

4.5

GENETISK PÅVIRKNING OG RØMMING

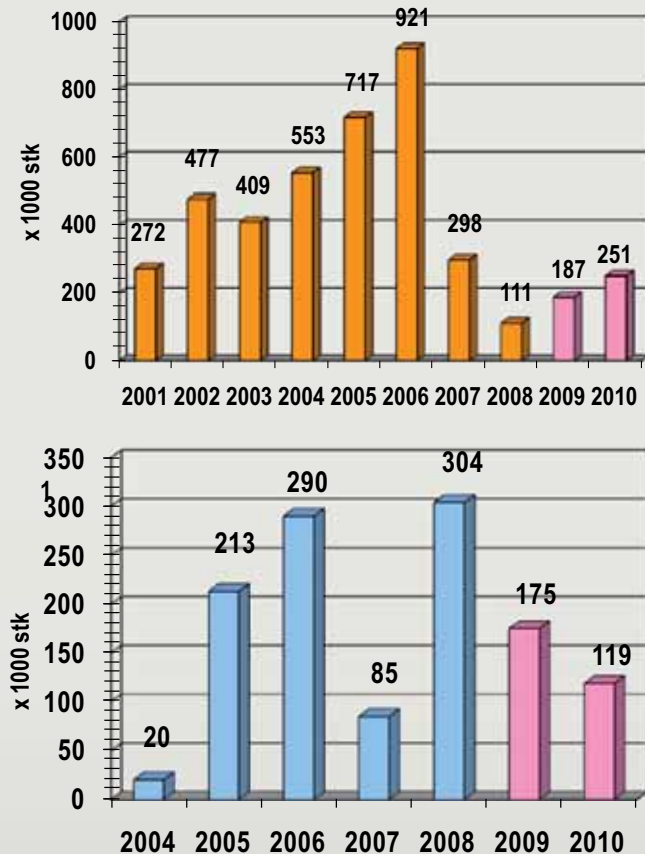
Genetisk påvirkning og rømming er identifisert som viktige miljøutfordringer ved oppdrett. Fiskeri- og kystdepartementet har i sin "Strategi for en miljømessig bærekraftig havbruksnæring" satt som mål at "Havbruk bidrar ikke til varige endringer i de genetiske egenskapene til villfiskbestandene". Oversikter over oppdretternes innmeldte rømmingstall viser en nedadgående trend for laks fra 2006, da over 900 000 laks var rapportert rømt. De innrapporterte rømmingstallene for torsk i 2008 og 2009 ligger over tilsvarende tall for laks, noe som er bemerkelsesverdig da produksjonen av torsk disse årene var lavere enn 1/40 av lakseproduksjonen. De faktiske rømmingstallene er trolig betydelig høyere, selv om en ennå ikke har etablert metoder for å anslå graden av urapporterte rømminger.

Gjennom internasjonale avtaler er Norge forpliktet til å bevare villaksen. Vill kysttorsk er i nedgang langs hele norskekysten, parallelt med en økning i produksjon av oppdrettsorsk. ICES har siden 2004 foreslått stopp i fisket av kysttorsk nord for Stad.

Rømming av fisk utgjør en viktig trussel mot de ville bestandene gjennom genetisk påvirkning som kan redusere tilpasnings-evne og reproduksjonspotensial (se kapittel 4.5.1). Det er likevel mye vi ikke vet, spesielt om konsekvensene av genetiske interaksjoner, de underliggende mekanismene, og ikke minst – de langsiktige effektene.

Flere større FoU-prosjekter og overvåkingsprogram er etablert ved Havforsk-

ningsinstituttet med mål å tette viktige kunnskapshull. Vi er således i en rivende forskningsutvikling, og vurderingene som gjøres her vil måtte endres kontinuerlig ettersom forskningsfronten endrer seg, og ny kunnskap kommer til. Vi vil behandle atlantisk laks og kysttorsk hver for seg. Under hvert tema gis mer utfyllende informasjon om kunnskapsstatus og en regionsvis risikovurdering hvor dette har vært mulig.



Figur 4.5.1

Over: Rømming av laks 2001–2010 i Norge.
 Oppdretternes innmeldte rømmingstall oppdatert per 22.11.10.
 Under: Rømming av torsk 2004–2010 i Norge.
 Oppdretternes innmeldte rømmingstall, oppdatert per 22.11.10.
 Kilde: Fiskeridirektoratet.



