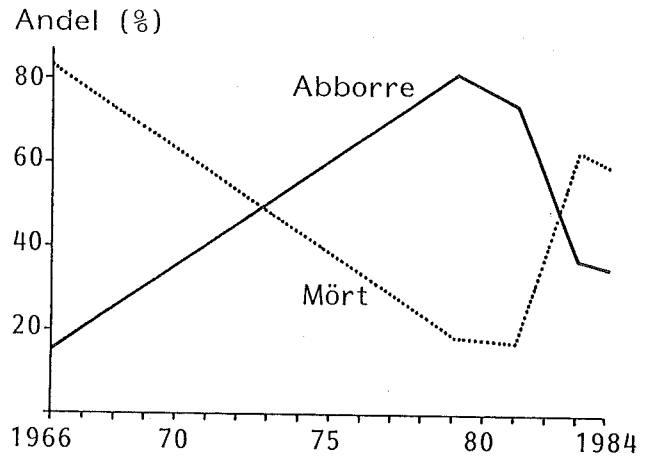
Abborre (n=38)	EFTER	L. EFTER	Mört (n=27)	EFTER	L. EFTER
FÖRE	***	**	*	*	
EFTER	-	**	-	n.s.	
Gädda (n=25)			Gers (n=10)		
FÖRE	n.s.	n.s.	n.s.	*	
EFTER	-	n.s.	-	n.s.	
Sik (n=11)			Siklöja (n=11)		
FÖRE	n.s.	*	n.s.	*	
EFTER	-	n.s.	-	n.s.	



Figur 28. F/a av dominerande arter på 0-25 m i sjön Unden vid provfiske 1975, 1983 och 1986. Sjön kalkades 1977-79.

naturligt alkalinitetssvaga sjön utfördes i huvudsak som kalkning av uppströms sjöar med höga kalkgivor. Tack vare denna kalkningsstrategi ökade alkaliniteten som önskat endast måttligt, men surstötter i strandnära vatten har kunnat undvikas (Lagerman 1983, Nyberg et al. 1986b). Abborre och gers uppvisade ökad f/a efter kalkningarna, men efterhand minskade arternas andel av fångsten i takt med ökad fångst av mört och sik (Figur 28). Förändringarna i f/a av abborre, gers och sik mellan åren 1983 och 1986 är statistiskt belagda (t-test, $p < 0.05$).

Endast i ett fåtal sjöar finns provfisker från den period då försurningen obetydligt påverkat fiskfaunan. I sjön Jällunden på gränsen mellan Halland och Småland företogs provfisker med biologisk länk åren 1966/67 samt 1984, medan provfisker med översiktsnät skett 1979, 1981 samt 1983. På 1960-talet ansågs sjön vara dominerad av mört och braxen. Under 1970-talet pendlade pH mellan 4.5 och 6 och skador på mörts rekrytering uppkom. Vid provfisket 1979 var medellängden på fångade mörtar 247 mm, vilket indikerar betydande rekryteringsstörningar (Degerman & Nyberg 1987). Kalkning av sjön skedde sommaren 1980. För att jämföra utvecklingen hos de två dominant arterna har fångsten per nätansträngning räknats



Figur 29. Utveckling av mört och abborre i sjön Jällunden, som kalkades 1980. F/a angiven i andel av totalfångsten (se vidare texten).

om till andel (%) av totalfångsten respektive år (se avsnitt 3.3, Figur 8). Under 1960-talet dominerade mört i sjön, men efterhand minskade mörten medan abborren ökade i antal. Efter kalkningen har mörten dock återtagit sin dominerande ställning i sjön och abborrens relativa andel har minskat (Figur 29).

Summering: Signifikanta förändringar har skett av fiskbeståndens inbördes förhållanden i ett fåtal sjöar efter kalkning, men i de fall förändringarna kvarstått längre efter kalkning har det troligen varit en normalisering av förhållandena som skett. En kortvarig period med abborrdominans har successivt följts av ökade bestånd av andra arter i sjöarna. Materialet visar på vikten av att följa fiskbeståndens utveckling i de kalkade sjöarna under längre tid. Interaktioner mellan arter har stor betydelse för fiskbeståndens utveckling efter kalkning.

ERKÄNNANDEN

Tack till Magnus Appelberg och Björn Bergquist, Fiskeristyrelsen, och Eva Thörnelöf, Naturvårdsverket, för konstruktiv kritik. Monica Bergman och Eva Sers skall ha tack för slitet med manuset. Stort tack till alla på Fiskeristyrelsen som slitit med att samla in all information från kalkningsprojektet. Statens Naturvårdsverk finansierade studien.

LITTERATUR

- Alenäs, I. 1986. Kalkningsprojektet Härskogen 1976-1986. Vattenkemisk och biologisk respons på kalkningsåtgärder i sju västsvenska sjöar. IVL Rapport B 846. 35 p.
- Alenäs, I., H. Hultberg & I. Andersson. 1982. Göteborgsregionen. Kalkningsprojektet Härskogen 1976-82. Institutet för Vatten- och Luftvårdsforskning (IVL). 73 p. + Bilaga. (Stencil.)
- Almer, B. 1972. Försurningens inverkan på fiskbestånden i västkustsjöar. (English summary: The effect of acidification on fish stocks in lakes on the west coast of Sweden.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (12). 47 p.
- Almer, B., W. Dickson, C. Ekström & E. Hörnström. 1978. Sulfur pollution and the aquatic ecosystem. p. 271-311. In Sulfur in the environment. Part II. Ecological impacts. Ed.: J.O. Nriagu. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Almer, B. & M. Hanson. 1980. Försurningseffekter i västkustsjöar. (English summary: Effects of acidification in west coast lakes of Sweden.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (5). 44 p.
- Appelberg, M., E. Degerman & P. Nyberg. 1989. Species composition and relative abundance of the fish fauna in acidified and limed lakes in Sweden. p. 143-160. In Acid deposition-sources, effects and controls. Ed.: J.W.S. Longhurst. British Library, Technical communications.
- Bengtsson, B., W. Dickson & P. Nyberg. 1980. Liming acid lakes in Sweden. *Ambio* 9(1):34-36.
- Degerman, E. 1987. Humösa sjöar. En litteratursammanställning med inriktning på fisk och försurning. (English summary: Humic lakes - a literature survey with emphasis on fish and acidification.) Naturvårdsverket Rapport 3415. 72 p.
- Degerman, E. & P. Nyberg. 1987. Fiskfaunans sammansättning och täthet i försurade och kalkade sjöar - en arbetsrapport. (English summary: The composition and abundance of the fish fauna in acidified and limed lakes in Sweden.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (7). 71 p.
- Dickson, W., E. Hörnström, C. Ekström & B. Almer. 1975. Rödingsjöar söder om Dalälven. (English summary: Char-lakes south of River Dalälven.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (7). 140 p.
- Edman, G., S. Fleischer, Ö. Fritz & L. Stibe. 1988. Högvadsån 1978-1986. Försurad - Kalkad - Pånyttfödd. (English summary: River Högvadsån 1978-1986. Acidified - Limed-Regenerated.) Länsstyrelsen i Hallands län, Naturvårdsenheten, Meddelande 1988:4. 90 p.
- Eriksson, F., E. Hörnström, P. Mossberg & P. Nyberg. 1982. Ekologiska effekter av kalkning i försurade sjöar och vattendrag. (English summary: Ecological effects of lime treatment of acidified lakes and rivers.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (6). 96 p.
- Eriksson, F., E. Hörnström, P. Mossberg & P. Nyberg. 1983. Ecological effects of lime treatment of acidified lakes and rivers in Sweden. *Hydrobiologia* 101:145-164.
- Eriksson, M.O.G. & B. Tengelin. 1987. Short-term effects of liming on perch *Perca fluviatilis* populations in acidified lakes in south-west Sweden. *Hydrobiologia* 146:187-191.
- Filipsson, O. 1972. Sötvattenslaboratoriets provfiske- och provtagningsmetoder. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (16). 2:dra uppl. 26 p.
- Filipsson, O. & O. Lindh. 1988. Lite information om elritsa. (English summary: Some information on the minnow (*Phoxinus phoxinus* (L.)) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (6). 14 p.
- Fiskeristyrelsen. 1979. Råd och anvisningar för provfisken i samband med kalkning av sjöar och vattendrag. Fiskeristyrelsen informerar. 5 p. (Stencil.)
- Fiskeristyrelsen & Statens Naturvårdsverk. 1979. Kalkning av sjöar och vattendrag. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (8). 123 p.
- Fiskeristyrelsen & Statens Naturvårdsverk. 1981. Kalkning av sjöar och vattendrag 1977-1981. (English summary: Liming of lakes and rivers

- 1977-1981 in Sweden.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (4). 201 p.
- Fraser, J.E., W.P. Saunders Jr., S.L. von Oettingen, D.L. Britt & H.U. Sverdrup. 1985. Ecological effects of base addition to lake ecosystems. International Science & Technology, Inc., Virginia. 76 p. (Stencil.)
- Hultberg, H. & J. Stenson. 1970. Effects of acidity on the fishfauna of two small lakes in Bohuslän, south-western Sweden. Fauna och flora 65:11-20. (In Swedish with English summary.)
- Hultberg, H. & I. Andersson. 1982. Liming of acidified lakes: Induced long-term changes. Water, Air and Soil Pollution 18:311-331.
- Johansson, K. & P. Nyberg. 1981. Försurning av svenska ytvatten-effekter och omfattning 1980. (English summary: Acidification of surface waters in Sweden - effects and extent 1980.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (6). 118 p.
- Lagerman, B. 1983. Kalkningsprojektet Unden. Samrådsgruppen för Undens kalkning 1977-1983. 45 p.
- Lessmark, O. 1976. Försurningens inverkan på fiskefaunan i några småländska sjöar. (English summary: The effect of acidification on the fish fauna of some lakes in the province of Småland.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (7). 41 p.
- Norusis, M.J. 1988. SPSS/PC+Advanced statistics V2.0. SPSS Inc., Chicago, Illinois.
- Nyberg, P. 1984. Effects of liming on fisheries. Phil.Trans.R.Soc.Lond. B305:549-560.
- Nyberg, P. 1988. Reclamation of acidified Arctic char (*Salvelinus alpinus* (L.)) lakes in Sweden by means of liming. Verh. Internat. Verein. Limnol. 23:1737-1742.
- Nyberg, P., M. Appelberg & E. Degerman. 1986a. Effects of liming on crayfish and fish in Sweden. Water, Air and Soil Pollution 31:669-687.
- Nyberg, P., E. Degerman, C. Ekström & E. Hörnström. 1986b. Försurningskänsliga rödingsjöar i Syd- och Mellansverige. (English summary: Acid-sensitive Arctic char, (*Salvelinus alpinus*), lakes in southern and central Sweden.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (6). 240 p.
- Nyberg, P. & E. Degerman. 1988. Standardiserat provfiske med översiktsnät. (English summary: Standardized test fishing with survey nets.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (7). 22 p.
- Nyberg, P. & E. Thörnelöf. 1988. Operational liming of surface waters in Sweden. Water, Air and Soil Pollution 38:3-16.
- Stenberg, L. 1965. Några erfarenheter av kalkning och gödning av fiskevatten i Värmlands län. Svensk Fisk.Tidskr. 74:111-112.
- Stenson, J. 1988. Fauna structure and water quality. Aqua Fenn. 18(2):179-184.
- Svärdson, G. 1976. Interspecific population dominance in fish communities of Scandinavian lakes. Rep.Inst. Freshw.Res., Drottningholm 55:144-171.

ENGLISH SUMMARY: LONG-TERM EFFECTS OF LIMING ON FISH POPULATIONS IN LAKES

The present report summarizes test-fishing results from 112 acidified and limed Swedish lakes. The lakes were fished with multi-mesh gillnets before and 2-4 years after liming. In 38 lakes additional fishing was performed 5-9 years after lime treatment, thus giving information on the effects on the fish fauna over a longer time span.

Lime treatment was usually performed during 1978-82 with fine grained (0-0.2 mm or 0-0.5 mm) lime stone. After liming a significant increase in pH and conductivity occurred. The colour (Hazen units) increased in clear lakes and decreased in coloured lakes.

The number of fish species per lake and fishing occasion, the total number of fish caught per net in numbers (CPUE) and weight increased significantly. In several lakes, however, species had been wiped out, e.g. roach (*Rutilus rutilus*) and Arctic char (*Salvelinus salvelinus*).

Significant improvement of the recruitment of perch (*Perca fluvia-*

tilis), roach and cisco (*Coregonus albula*) was found. The CPUE of perch and roach was significantly greater after liming. Data showed that a pH below 6 induced recruitment failure of roach, whereas the perch populations were less sensitive and no signs of recruitment disturbance was observed above pH 5.2. Along with declining roach populations in moderately acidified lakes (pH 5-6) the perch populations expanded.

The long-time follow-up showed that after an initial phase with dominance of young perch other species increased in numbers. It is suggested that the long term effects displayed a normalization of the fish populations.

Lake liming has proved an important measure to save fish populations in acidified lakes. However, after liming there is a need for re-stocking extinct species in some lakes to establish natural fish communities.

Nedärvningsstudier av variabla loci hos harr (*Thymallus thymallus* L.)

Olle Ring^{1,2}

Håkan Jansson¹

Torbjörn Öst¹

Torleif Andersson²

1 Institutionen för Genetik
Uppsala Universitet, Box 7003
750 07 UPPSALA

2 Fiskeristyrelsens försöksstation
840 64 KÄLARNE

INLEDNING

För att studera genetisk variation i naturliga populationer används i första hand metoden med stärkelsegel-elektrofores. Den har varit i bruk sedan slutet av 1950-talet och bygger på principen att separera laddade proteinmolekyler i ett elektriskt spänningsfält. Kromosomernas DNA bestämmer typen och ordningsföljden av de aminosyror som proteinet består av. Några av aminosyrorna är positivt eller negativt laddade vid det pH som normalt råder i cellen. En förändring av DNA (mutation) som leder till att en viss aminosyra i ett protein byts ut mot en annan kan därför i vissa fall leda till att proteinerna från olika genvarianter (alleler) får olika nettoladdning. Dessa kan då åtskiljas med elektrofores och kommer efter framkallning att ge upphov till olika bandmönster i stärkelsegelen. Varje individ har två kromosomuppsättningar (hos en diploid organism), en från fadern och en från modern. Olika individer kan således antingen ha samma allel i ett visst locus (som betecknar en gen eller egentligen det ställe på kromosomen där genen är belägen) eller två olika alleler. Man talar då om homozygoter eller heterozygoter för genen i fråga. Av detta följer också att individer endast kan bära på två olika alleler i ett locus, medan en population kan innehålla flera alleler som omkombineras.

Fördelen med stärkelse-elektrofores är att det är en snabb och jämförelsevis billig metod. Dessutom är det möjligt att undersöka ett stort antal individer

med avseende på ett relativt stort antal loci (vanligen ca 20-40) vilket gör det möjligt att karakterisera och jämföra olika populationer av en viss art.

Fiskar som tillhör familjen Salmonidae (t ex lax, öring, röding, sik och harr) anses tillhöra en utvecklingslinje som under evolutionen genomgått en tetraploidisering, dvs en fördubbling av hela kromosomuppsättningen (Ohno et al. 1968, Ohno 1970, Allendorf och Thorgaard 1984). Laxfiskarna har därför blivit en viktig grupp för att studera evolution genom genduplikation (Markert et al. 1975).

