

Långsiktigt hållbar gösförvaltning

Genetiska data ger ny information om
bestånd och effekter av utsättningar



JOHAN DANNEWITZ, TORE PRESTEGAARD
Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium, Drottningholm

STEFAN PALM
Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium, Drottningholm
Populationsbiologi och bevarandebiologi, EBC, Uppsala universitet

Ansvarig utgivare: Axel Wenblad

Redaktionskommitté: Ingemar Berglund, Mårten Åström, Joep de Leeuw,
Johan Dannewitz, Stefan Palm, Tore Prestegaard

Layout: Fiskeriverket/Teresa Soler
Omslagsbild: Småskaligt insjöfiske i Mälaren
Foto: Ulrika Beier

För beställning kontakta:
Fiskeriverket
Box 423, 401 26 Göteborg
Telefon: 031-743 03 00
fiskeriverket@fiskeriverket.se

Kostnad 50 kr, inklusive moms. Porto tillkommer.
Rapporten kan också laddas ned från Fiskeriverkets hemsida:
www.fiskeriverket.se

ISSN 1404-8590
December 2010

Långsiktigt hållbar gösförvaltning

Genetiska data ger ny information om
bestånd och effekter av utsättningar

JOHAN DANNEWITZ, TORE PRESTEGAARD
johan.dannewitz@fiskeriverket.se; tore.prestegaard@fiskeriverket.se
Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium, Drottningholm
Stångholmsvägen 2, 178 93 Drottningholm

STEFAN PALM
stefan.palm@fiskeriverket.se
Fiskeriverkets sötvattenslaboratorium, Drottningholm
Stångholmsvägen 2, 178 93 Drottningholm

stefan.palm@ebc.uu.se
Populationsbiologi och bevarandebiologi, EBC, Uppsala universitet
Norbyvägen 18, 752 36 Uppsala

Innehåll

INNEHÅLL	5
SUMMARY	6
SAMMANFATTNING	8
INTRODUKTION	10
MATERIAL & METODER	11
Insamling av prover	11
Undersökta områden med gösutsättningar	11
Genetiska analyser och statistisk utvärdering.	14
RESULTAT	15
Utvärdering av datakvalitet	15
Genetisk variation	15
Analyser av beståndsstruktur	15
Genetiska effekter av utsättningar	21
Utsättningarnas betydelse för fisket	22
Lokal anpassning hos gös?	24
DISKUSSION	26
Beståndsbaserad gösförvaltning	26
För- och nackdelar med att sätta ut gös?	27
ERKÄNNANDEN	29
REFERENSER	30
APPENDIX 1	32

Summary

In Sweden, pikeperch (*Sander lucioperca*) is found in many lakes and along the brackish Baltic Sea coast. The species is subject to extensive commercial and recreational fishing, and each year large numbers of young pikeperch from mainly one source (Lake Hjälmaren) are released to support existing fisheries and to introduce the species into new areas. Surprisingly little is known about the population structure of pikeperch, and so far no evaluations of the large scale supplemental releases have been carried out – neither with respect to effects on genetic characteristics of recipient populations, nor to the assumed beneficial effects on fisheries.

This study, carried out at the Swedish Board of Fisheries, had two main aims: (1) to use genetic data (nine microsatellites) for a detailed assessment of genetic structure in Lakes Hjälmaren and Mälaren, and adjacent coastal areas, and (2) to evaluate both short and long term effects of supplemental stocking programs that have been going on for decades in two coastal areas and in Rivers Dalälven and Ljusnan.

Genetic analysis of a total of 1 147 individuals from 21 sampling sites revealed that the pikeperch appears genetically homogenous in Hjälmaren and in the central basins of Mälaren, respectively, whereas distinct subpopulations were identified in less accessible parts of Mälaren (and in the more remote Rivers Dalälven and Ljusnan). Along the adjacent coast, the species is subdivided into several genetically distinct local populations, despite decades of large scale stocking. The level of genetic connectivity seems to be more pronounced within large lakes than in coastal areas, possibly because suitable spawning areas along the coast are less common and thereby the populations become more fragmented and isolated.

In the coastal areas with supplemental stocking only minor genetic effects from introduced Lake Hjälmaren fish could be seen, with rather low accumulated admixture rates (1–4 %). In contrast, the studied fresh water localities in Rivers Dalälven and Ljusnan were found to be significantly more influenced by stocking. In particular, the pikeperch in Hedesundafjärdarna (River Dalälven) has been heavily introgressed; the current population represents a hybrid swarm where as much as about 50 % of the genetic material seems to be of stocked origin (i.e. from Lake Hjälmaren). The corresponding admixture rate in Orsjön (River Ljusnan) is 11 %. Possible negative fitness effects on natural populations due to introgression from stocked pikeperch remains to be studied, however.

Despite the significant genetic change detected in River Dalälven, it is doubtful whether the stocking program has resulted in increasing fishing opportunities and catches, which has been the prime motive for carrying out these activities. A genetically based evaluation of a sample of individual pikeperch caught in the recreational fishery in 2008 showed that a majority of the analyzed fish were in fact wild born (hybrids in various generations). The low proportion of stocked fish in the catch (0–8 %) agrees fairly well with the gene flow from introduced fish over the years estimated to about 10 % per generation. An almost complete dominance of wild born pikeperch was also observed in samples from the other localities with stocking.

The difference in levels of genetic admixture between study areas seems mainly to be due to different relationships between the amount of stocking and the level of natural production. Still, there are indications that the introduced freshwater fish may have had somewhat lower survival and/

or reproductive success (i.e. fitness) when stocked at the coast. Additional studies will be needed, though, such as e.g. breeding experiments in various salinities, to evaluate in further detail whether or not local adaptations to fresh and brackish environments do exist in pikeperch.

Although one should not generalize too much from a single study, several of these results are of relevance for the practical management of pikeperch. To ensure a sustainable fishery, the local populations (stocks) which have been identified should be managed separately, e.g. by regulating the fishery in relation to the local productivity. Our results also show that stocking of pikeperch aimed at enhancing an existing population should not be carried out until an assessment of the natural productivity

has been performed - otherwise there is an obvious risk that the number of stocked pikeperch remains low in relation to the wild born ones, resulting in minor positive effects on the fishery. However, even when stocking is not enhancing the fishery to any major extent, the long-term effects through gene flow and introgression may still be significant when recurrently releasing genetically different fish from other areas. Thus, stocking of foreign pikeperch should not be carried out except for reintroduction purposes. When planning to introduce pikeperch into areas where the species does not occur, other aspects (than genetics) need to be taken into account, such as effects on other fish species and the local ecosystem as a whole.

Sammanfattning

Ett syfte med denna studie har varit att med hjälp av genetiska data kartlägga gösens beståndsstruktur i Mälardalen och det huvudsakliga utbredningsområdet längs Östersjökusten. Ett annat syfte har varit att utvärdera omfattande förstärkningsutsättningar som pågått i Dalälven, Ljusnans vattensystem samt i två områden längs kusten; dels indirekt genom att studera i vad mån de lokala bestånden påverkats genetiskt över tid, dels direkt genom att identifiera andelen direktutsatta gösar i fångster för att på så sätt uppskatta om utsättningarna har gynnat fisket.

Genetisk analys av totalt 1 147 gösar insamlade på 21 lokaler visade att gösen i Hjälmaran är genetiskt homogen och består av ett bestånd, medan gösen i Mälaren kan delas upp i tre huvudsakliga bestånd – ett i de centrala fjärdarna, ett i Ekoln (söder om Uppsala) och ett i Ulvsundasjön (centrala Stockholm). Den brackvattenlevande kustgösen är uppdelad i flera lokala bestånd som tycks ha ett gemensamt ursprung då de som grupp avviker tydligt från gösen i Mälaren och Hjälmaran, trots att stora mängder gös från främst Hjälmaran satts ut längs kusten under flera decennier. Gösbeståndens geografiska utbredning varierar således mellan olika miljöer, och det verkar t.ex. som att gösen längs kusten är uppdelad i fler och mer isolerade lokala bestånd jämfört med gös i större sjöar.

Detaljerade studier av gös från de kustlokaler där förstärkningsutsättningar pågått under lång tid (Galtfjärden och Himmerfjärden) visar att graden av genetisk påverkan har varit begränsad (andelen ackumulerade gener från utsatt hjälmargös i dagens bestånd uppgår till mellan 1 och 4 %). Mönstret är emellertid ett annat för de sötvattenslevande bestånden i Hedesundafjärdarna (Dalälven) och Orsjön (Ljusnan). Kontinuerliga utsättningar av hjälmargös under 30 år i Hedesundafjärdarna har resulterat i att dagens

gösbestånd utgör en blandning (hybridpopulation) där så mycket som omkring hälften av det genetiska materialet har sitt ursprung från Hjälmaran. Motsvarande inslag av ackumulerade ”hjälmargener” i Orsjön har skattats till 11 %. Det är i dagsläget oklart i vilken omfattning genspridningen har påverkat egenskaper av betydelse för graden av lokal anpassning (förmågan till överlevnad och reproduktion) hos de mottagande bestånden.

Trots den påtagliga genetiska förändringen av gösbeståndet i framförallt Hedesundafjärdarna, är det tveksamt om förstärkningsutsättningarna haft den positiva effekt på fisket som varit huvudsyftet. En genetiskt baserad utvärdering av gösar fångade i fritidsfisket i Hedesundafjärdarna under 2008 visade att en majoritet av de analyserade fiskarna med hög sannolikhet är vildfödda. Den låga andelen utsatt fisk i fångsten (mellan 0 och 8 %) stämmer väl överens med den skattade mängden genflöde från utsatt gös som uppgår till cirka 10 % per generation. Också i Himmerfjärden, Galtfjärden och Orsjön dominerar vildfödda gösar fullständigt i fångsterna.

En preliminär analys visar att skillnaderna i genetisk påverkan mellan de undersökta lokalerna främst tycks bero på att förhållandet mellan mängden utsatt gös och den naturliga produktionen skiljer sig mellan områdena. Det finns ändå vissa indikationer på att insjögös utsatt vid kusten inte överlevt eller lyckats med sin reproduktion i lika hög omfattning som i de undersökta insjölokalerna. Mer detaljerade studier (t.ex. odlingsexperiment) krävs dock för att verifiera om lokal anpassning till ett liv i sött respektive bräckt vatten förekommer hos gös.

Även om man inte ska generalisera allt för mycket utifrån en enskild studie, är flera av resultaten relevanta för den praktiska gösförvaltningen. (1) För att säkerställa ett långsiktigt hållbart fiske bör

de lokala bestånd som identifierats förvaltas separat genom att exempelvis fiskets omfattning regleras med hänsyn taget till de enskilda beståndens bärkraft. (2) Våra resultat visar att gösutsättningar i befintliga bestånd i syfte att förbättra fisket bör föregås av en uppskattning av den naturliga produktionen av unggös. Annars finns risk att antalet utsatta gösar är så få i relation till de vildfödda gösarna i beståndet att de positiva effekterna på fisket blir försumbara, något som tycks vara fallet i samtliga områden som här studerats. Förstärkningsutsättningar i syfte att öka produktionen genom att tillföra mer lekfisk väntas endast få effekt då befintliga bestånd är utarmade, dvs. befinner sig under miljöns bärförmåga.