4.5.1 Atlantisk laks

I løpet av de siste 20–30 årene er det gjennomført mange studier knyttet til temaet rømming av laks og genetiske påvirkning på vill laks. I nyere tid har flere forfattere sammenfattet denne kunnskapen i form av kunnskapsoversikt til Norges forskningsråd (Skaala et al. 2006), sluttrapport fra EU-prosjektet GENIMPACT som hadde som mål å oppsummere kunnskapsstatus og foreslå videre forskningsbehov (Svåsand et al. 2007), i en omfattende bok "The Atlantic salmon: genetics, conservation and management" (Verspooor et al. 2007), samt i en seinere utredning (Thorstad et al. 2008). Oppsummeringen nedenfor bygger på Skaala et al. (2006a) og er supplert med resultat fra andre referanser, nyere litteratur og i noen tilfeller også nyere upublisererte data.

Atlantisk laks, en art med genetisk differensierte populasjoner

Den genetiske variasjonen hos en biologisk art er fordelt innenfor og mellom populasjoner, men fordelingsmønsteret er ikke likt for alle arter. Hos ferskvannsarter er en relativt stor andel av variasjonen fordelt mellom populasjoner, fordi populasjonene hos disse artene ofte er fysisk adskilt fra hverandre, og med lav migrasjon mellom populasjonene. Marine arter lever i mer åpne system, der utveksling av individ og gen mellom populasjoner kan foregå i langt større grad. Derfor har de marine artene en mindre andel av den genetiske variasjonen fordelt mellom populasjonene (Gyllensten 1985, Ward 1994).

Anadrome arter som atlantisk lak, har geografisk oppdelte gyteområder. Der lever de unge individene fra ett til flere år før de drar ut på næringsvandring i havet. Der blander mange populasjoner seg, før de vender tilbake til elven for å gyte. Basert på kunnskap om evolusjonskreftenes virkning på populasjoner, og om migrasjon hos laks, er det ikke uventet at en hos laks finner signifikante genetiske forskjeller mellom populasjoner. Gjennom de siste 35 årene har det vokst fram en omfattende vitenskapelig litteratur om atlantisk laks som dokumenterer en geografisk oppdeling, med store genetiske forskjeller mellom populasjoner i Nord-Amerika og Europa, og med regionale og lokale oppdelinger innenfor kontinentene (Webb et al. 2007). Geografisk oppdeling av en art, og variasjoner i livsmiljø, bidrar til utvikling av genetiske forskjeller, både i gener av betydning for fitness og i ikke-selekterte regioner av genomet.

Å vise vitenskapelig at populasjoner har ulike fordelinger av genvarianter er ikke lenger et problem (se figur 4.5.1.1). Å

vise at populasjoner med ulike fordelinger av genvarianter har lokale tilpassinger (Taylor 1991, Garcia de Leaniz et al. 2007) som gjør dem sårbare for påvirkning fra rømt, domestisert laks, er en langt større utfordring. I løpet av de siste årene har den vitenskapelige produksjonen som dokumenterer genetiske forskjeller mellom laksepulasjoner økt sterkt, delvis som følge av den rivende utviklingen innenfor molekylærbiologi og statistikk. Etter hvert er det også vist eller modellert at genpåvirkning fra rømt domestisert laks (Hansen et al. 1993, Sægrov et al. 1997) kan påvirke populasjonene av villaks negativt (Hindar et al. 1991, Bourke et al. 1997, Verspooor 1997, McGinnity et al. 1997, Fleming et al. 2000, Koljonen et al. 2002, Fraser et al. 2010).

