

«Fargerik» innvandring – genetiske analyser viser at sjørret-bekker rekoloniseres fra ulike populasjoner

Halvor Knutsen

Innledning

En god forvaltning av naturlig reproduserende organismer krever kunnskap om forvaltningsenheten, det vil si den lokale populasjonen. For en del arter, spesielt rene ferskvannsorganismer, kan populasjonen identifiseres ved lokaliteten den lever i, slik at forvaltningen kan konsentreres om lokalitetene. For sjørretens vedkommende er det imidlertid uklart i hvilken grad lokale bekker og elver representerer selvstendige bestander, eller utgjør deler av systemer av mer eller mindre innbyrdes avhengige delbestander (såkalt metapopulasjonsstruktur).

Spørsmålet er hvorvidt de mange små og ustabile (med tanke på vannføring) bekker og

elver der sjørreten gyter er i stand til å opprettholde en noenlunde permanent populasjon. Dette kommer frem som et vesentlig moment i Forvaltningsplan for sjørret på Skagerrakkysten og i Oslofjorden (MATZOW OG LUND 1996), hvor det står: «*I regionen finnes mange små og ustabile sjørretbekker. Det er mulig at disse ikke kan opprettholde separate bestander, men at sjørreten i flere bekker utgjør en bestand. En bestandsrettet forvaltning av sjørret forutsetter at en kan finne frem til en avgrensning av bestandsenhetene.*»

Formålet med mitt studium er å karakterisere populasjonsstrukturen hos sjørret i kalkede og ikke kalkede vassdrag ved hjelp av genetiske markører. Ved denne karakteriseringen

søker vi også å svare på om enkelte bekker/vassdrag har bidratt mer enn andre i rekoloniseringen av de kalkede bekkene/vassdragene.

Metode

For å belaste ørreten i de ulike små kystvassdragene minst mulig, og samtidig få et rimelig antall ørret fra hver bekk, ble det i dette studiet benyttet ørretengel (såkalt 0+ gruppe). Det er viktig med et stort antall individer for at estimatene skal være beheftet med minst mulig statistiske feil. El-fiske ble utført i perioden 14.-21.06.1999; én dag i hvert vassdrag. Det ble fanget ca. 80 individer i hver bekk (Tabell 1), og fangsten ble fordelt over en så stor del av bekkene som mulig. Nært be-



Halvor Knutsen (f. 1973) er cand.scient. fra avdeling for Zoologi fra Universitetet i Oslo (1998). Han tar nå doktorgrad med arbeidssted delvis ved Universitetet og delvis ved Havforskningsinstituttet Forskningsstasjonen Flødevigen. Doktorgraden går ut på å analysere genetisk variasjon hos torsk langs Skagerrakkysten, blant annet for å undersøke om det finnes en eller flere bestander der. Han har tidligere jobbet med sjørret og andre fiskearter i flere prosjekter for Forskningsstasjonen Flødevigen.

Nordåsen Ringvei 28, NO-4818 Færvik.
Tlf.: 924 09667 / E-post: halvor.knutsen@bio.uio.no

slektede individer opptrer ofte i familiegupper tett sammen (ELLIOT 1994), og ved å prøvefiske over store deler av elve-systemet minimeres dette problemet (ALLENDORF OG PHELPS 1981).

Ørreten ble merket individuelt og fryst ned på $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ på tørris straks etter innsamling, og ble deretter transportert til Flødevigen der de ble lagt i ultrafryser ($-80\text{ }^{\circ}\text{C}$) for lagring. Materialet ble deretter fraktet på tørris ($-80\text{ }^{\circ}\text{C}$) til Isoenzym-laben, Biologisk Institutt, Universitetet i Oslo, for genetisk analyse.