(3) Även när förstärkningsutsättningar inte gynnar fisket i nämnvärd omfattning kan de långsiktiga genetiska effekterna bli påtagliga, speciellt om utsättningarna upprepas under lång tid. Om den gös som sätts ut är av främmande geografiskt och genetiskt ursprung finns bl.a. risk att genetisk sammanblandning (hybridisering) leder till att det lokala beståndets förmåga till överlevnad och reproduktion försämras. Utsättning med främmande stam i ursprungliga gösvatten bör alltså inte ske (annat än vid återetableringar av utrotade bestånd). Vid utsättning i vatten där gös inte förekommer naturligt måste andra faktorer än genetiska beaktas, som effekterna på andra fiskarter och det övriga ekosystemet.



Gösutsättning i Himmerfjärden inom forskningsprojekt finansierat av stiftelsen Baltic Sea 2020.

Introduktion

En långsiktigt hållbar förvaltning av fiskarter kräver kunskap om hur dessa är uppdelade i olika bestånd¹. Om förvaltningen inte tar hänsyn till artens bestandsstruktur finns risk att lokala bestånd överexploateras och kanske utrotas med följd att viktig biologisk mångfald och framtida fiskemöjligheter går förlorade. En bestandsbaserad förvaltning kräver bland annat grundläggande kunskaper om mängden och fördelningen av genetisk variation. Hur exempelvis fiskeuttaget ska styras geografiskt beror på hur bestandsstrukturen ser ut och hur isolerade de olika bestånden är från varandra. Man kan generellt säga att ju mer isolerade bestånden inom en art är från varandra, desto viktigare är det med lokal förvaltning där exempelvis fiskeuttaget anpassas till de lokala beståndens bärkraft snarare än hela artens sammantagna bärkraft. Kunskap om arters bestandsstruktur är även viktig vid planering och genomförande av olika fiskevårdsåtgärder, som exempelvis utsättning av odlad fisk.

I denna studie har vi med genetisk metodik studerat bestandsstruktur och effekter av utsättningar hos gös (*Sander lucioperca*). Göns finns naturligt i näringsrika sjöar främst i södra och mellersta Sverige nedanför högsta kustlinjen, samt mer sporadiskt längs kusten från Småland till Norrbotten. Arten har även introducerats i ett stort antal sjöar under senaste århundradet (Filipsson 1994). Göns är den viktigaste kommersiella fiskarten för insjöfisket och den är även mycket uppskattad av sportfiskare. Fångsten i det svenska yrkesfisket uppgick 2008 till ca 500 ton, där de stora sjöarna (Hjälmaren, Mälaren, Vänern och Vättern) stod för mer än 90 % (Fiskeriverket 2009a). Fritidsfiskets omfattning är mera svårbedömt, men i delar av Sverige fångas årligen avsevärda mängder gös av sport- och husbehovsfiskare (Fiskeriverket 2009b).

Utsättningar av gös i Sverige påbörjades redan under 1800-talet. Syftet har ofta

varit att introducera arten i sjöar där den tidigare inte funnits. Såväl storskaliga som mer sporadiska utsättningar sker också för att förstärka befintliga bestånd i syfte att förbättra möjligheterna till fiske (s.k. förstärkningsutsättningar). Den gös som idag sätts ut i Sverige har i huvudsak sitt ursprung från sjön Hjälmaren, men även andra bestånd har i mindre utsträckning använts för att producera sättfisk.

Trots gösens betydelse för yrkes- och fritidsfisket är kunskapsläget om artens bestandsstruktur och effekterna av de omfattande utsättningar av odlad gös som pågått under lång tid ytterst begränsat. Den hittills enda genetiska studie av svensk gös som genomförts (Björklund m.fl. 2007) fokuserade främst på storskaliga genetiska mönster inom norra Europa, och inkluderade endast enstaka stickprov från Mälaren, Hjälmaren och svenska Östersjökusten.

Syftet med denna studie var att:

1. ta fram grundläggande kunskap om gösens genetiska bestandsstruktur i det huvudsakliga utbredningsområdet i Sverige,
2. utreda i vad mån storskaliga gösutsättningar påverkat naturliga gösbestånds genetiska särprägel, samt
3. göra en preliminär utvärdering av tidiga gösutsättningars betydelse för fisket.

Vi har använt oss av molekylära DNA-markörer (s.k. mikrosatelliter) för att studera artens bestandsstruktur. Vi har även utvärderat ett antal storskaliga utsättningsprogram genom att bland annat jämföra "historiska" vävnadsprover med nutida prover för att på så vis studera hur stor genetisk påverkan utsättningarna har haft på de mottagande bestånden.

¹ Med bestånd avses genomgående i denna rapport individer inom en art som tack vare att de i hög grad fortplantar sig med varandra bildar en genetiskt homogen grupp (en lokal population).

Material & metoder

Insamling av prover

Vävnadsprover för genetisk analys samlades in av sport- och yrkesfiskare samt personal vid Fiskeriverket och Stockholms universitet under åren 2006-2008. Insamlingen omfattade Hjälmarén, Mälaren, Hedesundafjärdarna i Dalälven, Orsjön i Ljusnan samt kustlokaler spridda från Dalälvens mynning i norr till Himmerfjärden i söder. De flesta stickprov samlades in under lektid (maj-juni) för att i möjligaste mån undvika sammanblandning av fisk från olika bestånd. Ett mindre stickprov av gös från Ladoga i Ryssland har också inklude-

rats som utomstående referens i vissa av analyserna. I Sötvattenslaboratoriets arkiv identifierades dessutom äldre stickprov bestående av gösfjäll (insamlade mellan 1963 och 1979) från Hjälmarén, Hedesunda- och Färnebofjärdarna i Dalälven, Orsjön, samt Galtfjärden, Himmerfjärden och Bråviken längs kusten. Totalt omfattar studien 1 147 individer, insamlade på 21 lokaler. Samtliga insamlingslokaler är utmärkta i Figur 1, och information om stickprovstorlekar och insamlingsår återfinns i Tabell 1.

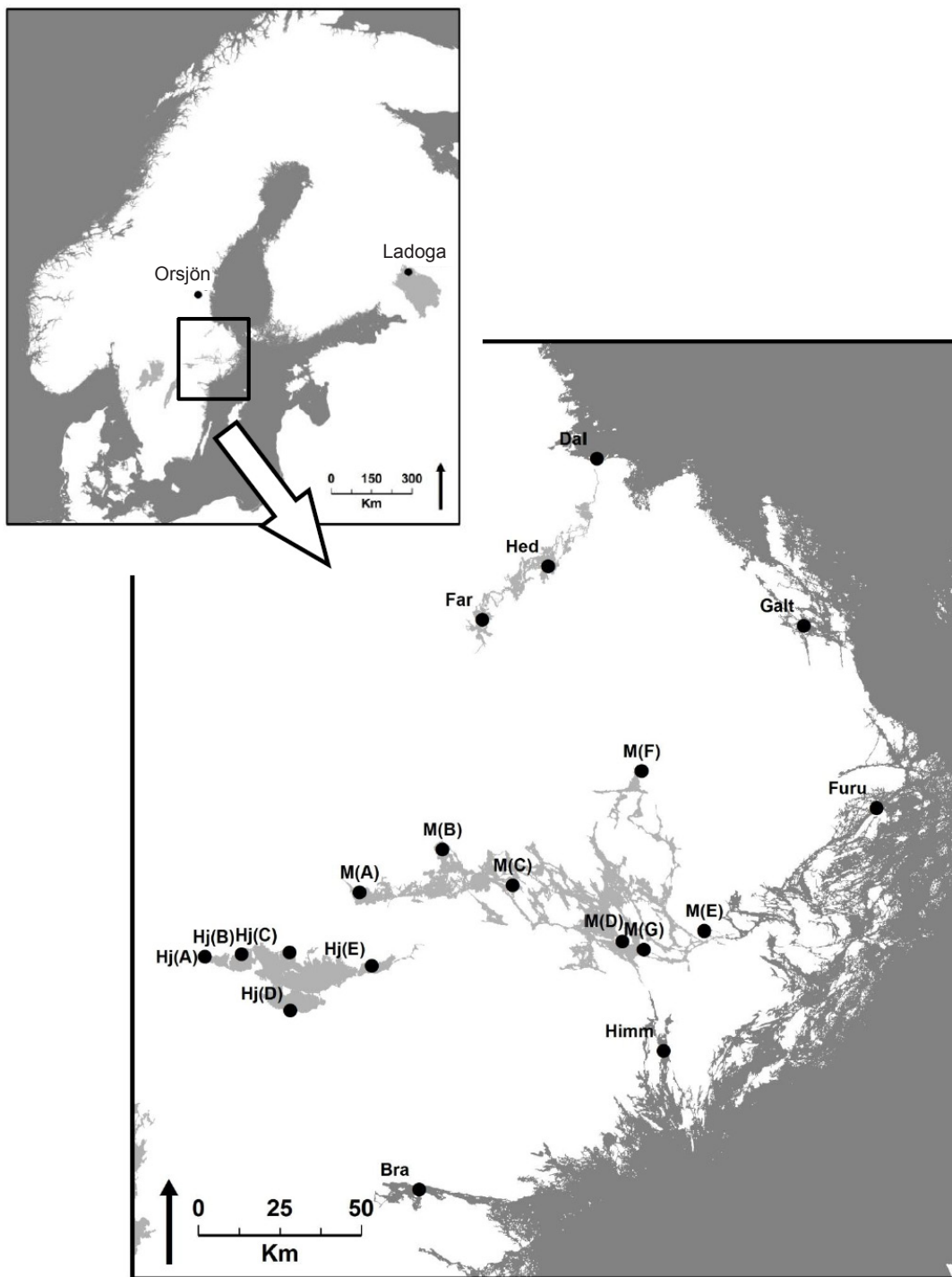
Undersökta områden med gösutsättningar

Ett viktigt syfte har varit att undersöka om storskaliga utsättningar av gös har påverkat naturligt förekommande gösbestånd i utsättningsområdena. Frågan har undersökts genom jämförelser av genetiska prover insamlade för 30–45 år sedan med prover insamlade idag. Följande lokaler är inkluderade:

- *Himmerfjärden*. I denna havsvik belägen söder om Stockholm genomfördes den första omfattande gösutsättningen 1948. Sedan upphörde verksamheten under 1950-talet för att återupptas 1965. Mellan 1965 och 1993 sattes det ut 10 000–20 000 årsungar vartannat år. Sättgösen härstammade framförallt från Hjälmarén, men visst inslag av mälargös har även förekommit (Andersson 2009). Givet ett generations-

intervall på omkring 5 år (beräknat från livshistorie-data från Hjälmarén; Svärdson & Molin 1981, opublicerade data) för gös i denna del av utbredningsområdet motsvarar den undersökta 30-årsperioden i Himmerfjärden (1977/79-2008; Tabell 1) cirka 6 generationer, varav gösutsättningar således ägde rum endast under de tre första (t.o.m. 1993).

