

2224

NINA Rapport

Naturlig etablering av elvemusling i Homla

Sebastian Wacker
Bjørn Mejdell Larsen
Marie-Pierre Gosselin
Sten Karlsson



NINAs publikasjoner

NINA Rapport

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

NINA Temahefte

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

NINA Fakta

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

Annen publisering

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

Naturlig etablering av elvemusling i Homla

Sebastian Wacker
Bjørn Mejdell Larsen
Marie-Pierre Gosselin
Sten Karlsson

Wacker, S., Larsen, B. M., Gosselin, M.-P. og Karlsson, S. 2022.
Naturlig etablering av elvemusling i Homla. NINA Rapport 2224.
Norsk institutt for naturforskning.

Trondheim, november 2022

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-5020-7

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

KVALITETSSIKRET AV

Anders Foldvik

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningsjef Ingeborg Palm Helland (sign.)

OPPDRAGSGIVER(E)/BIDRAGSYTER(E)

Statsforvalteren i Trøndelag

OPPDRAGSGIVERS REFERANSE

22S9C622

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER/BIDRAGSYTER

Kjersti Hanssen

FORSIDEBILDE

Anadrom del av Homla med elvemusling funnet på strekningen ©

Bjørn Mejdell Larsen

NØKKEWORD

- Elvemusling
- genetikk
- naturlig etablering
- vertsfisk
- Homla
- Malvik kommune
- Trøndelag

KONTAKTOPPLYSNINGER

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

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

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

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

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

www.nina.no

Sammendrag

Wacker, S., Larsen, B. M., Gosselin, M.-P. og Karlsson, S. 2022. Naturlig etablering av elvemusling i Homla. NINA Rapport 2224. Norsk institutt for naturforskning.

I denne rapporten har vi undersøkt opphavet til en nyoppdaget forekomst av elvemusling i Homla (Malvik kommune). Slike nyoppdagete forekomster av elvemusling i vassdrag uten tidligere kjent forekomst kan være resultatet av ny-etablering eller av at en uoppdaget bestand av eldre muslinger begynner å rekruttere igjen.

Det var ikke noen kjent forekomst av elvemusling i Homla inntil for få år siden. Det er nå observert en spredt forekomst av elvemusling i den anadrome delen av elva. De 32 undersøkte muslingene i 2020 besto nesten utelukkende av unge individer med en skallengde på mellom 54 og 90 mm, noe som tilsvarer en alder på mellom 10 og 18 år. Det ble bare funnet ett større individ (130 mm). Dominansen av unge individer kan tyde på at det er etablert en ny bestand i Homla, men funnet av én eldre musling gjør at en ikke kan utelukke at det er en liten gjenværende bestand som på grunn av endrede miljøforhold har begynt å rekruttere igjen.

Ved bruk av genetiske metoder undersøkte vi opphavet til elvemuslingene i Homla. Resultatene viste at bestanden har laks som primærvert. Dette utelukker at muslingene kan ha hatt opphav i en ørretmusling-bestand ovenfor Dølanfossen (vandringshinder anadrom strekning), enten ved passiv transport av muslinglarver (glochidier) med elvevannet eller ved nedvandring av infestert ørret. Resultatene viste også en lav grad av slektskap mellom muslingene og at bestanden som de hadde opphav fra var stor, da effektivt antall gytere ble estimert til mer enn 100 individer. Dette gjør det lite sannsynlig at muslingene har opphav i en liten gjenværende bestand av eldre muslinger på anadrom strekning i Homla som ikke har blitt oppdaget ved tidligere kartlegginger. Resultatene tyder på at muslingene i Homla har opphav fra en eller flere laksemusling-bestander i andre vassdrag. Siden det generelt er stor genetisk likhet mellom ulike laksemusling-bestander, var det ikke mulig å konkludere hvilke konkrete bestander muslingene i Homla kunne ha opphav fra. Siden muslingene er så små, vurderer vi det som usannsynlig at disse er flyttet av mennesker, og alderen på muslingene og kultiveringshistorikken av fisk i Homla tilsier at det heller ikke er etablering via utsetting av fisk med muslinglarver på gjellene. Det er derfor mest sannsynlig at etableringen av elvemusling i Homla har skjedd ved naturlig spredning fra andre vassdrag.

Elvemuslingbestanden som er i ferd med å etablere seg i Homla har like stor genetisk variasjon som andre laksemusling-bestander og ingen tegn til innavl. Utfra den genetiske tilstanden har bestanden i Homla gode forutsetninger for overlevelse og evolusjonære tilpasninger. At naturlig etablering av nye elvemuslingbestander forekommer, og at de kan ha god genetisk tilstand er viktig kunnskap for forvaltningen. Vi håper at framtidige undersøkelser kan gi kunnskap om de økologiske forutsetningene som er nødvendige for naturlige etableringer og om måten elvemuslinglarver blir transportert mellom vassdrag.