Den metod som främst använts är stärkelsegel-elektrofores. På grund av att en stor del av de duplicerade generna fortfarande uttrycks blir bandmönstren (zymogrammen) ofta komplicerade och ibland även svårtolkade. Litteraturen på området är dock mycket omfattande vilket gör att man i de flesta fall kan dra slutsatser om hur zymogrammen skall tolkas genom jämförelser med undersökningar av en eller flera närbesläktade arter. Men det är endast genom kontrollerade korsningar som man kan bekräfta att den observerade variationen verkligen är genetiskt betingad.

Till skillnad från andra laxfiskar av familjen Salmonidae har harren hittills varit föremål för relativt få undersökningar med elektrofores. Den arktiska harren (*Thymallus arcticus*) har undersökts av Massaro (1973), Lynch och Vyse (1979) och Kartavtsev och Mamontov (1983). Den europeiska harren (*Thymallus thymallus*) har undersökts av Jansson et al. (1988, in prep.). Några av de

loci som visat sig vara mest variabla hos svenska populationer av harr är *LDH-1**, *ME-2** och *ME-3**. Syftet med den här undersökningen är att med hjälp av kontrollerade korsningar visa att den variation som påvisats med elektrofores när det gäller LDH och ME är genetiskt betingad.

Laktatdehydrogenas (LDH) katalyserar konverteringen av laktat till pyruvat i alla celler hos vertebrater. Det är en tetramer med en molekylvikt av ca 140 000 (Darnall och Klotz 1975). LDH utgör en hel familj av enzymer, som vid elektrofores kan identifieras som olika isoenzymer, och har varit föremål för omfattande studier med elektrofores under lång tid. De antas ha uppstått genom en serie av genduplikationer (Markert et al. 1975, Rehse och Davidson 1986).

Alla vertebrater har två typer av LDH-isoenzymer, A och B. A-typen finns huvudsakligen i vävnader som kan behöva undergå anaerob glykolys, som t ex skelettmuskel, medan B-typen huvudsakligen uttrycks i vävnader med aerob metabolism som t ex hjärta och röd muskel.

Hos vertebrater uttrycks även en tredje typ av LDH-isoenzym. Det uttrycks hos däggdjur och fåglar i primära spermatoocyter. Hos lägre benfiskar (t ex stör) uttrycks detta tredje isoenzym i hjärta, lever, gälar, njurar och gonader (Markert et al. 1975). Hos de högre benfiskarna begränsas denna form av LDH till nervvävnader som hjärnan och ögats näthinna. Hos torskfiskar och cyprinider uttrycks det i levern.

Wright et al. (1975) har summerat den genetiska kontrollen av LDH i släktena *Salmo* och *Salvelinus*. Det finns fem loci som kodar för LDH hos dessa släkten. De duplicerade A-generna (*LDH-A1** och *LDH-A2**) ger upphov till isoenzymer med skild mobilitet, vilket ger ett fem-bandat mönster av homo- och heterotetramerer för muskel-LDH.

Även de duplicerade B-generna (*LDH-B1** och *LDH-B2**) ger upphov till isoenzymer med olika mobilitet. I den mån de uttrycks samtidigt bildas heterotetramerer mellan genprodukterna av dessa loci. De uttrycks dock vanligtvis olika mycket i olika vävnader.

När det gäller C-genen (*LDH-C**), som uttrycks främst i ögats näthinna, har

man hittills bara påvisat en gen. Den uttrycks som en homotetramer samt två eller tre intermediära isoenzymer som är resultatet av heterotetramerer bildade av B- och C-generna (Bailey et al. 1976).

Malatenzym (ME) katalyserar konverteringen av pyruvat till malat, vilket är en viktig reaktion i cellernas energiomsättning. Det är också ett tetramert enzym med en molekylvikt av 250 000 (Darnall och Klotz 1975).

Malatenzym förekommer hos alla vertebrater i två former, en mitokondriell form (mME) och en supernatantform (sME). Elektrofores av vävnadsprover från laxfiskar ger två zoner med aktivitet. Cross et al. (1979) har visat att den zon som är närmast katoden är den mitokondriella formen hos lax, *Salmo salar*. Den uttrycks främst i muskelvävnader. Det mitokondriella ME kodas av två loci hos öring, *Salmo trutta* (Allendorf et al. 1977), lax, *Salmo salar* (Cross et al. 1979), bäckröding, *Salvelinus fontinalis* (Stoneking et al. 1979) och siklöja *Coregonus albula* (Vuorinen 1984). Dessa båda loci bildar sinsemellan heterotetramerer, men *ME-1** uttrycks mycket svagare än *ME-2**.

Supernatantformen uttrycks främst i levern men även i muskelvävnad, och ger hos de flesta laxfiskar upphov till ett enda invariabelt band. Detta tolkas vanligen så att supernatantformen för ME kodas av ett locus i dessa vävnader.

MATERIAL OCH METODER

Korsningar

Den 12 juni 1987 genomfördes konstgjord befruktning av slumpvis uttagna köns mogna hanar och honor av harr uppfödda i odlingsmiljö i Kälarne. De var då tre år gamla och endast delvis köns mogna. De härstammade från lekpopulationen i Krokombid vid Indalsälvens utlopp från Storsjön i Jämtland. 27 olika familjegrupper lades in. Ett svampangrepp ledde dock till att den mesta delen av rommen dog. Endast fyra grupper kunde föras fram till kläckning och startutfodring. På grund av risken för sjukdomar avbröts uppfödningen redan i

juli och avkommorna analyserades därefter direkt med elektrofores. De hade då en medelvikt av 30 milligram.

Den 19 maj 1988 gjordes kontrollerade korsningar med lekmogna harrar från lekpopulationen i Krokomb i nära anslutning till den naturliga lekplatsen. Rommen från 11 honor delades i två ungefär lika stora delar och befruktades därefter med olika hanar. Romstorleken hos dessa harrar motsvarade 14 800 romkorn per liter. Honorna gav i genomsnitt 3.75 dl, vilket motsvarade 3 950 romkorn per hona. Det innebär att varje familj innehöll ungefär 2 000 romkorn. 21 st familjegrupper bildades på detta sätt. Föräldrafiskarna dödade och prover togs för undersökning med elektrofores.

Rommen transporterades till Fiskeristyrelsens försöksstation i Kälarne där den lades in i kläckskåp. Rommen fick kläcka i romlådorna vilket skedde efter ca 170 dygnsgrader. Kläckningen började den 9 juni och var färdig den 14 juni. Den 16 juni flyttades alla yngel till 1 m² uppfödningstråg, där de omedelbart började startutfodras. Uppfödningen gick mycket bra och dödligheten var låg med ett par undantag som i första hand berodde på en defekt hona. Under hösten 1988, när fiskarna uppnått en medelvikt av 15 gram togs stickprov för genetisk analys. Av tidsskäl var det inte möjligt att analysera avkommor från alla grupper. Därför utvaldes åtta grupper utifrån de fenotyper som föräldrafiskarna hade vid analysen med elektrofores så att analysen av avkommorna skulle ge största möjliga information.

Elektrofores

Stärkelsegel-elektroforesen utfördes i huvudsak enligt den metod som beskrivits av Aebersold et al. (1987). Från varje fisk togs ca 0.5 g av vit muskelvävnad som klipptes sönder i 0.5 ml PPS-buffert (0.25 M sackaros, 0.03 M 2-fenoxyetanol, 0.017 M KH₂PO₄, 0.083 M K₂HPO₄). Provet frystes över natten, tinades och centrifugerades. Provlappar av kromatografipapper, Whatman 3MM, doppades i supernatanten och applicerades i en gel innehållande 11% hydrolyserad stärkelse.

Elektroforesen pågick i fem timmar med en spänning av 13V/cm.

Följande buffertsystem användes: A. Gelbuffert: 0.03 M tris, 0.005 M citronsyra pH 8.5. Elektrodbuffert: 0.06 M litiumhydroxid, 0.3 M borsyra, pH 8.1. (Ridgway et al. 1970). Till gelerna användes 99% gelbuffert och 1% elektrodbuffert. B. Gelbuffert: som A men justerad till pH 8.7. Elektrodbuffert: som A men justerad till pH 8.7. C. Gelbuffert: 0.002 M citronsyra. Elektrodbuffert: 0.04 M citronsyra, båda justerade till pH 6.1 med N-(3-aminopropyl)-morfolin (Clayton och Treliak 1972).

Efter separation färgades gelerna för laktatdehydrogenas (LDH, EC 1.1.1.27) och malatenzym (ME, EC 1.1.1.40). Färgningen utfördes i huvudsak enligt Allendorf et al. (1977), men NBT utbyttes mot MTT.

Nomenklatur

Den genetiska tolkningen av zymogrammen utfördes enligt de allmänna principer som beskrivits av Utter et al. (1974, 1987) och Ferguson (1980). Den använda nomenklaturen är den som har föreslagits av Shaklee et al. (1989), med smärre modifieringar av Taggart och Ferguson (1984) och Ferguson (1989).

En förkortning med stora bokstäver avser proteinet, (t ex LDH för laktatdehydrogenas). Då det locus som kodar för proteinet avses betecknas detta med kursiv stil åtföljt av en asterisk. Om flera loci kodar för samma protein betecknas varje locus med en siffra. Det locus som kodar för proteinet som vandrar den kortaste sträckan i riktning mot anoden betecknas med en etta, det som kodar för proteinet som vandrar näst kortast en tvåa osv, (LDH-1*, LDH-2*).

Den vanligast förekommande allelen betecknas *100, (LDH-1*100). Proteiner som kodas av övriga förekommande alleler i samma locus betecknas med motsvarande homomerers relativa mobilitet i förhållande till referensallelen, (t ex LDH-1*200). Proteinets som kodas av allelen LDH-1*200 vandrar således dubbelt så långt i gelen från startpunkten räknat som proteinet som kodas av

allelen *LDH-1*100*. Genotyper betecknas på motsvarande sätt med *LDH-1*100/100* och *LDH-1*200/200* för homozygoter och *LDH-1*100/200* för heterozygoter. När fenotyper avses skrivs förkortningen med stora bokstäver.

Statistik

Vid test av hypotesen om två alleler i ett locus klyver ut i de förväntade mendelska proportionerna 1:1 respektive 1:2:1 har använts X^2 -test med 1 respektive 2 frihetsgrader (Mather 1947).

I några fall medgav föräldrafiskarnas genotyper en möjlighet att testa om undersökta loci kunde vara kopplade, vilket innebär att de är belägna nära varandra på samma kromosom. Detta är ett test av hypotesen att det råder fri utklyvning, dvs att alla typer av gameter bildas i lika stora proportioner.

Vid test av koppling har vi anammat det klassiska sättet att beteckna alleler med A,A' och B,B' enligt Mather (1951) på samma sätt som de har använts i den övriga litteraturen när det gäller laxfiskar (May 1980, May et al. 1979,

1980, Stoneking et al. 1979, Taggart och Ferguson 1984).

Både vid testkorsning, AABB x AA'BB', och enkel testkorsning, AABB' x AA'BB', respektive AA'BB x AA'BB', bildas avkommor som ger information om vilken typ av gameter varje förälder har bidragit med.

För den enkla testkorsningen, där bägge föräldrarna är heterozygoter i ett av de två loci som undersöks, kan testet på fri utklyvning av locus A och locus B användas om man inte tar med avkommor som också är heterozygoter i samma locus. I en korsning mellan AABB' x AA'BB' utesluts således avkommor med genotyperna AABB' och AA'BB'. Testet för avvikelse från fri utklyvning innebär då en jämförelse om proportionerna mellan klasserna AABB plus AA'B'B' och klasserna AA'BB plus AAB'B' är 1:1.

I en korsning mellan AA'BB x AA'BB' utesluts på motsvarande sätt alla avkommor som har genotyperna AA'BB och AA'BB' från analysen. Testet för avvikelse från fri utklyvning innebär i detta fall en jämförelse om proportionerna mellan klasserna AABB plus A'A'BB' och klasserna AABB' plus A'A'BB är 1:1.

Följande beteckningar och beräkningar har använts:

	Testkorsning	Enkel testkorsning	
a ₁ = observerad avkomma	AABB	AABB	AABB
a ₂ = observerad avkomma	AABB'	AA'BB	AABB'
a ₃ = observerad avkomma	AA'BB	AAB'B'	A'A'BB
a ₄ = observerad avkomma	AA'BB'	AA'B'B'	A'A'BB'

N = totala antalet informativa avkommor vid analys av koppling
 = a₁ + a₂ + a₃ + a₄

X^2_L = test av avvikelse från fri utklyvning av locus A och locus B
 = $(a_1 - a_2 - a_3 + a_4)^2 / N$ (1 fg)

r = fraktion av icke-föräldragenotyper. Då kopplingsfasen inte är känd antas den största klassen (a₁ + a₄) eller (a₂ + a₃) representera föräldrarnas haplotyp.

= (a₁ + a₄) / N, respektive (a₂ + a₃) / N

s.e. = standardfelet för r = $\sqrt{r(1-r)/N}$

RESULTAT OCH DISKUSSION

Den hittills enda mera omfattande undersökningen av den europeiska harren (*Thymallus thymallus*) omfattade totalt 40 loci (Jansson et al. 1988, in prep.), och variant-alleler påvisades i 10 av dessa (Tabell 1).

LDH-1*

Det har antagits att den ursprungliga LDH-genen liknade den nuvarande A-genen. En tidig tetraploidisering av vertebraternas genom för omkring 500 miljoner år sedan ledde till uppkomsten av två gener, A och B. C-genen antogs därefter ha uppstått genom en serie oberoende duplikationer av B-genen. Denna modell föreslogs först av Holmes (1972), och har senare vidareutvecklats av andra (Markert et al. 1975, Whitt et al. 1975, Fisher et al. 1980). Nyare studier av Li et al. (1983) och Rehse och Davidson (1986) har dock visat att C-genen troligen var den ursprungliga.

Laxfiskarna av familjen Salmonidae har för omkring 25-100 miljoner år sedan genomgått ytterligare en tetraploidisering (Svärdson 1945, Ohno et al. 1968, Ohno 1970, Allendorf och Thorgaard 1984). Hos dessa fiskar uttrycks därför fler LDH-gener än fiskar i allmänhet.

Efter en tetraploidisering antas att det sker en strävan mot diploidi så att de fyra homologa kromosomerna bildar två strukturellt olika par som nedärvs disomiskt. Genduplikationer skapar det råmaterial på vilket evolutionen kan verka (Ohno 1970, Markert

et al. 1975). Haldane (1933) var den som först föreslog att om en gen blir duplicerad kan den ena av dessa bli överksam genom en ansamling av skadliga mutationer medan den andra fortsätter att utföra sin ursprungliga funktion. Den överksamma genen har därmed blivit "tystad". På senare år har man funnit åtskilliga exempel på sådana icke funktionella gener, så kallade pseudogener vid analys av DNA-sekvenser. Pseudogener är uppenbarligen genduplikationer som har blivit ickefunktionella genom en ansamling av mutationer. Hastigheten med vilken gener tystas har givit upphov till en omfattande teoribildning, se Li (1980) för en översikt.

