



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Institutionen för akvatiska resurser
Sötvattenslaboratoriet

2014-04-23

Genetisk analys av gös från Ivösjön

Stefan Palm¹, Tore Prestegaard¹, Johan Wagnström²

¹ Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för akvatiska resurser, Sötvattenslaboratoriet, Stångholmsvägen 2, 178 93 Drottningholm

² Länsstyrelsen i Skåne län, Ö Boulevarden 62 A, 291 86 Kristianstad

Sammanfattning

En genetisk studie har genomförts av 51 vuxna gösar fångade vid fiske i Ivösjön under 2013. Syftet har varit att med hjälp av DNA-analys av dessa prover, samt arkiverade fjäll från början av 1960-talet, studera genetiska förändringar i Ivösjöns gösbestånd under den senaste 50-årsperioden, samt att utvärdera graden av påverkan av utsatt hjälmargös.

Resultaten visar att Ivösjöns gösbestånd har förändrats genetiskt sedan 1960-talet. Bland den vuxna fisken från 2013 bestod uppskattningsvis ca 60% av "genpoolen" av ursprungliga ivösjögögener, medan resten utgjordes av introducerade hjälmargögener. En närmare analys på individnivå visade att omkring hälften av gösarna föreföll vara genetiskt sett opåverkade (ursprungliga). Bland övriga individer med genetiskt material från Hjälmaran var en majoritet hybrider (korsningar) mellan ursprunglig ivösjögös och utsatt hjälmargös, medan omkring 20% av hela den analyserade fångsten från 2013 utgjordes av direktutsatt hjälmargös.

Utifrån resultaten kan nyttan av hittills genomförda förstärkningsutsättningar med hjälmargös i Ivösjön ifrågasättas. Denna fiskevårdande åtgärd har inte nödvändigtvis bidragit till ett förbättrat gösfiske i någon högre omfattning. Samtidigt har utsättningarna resulterat i en genetisk påverkan, vars kort- och långsiktiga biologiska effekter till stora delar är oklara.

Inledning

Beståndet av gös (*Sander lucioperca*) i Ivösjön, NÖ Skåne, anses vara av naturligt ursprung. Upprepade utsättningar med främmande stam har ägt rum de senaste decennierna i syfte att gynna fisket (figur 1). Sammantaget har gös för ett uppskattat dagsvärde av ca 2,6 miljoner kronor planterats ut för att stärka beståndet och gynna fisket (Wagnström 2014). I dagsläget är det oklart i vilken grad Ivösjöns gösbestånd är "genetiskt genuint". Det är också oklart i vilken omfattning de utsatta individerna ingått i fångsterna, och på så vis direkt bidragit till ökade fångster.

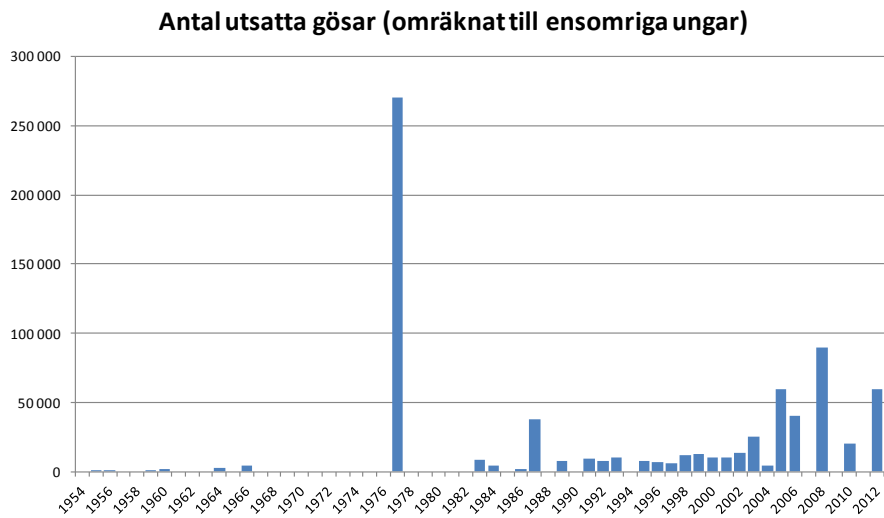
En tidigare genetisk kartläggning av gös från Mälardalen och angränsande kusten samt några vattendrag i södra Norrland (Dannewitz m.fl. 2010), visade att det föreligger tydliga genetiska skillnader mellan gös från olika sjöar. Detaljerade analyser i samma studie av genetiska förändringar över tid i områden med tidigare förstärkningsutsättningar (med hjälmargös) gav varierande resultat; på kustlokaler med utsättningar var graden av genetisk påverkan begränsad, medan den var betydligt högre i de sötvattensbestånd som studerades. Samtidigt var det tveksamt om de senare förstärkningsutsättningarna hade gett den positiva effekt på fisket som var huvudsyftet. I Hedesundafjärdarna i Dalälven, t.ex., där omkring hälften av det genetiska materialet i gösbeståndet visade sig härstamma från utsatt hjälmargös, var en majoritet av de analyserade individerna med hög sannolikhet vildfödda stamhybrider, medan direktutsatta hjälmargösar endast utgjorde en liten andel av den analyserade fångsten (Dannewitz m.fl. 2010).