Sebastian Wacker, NINA; sebastian.wacker@nina.no
Bjørn Mejdell Larsen, NINA; bjorn.larsen@nina.no
Marie-Pierre Gosselin, NINA; marie-pierre.gosselin@nina.no
Sten Karlsson, NINA; sten.karlsson@nina.no

Innhold

Sammendrag	3
Innhold	4
Forord	5
1 Innledning	6
2 Metoder	8
2.1 Prøvemateriale	8
2.2 Genotyping og statistisk analyse.....	8
3 Resultater	10
3.1 Vertsfisk	10
3.2 Størrelse av opphavsbestanden.....	11
3.3 Opphav til bestanden i Homla	11
3.4 Opphav til den ene eldre muslingen.....	13
3.5 Ørretmusling ovenfor Storfossen.....	13
4 Diskusjon	14
4.1 Opphav til den etablerte bestanden	14
4.2 Opphav til den ene eldre muslingen.....	14
4.3 Genetisk tilstand til den etablerte bestanden	15
5 Referanser	16

Forord

Elvemuslingens kolonisering av Norge etter siste istid viser potensialet arten har til forflytning mellom vassdrag ved hjelp av vertsfisk. Likevel er det i dag ingen kunnskap om etableringer av elvemuslingbestander i nyere tid. Denne kunnskapen kan ha stor verdi for forvaltningen av arten i Norge. På oppdrag fra Statsforvalteren i Trøndelag undersøkte vi opphavet til elvemuslingbestanden i Homla som nylig ble oppdaget. Vi takker statsforvalteren ved Kjersti Hanssen for oppdraget. Vi takker også genetikklaben på NINA (NINAGEN) for DNA-ekstraksjon og genotyping av prøvematerialet.

Trondheim, 22. november 2022

Sebastian Wacker
Prosjektleder

1 Innledning

Det er i dag lite kunnskap om naturlig ny-etablering av elvemuslingbestander. Naturlig ny-etablering av elvemuslingbestander kan forekomme hvis muslinglarver blir transportert med vertsfisk fra andre bestander. Det er i dag usikkert om tilfeller av nyoppdagete forekomster av yngre muslinger skyldes naturlig etablering av en ny bestand ved transport av larver fra nabobestander eller om de er resultatet av at eldre, uoppdagede, muslinger fra en opprinnelig bestand har begynt å rekruttere igjen. Elvemusling kan ha en levetid på over 100 år og bestander kan derfor overleve lengre perioder uten rekruttering. Observasjoner i felt kan imidlertid tyde på at begge muligheter forekommer. I tillegg er det tilfeller der elvemusling har etablert seg etter å ha blitt introdusert ved menneskelig aktivitet (Larsen 2021; Magerøy & Wacker 2022).

En varig levedyktighet av ny-etablerte bestander kan være betydelig påvirket av hvorvidt bestandens genetiske variasjon blir ivaretatt. Genetisk variasjon er av stor betydning for enhver bestands overlevelse og tilpasningsevne (Frankham 2005). Betydningen av genetisk variasjon hos elvemusling for bestandenes tilstand (rekruttering) har nylig blitt undersøkt, og ørretmuslingbestander med høy genetisk variasjon hadde bedre tilstand enn ørretmuslingbestander med lav genetisk variasjon (Wacker et al. 2021). Det er ukjent i hvilken grad genetisk variasjon blir redusert ved nyetablering av elvemuslingbestander. Den genetiske variasjonen kan være betydelig lavere i en ny-etablert bestand på grunn av en «genetisk flaskehals», hvis bare et lite antall muslinglarver ble introdusert med vertsfisk fra en annen lokalitet. Genetisk variasjon kan også bli redusert i bestander av eldre muslinger som begynner å rekruttere igjen, hvis få voksne muslinger har overlevd fra den opprinnelige bestanden. Genetisk variasjon kan bli ytterligere redusert hvis noen få voksne individer reproducerer ved bruk av selvbe-fruktning. Selvbe-fruktning forekommer hos elvemusling, og kan forekomme vanligere når tettheten av muslinger er lav (Bauer 1987).

Nyere undersøkelser tyder på at elvemusling er i ferd med å etablere en levedyktig bestand i Homla (Malvik kommune). Det var ikke kjent at det fantes elvemusling i Homla, før det for første gang ble observert en levende elvemusling i forbindelse med ungfiskundersøkelser ved Buhølen i 2018 (Berger et al. 2019). Ved nye ungfiskundersøkelser i 2019 ble det samme individet gjenfunnet, samtidig som det ble funnet ett individ til (Berger et al. 2019). Senere i 2019 ble det i forbindelse med undersøkelser knyttet til planlagt utbygging av ny hovedveg (E6) mellom Ranheim og Værnes registrert 13 levende elvemuslinger i nedre del av Homla (Ski 2019). Alle muslingene var om lag like store, og lengden ble anslått til ca. 7–8 cm. En mer omfattende kartlegging i 2020 påviste 49 individer av elvemusling, spredt og jevnt fordelt på hele den ca. 5,1 km lange strekningen opp til Dølanfossen, tilsvarende den anadrome strekningen i Homla (Larsen & Fossøy 2020). Skallengden varierte fra 54 til 130 mm, men bare én av muslingene var større enn 100 mm. De resterende 48 individene var mellom 10 og 18 år gamle (54–89 mm lange). Et foreløpig anslag tilsier at bestanden av elvemusling i Homla sannsynligvis ikke overstiger 500 synlige individer (Larsen & Fossøy 2020).

