



Det här verket har digitaliserats vid Göteborgs universitetsbibliotek och är fritt att använda. Alla tryckta texter är OCR-tolkade till maskinläsbar text. Det betyder att du kan söka och kopiera texten från dokumentet. Vissa äldre dokument med dåligt tryck kan vara svåra att OCR-tolka korrekt vilket medför att den OCR-tolkade texten kan innehålla fel och därför bör man visuellt jämföra med verkets bilder för att avgöra vad som är riktigt.

This work has been digitized at Gothenburg University Library and is free to use. All printed texts have been OCR-processed and converted to machine readable text. This means that you can search and copy text from the document. Some early printed books are hard to OCR-process correctly and the text may contain errors, so one should always visually compare it with the images to determine what is correct.





Reproduktions- strategier

Henrik Svedäng

Reproduktionsstrategier

Henrik Svedäng

Fiskeriverket
Kustlaboratoriet
Box 584
740 71 Öregrund

Innehåll

| | | | |
|---|---|--|----|
| Sammanfattning | 3 | Alternativa hypoteser | 7 |
| Bakgrund | 3 | Dynamiska modeller | 7 |
| Plasticitet | 4 | Frekvensberoende reproduktiv framgång | 7 |
| Teorier om plasticitet i reproduktionstaktik | 5 | Icke-adaptiva förklaringar till plasticitet | 9 |
| Grundmodellen | 5 | Framtida användningsområden för reproduktionsstrategiska överväganden | 9 |
| Modifieringar | 5 | Fiske | 9 |
| Fältstudier | 6 | Miljöstörningar | 10 |
| | | Enskilda arters plasticitet — ål | 10 |
| | | Referenser | 11 |

Beställningsadress:

FISKERIVERKET
Kustlaboratoriet
Box 584
740 71 Öregrund

juni 1993

Kustrapport 1993:10

ISSN 1102—5670

Sammanfattning

Fiskar har en enastående variation i livshistoriska karaktärer som livslängd, tillväxt, ålder och storlek vid könsmognad, fekunditet och romstorlek. Denna variation finns inte bara mellan olika arter utan också mellan och inom populationer av samma art. Den orsakas dels av genetiska skillnader, dels av miljömässiga faktorer. En reproduktionsstrategi är en tolkning eller en modell av hur en individ optimerar sina tillgängliga resurser så att reproduktionsframgången blir så stor som möjligt. Enligt denna modell bestäms reproduktionsframgången av tre faktorer; överlevnad, fekunditet, och generationstidens längd. Teoretiska överväganden, som visar på en optimal relation mellan tillväxt och storlek och ålder vid könsmognad, bygger oftast på antaganden om en stabil överlevnaden mellan olika år. Kritik har dock riktats mot detta synsätt, eftersom överlevnaden kan fluktuera kraftigt. Det är heller inte troligt att en strategis framgång enbart beror på de optimeringar som kan göras utifrån miljöns begränsningar utan även på alternativa strategiers frekvenser inom en lokal population. Kritik har dessutom riktats mot livshistorisk teori för dess bristande hänsyn till fysiologiska och genetiska begränsningar, d v s att organismerna saknar förmåga att optimera sina resurser i enlighet med teorins förutsägelser. Trots sina brister kan dock reproduktionsstrategiska modeller vara användbara, vilket diskuteras slutligen i några exempel.

Bakgrund

Varje art har p g a sin genetiska konstitution en begränsad flexibilitet i sitt fysiologiska och beteendemässiga register. Olika fiskarters utbredning begränsas av fysiska miljöfaktorer som temperatur, ljus, salt- och syrgashalt och av biotiska faktorer som predation, parasitism och konkurrens. Artens specifika livsmönster eller livsstrategi kommer därför att sätta gränserna för dess möjligheter att reproducera sig i en viss miljö. Livsstrategin innefattar organismens hela livscykel och dess anpassningsmöjligheter beror av dess metabolism, födoval, försvar, fortplantningssystem och vandringsbeteende. I förståelsen av en arts spridning och andel av fisksamhället intar reproduktionssätt eller reproduktionsstrategi en nyckelroll.