- *Galtfjärden*. Utsättning av gös i kustområdena kring Galtfjärden i norra Roslagen har genomförts under framförallt 1980- och 90-talen, men har pågått under hela undersökningsperioden (1974-2006/07). Efter kontakt med representanter för de lokala fiskevårdsområdena har framkommit att det i genomsnitt har satts ut omkring 10 000 årsungar per år under den



Figur 1. Insamlingslokaler i Hjälmar, Mälaren och längs kusten. Förkortningar förklaras i Tabell 1. Observera Orsjön (Ljusnan) samt Ladoga (Ryssland) på den mindre översiktskartan.

Tabell 1. Information om samtliga stickprov som ingår i studien. Kartor med lokalernas geografiska placering ges i Figur 1.

Stickprov	Område	Lokal	År	Antal
Hj(A)	Hjälmarén	Hemfjärden	2007	46
Hj(B) ⁷¹	Hjälmarén	Mellanfjärden	1971	48
Hj(B) ⁰⁷	Hjälmarén	Mellanfjärden	2007	48
Hj(C)	Hjälmarén	Norra Storhjälmaren	2007	45
Hj(D)	Hjälmarén	Södra Storhjälmaren	2007	48
Hj(E)	Hjälmarén	Östra Storhjälmaren	2007	47
M(A)	Mälaren	Västra Mälaren	2007	48
M(B)	Mälaren	Norra Mälaren	2007	48
M(C)	Mälaren	Mellersta Mälaren	2007	48
M(D)	Mälaren	Östra Mälaren, Ellholmen	2007	48
M(E)	Mälaren	Ulvsundasjön	2007/08	22
M(F)	Mälaren	Ekoln	2007/08	44
M(G)	Mälaren	Östra Mälaren, Adelsö	2007	40
Bra	Kusten	Bråviken	1975	48
Himm ^{77/79}	Kusten	Himmerfjärden	1977/79	88
Himm ⁰⁸	Kusten	Himmerfjärden	2008	40
Furu	Kusten	Furusund	2007	48
Galt ⁷⁴	Kusten	Galtfjärden	1974	48
Galt ^{06/07}	Kusten	Galtfjärden	2006/07	48
Dal	Kusten	Dalälvens mynning	2007	10
Hed ⁶³	Dalälven	Hedesundafjärdarna	1963	40
Hed ⁰⁸	Dalälven	Hedesundafjärdarna	2008	45
Far	Dalälven	Färnebofjärden	1963	48
Orsj ⁶⁴	Ljusnan	Orsjön	1964	47
Orsj ⁰⁸	Ljusnan	Orsjön	2008	48
Lado	Ladoga		2007	9

studerade perioden (vissa år betydligt mer). Samtliga gösar har haft sitt ursprung från Hjälmarén.

- *Hedesundafjärdarna*. Omfattande utsättningar av gös från Hjälmarén i denna del av Dalälven har pågått sedan 1977. I snitt har det satts ut 15 000–20 000 årsungar per år. Undersökningsperioden omfattar 45 år (1963–2008) eller nio gösgenerationer, varav utsättningar skett under de senaste sex generationerna.

- *Orsjön*. Enligt länsstyrelsen i Gävleborgs län finns inga kända uppgifter om utsättningar i själva Orsjön, vilken utgör ett cirka 10 km långt avsnitt av Ljusnan. Denna lokal inkluderades ursprungligen som

referens för att erhålla oberoende information om naturliga genetiska förändringar i ett opåverkat gösbestånd. Våra resultat antydde emellertid att gösen i området trots allt påverkats av utsättningar (se nedan), och efter förnyad kontakt med länsstyrelsen framkom att gös satts ut i sjöarna Växnan och Bodasjön, vilka ligger i direkt anslutning till Ljusnan med utlopp cirka 35 respektive 20 km uppströms Orsjön. Under den undersökta perioden (1964–2008) har det satts ut gösyngel i Växnan år 1985, 1988, 1989 samt 1998 (ca 5 000 årsungar vid varje tillfälle). I Bodasjön sattes det ut gösyngel 1975, 1982, 1984, 1985 (även där ca 5 000 gösar per tillfälle). I samtliga fall härstammade sättfiskerna från Hjälmarén.

Genetiska analyser och statistisk utvärdering

DNA extraherat från torkade fjäll eller fenprov förvarade i sprit har genotypbestämts med hjälp av så kallade mikrosatelliter. Denna typ av genetiska markörer är relativt variabla och anses särskilt lämpliga vid studier av bestandsstruktur och bestämning av ursprung för enskilda individer. Totalt har nio mikrosatelliter studerats, vilka ursprungligen utvecklats för närbesläktade

arter (*PflaL3*, *PflaL8*, *PflaL9*, *Svi4*, *Svi18*, *Svi33*, *SviL6*, *SviL8*, *SviL7*; Borer m.fl. 1999, Wirth m.fl. 1999, Leclerc m.fl. 2000). De metoder och program som har använts för att utvärdera erhållna data statistiskt kommenteras kortfattat i anslutning till presentationen av resultaten. För mer ingående tekniska detaljer hänvisas till de i texten angivna referenserna.

Resultat

Utvärdering av datakvalitet

Överlag påträffades relativt få avvikelser från de proportioner av genotyper som förväntas enligt Hardy-Weinbergs lag (Tabell 2), vilka där de förekommer kan indikera att stickprovet består av fisk från mer än ett bestånd eller ”tekniska problem” med data (s.k. noll-alleler, *drop-outs*, etc.). En av mikrosatelliterna (*PflaL3*) uppvisade dock tecken på viss förekomst av noll-alleler i främst Hjälmaren och Mälaren, och har

därför uteslutits i de analyser där sådan förekomst kan förväntas utgöra problem. Analyserna indikerar att de analyserade mikrosatelliterna nedärvs oberoende eftersom endast 6 % (55 av 928) av parvisa test för avvikelser från kopplingsjämvikt (*linkage equilibrium*) mellan markörerna inom stickprov var signifikanta (d.v.s. nära den andel som förväntas av slumpen).

Genetisk variation

Mängden genetisk variation uttryckt som förväntad heterozygositet och allelrikedom (*allelic richness*) varierar till viss del mellan de studerade områdena (Tabell 2). Med undantag för Ekoln (Mälaren, M(F))

är variationsgraden relativt lika för alla lokaler i Hjälmaren och Mälaren, medan kustgösen, undantaget Bråviken, uppvisar lägre heterozygositet och allelrikedom än insjöbestånden.

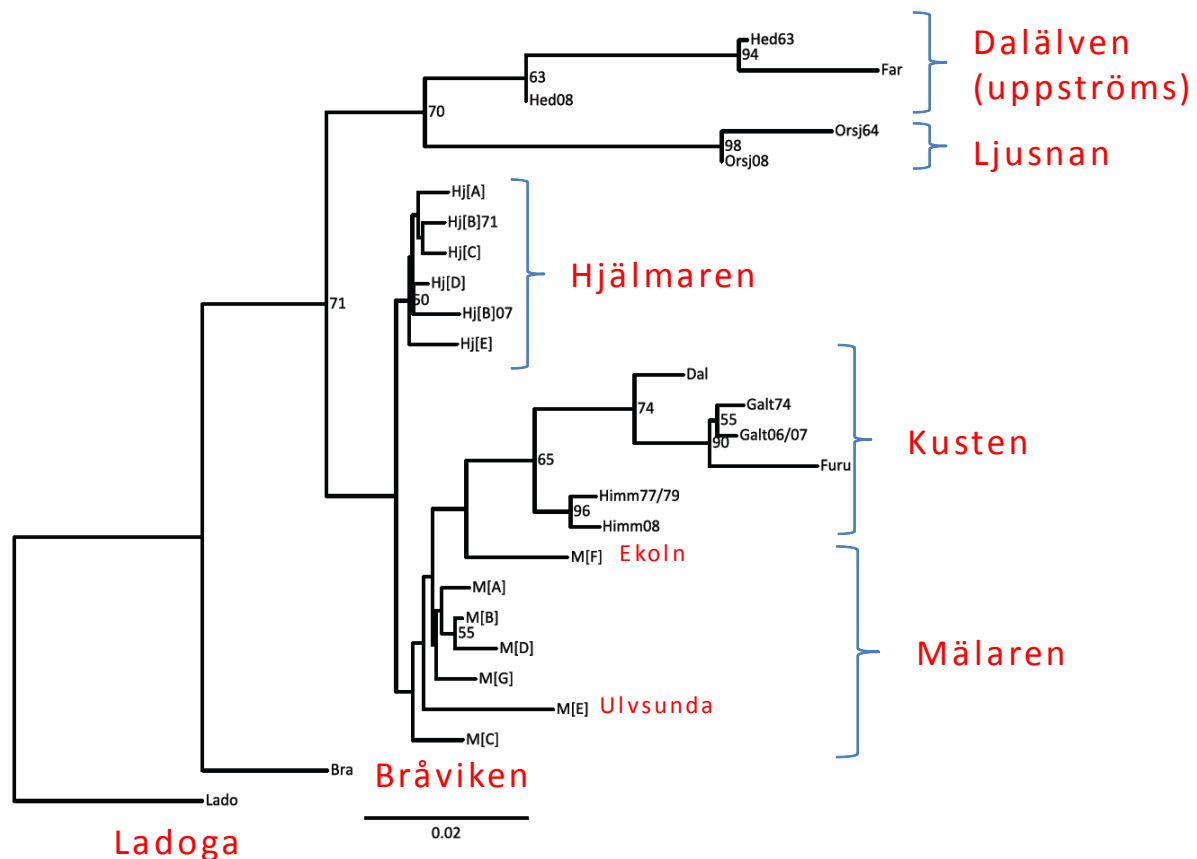
Analyser av bestandsstruktur

Parvisa jämförelser av allelfrekvenser visade på tydliga genetiska skillnader mellan kustgös och gös från insjölokaler (Appendix 1). Inom Hjälmaren påträffades inga statistiskt signifikanta skillnader mellan stickprov från olika delar av sjön. I Mälaren förekommer två stickprov som avviker markant från de centrala mälarfjärdarna – Ekoln (M(F)) och Ulvsundasjön (M(E)). Särskilt gösarna i Ekoln avviker

påtagligt från övriga mälarlokalerna, vilket i kombination med en lägre grad av genetisk variation (se ovan) sannolikt återspeglar att gösen i detta område under tusentals år varit mer eller mindre isolerad från övriga Mälaren. Även Ulvsundasjöns gösar avviker signifikant från de övriga mälarlokalerna, om än inte lika markant som de i Ekoln (Appendix 1). Sammantaget förklaras 14 % av den totala genetiska variationen (Ladoga

Tabell 2. Genetisk variation hos gös (se Tabell 1 för detaljer kring de enskilda stickproven): stickprovsstorleken (n), genomsnittliga antalet observerade anlagsvarianter per markör (N_A), förväntad genomsnittlig heterozygositet (H_{exp}) samt allelrikedom (A_R ; mått på antal anlagsvarianter med hänsyn taget till skillnader i materialstorlekar). I Tabellen ges även skattningar av genomsnittliga F_{IS} över de nio mikrosatelliter som studerats (mått på avvikelser från Hardy-Weinberg-proportioner), där asteriskerna anger graden av statistisk säkerhet i avvikelser från H-W-jämvikt (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$). Eftersom en av markörerna (*PflaL3*) uppvisar tecken på förekomst av s.k. noll-alleler (i framförallt Hjälmaren och Mälaren) ges även genomsnittliga F_{IS} efter att denna markör utesluts.