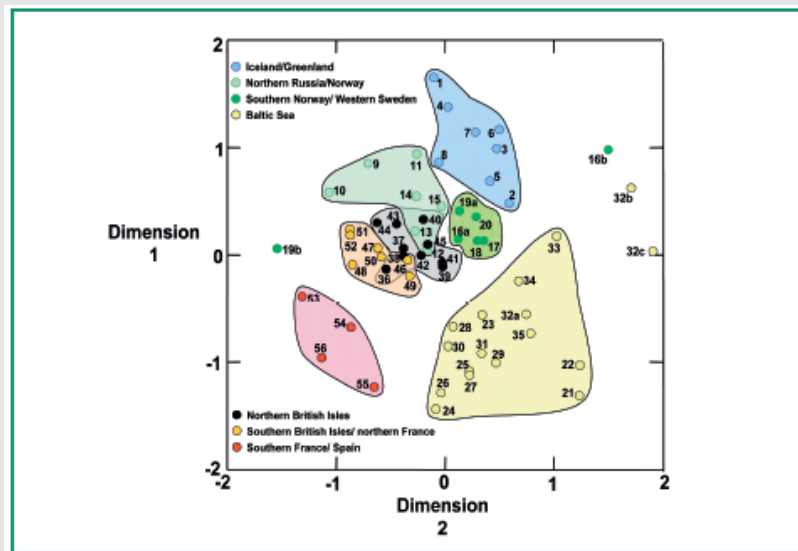
Hvor ulik er villaks og oppdrettslaks?

Den genetiske påvirkningen fra rømt domestisert laks er avhengig av andel rømt laks i de ville populasjonene, deres gytesuksess, og graden av genetisk differensiering mellom domestisert og vill laks (Fraser et al. 2010). Genetisk differensiering mellom vill-, og oppdrettslaks kan oppstå gjennom tilfeldige prosesser som "founder-effekter" og "genetisk drift" hos

oppdrettslaksen, som resultat av målrettet seleksjon av egenskaper i avlsarbeidet (for eksempel tilvekst), men også som en passiv seleksjon av egenskaper som ikke inngår direkte i avlsprogrammene (for eksempel fluktrespons).

I Norge har vi domestisert laksen gjennom 40 år, med tidlig oppstart av målrettet avl (Gjedrem et al. 1991, Gjøsøn & Bentsen 1997) for å endre egenskaper som tilvekst, kjønnsmodning, fettfordeling og sykdomsresistens. Seleksjon for en mer økonomisk produktiv oppdrettslaks foregår i avlsprogram som opprinnelig var basert på vill laks fanget i en rekke norske elver (Gjedrem et al. 1991, Gjøsøn & Bentsen 1997). Under kontrollerte forhold blir de "beste" familier og individer selektert basert på produksjonskriterier, og disse individene blir benyttet til å føre stammen videre. På denne måten oppnår man en gradvis domestisering av laksen der viktige trekk blir forandret.

Domestisert og vill laks har vært sammenlignet med ulike metoder i en rekke vitenskapelige arbeider, og omfatter studier av genetisk variasjon med molekylære markører, eksperimentelle studier i labo-



Figur 4.5.1.1

Regional genetisk struktur hos europeisk atlantisk laks illustrert ved plott av genetisk distanse mellom populasjoner basert på genfrekvenser i proteinkodende gen (Verspooor et al. 2005). Følgende syv regioner er vist: Island/Grønland; Nord-Russland og Nord-Norge; Sør-Norge og Vest-Sverige; Østersjøen; nordlige deler av Storbritannia; sørlige deler av Storbritannia og Spania. Både DNA-mikrosatellit-markører og proteinkodende gen viser sterk differensiering mellom populasjoner også innenfor regionene.



ratorium og kar hvor en har sammenlignet atferd, morfologi og fysiologi, og studier av overlevelse og vekst i et naturlig miljø. Noen eksperimentelle studier er også supplert med analyse av genuttrykk (DNA-mikromatriser og qPCR-analyser).

Sammenligning av genetisk variasjon og diversitet i oppdrettslinjer og ville laksebestander har blitt gjennomført over lengre tid med en rekke molekylære markører. De tidligste studiene var hovedsakelig basert på analyser av proteinkodende gen (Verspoor 1988, Cross & Challanain 1991, Youngson et al. 1991, Mjølnerød et al. 1997, Skaala et al. 2005), der det er blitt vist genetisk differensiering mellom domestisert laks og de ville utgangspopulasjonene, og reduserte nivå av genetisk variasjon målt som allelisk diversitet og heterozygoti. Seinere har DNA-markører blitt brukt til å sammenligne oppdrettslinjer og vill laks, for eksempel med minisatellitt- og mikrosatellittmarkører (Mjølnerød et al. 1997, Clifford et al. 1998a, b, Norris et al. 1999, Skaala et al. 2004), mikrosatellittmarkører kombinert med både mitokondrie DNA (mtDNA) (Karlsson et al. 2010), og SNP-markører (Regnmark et al. 2006). Selv om resultatene fra disse studiene varierer noe, antakeligvis pga. sampling-design og markørklasser, støtter resultatene fra disse studiene opp om tidligere analyser basert på proteinkodende gen, at det er redusert genetisk variasjon hos oppdrettslinjene sammenlignet med de ville laksebestandene.