Områdebeskrivelse

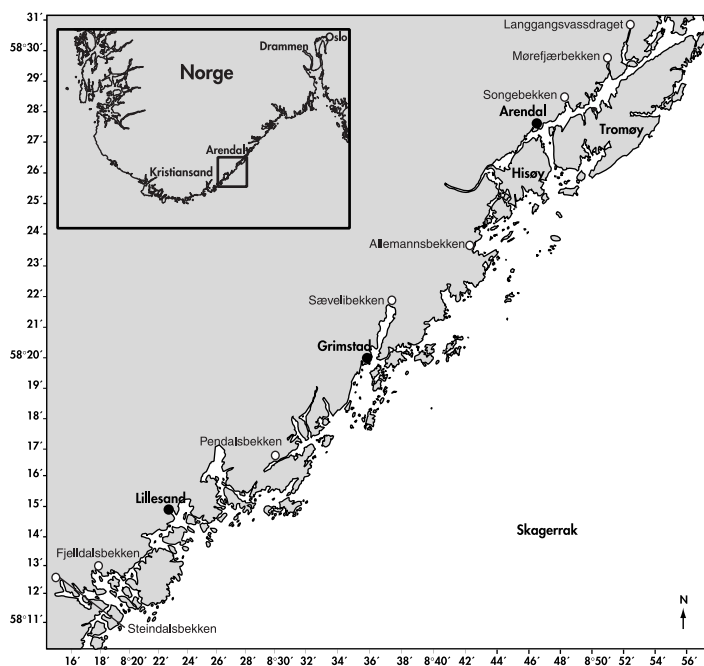
Ørreten ble samlet inn i åtte bekker i Aust-Agder (Figur 1). Disse er beskrevet av MATZOW m.fl. (1990).

Genetisk analyse

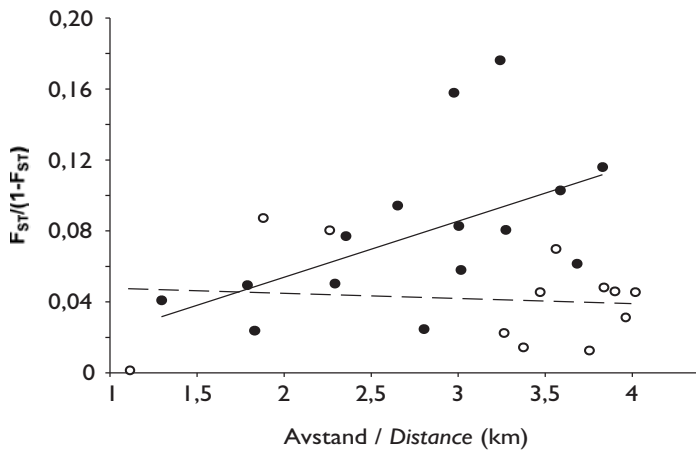
I forkant av analysene ble hver fisk delt i tre deler: hode, mage og ryggdel. Hver del ble analysert for seg, da ulike gener er aktive i ulike organer. Den genetiske analysen ble basert på protein-elektroforese, der produktene (proteiner) av ulike varianter (alleler) av protein-kodende gener (loci) identifiseres ved deres mobilitet i et elektrisk felt. Protein-elektroforesen gir data i form av individuelle genotyper for et stort antall ulike loci ved bruk av forskjellige histokjemiske fargeprosesser. Et stort antall locus-spesifikke fargeteknikker er utviklet over en årrekke, og mange av dem har vist seg å kunne identifisere genetiske polymorfier hos ørret: i Skandi-



Ørret av størrelsen 0+ fanget midt på sommeren i et bekkesystem. På Sørlandet er småbekkene de viktigste gyteområdene for sjørreten.
Brown trout of the size class 0+ caught in mid summer in a small stream. Small streams constitute the main spawning grounds for this species in the south part of Norway



Figur 1. Kart over sjørret-bekkenes geografiske posisjon langs kysten av Aust-Agder. Map of the south coast of Norway indicating the location of the streams (open circles) where sea trout were sampled. Nearby cities are indicated by solid dots.