Fiskar är den grupp av ryggradsdjuren som har de mest varierade reproduktionssätten. Majoriteten har sexuell reproduktion, men några arter är partenogenetiska. De flesta benfiskar är ovipara, endast 2,5% är vivipara, medan 65% av broskfiskarna är vivipara, d v s har inre befruktning och kan försörja avkomma med näring och syre (Wourms *et al.* 1988). Antalet lektillfällen varierar. Exempelvis fortplantar sig Stillahavslax endast en gång under sin livstid, medan de flesta andra arter kan ge upphov till avkomma vid flera tillfällen. De flesta arter leker under en avgränsad period per säsong, medan vissa arter som sutare (*Tinca tinca*) kan sprida ut leken till ett oregelbundet antal tillfällen under en säsong. Yngelvård kan förekomma i varierande grad. Munruvare skyddar sin avkomma genom att ha den i munnen. Hos spiggen (*Gasterosteus aculeatus*) bygger hanen bon, vilket minskar risken för avkomman att bli uppäten. Tidpunkten för lek, krav på bottenstrukturs beskaffenhet och om vattnet måste

vara rinnande eller stagnant varierar också. Karpfiskar leker i allmänhet på våren, medan laxfiskar leker på hösten. Ålder och storlek vid könsmognad varierar mellan olika fiskarter. Spigg kan bli könsmogen vid ett halvt års ålder, medan röding (*Salvelinus alpinus*) i Arktis blir könsmogen först vid ca 10 års ålder. Storleken vid könsmognad kan variera från 8 mm hos guppyn *Trimmator* till 15 m hos valhagen (*Rhincodon typus*). Att reproduktionsstrategin kan vara så starkt variabel har öppnat möjligheter till olika former av anpassningar och är avgörande för förståelsen av olika arters biologi.

Plasticitet

Variationen i tillväxt, ålder och storlek vid könsmognad, fekunditet och romstorlek, d v s de viktigaste variablerna i en reproduktionsstrategi, finns inte bara mellan olika arter utan också inom och mellan populationer av samma art. Denna variation kan orsakas dels av genetiska skillnader, dels av sk fenotypisk plasticitet, d v s miljöbetingade variationer. För att kunna avgöra vad som orsakas av genetiska skillnader respektive av miljöns inverkan, krävs principiellt att ärftligheten för en eller flera specifika karaktärer undersöks experimentellt hos avkomman i föräldrarfiskarnas miljö (Falconer 1983). För att kunna förstå vad som sker vid naturliga såväl som av människan orsakade förändringar av fiskens livsmiljö måste man känna till artens plasticitet för den eller de karaktärer som är av intresse. Det kan gälla artens möjligheter att byta leksubstrat, om exempelvis den forna lekplatsen blir otjänlig av någon anledning. Vidare kan också artens fortplantningsystem påverkas, genom att fisken blir könsmogen vid en annan ålder, eller genom att den relativa fekunditeten förändras (antal ägg per viktenhet), eller genom att romstorleken förändras. Förändringar i miljön kan också ge upphov till att överlevnaden på ung- eller vuxenstadier ökar eller minskar. Alla dessa faktorer kommer att vara avgörande för artens totala reproduktionsframgång i en viss miljö.

Artens plastiska svar ger också en uppfattning om hur stressad den är i förhållande till ett specifikt miljötryck. Fiske, försurning, eutrofiering, vattestandsreglering samt utsläpp av toxiska ämnen är exempel på hur människan genom sin miljöpåverkan kan ändra artsammansättning och biomassa i ett fisksamhälle. För att kunna förstå hur fisken reagerar på ingrepp i miljön måste enskilda arters reproduktionsstrategier vara kända i detalj.

Inom en art kan det finnas olika reproduktionsstrategier vilka svarar mot skilda genotyper. Variationer inom en reproduktionsstrategi som orsakas av miljöns variabilitet benäms "taktik", om denna variation är adaptiv, d v s ökar individens reproduktionsframgång.