I en av de mest omfattende studiene av vill- og oppdrettslaks i Norge, ble de fem største avlslinjene i Norge sammenlignet med fire villlaksbestander fra Neiden, Namsen, Vosso og Loneelva (Skaala et al. 2004). Alle de 12 DNA mikrosatellittmarkørene viste redusert allelisk variasjon i samtlige avlslinjer sammenlignet med de ville bestandene. I gjennomsnitt hadde avlslinjene 58 % av den alleliske variasjo-

nen sammenlignet med prøver av villlaks, og kan forklares med "founder"-effekt og genetisk drift. Samtidig var estimatene for genetisk distanse flere ganger høyere mellom avlslinjene enn hos de ville laksebestandene, sannsynligvis siden disse har utviklet egne linjer. Andre studier har vist at tap av genetisk diversitet i oppdrettslinjer er mer komplisert enn tidligere antatt (Karlsson et al. 2010), men det kan allikevel konkluderes at oppdrettslaks har redusert genetisk variasjon i forhold til ville laksebestander. Dette samsvarer også med tilsvarende observasjoner fra andre domestiserte organismer (se review av Araki & Schmid 2010, in press), og kan ofte tilskrives et begrenset antall familier/individ som bidrar til hver generasjon i et avlsprogram. Den effektive populasjonsstørrelsen i norske oppdrettslinjer er tidligere blitt estimert til 33–125 individer (Mork et al. 1999), noe som teoretisk sett skal føre til moderat innavl.

Ser man på genetisk baserte egenskaper, finnes det en del eksperimentelle studier som har sammenlignet vill- og oppdrettslaks i "common garden"-forsøk. Her fjernes miljøvariasjonen ved at ulike grupper (i dette tilfelle oppdrett, vill og hybrid) studeres under samme miljøbetingelser. Utvikling av mikrosatellittmarkører på 90-tallet gjorde det mulig å identifisere fisk tilbake til foreldre og dermed forsøksgruppe. Dette er en forutsetning for å sette sammen ulike grupper i samme kar, og spesielt for tidlige stadier hvor man tidligere manglet egne merkemotoder.

På grunn av et målrettet avlsarbeid er det ikke uventet at oppdrettslaks vokser bedre enn villaksen i et oppdrettsmiljø (Einum & Fleming 1997, Thodesen et al. 1999; Fleming et al. 2002, Glover et al. 2009a) og i naturlige miljø (Johnsson & Björnsson 1994, Einum & Fleming 1997, McGinnity et al. 1997, 2003, Fleming et al. 2000). Mange egenskaper som ikke er direkte

inkludert i avlsarbeidet, som aggresjon, stress- og temperaturløse (Fleming 1995), kan også bli endret hos oppdrettslaksen gjennom domestiseringsprosessen. Årsaken er at målrettet seleksjon for blant annet tilvekst påvirker både denne egenskapen og andre, for eksempel komponenter i hormonregulering og atferd. I eksperimentelle studier er det vist at tilførsel av veksthormon øker appetitten (Johnsson & Björnsson 1994, Jönsson et al. 1996), aggresjon og aktivitet (Jönsson et al. 1998), altså atferd som er knyttet til overleving i naturen (Johnsson et al. 1996, Jönsson et al. 1996, Martin-Smith et al. 2004). Det er derfor ikke overraskende at oppdrettslaks er ulike villlaks i flere egenskaper som påvirker overleving i naturen, som tilvekst, aggresjon, dominans og anti-predatoratferd (Einum & Fleming 1997, Fleming & Einum 1997, Johnsson et al. 2001, Fleming et al. 2002, Houde et al. 2010). I tillegg er det avdekket genetiske forskjeller mellom vill- og oppdrettslaks i egenskaper som kjøttfarge, kjønnsmodning og fettinnhold (Glover et al. 2009a), reaksjonsnormer (Darwish & Hutchings 2009) og morfologi (Solem et al. 2006).