Det har visat sig att omkring 50% av de duplicerade generna som skapades genom tetraploidiseringen har förlorat sin funktion hos laxfiskarna. Hos andra tetraploidiserade fiskarter uppskattas att 25-75% av generna förlorat sin funktion (Allendorf och Thorgaard 1984).

När det gäller LDH hos laxfiskar finns exempel på att en gen tystats helt, nämligen B1-genen hos stillahavslaxen *Oncorhynchus masou* (Utter et al. 1973).

Hos laxfiskarna finns även exempel på att LDH-A-generna blivit delvis tystade i form av så kallade noll-alleler, dvs alleler som inte kodar för proteiner med enzymatisk aktivitet och därför inte ger upphov till avläsbara band vid elektrofores. En sådan noll-allel finns i LDH-1* hos populationer av öring *Salmo trutta* (Allendorf et al. 1984, Taggart och Ferguson 1984). Hos den amerikanska strupsnittsöringen, *Salmo clarki* har man påvisat en motsvarande noll-allel i LDH-2* (Klar och Stalnaker 1979).

Tabell 1. Kända variant-alleler i polymorfa enzymloci hos svenska populationer av harr (efter Jansson et al. 1988). Vävnader: M=vit muskel, H=hjärta, L=lever.

Enzym	Förk.	E.C.-nummer	Locus	Vävnad	Variant-allel
Aspartat aminotransferas	AAT	2.6.1.1	AAT-2*	L	*60
Kreatinfosfokinas	CPK	2.7.3.2	CPK-2*	M	*90
Fruktos-1,6-difosfatas	FDP	3.1.3.11	FDP-2*	L	*110
Laktatdehydrogenas	LDH	1.1.1.27	LDH-1*	M	*200 ¹⁾
Malatdehydrogenas	MDH	1.1.1.37	MDH-4*	M,H	*70
Malatenzym (NADP)	ME	1.1.1.40	ME-2*	H,M	*70 ¹⁾
			ME-3*	L,M	*80 ¹⁾
Fosfoglukosisomeras	PGI	5.3.1.9	PGI-2*	M,H	*40
Fosfoglukomutas	PGM	5.4.2.2	PGM-2*	L	*90
Superoxiddismutas	SOD	1.15.1.1	SOD-3*	L	*75

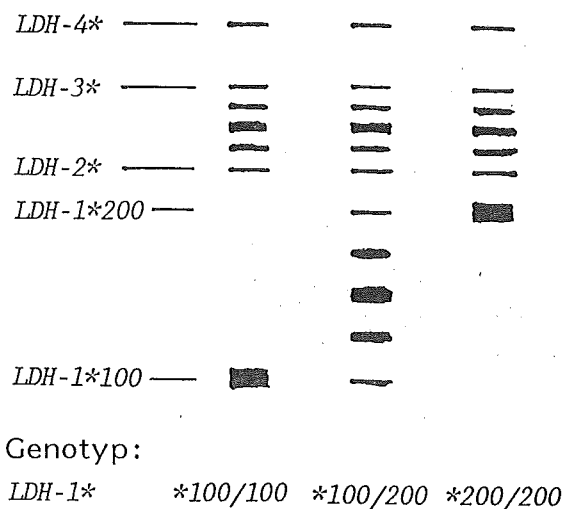
1) Verifierad genom korsningsstudier i denna uppsats.

Tabell 2. Resultat av korsningsförsök på harr. Observerade och förväntade genotyper under hypotesen av LDH-1* kodas av två kodominanta alleler i ett locus.

Korsning nr	Föräldrarnas genotyper hona x hane		Avkommornas genotyper			Antal	X ²
			*100/100	*100/200	*200/200		
H.87-07	*100/100 x *100/200	Obs	10	10	-	20	
		Exp	10	10	-	20	
H.87-29	*100/100 x *100/200	Obs	83	81	-	164	
		Exp	82	82	-	164	0.02
H.87-35	*100/100 x *100/100	Obs	156	-	-	156	
		Exp	156	-	-	156	
H.87-38	*100/200 x *100/100	Obs	8	12	-	20	
		Exp	10	10	-	20	0.80
H.88-01	*100/100 x *100/100	Obs	80	-	-	80	
		Exp	80	-	-	80	
H.88-03	*200/200 x *100/100	Obs	-	22	-	22	
		Exp	-	22	-	22	
H.88-07	*100/200 x *100/200	Obs	45	100	48	193	
		Exp	48.25	96.5	48.25	193	0.35
H.88-11	*100/100 x *200/200	Obs	-	164	-	164	
		Exp	-	164	-	164	
H.88-14	*100/200 x *200/200	Obs	-	44	46	90	
		Exp	-	45	45	90	0.04
H.88-16	*100/200 x *100/200	Obs	60	125	64	249	
		Exp	62.25	124.5	62.25	249	0.13
H.88-20	*100/200 x *100/200	Obs	39	80	42	161	
		Exp	40.25	80.5	40.25	161	0.87
H.88-21	*100/200 x *100/100	Obs	81	84	-	165	
		Exp	82.5	82.5	-	165	0.06
Totalt						1484	

Dessa zymogram kan förklaras om man antar att ett locus med två kodominanta alleler uttrycks i vit muskel hos harr, och vår analys av avkommor från tolv olika kontrollerade korsningar ger stöd för denna hypotes (Tabell 2). Vår genetiska tolkning av LDH hos harr har vi sammanfattat i Figur 3.

När det gäller LDH-1* hos harr har variant-allelen satts lika med 200. Mobiliteten hos det enzym som kodas av allelen LDH-1*100 kan variera vid elektrofores med buffertar som har olika pH. Sålunda vandrar detta enzym mot anoden vid ett pH över 8.7 buffertsystem B (Figur 1), stannar kvar vid startpunkten vid ett pH omkring 8.1 buffertsystem A, samt vandrar mot katoden vid ett pH av 6.1 buffertsystem C (Figur 2).

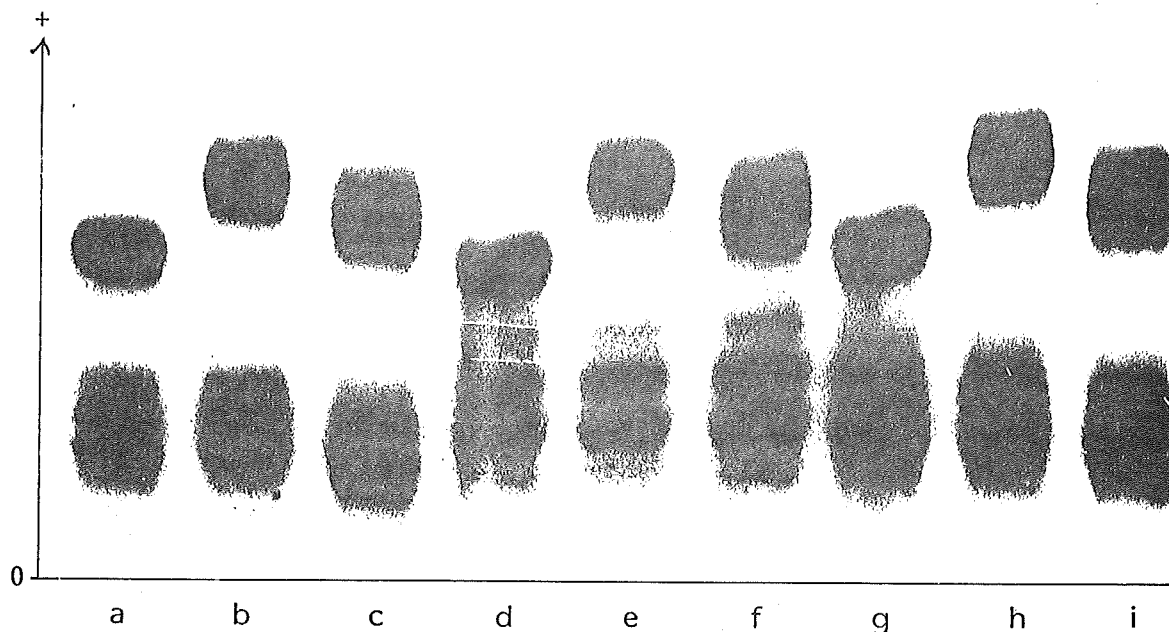


Figur 3. Zymogram som visar tre funna fenotyper och genetisk tolkning av LDH hos europeisk harr (*Thymallus thymallus*).

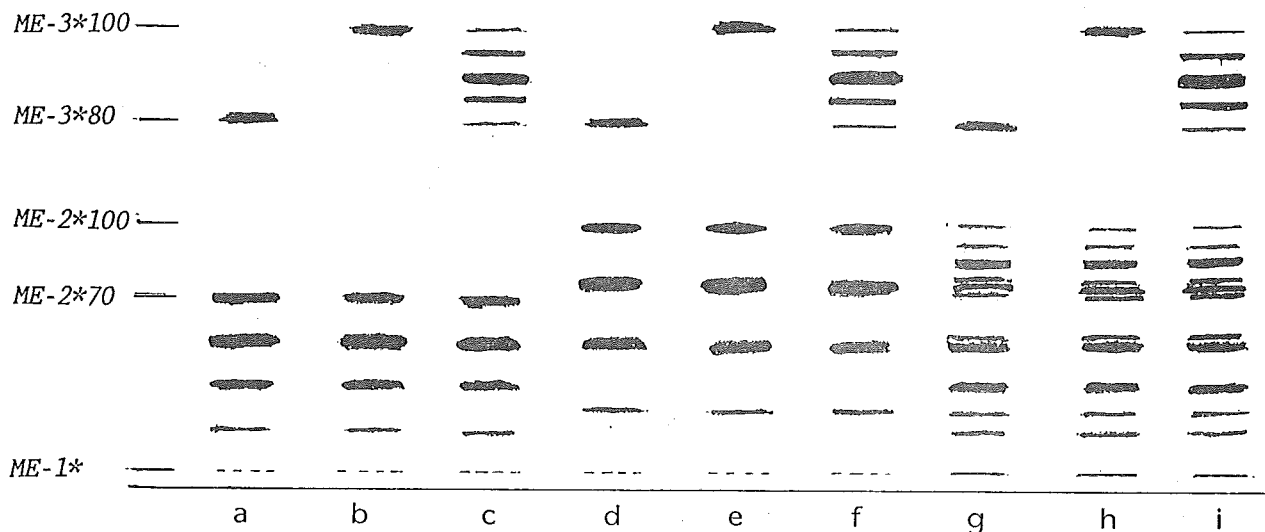
ME-2* och ME-3*

Nio olika fenotyper har observerats vid färgning för malatenzym på muskelprov av harr (Figur 4). Vi har tolkat denna variation som resultatet av en variant-allel i ME-2* och en variant-allel i ME-3* (Figur 5).

Det funna bandmönstret är i överensstämmelse med det man finner hos andra arter av laxfiskar och visar att ME är ett tetramert enzym. ME-1* uttrycks svagare än ME-2* i vit muskel. Heterotetramerer bildas mellan ME-1* och ME-2*. Hos en individ som är heterozygot i ME-2* och homozygot i ME-1* förväntas



Figur 4. Nio olika observerade fenotyper av ME från vit muskel av harr. Elektroforesen har utförts med buffertsystem C, pH 6.1. Genotyper: a) ME-1*100/100, ME-2*70/70, ME-3*80/80. b) ME-1*100/100, ME-2*70/70, ME-3*100/100. c) ME-1*100/100, ME-2*70/70, ME-3*100/80. d) ME-1*100/100, ME-2*100/100, ME-3*80/80. e) ME-1*100/100, ME-2*100/100, ME-3*100/100. f) ME-1*100/100, ME-2*100/100, ME-3*100/80. g) ME-1*100/100, ME-2*100/70, ME-3*80/80. h) ME-1*100/100, ME-2*100/70, ME-3*100/100. i) ME-1*100/100, ME-2*100/70, ME-3*100/80.



Figur 5. Zymogram som visar nio olika fenotyper funna hos harr och genetisk tolkning av dessa. Beteckningar som i Figur 4.

att zymogrammet uppvisar totalt 15 olika band i det mitokondriella ME som ett resultat av att lika många homo- och heterotetramerer bildas av genprodukterna från tre alleler, men dessa ligger för tätt intill varandra i gelen för att kunna urskiljas. Man får i stället en sammanhängande zon av enzymaktivitet med en antydning till två markerade band som markerar den största ansamlingen av heterotetramerer (Figur 4).

En variation i det mitokondriella ME som motsvarar den vi funnit hos harr har påvisats även hos lax, *Salmo salar* (Cross et al. 1979). Även hos lax är det ME-2* som varierar, och denna variation finns inom artens hela utbredningsområde (Ståhl 1987).

Resultatet av åtta separata korsningar är helt förenligt med hypotesen att den funna variationen i ME-2* hos harr bestäms av två kodominanta alleler (Tabell 3).

Supernatantformen av ME har i allmänhet endast gett upphov till en invariabel zon av aktivitet hos undersökta arter av laxfiskar och den genetiska basen för detta enzym har därför varit

oklar. Vuorinen (1984) har dock funnit en variation hos siklöja *Coregonus albula* som visar att det rör sig om två duplicerade loci med variation i det ena av dessa.

De tre olika fenotyperna (Figur 4) som vi funnit kan endast förklaras med att de är resultatet av genprodukter från ett enda locus, ME-3*. En heterozygot individ förväntas i detta fall ha en fembandad fenotyp i ME-3*, men separationen är i de flesta fall otillräcklig för att man skall kunna urskilja alla fem banden.

Resultatet av åtta kontrollerade korsningar är helt i överensstämmelse med hypotesen att den funna variationen bestäms av två kodominanta alleler i ett locus (Tabell 4).

Både Lynch och Vyse (1979) och Kartavtsev och Mamontov (1983) anger ett minimum av ett ME-locus hos *Thymallus arcticus*. Detta syns åtminstone delvis bero på svårigheter att få en bra upplösning och infärgning. Vi har i vår undersökning kunnat optimera upplösningen och kan med säkerhet ange antalet loci till tre hos den europeiska harren *Thymallus thymallus*.

Tabell 3. Resultat av korsningsförsök på harr. Observerade och förväntade genotyper under hypotesen att ME-2* kodas av två kodominanta alleler i ett locus.

Korsning nr	Föräldrarnas genotyper hona x hane		Avkommornas genotyper			Antal	X ²
			*70/70	*70/100	*100/100		
H.88-01	*70/100 x *100/100	Obs	-	35	45	80	1.25
		Exp	-	40	40	80	
H.88-03	*100/100 x *70/100	Obs	-	9	8	17	0.06
		Exp	-	8.5	8.5	17	
H.88-07	*70/70 x *70/70	Obs	189	-	-	189	
		Exp	189	-	-	189	
H.88-11	*100/100 x *70/100	Obs	-	82	82	164	
		Exp	-	82	82	164	
H.88-14	*70/70 x *70/70	Obs	90	-	-	90	
		Exp	90	-	-	90	
H.88-16	*70/100 x *70/100	Obs	53	144	52	249	6.12 ¹⁾
		Exp	62.25	124.5	62.25	249	
H.88-20	*70/100 x *70/70	Obs	89	72	-	161	1.80
		Exp	80.5	80.5	-	161	
H.88-21	*70/100 x *70/100	Obs	41	89	50	180	0.92
		Exp	45	90	45	180	
					Totalt	1130	

1) Signifikant vid en signifikansnivå av 0.05 (2 fg).