Teorier om plasticitet i reproduktionstaktik

Grundmodellen

Variationer i reproduktionstaktik, t ex förändring av ålder vid könsmognad, är att betrakta som anpassningar, om individen därigenom optimerar sina tillgängliga resurser så att reproduktionen eller fortplantningsframgången blir så stor som möjligt. En optimal reproduktionstaktik kan sägas vara en tänkt modell av hur en individ vid en specifik tillväxt (energiöverskott) maximerar antalet fertil avkomma (ex Kozlowski och Uchmanski 1987, Stearns 1976, Stearns och Crandell 1984). I princip beror framgången för en genotyps reproduktionstaktik i en viss miljösituation på tre komponenter; överlevnad (S), fekunditet (n) och generationstidens längd (t). Den tillgängliga överskottsenergin, möjligen i vissa fall proteinhalten, kommer att vara det växelmynt som en individ har att fördela mellan olika behov. Malthus populationsökningskonstant (r) ("the intrinsic rate of natural increase") definieras för en population med en stabil ålderstruktur av Euler-Lotka ekvationen (ex Cole 1954, Schaffer 1974):

$$1 = \sum_{t=1}^{\infty} S_t n_t e^{-rt} \quad (1)$$

r ökar om S eller n ökar eller om reproduktionen infaller tidigare. Det är viktigt att notera att eftersom tidpunkten för reproduktionen är en exponent, så kommer ändringar i denna ha större påverkan på r än justeringar i S eller n . Det är också mycket troligt att det även förekommer interaktioner mellan S , n och tidpunkt för reproduktion så att dessa parameterar ej kan maximeras eller minimeras hur långt som helst (Sibly & Calow 1986).

Modifiseringar

Den ur reproduktionssynpunkt optimala åldern vid könsmognad infaller när den reproduktiva potentialen, R , blir maximerad. Reproduktiv potential definieras för en flerårig art med avgränsade lekperioder enligt följande ekvation:

$$R = \sum_{t=a}^b S_t n_t e^{-rt} \quad (2)$$

där b är maximal livslängd, och a är ålder vid könsmognad. Om populationen är i jämvikt, dvs vare sig ökar eller minskar i antal så är $r=0$, vilket innebär att ekvationen kan förenklas till:

$$R = \sum_{t=a}^b S_t n_t \quad (3)$$

För fiskar med specifik tillväxt kan den sannolika åldersspecifika fekunditeten relativt säkert beräknas. Om sannolikhetsfunktionen för överlevnaden kan beräknas för en fiskpopulation, och om denna är relativt stabil, är det möjligt att beräkna den optimala åldern och storleken vid könsmognad vid olika tillväxthastigheter enligt ovanstående modeller.

Stearns och Crandall (1981, 1984) har utvecklat den klassiska Euler-Lotka ekvationen för att ta hänsyn till den adulta överlevnadens beroende av tillväxthastigheten och till den juvenila överlevnadens beroende av tillväxthastighet och ålder hos moderfisken. Stearns och Crandall (1984) föreslog att en högre könsmognadsålder antingen kan utnyttjas till att öka fekunditeten eller till att minska den juvenila dödligheten. Till det som talar för deras modell hör det faktum, att den visar att varken ålder eller storlek vid könsmognad kan behandlas som åtskilda livshistoriska karaktärer, utan måste ses som en relation. Stöd för Stearns och Crandalls modell erhöles också vid skattningar av den optimala könsmognadsåldern i naturliga fiskpopulationer, vilka visade sig stämma relativt väl överens med fiskens verkliga ålder vid könsmognad. Svagheten med dessa beräkningar är dock att inga av de data som användes för att pröva modellen, har ursprungligen samlats in för att testa modellens svaga punkter som det postulerade förhållandet mellan den juvenila överlevnaden och könsmognadsåldern hos föräldrafisken.

Fältstudier

I relativt få fall har det prövats om den teoretiskt beräknade optimala åldern vid könsmognad stämmer överens med den faktiskt uppmätta könsmognadsåldern. Ett exempel är studien av könsmognadsålder hos honor i sympatriska och allopatriska populationer av strupsnittsöring (*Salmo clarki*) och Stillahavsöring (*Salvelinus malma*) (Jonsson *et al.* 1984). De prövade också tre mekanistiska förklaringar till ålder vid könsmognad: a) åldern är genetiskt fixerad (Alm 1959), b) uppnås vid en specifik längd (Nikolskii 1969), c) justeras endast genom variationer i tillväxthastighet (Alm 1959). Jonsson *et al.* (1984) kunde förkasta dessa tre hypoteser, medan deras resultat inte kunde utesluta en adaptiv förklaring, d v s att honorna könsmognade vid ålder (t) för att maximera $R = \sum S_t n_t e^{-rt}$. Beräkningarna av reproduktiv potential visade också att små förändringar i juvenil överlevnad resulterade i varierande optimal ålder vid könsmognad. Jonsson *et al.* (1984) föreslog därför att det i en och samma population kan finnas flera samexisterande genotyper, vilka kodar för olika åldrar vid könsmognad vid en specifik tillväxthastighet, genom att den juvenila överlevnaden varierar mellan olika år.