Figur 2. Skjematisk fremstilling av parvise $F_{ST}/(1-F_{ST})$ -verdier (etter ROUSSETT 1997) plottet mot logaritmisk avstand mellom sjørretbekker langs Sørlandskysten. Fylte sirkler representerer par av ukalkede bekker; åpne sirkler er par av bekker hvor minst en er en rekolonisert (re-etablert) bekk (Steindalsbekken og Fjellaldselva). Den hele linjen er trendlinjen gjennom de ukalkede bekkene, mens den stiplede linjen er trendlinjen for de ukalkede/etablerte sammenlignet mot de kalkede/rekoloniserte bekkene. Scatterplot of pair-wise $F_{ST}/(1-F_{ST})$ -values (after ROUSSETT 1997) regressed against logarithmic distance for sea trout streams along the southeast coast of Norway. Filled circles represent pairs of «permanent» sea trout streams; open circles represent pairs of streams where at least one is recolonized. The solid line is the regression line for permanent populations and the dotted line for permanent populations compared to the recolonized ones.

navia er omkring 25-30 polymorfe proteinkodende gener kjent hos denne arten (JORDE, 1994). I dette studiet ble 15 av disse som valgt ut og undersøkt. Ved siden av at teknikken er godt innarbeidet hos ørret, har proteinelektroforesen fordeler framfor andre teknikker, ved at den er billig og spesielt velegnet til å analysere store antall individer. Det siste punktet er sentralt i dette studiet for å ha en høy grad av sikkerhet i å identifisere genetiske forskjeller, som langt på vei uttrykkes i frekvensforskjeller i forekomst av alleler. Vi testet de følgende 15 kjente polymorfe loci: *CK-2*, *DIA*, *bGLUA*, *G3PDH-2*, *GPI-1*, *GPI-2*, *GPI-3*, *IDH-2*, *LDH-1*, *MAN*, *MDH-2*, *MDH-4*, *MPI*, *PEP-B* og *PEP-LT*. En ulempe kan likevel være at antall variable alleler er langt lavere enn ved for eksempel analyse av hypervariable markører som mikrosatelitt-DNA som har mer informasjon i hvert enkelt locus. Denne metoden er desverre langt dyrere og mer arbeidskrevende.

Tabell 1. Allelfrekvenser fra de 11 lociene i undersøkelsen. Da alle loci hadde to alleler, er det her kun oppgitt det vanligste allelet. χ^2 -testen beskriver graden av heterogenitet mellom ørretbekkene for hvert locus (***) $P < 0,001$; ** $P < 0,05$). List of localities (streams) and observed frequency of the common (*100) allele at each locus. The χ^2 -values refer to the contingency chi-square test for heterogeneity of allele frequencies at each locus (***) $P < 0,001$; ** $P < 0,01$).