I föreliggande rapport har DNA-markörer använts för att utreda graden av genetisk påverkan av utsatt hjälmargös på Ivösjöns ursprungliga gösbestånd. I likhet med Dannewitz m.fl. (2010) har det även uppskattats hur stor del av den vuxna gös som fångades 2013 som utgör direktutsatta individer från utsättningar med hjälmargös under senare år. Resultaten förväntas kunna bli vägledande för Ivösjöns framtida fiskevård.

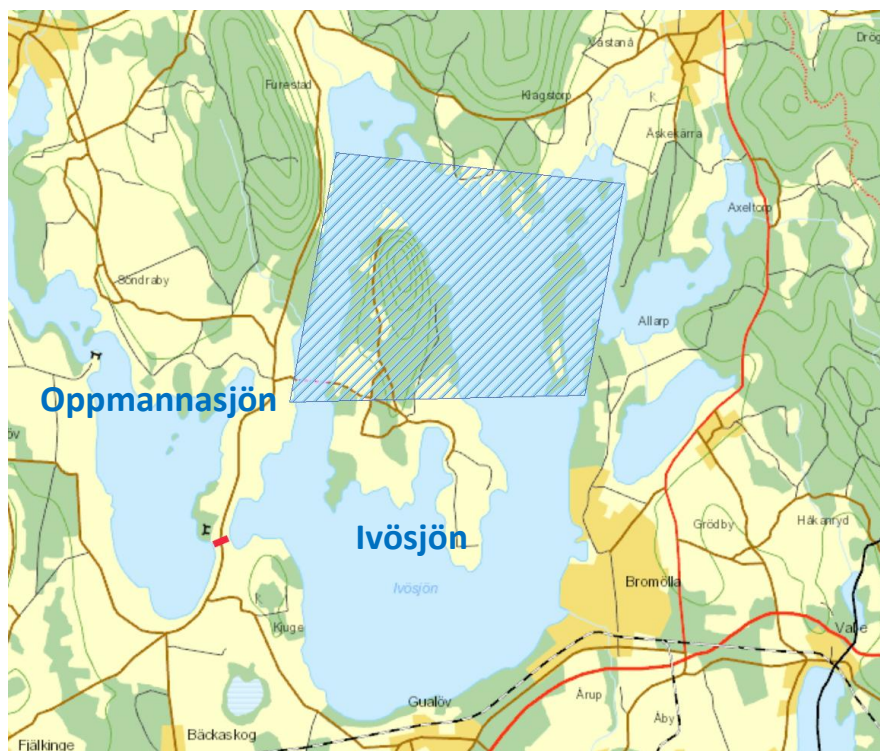
Material och metoder

Analyserat material

Historiskt jämförelsematerial utgjordes av en samling fjällprov från 20 gösar fångade 1963 som var märkta Skräbeån (Ivösjöns utlopp och tillika namnet på hela vattensystemet). Fjällen fanns sparade i Sötvattenslaboratoriets biologiska arkiv. Under 2013 insamlades nya fjällprov i samband med sport- och husbehovsfiske i olika delar av Ivösjön (figur 2). Totalt provtogs 52 vuxna gösar. En av fjällpåsarna visade sig dock sakna fjäll, varför DNA endast kunnat utvinnas från 51 individer.



Figur 1. Utsättning av gös i Ivösjön, 1955–2012. Sedan slutet av 1980-talet har utsättningarna skett endast med gös från Hjälmarén. Merparten av gösen har satts ut som ensamrig fisk (0+), men vissa år har man använt befruktad rom ("ruskor") eller satt ut äldre ($\geq 1+$) individer. För att medge en mer rättvisande jämförelse av de årliga utsättningsmängderna har antalet utsatta individer omräknats i termer av ensamriga ungar, med hjälp av litteraturuppgifter för dödligheter mellan olika ålderstadiet. Den högsta stapeln (1977) representerar t.ex. en utsättning av 3 000 halv vuxna gösar från Vombsjön (belägen ca 70 km från Ivösjön), vilket förväntas motsvara över 250 000 årsungar.