Jonsson *et al.* (1984) kunde inte dra någon säker slutsats om hanarnas reproduktionstaktik, då deras fertilitet, d v s framgången med att befrukta honorna i konkurrens med andra hanar, är svår att skatta. Detta är ett generellt problem vid fältstudier av reproduktionsframgång hos hanar. Vid de få studier som finns beträffande skattningar av hanarnas lekframgång har man bl a använt sig av genetiska markörer (Maekawa & Onozato 1986) eller indirekta mått som avstånd till honan vid äggläggning (Gross 1985).

Alternativa hypoteser

Dynamiska modeller

Teoretiska överväganden, som visar på en optimal relation mellan tillväxt och storlek och ålder vid könsmognad, bygger på antagandet att framförallt överlevnaden är stabil. Kritik har dock riktats mot detta synsätt, eftersom överlevnaden kan fluktuera kraftigt mellan olika år. Den hypotes som tar hänsyn till fluktuationer i överlevnad under ung- eller vuxenstadiet har benämnts "bet-hedging" (ungefär detsamma som riskspridning eller "Lägg inte alla ägg i samma korg"-strategin) (Schaffer 1974, Stearns 1976, Kozlowski & Stearns 1989). Schaffer (1974) visade att fluktuerande överlevnad under ungstadiet innebär att den strategi som medför minskad reproduktiv ansträngning är den mest fördelaktiga. Mindre av fiskens energitillgångar kommer att investeras vid ett och samma lektillfälle, vilket i sin tur innebär ökad livslängd. Om däremot överlevnaden under vuxenstadiet fluktuerar, kommer den fortplantningsstrategi som ökar den reproduktiva ansträngningen att gynnas, vilket betyder större gonadtillväxt och kortare livslängd.

Frekvensberoende reproduktiv framgång

Användningen av spelteori i tolkningen av evolutionära processer har framförallt utvecklats av den engelske ekologen Maynard Smith (1982). Filosofin bakom denna teori är att en strategis framgång inte bara beror av de optimeringar som kan göras utifrån miljöns begränsningar ("game against nature") utan även är avhängigt de konkurrerande strategiernas frekvenser inom en lokal population eller annorlunda uttryckt som "min reproduktiva framgång beror inte enbart på mitt eget beteende eller fenotyp utan också på hur mina konkurrenter svarar på mitt beteende eller fenotyp".

Centralt för denna teori är begreppet "evolutionärt stabil strategi" (Evolutionary Stable Strategy, ESS) med vilket menas att den förhärskande genotypens strategi inte kan "invaderas" av en mutant, dvs det finns inget alternativt beteende eller annan variation i livshistorien som mer framgångsrikt löser ett problem. Exempel på detta skulle kunna vara ålder vid könsmognad i en konstant miljö. Antag att fekunditeten ej beror av konkurrens om lekplats, partner eller dylikt. Förutsätt dessutom att populationen leker vid åldern t , och inte tillväxer därefter. Låt p_t vara sannolikheten att överleva från åldern t till $t+1$. Sannolikheten att en individ överlever fram till lekmognad är således $S_t = p_0 p_1 p_2 \dots p_{t-1}$ och antal förväntade lektillfällen är $Y_t = 1 + p_t + p_t p_{t+1} + \dots$

Vid jämförelse av fekunditet för den förhärskande genotypen i populationen och framgången för en sällsynt mutant som antingen leker vid åldern $t-1$ eller vid $t+1$, blir H_t = fekunditet för en typisk individ, medan M_x = fekunditet för mutanten som leker för första gången vid åldern x . Reproduktionsframgången för den typiska individen är $W_t = S_t Y_t H_t$ och för mutanterna $W_{t+1} = S_t (Y_t - 1) M_{t+1}$ respektive $W_{t-1} = S_t (Y_t + 1/p_{t-1}) M_{t-1}$.