	Stickprov	n	N_A	H_{exp} ($\pm 1,96$ SE)	A_R ($\pm 1,96$ SE)	F_{IS} (9 markörer)	F_{IS} (8 markörer)
Hjälmaren	Hj(A)	46	4,6	0,48 ($\pm 0,15$)	3,0 ($\pm 0,8$)	0,036	0,037
	Hj(B) ⁷¹	48	4,0	0,48 ($\pm 0,13$)	2,9 ($\pm 0,7$)	0,034	0,035
	Hj(B) ⁰⁷	48	4,9	0,51 ($\pm 0,11$)	3,3 ($\pm 0,8$)	0,061	0,035
	Hj(C)	45	4,2	0,50 ($\pm 0,13$)	3,1 ($\pm 0,7$)	0,046	0,037
	Hj(D)	48	4,7	0,50 ($\pm 0,13$)	3,1 ($\pm 0,8$)	0,032	0,042
	Hj(E)	47	5,1	0,51 ($\pm 0,12$)	3,3 ($\pm 0,7$)	0,058	0,036
	Genomsnitt		4,6	0,50 ($\pm 0,13$)	3,1 ($\pm 0,7$)		
Mälaren	M(A)	48	4,9	0,48 ($\pm 0,16$)	3,2 ($\pm 0,8$)	0,049	0,027
	M(B)	48	4,6	0,47 ($\pm 0,15$)	3,1 ($\pm 0,8$)	0,076 *	0,053
	M(C)	48	4,4	0,48 ($\pm 0,14$)	3,2 ($\pm 0,8$)	0,148 ***	0,112 **
	M(D)	48	4,9	0,47 ($\pm 0,14$)	3,1 ($\pm 0,8$)	0,005	0,043
	M(E)	22	3,4	0,47 ($\pm 0,13$)	3,0 ($\pm 0,7$)	0,043	0,099
	M(F)	44	4,1	0,37 ($\pm 0,15$)	2,7 ($\pm 0,7$)	0,003	0,012
	M(G)	40	4,6	0,47 ($\pm 0,14$)	3,2 ($\pm 0,8$)	0,023	0,047
	Genomsnitt		4,4	0,46 ($\pm 0,14$)	3,1 ($\pm 0,7$)		
Kusten	Bra	48	4,0	0,51 ($\pm 0,13$)	3,3 ($\pm 0,9$)	0,087 **	0,034
	Himm ^{77/79}	88	4,0	0,37 ($\pm 0,16$)	2,8 ($\pm 0,9$)	0,030	0,030
	Himm ⁰⁸	40	3,4	0,41 ($\pm 0,16$)	2,8 ($\pm 0,8$)	0,041	0,041
	Furu	48	3,6	0,36 ($\pm 0,11$)	2,7 ($\pm 0,5$)	0,121 **	0,123 **
	Galt ⁷⁴	48	3,6	0,30 ($\pm 0,13$)	2,4 ($\pm 0,5$)	0,020	0,026
	Galt ^{06/07}	48	4,0	0,35 ($\pm 0,12$)	2,7 ($\pm 0,6$)	0,010	0,002
	Dal	10	2,9	0,38 ($\pm 0,15$)	2,8 ($\pm 0,6$)	0,112	0,116
	Genomsnitt		3,6	0,38 ($\pm 0,12$)	2,8 ($\pm 0,6$)		
Övriga lokaler	Hed ⁶³	40	4,2	0,50 ($\pm 0,11$)	3,2 ($\pm 0,6$)	0,044	0,055
	Hed ⁰⁸	45	5,0	0,55 ($\pm 0,08$)	3,3 ($\pm 0,7$)	0,032	0,044
	Far	48	4,7	0,48 ($\pm 0,14$)	3,3 ($\pm 0,8$)	0,114 **	0,124 ***
	Orsj ⁶⁴	47	3,8	0,50 ($\pm 0,11$)	3,0 ($\pm 0,5$)	0,056	0,065
	Orsj ⁰⁸	48	3,8	0,52 ($\pm 0,10$)	3,1 ($\pm 0,5$)	0,148 ***	0,113 **
	Lado	9	4,3	0,63 ($\pm 0,10$)	4,3 ($\pm 1,1$)	0,146 *	0,130
Totalt		10,8	0,53 ($\pm 0,10$)	3,5 ($\pm 0,8$)			

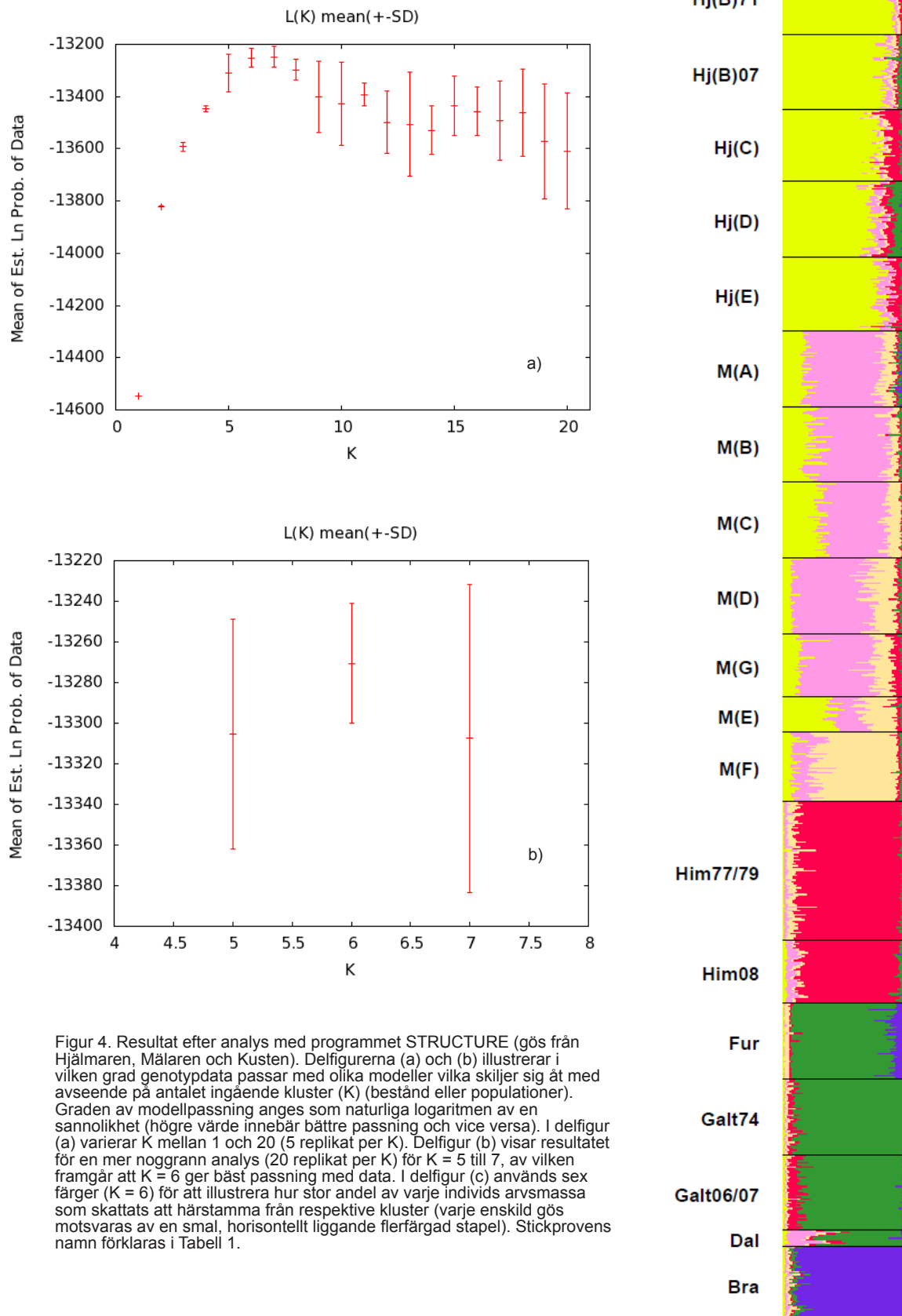


Figur 3. Dendrogram (släkträd) över stickprov av gös (konstruerat enligt *neighbor joining*-metoden). Siffrorna anger graden av statistisk säkerhet för respektive "nod" (efter s.k. bootstrap-analys). Skalstreckat anger genetiskt avstånd (*chord distance*).

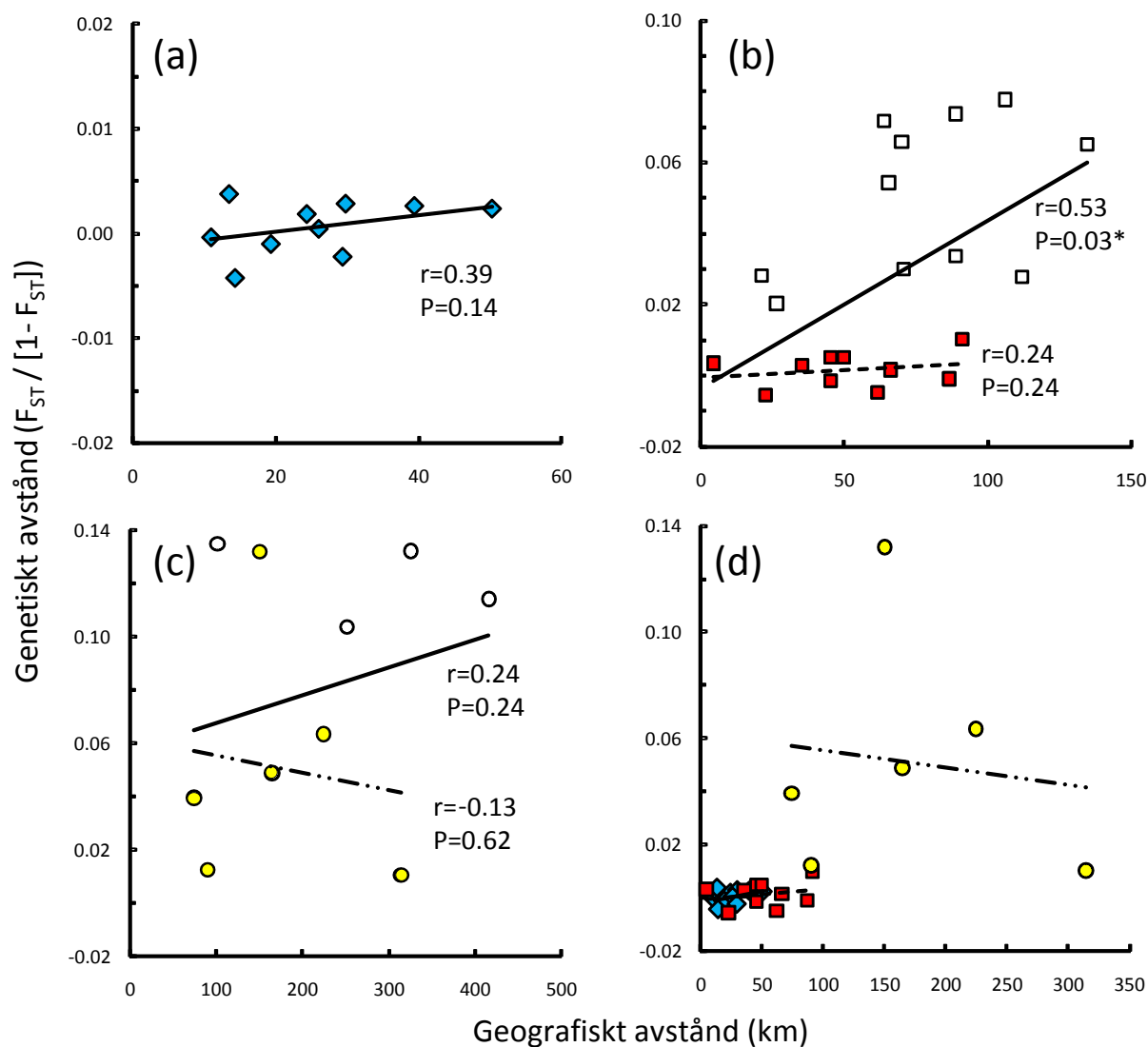
En intressant observation är att det även tycks finnas en svag genetisk struktur inom Hjälmaren och inom Mälarens centrala fjärdar (Figur 4c). I Hjälmaren tycks Hem- och Mellanfjärden (HJ(A) och HJ(B)) avvika något från sjöns centrala och östligt belägna delar (HJ(C), HJ(D) och HJ(E)). I västra och centrala Mälaren finns en liknande tendens till genetisk struktur (M(A), M(B) och M(C) tenderar att avvika från M(D) och M(G)). Det ska dock betonas att dessa eventuella skillnader inom Hjälmaren och Mälaren är subtila, och i de flesta fall är de parvisa jämförelserna mellan stickproven inte statistiskt signifikanta (Appendix 1).