Ved bruk av genetiske metoder undersøkte vi:

- Om laks eller ørret er primærvert til bestanden
- Om genetisk variasjon er redusert i bestanden, sammenliknet med opphavsbestanden
- Hvor mange foreldre bidro til bestanden
- Hvilke nærliggende bestander muslingene i Homla likner genetisk
- Om den ene eldre muslingen som ble funnet i Homla tilhører den samme bestanden som de yngre muslingene

Vi brukte resultatene for å diskutere opphav til bestanden i Homla. Vi tok utgangspunkt i tre muligheter for opphav til bestanden:

1. En ørret- eller laksemusling-bestand nedenfor Dølanfossen (vandringshinder anadrom strekning) som består av eldre muslinger som har begynt å rekruttere igjen.
2. En ørretmusling-bestand ovenfor Dølanfossen/Storfossen¹, med nedstrømstransport av muslinglarver (glochidier) eller infestert ørret.
3. En ørret- eller laksemusling-bestand i et annet vassdrag, med forflytning av vandrende infestert fisk.

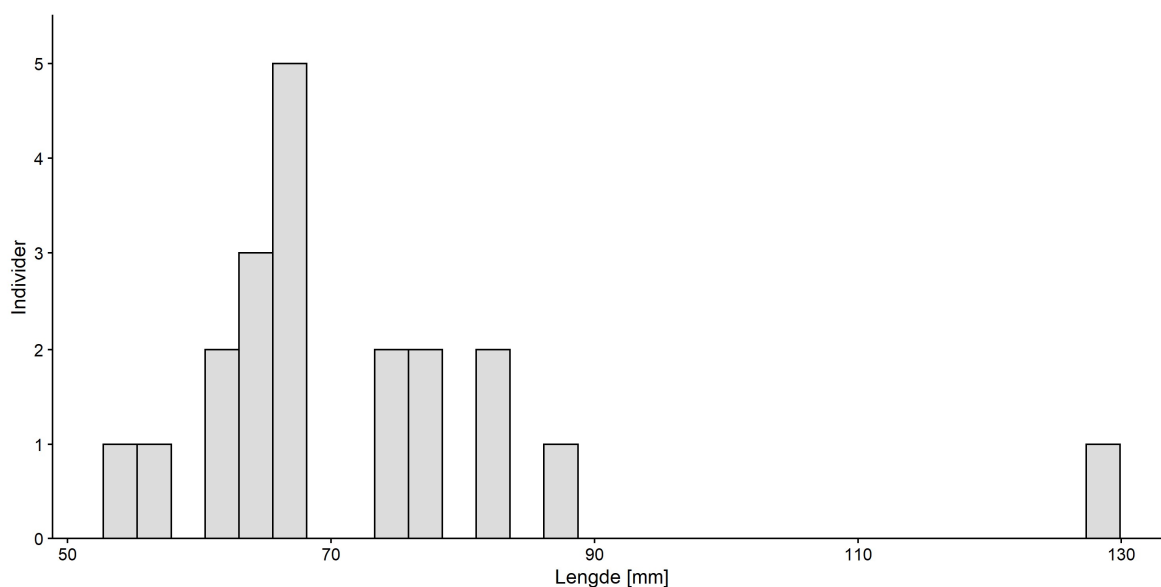
¹ I Homla er det tre fosser etter hverandre på en 500 m lang elvestrekning: Dølanfossen, Mettifossen og Storfossen med et samlet fall på 70 m, Dølanfossen, som er den nederste, er vandringshinderet for anadrom laksefisk. Storfossen, som er den øverste, er i resten av rapporten benyttet som nedre grense for en potensiell ørretmusling-bestand.

2 Metoder

2.1 Prøvemateriale

Det ble i oktober/november 2020 samlet inn DNA-prøver fra til sammen 32 levende muslinger fra anadrom del av Homla mellom Dølanfossen og utløpet i sjøen ved Hommelvik (Larsen & Fossøy 2020). Minste og største musling var henholdsvis 55 og 130 mm lang (**figur 1**). Det var bare én musling som var større enn 100 mm og majoriteten var muslinger i lengdegruppene 65–80 mm (**figur 1**).

Muslingene ble tatt opp enkeltvis og skallene ble åpnet forsiktig før prøvetaking. Prøvetakingen ble gjort ved å stryke på overflaten av de indre bløtdelene (fot og kappe) med en bomullspinne (Q-tip) som deretter ble lagt i en bufferløsning (Karlsson & Larsen 2013, Karlsson et al. 2013). Muslingene ble deretter lagt tilbake i substratet på nøyaktig samme sted som de ble funnet.



Figur 1. Lengdefordeling av elvemusling innsamlet i forbindelse med genetisk prøvetaking i Homla.

2.2 Genotyping og statistisk analyse

DNA ble ekstrahert som beskrevet av Karlsson og Larsen (2013), ved bruk av Dneasy tissue kit fra Qiagen. Muslingene ble undersøkt med hensyn til et markørsett på 15 mikrosatellitter beskrevet av Karlsson et al. (2016). NINA har en stor database med genotyper for disse markørene (Wacker et al. 2021). Genotyping for én av de 15 undersøkte markørene var mislykket for en stor andel av prøvene fra referansebestandene og denne markøren (MarMa4143) ble ekskludert fra videre analyser som involverte referansebestander (Wacker et al. 2021).

Det er tidligere vist at elvemuslingbestander som har laks eller ørret som primærvert er genetisk forskjellige (Karlsson & Larsen 2013, Karlsson et al. 2014, Wacker et al. 2021). Laksemuslingbestander har generelt høyere genetisk variasjon enn ørretmuslingbestander, og genetiske distanser (F_{ST} eller Nei's genetiske distanse) (Nei 1987) mellom laksemusling- og ørretmuslingbestander grupperer seg i to atskilte genetiske grupper. For genetisk klassifisering av muslinger fra Homla ble disse sammenliknet med 68 referansebestander av elvemusling (Karlsson & Larsen 2013, Wacker et al. 2021).