Tabell 4. Resultat av korsningsförsök på harr. Observerade och förväntade genotyper under hypotesen att ME-3* kodas av två kodominanta alleler i ett locus.

Korsning nr	Föräldrarnas genotyper hona x hane		Avkommornas genotyper			Antal	X ²
			*80/80	*80/100	*100/100		
H.88-01	*100/100 x *100/100	Obs	-	-	80	80	
		Exp	-	-	80	80	
H.88-03	*100/100 x *80/100	Obs	-	9	8	17	0.06
		Exp	-	8.5	8.5	17	
H.88-07	*80/100 x *80/100	Obs	40	96	55	191	2.36
		Exp	47.75	95.5	47.75	191	
H.88-11	*80/100 x *80/100	Obs	45	88	31	164	3.27
		Exp	41	82	41	164	
H.88-14	*100/100 x *100/100	Obs	-	-	90	90	
		Exp	-	-	90	90	
H.88-16	*100/100 x *80/100	Obs	-	126	123	249	0.04
		Exp	-	124.5	124.5	249	
H.88-20	*80/100 x *100/100	Obs	-	78	83	161	0.16
		Exp	-	80.5	80.5	161	
H.88-21	*80/100 x *80/100	Obs	49	81	51	181	2.04
		Exp	45.25	90.5	45.25	181	
					Totalt	1133	

Koppling

Den parvisa analysen av loci gav inga belägg för att de är kopplade (Tabell 5). I ett fall uppstod dock en signifikant avvikelse från det förväntade utfallet. På grund av många kända typer av anomalier hos laxfiskarna, bör man enligt May et al. (1979) vara försiktig med slutsatser om koppling vid X²-värden lägre än 16.0. Vi antar därför att avvikelsen i detta fall beror på någon sådan anomali, särskilt som samma hona parad med en annan hane inte ledde till någon avvikelse från det förväntade.

Hittills har femton klassiska kopplingsgrupper identifierats hos laxfiskarna (Johnson et al. 1987). Dessutom förekommer hos laxfiskarna ett fenomen kallat "pseudolinkage" (Wright et al. 1983, Hollister et al. 1984). Fem sådana grupper av "pseudolinkage" har hittills beskrivits. Det manifesteras endast hos hanar och innefattar alltid duplicerade loci, samt antas bero på rester av tetrasomisk nedärvning (Wright et al. 1983).

Det har visats att både "pseudolinkage" och klassisk koppling av loci har bevarats lika hos olika arter av

familjen Salmonidae. Vår undersökning är i överensstämmelse med detta, då det tidigare visats att LDH-1* och ME-2* tillhör olika kopplingsgrupper (Johnson et al. 1987).

Den europeiska harren har den största kända kromosomuppsättningen hos laxfiskarna, 2n = 102, (Nygren et al. 1971, Severin 1979). Detta är ytterligare en faktor som minskar sannolikheten att finna klassiska kopplingsgrupper i en så här begränsad undersökning.

Sammanfattningsvis kan sägas att denna undersökning ger stöd för hypotesen att zymogrammen hos harr visar på enskilda loci för LDH-1*, ME-2* och ME-3* med två kodominanta alleler och enkel mendelsk nedärvning. Parvisa jämförelser tyder på att inget av dessa loci tillhör samma kopplingsgrupp, dvs är belägna på samma kromosom.

ERKÄNNANDEN

Vi vill rikta ett tack till personalen vid fiskenämden i Östersund, särskilt Lars Bergwall och Anders Dalén som genomförde fisket och medverkade vid avelsarbetet i Krokomb. Vi vill även tacka fiskevårdsföreningen i Hissmofors

Tabell 5. Analys av koppling mellan ME-2* och ME-3*, LDH-1* och ME-2* respektive LDH-1* och ME-3*. Symbolerna förklaras i texten.

Korsning	Föräldrar Kön		locus A		locus B		Avkomor		A A' A A' A A' A A' B B' B B' B B' B B'	A A' A A' A A' A A' B B' B B' B B' B B'	x ² L	r ^b	s. e.	N		
	nr	nr	ME-2*	ME-3*	AA	BB	AA	BB								
H.88-03	M 3	AA'	BB'				5	3	-	2	6	-	0.313	0.116	16	
	F 2	AA	BB								2.250					
H.88-11	M 11	AA'	BB'				16	15	-	(42)	(46)	-	0.487	0.057	76	
	F 6	AA	BB'								0.053					
H.88-16	M 16	AA'	BB'				26	(74)	23	26	(70)	30	-	0.467	0.049	105
	F 8	AA	BB								0.467					
LDH-1* ME-2*																
H.88-20	M 20	AA'	BB				22	(40)	27	17	(40)	15	-	0.605	0.055	81
	F 11	AA'	BB'								0.605					
H.88-21	M 21	AA	BB'				23	16	-	(35)	(45)	-	0.429	0.054	84	
	F 11	AA'	BB'								0.429					
LDH-1* ME-3*																
H.88-16	M 16	AA'	BB'				32	(63)	28	28	(62)	36	-	1.161	0.045	124
	F 8	AA'	BB								1.161					
H.88-20	M 20	AA'	BB				15	(36)	32	24	(44)	10	-	11.864 ¹⁾	0.051	81
	F 11	AA'	BB'								11.864 ¹⁾					
H.88-21	M 21	AA	BB'				20	27	-	(38)	(36)	-	0.451	0.052	91	
	F 11	AA'	BB'								0.451					

1) Signifikant vid en signifikansnivå av 0.05 (1 fg).

a) M=hane. Individ nr
F=hona. Individ nr

b) Fraktion av ickeparentala genotyper. Då kopplingsfasen inte är känd antas den största klassen (a₁ + a₄) eller (a₂ + a₃) representera föräldrarnas haplotyp.

för deras stöd. Till slut vill vi tacka personalen vid fiskeristyrelsens försöksstation i Kälarne för deras hjälp vid uppfödningen och skötseln av försöksbesättningarna och Johan Hammar som försökte bringa reda i den genetiska nomenklaturen.

Ett stort tack även till Börje Larsson för hjälp med fotokopior och synpunkter på manuskriptet.

Projektet har finansierats med medel från Fiskeristyrelsen och Skogs- och jordbrukets forskningsråd, SJFR.

LITTERATUR

- Aebersold, P.B., G.A. Winans, D.J. Teel, G.B. Milner & F.M. Utter. 1987. Manual for starch gel electrophoresis: A method for the detection of genetic variation. NOAA Technical Report NMFS 61.
- Allendorf, F.W. & G.H. Thorgaard. 1984. Tetraploidy and the evolution of salmonid fishes. p. 1-53. In *Evolutionary genetics of fishes*. Ed.: B. Turner. Plenum Press, New York.
- Allendorf, F.W., N. Mitchell, N. Ryman & G. Ståhl. 1977. Isozyme loci in brown trout (*Salmo trutta* L.): Detection and interpretation from population data. *Hereditas* 86:179-190.
- Allendorf, F.W., G. Ståhl & N. Ryman. 1984. Silencing of duplicate genes: A null allele polymorphism for lactate dehydrogenase in brown trout (*Salmo trutta*). *Mol. Biol. Evol.* 1:238-248.
- Bailey, G.S., H. Tsuyuki & A.C. Wilson. 1976. The number of genes for lactate dehydrogenase in salmonid fishes. *J. Fish. Res. Board Can.* 33: 760-767.
- Clayton, J.W. & D.N. Tretiak. 1972. Amine-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis. *J. Fish. Res. Board Can.* 29:1169-1172.
- Cross, T.F., R.D. Ward & A. Abreu-Grobois. 1979. Duplicate loci and allelic variation for mitochondrial malic enzyme in the Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Comp. Biochem. Physiol.* 62B:403-406.
- Darnall, D.W. & I.M. Klotz. 1975. Subunit composition of proteins: A table. *Arch. Biochem.* 166:651-682.
- Ferguson, A. 1980. *Biochemical systematics and evolution*. Blackie and Son Limited, Glasgow.
- Ferguson, A. 1989. Genetic differences among brown trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for the conservation and management of the species. *Freshw. Biol.* 21. (In press.)
- Fisher, S.E., J.B. Shaklee, S.D. Ferris & G.S. Whitt. 1980. Evolution of five multilocus isozyme systems in the chordates. *Genetica* 52:73-85.
- Haldane, J.B.S. 1933. The part played by recurrent mutation in evolution. *Amer. Nat.* 67:5-19.
- Hollister, A., K.R. Johnson & J.E. Wright Jr. 1984. Linkage associations in hybridized *Salvelinus* genomes. *J. Hered.* 75:253-259.
- Holmes, R.S. 1972. Evolution of lactate dehydrogenase genes. *FEBS Lett.* 28:51-55.
- Jansson, H., T. Öst & O. Ring. 1988. Populationsgenetiska studier av harr. Institutionen för Genetik, Uppsala universitet. (Stencil.)
- Jansson, H., T. Öst & O. Ring. (In prep.) Genetic variation in European grayling (*Thymallus thymallus*): Description of isozyme loci and variability among populations from Sweden.
- Johnson, K.R., J.E. Wright Jr & B. May. 1987. Linkage relationships reflecting ancestral tetraploidy in salmonid fish. *Genetics* 116:579-591.
- Kartavtsev, Y.F. & A.M. Mamontov. 1983. Electrophoretic evaluation of protein variability and similarity of *Coregonus autumnalis*, two forms of whitefish (Coregonidae), and grayling (Thymallidae) from lake Baikal. *Genetika* 19:1895-1902.
- Klar, G.T. & C.B. Stalnaker. 1979. Electrophoretic variation in muscle lactate dehydrogenase in Snake Valley cutthroat trout. *Comp. Biochem. Physiol.* 64B:391-394.
- Li, S.S-L., W.M. Fitch, Y-C.E. Pan & F.S. Sharief. 1983. Evolutionary relationships of vertebrate lactate dehydrogenase isozymes A4 (muscle), B4 (heart), and C4 (testis). *J. Biol. Chem.* 258:7029-7032.
- Li, W.H. 1980. Rate of gene silencing at duplicate loci: a theoretical study and interpretation of data from tetraploid fishes. *Genetics* 95:237-258.

- Lynch, J.C. & E.R. Vyse. 1979. Genetic variability and divergence in grayling (*Thymallus arcticus*). *Genetics* 92:263-278.
- Markert, C.L., J.B. Shaklee & G.S. Whitt. 1975. Evolution of a gene. *Science* 189:102-114.
- Massaro, E.J. 1973. Tissue distribution and properties of the lactate and malate dehydrogenase isozymes of the grayling *Thymallus arcticus* (Pallas). *J. Exp. Zool.* 186:151-158.
- Mather, K. 1947. *Statistical analysis in biology*. Methuen & Co., London.
- Mather, K. 1951. The measurement of linkage in heredity. Methuen & Co., London.
- May, B. 1980. The salmonid genome. Ph.D. Thesis, Pennsylvania State Univ., Pennsylvania, USA.
- May, B., J.E. Wright & M. Stoneking. 1979. Joint segregation of biochemical loci in Salmonidae: Results from experiments with *Salvelinus* and review of the literature on other species. *J. Fish. Res. Board Can.* 36:1114-1128.
- May, B., M. Stoneking & J.E. Wright Jr. 1980. Joint segregation of biochemical loci in Salmonidae. II. Linkage associations from a hybridized *Salvelinus* genome. *Genetics* 95:707-726.
- Nygren, A., B. Nilsson & M. Jahnke. 1971. Cytological studies in *Thymallus thymallus* and *Coregonus albula*. *Hereditas* 67:269-274.
- Ohno, S., U. Wolf & N.B. Atkin. 1968. Evolution from fish to mammals by gene duplication. *Hereditas* 59:169-187.
- Ohno, S. 1970. *Evolution by gene duplication*. Springer Verlag, New York.
- Rehse, P.H. & W.S. Davidson. 1986. Evolutionary relationship of a fish C type lactate dehydrogenase to other vertebrate lactate dehydrogenase isozymes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43:1045-1051.
- Ridgway, G.J.S., S.W. Sherburne & R.D. Lewis, R.D. 1970. Polymorphisms in the esterases of Atlantic herring. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 99:147-151.
- Severin, S.O. 1979. The karyotype of the European grayling, *Thymallus thymallus*. *J. Ichthyol.* 19:44-48
- Shaklee, J.B., F.W. Allendorf, D.C. Morizot & G.S. Whitt. 1989. Genetic nomenclature for protein-coding loci in fish: Proposed guidelines. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 118:218-227.
- Stoneking, M., B. May & J.E. Wright Jr. 1979. Genetic variation, inheritance, and quaternary structure of malic enzyme in brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Biochem. Genet.* 17:599-619.
- Ståhl, G. 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon. p. 121-140. *In Population genetics & fishery management*. Eds: N. Ryman & F. Utter. Univ. of Washington Press.
- Svärdson, G. 1945. Chromosome studies on Salmonidae. *Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm* 23. 151 p.
- Taggart, J.B. & A. Ferguson. 1984. Allozyme variation in the brown trout (*Salmo trutta* L.): Single locus and joint segregation inheritance studies. *Heredity* 53:339-359.
- Utter, F.M., F.W. Allendorf & H.O. Hodgins. 1973. Genetic variability and relationships in pacific salmon and related trout based on protein variations. *Syst. Zool.* 22:257-270.
- Utter, F.M., H.O. Hodgins & F.W. Allendorf. 1974. Biochemical genetic studies of fishes: Potentials and limitations. p. 213-238. *In Biochemical and biophysical perspectives in marine biology*. Vol. 1. Eds: D.C. Malins & J.R. Sargent. Acad. Press, New York.
- Utter, F.M., P. Aebersold & G. Winans. 1987. Interpreting genetic variation detected by electrophoresis. p. 21-45. *In Population genetics & fishery management*. Eds: N. Ryman & F. Utter. Univ. of Washington Press.
- Vuorinen, J. 1984. Duplicate loci for supernatant and mitochondrial malic enzymes in vendace, *Coregonus albula* (L.). *Comp. Biochem. Physiol.* 78B: 63-66.
- Whitt, G.S., J.B. Shaklee & C.L. Markert. 1975. Evolution of the lactate dehydrogenase isozymes of fishes. p. 381-400. *In Isozymes*. Vol 4. Ed.: C.L. Markert. Acad. Press, New York.

Wright, J.E., J.R. Heckman & L.A. Atherton. 1975. Genetic and developmental analyses of LDH isozymes in trout. p. 375-401. In *Isozymes*. Vol. 3. Ed.: C.L. Markert. Acad. Press, New York.

Wright, J.E., K. Johnson, A. Hollister & B. May. 1983. Meiotic models to explain classical linkage, pseudo-linkage, and chromosome pairing in tetraploid derivative salmonid genomes. p. 239-260. In *Isozymes: Current topics in biological and medical research*. Vol. 10. Genetics and evolution. Eds: M.C. Rattazzi, J.G Scandalios & G.S. Whitt.

ENGLISH SUMMARY: STUDIES ON THE INHERITANCE OF VARIABLE LOCI IN GRAYLING (*THYMALLUS THYMALLUS*)

Electrophoretic analysis of parents and progeny from twelve matings support the concept of simple Mendelian inheritance of two codominant alleles at the *LDH-1**, *ME-2** and *ME-3** loci in European grayling (*Thymallus thymallus* L.). Pairwise comparisons of the same three loci revealed no evidence of joint segregation. Fish of the family Salmonidae generally express two *LDH-A** loci in white muscle, while in this study it is shown that in the European grayling only one *LDH-A** locus is expressed in white muscle.