För att ytterligare analysera den genetiska strukturen inom Hjälmaren, Mälaren och Kusten genomfördes också så kallade IBD-analyser (Isolation By Distance). Med denna metod studeras om det finns ett

samband mellan genetiska och geografiska avstånd, vilket kan förväntas när mängden genflöde mellan lekområden varierar med det inbördes avståndet (större genflöde på kortare avstånd och vice versa). Överlag råder svaga positiva samband i Hjälmaren och Mälaren, d v s när avståndet mellan de jämförda lokalerna ökar tenderar den genetiska skillnaden att bli något större (Figur 5a och b). Med undantag för Mälarens totalmaterial (Figur 5b) är dock inget av sambanden statistiskt signifikant. Längs kusten finns ingen indikation på IBD när det genetiskt avvikande stickprovet från Bråviken är uteslutet (Figur 5c). En intressant observation är att de genetiska skillnaderna är påtagligt större mellan kustlokalerna än mellan lokaler på motsvarande geografiska avstånd i Hjälmaren och Mälarens centrala fjärdar (Figur 5d).



Figur 4. Resultat efter analys med programmet STRUCTURE (görs från Hjälmaren, Mälaren och Kusten). Delfiguren (a) och (b) illustrerar i vilken grad genotypdata passar med olika modeller vilka skiljer sig åt med avseende på antalet ingående kluster (K) (bestånd eller populationer). Graden av modellpassning anges som naturliga logaritmen av en sannolikhet (högre värde innebär bättre passning och vice versa). I delfigur (a) varierar K mellan 1 och 20 (5 replikat per K). Delfigur (b) visar resultatet för en mer noggrann analys (20 replikat per K) för K = 5 till 7, av vilken framgår att K = 6 ger bäst passning med data. I delfigur (c) används sex färger (K = 6) för att illustrera hur stor andel av varje individs arvsmassa som skattats att härstamma från respektive kluster (varje enskild gös motsvaras av en smal, horisontellt liggande flerfärgad stapel). Stickprovets namn förklaras i Tabell 1.



Figur 5. Analyser av samband mellan geografiskt och genetiskt avstånd (IBD) från Hjälaren (a), Mälaren (b) och Kusten (c). För Mälaren och Kusten återges både resultatet för totalmaterialet samt när de mest avvikande lokalerna - Ekoln/ Ulvsundasjön respektive Bråviken - är uteslutna (fyllda symboler med streckade regressionslinjer). I delfigur (d) återges data för Hjälaren, Mälaren (ej Ekoln/Ulvsundasjön) samt Kusten (ej Bråviken) tillsammans (symboler som i delfigur a-c). Samtliga samband är testade statistiskt med enkelsidiga s.k. Mantel-test (10 000 permutationer). Observera de olika skalorna på axlarna.

Genetiska effekter av utsättningar

Som framgår av bland annat Figur 2 (se även Figur 3 samt Appendix 1) är det nutida stickprovet från Hedesundafjärden genetiskt sett mer likt Hjälmarén än det historiska stickprovet från samma område. Samma mönster gäller för Orsjön, även om förändringen mellan det historiska och nutida stickprovet där är mindre. Trots omfattande utsättningar av hjälmargös tycks däremot bestånden i Galtfjärden och Himmerfjärden på kusten inte ha förändrats nämnvärt över de tidsperioder som studerats (Figur 2).

I Tabell 3 sammanfattas information om utsättningsmängder, skattade inslag av främmande gener samt mängd genflöde per generation för de undersökta utsättningsområdena (Hedesundafjärdarna, Orsjön, Galtfjärden och Himmerfjärden). Andelen

”hjälmargener” (ackumulerade över flera generationer) i de nutida stickproven från Hedesundafjärdarna och Orsjön uppskattades till 0,47 respektive 0,11 med hjälp av programmet LEADMIX (Wang 2003), där genetiska data för Hjälmarén (totalt) och de historiska stickproven utgjorde referensprov. Inslaget av hjälmargener i de nutida stickproverna från kustlokalerna i Galtfjärden och Himmerfjärden är betydligt lägre (Galtfjärden: 0,04; Himmerfjärden: 0,01). I Himmerfjärden är andelen hjälmargener inte signifikant större än noll. Den motsvarande mängd inflöde av gener från utsatt hjälmargös per generationsintervall (under de generationer då utsättning pågått) beräknades till 10 % i Hedesundafjärdarna, 4 % i Orsjön, samt till mindre än 1 % i Galtfjärden och Himmerfjärden (Tabell 3).

Tabell 3. Uppgifter om gösutsättningar samt genetiskt baserade skattningar av andelen gener från utsatt hjälmargös som ackumulerats i respektive lokal under det tidsintervall som studerats (punktestimat med 95 % CI, erhållet med programmet LEADMIX; Wang 2003).

Lokal	Antal generationer (varav med utsättning)	Antal utsatta gösungar per generation (totalt antal)	Skattad andel ”hjälmargener” (dagens bestånd)	Mängd genflöde (per generation med utsättningar)
Himmerfjärden	6 (3)	37 500 (112 500)	0,007 (0,000–0,117)	0,002 (0,000–0,041)
Galtfjärden	6,5 (6,5)	50 000 (325 000)	0,041 (0,009–0,097)	0,006 (0,001–0,016)
Hedesundafjärden	9 (6)	100 000 (600 000)	0,475 (0,334–0,605)	0,102 (0,066–0,144)
Orsjön	9 (3*)	13 300* (40 000)	0,107 (0,037–0,200)	0,037* (0,012–0,072)

* uppgifterna osäkra; utsättningar har skett oregelbundet i uppströms belägna lokaler

Utsättningarnas betydelse för fisket

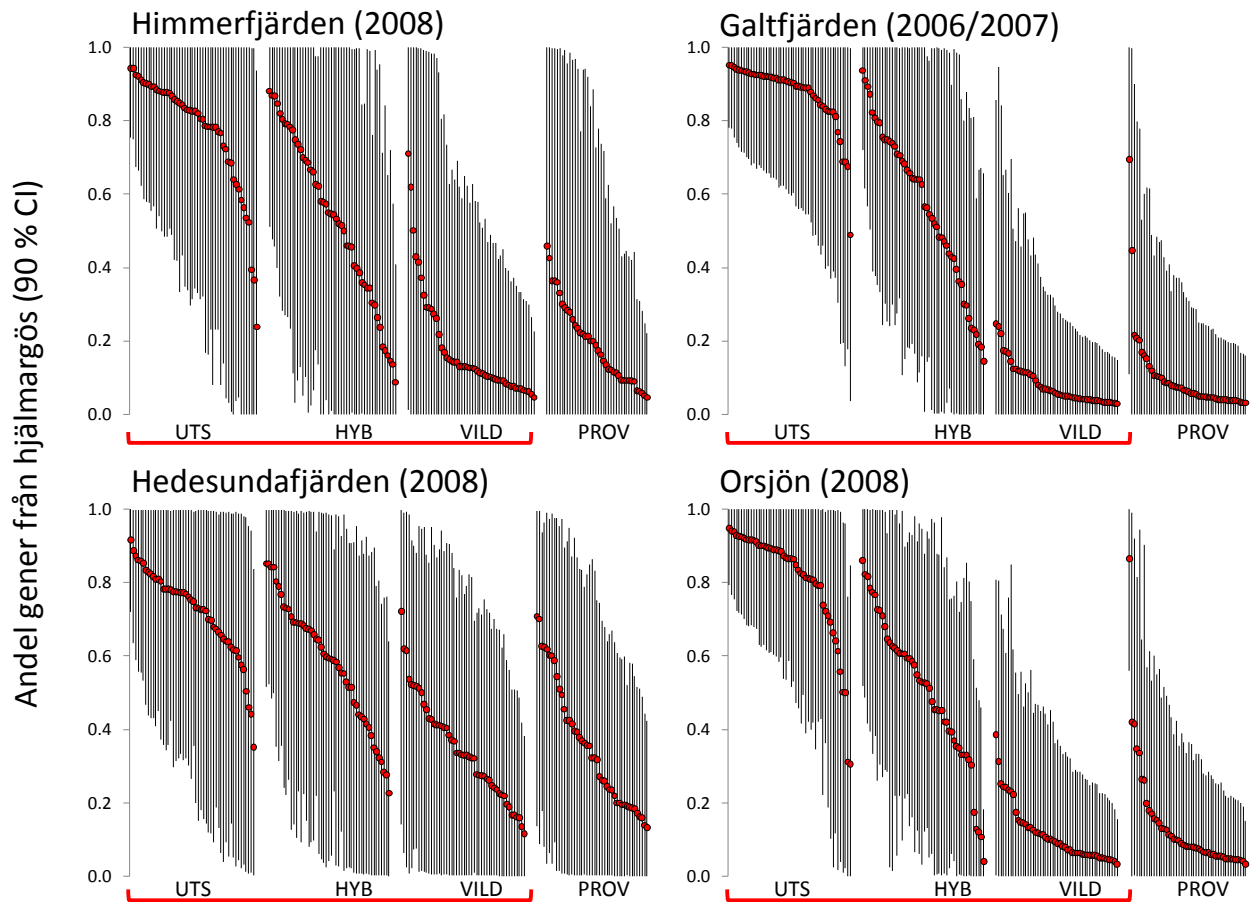
Ovanstående resultat visar att Hedesundafjärdarnas gösbestånd genetiskt sett har påverkats kraftigt av de storskaliga utsättningar av hjälmargös som skett under de senaste 30 åren. Idag bär gösen i området på nästan 50 % hjälmargener, vilket motsvarar ett genomsnittligt genflöde om ca 10 % under de sex generationer där storskaliga utsättningar ägt rum. Detta indikerar i sin tur att omkring var tionde gös som reproducerat sig i Hedesundafjärdarna

under perioden har varit direktutsatt. Även Orsjöns gösbestånd tycks ha påverkats signifikant av de utsättningar som skett i närliggande vatten. Idag uppskattas gösen i Orsjön bära på ca 10 % gener av hjälmarsprung, vilket motsvarar ett genflöde av ca 4 % per generation (antaget att spridningen av de gener som ackumulerats i beståndet skett under tre generationer; Tabell 3).