Genetisk variasjon innenfor bestandene ble undersøkt i form av observert heterozygositet og allelrikdom (antall forskjellige alleler uavhengig av antall prøver). Observert heterozygositet og allelrikdom ble beregnet ved hjelp av R pakken *hierfstat* (Goudet 2005). Genetisk variasjon i individer ble undersøkt som standardisert heterozygositet (Hs_{obs}) ved hjelp av R pakken *genhet*.

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

Vi undersøkte slektskap blant muslingene for å estimere størrelsen til bestanden som ga opphav til muslingene i Homla. Hvis opphavsbestandene består av få reproduserende individer så forventes mange hel- og halvsøsken blant avkom. Vi brukte programmet COLONY (Jones & Wang 2010) til å estimere slektskap blant muslingene. Programmet estimerer effektivt antall gytemuslinger for foreldregenerasjonen utfra andelen halv- og helsøsken blant alle parvise sammenlikningene mellom muslingene. Effektivt antall gytemuslinger er et mål for bestandsstørrelse som tar hensyn til antall hunner og hanner som får avkom og til fordeling av antall avkom mellom foreldre. For hver mulig kombinasjon av to muslinger (parvis sammenlikning) blir slektskap estimert som ubeslektet, halvsøsken eller helsøsken (parvis slektskap). Antall parvise sammenlikninger stiger raskt med antall prøver (f.eks. 45 for 10 prøver, 4950 for 100 prøver). Halv- og helsøsken ble identifisert i COLONY med en sannsynlighetsmetode som tar hensyn til både sannsynlighet av parvis slektskap og rekonstruksjon av slektskap mellom alle individer («full-pedigree likelihood»). Analysen i COLONY ble gjennomført med mulighet for polygami blant hunner og hanner, uten oppdatering av allelfrekvenser, uten «sibship scaling» og uten «sibship prior». Andel genotypfeil ble satt til 0,001.

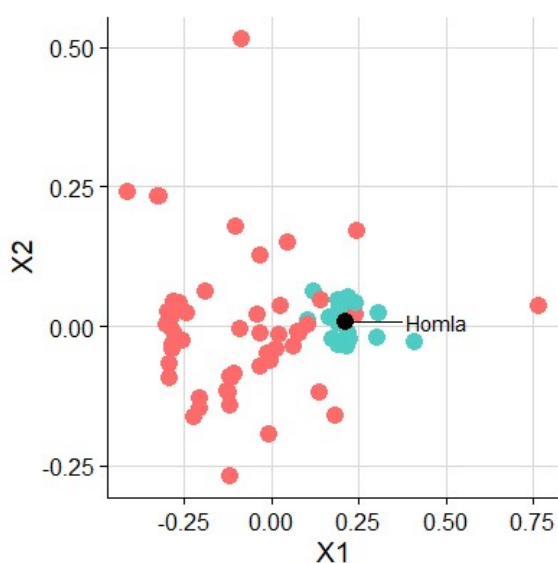
Estimering av effektivt antall gytemuslinger forutsetter at individene er fra samme årsklasse. Hvis muslingene er fra flere årsklasser kan effektivt antall gytemuslinger bli overestimert, men denne effekten forventes å være liten fordi elvemusling har en lang levetid og de samme individene derfor stort sett utgjør gytebestanden i etterfølgende gyteår. Estimering av effektivt antall gytemuslinger forutsetter også at foreldrene tilhører den samme bestanden, men dette er nødvendigvis ikke tilfelle i Homla der muslingene potensielt kan ha opphav i flere bestander. Et høyt estimat av effektivt antall gytemuslinger kan skyldes at muslingene har opphav i flere (mindre eller større) bestander, og dermed reduserer andel muslinger som forventes å være i slekt. Et høyt estimat av effektivt antall gytemuslinger utelukker uansett at muslingene har opphav i en liten gjenværende bestand som har blitt oversett i Homla.

Vi brukte en «admixture» metode til å undersøke om bestanden i Homla var sammensatt av individer med ulikt genetisk opphav. Vi brukte «admixture» modellen i R pakken *LEA* (Frichot & François 2015) og repeterte analysen med forskjellig antall antatte populasjoner. Det mest sannsynlige antall underliggende populasjoner for bestanden ble undersøkt ved bruk av «cross-entropy» kriteriet (Frichot & François 2015).