Figur 2. Karta över Ivösjön samt angränsande Oppmannasjön (sjöarna åtskiljs endast av en kort kanal markerad med rött, där vattnet rinner i riktning mot Ivösjön). Det inrutade området markerar den del av Ivösjön där en majoritet av den genetiskt undersökta gösen från 2013 fångades.

Som referensmaterial för utsatt hjälmargös har använts tidigare erhållna genotyper från ett stort antal gösar fångade i Hjälmarens olika delbassänger (Dannewitz m.fl. 2010). För en analys av hur Ivösjöns gösbestånd är besläktat med gös från andra delar av Sverige har även ingått data för gösar från ett antal andra vatten i Sverige (Dannewitz m.fl. 2010; opubl. data).

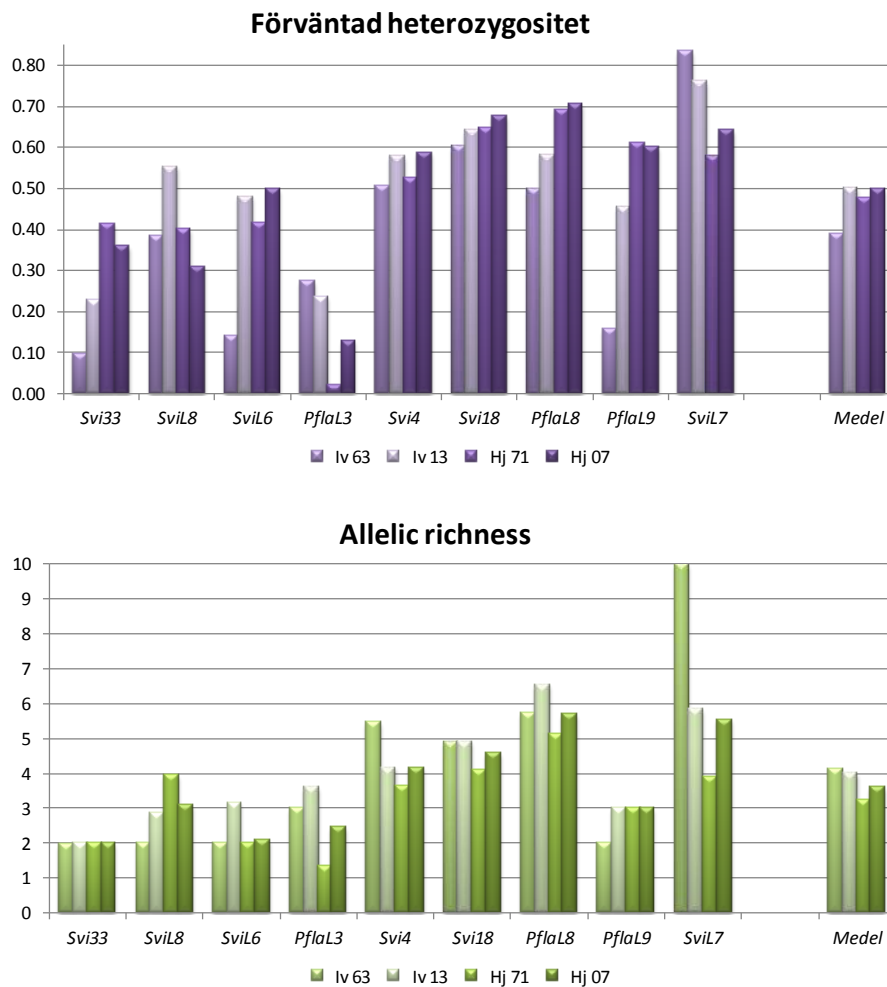
Genetiska och statistiska analyser

Individerna har genotypbestämts med avseende på genetisk variation i samma nio s.k. mikrosatelliter (högvariabla DNA-markörer) som tidigare studerats av Dannewitz m.fl. (2010). De metoder och datorprogram som har använts för att utvärdera erhållna data statistiskt kommenteras endast kortfattat i anslutning till resultatpresentationen.

Resultat och diskussion

Allelfrekvenser för gös från Ivösjön (1963, 2013) respektive Hjälmarens (1971, 2007) är grafiskt illustrerade i Bilaga 1 (med s.k. bubbeldiagram). Skattningar av två vanliga mått på genetisk variation – förväntad heterozygositet och allelic richness per markör samt i genomsnitt – finns åskådliggjorda i figur 3 (FSTAT; Goudet 1995). Överlag skiljer sig mängden genetisk variation i de båda temporala proven från Ivösjön (1963 och 2013), med en tydlig tendens till att variationsgraden i det senare provet är mer lik den hos proven med gös från Hjälmarens. De temporala förändringarna går således i den riktning man kan förvänta sig om det senare provet från Ivösjön till en del består (är påverkat) av utsatt hjälmargös.