För att populationen, vilken leker vid åldern t , skall vara evolutionärt stabil krävs att följande villkor uppfylls:

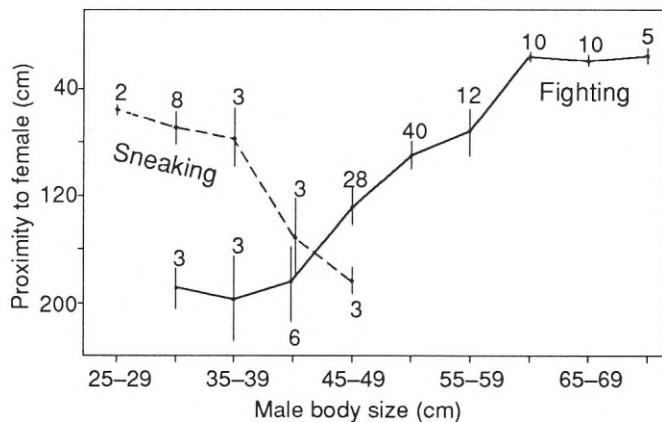
$$M_{t+1}/H_t < Y_t/(Y_t-1) \text{ och } M_{t-1}/H_t < Y_t/(Y_t+1/p_{t-1}).$$

Om det första villkoret inte uppfylls, kan en mutant som leker vid $t+1$ invadera populationen. Om däremot det andra villkoret ej uppfylls kan en mutant som leker vid $t-1$ invadera populationen.

I många fall uppträder emellertid blandade strategier (mixed ESS, mESS). För att en mESS skall uppträda måste dels reproduktionsframgången vara lika stor för konkurrerande strategier när frekvenserna för dessa befinner sig i jämvikt, dels måste reproduktionsframgången för en strategi öka, om frekvensen för denna minskar under jämviktssläget.

Silverlaxhanarnas (*Oncorhynchus kisutch*) reproduktionssystem och alternativa livshistorier har tolkats som ett exempel på en mESS (Gross 1985, 1991). Hanarna förekommer i två olika former, fenotyper, med skilda livsstrategier; "hooknose" som blir köns mogen som treåring och "jack" eller dvärghane som köns mognar som tvååring. Båda typerna smoltifieras efter ett år i hemmaälven och vandrar ut i havet, men "hooknose"-hanen tillväxer under 17–20 månader och blir storväxt som köns mogen, medan dvärghanen endast stannar 5–8 månader i havet och köns mognar följaktligen vid en betydligt mindre storlek. De två typerna kan använda två olika lek beteenden: antingen vara aggressiv och köra bort konkurrerande hanar från honan eller vara defensiv och gömma sig nära honan för att vid äggläggningen snabbt simma fram och befrukta rommen. Den storväxta "hooknose" är bäst på att slåss, medan dvärghanen är bättre på att gömma sig och därigenom befrukta honan. Hanar av intermediär storlek har däremot sämre reproduktiv framgång än såväl små- som storväxta hanar, d v s kroppsstorleken hålls under konstant disruptiv selektion (fig 1).

Figur 1. Figuren visar ett tröskelvärde i hanstorlek (male body size), över vilket närhet till honan (proximity to female) bäst uppnås genom att slåss (fighting), samt under detta ett tröskelvärde, vid vilket närhet bäst uppnås genom att gömma sig och rusa fram vid äggläggning (sneaking). Lekframgången för silverlaxhanen är således både beroende av kroppsstorlek och av vilket beteende som används (Gross 1985).



Summan av lekframgång per lek, antal lektillfällen och överlevnad under perioden i havet tyder på att den genomsnittliga reproduktionsframgången är lika stor för de två hanfenotyperna. Frekvenserna för de två typerna visade sig vara i jämvikt; hade exempelvis dvärghanen ökat i frekvens, hade de tvingats att i ökande grad slåss om tillträde till honan och därigenom erhållit en i genomsnitt lägre reproduktionsframgång än "hooknose"-hanarna.