Selektion vid laxfiskars naturliga fortplantning och under odlingsförhållanden

Lars Norman

Laxforskningsinstitutet
810 70 ÄLVKARLEBY

INLEDNING

Artificiell uppfödning av fiskar för vidare utplantering i naturliga miljöer med målsättningen att bevara populationers genetiska sammansättning medför i stort två kategorier av risker för oönskade ärftliga förändringar. Den ena kategorin innefattar genetiska förändringar orsakade av att ett för litet antal föräldrar används i avelsarbetet med inavel och genetisk drift som följd. Problemområdet har uppmärksamats vid ett flertal tillfällen och rekommendationer avseende föräldrapopulationens storlek för att optimera den effektiva populationen (N_e) har presenterats i många arbeten (Ryman & Ståhl 1980, Nyman et al. 1982, Cross & King 1983, Nyman & Norman 1987, Ring & Hanell 1987, Ryman & Utter (eds.) 1987, Nyman (ed.) 1988).

Den andra kategorin rör de ändrade selektionsförhållanden som kommer att påverka fiskarna vid odling, dvs frånvaron av ett naturligt urval. Onaturliga selektionsförhållanden under odlingsfasen kan erhållas dels som en direkt effekt av odlingsmiljön (täta besättningar, artificiell föda, avsaknad av predation etc), dels som effekter av hanteringen av fisken, tex sorteringar, förfarandet vid avelsurvalet samt metodiken vid utsättningar.

Risken för förändringar av den genetiska konstitutionen hos fiskpopulationer orsakade av onaturliga selektionsförhållanden vid odling har uppmärksamats i ett flertal arbeten, men utan att någon mer övergripande analys presenterats (Rasmuson 1968, Ryman & Ståhl 1980, Saunders & Bailey

1980, Johansson 1981, Nyman et al. 1982, Cross & King 1983, Leider et al. 1986, Nyman & Norman 1987, 1988, Ryman & Utter (eds.) 1987, Nyman (ed.) 1988). Rapporter baserade på direkta undersökningar inom området är dessutom synnerligen sparsamma, och de undersökningar som genomförts uppfyller oftast inte de krav som bör ställas vid en strikt utvärdering, t ex vad avser möjligheten att skilja inavels-effekter från effekter av odlingsselektion (Vincent 1960, Moyle 1969, Flick & Webster 1976).

Det är av stor betydelse för fiskevården att en ingående granskning genomförs av det artificiella urvalets inverkan. Som exempel kan nämnas möjligheterna att anpassa odlingstekniken till ett biologiskt acceptabelt förfarande, bedömandet av odlade fiskpopulationers lämplighet som utsättningsmaterial i naturliga miljöer, samt den allmänna kunskapen om odlingsmiljön som genbank. Inte minst för bevarandet av de svenska laxfiskbeståndens genetiska resurser är frågan av stort intresse mot bakgrund av att dessa bestånd är föremål för en allt mer omfattande odlingsverksamhet (Anon 1987a, b, Karlström 1988).

Det är givetvis inte möjligt att ange samtliga tänkbara effekter av ändrade selektionsförhållanden vid odling. Ej heller kan direkta försök ge en fullständig information om vad som sker vid frånvaron av naturlig selektion, bl a beroende på att populationerna endast berörts av ett fåtal generationer av artificiell uppfödning. Om man koncentrerar sig på fiskarnas "bas-egenskaper", dvs de egenskaper och

karaktärer som är utmärkande för arterna, kan dock en detaljerad granskning genomföras så långt det är möjligt utifrån givna förutsättningar. Målsättningen med detta arbete är att ge en övergripande bild av problemområdet utifrån denna infallsvinkel, samt att presentera underlagsmaterial för de undersökningar som kan vara av intresse för att komplettera bilden. Rapporten har begränsats till en studie av de inom svensk fiskodling vanligast förekommande arterna av inhemska salmonider, lax (*Salmo salar*) och öring (*Salmo trutta*), men har generell anknytning även till flertalet övriga laxfiskarter. Materialet diskuteras i ett försök att beskriva de selektiva krafter som kan komma att påverka laxfiskpopulationer vid odling. Dessutom berörs forskningens roll för en berikad kunskap inom området, med tyngdpunkten lagd vid ett planerat samarbetsprojekt mellan Laxforskningsinstitutet och Sötvattenslaboratoriet rörande populationsstudier i ett naturligt vattendrag. Slutligen tas genbanksbegreppet upp i relation till artificiell uppfödning av laxfiskar, tillsammans med ett antal förslag som utgör försök att finna infallsvinklar inom fiskevärden för att reducera oönskade genetiska effekter av odling.

FÖRÄLDRAPOPULATIONEN

Lokala populationer

Det föreligger en väl dokumenterad tendens hos salmonider att bilda genetiskt specifika, ekologiskt specialiserade populationer. Undersökningar av populationsstrukturen hos laxbestånd i naturliga vattendrag visar ett flertal exempel på en inte bara älvvis utan även lokalt uppdelad separation i genetiskt skilda bestånd inom samma älv eller avrinningsområde (Ståhl 1981, 1983, Anon. 1984b, Heggberget et al. 1986, Kallio 1986, Kallio & Pruuki 1986, Ståhl & Ryman 1987).

Öringen visar stor ekologisk plasticitet och även denna art förekommer i lokalt anpassade varianter. I vissa fall har också här genetiskt skilda populationer dokumenterats inom mycket

begränsade områden (Ryman & Ståhl 1981, Svärdson & Fagerström 1982, Ståhl & Ryman 1987).

Vid en övergång till artificiell uppfödning uppstår i det praktiska avelsarbetet betydande svårigheter att undvika utslagning av dessa lokala bestånds genetiska särart. Så utgör t ex de kompensationsodlade svenska laxstammarna sannolikt en blandning av flera inomälvspopulationer (Ståhl 1983, Nyman & Norman 1987).

Lekvandringen

Den naturliga lekvandringperioden hos både lax och öring spänner ofta över ett brett tidsintervall och kan ha sin början flera månader före själva leken. Förhållandet är särskilt markant hos laxen (Alm 1934, Anon. 1984b) men även hos vissa öringbestånd föreligger stor flexibilitet (Svärdson 1966).

Spännvidden för lekvandringens periodens längd kan i en del vattendrag delvis avspegla lokala populationers anpassning till lekplatsens läge, med tidigt uppsteg för individer med lekplatser långt upp i vattendraget. Studier av bestånd med begränsad geografisk utbredning visar dock att även här förekommer en markant spridning i tid (Alm 1934, Svärdson 1966, Edman 1983).

För att inte riskera oönskade selektiva effekter som kan inverka på beståndens populationsstruktur och ekologiska karaktärsdrag, t ex vad avser tiden för uppvandring samt föräldrapopulationernas storleks- och ålderssammansättning, krävs att avelsfisket täcker hela den naturliga lekvandringperioden (Nyman & Norman 1987). Förhållandet understryks av undersökningar av laxpopulationer som visar att åldern för könsmognad är kopplad till en genetisk komponent (Rasmuson 1983, 1986, Kallio & Pruuki 1986). En fraktionsvis fångst av föräldradjuren som t ex utesluter den tidigt stigande laxen, dvs vanligen individer med sen könsmognad, många havsår och hög medelvikt, kan mot denna bakgrund ge förskjutningar mot populationer som i ökad utsträckning kommer att innefatta tidigt könsmogna fiskar med få havsår och ett sent uppsteg för lek.

Lekperioden

Tiden för lekmognad och lek fördelar sig vanligen över ett antal höstveckor hos både lax och öring. De båda arternas lekperioder överlappar normalt delvis i de vattendrag där fiskarna samexisterar. För att motverka selektivt betingade effekter som minskar lekperiodens spännvidd och även riskerar att reducera populationernas genetiska variation, bör avelsmaterial tas från hela lekmognadsperioden. Projekt med den direkta målsättningen att genom ett riktat urval ändra tiden för lekmognad visar att förändringar av lekperioden kan ske snabbt. Så erhöll t ex Siitonen & Gall (1989) en effekt av i medeltal sju dagars förskjutning per generation (medeldatum för lekmognad) över sex generationer av selektion hos regnbåge (*Salmo gairdneri*). Målsättningen i detta projekt var att tidigarelägga lekmognadsperioden hos en population.

Lekpopulationen

Under den genetiska stafett som kallas evolution har laxens och öringens livscykel kommit att innefatta ett flertal faser och livsstrategier, vilket bl a uttrycks i stor spännvidd för ålder vid smoltifiering och könsmognad. Hos t ex Östersjöloxen sker, eller har skett vad avser odlade bestånd (smoltifieringen förskjuts mot lägre ålder), smoltifieringen vanligtvis vid två till fyra års ålder inom respektive population (Alm 1934, Österdahl 1969, Christensen & Larsson 1979, Nyman & Norman 1988). Hanarna kan nå könsmognad och delta vid leken redan under sötvattensfasen (Österdahl 1969, Christensen & Larsson 1979). Antalet havsår varierar vanligen från 1-4 innan återvandringen sker för lek. En viss andel av laxarna kan dessutom upprepa havsvistelsen och leka mer än en gång (Alm 1934, Christensen & Larsson 1979, Anon. 1984b). Dessa faktorer medför att lekpopulationen normalt innefattar individer från ett flertal årsklasser, samt att fiskar från en viss årsklass förekommer vid leken under många år och i olika storleks- och ålderskategorier. Sammantaget ger denna mångformighet ekologisk plasticitet och optimala reproduktionsförutsättningar.

Dessa förhållanden överensstämmer i stort med andra populationer av Atlantisk lax, och även med vandrande bestånd av öring, om man bortser ifrån att tidigt köns mogna öringhanar i vissa stammar dokumenterats som stationära i det rinnande vattnet (Bohlin et al. 1986, Dellefors & Faremo 1988). För helt stationära öringbestånd blir variationsgraden mindre markant (Alm 1939, Näslund 1987).

Det är uppenbart att vid varje fiskevårdsinsats som är förknippad med odling och intentioner att bevara lax- och öringpopulationers genetiska sammansättning måste beståndens mångformighet beaktas vid avelsförfarandet. Att i avelsarbetet utesluta vissa kategorier av fiskar, t ex via selektion av stora estetiskt tilltalande individer, medför risken att populationsstrukturen förändras och att den genetiska variabiliteten minskar. För att i största möjliga utsträckning motverka dessa effekter rekommenderas ett slumpmässigt urval och slumpmässig korsning av avelsdjuren i flertalet arbeten som berör bevarandegenetik hos fiskar (Ryman & Ståhl 1980, Nyman et al. 1982, Nyman 1986, Allendorf & Ryman 1987, Nyman & Norman 1987).

Mot bakgrund av att konkurrensförhållandet och reproduktionsframgången vid naturlig lek hos olika ålders-, storleks- och köns mognadskategorier av lax och öring inte är fullständigt klarlagd, kan rekommendationerna till viss del komma att modifieras genom ökad kunskap i framtiden.

Homing

Trots att en viss felvandring och därmed ett visst genflöde från främmande populationer sannolikt berör flertalet lax- och öringbestånd som en naturlig komponent, syns detta inte radera ut den genetiskt och ekologiskt specifika populationsstrukturen. Naturlig felvandring och inkorsning av främmande gener i de aktuella nivåerna utgör här förmodligen en fördel som buffert mot inavel och med ökad ekologisk plasticitet som följd (Nyman & Norman 1987, Heggberget et al. 1988).

Det kan inte uteslutas att genomslagskraften hos främmande genmaterial blir en annan vid artificiell uppfödning.

Medan selektionstrycket i naturliga biotoper favoriserar individer med genuppsättningar som anpassats till den aktuella miljön så blir de selektiva krafterna sannolikt av en annan art vid odling. Här uppkommer annorlunda selektionsförhållanden både för felvandrare och individer från den lokala populationen. Dessa ändrade selektionsförhållanden blir märkbara både vid hanteringen av avelsmaterialet och vid den artificiella uppfödningen. Förhållandet kan dels påverka homingbeteendet i sig med en försvagande effekt inom populationen, dels den populations-specifika gensammansättningen i stort och därtill kopplade ekologiska karaktärsdrag.

En annan aspekt vad avser homing och oönskade selektiva effekter vid odling utgör risken för försvagad selektion om föräldramaterialet fångas långt från populationens leklokaler. Situationen uppstår t ex vid kompensationsodling av lax och öring i utbyggda vattendrag i de fall avelsfisket sker i vattendragens nedre partier. Kopplingen mellan homing och en genetisk komponent har dokumenterats vid ett antal tillfällen hos salmonider (Svärdson & Fagerström 1982, Rasmuson 1983).

Leken

Laxens och öringens lek sker normalt i specifika biotoper i det strömmande vattnet vad avser bottensubstrat, vattenhastighet, djup etc. Själva lekakten innefattar en serie speciella beteenden och ett flertal förutsättningar måste uppfyllas innan fiskarna kan nå reproduktiv framgång. Bland annat vad avser val av lekbiotop samt konkurrens med andra individer om lekpartner samt tillgängligt utrymme sker sannolikt en selektiv inverkan med plus- och minusvarianter inom populationen (Carlsson 1957, Anon. 1984b).

Vid artificiell uppfödning sker urvalet av avelsdjur utan att någon prestandabedömning är möjlig vad avser fiskarnas reproduktiva kapacitet vid naturlig lek. Risken uppstår därvid att en försvagad selektion sker som "släpper igenom" även de individer och

genotyper som skulle varit mindre lyckosamma under naturliga förhållanden.

Undersökningar av reproduktiv framgång och lekbeteende hos fiskar från odlade populationer av lax och öring eller andra salmonider har sannolikt inte genomförts mer ingående, men borde kunna ske dels via akvarieobservationer, dels genom direkta försök i naturliga vattendrag.

ODLINGSFASEN

Allmänt

En övergång till artificiell uppfödning i tråg och dammar innebär drastiska förändringar av fiskarnas livsbetingelser, och förmodligen även många av de selektiva processer som verkar inom populationerna under naturliga förhållanden. Direkt uppenbar är den minskade mortalitet som uppstår i den skyddade odlingsmiljön, med t ex nivåer kring 50-60 procents överlevnad under perioden rom-smolt vid odling av lax, vilket kan jämföras med värden kring två procent i naturliga biotoper (Rasmuson 1968, Johansson 1981, Ackefors et al. 1989). En ökad överlevnad kan därigenom ske av individer och genotyper med mindre väl utvecklad anpassningsförmåga till den naturliga miljön. Selektionsprocesser som verkar i ett direkt motsatsförhållande till det naturliga urvalet är även tänkbara i en situation där fiskarna hålls i en homogen miljö, utan naturliga fiender, i täta besättningar samt över huvud taget andra livsförutsättningar än vad som förekommer i naturliga biotoper.