| LOKALITET | n | CK2 | DIA | bGLUA | G3PDH-2 | IDH-2 | MAN | MDH2 | MDH-4 | MPI | PEPB | PEPLT |
|--------------------|----|----------|----------|----------|----------|-----------|-----------|----------|---------|----------|----------|--------|
| Allemannsbekken | 52 | 0,8049 | 0,9615 | 0,4063 | 0,9841 | 0,8039 | 0,7857 | 0,5385 | 1,0000 | 0,8654 | 0,9043 | 0,8673 |
| Fjellaldsbekken | 80 | 0,7313 | 1,0000 | 0,6392 | 0,9122 | 0,8125 | 1,0000 | 0,6312 | 1,0000 | 0,8077 | 0,9400 | 0,9500 |
| Langangsvassdraget | 80 | 0,8175 | 0,9875 | 0,4610 | 0,8333 | 0,8938 | 1,0000 | 0,7750 | 1,0000 | 0,6937 | 0,8782 | 0,9313 |
| Mørefjærbekken | 80 | 0,9367 | 0,9125 | 0,6096 | 0,8203 | 0,8938 | 0,9938 | 0,6937 | 1,0000 | 0,5759 | 0,9808 | 0,9125 |
| Pendalsvassdraget | 73 | 0,8699 | 1,0000 | 0,8485 | 0,7895 | 0,5929 | 0,9861 | 0,6667 | 0,9795 | 0,5000 | 0,9795 | 0,8973 |
| Songevassdraget | 80 | 0,8354 | 0,9875 | 0,7375 | 0,9437 | 0,9416 | 1,0000 | 0,6218 | 1,0000 | 0,7875 | 0,9241 | 0,9125 |
| Steindalsbekken | 80 | 0,6964 | 1,0000 | 0,7115 | 0,9058 | 0,8797 | 1,0000 | 0,5938 | 1,0000 | 0,7375 | 0,9557 | 0,9375 |
| Sævelibekken | 79 | 0,6987 | 0,9494 | 0,6392 | 0,9747 | 0,9557 | 0,9620 | 0,4494 | 1,0000 | 0,8101 | 0,9684 | 0,9231 |
| χ^2 - test | | 46,35*** | 44,96*** | 80,18*** | 45,64*** | 107,27*** | 122,91*** | 44,46*** | 21,88** | 77,34*** | 26,02*** | 7,79 |

Statistisk analyse

Allelfrekvensene til individene i en bekk ble estimert fra genotypene ved opptelling av alleler i hvert locus. Forskjeller i allelfrekvensene mellom bekker ble testet mot nullhypotesen om likhet i allelfrekvenser ved hjelp av chi-kvadrat tester. Mengde og fordeling av genetisk variasjon innen og mellom bekker ble analysert etter NEI OG CHESSER (1983). Dendrogrammet (Figur 3) som viser genetisk likhet mellom elvene ble regnet ut av BIOSYS-1 (SWOFFORD OG SELANDER 1989), som baserer seg på Nei's «unbiased genetic identity» (NEI 1978). For å plote genetisk differensiering mot avstand (Figur 2) ble GENEPOP 3.1 D. brukt (RAYMOND OG ROUSETT 1995). Vi regnet også ut sansynlighetsverdier for at hvert individ tilhørte den bekken de var samlet i på bakgrunn av deres genotyper ved en Bayesianisk test regnet ut av dataprogrammet GENECLASS (CORNUET m.fl. 1999). Resultatene er presentert som prosent individer i en bekk som ble anvist til bekken den ble fanget i. Til slutt utførte vi en «mixed fishery»-analyse hvor de 6 ukalkede etablerte bekkene ble satt som kilde for de to kalkede bekkene behandlet som blandede bestander. Hensikten var her å se om noen av de 6 etablerte bekkene kan ha bidratt mer enn andre i rekoloniseringen av de oppkalkede bekkene. Denne analysen ble utført ved hjelp av dataprogrammet WHICHRUN (versjon 4.0: BANKS OG EICHERT 2000).

Resultater

Av de 15 undersøkte genene viste 11 seg å være variable; og den videre analysen ble utført på disse lociene (Tabell 1). Den totale genetiske variasjonen i disse loci ($H_T = 0,227$) var omtrent som forventet i forhold til annen europeisk ørret (Gjennomsnittlig $H_T = 0,247$; cf. GARCIA-MARIN m.fl. 1991, JORDE OG RYMAN 1996, og upubliserte data fra Enheten for Populationsgenetik, Stockholms Universitet).