Icke-adaptiva förklaringar till plasticitet

Samband mellan livshistoriska parametrar, exempelvis mellan könsmognadsålder och överlevnad, kan också tänkas vara fysiologiskt betingade och inte ett resultat av naturlig selektion. Exempelvis föreslog Wyatt (1988) för mört (*Rutilus rutilus*) att tidig könsmognad påskyndar fiskens åldrande, dvs en sjunkande livslängd står i relation till en ökande tillväxthastighet. Liknande iakttagelser har gjorts för gös (*Stizostedion vitreum*), för vilken livslängd och ålder vid könsmognad minskade, när tillväxthastigheten ökade (Beverton 1987). Det är alltså inte säkert att specifika livshistoriemönster kan förklaras som anpassningar till en viss miljö, den kan lika gärna vara artens fysiologiska reaktion på just denna miljötyp.

Vidare argumenterade Thorpe (1986) att könsmognad inom gruppen laxfiskar bestäms av ljusperiodicitet och fiskens näringsstatus. När den tillgängliga energin överskrider ett visst kritiskt värde på våren, påbörjas könsmognadsprocessen. Fisken är m a o anpassad till att bli könsmogen när tillgången på föda är stor och inte vid en viss storlek eller ålder. Andra exempel på detta fenomen är mört och abborre (*Perca fluviatilis*), vilka blir könsmogna vid en högre ålder i nordliga vatten, där tillväxtbetingelserna allmänhet också är sämre. Orsaken till detta kan vara att fisken har svårt att fylla på sina fettreserver så pass mycket under tillväxtsäsongen att fisken kan utveckla gonader till nästa vår.

Mot detta resonemang kan invändas att om den tillgängliga energin måste överskrida ett tröskelvärde, vilket kan ge en icke-adaptiv variation i ålder och storlek vid könsmognad, är det tänkbart att detta tröskelvärde kan vara utsatt för naturlig selektion. Detta skulle kunna leda fram till ett adaptivt medelvärde inom en population, även om spridningen blir stor kring detta medelvärde. Inte desto mindre visar dessa invändningar att det är ett gap mellan livshistoriska teorier och det fysiologiska samspelet mellan tillväxt, reproduktion och överlevnad (Wootton 1992). Livshistoriska modeller har sitt värde i att kunna förutsäga möjliga demografiska begränsningar i en arts livsstrategi. För att utveckla en livshistorisk teori som mer svarar mot fiskarnas evolutionära verklighet, måste fysiologiska och genetiska mekanismer mer direkt kopplas till livshistoriska karaktärer.

Framtida användningsområden för reproduktionsstrategiska överväganden

Fiske

Hårt utnyttjande av fiskresurserna bidrar till att den adulta mortaliteten ökar. Detta kan medföra att den optimala åldern vid könsmognad förskjuts till lägre åldrar och mindre storlek än tidigare. En uppföljning av den faktiska könsmognadsåldern i populationer som utnyttjas i varierande grad är därför av intresse. Det kan även vara av vikt att göra teoretiska bedömningar av vad som kan ske med könsmognadsåldern vid ett eventuellt ökat fisketryck på arter som för närvarande inte utnyttjas så hårt.

Öring (*Salmo trutta*) och lax (*Salmo salar*) intar en särställning vad gäller inverkan av fiske, eftersom hanarna av dessa arter har alternativa, delvis genetiskt betingade, livsstrategier i likhet med det tidigare berörda exemplet silverlax. Ett starkt fisketryck på den havsvandrande formen kan medföra att frekvensen av den stationära hanformen ökar (se ex Myers 1983). I värsta fall kan den havsvandrande hanformen helt ersättas av den stationära, vilket medför ett 50% avbräck för fisket.

Både en ökning och en minskning av fisketrycket kan förändra den inomartsliga konkurrenssituationen och därmed tillväxt och könsmognadsmönster. Exempelvis bör utfiskningen av gulål (*Anguilla anguilla*) vid västkusten ha medfört att konkurrensen om lämpliga revir har minskat. Om detta förhållande har påverkat tillväxten är okänt.

Miljöstörningar

Storskaliga förändringar till ett varmare eller kallare klimat, eller lokala temperaturhöjningar till följd av kylvattenutsläpp, har en kraftig inverkan på fiskens reproduktion, eftersom tillväxten kommer att påverkas. Likaså kan eutrofiering innebära att tillväxtbetingelserna för fisken förändras. Snabbare tillväxt innebär i allmänhet tidigare könsmognad, eventuellt vid mindre storlek än tidigare (Alm 1959, Thorpe 1986).