Revirhävandet

Laxens och öringens livscykel innefattar normalt en territoriell fas i det rinnande vattnet från yngelstadiet och fram till tidpunkten för smoltifiering, eller för stationära öringbestånd även över vuxenstadiet (Kalleberg 1958, Svärdson 1966, Karlström 1977, Anon. 1984b). Konkurrens om optimala uppehållsplatser vad avser faktorer som födotillgång samt skydd för predatorer medför vanligen en hög täthetsberoende

dödlighet inom populationerna, varvid ett aggressivt beteende är en värdefull faktor för varje individs fitness. Det kan inte uteslutas att selektiva effekter vid odling medför förskjutningar mot populationer innefattande fiskar med ett mindre utpräglat revirhävande. Förhållandet kan ske dels via en allmänt ökad överlevnad av mindre aggressiva individer (försvagad selektion), dels genom att de starkt territoriella fiskarna t o m kan komma i underläge t ex via större stresspåverkan i odlingsmiljöns extrema besättningstätheter (felaktig selektion). Till detta kan läggas möjligheten av en försvagad selektion vid avelsurvalet, vid vilket den naturliga selektionen försvinner även för det revirhävande som äger rum vid leken. Dessa förhållanden har diskuterats av Nyman et al. (1982), Nyman (1986) samt Norman (1987).

Norman (1987) fann vid akvarieobservationer av revirhävandet hos ensamriga laxungar av vild (första generationen i odling) och odlad härstamning (4-5 generationer i odling under älvstadiet) att de vilda laxungarna visade ett signifikant starkare territoriellt beteende och i stor utsträckning konkurrerade ut de odlade fiskarna vid kampen om revir. Slutsatsen drogs därvid att artificiell uppfödning av lax till utvandringsskyddig storlek sannolikt selekterar fram individer med ett försvagat revirhävande inom ett fåtal generationers odling. Vincent (1960) studerade vilda (i odling för att likställa miljön) och odlade populationer av bäckröding (*Salvelinus fontinalis*) under experimentella förhållanden och fann att fiskarna av odlad härstamning uppehöll sig i den fria vattenmassan i större utsträckning än de vilda, vilket möjligen kan tolkas som att den odlade kategorin visade ett mindre utpräglat revirbeteende. Moyle (1969) gjorde liknande observationer av vilda och odlade bäckrödingpopulationer, men konstaterade dessutom att de odlade bäckrödingarna hade ett markantare revirhävande vid försök i akvarium (populationerna hölls isär). Det är svårt att bedöma värdet av de två senare undersökningarna (Vincent 1960, Moyle 1969) då några uppgifter rörande föräldrapopulationernas sammansättning inte föreligger,

vilket omöjliggör information avseende förekomsten av inavel, och denna faktors eventuella inverkan på fiskarnas beteende. Undersökningar i naturliga miljöer med målsättningen att studera revirhävandet hos fiskar från odlade populationer har sannolikt inte genomförts.

Antipredatorbeteendet

Fiskar kan vara predatorer men även bytesdjur. Under laxens och öringens tidiga livsstadier utgör predation i olika former en alltid närvarande risk, och denna faktor måste ses som en av de viktigaste selektiva krafterna i naturliga biotoper. Lax- och öringungarna uppträder huvudsakligen som två typer av byte, dels som enskilt exponerade individer under den territoriella fasen, dels som stimlevande under smoltutvandringen. En rad predatortyper medför en mångfasetterad hotbild under dessa delar av livscykelns (Christensen & Larsson 1979, Larsson 1983, Anon. 1984b).

I artificiella uppfödningseenheter sker normalt ingen predation, och det är tänkbart att en ökad överlevnad sker av individer med ett mindre väl utvecklat antipredatorbeteende. Ett starkt antipredatorbeteende kan även utgöra en direkt belastning för fiskarna i odlingsmiljön t ex via större påverkan av stress inom denna kategori. Selektiva effekter inom odlade lax- och öringpopulationer kan således ske i en riktning som premierar individer med en hög risknivå för mortalitet som bytesdjur i naturliga biotoper.

Vincent (1960) fann i den tidigare refererade undersökningen av vilda och odlade bäckrödingpopulationer att fiskarna med lång odlingshistorik uppvisade mindre utpräglade skrämnelreaktioner.

Biotopval

Lax- och öringungarnas och även den äldre stationära öringens val av uppehållsplatser i det rinnande vattnet är kopplat till förekomsten av föda och skydd som dominerande faktorer. Platsvalet varierar normalt i takt med

tillväxt och ökad storlek hos fiskarna i en förskjutning mot djupare och mer strömmande vatten, dessutom sker en anpassning till olika årstiders inverkan på vattentemperaturen. Uppehållsplatserna under vintern utgörs i regel av mindre energikrävande områden med svagare strömförhållanden än under sommaren. Klimatiska faktorer som nederbörd och därtill kopplad vattenföring, isläggning och issörpabildning, ställer höga krav på fiskarnas anpassningsförmåga i de naturliga strömbiotoperna (Karlström 1977, Anon. 1984b). Det är sannolikt att ett hårt selektionstryck råder inom lax- och öringpopulationerna, med en mycket stor avgång under tidiga livsstadier av individer och genotyper som är mindre väl anpassade till rådande miljöförhållanden.

I odlingen, med homogen miljö och statisk uppfödningsteknik, uppstår risken att individer överlever i ökad utsträckning som av någon anledning ej är optimala i relation till det naturliga vattendragets variabla miljötyper. En försvagad eller t o m felaktig selektion i förhållande till naturliga miljökrav kan därigenom uppstå, vilket ger en förskjutning mot populationer som är mindre väl anpassade till den ursprungliga livsmiljön (Nyman 1986). Flick & Webster (1976) erhöll en högre överlevnad hos vilda bäckrödingar (första generationen i odling) vid jämförande försök med odlade populationer i naturliga miljöer. Undersökningen innefattar dock inga data som kan klarlägga omfattningen av inavels effekter. Reisenbichler & McIntyre (1977) rapporterar liknande resultat utifrån samma förutsättningar vid försök med regnbåge (*Salmo gairdneri*).

Födoval

Laxens och öringens möjligheter att tillgodogöra sig tillgängliga näringsresurser i ett naturligt vattendrag är delvis kopplade till biotopvalet, men även till fiskarnas beteende och grad av anpassning vid den direkta fångsten av föda. Under naturliga förhållanden stiger fiskarna oftast snabbt upp från botten för att fånga förbidrivande födoobjekt i den fria vattenmassan,

därefter återtas den ursprungliga positionen. Födovalen består huvudsakligen av en mycket varierad driftfauna, men även luftinsekter, planktoniska kräftdjur, viss bottenfauna samt andra fiskar (Karlström 1977, Christensen & Larsson 1979, Anon. 1984b).

Det råder avsevärda skillnader mellan dessa förhållanden och den artificiella utfodringstekniken med torrfoder vid odling. Här sker en betydligt rikligare tilldelning, med relativt sett jämnt fördelade intervall, samt med födoobjekt som skiljer sig markant från naturliga födoorganismer (Ackefors & Eriksson 1982, Norman & Westlund 1986). Risken uppstår därvid att i likhet med vad som diskuterats i tidigare avsnitt, oönskade genetiska effekter uppstår inom de odlade populationerna, kopplade till en försvagad och möjligen även felaktig selektion. Den artificiella utfodrings teknikens eventuellt negativa inverkan vad avser fiskarnas anpassningsförmåga i naturliga biotoper har uppmärksamats av Nyman et al. (1982) samt Nyman (1986). Odlade lax- och öringungars och andra artificiellt uppfödda salmoniders födoekologi, beteendemönster i samband med fångst av födoorganismer, samt allmänna anpassningsförmåga till naturliga näringsresurser har sannolikt inte klarlagts mera ingående.

Inavel

Om föräldrapopulationen består av ett för litet antal individer vid fiskevårdsarbetet uppkommer två risker för oönskade genetiska effekter. Dels ökar möjligheten att slumpmässiga förändringar av genfrekvenserna sker med förlust av sällsynta alleler som följd (genetisk drift). Dels uppstår ökad sannolikhet för nära släktskapsparing och risker för utklyvning av vitalitetsnedsättande gener (inavelsdepression). Vitalitetsnedsättande gener kan ge ett flertal kroppsliga defekter, påverka fiskens tillväxt negativt, bidra till reproduktionsstörningar etc (Kincaid 1976, 1977, 1983, Gall 1987).

Inom naturliga populationer råder förmodligen ett massivt selektionstryck mot individer med defekter länkade till inavelsdepression, vilket håller denna faktor på en mycket låg nivå. I

den "mildare" odlingsmiljön, och även genom frånvaron av naturliga prestandakrav hos avelsmaterialet, föreligger risken att vissa oönskade effekter av inavel kan bestå och därigenom spridas inom populationerna.

UTSÄTTNINGSFASEN

Smoltprocessen

I naturbestånd av lax och öring vandrar individer av skilda åldrar ut ur vattendragen som smolt, en utvandring som normalt sker under en drygt månads-lång period på våren (Svärdson 1966, Österdahl 1969, Christensen & Larsson 1979, Bohlin et al. 1986, Nyman & Norman 1988). Även höstutvandring av smolt kan förekomma, vilket bl a konstaterats hos öringstammen i den jämtländska Dammån (Svärdson 1966). De naturliga populationernas växling mellan rinnande och stilla vatten kännetecknas således av en betydande tidsmässig spännvidd, dels vad avser varje årsklass spridning över år, dels vad beträffar utvandringstidpunkt inom respektive smoltifieringsperiod. Åldern vid smoltifiering är kopplad till en genetisk komponent (Saunders & Bailey 1980) och det kan inte uteslutas att även "valet" av tidpunkt för utvandring vid varje smoltifieringsperiod berörs av genetiska faktorer.

Det är av väsentlig populationsgenetisk betydelse att den odlingsverksamhet som bedrivs fram till smoltstadiet med lax- och öringbestånd, så långt som det är möjligt anpassas till förekomsten av ålders- och inomperiodsvariation vad avser smoltifieringen. Den artificiella uppfödningstekniken med bl a maximal födotillgång ger ofta en snabbare tillväxt hos fiskarna och en förskjutning mot lägre smoltålder. Spridningen över flera år kvarstår dock sannolikt i stor utsträckning inom populationerna. Nyman & Norman (1988) redovisar ingående de genetiska effekterna av åldersspridning vid en jämförelse med det förfarande som för närvarande vanligtvis förekommer bl a inom kompensationsodlingsverksamheten. Här sker utsättningarna oftast av tvååriga lax- och öringungar. Den föreslagna åtgärden ger bättre möj-

ligheter att bibehålla stammarnas naturliga populationsstruktur vad gäller ålder vid smoltifiering, genom att den mycket starka selektiva faktor som verkat i favör för tvååriga smolt försvinner. En annan aspekt är att förfarandet ger en ökad överlappning mellan årsklasser i föräldrapopulationen samt en ökad spännvidd i tiden för varje årsklass i lekbeståndet, vilket minskar riskerna för genetisk drift och inavel.

Ett utsättningsförfarande som så långt det är möjligt tillvaratar populationernas åldersspridning vid smoltifieringen är tänkbart via storlekssortering av fiskarna. En annan möjlig metod är att använda sig av uppfödningseenheter som är konstruerade så att smolten kan lämna dem medan övriga fiskar stannar kvar. Utvandringen kan t ex ske via ett bräddavlopp. Detta förfarande medger, utöver goda möjligheter att erhålla en optimal spridning över år, även en biologisk optimering av tiden för utvandring under respektive år. Utveckling och försök med denna teknik har påbörjats vid Laxforskningsinstitutet (Eriksson et al. 1988).

DISKUSSION

Selektion vid naturlig fortplantning och under odlingsförhållanden

I detta arbete har visats en mångfasetterad bild vad avser risken för oönskade genetiska effekter vid odling av laxfiskar. Två selektiva krafter kan urskiljas som verkar i en annan riktning än det naturliga urvalet. Den ena faktorn utgörs av en försvagad selektion som dels uttrycker sig i en markant ökad överlevnad, dels i frånvaron av naturliga prestandakrav i vissa sammanhang t ex vad avser fiskarnas beteende vid leken. En direkt "felaktig" selektion kan dessutom erhållas av ett antal faktorer som mer eller mindre står i motsatsförhållande till ett naturligt selektionstryck. Som exempel kan här nämnas de extrema fisktätheter som blir en nödvändighet i odlingsmiljön, dvs ett förhållande som helt skiljer sig från den territoriellt anpassade populationsstruktur som normalt förekommer hos laxfiskar i rinnande vatten.

Onaturliga selektionsförhållanden kan uppstå som en direkt effekt av odlingsmiljön men även vid hanteringen av fisken. Risker kopplade till hanteringen av fisken kan i vissa fall justeras till ett biologiskt acceptabelt förfarande bara problemen identifieras. Detta gäller t ex för vissa moment vid aveln samt metodiken vid utsättningar. Att undvika effekter som är direkt förknippade med odlingsmiljön möter mera generellt betydande svårigheter.

Vissa förändringar av genotyper och därtill länkade karaktärer och egenskaper kan visa sig i de flesta sammanhang medan andra maskeras och kommer till uttryck först under speciella förutsättningar. Exempel på det förstnämnda utgör ett försämrat homing-beteende, vilket blir uppenbart i flertalet tänkbara situationer i naturliga miljöer. Som exempel på egenskaper som maskeras under vissa förhållanden kan tas revirhävandet och antipredatorbeteendet hos fiskar i de kompensationsodlade lax- och öringstammarna. Dessa fiskars prestanda under de inledande stadierna av livscykeln i naturliga vattendrag förblir okända så länge populationerna upprätthålls via odling.

Tiden under vilken en fiskpopulation hålls i odling, antingen mätt som den tid varje årsklass odlas, eller som antalet generationer, är troligen av stor betydelse för flertalet av de selektiva krafternas inverkan. Förstärkningsutsättningar och nyintroduktioner som endast kräver kortare odlingsinverkan är sannolikt förknippade med betydligt mindre risker än t ex kompensationsodling av lax och öring varvid oönskade genetiska effekter kan ackumuleras oavbrutet. Ett helt slutet odlingsförfarande, dvs där fiskarna hålls i odlingsmiljön under hela livscykeln och över flera generationer, utgör extremen när det gäller risknivå och hör till ovanligheterna inom svensk fiskodling. Det bör dock betonas att även vid den till synes mildaste graden av odlingspåverkan, t ex förstärkningsutsättningar, kan i vissa fall betydande risker förekomma t ex vad avser möjligheten av sammanblandning av genetiskt specifika lokala populationer av samma art.

Forsknings förutsättningar

Bristen på direkta undersökningar inom det aktuella området framstår som ett ständigt återkommande tema i denna rapport. För att komplettera den teoretiska bilden kan i stort två förfaringsätt urskiljas; dels att med biokemisk-genetisk metodik (elektrofores) studera den genetiska sammansättningen och variationen hos populationerna (Utter et al. 1987), dels att via direkta studier av fiskarnas egenskaper och karaktärer klarlägga eventuella förändringar. Ingen av metoderna är så heltäckande att den utesluter den andra. Elektrofores ger uppgifter om populationernas genetiska sammansättning via studier av allel- och genotypfrekvenser utan att erhållna data kan kopplas till specifika egenskaper och karaktärer. Omvänt ger egenskapsstudier och undersökningar av ekologiska karaktärsdrag inte den övergripande bild av populationernas genetiska status som är möjlig med elektrofores. Vid Laxforskningsinstitutet och Sötvattenslaboratoriet har omfattande forskningsprogram nyligen påbörjats som innefattar bägge komponenterna (Norman 1987, Anon. 1987b, Anon. 1988a, b). Dessa projekt har som målsättning att ge en bild av odlingens effekter i tid och rum utifrån ett flertal infallsvinklar. Bland annat kommer de förhoppningsvis att möjliggöra en prestandabedömning av olika kategorier av odlad fisk vad avser materialets lämplighet för utsättning i naturliga miljöer.