Resultat av parvisa genetiska jämförelser (FSTAT) mellan samma fyra stickprov presenteras i tabell 1. Medan ingen statistiskt signifikant genetisk förändring kunde beläggas i Hjälmarens mellan åren 1971 och 2007, skiljde sig allelfrekvenserna i de temporala stickproven från Ivösjön åt signifikant ($F_{ST}=0.03$; $P<0.001$). Samtidigt var det äldre provet från Ivösjön-1963 mer olik de båda proven från Hjälmarens än det nutida provet (tabell 1). Åter ger detta en tydlig indikation på att den genetiska skillnaden mellan de båda proven från Ivösjön till stor del kan förklaras av förekomst av gener från utsatt hjälmargös i det senare stickprovet.

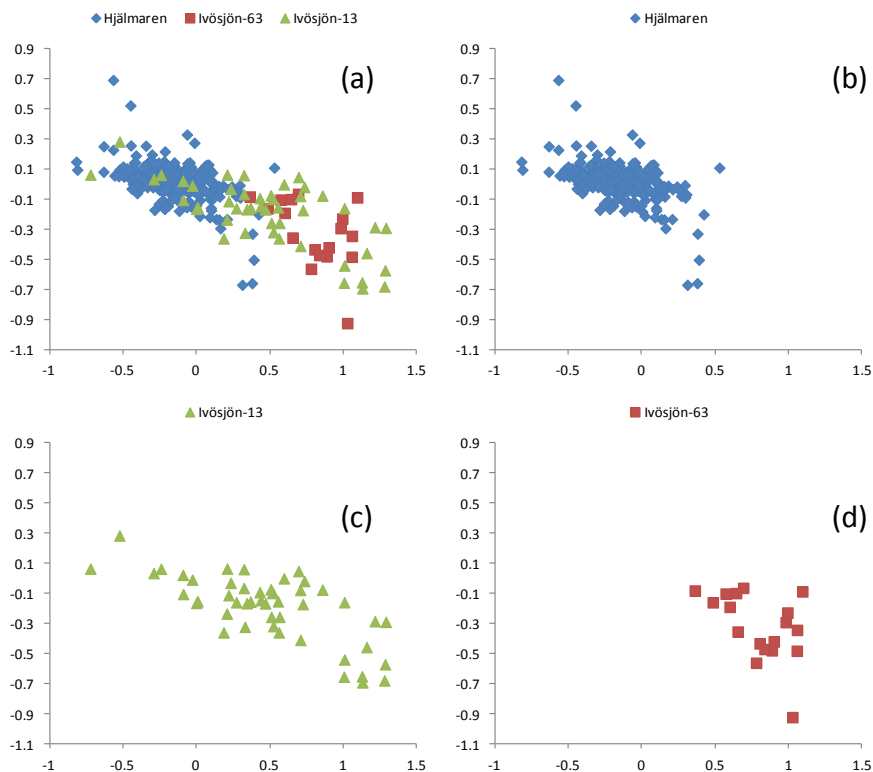


Figur 3. Genetisk variation per analyserad mikrosatellit i termer av förväntad heterozygositet (sannolikheten att en individ bär på två olika långa anlagsvarianter; övre delfiguren) samt allelic richness (antalet observerade anlagsvarianter standardiserat till en viss stickprovsstorlek, här 15 individer; nedre delfiguren). De fyra stickproven är (från vänster till höger): Ivösjön 1963 (n=20) och 2013 (n=51) samt Hjälmarens 1971 (n=48) och 2007 (n=234).

Tabell 1. Parvisa genetiska jämförelser: F_{ST} -skattningar (ovan diagonalen) och motsvarande P-värden (okorrigerade för multipla test; nedan diagonalen). Ett högre F_{ST} -värde återspeglar större genetisk skillnad och vice versa.

	Ivösjön 1963	Ivösjön 2013	Hjälmarens 1971	Hjälmarens 2007
Ivösjön 1963		0.030	0.232	0.194
Ivösjön 2013	0.000		0.108	0.089
Hjälmarens 1971	0.000	0.000		0.004
Hjälmarens 2007	0.000	0.000	0.439	

En faktoriell korrespondensanalys på individnivå med GENETIX (Belkhir m.fl. 2001) gav en liknande bild (figur 4). Medan endast ett litet överlapp förekommer mellan individer från Ivösjön-1963 och Hjälmarens, förekommer en betydande spridning bland individerna fångade i Ivösjön 2013; samtidigt som vissa individer överlappar med de äldre ivösjögösarna eller de från Hjälmarens, har ett stort antal av individerna en mer intermediär placering, vilket antyder att de kan utgöra hybrider (stamkorsningar).