Utsläpp av toxiska ämnen som framförallt påverkar överlevnaden på de tidigaste livsstadierna, d v s rom- och larvstadierna, kan medföra att variationen i yngelöverlevnad ökar. I enlighet med "bet-hedging"-hypotesen, om en evolutionär respons är möjlig, skulle detta paradoxalt nog medföra att livslängden hos den vuxna fisken förlängs, genom att den reproduktiva ansträngningen minskar per lektillfälle.

Gifter som ger reproduktionsskador redan före leken, kan medföra att populationen stadigt minskar. Exempel på detta skulle kunna vara den hittills oförklarliga sjukdomen M74 hos lax. Teoretiskt sett skapar detta ett selektionstryck för längre generationstid, d v s högre ålder vid könsmognad (Stearns 1976).

Enskilda arters plasticitet — ål

Det svenska ålfisket i Östersjön är till största delen baserat på blankål. Emellertid har fångsterna i Östersjön minskat kraftigt sedan 1960-talet. Nedgången kan sannolikt sättas i samband med att invandringen av ålyngel till de svenska kusterna har avtagit. För att motverka minskningen av invandringen har utsättningar av försträckta glasålar och av så kallad sättål, d v s 4—8 åriga gulålar som fångats vid västkusten, gjorts vid ostkusten och i många sjöar. För fiskevården är det viktigt att veta om de utsatta ålarna uppnår den för Östersjöområdet typiska stora blankålstorleken. Det är alltså av vikt att klargöra om det finns någon ontogenetiskt eller genetiskt betingad skillnad mellan ålar, företrädesvis honor, som normalt vandrar in i Östersjön och utsättningsmaterialen, eller om miljön där könsmognaden sker är avgörande.

Alla ålar härstammar från samma genpool, eftersom panmiktisk reproduktion anses ske (Avisé *et al.* 1990), d v s alla ålar leker i en gemensam lekgrupp i Sargassohavet. Detta medför att den genetiska variationen hos yngel som når olika kuster enbart beror på slumpspridning. Emellertid kan man tänka sig att benägenheten att på gulålsstadiet överge den marina miljön för att vandra vidare till sött eller bräckt vatten är genetiskt betingad.

Ålhanar blir könsmogna vid mindre storlek och lägre ålder än ålhonor. Vøllestad (1988) utgick från att könen har olika reproduktiva strategier. Ålhanar når könsmognad vid en minimumstorlek för vandring till Sargassohavet. De skulle alltså vara tidsminimalister (time-minimizers), medan ålhonor könsmognar när deras storlek i relation till åldern ger en optimal reproduktiv återbäring (size-maximizers). Enligt rådande uppfattning uppnår en ålhona vid västkusten blankålsstadiet ungefär 10 år efter metamorfos från glasål till gulål, medan det för en naturligt invandrad hona i Östersjön tar ca 15 år. Att ålhonor i Östersjön könsmognar vid en större storlek och vid en högre ålder än exempelvis de i Västerhavet, skulle med andra ord bero på att ålens optimala storlek vid könsmognad är större i Östersjön än i Västerhavet. Denna hypotes kan ifrågasättas, eftersom fekunditetsökningen, (Kokhnenko *et al.* 1977), som den större storleken medför för Östersjöålen, måste uppväga dels en sannolikt lägre överlevnad (Vøllestad 1986, Vøllestad och Jonsson 1988) fram till lek, dels en längre generationstid. Om ålen i Östersjön har en lägre reproduktionsframgång än den som växer upp vid västkusten, betyder det att Östersjöålen bidrar i mindre grad till den verkliga reproduktionen. Den större storlek vid könsmognad som Östersjöålen uppvisar skulle således kunna vara orsakad av att ogynnsamma miljöfaktorer försenar könsmognaden. För att pröva denna hypotes måste reproduktionspotentialen för blankål vid ost- och västkust beräknas, vilket förutsätter att ålder och storlek kan bestämmas. Om inte ontogenetiska eller genetiska faktorer påverkar storlek för könsmognad, vilket kan utredas genom jämförelser mellan naturligt invandrad ål och utsättningsmaterial, kommer endast miljön att vara styrande. Om så är fallet är det av central betydelse att veta hur den påverkar fetthanrikning och därmed sannolikt ålder och storlek vid könsmognad.