I ett delprojekt, och som en fortsättning av de av Norman (1985, 1986, 1987) påbörjade jämförande undersökningarna av egenskaper och karaktärsdrag hos vilda och kompensationsodlade laxpopulationer, planeras försök i ett mindre vattendrag med för laxen och öringen naturlig art- och biotopsammansättning. Projektet avses att ha sin början år 1990 och genomföras i samarbete mellan Laxforskningsinstitutet och Sötvattenslaboratoriet. Inom ramen för detta arbete planeras även försök med vilda och kompensationsodlade öringstammar. Målsättningen är att mer i detalj klarlägga om, och i så fall i vilken utsträckning, vissa av laxens och

den "mildare" odlingsmiljön, och även genom frånvaron av naturliga prestandakrav hos avelsmaterialet, föreligger risken att vissa oönskade effekter av inavel kan bestå och därigenom spridas inom populationerna.

UTSÄTTNINGSFASEN

Smoltprocessen

I naturbestånd av lax och öring vandrar individer av skilda åldrar ut ur vattendragen som smolt, en utvandring som normalt sker under en drygt månads-lång period på våren (Svärdson 1966, Österdahl 1969, Christensen & Larsson 1979, Bohlin et al. 1986, Nyman & Norman 1988). Även höstutvandring av smolt kan förekomma, vilket bl a konstaterats hos öringstammen i den jämtländska Dammån (Svärdson 1966). De naturliga populationernas växling mellan rinnande och stilla vatten kännetecknas således av en betydande tidsmässig spännvidd, dels vad avser varje årsklass spridning över år, dels vad beträffar utvandringstidpunkt inom respektive smoltifieringsperiod. Åldern vid smoltifiering är kopplad till en genetisk komponent (Saunders & Bailey 1980) och det kan inte uteslutas att även "valet" av tidpunkt för utvandring vid varje smoltifieringsperiod berörs av genetiska faktorer.

Det är av väsentlig populationsgenetisk betydelse att den odlingsverksamhet som bedrivs fram till smoltstadiet med lax- och öringbestånd, så långt som det är möjligt anpassas till förekomsten av ålders- och inomperiodsvariation vad avser smoltifieringen. Den artificiella uppfödningstekniken med bl a maximal födotillgång ger ofta en snabbare tillväxt hos fiskarna och en förskjutning mot lägre smoltålder. Spridningen över flera år kvarstår dock sannolikt i stor utsträckning inom populationerna. Nyman & Norman (1988) redovisar ingående de genetiska effekterna av åldersspridning vid en jämförelse med det förfarande som för närvarande vanligtvis förekommer bl a inom kompensationsodlingsverksamheten. Här sker utsättningarna oftast av tvååriga lax- och öringungar. Den föreslagna åtgärden ger bättre möj-

ligheter att bibehålla stammarnas naturliga populationsstruktur vad gäller ålder vid smoltifiering, genom att den mycket starka selektiva faktor som verkat i favör för tvååriga smolt försvinner. En annan aspekt är att förfarandet ger en ökad överlappning mellan årsklasser i föräldrapopulationen samt en ökad spännvidd i tiden för varje årsklass i lekbeståndet, vilket minskar riskerna för genetisk drift och inavel.

Ett utsättningsförfarande som så långt det är möjligt tillvaratar populationernas åldersspridning vid smoltifieringen är tänkbart via storlekssortering av fiskarna. En annan möjlig metod är att använda sig av uppfödningseenheter som är konstruerade så att smolten kan lämna dem medan övriga fiskar stannar kvar. Utvandringen kan t ex ske via ett bräddavlopp. Detta förfarande medger, utöver goda möjligheter att erhålla en optimal spridning över år, även en biologisk optimering av tiden för utvandring under respektive år. Utveckling och försök med denna teknik har påbörjats vid Laxforskningsinstitutet (Eriksson et al. 1988).

DISKUSSION

Selektion vid naturlig fortplantning och under odlingsförhållanden

I detta arbete har visats en mångfasetterad bild vad avser risken för oönskade genetiska effekter vid odling av laxfiskar. Två selektiva krafter kan urskiljas som verkar i en annan riktning än det naturliga urvalet. Den ena faktorn utgörs av en försvagad selektion som dels uttrycker sig i en markant ökad överlevnad, dels i frånvaron av naturliga prestandakrav i vissa sammanhang t ex vad avser fiskarnas beteende vid leken. En direkt "felaktig" selektion kan dessutom erhållas av ett antal faktorer som mer eller mindre står i motsatsförhållande till ett naturligt selektionstryck. Som exempel kan här nämnas de extrema fisktätheter som blir en nödvändighet i odlingsmiljön, dvs ett förhållande som helt skiljer sig från den territoriellt anpassade populationsstruktur som normalt förekommer hos laxfiskar i rinnande vatten.

Onaturliga selektionsförhållanden kan uppstå som en direkt effekt av odlingsmiljön men även vid hanteringen av fisken. Risker kopplade till hanteringen av fisken kan i vissa fall justeras till ett biologiskt acceptabelt förfarande bara problemen identifieras. Detta gäller t ex för vissa moment vid aveln samt metodiken vid utsättningar. Att undvika effekter som är direkt förknippade med odlingsmiljön möter mera generellt betydande svårigheter.

Vissa förändringar av genotyper och därtill länkade karaktärer och egenskaper kan visa sig i de flesta sammanhang medan andra maskeras och kommer till uttryck först under speciella förutsättningar. Exempel på det förstnämnda utgör ett försämrat homing-beteende, vilket blir uppenbart i flertalet tänkbara situationer i naturliga miljöer. Som exempel på egenskaper som maskeras under vissa förhållanden kan tas revirhävandet och antipredatorbeteendet hos fiskar i de kompensationsodlade lax- och öringstammarna. Dessa fiskars prestanda under de inledande stadierna av livscykeln i naturliga vattendrag förblir okända så länge populationerna upprätthålls via odling.

Tiden under vilken en fiskpopulation hålls i odling, antingen mätt som den tid varje årsklass odlas, eller som antalet generationer, är troligen av stor betydelse för flertalet av de selektiva krafternas inverkan. Förstärkningsutsättningar och nyintroduktioner som endast kräver kortare odlingsinverkan är sannolikt förknippade med betydligt mindre risker än t ex kompensationsodling av lax och öring varvid oönskade genetiska effekter kan ackumuleras oavbrutet. Ett helt slutet odlingsförfarande, dvs där fiskarna hålls i odlingsmiljön under hela livscykeln och över flera generationer, utgör extremen när det gäller risknivå och hör till ovanligheterna inom svensk fiskodling. Det bör dock betonas att även vid den till synes mildaste graden av odlingspåverkan, t ex förstärkningsutsättningar, kan i vissa fall betydande risker förekomma t ex vad avser möjligheten av sammanblandning av genetiskt specifika lokala populationer av samma art.

Forskningens förutsättningar

Bristen på direkta undersökningar inom det aktuella området framstår som ett ständigt återkommande tema i denna rapport. För att komplettera den teoretiska bilden kan i stort två förfaringssätt urskiljas; dels att med biokemisk-genetisk metodik (elektrofores) studera den genetiska sammansättningen och variationen hos populationerna (Utter et al. 1987), dels att via direkta studier av fiskarnas egenskaper och karaktärer klarlägga eventuella förändringar. Ingen av metoderna är så heltäckande att den utesluter den andra. Elektrofores ger uppgifter om populationernas genetiska sammansättning via studier av allel- och genotypfrekvenser utan att erhållna data kan kopplas till specifika egenskaper och karaktärer. Omvänt ger egenskapsstudier och undersökningar av ekologiska karaktärsdrag inte den övergripande bild av populationernas genetiska status som är möjlig med elektrofores. Vid Laxforskningsinstitutet och Sötvattenslaboratoriet har omfattande forskningsprogram nyligen påbörjats som innefattar bägge komponenterna (Norman 1987, Anon. 1987b, Anon. 1988a, b). Dessa projekt har som målsättning att ge en bild av odlingens effekter i tid och rum utifrån ett flertal infallsvinklar. Bland annat kommer de förhoppningsvis att möjliggöra en prestandabedömning av olika kategorier av odlad fisk vad avser materialets lämplighet för utsättning i naturliga miljöer.

I ett delprojekt, och som en fortsättning av de av Norman (1985, 1986, 1987) påbörjade jämförande undersökningarna av egenskaper och karaktärsdrag hos vilda och kompensationsodlade laxpopulationer, planeras försök i ett mindre vattendrag med för laxen och öringen naturlig art- och biotopsammansättning. Projektet avses att ha sin början år 1990 och genomföras i samarbete mellan Laxforskningsinstitutet och Sötvattenslaboratoriet. Inom ramen för detta arbete planeras även försök med vilda och kompensationsodlade öringstammar. Målsättningen är att mer i detalj klarlägga om, och i så fall i vilken utsträckning, vissa av laxens och

öringens basegenskaper förändras genom ändrade selektionsförhållanden vid odling. Av intresse är bl a revirhävandet, antipredatorbeteendet, biotopval, födoval, samt därtill länkade faktorer som fiskarnas stationaritet, spridningsmönster, tillväxt och överlevnad. Försöken kommer förhoppningsvis att ge en bild av vad som sker fram till 5-6 generationer av odling under älvstadiet.

De svenska lax- och öringstammarna är mycket lämpliga för populationsstudier med den planerade inriktningen bl a av följande orsaker:

- ett flertal populationer (både vilda och odlade) kan användas, vilket medför att naturliga skillnader mellan olika bestånd inte behöver bli en felkälla.
- de odlade populationernas odlingshistorik vad avser antalet använda avelsdjur är väl dokumenterad. Hos flertalet av stammarna har ett så stort antal avelsfiskar använts, att man kan bortse från effekter av inavel och denna faktors eventuella inverkan på fiskarnas egenskaper.
- odlingstekniken och förfarandet i allmänhet inom kompensations odlingsverksamheten är väl kända redan från inledningsskedet. Ett förhållande av stor betydelse för förståelsen av vilka selektiva krafter som kan ha kommit att verka inom de odlade populationerna.
- ursprunglighet och eventuell inblandning av främmande populationer har undersökts hos de flesta av stammarna.

Fiskevård med populationsgenetiska hänsyn

Det har framförts tidigare (Anon. 1984 a, b) och understryks ytterligare via denna rapport, att endast i naturliga ekosystem och under trycket från den naturliga selektionen kan laxfiskpopulationernas genetiska sammansättning med säkerhet bibehållas. En fiskevårdspoli-

tik som är förknippad med intentioner att bevara bestånden av laxfiskar som långsiktiga naturresurser, måste hävda det absoluta behovet av ett antal naturliga så långt möjligt odlingsopåverkade populationer som genbanker. Populationerna måste givetvis även skyddas mot andra varianter av oönskad mänsklig inverkan och hotbilden är ofta mångfasetterad (Anon. 1984a, b, Hammar & Filipsson 1988, Johansson & Norman 1988, Nyman & Willner 1988). En spontan genetisk evolution kan endast ske under arternas växelspel i en naturlig miljö. Fiskevården bör bygga på en ekologisk budget där den genetiska variationen hos naturbestånd vägs in som den viktigaste posten.

All kraft måste givetvis även sättas in för att så långt möjligt motverka oönskade genetiska effekter hos de populationer där det är ofrånkomligt att olika former av odling sker eller kommer att ske. Rekommendationer rörande avelsmetodik och odlingsteknik med målsättningen att reducera effekter av inavel och onaturliga selektionsförhållanden bör tas med som huvudpunkter vid planeringen av fiskevårdsprogram. Rekommendationer och riktlinjer med särskild hänsyn till svenska förhållanden har tagits fram av Nyman (1986) och Nyman & Norman (1987, 1988). Här finns sannolikt utrymme för förfiningar i takt med en ökad kunskap bl a om de selektiva krafter som kan komma att verka i odlingsmiljön.

Generellt bör en strävan vara att ge den naturliga selektionen ett så stort spelrum som möjligt vid olika fiskevårdsinsatser där odlingsmoment är aktuella. Andra produktionsformer än de traditionella kan i vissa fall vara framkomliga vägar att reducera oönskade genetiska effekter. Naturdammar utgör ett alternativ i detta sammanhang (Steffner 1961, Arnemo 1975a, b). Denna produktionsform är närmast tänkbar dels för yngel och ungar under de inledande livsstadierna vilka därefter överförs till vidare uppfödning i traditionell odlingsmiljö (smoltodling), dels för direkt utsättning av denna kategori efter en kortare period i naturdamm t ex vid förstärkningsåtgärder och nyintroduktioner.

Stor restriktivitet bör över huvud taget iakttagas vad avser utsättningar av smolt och äldre kategorier av fiskar vid förstärkningsutsättningar och nyintroduktioner i naturliga biotoper (Nyman & Norman 1987). Om möjligt är massiva utsättningar av rom eller yngel att föredra vilket ger bättre anpassningsmöjligheter till den naturliga miljön. Metodiken vid framför allt storskaliga utsättningar av tidiga livsstadier hos salmonider kan sannolikt förfinas betydligt både rent tekniskt och biologiskt, och ges en anpassning till specifika biotoper och artkrav. En positiv trend föreligger för närvarande inom den svenska fiskevården i riktning mot det föreslagna förfarandet (Seppänen 1989).

Att via inplantering i naturliga miljöer etablera självreproducerande "tvillingbestånd" till populationer som är permanent hänvisade till odling kan i vissa fall utgöra en möjlig väg att reducera genetiska skadeeffekter (Nyman & Norman 1987). Som exempel kan tas de kompensationsodlade lax- och öringstammarna i utbyggda älvar. Nära dessa kan finnas vattendrag som i nuläget av olika anledningar inte hyser laxfiskpopulationer trots att de erbjuder goda biotoper. Om man bygger upp naturliga populationer i dessa vattendrag kan de senare användas för inkorsning i den odlade ursprungspopulationen, vilket dels motverkar effekterna av odlingsselektionen, dels kan öka den effektiva föräldrapopulationens storlek.