Om den hjälmargös som satts ut i de studerade områdena haft en lägre reproduktiv framgång än sina vildfödda artfränder kan dock andelen direktutsatt gös som uppnått fångstbar storlek ha varit högre än det skattade genflödet per generation. För att analysera hur stor andel av gösarna i de nutida stickproven som är direktutsatta har programmen STRUCTURE och ONCOR (Kalinowski m.fl. 2007) använts. Figur 6 illustrerar hur stor andel av individernas gener som har sitt ursprung i Hjälmarén. Även om det i många fall inte med säkerhet går att säga vad en enskild fisk har för ursprung, framstår det klart att endast en minoritet av de 45 fritidsfiskade gösarna från Hedesundafjärdarna år 2008 kan vara direktutsatta. En s.k. "mixed-stock" analys med ONCOR anger även den att en minoritet (0–8 % eller 0–3 individer) är direktutsatt i Hedesundafjärdarna. Resultaten stämmer således väl överens med ovanstående genflöde per generation (10 %), enligt vilket man borde förvänta sig att hitta 4–5 direktutsatta individer i stickprovet. Också i Himmerfjärden, Galtfjärden och Orsjön dominerar vildfödda gösar fullständigt enligt analyserna med både STRUCTURE och ONCOR, även om någon enstaka individ även i dessa stickprov kan tänkas vara direktutsatt (ex. en gös med 87 % hjälmargener från Orsjön; Figur 6).



Gösutsättning i Himmerfjärden inom forskningsprojekt finansierat av stiftelsen Baltic Sea 2020.



Figur 6. Analys för visuell identifiering av direktutsatta individer i fångsterna. Punkterna (sorterade i fallande ordning) markerar andelen gener hos enskilda individer som med STRUCTURE skattats att härstamma från Hjälmaren. De tre grupperna längst till vänster i respektive delfigur (3×50 st punkter markerade med klammer) representerar datorsimulerade individer (UTS = "direktutsatta hjälmargösar", HYB = "F1-hybrider" respektive VILD = "vildfödda") vilka för jämförelse har analyserats tillsammans med de riktiga gösarna (PROV). Med "vildfödd" menas att ingen av föräldrarna är direktutsatt (en sådan individ kan ändå bära på hjälmargener som tillförts beståndet under tidigare generationer). De tre simulerade grupperna (UTS, HYB och VILD) utgör referensmaterial som används för att visuellt identifiera gösar i fångsterna (PROV) med avvikande genotyp som kan vara direktutsatta (eller F1-hybrider). Jämförelser visar att endast få individer tycks kunna vara direktutsatta hjälmargösar, vilket är i linje med övriga statistiska analyser (se text).

Lokal anpassning hos gös?

Våra resultat visar att utsättningarna av hjalmargös har haft mindre genetisk påverkan på de undersökta kustbestånden jämfört med insjöbestånden. Vad är förklaringen till denna skillnad? En slutsats man lätt kan förledas dra är att utsatt hjalmargös tycks ha svårt att klara av miljön längs kusten, där inte minst salthalten kan tänkas påverka befruktnings- och kläckningsförmågan för spermier och ägg. Sådan anpassning till reproduktion i sött respektive bräckt vatten har tidigare observerats för lokala bestånd av gädda i både Sverige och Danmark (Westin & Limburg 2002, Larsen m.fl. 2005).

För att utvärdera om den lägre genetiska påverkan som observerats hos de kustbestånd av gös som studerats återspeglar lokal anpassning krävs emellertid att utsättningarnas omfattning sätts i relation till den naturliga produktionen av unggös av samma ålder/storlek som utsättningsmaterialet i de jämförda områdena. Är den naturliga produktionen mycket större än mängden gös som satts ut förväntar vi oss under alla omständigheter en låg genetisk påverkan. Om utsättningsmängden däremot har varit stor i förhållande till den naturliga produktionen kan man förvänta sig en mer påtaglig genetisk påverkan (förutsatt att den utsatta gösen lyckats med sin reproduktion).

I Tabell 4 har vi med hjälp av ett enkelt räkneexempel försökt närma oss frågan om skillnaderna i genetisk påverkan mellan områden återspeglar endast skilda utsättningsmängder, eller om även lokal anpassning har påverkat resultaten. Vi har gjort detta genom att jämföra mängden observerat genflöde per generation (m_{obs} ;

från Tabell 3) med det genflöde som förväntas ($m_{\text{förv}}$) om förhållandet mellan utsatt och vildfödd gös vad gäller överlevnad och reproduktiv framgång inte skiljer sig mellan de olika miljöerna. Orsjön har uteslutits då utsättningarna där har skett en bra bit uppströms provtagningsområdet och det är okänt i vilken omfattning den utsatta fisken har spridit sig nedströms. Det råder även viss oklarhet om hur många "gösgenerationer" som de oregelbundna utsättningarna uppströms Orsjön egentligen motsvarar.

Mängden förväntat genflöde ($m_{\text{förv}}$) har beräknats genom att jämföra antalet utsatta gösar per generation med en skattning av beståndets genetiskt effektiva storlek (N_e)², där N_e har använts som ett indirekt mått på produktionsförmågan (rekryteringen). För att beräkna lekbeståndets totala storlek (N_{tot}) har vi antagit att förhållandet mellan N_e och N_{tot} är en godtycklig konstant. På motsvarande vis har överlevnaden för utsatt fisk fram till lekmogen ålder antagits vara densamma i de jämförda lokalerna. Slutligen har ett förväntat genflöde ($m_{\text{förv}}$) beräknats utifrån antalet utsatta som beräknas ha överlevt till reproduktiv ålder i förhållande till lekbeståndets totala storlek.

Så länge överlevnaden från utsättning till lek respektive förhållandet mellan N_e och N_{tot} är lika inom de jämförda bestånden, påverkar den absoluta storleken på dessa värden inte slutsatserna. I räkneexemplet (Tabell 4) har en av tusen utsatta gösar antagits överleva fram till leken, medan N_e utgör en tiondel av den totala populationsstorleken ($N_e / N_{\text{tot}} = 0,1$). Vi denna kombination blir m_{obs} och $m_{\text{förv}}$ för Hedesundafjärdarna lika ($m_{\text{obs}} / m_{\text{förv}} = 1$), medan kvoten är något lägre för kustlokalerna

² Den effektiva populationsstorleken (N_e) är en teoretiskt definierad storhet som avgör i vilken takt inavel ackumuleras och slumpmässiga genetiska förändringar äger rum mellan efterföljande generationer (s.k. genetisk drift). N_e är i praktiken nästan alltid betydligt lägre än den faktiska (totala) populationsstorleken (N_{tot}).

Galtfjärden (0,75) och mycket lägre för Himmerfjärden (0,14). Resultatet antyder i första hand att den betydligt lägre graden av genetisk påverkan vi observerat för Himmerfjärden och Galtfjärden beror på att mängden utsatt gös har varit betydligt mindre i relation till den naturliga produktionen än i Hedesundafjärden. De något lägre kvoterna mellan förväntat och observerat genflöde för kustlokalerna indikerar vidare att den genetiska påverkan av utsatt hjälpmargös i dessa fall har varit något lägre

som ett resultat av bristande anpassning till kustmiljön. Givet att de bakomliggande genetiskt skattade parametrarna (N_e och m_{obs}) är osäkra förefaller emellertid skillnaden mellan lokalerna avseende förhållandet mellan observerat och förväntat genflöde ($m_{obs} / m_{förv}$) inte möjlig att säkerställa statistiskt. Likaså bygger vårt ovanstående resonemang på att förhållandet mellan N_e och N_{tot} , samt överlevnaden från utsättning till lek, är lika i de jämförda lokalerna, vilket sannolikt inte är helt korrekt.

Tabell 4. Räkneexempel: jämförelse av observerat och förväntat genflöde. Vid beräkningen av det förväntade genflödet har antagits att förhållandet mellan utsatt och vild gös vad gäller överlevnad och reproduktiv framgång har varit detsamma i de jämförda områdena. Av nedersta raden ($m_{obs} / m_{förv}$) framgår att det observerade genflödet i kustlokalerna kan ha varit lägre än förväntat givet hur mycket gös som sätts ut i förhållande till den naturliga produktionen (se text för ytterligare information). Samtliga värden är angivna per generation (empiriska skattningar/data är understrucka).

	Lokal		
	Hedesundafjärdarna	Galtfjärden	Himmerfjärden
Effektiv populationsstorlek (N_e)*	<u>112</u>	<u>709</u>	<u>307</u>
$q = N_e / N_{tot}$ **	0,1	0,1	0,1
Totalt antal lekfishar ($N_{tot} = N_e / q$)	1 122	7 089	3 068
Antal utsatta gösar (U)	<u>100 000</u>	<u>50 000</u>	<u>37 500</u>
Överlevnad (utsättning till lek) (S) **	0,00114	0,00114	0,00114
Antal utsatta som överlevt till lek ($N_U = U \times S$)	114	57	43
Förväntat genflöde ($m_{förv} = N_U / N_{tot}$)	<u>0.102</u>	<u>0.008</u>	<u>0.014</u>
Observerat genflöde (m_{obs})***	<u>0.102</u>	<u>0.006</u>	<u>0.002</u>
$m_{obs} / m_{förv}$	1,00	0,75	0,14

* Harmoniskt medelvärde över den studerade tidsperioden baserat på observerade allelfrekvensförändringar (Wang & Whitlock 2003) samt avvikelser från kopplingsjämvikt (Waples 2006; Waples & Do 2008)

** Godtyckligt valt värde (se texten för ytterligare information)

*** Från Tabell 3 sista kolumnen.

Diskussion

Beståndsbaserad gösförvaltning

Graden av genetisk struktur skiljer sig mellan de områden som studerats. Utefter kusten antyder frånvaron av ett samband mellan genetiskt och geografiskt avstånd i kombination med förhållandevis stora genetiska skillnader mellan lokalerna, att den genetiska beståndsstrukturen i hög grad styrs av oberoende lokala processer (genetisk drift och eventuellt selektion) medan genflödet mellan lekområden förefaller vara begränsat. En viktig förklaring kan vara att lämpliga lekbiotoper för gös längs kusten är jämförelsevis ovanliga och ofta ligger långt ifrån varandra, vilket leder till att naturlig "felvandring" endast sker undantagsvis. Under sådana förhållanden råder inget tvivel om att gösen bör förvaltas lokalt genom att exempelvis fisket regleras med hänsyn taget till det aktuella beståndets bärkraft. Lokal förvaltning är av samma anledning att rekommendera för de genetiskt avvikande gösbestånd som identifierats i Mälaren i Ekoln och Ulvsundasjön.