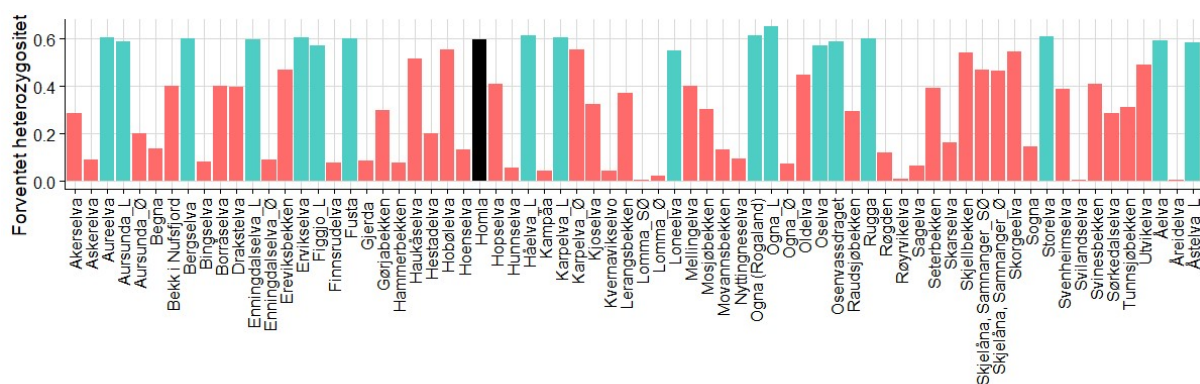
3 Resultater

3.1 Vertsfisk

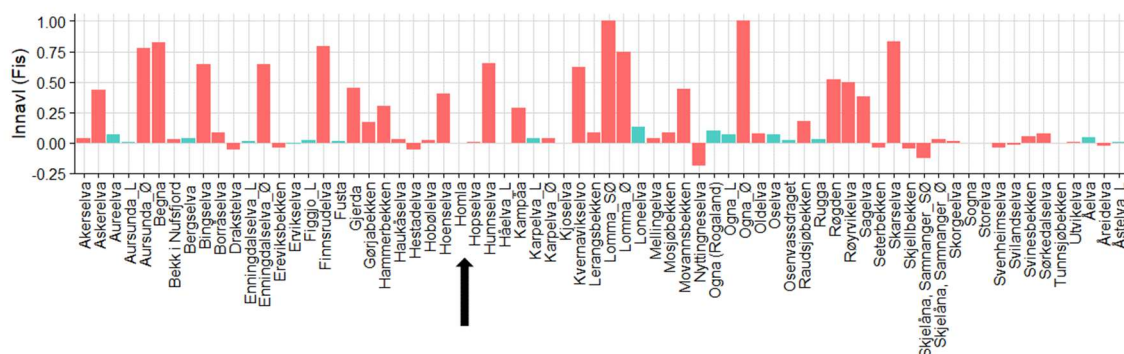
Bestanden i Homla ble genetisk tilordnet laksemusling (**figur 2; figur 3; figur 4**). Genetisk differensiering (Neis parvise genetiske distanse) mellom referansebestander av laksemusling og ørretmusling, og muslingene i Homla, visualisert i **figur 2**, viser at bestanden ligger i gruppen av laksemusling-bestander. Genetisk distanse var større til ørretmusling-bestandene ($F_{ST} = 0,03-0,36$; median: 0,16; $N = 57$) enn til laksemusling-bestandene ($F_{ST} = 0,00-0,02$; median: 0,00; $N = 22$) i Norge. Genetisk variasjon i bestanden var innenfor variasjonen i referansebestander av laksemusling og høyere enn det som ble observert i referansebestander av ørretmusling (**figur 3, figur 4**). Dette viser med høy sikkerhet at bestanden i Homla er en laksemusling. Graden av innavl var lav, som observert i referansebestander av laksemusling (**figur 4**).



Figur 2. Prinsipalkomponentanalyse (PCA, principal component analysis) basert på Neis parvise genetiske distanser mellom Homla (svart), 51 referansebestander av ørretmusling (rød) og 18 referansebestander av laksemusling (blå).



Figur 3. Forventet heterozygositet estimert fra fjorten mikrosatellit-markører i Homla (svart) og fra 51 referansebestander av ørretmusling (rød) og fra 18 referansebestander av laksemusling (blå).



Figur 4. Grad av innavl estimert fra fjorten mikrosatellitt-markører i Homla (svart) og fra 51 referansebestander av ørretmusling (rød) og fra 18 referansebestander av laksemusling (blå).

3.2 Størrelse av opphavsbestanden

Vi estimerte størrelsen til bestanden, som ga opphav til de undersøkte muslingene, ved å rekonstruere slektskapet mellom de 32 innsamlede elvemuslingene. Vi fant 17 halvsøskenpar og ett helsøskenpar (**tabell 1**). Rekonstruert antall foreldre for de 32 muslingene var 45, og estimert effektivt antall gytemuslinger i opphavsbestanden var 104 (**tabell 1**).

Det kan være betydelig usikkerhet i estimering av effektivt antall gytemuslinger fra slektskap mellom ungmuslinger. Usikkerheten er avhengig av de genetiske markørene og antall ungmuslinger som brukes. Usikkerheten er også større i store enn i mindre bestander. Vi undersøkte usikkerheten ved å simulere genotyper til ungmuslinger for ulike bestandsstørrelser, under antagelse av tilfeldig parring mellom gytemuslingene. Genotypene ble så analysert i programmet COLONY, på samme måte som de innsamlede prøvene fra Homla. Resultatene viser at de genetiske markørene var godt egnet til estimering av mindre bestander (effektivt antall gytemuslinger <50; **tabell 1**). For den største simulerte bestanden (effektivt antall gytemuslinger = 104) ble effektivt antall gytemuslinger underestimert (**tabell 1**). Det er derfor sannsynlig at også effektivt antall gytemuslinger i Homla ble underestimert og var betydelig høyere enn estimatet på 104 gytemuslinger.

Tabell 1. Rekonstruksjon av slektskap blant 32 elvemusling innsamlet i Homla («observert») og med simulerte genotyper basert på slektskap med utgangspunkt i ulike populasjonsstørrelser. Genotyper ble simulert med utgangspunkt i tilfeldig parring mellom 10, 20 eller 50 muslinger og slektskap som observert i Homla («empirisk»).