En i det närmaste outnyttjad möjlighet att undvika vägen över en odlingsfas, t ex vid nyintroduktioner, utgör förfarandet att hämta materialet direkt från naturliga populationer. Det är angeläget att detta alternativ uppmärksammas i ökad utsträckning. Som exempel kan nämnas den småskaliga fiskevården av stationära öringbestånd i mindre vattendrag. Här sker för närvarande ofta utsättningar av ett antal odlade populationer som nått en vid spridning inom landet. Andra alternativ kan ibland föreligga utan att utnyttjas, t ex lokala öringbestånd i mindre bäckar. Dessa bestånd är vanligen småvuxna pga begränsningar av föda och utrymme, klimatiska faktorer (källvat-

ten) etc. Om de överförs till lämpligare miljöer kan de dock visa en betydande tillväxtökning (Alm 1939, 1946, Svärdson 1966). Att t ex via elfiske avfiska dessa populationer för utsättning i små närbelägna vattendrag, som ett alternativ till helt främmande populationer, utgör en tänkbar väg att förbättra utfallet av en fiskevård-såtgärd. Därvid erhålls i dubbel bemärkelse en anpassning till lokala selektionsförhållanden, dessutom kan metoden även antas ge betydande positiva effekter på kostnadssidan. Den skisserade metodiken är av generellt intresse för vården av stationära öringbestånd i mindre vattendrag, men pilotförsök är nödvändiga innan förfarandet kan rekommenderas som en allmängiltig modell. Klarlägganden krävs bl a rörande hur bäckbestånden bör avfiskas, dvs vilket uttag som är möjligt över de år som kan bli aktuella för utsättning i mottagarvattendraget och hur detta kan ske för att minimera skador på donatorpopulationen. För att erhålla en fullständig bild av den föreslagna metodiken krävs även en detaljerad uppföljning av materialet efter utsättning. Faktorer av intresse är här tillväxt, överlevnad, reproduktiv framgång och stationaritet hos den utsatta fisken.

ERKÄNNANDEN

Ett stort tack till Lennart Nyman, Sötvattenslaboratoriet, samt Håkan Jansson och Curt Eriksson, Laxforskningsinstitutet, för värdefulla kommentarer rörande denna rapport.

LITTERATUR

- Ackefors, H. & L-O. Eriksson, 1982. Fiskodling och teknik - vattenbrukets tekniska möjligheter. Forskningsrådsnämnden, Rapp. 12. 92 p.
- Ackefors, H., N. Johansson & B. Wahlberg. 1989. The Swedish compensatory programme for salmon in the Baltic - an action plan with biological and economical implications. ICES 1989/EM-EM/No 8. 16 p.

- Allendorf, F.W. & N. Ryman. 1987. Genetic management of hatchery stocks. p. 141-159. In Population genetics and fishery management. Eds: N. Ryman & F. Utter. University of Washington Press, Seattle and London.
- Alm, G. 1934. Salmon in the Baltic presincts. Rapp.Cons.Explor.Mer 92. 63 p.
- Alm, G. 1939. Undersökningar över tillväxt m.m. hos olika laxörförmer. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 15. 93 p.
- Alm, G. 1946. Från de senaste årens försöksverksamhet på sötvattensfiskens område. Sportfiskaren 1:7-10.
- Anon. 1984a. Fiskeristyrelsen. Rapport Dnr 309-4433-82, 1984. Bevarande av de svenska fiskbeståndens genetiska resurser. 54 p.
- Anon. 1984b. Lax. En utredning beträffande förutsättningarna för det svenska laxfisket. DsJo 1984:5. 225 p.
- Anon. 1987a. Laxfond för Väneren. Ett utvecklings- och framtidsprojekt. Länsstyrelserna i Älvsborgs, Skaraborgs och Värmlands län. 253 p.
- Anon. 1987b. Laxforskningsinstitutets framtida inriktning och funktion. Rapp. 1987-06-25.
- Anon. 1988a. Laxforskningsinstitutet. Projektkatalog för verksamhetsperioden 1988-1990. Laxforsk.inst.Inf. (2). 55 p.
- Anon. 1988b. Scope of activities for the period 1986-87. Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (14). 24 p.
- Arnemo, R. 1975a. Limnological studies in Hyttödammen. The young salmon: its growth and food. Laxforsk.inst. Medd. (5). 86 p.
- Arnemo, R. 1975b. Limnological studies in Hyttödammen. Outlines of the ecosystem and its management. Laxforsk. inst.Medd. (8). 15 p.
- Bohlin, T., C. Dellefors & U. Faremo. 1986. Early sexual maturation of male sea trout and salmon - an evolutionary model and some practical implications. Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 63:17-25.
- Carlsson, G. 1957. Iakttagelser vid laxlek i försöksakvariet i Hölle 1956. Vandringsfiskutr.Medd. (3). 6 p.
- Christensen, O. & P-O. Larsson. 1979. Review of Baltic salmon research. ICES, Coop.Res.Rep. 89. 124 p.
- Cross, T.F. & J. King. 1983. Genetic effects of hatchery rearing in Atlantic salmon. Aquaculture 33:33-40.
- Dellefors, C. & U. Faremo. 1988. Early sexual maturation in males of wild sea trout, *Salmo trutta* L., inhibits smoltification. J.Fish.Biol. 33:741-749.
- Edman, G. 1983. Har förändring inträtt i fråga om tiden för det lekvandrande laxbeståndets ankomst till Hallands kust, och dess storlekssammansättning? Laxforsk.inst.Medd. (4). 4 p.
- Eriksson, C., L. Norman & G. Westlund. 1988. Ett pilotförsök att i odling utnyttja laxungars (*Salmo salar* L.) naturliga vandringsbeteende under smoltifiering. Laxforsk.inst.Inf. (3). 8 p.
- Flick, W.A. & D.A. Webster. 1976. Production of wild, domestic and interstrain hybrids of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in natural ponds. J.Fish.Res.Board Can. 33:1525-1539.
- Gall, G.A.E. 1987. Inbreeding. p. 47-87. In Population genetics and fishery management. Eds: N. Ryman & F. Utter. University of Washington Press, Seattle and London.
- Hammar, J. & O. Filipsson. 1988. Rödingen i Stora Rensjön: ett genbanks- och naturreservatobjekt. (English summary: The Arctic char in Lake Stora Rensjön: a primary gene bank for conservation in a natural reserve.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (13). 68 p.
- Heggberget, T.G., R.A. Lund, N. Ryman & G. Ståhl. 1986. Growth and genetic variation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from different sections of the River Alta, North Norway. Can.J.Fish. Aquat.Sci. 43:1828-1835.
- Heggberget, T.G., L.P. Hansen & T.F. Naesje. 1988. Within-river spawning migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can.J.Fish. Aquat.Sci. 45:1691-1698.
- Johansson, N., 1981. General problems in Atlantic salmon rearing in Sweden. Ecol.Bull. 34:75-83.

- Johansson, N. & L. Norman. 1988. Art-faktablad rörande lax, avsett för ny upplaga av boken Faunavård (red. I. Ahlén).
- Kalleberg, H. 1958. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.). Rep.Inst.Freshw.Res., Drottningholm 39:55-98.
- Kallio, I. 1986. Management and breeding schemes in salmon stocks in Finland. Rapp. utg. vid Symp. Fish Genetics and Breeding Schemes, Sunndalsöra, Norge, 25-26 augusti 1986. 7 p.
- Kallio, I. & V. Pruuki. 1986. The diversity and seasonal migration of salmon (*Salmo salar* L.) in the river Tornionjoki. EIFAC/FAO symposium on selection, hybridization and genetic engineering in aquaculture of fish and shellfish for consumption and stocking. Bordeaux, France, 27-30 May, 1986. 11 p.
- Karlström, Ö. 1977. Biotopval och besättningstäthet hos lax- och öringungar i svenska vattendrag. (English summary: Habitat selection and population densities of salmon and trout parr in Swedish rivers.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (6). 72 p.
- Karlström, Ö. 1988. Kukkola avelslaxstation. Rapport från Fiskeristyrelsens utredningskontor i Luleå. 3 p.
- Kincaid, H.L. 1976. Inbreeding in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J.Fish.Res.Board Can. 33:2420-2426.
- Kincaid, H.L. 1977. Rotational line crossing: an approach to the reduction of inbreeding accumulation in trout brood stocks. Prog. Fish.Cult. 39:179-181.
- Kincaid, H.L. 1983. Inbreeding in fish populations used for aquaculture. Aquaculture 33:215-227.
- Larsson, P-O. 1983. Some characteristics of the Baltic salmon (*Salmo salar* L.) population. Individual growth, exploitation pattern and total mortality, from the smolt stage, as revealed by Swedish smolt taggings. Avhandling för Fil.dr. examen, Stockholms universitet. 80 p.
- Leider, S.A., M.W. Chilcote & J.J. Loch. 1986. Comparative life history characteristics of hatchery and wild steelhead trout (*Salmo gairdneri*) of summer and winter races in the Kalama River, Washington. Can.J.Fish.Aquat. Sci. 43:1398-1409.
- Moyle, P-B. 1969. Comparative behavior of young brook trout of domestic and wild origin. Progr.Fish.Cult. 31:51-56.
- Norman, L. 1985. Revirhävandet hos laxungar från en vild och en odlad älvstam. Laxforsk.inst.Inf. (1). 8 p.
- Norman, L. 1986. Strömakvariet vid Laxforskningsinstitutet - en konstruktionsbeskrivning samt presentation av aktuella projekt. Laxforsk.inst. Inf. (1). 7 p.
- Norman, L. 1987. Akvarieobservationer av revirhävandet hos laxungar (*Salmo salar* L.) av vild och odlad härstamning. (English abstract.) Laxforsk. inst.Medd. (2). 7 p.
- Norman, L. & G. Westlund. 1986. Resultatredovisning avseende nytt utfodringssystem vid Laxforskningsinstitutet. (English abstract.) Laxforsk.inst.Medd. (2). 11 p.
- Nyman, L., 1986. Avelsmetodik för fiskevården. (English summary: A breeding methodology for fisheries management.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (2). 20 p.
- Nyman, L. (Ed.) 1988. Manual for genetic broodstock management and breeding practices of finfish. EIFAC Technical Consultation, London, April 12-14, 1988. 14 p.
- Nyman, L., J. Hammar, B. Larsson, N. Ryman, N.G. Steffner & G. Ståhl. 1982. Fiskevård och fiskodling - vattenbrukets avelsmetodik. Forskningsrådsnämnden, Rapp. 32:10. 90 p.
- Nyman, L. & L. Norman, 1987. Genetiska aspekter på odling av lax och havsöring för utplantering: riktlinjer för avelsmetodik och fiskevård. (English abstract.) Laxforsk.inst. Medd. (4). 20 p.
- Nyman, L. & L. Norman. 1988. Genetiska effekter av åldersspridning vid fiskutsättning. (English abstract.) Laxforsk.inst.Medd. (2). 10 p.

- Nyman, L. & H. Willner. 1988. Effekter av konstlad flottledsrensning på en öringpopulation. (English summary: Effects of artificial channelization for rafting timber on a population of trout.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (1). 21 p.
- Näslund, I. 1987. Effekter av biotopvårdsåtgärder på öringpopulationen i Låktabäcken. (English summary: Effects of habitat improvement on the brown trout (*Salmo trutta* L.) population of a north Swedish stream.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (3). 28 p.
- Rasmuson, M. 1968. Populationsgenetiska synpunkter på laxodlingsverksamheten i Sverige. (English abstract.) Laxforsk.inst.Medd. (3). 18 p.
- Rasmuson, M. 1983. Population genetic aspects on salmon culture. Int.Symp. on Salmon Problems, Luleå, 1983. 13 p.
- Rasmuson, M. 1986. Genetiska aspekter på Östersjöloxen. Rapport från fiskodlingskonferensen i Skellefteå, 1986. p. 79-83.
- Reisenbichler, R.R. & J.D. McIntyre. 1977. Genetic differences in growth and survival of juvenile hatchery and wild steelhead trout, *Salmo gairdneri*. J.Fish.Res.Board Can. 34: 123-128.
- Ring, O. & L. Hanell. 1987. Genetisk bakgrund till avelsstammarna av gullspångslax och gullspångsöring i Kälarne. (English summary: Genetic background of brood stocks of Gullspång salmon and brown trout at the Fisheries Board's Kälarne hatchery.) Information från Sötvattenslaboratoriet, Drottningholm (6). 44 p.
- Ryman, N. & G. Ståhl. 1980. Genetic changes in hatchery stocks of brown trout (*Salmo trutta*). Can.J.Fish.Aquat.Sci. 37:82-87.
- Ryman, N. & G. Ståhl. 1981. Genetic perspectives of the identification and conservation of Scandinavian stocks of fish. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 38:1562-1575.
- Ryman, N. & F. Utter (Eds.) 1987. Population genetics and fishery management. Univ. of Washington Press, Seattle and London. 420 p.
- Saunders, R.L. & J.K. Bailey. 1980. The role of genetics in Atlantic salmon management. p. 182-200. In Atlantic salmon: Its future. Ed.: A.E.J. Went. Fishing News Books Ltd., Farnham, Surrey, England.
- Seppänen, R.O., 1989. Testeboån blir laxå. Fiskejournalen/Sportfiskaren 9.
- Siitonen, L. & G.A.E. Gall. 1989. Response to selection for early spawn date in Rainbow trout, *Salmo gairdneri*. Aquaculture 78:153-161.
- Steffner, N.G. 1961. Hyttödammen åren 1938-1960. Laxforsk.inst.Medd. (4). 13 p.
- Ståhl, G. 1981. Genetic differentiation among natural populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in northern Sweden. Ecol.Bull. 34:95-105.
- Ståhl, G. 1983. Differences in the amount and distribution of genetic variation between natural populations and hatchery stocks of Atlantic salmon. Aquaculture 33:23-32.
- Ståhl, G. & N. Ryman. 1987. Lax och öring i Vänerområdet. En populationsgenetisk analys. Naturvårdsverket Rapp. 3357. 48 p.
- Svärdson, G. 1966. Öringen. Fiske 66. 31 p.
- Svärdson, G. & Å. Fagerström. 1982. Adaptive differences in the longdistance migration of some trout (*Salmo trutta* L.) stocks. Rep.Inst.Freshw. Res., Drottningholm 60:51-80.
- Utter, F., P. Aebersold & G. Winans. 1987. Interpreting genetic variation detected by electrophoresis. p. 21-45. In: Population genetics and fishery management. Eds: N. Ryman & F. Utter. University of Washington Press, Seattle and London.
- Vincent, R.E., 1960. Some influences of domestication upon three stocks of brook trout (*Salvelinus fontinalis* M.). Trans.Amer. Fish. Soc. 89(1):35-52.
- Österdahl, L. 1969. The smolt run of a small Swedish river. Laxforsk.inst. Medd. (8). 11 p.

ENGLISH SUMMARY: SELECTION IN SALMONIDS: A COMPARISON BETWEEN NATURAL SELECTION AND SELECTION UNDER HATCHERY CONDITIONS

Preservation of the genetic resources and connected traits in a population is one of the primary objectives in many fish breeding programs. In this report unnatural selection and risks of genetic changes in hatchery stocks of salmonids are discussed, with artificial rearing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) as concrete examples. Selective changes in hatchery stocks can occur as a result of the handling of the parental population, but also under rearing conditions in the hatchery and when the fish is released into natural environments. Possible genetic effects on traits such as population structure, seasonal pattern of return for spawning, spawning period, homing, spawning

behaviour, territorial and antipredator behaviour, habitat utilization, feeding behaviour and time at smolting are put forward. There is an obvious risk that the selective forces will result in fishes less adapted to the natural environment. In some cases it seems possible to adapt the breeding methodology to natural conditions, i.e. when handling the parental population and when releasing the fish into natural environments. Problems related to the broodstock are however more difficult to solve. Possible selective effects connected to the artificial rearing on territorial and anti-predator behaviour, habitat utilization and feeding behaviour, have not been studied in detail in salmonid populations. Research in this field is planned in co-operation between the Swedish Salmon Research Institute and the Institute of Freshwater Research, by comparing wild and hatchery salmon and trout populations in a natural stream.