Utvikling av genetiske verktøy har muliggjort studier av genuttrykkprofiler hos laks i kontrollerte studier. Roberge et al. (2006; 2008) har dokumentert genetiske forskjeller i transkripsjonsprofiler mellom laks av ville og oppdrettsforeldre. Det som gjør disse resultatene enda mer interessante er at hybridene ikke alltid fikk et genuttryknivå som lå mellom foreldrepopulasjonene, som var tidligere blitt målt for egenskaper som vekst (Glover et al. 2009a). Hybridene hadde i noen tilfeller genuttrykkverdier langt over verdiene for vill- og oppdrettsfisk, og betyr at en ikke har en additiv genetisk variasjon. Dette betyr i praksis at innkryssing av oppdrettsfisk i ville bestander i noen tilfeller kan gi uventede effekter. Et påfølgende arbeid støtter også denne konklusjonen, og Normandeau et al. (2009) viste at respons i genuttrykkprofiler hos hybrider av vill- og oppdrettslaks er avhengig av hvilke ville populasjoner som krysses inn.

Ikke alle forsøk der vill- og oppdrettslaks er blitt sammenlignet har avdekket signifikante genetiske forskjeller mellom gruppene. I arbeid med lakselus (Glover & Skaala 2006), virus (ILA) (Glover et al. 2006a) og furunkulose (*Aeromonas salmonicida*) (Glover et al. 2006b) det for eksempel ikke avdekket noen store forskjeller i toleranse mellom vill- og oppdrettslaks. Seleksjon for sykdomsresistens har vel å merke vært praktisert ulikt for de ulike oppdrettslinjene, og dette vanskeliggjør sammenligning mellom linjer. Videre har en studie av deformiteter hos S0- og S1-smolt av vill- og

oppdrettslaks heller ikke avdekket genetiske forskjeller mellom disse to gruppene (Fjellidal et al. 2009). En oppsummering av vitenskapelige data fra litteraturen viser likevel at det er til dels store genetiske forskjeller mellom vill- og oppdrettslaks i kvantitative egenskaper som har direkte eller indirekte betydning for overlevelsen av laks i naturen. Det er grunn til å tro at de genetiske forskjellene kommer til å øke for hver generasjon.

Betydning av tidspunkt for rømming

Risikoen for at en laks som rømmer skal klare å reproducere seg, avhenger av tidspunktet for rømming. En laks som rømmer som ung, som vandrer ut i Norskehavet og vokser opp sammen med villfisken, har også en atferd i elven som er mer lik gyteatferden til villfisken enn laks som rømmer som voksen rett før den går opp i ferskvann (Fleming et al. 1996, 1997). Vi har utført en rekke simulerte rømminger for å få vite mer om vandring hos rømt fisk. Et sentralt spørsmål har vært om smolt og postsmolt som rømmer fra merder i sjøen seint om sommeren vandrer ut i Norskehavet slik den ville smolten gjør om våren. Man har antatt at evnen reduseres utover sommeren. Vi har imidlertid fått bekreftet at både vandringsatferden til postsmolten (Skilbrei 2010) og gjenfangster som voksne (Skilbrei, i trykk) tilsier at postsmolt som rømmer gjennom hele den første sommeren, utgjør en risiko for villaksen. Vi har også observert at over halvparten av laksene som kommer tilbake, er blitt tatt i nærområdet til utsetningsstedet. Dette samsvarer med forventningen om at nasjonale laksefjorder bør redusere risikoen for oppvandring i lokale elver hvor laksefjordstatusen har medført lavere eller ingen oppdrettsaktivitet i fjorden. Vi ser også at en vesentlig del av fangstene av fisken er spredd over store områder, og at fisk går opp i elver hundrevis av km fra utsetningsstedet. Rømming på smolt- og postsmolt-stadiet er derfor problematisk av følgende grunner:

- 1) det skjer sannsynligvis lettere uhell under behandling og transport av smolt enn seinere i produksjonen,
- 2) det er vanskeligere å oppdage at liten fisk har rømt, de er nærmest umulig å fange fordi de vandrer hurtig,
- 3) de har en mer kompetent gyteatferd,
- 4) de kan ofte ikke sorteres ut fra villfisk på grunnlag av utseendet alene,
- 5) og når de kommer tilbake som voksne etter opptil flere år i havet, er de spredd over så store geografiske avstander at eventuelle tiltak i regionen rundt en rømmingsepisode blir utilstrekkelig. Innslaget av tidlig rømt fisk i elvene er imidlertid lite kjent og bør undersøkes nøye.