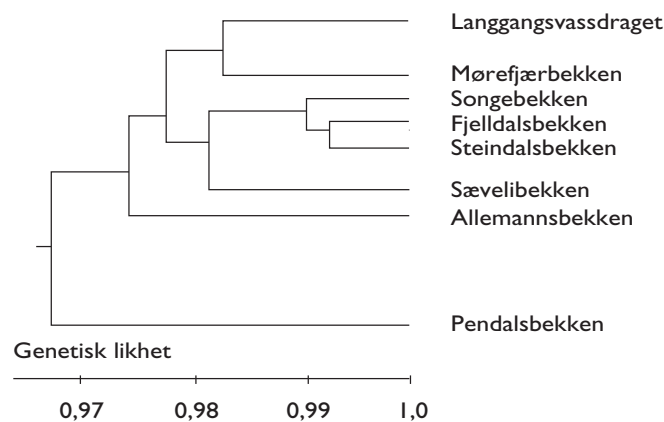
I de fleste bekkene hadde ørreten genvarianter (alleler) som var i «Hardy-Weinberg likevekt», som forventet. Langangsvassdraget og Allemannsbekken hadde imidlertid et signifikant underskudd av heterozygoter (Allemannsbekken: i lociene *PEP-LT* og *DIA*, Langangsvassdraget: i lociene *G3PDH-2* og *bGLUA*). Dette tyder på at disse to bekkene hver inneholder mer enn én populasjon, det vil si at



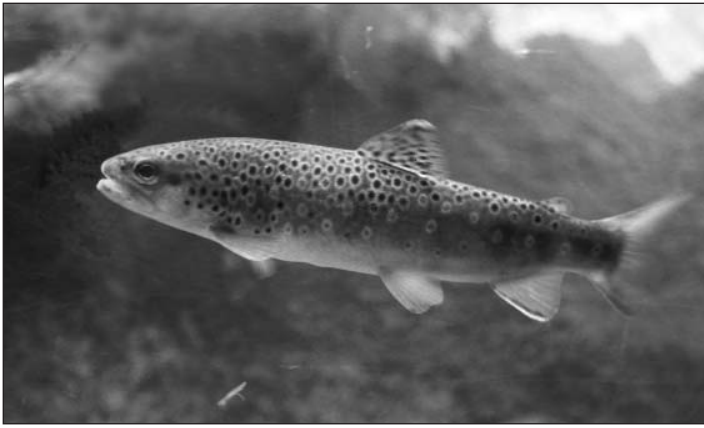
Bilde av en gel hvor det er farget for enzymet AGP. En strek viser at et individ er homozygot, mens tre streker, med kraftig midtband, viser at et individ er heterozygot. Picture of a gel, where it is stained for the enzyme AGP. One band indicates that the individual is a homozygote, whereas three bands (with a strong band in the middle) indicate a heterozygote individual.

det finnes en videre populasjonsstrukturering innen bekkene. En slik struktur innen bekker er tidligere vist av bl.a. CARLSSON m.fl. (1999).

Mellom etablerte bekker var det generelt overensstemmelse mellom geografisk beliggenhet



Figur 3. Dendrogram som viser hvor genetisk like ørreten er i de ulike bekkene. Dendrogrammet er regnet ut på bakgrunn av de 11 variable loci i undersøkelsen. UPGMA dendrogram showing genetic distance among all streams, based on the allele frequencies for the 11 loci.



Anadrom brunørret, en glupsk jeger og opportunist. Etter en periode i saltvann, der den vokser svært godt, vender de fleste tilbake til sin fødebekke for å gyte. Sea trout, a hunter and opportunist. After a period in sea water where growth is good, most individuals return to their native river to spawn.

og genetisk likhet; ørreten fra nærliggende bekker var i gjennomsnitt mer lik hverandre enn ørret fra bekker lenger vekk (se Figur 2). En rimelig tolkning av disse observasjonene er at nærliggende bekker har større genetisk utveksling enn mer fjerntliggende bekker. Det må likevel påpekes at ørreten i bekkene generelt har signifikant ulike genfrekvenser på de fleste

loci (Tabell 1) og at i den grad utveksling mellom bekkene finner sted, må den være liten. Disse resultatene stemmer godt overens med tilsvarende studier av anadrom brunørret (f.eks. HANSEN OG MENSBERG 1996, 1998).