	Simulert Neb	Estimert Neb	Helsøsken (simulert)	Halvsøsken (simulert)
Observert	--	104	1	17
10 muslinger	10	10	15 (15)	161 (161)
20 muslinger	21	25	4 (4)	70 (85)
50 muslinger	46	55	1 (1)	34 (41)
Empirisk	104	60	2 (1)	29 (17)

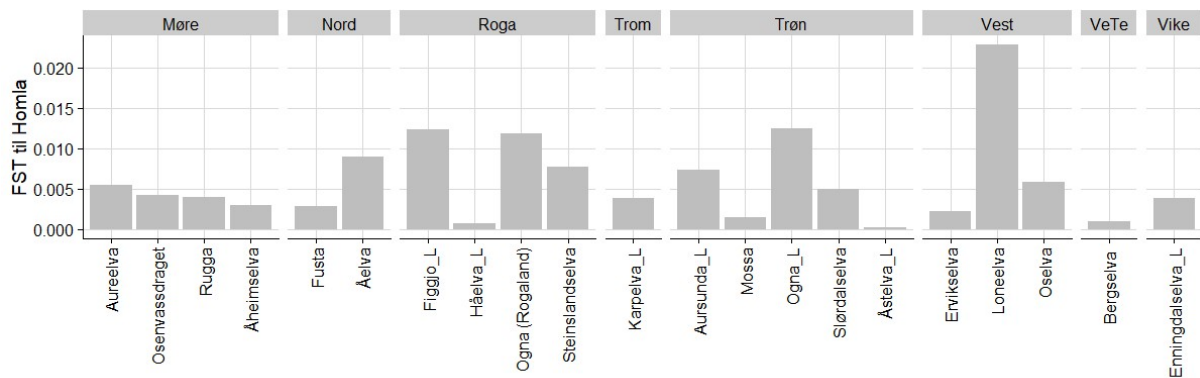
3.3 Opphav til bestanden i Homla

Fordi den genetiske distansen mellom laksemusling-bestander er generelt lav og elvemuslingen i Homla er en laksemusling er muligheten for genetisk tilordning til opphavsbestand begrenset. Det er dessuten få laksemusling-bestander i Trondheimsfjorden som har blitt genotypet ved 15 mikrosatellitt markører og de mest nærliggende bestandene (Nidelva, Vigda og Børsa) var ikke blant disse (**figur 5**). Blant de fem laksemusling-bestandene i Trøndelag som har blitt genotypet for 15 markører var parvis genetisk distanse til Homla lavest for Åstelva (Orkdal kommune) og Mossa (Inderøy kommune). Samtidig var genetisk distanse like lav til laksemusling-bestander i andre fylker (**figur 6**). Vi undersøkte også parvis genetisk distanse til bestander i Trondheimsfjorden som har blitt genotypet for bare fem markører. Parvis genetisk distanse beregnet ved bruk av fem markører er ikke direkte sammenliknbar til resultatene for 15 markører, men i disse beregningene var det ingen målbar genetisk distanse mellom Homla og henholdsvis Figga ($F_{ST} = 0,000$) og Forneselva ($F_{ST} = 0,008$).

Vi undersøkte om bestanden i Homla var sammensatt av individer med ulikt genetisk opphav. Analysen ble repetert med antagelse av én til fem underliggende populasjoner. Resultatene tydet ikke på at bestanden i Homla var sammensatt av individer med ulikt genetisk opphav (en populasjon: «cross-Entropy»: 0,453; to til fem populasjoner: «cross-Entropy»: 0,509 – 0,689). Det er dog liten genetisk forskjell mellom laksemusling-bestander og en enkel validering viste at metoden ikke oppdaget genetisk opphav i flere laksemusling-bestander (resultater ikke vist). Sammensatt genetisk opphav i laksemusling og ørretmusling ble oppdaget når halvparten av individene hadde opphav i ørretmusling, men ikke når et enkeltindivid hadde opphav i ørretmusling (resultater ikke vist). En sammensatt bestand kan også vises som avvik fra Hardy-Weinberg likevekt (Wahlund-effekt). Vi testet for avvik fra Hardy-Weinberg likevekt for hver markør og fant ingen Wahlund-effekt. Vi fant signifikant avvik fra Hardy-Weinberg likevekt ved bare en av femten markører (Mm2240: $P = 0,008$; andre markører: $P = 0,082 - 1$).



Figur 5. Laksemusling-lokaliteter i Trondheimsfjorden. Grønne sirkler viser lokaliteter som har blitt genotypet.



Figur 6. Parvis genetisk distanse F_{ST} mellom Homla og laksemusling-bestander i Norge.

3.4 Opphav til den ene eldre muslingen

Den ene eldre muslingen ble ikke tilordnet som forelder til noen av de 31 mindre muslingene. Individet skilte seg ut ved å ha lavest individuell genetisk variasjon blant de undersøkte muslingene (standardisert heterozygositet: største musling: 0,588; alle mindre muslinger: 0,647 – 1,294). Lavere genetisk variasjon i den største muslingen kan skyldes høyere grad av innavl eller at den har opphav i en annen bestand. Samtidig er det vanlig med store forskjeller i individuell genetisk variasjon innenfor bestander, og den individuelle genetiske variasjonen til den største muslingen er innenfor den variasjonen som vi finner i andre laksemusling-bestander i Norge.