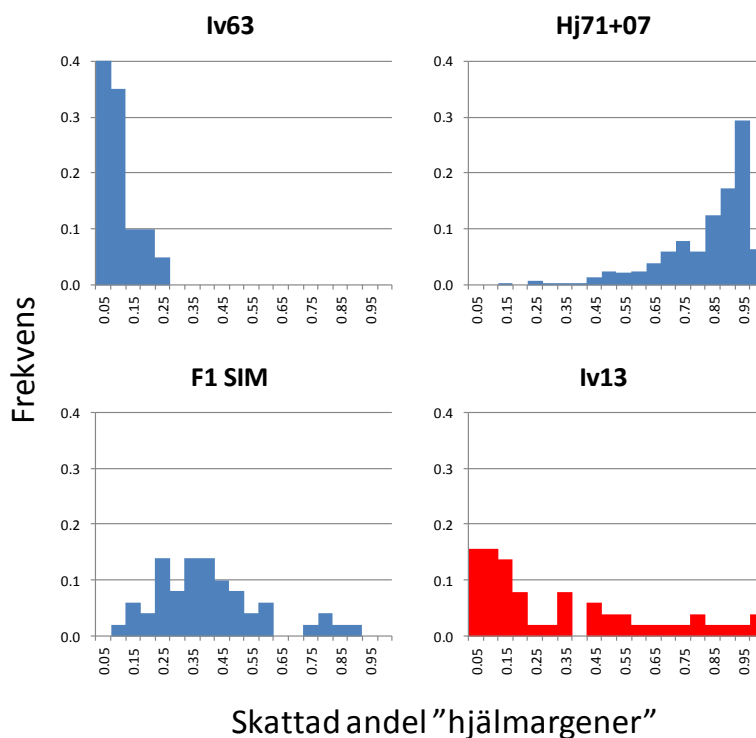
Figur 4. Faktoriell korrespondensanalys. Varje symbol markerar en individ (Hjälmarens 1971+2007, Ivösjön-2013 samt Ivösjön-1963), där individer placerade nära varandra är genetiskt lika och vice versa. Delfigurerna (b), (c) och (d) visar samma individer som i (a) men med stickproven åtskilda.

Med programmet LEADMIX (Wang 2003) skattades andelen "ursprungliga ivösjögener" bland den vuxna gösen från 2013 till 59 % (95 % konfidensintervall: 49-72 %). Vid analysen användes Ivösjön-1963 samt Hjälmarens (1971 och 2007 sammanslagna) som referensprov.

Vilka individer i fångsten från Ivösjön 2013 som är *genetiskt ursprungliga*, *stamhybrider* respektive *direktsatta* (hjälmargösar) är i de flesta fall svårt att avgöra med säkerhet, men andelen gösar från respektive "kategori" har beräknats med två olika statistiska metoder. Med programmet STRUCTURE

(Pritchard m.fl. 2000) uppskattades hur stor andel av generna hos respektive individ som härstammar från Ivösjön respektive Hjälmlaren. Programmet söker "blint" efter ett givet antal genetiska kluster (populationer, här två stycken) i det analyserade materialet, och de enskilda individerna kan utgöra hybrider eller "rena" individer från dessa kluster. I analysen inkluderades även 50 datorsimulerade hybrider i första avkomme-generationen (F1) baserade på allelfrekvenserna bland gösarna från Ivösjön (1963) respektive Hjälmlaren.