Denne generelle overensstemmelsen mellom geografisk plassering og genetisk likhet hadde imidlertid et åpenbart

avvik når en ser på Fjelldalsbekken og Steindalsbekkens plassering i dendrogrammet (Figur 3), eller på plottet av genetisk likhet mot geografisk avstand (Figur 2). Bestandene i disse bekkene er genetisk sett svært like hverandre, men samtidig ikke spesielt like sin nærmeste nabo (Pendalsbekken, jf. Figur 1 og 3). Fjelldalsbekken og Steindalsbekken har begge for kort tid siden blitt oppkalket, da pH-forholdet i bekkene ikke var gode for ørreten. Etter kalking tok ørretbestanden seg kraftig opp. Ut fra de genetiske observasjonene er det derfor rimelig å tro at det ikke bare er den opprinnelige bestanden som har tatt seg opp, men at innvandring fra en eller flere andre bestander har funnet sted. Om de opprinnelige ørretpopulasjonene hadde tatt seg opp som følge av kalking, ville en forventet at ørreten i disse bekkene var genetisk sett likere, f.eks. Pendals-, Sæveli- eller Allemannsbekken som avstandsmessig ligger nærmere. Den observerte koblingsulikeveksten

Tabell 2. Oversikt over tildeling av individer til bekker (i %), basert på deres genotyper kalkulert v.h.a. datraprogrammet GENECLASS (CORNUET m.fl. 1999). The percentage of individuals assigned (i.e. having the highest likelihood) to each of the sampled populations calculated from multilocus genotypes using the GENECLASS software (CORNUET *et al.* 1999).

| | Donor population | | | | | | | |
|----------------------|------------------|------|------|------|------|------|------|------|
| | 1# | 2# | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| Recipient population | | | | | | | | |
| 1 Steindalsbekken # | 0,06 | 0,15 | 0,11 | 0,19 | 0,01 | 0,29 | 0,08 | 0,13 |
| 2 Fjelldalselva # | 0,05 | 0,18 | 0,14 | 0,21 | 0,04 | 0,23 | 0,13 | 0,09 |
| 3 Pendalsbekken | 0,07 | 0,05 | 0,62 | 0,04 | 0,01 | 0,11 | 0,12 | 0,00 |
| 4 Sævelibekken | 0,06 | 0,05 | 0,05 | 0,41 | 0,13 | 0,16 | 0,15 | 0,00 |
| 5 Allemannsbekken | 0,02 | 0,06 | 0,10 | 0,12 | 0,46 | 0,10 | 0,02 | 0,12 |
| 6 Songebekken | 0,09 | 0,08 | 0,08 | 0,15 | 0,06 | 0,38 | 0,14 | 0,08 |
| 7 Mørefjærbekken | 0,06 | 0,00 | 0,15 | 0,10 | 0,01 | 0,14 | 0,28 | 0,16 |
| 8 Langangsvassdraget | 0,01 | 0,06 | 0,10 | 0,10 | 0,05 | 0,16 | 0,16 | 0,35 |

mellom genvarianter i disse to bekkene støtter hypotesen om blandingspopulasjoner i disse bekkene, siden man ikke forventer slik ulikevekt i rene, etablerte bestander.

Også, ved å regne ut sannsynligheten for hvor hver enkelt fisk stammer fra, gitt sin variasjon i de 11 variable loci, var det klart at de to kalkede bekkene gav et sterkt inntrykk av å inneha ørret som stammer fra flere av de andre bekkene (Tabell 2). Fisk fra de etablerte ukalkede bekkene hadde langt høyere grad av sannsynlighet for å stamme fra den bekken de ble fanget.

Da vi gikk videre med dette og benyttet de seks ukalkede bekkene som kilde (baseline-data), viste også denne testen en ganske jevn fordeling av påvirkning fra de ukalkede, etablerte bekkene (Tabell 3).