3.5 Ørretmusling ovenfor Storfossen

Genetiske prøver av muslinger ovenfor Storfossen kan brukes til å undersøke om den ene eldre muslingen kan ha opphav i en ørretmusling-bestand ovenfor Storfossen. Forekomst av elvemusling ovenfor Storfossen er påvist ved bruk av miljø-DNA ved to stasjoner i 2020, men ingen individer ble funnet ved vadesøk i de undersøkte områdene i elva (Larsen & Fossøy 2020). Vi undersøkte ytterlige ni stasjoner i Homla ovenfor Storfossen og i Nævra ved bruk av miljø-DNA som del av dette prosjektet (metodikk og resultater ikke vist). Resultatene bekreftet på nytt forekomsten av elvemusling, med påvisning av elvemusling-DNA nedenfor samløpet mellom Nævra og Homla og ved den nederste av de undersøkte stasjonene i Nævra. Elvemusling ble ikke påvist ved bruk av miljø-DNA i Homla ovenfor samløpet med Nævra. Det påviste signalet av miljø-DNA i Nævra var svakt og tydet på en marginal bestand av få individer. Et grovt søk i den aktuelle elvestrekning i Nævra ga ingen funn. For høy vannføring gjorde et grundigere søk umulig seinere i sesongen.

4 Diskusjon

4.1 Opphav til den etablerte bestanden

Genetisk tilordning viste at bestanden av elvemusling som nylig er oppdaget på anadrom strekning i Homla er en laksemusling. Samtidig tyder det på at bestanden har opphav i elvemusling fra ett eller flere andre vassdrag (**alternativ 3** i introduksjonen). Opphav i ørretmusling ovenfor Storfossen (**alternativ 2** i introduksjonen) kan derfor utelukkes.

Slektskapsanalyse viste at mange ulike foreldre hadde bidratt til de undersøkte muslingene i Homla. Effektivt antall gytemuslinger ble estimert til 104. Den brukte analysemetoden (slektskapsanalyse i programmet COLONY) er kjent for å underestimere effektiv bestandsstørrelse og estimatet må derfor anses som et minimumsestimat (Wacker et al. 2022). Vi brukte simulerte genotyper til å undersøke underestimering av effektivt antall gytemuslinger i programmet COLONY. Resultatene tyder på at bestanden, som de undersøkte muslingene hadde opphav i, bestod av betydelig mer enn 100 individer. Selv om ikke hele den anadrome strekningen er like godt kartlagt, er de områdene som ble oppfattet som gode muslingehabitat undersøkt. Det anses derfor som lite sannsynlig at det finnes en bestand av gamle muslinger i denne størrelsesorden nedenfor Dølanfossen. Resultatene tyder derfor på at bestanden som nylig er oppdaget i Homla ikke har opphav i en eksisterende bestand av gamle muslinger som har begynt å rekruttere igjen etter en periode med dårlige forhold (**alternativ 1** i introduksjonen).

Det var ikke mulig å konkludere hvilken laksemusling-bestand som ga opphav til den etablerte elvemuslingbestanden i Homla. Det var heller ikke mulig å konkludere om det var en eller flere laksemusling-bestander som ga opphav til muslingene. Laksemusling-bestandene i Norge er med få unntak genetisk veldig like hverandre (Wacker et al. 2021). Dette gjelder også bestanden i Homla, som hadde ubetydelig genetisk differensiering til flere laksemusling-bestander i hele Norge. De små genetiske forskjellene mellom laksemusling-bestander er i seg selv en indikasjon på et betydelig genflyt mellom bestander og dermed en mulighet for at elvemusling kan etablere nye bestander. Det foreligger ingen prøver eller ingen genotyper for omkring halvparten av laksemusling-bestandene i Trondheimsfjorden, noe som reduserer muligheten for å påvise en eventuell lokal tilknytning. Det er usannsynlig at bestanden i Homla har blitt introdusert ved menneskelig aktivitet. Det er kjente tilfeller der elvemusling har blitt introdusert med kultivering av laksefisk som var infestert med elvemuslinglarver (Magerøy & Wacker 2022), men det er ingen kjente utsettinger av laksunger i tidsrommet som tilsvarer alderen til muslingene i Homla.

Det finnes i dag lite kunnskap om hvordan laksemusling forflyttes mellom vassdrag. Glochidier har i enkelttilfeller blitt observert på laks i sjøen, men det finnes ingen undersøkelse som sier noe om det er smolt eller voksenlaks som forflytter elvemusling mellom vassdrag, i hvilken grad dette foregår og over hvor store distanser elvemusling blir forflyttet mellom vassdrag. At elvemusling kan forflyttes over store distanser vises av kolonisering av Norge etter den siste istiden. Forflytning mellom laksemusling-bestander, og dermed genflyt mellom bestandene, anses også som forklaring for genetisk likhet mellom laksemusling-bestandene og for stor genetisk variasjon i laksemusling-bestandene (Wacker et al. 2019).

4.2 Opphav til den ene eldre muslingen

Den ene eldre muslingen som ble funnet i Homla kan ha samme eller ulikt opphav som den etablerte bestanden av yngre muslinger. Muslingen kan være siste rest av en tidligere ukjent laksemusling-bestand i Homla, forflyttet fra en annen laksemusling-bestand (i likhet med de unge individene) eller ha opphav i en ørretmusling-bestand ovenfor Storfossen i Homla. Det lyktes ikke med innsamling av prøver av elvemusling ovenfor Storfossen og muslingen kunne ikke genetisk sammenliknes med ørretmusling i vassdraget. Individet hadde lavere individuell

heterozygositet enn de undersøkte yngre muslingene. Det er dog flere forklaringer til dette, inkludert tilfeldighet (ved opphav i samme bestand som de yngre muslingene) og opphav i ørretmusling.