Referenser

- Alm, G. 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 40, 5—145.
- Avisé, J.C., Nelson, W.S., Arnold, J., Koehn, R.K., Williams, G.G., & Thorsteinsson, W. 1990. The evolutionary genetic status of Icelandic eels. *Evolution* 44, 1254—1262.
- Beverton, R.J.H. 1987. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature and the relation to growth and other physiological characteristics. I: Ciba Foundation, Colloquia in ageing. V. The life-span of animals, s. 142—177. Churchill.
- Cole, L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Q. Rev. Biol.* 29, 103—137.
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. Longman.
- Gross, M.R. 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature* 313, 47—48.

- Gross, M.R. 1991. Salmon breeding behavior and life history evolution in changing environments. *Ecology* 72, 1180—1186.
- Jonsson, B., Hindar, K. & Northcote, T.G. 1984. Optimal age at sexual maturity of sexually and experimentally cutthroat trout and Dolly Varden charr. *Oecologia* 61, 319—325.
- Kokhnenko, S.V. Bezdenezknykk, V.A., & Gorovaya, S.L. 1977. Maturation of the European eel (*Anguilla anguilla*) when artificially reared. *J. Ichthyol.* 17, 878—882.
- Kozlowski, J. & Stearns, S.C. 1989. Hypothesis for the production of excess zygotes: models of bet-hedging and selective abortion. *Evolution* 43, 1369—1377.
- Kozlowski, J. & Uchmanski, J. 1987. Optimal individual growth and reproduction in perennial species with indeterminate growth. *Evolutionary Ecology* 1, 214—230.
- Maekawa, K. & Onozata, H. 1986. Reproductive tactics and fertilization success of mature Miyabe charr, *Salvelinus malma miyabei*. *Env. Biol. Fish.* 15, 119—129.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, 224 s.
- Myers, R.A. 1983. Evolutionary change in the proportion of precocious parr and its effect on yield in Atlantic salmon. International council for the exploration of the sea. C.M. 1983/M:14. 16 s.
- Nikolskii, G.V. 1969. *Fish population dynamics*. Oliver & Broyd, Edinburgh, 323 s.
- Schaffer, W.M. 1974. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology* 55, 291—303.
- Sibly, R.M. & Calow, P. 1986. *Physiological ecology of animals: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, 179 s.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of ideas. *Q. Rev. Biol.* 51, 3—47.
- Stearns, S.C. & Crandall, R.E. 1981. Quantitative predictions of delayed maturity. *Evolution* 35, 455—463.
- Stearns, S.C. & Crandall, R.E. 1984. Plasticity for age and size at sexual maturity: a life-history response to unavoidable stress. I: Fish reproduction: Strategies and tactics, s. 13—33. Ed.: G.W. Pott & R.J. Wootton. Academic Press.
- Thorpe, J.E. 1986. Age at first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*: freshwater period influences and conflicts with smolting. I: Salmonid age at maturity, s. 7—14. Ed.: D.J. Meerburg. *Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 89.
- Wootton, R.J. 1992. Constraints in the evolution of fish life histories. *Nether. J. Zool.* 42, 291—303.
- Wourms, J.P., Grove, B.D. & Lombardi, J. 1988. The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes. I: Fish physiology XIB, s. 1—134. Eds.: W.S. Hoar & D.J. Randall, Academic Press.
- Wyatt, R.J. 1988. The cause of extreme year class variation in a population of roach, *Rutilus rutilus* L., from a eutrophic lake in southern England. *J. Fish Biol.* 32, 409—421.
- Vøllestad, L.A. 1986. Growth and production of female yellow eels (*Anguilla anguilla* L.) from brackish water in Norway. *Vie Milieu* 36, 267—271.
- Vøllestad, L.A. 1988. Life history of the European eel *Anguilla anguilla* in Norway. *Doktorsavhandling, Oslo Universitet*.
- Vøllestad, L.A. & Jonsson, B. 1988. A 13-year study of the population dynamics and growth of the European eel *Anguilla anguilla* in a Norwegian river: evidence for density dependent mortality, and development of a model for predicting yield. *J. Anim. Ecol.* 57, 983—997.



▲ Referensområden ● Recipientundersökningar