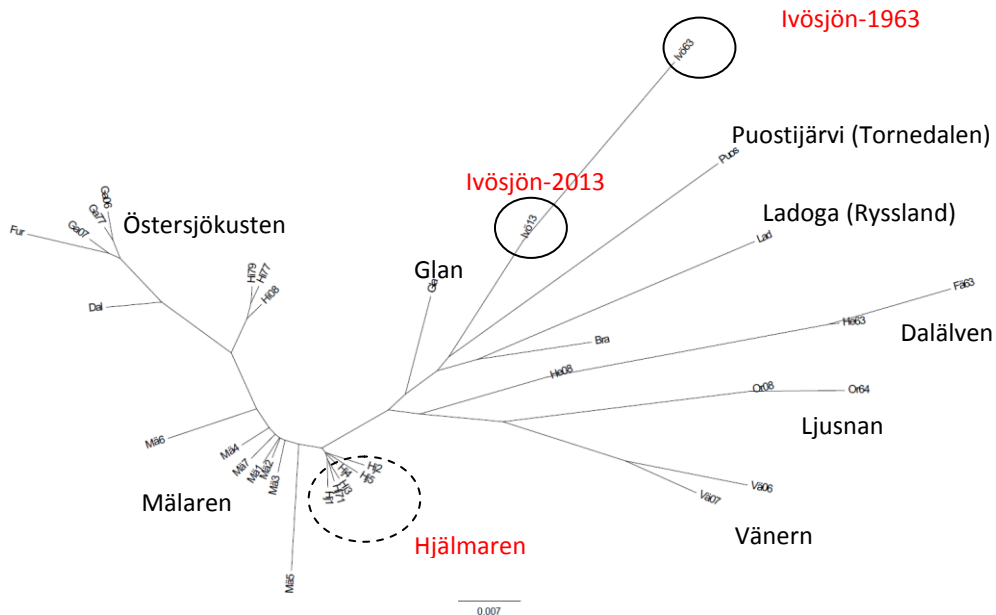
Av resultatet (figur 5) framgick i likhet med ovan att gösen fångad i Ivösjön 2013 utgör en blandning av individer med en dominans av ivösjögener ("opåverkade/ursprungliga") respektive hjälmgener ("direktutsatta"), samt de med en intermediär genuppsättning ("hybrider/stamkorsningar"). Av samma figur framgick också åter att en majoritet av individerna tycktes vara genetiskt rena Ivösjögösar. Genom att jämföra de relativa fördelningarna av andelen hjälmgener bland gösar med känt genetiskt ursprung (blå histogram) med fördelningen för gös från Ivösjön 2013 (rött histogram) uppskattades att andelen direktutsatta bland dessa individer var 21%, medan motsvarande andelar hybrider och ursprungliga gösar skattades till 34% respektive 45%. Dessa andelar motsvarar en andel ursprungliga "ivösjögener" av 62%, vilket är nära motsvarande andel skattad med LEADMIX (59%; ovan).



Figur 5. Frekvenshistogram som illustrerar hur andelen "hjälmgener" per individ (skattad med programmet STRUCTURE) varierar bland individer av olika ursprung. Iv63 = 20 gösar från Ivösjön 1963; Hj71+07 = 282 gösar från Hjälmlaren 1971 och 2007; F1 SIM = 50 datorsimulerade F1-hybrider mellan Iv63 och Hj71+07; Iv13 = 51 gösar fångade i Ivösjön 2013. Samtliga individer (riktiga samt simulerade) ingick i samma analys baserad på förekomst av två genetiska kluster ($K=2$).

En motsvarande analys av genetiskt ursprung på individnivå genomfördes även med programmet NEWHYBRIDS, utvecklat speciellt för analys av två genetiskt distinkta populationer som hybridiserar (Anderson & Thompson 2002). Med denna metod skattades andelen direktutsatta, hybrider respektive genetiskt ursprungliga gösar till 22%, 26% och 52% - andelar tämligen lika de erhållna med STRUCTURE (ovan).

Slutligen konstruerades ett s.k. dendrogram ("släktskapsträd") med hjälp av programmet PHYLIP (Felsenstein 2004). Dendrogrammet var baserat på tidigare insamlade genetiska data för ett större antal gösbestånd (Dannewitz m.fl. 2010, opubl. data) där även de båda proven från Ivösjön ingick (figur 6). Av dendrogrammet framgick dels att provet från 2013 var mer likt proven av gös från Hjälmaran, samt att Ivösjöns ursprungliga bestånd representerar en unik "variant" som avviker klart från gösar från andra delar av Östersjöområdet. Den brist på klara samband mellan genetiska och geografiska avstånd som i flera fall kan observeras i figur 6 är svårtolkad, men kan möjligen återspegla att gösen invandrat till Östersjöområdet från mer än ett istidsrefugium, något som tycks ha skett för flera andra sötvattensfiskar i Östersjöområdet (t.ex. abborre; Nesbø m.fl. 1999). För att belysa denna fråga närmare krävs dock kompletterande studier.



Figur 6. "Släktskapsträd" (neighbor-joining dendrogram) för gösbestånd från olika delar av Sverige samt Ladoga, baserat på parvisa genetiska avstånd (chord distance).

Slutsatser

Sammanfattningsvis kan utifrån denna studie nyttan med hittills genomförda förstärkningsutsättningar i Ivösjön ifrågasättas. Den tämligen låga andelen gös med hög andel hjälmargener i fångstprovet från 2013 (omkring 20% förmodat direktutsatta individer) indikerar att en klar majoritet av de analyserade individerna är födda i sjön. Förekomsten av stamhybrider tyder samtidigt på att utsatt hjälmargös i tidigare generation(er) lyckats reproducera sig. Överlag påminner resultaten om det mönster som tidigare bl.a. observerats för gösen i Hedesundafjärdarna i Dalälven (Dannewitz m.fl. 2010), även om förloppet i Ivösjön inte tycks ha hunnit lika långt. De ökade gösfångsterna i Ivösjön under senare år kan givetvis delvis förklaras av genomförda utsättningar, men de sammanfaller samtidigt med ett varmare klimat och minskat siktdjup (ökad brunifiering) i sjön - två faktorer som man vet gynnar gösens naturliga produktionsförmåga (Wagnström 2014).