4.3 Genetisk tilstand til den etablerte bestanden

Resultatene viser mest sannsynlig at laksemusling-bestander kan etableres naturlig i vassdrag uten opprinnelige livskraftige elvemuslingbestander. Dette er viktig kunnskap for forvaltning av arten. Resultatene viser også at naturlig etablerte bestander kan ha stor genetisk variasjon og være fri for betydelig innavl. Kraftig reduksjon av genetisk variasjon og betydelig innavl kunne forventes hvis bestander blir etablert fra få individer («genetisk flaskehals») eller utfra et lite antall foreldre (lavt effektivt antall gytemuslinger). Vi fant at muslingene i Homla hadde høy genetisk variasjon og opphav i en stor bestand. Dette tyder på at den etablerte bestanden er i god genetisk tilstand.

5 Referanser

- Bauer, G. 1987. Reproductive strategy of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*. *Journal of Animal Ecology* 56(2): 691-704.
- Frankham, R. 2005. Genetics and extinction. *Biological Conservation* 126(2): 131-140.
- Frichot, E. & François, O. 2015. LEA: An R package for landscape and ecological association studies 6(8): 925-929.
- Goudet, J. 2005. HIERFSTAT, a package for R to compute and test hierarchical F-statistics. *Molecular Ecology Notes* 5(1): 184-186.
- Jones, O.R. & Wang, J.L. 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources* 10(3): 551-555.
- Kamvar, Z.N., Tabima, J.F. & Grunwald, N.J. 2014. Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction. *PeerJ* 2.
- Karlsson, S. & Larsen, B.M. 2013. Genetiske analyser av elvemusling *Margaritifera margaritifera* (L.) – et nødvendig verktøy for riktig forvaltning av arten.
- Karlsson, S., Larsen, B.M., Eriksen, L. & Hagen, M. 2013. Four methods of nondestructive DNA sampling from freshwater pearl mussels *Margaritifera margaritifera* L. (Bivalvia: Unionoida). *Freshwater Science* 32(2): 525-530.
- Karlsson, S., Larsen, B.M. & Hindar, K. 2014. Host-dependent genetic variation in freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.). *Hydrobiologia* 735(1): 179-190.
- Karlsson, S., Larsen, B.M., Balstad, T., Eriksen, L. & Hagen, M. 2016. Elvemusling - evaluering av en kultiveringsmetode.
- Larsen, B.M. & Magerøy, J.H. 2019. Elvemuslinglokalteter i Norge. En beskrivelse av status som grunnlag for arbeid med kartlegging og tiltak i handlingsplanen for 2019–2028. Norsk Institutt for Naturforskning (NINA).
- Larsen, B.M. & Fossøy, F. 2020. Kartlegging av elvemusling i Homla (Malvik kommune) i 2020. – NINA Prosjektnotat 264. Norsk institutt for naturforskning.
- Larsen, B.M. 2021. Flytting av elvemusling i Norge. Eksempler på når, hvor og hvorfor flytting av elvemusling er benyttet som tiltak og resultater fra oppfølging og overvåking. NINA Rapport 2007. Norsk institutt for naturforskning.
- Magerøy, J.H. & Wacker, S. 2022. Har utsetting av ørret infektert med muslinglarver bidratt til etablering av nye elvemuslingbestander? Genetiske undersøkelser. NINA Rapport 2134. Norsk institutt for naturforskning.
- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press.
- R Development Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ski, S.A. 2019. E6 Ranheim – Værnes. Overvåkingsrapport – akvatisk økologi. – Rapport fra Multi-consult AS til Nye Veier og Acciona construcción. E6RV-MUL-RPT-CA#00-0012. 85 s.
- Wacker, S., Larsen, B.M., Karlsson, S. & Hindar, K. 2019. Host specificity drives genetic structure in a freshwater mussel. *Scientific Reports* 9.
- Wacker, S., Larsen, B.M., Magerøy, J.H., Hagen, I.J., Kålås, S. & Karlsson, S. 2021. Genetisk struktur og variasjon i elvemusling i Norge. Betydning for bestandenes økologiske tilstand. Norsk institutt for naturforskning (NINA).
- Wacker, S., Aronsen, T., Hagen, I.J., Karlsson, S., Berntsen, H.H., Skoglund, H., Solem, Ø., Sægvog, H. & Ugedal, O. 2022. Estimering av effektivt antall gytefisk fra stikkprøver av ungfisk av laks - Betydning av antall genetiske markører, antall prøver og romlig fordeling.
- Winter, D.J. 2012. MMOD: an R library for the calculation of population differentiation statistics. *Molecular Ecology Resources* 12(6): 1158-1160.

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

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

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

ISSN:1504-3312
ISBN: 978-82-426-5020-7

Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Torgarden, 7485 Trondheim

Besøks-/leveringsadresse: Høgskoleringen 9, 7034 Trondheim

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

E-post: firmapost@nina.no

Organisasjonsnummer 9500 37 687

<http://www.nina.no>



Samarbeid og kunnskap for framtidens miljøløsninger