Siden ørretbestandene i Fjeldalsbekken og Steindalsbekken for kort tid siden var kraftig desimert, kan en heller ikke se bort fra at årsaken til at de skiller seg genetisk fra nærmeste nabo (eks. Pendalsbekken) er store genetiske forandringer som følge av tilfeldig genetisk drift (tilfeldig genforandringer; et allment fenomen i små populasjoner). Denne forklaringen er imidlertid mindre sannsynlig, ettersom denne prosessen burde føre til større (genetisk) innbyrdes forskjeller mellom disse to bekkene. Vi fant imidlertid at de er meget like (F_{ST} på 0,001).

Konklusjon

Ørreten i Fjeldalsbekken og Steindalsbekken nedstammer

Tabell 3. Estimert relativt bidrag fra hver av de seks ukalkede bekkene til de to rekoloniserte (#), ved en mixed fishery analysis (WHICHRUN 4.0; BANKS OG EICHERT, 2000). Relative contribution from each of the six baseline populations to the two recolonized populations (#), using mixed fishery analysis (WHICHRUN 4.0; BANKS & EICHERT, 2000). Note the similarity with the assignment percentages (Tabell 2).

| | Baseline population | | | | | |
|------------------------|---------------------|------|------|------|------|------|
| | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| Recolonized population | | | | | | |
| 1 Steindalsbekken # | 0,18 | 0,21 | 0,05 | 0,29 | 0,08 | 0,19 |
| 2 Fjeldalselva # | 0,18 | 0,23 | 0,06 | 0,20 | 0,14 | 0,21 |

trolig ved rekolonisering fra flere bekker. Det kan derfor se ut som om kalkingen ikke kom tidsnok i gang for å bevare de opprinnelige populasjonene. Siden vi ikke har prøver av Steindalsbekken og Fjeldalsbekken fra tidligere, kan vi ikke med sikkerhet slå dette fast. Resultatene tyder også på at sjørreten i bekkene langs Sørlandskysten har lite kontakt med hverandre, og at de representerer separate ørretpopulasjoner. Om denne strukturen viser seg å være stabil over tid, bør en betrakte enkeltvassdrag som separate forvaltningsenheter. Det skal kun få migranter til hver generasjon for å utjevne hele den genetiske strukturen. Derfor ville det være bra med en temporal undersøkelse for å bli sikrere på at denne populasjonsstrukturen er stabil over tid. Likevel må det nevnes at det tar tid å bygge opp en genetisk struktur, og særlig genetiske mønstre som viser økende forskjeller over avstand. Det er derfor sansynlig at dette er stabile systemer. For Langangsvassdraget og Allemansbekkens vedkommende er det mulig at disse bekkene har en videre

populasjonsstrukturering, og at det kan finnes mer enn én populasjon i hver av dem. Dette studiet er ikke designet for å oppdage forskjeller innen et bekkesystem, og en bør derfor være forsiktig med å konkludere bastant rundt dette resultatet.

Summary

KNUTSEN, H. 2001. «Colourful» immigration – genetical analysis shows that streams with anadromous brown trout is recolonized from different populations. – *Fauna* 54(3): 90-96.

Anadromous brown trout along the Norwegian Skagerrak coast are genetically differentiated among streams, and there are indications of further substructuring within some streams. Among presumably long-standing populations there is a pattern of increased genetic differentiation with distance, indicating an isolation-by-distance effect. For trout that inhabit streams that have recently been recolonized after trout going extinct because of acidification, we find evidence for a mixed

origin of the recolonizing trout. Both the high levels of gametic phase disequilibrium, and a clear deviation from the general pattern of increased genetic differentiation with distance, which are seen in recolonized streams are consistent with recent population admixture, and confirm the loss of the original populations of these acid streams.