Våre simulerte rømminger med voksen laks og andre erfaringer har vist at:

- 1) overlevelsen til voksen laks er svært lav over tid. Selv om det totalt har blitt sluppet mange tusen laks, er det bare en lav andel som har blitt gjenfanget året etter slipp (eller senere).
- 2) fordi voksen laks som rømmer fra oppdrettsanlegg ofte holder seg i fjordbassenget en stund, kan imidlertid gjenfangstene av voksen laks være høy de første månedene etter rømming dersom det foregår et utstrakt fiske med garn eller kilenøter i området (Skilbrei et al. 2010, Skilbrei og Jørgensen 2010). Fisk som rømmer på kysten spres fortere og har lavere gjenfangst.
- 3) nesten alle gjenfangster fra ferskvann, opptil et par prosent av sluppet antall, har kommet de første månedene etter slipp da fisken var nyrømt. Umoden rømt fisk kan gå opp i elv, men vi antar at de fleste som har vandret opp har vært kjønnsmodnende da de ble sluppet. Vi antar også at det er flest hannfisk som kjønnsmodner tidlig. Hannfisk har en lavere forventet gytesuksess enn rømt hunnlaks (Fleming 1996).
- 4) rømminger av voksen laks blir mye lettere oppdaget av både oppdretter, sjø- og elvefiskere, og er relativt enkel å skille fra villfisk fordi den har tilbrakt kort tid i frihet.

Konsekvenser av genetisk påvirkning fra rømt laks; hva forteller empiriske data oss?

Ved hjelp av ulike biokjemiske og molekylærgenetiske metoder er det vist at rømt oppdrettslaks gyter i elver, og at enkelte villaksbestander har endret seg. Ved undersøkinger av et pigment i rogn og yngel som reflekterer ulik diett hos villaks og oppdrettslaks, fant Lura & Sægrov (1991a) at rømt laks faktisk produserte levedyktig avkom i en elv. I en skotsk undersøkelse fant en pigment fra rømt laks i 14 av 16 undersøkte elver, med et gjennomsnittlig innslag på 5,1 % fra rømt fisk (Webb et al. 1993). I Vosso var bidraget fra rømt laks estimert til opp mot 80 % ved denne metoden (Sægrov et al. 1997). Bevis for at rømt laks produserte levedyktig avkom ble også funnet i Irland ved hjelp av genetiske markører (Clifford et al. 1998a, Cozier 1993, 2000). Også langt utenfor det naturlige utbredingsområdet til den atlantiske laksen, i British Columbia, er det vist at rømt atlantisk laks produserer levedyktig avkom (Volpe et al. 2000).

For å undersøke om norske villaksbestander har endret seg genetisk over tid som følge av immigrasjon av rømt oppdrettslaks, ble DNA-profiler laget for de syv laksepopulasjonene Namsen, Etne, Opo,

Vosso, Granvin, Eio og Håelva. Vi benyttet gamle skjellprøver og materiale innsamlet i nyere tid, etter lengre tids immigrasjon av rømt oppdrettslaks (Skaala et al. 2006b). I Håelva på Jæren, der det nesten ikke er lakseoppdrett, og andelen rømt laks i villaksbestanden har vært svært lav, trolig under 5 %, ble det ikke funnet endring i de genetiske profilene. I tre andre populasjoner, Opo, Vosso og Eio i Hordaland, ble det funnet signifikante endringer i de genetiske profilene over tid. Mer overraskende var det likevel at det ikke ble funnet endringer hos etnelaks, namsenlaks eller laks frå Granvinelva, som alle har hatt høye andeler rømt laks i gytebestandene, permanent eller periodisk.

Selv om det foreligger omfattende litteratur om populasjonsgenetisk teori, og om de grunnleggende evolusjonskreftene (mutasjon, naturlig seleksjon, genetisk drift og migrasjon), som påvirker og former den genetiske sammensetning i populasjoner, er det gjennomført få empiriske studier som virkelig evaluerer de genetiske effektene av at rømt oppdrettslaks krysser seg inn i villakspopulasjoner. Inntil nylig har det vært begrensinger i tilgjengelige metoder for å identifisere genpåverkning fra rømt fisk, men med de nye molekylærgenetiske metodene, som DNA mini- og mikrosatelitter for foreldre-/avkom-identifisering, har det oppstått en helt ny situasjon med godt verktøy for studier knyttet til disse effektene.