Inom Hjälmaren och Mälarens centrala fjärdar finns endast svaga indikationer på genetiska strukturer (se Figur 4 och 5) som inte har gått att verifiera statistiskt. Vilka konsekvenser för den praktiska gösförvaltningen har dessa resultat? Sett ur ett bevarandegenetiskt perspektiv förefaller svaret tämligen enkelt: genflödet mellan lekområden är uppenbarligen tillräckligt omfattande för att förhindra uppkomst av genetiska skillnader, och gösarna i Hjälmaren respektive i Mälarens centrala fjärdar kan betraktas som tillhörande samma genetiskt homogena bestånd (population eller "genpool"). Sett ur ett mer kortsiktigt nyttjandeperspektiv är svaret dock inte lika enkelt. Trots att gösen i dessa områden är att beteckna som genetiskt homogen kan det eventuellt ändå finnas anledning att dela upp bestånden i flera förvaltningsen-

heter. Anledningen är att det räcker med ett mindre *antal* migranter per generation mellan olika lekområden för att effektivt motverka uppkomst av en genetisk struktur. För en individrik art som gös räcker det således att en låg *andel* av fisken leker på annan plats än födelseplatsen för att den genetiska strukturen ska förbli försumbar. Även när antalet felvandrare som sprider gener mellan lekområden är högt ur ett genetiskt perspektiv, kan dessa "immigranter" vara tillräckligt få för att endast marginellt bidra till rekryteringen i det nya lekområdet. Som ett resultat kan ett i praktiken genetiskt homogent bestånd i vissa situationer bestå av flera delbestånd (lekområden) som till stor del fungerar oberoende av varandra demografiskt sett (Waples & Gaggiotti 2006). I sådana fall kan ett alltför hårt lokalt fisketryck resultera i ett lokalt produktionsbortfall som varar under åtskilliga generationer tills det överexploaterade delbeståndet har återhämtat sig p.g.a. att bidragen från angränsande delbestånd inte antalsmässigt är tillräckligt stora för att påskynda återhämtningen nämnvärt.

Frånvaro av påvisbara genetiska skillnader inom Hjälmaren och Mälarens centrala fjärdar innebär således inte att gösar från olika uppväxtområden nödvändigtvis bebländar sig fullständigt under leken. Märkningsstudier av gös i både sött och bräckt vatten antyder att en övervägande del av individerna återkommer till samma lekområde som tidigare (Lappalainen m.fl. 2003). Det kan således finnas anledning att mer i detalj studera hur stor felvandringen av individer mellan lekområden inom Hjälmaren och Mälaren egentligen är, för att identifiera det lämpligaste antalet förvaltningsenheter och hur dessa i så fall skall utformas.

Ett annat förvaltningsproblem, som inte är unikt för gös, är fiske på s.k. blandbestånd. Tidigare märkningsstudier antyder att gösen under sin livscykel ibland kan vandra relativt långa sträckor (i regel < 35 km men undantagsvis upp till 250 km; Nyberg m.fl. 1996; Lappalainen m.fl. 2003; Saulamo & Thoresson 2005), vilket ökar möjligheten att fisk från olika bestånd under vissa delar av året kan förekomma tillsammans. De tydliga skillnader som föreligger mellan lokala gösbestånd längs kusten innebär att det med hjälp av genetiska markörer och fångster tagna utanför

lektid går att utvärdera i vilken mån fisket i vissa områden sker på blandade bestånd. Även i Hjälmaren och Mälarens större fjärdar, där signifikanta genetiska skillnader saknas, kan det finnas anledning att utvärdera i vilken omfattning fisket sker på gös från olika delar av sjön (se ovan). I dessa fall finns dock inga möjligheter att använda genetiska markörer, men möjligen kan traditionell märkning eller andra metoder (ex. analyser av otolitkemi eller stabila isotoper) användas för att ta reda på i vilken del av sjön fisken är född.

För- och nackdelar med att sätta ut gös?

Syftet med förstärkningsutsättningar är ofta att förbättra möjligheterna till fiske. Teoretiskt sett kan utsättningar av odlad fisk ge ökade fångster, förutsatt att den naturliga dödligheten efter utsättning inte är starkt täthetsberoende. I avsaknad av täthetsberoende dödlighet kan förstärkningsutsättningar sägas utgöra ett "put & take"-komplement till den naturliga produktionen. Nyttan med förstärkningsutsättningar i syfte att förbättra den naturliga produktionen genom att tillföra fler lekfishar, och därmed indirekt förbättra fiskemöjligheterna, är svårare att utvärdera. Den naturliga produktionen kan få sig en knuff uppåt om beståndet inte har uppnått miljöns bärformåga (*carrying capacity*), d.v.s. inte är mättat. Befinner sig beståndet redan på denna nivå krävs dock andra åtgärder än utsättningar, som exempelvis utökade lekområden, för att förbättra produktionen och det möjliga fiskeuttaget.

Utöver ovanstående produktionsinriktade frågeställningar kring fiskutsättningar finns andra faktorer att ta hänsyn till, inte minst olika bevarandaspekter. Används sättfisk av främmande stam finns risk att främmande gener genom hybridisering förs över till det lokala beståndet vilket kan leda till att lokala anpassningar påverkas och beståndets livskraft och produktionsförmåga långsiktigt försämras (t.ex. Allendorf

& Luikart 2007). Detta är också anledningen till att exempelvis Fiskeriverket (2001) i sin utsättningspolicy inte rekommenderar utsättning med främmande stam annat än vid återetableringar av utrotade bestånd.

För att i någon mån försöka utreda effekter av utsättningar, både ur ett bevarande- och nyttjandeperspektiv, krävs i regel mycket information. Vi har i denna studie visat att gösbeståndet i Hedesundafjärdarna har ackumulerat en hög andel främmande gener (ca 50 %) som ett resultat av omfattande utsättningar av hjälmargös under flera generationer. Den mängd genflöde som krävts för att åstadkomma denna förändring är ca 10 % (per generation), och vår analys av fritidsfiskefångade gösar från 2008 har även visat att endast en minoritet av individerna kan vara direktutsatta. De upprepade utsättningarna tycks således inte ha gynnat fisket i nämnvärd utsträckning genom fångster av de utsatta fiskarna. Däremot har de med tiden resulterat i att den ursprungliga hedesundagösen "försvunnit" i den meningen att unika genkombinationer gått förlorade. Idag består beståndet av en blandning av olika typer av hybrider med hjälmargös (en s.k. hybridsvärm). För de övriga områdena med utsättningar är graden av genetisk påverkan påtagligt lägre än i Hedesundafjärdarna. Därmed framstår nyttan av förstärkningsutsätt-

ningarna i dessa områden som än mer tveksam, även sett ur ett rent fiskeperspektiv, eftersom de utsatta varken fångas direkt eller bidrar till reproduktionen.

Vilka framtida konsekvenser det omfattande genflödet kan tänkas få för gösen i Hedesundafjärdarna är oklart, men studier på andra arter har visat att omfattande hybridisering kan leda till minskad lokal anpassning och sänkt överlevnad och produktionsförmåga. Exempelvis har man visat att hybridisering mellan vild och genetiskt avvikande odlad lax kan påverka det vilda mottagande beståndet negativt (McGinnity m.fl. 2003).

Den genetiska struktur hos gös som idag finns belagd innebär att man även utan nya undersökningar tämligen säkert kan utgå ifrån att det finns mer eller mindre tydliga genetiska skillnader mellan den gös som sätts ut och det mottagande beståndet (så länge avelsmaterialet inte har lokalt ursprung). Huruvida de skillnader som observerats med hjälp av mikrosatelliter återspeglar variation för funktionella gener – d.v.s. sådana som påverkar egenskaper av betydelse för överlevnad och reproduktion – är emellertid oklart. Vi har funnit vissa (statistiskt osäkra) indikationer på att hjalmargös kan ha begränsad förmåga att sprida sina gener när de sätts ut längs kusten. Detta innebär i så fall att kustgösen, sedan den en gång koloniserade

brackvatten, har utvecklat särdrag som gör den bättre anpassad till denna miljö. En sådan evolutionär förändring vore inte oväntad. Det krävs dock kompletterande studier för att kunna dra säkra slutsatser angående graden av lokal anpassning hos gös. Exempelvis kan det vara intressant att genomföra experiment vid varierande salthalter för att studera om överlevnaden på romstadiet och kläckbarheten skiljer sig åt mellan kust- och insjögös.

Det är avslutningsvis viktigt att påpeka att denna studie endast inkluderar ett fåtal lokaler, vilket gör det svårt att uttala sig mer generellt om betydelsen av gösutsättningar. Det står dock klart att förstärkningsutsättningar alltid bör föregås av en noggrann utvärdering av förhållandet mellan utsättningsmängden och den naturliga produktionen – det är framför allt detta förhållande som i slutänden avgör om utsättningarna kommer att gynna fisket. Våra resultat visar dessutom att man ur ett bevarandeperspektiv bör undvika att sätta ut genetiskt främmande gös i sjöar och vattendrag som hyser naturliga gösbestånd, även om kunskap om de långsiktiga konsekvenserna av sådan genspridning till stor del ännu saknas. Vid utsättning i tidigare göstomma vatten måste andra faktorer än genetiska beaktas, som vilka effekterna kan bli på befintliga fiskarter och det övriga ekosystemet.

Tack

Vi tackar de personer (yrkes- och sportfiskare, aktiva inom fiskevårdsområden, personal vid Länsstyrelser, Fiskeriverket och Stockholms universitet) som bidragit med prover, bakgrundsinformation och kommentarer på rapporten. Projektet har finansierats av medel från forskningsrådet Formas (till Johan Dannewitz samt Stefan Palm) och Fiskeriverket.