Ur ett bevarandeperspektiv kan omfattande genetisk påverkan och utblandning med främmande gener resultera i att en unik "genpool" helt går förlorad. Så långt har utvecklingen inte gått i Ivösjön, och trots att beståndet idag delvis består av korsningar med hjälmargös bör det ändå betraktas som genetiskt skyddsvärt. I den mån ärftliga egenskapsskillnader – s.k. lokala anpassningar – har utvecklats under de tusentals år som arten förekommit i Ivösjön (och Hjälmarén) kan inte uteslutas att den pågående hybridiseringen försämrar beståndets förmåga att överleva och reproducera sig i den lokala miljön, åtminstone under en övergångsperiod. Sett ur ett mer långsiktigt evolutionärt perspektiv kan dock det naturliga urvalet förväntas motverka en sådan negativ förändring (om inga nya utsättningar med främmande stam äger rum).

Vid ovanstående analyser har ingen hänsyn tagits till den utsättning av 3000 halv vuxna gösar från Vombsjön i södra Skåne som skedde 1977 (figur 1). Av olika skäl finns dock anledning att tro att graden av genetisk påverkan från denna utsättning kan ha varit begränsad. Dels var gösfångsterna i Ivösjön under denna period mycket blygsamma, och åren efter utsättningen minskade de ytterligare (Wagnström 2014). Detta antyder att överlevnaden hos den utsatta gösen var låg. Dessutom är det sannolikt att den Vombsjögös som sattes ut var genetiskt lik gösen i Ivösjön. Gösen i Vombsjön är introducerad och härstammar sannolikt från närliggande Snogeholmsjön. Där är arten inte heller ursprunglig, och det är oklart varifrån gösen i denna sjö en gång hämtades. Men eftersom introduktionen till Snogeholmsjön skedde redan före 1930-talet, och Skräbeåsystemet med Ivösjön och Oppmannasjön är den enda förekomsten med förmodat ursprunglig gös i Sydsverige, verkar det sannolikt att gösen kan härstamma från just detta system.

Den höga andelen individer från 2013 som genetiskt sett är mycket lik den gös som fanns i Ivösjön under 1960-talet är intressant. Detta tycks återspegla att gösbeståndet i Ivösjön ännu inte hunnit utvecklas till en s.k. hybridsvärm, där

samtliga individer utgör korsningar med utsatt hjälmargös i olika generationer. En ytterligare möjlighet är dock att det förekommer kontinuerlig invandring av gös från närliggande Oppmannasjön, som genetiskt sett sannolikt är lik den ursprungliga gösen i Ivösjön. Nedströmsvandring av smågösar har observerats sommartid i flera andra skånska vattendrag (Wagnström, opubl. data). I Oppmannasjön har gösreproduktionen dessutom varit bättre än i Ivösjön med rapporter om en hel del gösyngel i ålbottengarnen, även om fångsterna i likhet med i Ivösjön varit låga fram till 90-talet. Samtidigt har få eller inga främmande gösar planterats in.

En fälla för att studera eventuell nedströmsvandring av gös via den korta kanal som förbinder Oppmannasjön med Ivösjön (figur 2), kopplat med genetisk provtagning, skulle kunna ge intressant information. Om omfattande nedströmsvandring förekommer samtidigt som gösen i Oppmannasjön är genetiskt lik Ivösjöns ursprungliga bestånd, finns möjlighet att detta medverkar till att andelen hjälmargener i Ivösjön minskar framöver. Genom en framtida uppföljande genetisk analys av gösen i Ivösjön efter att några gösgenerationer passerat (säg, inom 10-15 år) skulle denna fråga kunna belysas närmare.