En direkte og informativ tilnærming til problematikken er å sammenligne tilvekst, atferd og overleving hos definerte familiegrupper av oppdrettslaks, villaks og hybrider i "common garden"-studier i naturlige miljø. Dette kan innebære utplanting av lakserogn fra definerte og DNA-identifiserbare familier av oppdrettslaks, villaks og hybrider (McGinnity et al. 1997, 2003), eller utsetting av kjønnsmodne individ med kjente genetiske profiler (Fleming et al. 2000) i naturlig elvemiljø, der alle avkom i ulike livsstadier fra rogn til kjønnsmodning i ettertid kan identifiseres ved DNA-markører.

Det mest omfattende og detaljerte prosjektet som er gjennomført på dette feltet, ble utført i Burrishoole, Irland, i et større EU-finansiert prosjekt (McGinnity et al. 1997, 2003, Ferguson et al. 2002). I dette prosjektet ble tilvekst, overleving og populasjonsdynamikk hos villaks, oppdrettslaks og hybrider undersøkt gjennom F1- og F2-generasjonene. Et stort antall individer fra mange familier av villaks, oppdrettslaks, F1-hybrid vill x oppdrett, F2-hybrid vill x oppdrett, tilbakekryssinger til vill, og tilbakekryssinger til oppdrett, ble plantet



ut i tre årsklasser som øyerogn ovenfor fiskefellen i Burrishoole. Tilsvarende grupper ble satt ut som smolt.

En omfattende innsats med innsamling og genotyping for å identifisere opphavet til alle individ, ble gjennomført fra yngel til gytefisk som kom tilbake fra havet etter ett og to år i sjø. I alle tre årsklassene hadde oppdrettslaksen signifikant lavere representasjon enn villaksen i prøver av 0+ parr. Ikke overraskende viste det seg at oppdrettslaksen vokste bedre enn villaksen, og at den større oppdrettsparren fortrenget den ville parren nedover elva gjennom konkurranse. Selv om oppdrettslaksen vokste bedre og fortrenget en del av den juvenile villaksen, var smoltproduksjonen av oppdrettslaks bare henholdsvis 34, 34 og 55 % sammenlignet med villaksen i de tre årsklassene. Den gjennomsnittlige gjenfangsten etter sjøoppholdet var 0,3 % for oppdrettslaksen og 8 % for villaksen. Hybridene viste seg ofte å ha prestasjoner mellom villaks og oppdrettslaks.

Et liknende prosjekt ble gjennomført i Imsa (Fleming et al. 2000). I dette prosjektet ble det satt ut kjønnsmodne villaks og oppdrettslaks med kjente genetiske profiler ovenfor fiskefellen i Imsa. De to gruppene hadde lignende vandringmønstre og valgte de samme gyteplassene i elven. Vill hannlaks var mer aktive i kurtisering av

hunnlaksen enn oppdretthannene var, og hadde dessuten mindre restgonader etter gyting enn oppdretthannene hadde. Gytesuksessen var mye lavere hos oppdrettslaksen både for hanner (24 %) og hunner (32 %) sammenlignet med villaksen. Gjennom ferskvannsfasen endret andelen av genotyper seg i disfavør av oppdrettslaksen, og hoveddelen av oppdrettsgen var representert i form av hybrider, produsert av oppdretts hunner og ville hanner. Studier av dietten viste betydelige overlapp i næringsvalg, noe som viser næringskonkurranse mellom oppdrettslaks- og villaksyngel. Smoltproduksjonen var 28 % lavere enn forventet ut fra rognmengde og den sammenheng det har vært i Imsa mellom mengde egg og antall smolt (Jonsson et al. 1998). Oppdrettslaksen smoltifiserte og vandret ut tidligere og ved lavere alder enn villaksen. I motsetning til resultatene fra Burrishoole-prosjektet, fant en i Imsa-prosjektet ingen forskjell mellom gruppene i marin overleving. Siden det bare er gjennomført to slike "common garden"-undersøkelser der en har undersøkt effekten av gentransport fra rømt til vill laks gjennom sammenligninger av definerte og identifiserbare grupper, har vi fremdeles et tynt grunnlag for å generalisere når det gjelder overleving for avkom av oppdrettslaks og hybrider av rømt og vill laks i naturen, særlig siden de to undersøkelsene på noen punkt gir ulike resultater.