Referenser

- Allendorf, F.W. & Luikart, G. (2007). Conservation and the genetics of populations. Blackwell Publishing, Malden, MA, USA.
- Andersson, M. (2009). Pikeperch (*Sander lucioperca* L.) in a Baltic Sea bay: a synopsis of history, commercial fishery, stockings and effects on genetic structure from stocking activities. Examensarbete (45 hp), Institutionen för systemekologi, Stockholms universitet, 12 pp.
- Björklund, M., Aho, T. & Larsson, L.C. (2007). Genetic differentiation in pikeperch (*Sander lucioperca*): the relative importance of gene flow, drift and common history. *Journal of Fish Biology*, 71, 264-278.
- Borer, S.O., Miller, L.M., & Kapuscinski, A.R. (1999). Microsatellites in walleye *Stizostedion vitreum*. *Molecular Ecology*, 8, 336-338.
- Filipsson, O. (1994). Nya fiskbestånd genom inplantering eller spridning av fisk. Information från Sötvattenslaboratoriet 2:1-65.
- Fiskeriverket (2001). Utsättning och spridning av fisk: strategi och bakgrund (E. Sparrevik, ed.). Finfo 2001:8.
- Fiskeriverket (2009a). Fiskbestånd och miljö i hav och sötvatten: Resurs- och miljööversikt 2009, 205 sid.
- Fiskeriverket (2009b). Fem studier av fritidsfiske 2002-2007. Finfo 2009:1.
- Goudet, J. (1995). FSTAT (Version 1.2): A computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity*, 86, 485-486.
- Hubisz, M.J., Falush, D., Stephens, M. & Pritchard, J.K. (2009). Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources*, 9, 1322-1332.
- Kalinowski, S.T., Manlove, K.R. & Taper, M.L. (2007). ONCOR: A computer program for genetic stock identification. Department of Ecology, Montana State University, Bozeman, MT.
- Lappalainen, J., Dorner, H. & Wysujack, K. (2003). Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) - a review. *Ecology of Freshwater Fish*, 12, 95-106.
- Larsen, P.F., Hansen, M.M., Nielsen, E.E., Jensen, L.F. & Loeschcke, V. (2005). Stocking impact and temporal stability of genetic composition in a brackish northern pike population (*Esox lucius* L.), assessed using microsatellite DNA analysis of historical and contemporary samples. *Heredity*, 95, 136-143.
- Leclerc, D., Wirth, T. & Bernatchez, L. (2000). Isolation and characterization of microsatellite loci in the yellow perch (*Perca flavescens*), and cross-species amplification within the family Percidae. *Molecular Ecology*, 9, 995-997.
- McGinnity, P., Prodohl, P., Ferguson, K. m.fl. (2003). Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 270, 2443-2450.
- Nyberg, P., Degerman, E. & Sers, B. (1996). Survival after catch in trap-nets, movements and growth of the pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in Lake Hjälmaren, Central Sweden. *Annales Zoologici Fennici*, 33, 569-575.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945-959.
- Saulamo, K. & Thoresson, G. (2005). Management of pikeperch migrating over management areas in a Baltic archipelago area. *Ambio*, 34, 120-124.
- Svärdson, G. & Molin, G. (1981). The impact of eutrophication and climate on a warmwater fish community. *Rep. Inst. Freshw. Res.*, 59, 142-151.

Wang, J. & Whitlock, M.C. (2003). Estimating effective population size and migration rates from genetic samples over space and time. *Genetics*, 163, 429-446.

Wang, J.L. (2003). Maximum-likelihood estimation of admixture proportions from genetic data. *Genetics*, 164, 747-765.

Waples, R.S. (2006). A bias correction for estimates of effective population size based on linkage disequilibrium at unlinked gene loci. *Conservation Genetics*, 7, 167-184.

Waples, R.S. & Gaggiotti, O. (2006). What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology*, 15, 1419-1439.

Waples, R.S. & Do, C. (2008). LDNE: a program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium. *Molecular Ecology Resources*, 8, 753-756.

Westin, L. & Limburg, K.E. (2002). Newly discovered reproductive isolation reveals sympatric populations of *Esox lucius* in the Baltic. *Journal of Fish Biology*, 61, 1647-1652.

Wirth T, Saint-Laurent R, Bernatchez L (1999) Isolation and characterization of microsatellite loci in the walleye (*Stizostedion vitreum*), and cross-species amplification within the family Percidae. *Molecular Ecology*, 8, 1960-1962.

Appendix 1

Parvisa jämförelser mellan samtliga stickprov: F_{st} ovan diagonalen och motsvarande P-värden nedan diagonalen (FSTAT, 10 000 randomiseringar; Goudet 1995). P-värden markerade med fet stil markerar icke signifikant skilda bestånd ($P > 0,05$). Jämförelser inom samma sjö/vattendrag anges inom fyrkanter. Se Tabell 1 för ytterligare information om de olika stickproven.

	Hj(A)	Hj(B) ⁷¹	Hj(B) ⁰⁷	Hj(C)	Hj(D)	Hj(E)	M(A)	M(B)	M(C)	M(D)	M(E)	M(F)	M(G)
Hj(A)		0,006	-0,001	0,002	0,003	0,003	0,016	0,014	0,011	0,018	0,052	0,073	0,035
Hj(B) ⁷¹	0,316		-0,001	0,008	0,004	0,009	0,030	0,020	0,016	0,029	0,036	0,099	0,031
Hj(B) ⁰⁷	0,297	0,187		0,003	0,000	0,003	0,022	0,015	0,013	0,021	0,040	0,081	0,029
Hj(C)	0,435	0,391	0,064		-0,004	0,001	0,029	0,021	0,021	0,023	0,044	0,072	0,034
Hj(D)	0,454	0,387	0,620	0,944		-0,002	0,018	0,012	0,017	0,017	0,035	0,074	0,023
Hj(E)	0,109	0,107	0,218	0,429	0,625		0,013	0,016	0,018	0,018	0,034	0,086	0,030
M(A)	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,002	0,004	-0,002	0,027	0,062	0,010
M(B)	0,004	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,777		-0,007	-0,006	0,034	0,072	0,001
M(C)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,161	0,815		-0,002	0,029	0,069	0,005
M(D)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,654	0,942	0,113		0,022	0,051	0,002
M(E)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,068	0,029
M(F)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,062
M(G)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,088	0,206	0,020	0,176	0,000	0,000	
Bra	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Himm ^{77/79}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Himm ⁰⁸	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Furu	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Galt ⁷⁴	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Galt ^{06/07}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Dal	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,037	0,002	0,000	0,010	0,000	0,000	0,003
Hed ⁶³	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Hed ⁰⁸	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Far	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Orsj ⁶⁴	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Orsj ⁰⁸	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Lado	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

forts. Appendix 1.

	Bra	Himm ^{77/79}	Himm ⁰⁸	Furu	Galt ⁷⁴	Galt ^{06/07}	Dal	Hed ⁶³	Hed ⁰⁸	Far	Orsj ⁶⁴	Orsj ⁰⁸	Lado
Hj(A)	0,081	0,118	0,082	0,179	0,192	0,167	0,100	0,177	0,064	0,250	0,252	0,212	0,095
Hj(B) ⁷¹	0,100	0,126	0,094	0,201	0,217	0,193	0,119	0,161	0,058	0,236	0,220	0,178	0,102
Hj(B) ⁰⁷	0,071	0,118	0,082	0,166	0,184	0,162	0,095	0,136	0,043	0,208	0,211	0,171	0,071
Hj(C)	0,075	0,079	0,058	0,164	0,163	0,138	0,085	0,185	0,071	0,244	0,224	0,188	0,075
Hj(D)	0,060	0,074	0,048	0,138	0,146	0,122	0,067	0,175	0,069	0,241	0,218	0,178	0,073
Hj(E)	0,083	0,088	0,052	0,165	0,167	0,142	0,077	0,158	0,054	0,223	0,211	0,172	0,083
M(A)	0,088	0,094	0,053	0,148	0,157	0,134	0,050	0,174	0,063	0,250	0,246	0,203	0,108
M(B)	0,092	0,093	0,058	0,161	0,165	0,144	0,059	0,168	0,066	0,237	0,237	0,195	0,105
M(C)	0,099	0,115	0,078	0,182	0,193	0,170	0,080	0,153	0,053	0,225	0,231	0,189	0,097
M(D)	0,092	0,081	0,051	0,154	0,150	0,130	0,049	0,181	0,071	0,253	0,248	0,205	0,110
M(E)	0,106	0,105	0,086	0,197	0,202	0,172	0,095	0,184	0,079	0,275	0,241	0,193	0,110
M(F)	0,115	0,104	0,100	0,190	0,169	0,156	0,102	0,284	0,149	0,360	0,341	0,296	0,154
M(G)	0,104	0,075	0,047	0,154	0,153	0,135	0,045	0,182	0,074	0,248	0,228	0,183	0,114
Bra		0,138	0,115	0,089	0,138	0,113	0,095	0,207	0,131	0,274	0,264	0,226	0,031
Himm ^{77/79}	0,000		0,005	0,137	0,078	0,064	0,034	0,338	0,210	0,385	0,321	0,284	0,178
Himm ⁰⁸	0,000	0,014		0,115	0,076	0,060	0,012	0,280	0,156	0,329	0,285	0,245	0,152
Furu	0,000	0,000	0,000		0,045	0,037	0,044	0,335	0,235	0,382	0,379	0,344	0,192
Galt ⁷⁴	0,000	0,000	0,000	0,000		-0,001	0,018	0,382	0,262	0,421	0,407	0,367	0,248
Galt ^{06/07}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,256		0,013	0,357	0,240	0,397	0,375	0,340	0,203
Dal	0,000	0,000	0,001	0,000	0,021	0,019		0,283	0,161	0,337	0,317	0,271	0,153
Hed ⁶³	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,039	0,035	0,192	0,162	0,172
Hed ⁰⁸	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,097	0,172	0,139	0,109
Far	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,185	0,175	0,228
Orsj ⁶⁴	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,007	0,206
Orsj ⁰⁸	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000		0,166
Lado	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	



är en rapportserie för den kunskap som produceras på Fiskeriverket. Den vänder sig till andra myndigheter och beslutsfattare, forskare, studerande och andra yrkesverksamma inom fiske och vattenmiljö samt till den intresserade allmänheten.

Finforapporterna ges ut av Fiskeriverket och kan laddas ned gratis från vår hemsida eller beställas i tryckt form mot expeditiönsavgift.

Fiskeriverkets huvudkontor
Ekelundsgatan 1,
Box 423, 401 26 Göteborg

fiskeriverket@fiskeriverket.se
www.fiskeriverket.se
Telefon huvudkontorets växel
031- 743 03 00

**Fiskeriverkets
försöksstation**

Brobacken
814 94 Älvkarleby

**Fiskeriverkets
sötvattenslaboratorium**

Stångholmsvägen 2
178 93 Drottningholm

Pappersbruksallén 22
702 15 Örebro

**Fiskeriverkets
utredningskontor**

Ekelundsgatan 1,
Box 423, 401 26 Göteborg

Skeppsbrogatan 9
972 38 Luleå

Stora Torget 3
871 30 Härnösand

**Fiskeriverkets
havsiskelaboratorium**

Turistgatan 5
Box 4, 453 21 Lysekil

Utvägen 5
71 37 Karlskrona

Fiskerikompetenscenter

FKC
Tånguddens hamn
Hästeviksgatan
426 76 Västra Frölunda

**Fiskeriverkets
kustlaboratorium**

Skolgatan 6
Box 109, 740 71 Öregrund

Skällåkra 71
432 65 Väröbacka

Simpevarp 100
572 95 Figeholm



FISKERIVERKET