Litteraturliste

- ALLEN DORF, F.W. OG PHELPS, S.R. 1981. Use of allelic frequencies to describe population structure. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1507-1514.
- BANKS, M.A. OG EICHERT, W. 2000. WHICHRUN (Version 3.2) a computer program for population assignment of individuals based on multilocus genotype data. - *Journal of Heredity* 91: 87-89.
- CARLSSON, J., OLSEN, K.H., NILSSON, J., ØVERLI, Ø. OG STABELL, O.B. 1999. Microsatellites reveal fine-scale genetic structure in stream-living brown trout. *Journal of Fish Biology* 55: 1290-1303.
- CORNUET, J.M., PIRY, S., LUIKART, G., ESTOUP, A. OG SOLIGNAC, M. 1999. New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. - *Genetics* 153: 1989-2000.
- ELLIOT, J.M. 1994. *Quantitative ecology and the brown trout*, i: Oxford series in ecology and evolution. Oxford University Press inc.
- GARCIA-MARIN, J.L., JORDE, P.E., RYMAN, N., UTTER, F. OG PLA, C. 1991. Management implications of genetic differentiation between native and hatchery populations of brown trout (*Salmo trutta*) in Spain. - *Aquaculture* 95: 235-249.
- HANSEN, M.M. OG MENSBERG, K.L.D. 1996. Founder effects and genetic population structure of brown trout (*Salmo trutta*) in a Danish river system. - *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Science* 53: 2229-2237.
- HANSEN, M.M. OG MENSBERG, K.L.D. 1998. Genetic differentiation and relationship between genetic and geographical distance in Danish sea trout (*Salmo trutta* L.) populations. *Heredity* 81: 493-504.
- JORDE, P.E. 1994. Allozymes in scandinavian brown trout (*Salmo trutta* L.). - Report, Division of Population Genetics, Stockholm University.
- JORDE, P.E. OG RYMAN, N. 1996. Demographic genetics of brown trout (*Salmo trutta*) and estimation of effective population size from temporal change of allele frequencies. - *Genetics* 143: 1369-1381.
- MATZOW, D. OG LUND, K. 1996. Forvaltningsplan for sjøørret på Skagerrakkysten og i Oslofjorden. - *Utreddning for DN*, Nr. 1996-1.
- MATZOW, D., SIMONSEN, J.H. OG VALLAND, N. 1990. *Registrering av sjøørretvassdrag i Aust-Agder 1988-1989*. - Rapport nr 5-1990 Fylkesmannen i Aust-Agder, miljøvern avdelingen. (66 s.)
- NEI, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. - *Genetics* 89: 583-590.
- NEI, M. OG CHESSEY, R.K. 1983. Estimation of fixation indices and gene diversities. - *Ann. Hum. Genet.* 47: 253-259.
- RAYMOND, M., OG ROUSSET, F. 1995. GENEPOP (Version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism. - *Journal of Heredity* 86: 248-249.
- ROUSSET, F. 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-statistics under isolation by distance. - *Genetics* 145: 1219-1228.
- SWOFFORD, D.L. OG SELANDER, R.B. 1989. BIOSYS-1: A FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in populations genetics and systematics. - *The Journal of Heredity* 72: 281-283.
- WEIR, B.S. OG COCKERHAM, C.C. 1984. Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. - *Evolution* 38: 1358-1370.

Livsvarige Medlemmers Fond

Søknadsfristen for støtte fra Norsk Zoologisk Forenings Livsvarige Medlemmers Fond for 2001 er av styret satt til **15. februar 2002**.

Søknader sendes til:
Norsk Zoologisk Forening
Postboks 102 Blindern
0314 Oslo

Fondets formål er å fremme zoologisk forskning og kartlegging i Norge, på øyer under norsk suverenitet og i norske territorialfarvann, gjennom utdeling av stipendier og annen støtte til prosjekter. Etter statuttene kan inntil 80 % av de årlige rentene anvendes (i 2001 var det kr. 8000). Søkere til fondet må være medlem av Norsk Zoologisk Forening.