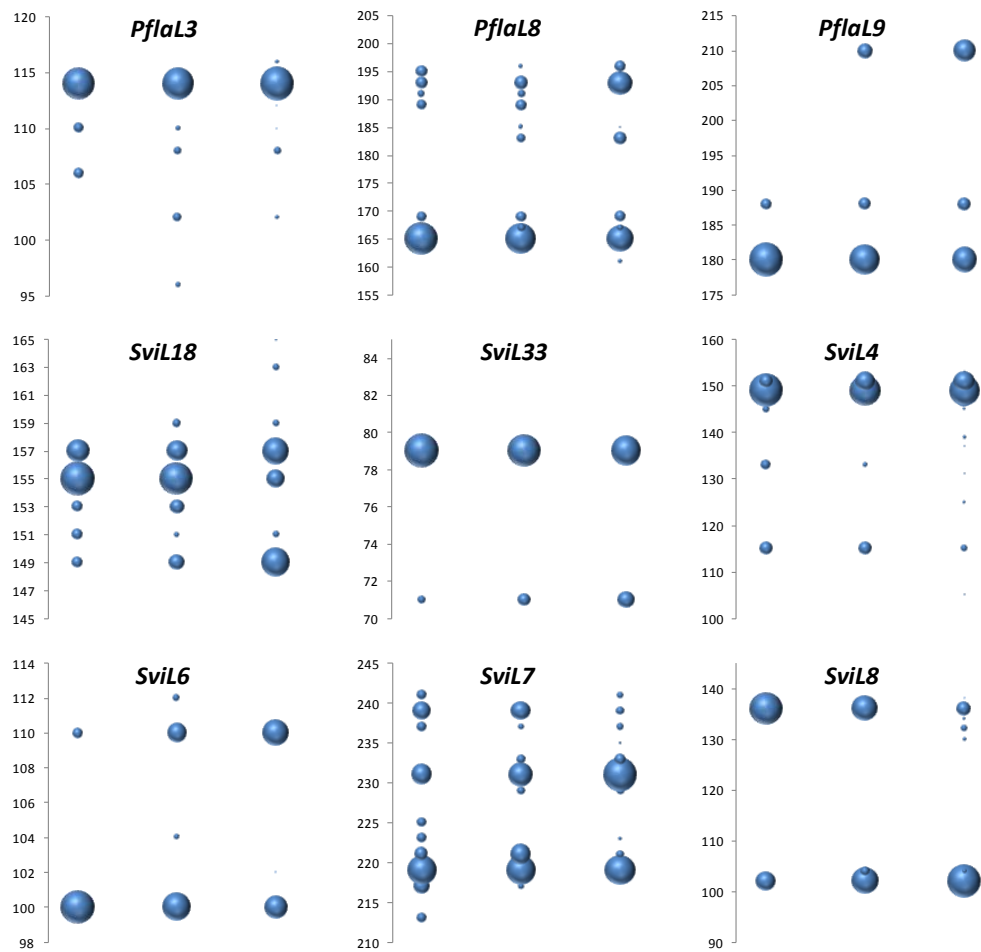
Erkännanden

Tack till Johan Dannewitz för kommentarer på en tidigare version av rapporten. Vi tackar även de medlemmar i Ivösjöns fiskevårdsförening som varit behjälpliga med fjällprovtagning. Alfred Sandström, Sötvattenslaboratoriet, har vänligen bistått med bakgrundsinformation som använts för att "översätta" olika utsättningsmängder i termer av ensamrig fisk.

Denna studie har genomförts på uppdrag och med finansiering av Ivösjöns fiskevårdsförening i samverkan med Ivösjökommittén. Även Länsstyrelsen Skåne har bidragit med ekonomiskt stöd från det statliga fiskevårdsbidraget.

Litteratur

- Anderson EC, Thompson EA (2002) A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data. *Genetics* 160:1217–1229.
- Belkhir K, Borsa P, Chikhi L, Raufaste N, Bonhomme F (2001) *Genetix 4.02, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations*. Laboratoire Génome, Populations, Interactions: CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier, France.
- Dannewitz J, Prestegaard T, Palm S (2010) Långsiktigt hållbar gösförvaltning - genetiska data ger ny information om bestånd och effekter av utsättningar. *Finfo* 2010:3, 34 pp.
- Felsenstein J (2004) PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.6. Distributed by the author. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle.
- Goudet J (1995) FSTAT (Version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* 86, 485–486.
- Nesbø CL, Fossheim T, Vøllestad A, Jakobsen KS (1999) Genetic divergence and phylogeographic relationships among European perch (*Perca fluviatilis*) populations reflect glacial refugia and postglacial colonization. *Molecular Ecology* 8:1387–1404.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155, 945-959.
- Wang JL (2003) Maximum-likelihood estimation of admixture proportions from genetic data. *Genetics* 164, 747-765.
- Wagnström J (2014) Gösen i Ivösjön. *Fisk-SUMPEN*, årgång 60. Medlemstidning för Ivösjöns Fiskevårdsförening.



Bilaga 1. Observerade allelfrekvenser i de nio analyserade mikrosatelliterna åskådliggjorda med s.k. bubbeldiagram. På y-axeln anges de aktuella genvarianternas längd (antalet DNA-baspar) medan storleken på respektive "bubbla" anger den relativa frekvensen. De tre stickproven är (vänster till höger): Ivösjön 1963, Ivösjön 2013, Hjälmarén 1971+2007.