Ved Havforskningsinstituttets feltstasjon i Guddalselva i Hardangerfjorden initierte vi derfor et tilsvarende prosjekt, basert på oppsettet for Burrishoole-prosjektet, ved at definerte familiegrupper av vill og domestisert laks, og hybrider mellom disse, ble plantet ut som rogn. Siden all foreldrefisk var genotypet med mikrosatellitt-DNA-markører, kunne alle individ som var utplantet som øyerogn i tre kohorter i 69 familier i "common garden"-studiet, identifiseres til familie. Det ble samlet inn juvenil laks av alle årsklassene fra elvehabitatet, og tilvekst, overleving og diettvalg ble undersøkt for hver familie. Siden representativ innsamling av materialet ofte er et problem i feltundersøkelser, representerer fiskefellen, der det blir tatt DNA-prøver av all smolt, et målepunkt der presisjonen i sammenligningen er unik. Resultatene som nå er under bearbeiding og publisering, viser en overleving (fra utplantet egg til smolt) som varierer mellom ca. 1 og 4 % for gruppene. Et tydelig signal i materialet er at hybridene har høyere overleving enn både villaks og oppdrettslaks. Oppdrettslaksen har høyere overleving enn ventet, og resultatene avviker her fra de to tidligere undersøkelsene. Ved høy fisketetthet er imidlertid overlevingen hos oppdrettslaks redusert, men likevel ikke signifikant.

Referanser (laks)

- Araki H. & Schmid C. 2010. Is hatchery stocking a help or harm? Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys. *Aquaculture*, in press.
- Bourke E.A., Coughlan J., Jansson H., Galvin P. & Cross T.F. 1997. Allozyme variation in populations of Atlantic salmon located throughout Europe: diversity that could be compromised by introductions of reared fish. *ICES Journal of Marine Science* 54: 974–985.
- Clifford S.L., McGinnity P. & Ferguson A. 1998a. Genetic changes in Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations of northwest Irish rivers resulting from escapes of adult farm salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 358–363.
- Clifford S.L., McGinnity P. & Ferguson A. 1998b. Genetic changes in an Atlantic salmon population resulting from escaped juvenile farm salmon. *Journal of Fish Biology* 52: 118–127.
- Cross T.F., Ni Chellanain D. 1991. Genetic characterisation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) lines farmed in Ireland. *Aquaculture* 98: 209–216.
- Crozier W.W. 1993. Evidence of genetic interaction between escaped farmed salmon and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a Northern Irish River. *Aquaculture* 113: 19–29.
- Crozier W.W. 2000. Escaped farmed salmon, *Salmo salar* L., in the Glenarm River, Northern Ireland: genetic status of the wild population 7 years on. *Fisheries Management and Ecology* 7: 437–446.
- Darwish T.L. & Hutchings J.A. 2009. Genetic variability in reaction norms between farmed and wild backcrosses of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66: 83–90.
- Diserud O.H., Fiske P. & Hindar K. 2010. Regionvis påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander i Norge. NINA Rapport 622. 40 s.
- Einum S. & Fleming I.A. 1997. Genetic divergence and interactions in the wild among native, farmed and hybrid Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 50: 634–651. Tema: Miljø 343.
- Ferguson A., McGinnity P., Baker N., Cotter D., Hynes R., O'Hara B., O'Maoileidigh N., Prodöhl P., Rogan G. 2002. A two-generation experiment comparing the fitness and life-history traits of native, ranched, non-native, farmed, and hybrid Atlantic salmon under natural conditions. *ICES CM 2002/T:04*.
- Fleming I.A., Jonsson B., Gross M.R., Lamberg A. 1996. An experimental study of the reproductive behaviour and success of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J Appl Ecol* 33: 893–905.
- Fleming I.A., Lamberg A., Jonsson B. 1997. Effects of early experience on the reproductive performance of Atlantic salmon. *Behav Ecol* 8: 470–480.
- Fleming I., Hindar K., Mjølnerød I.B., Jonsson B., Balstad T., Lamberg A. 2000. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 267: 1517–1523.
- Fleming I.A. & Einum S. 1997. Experimental tests of genetic divergence of farmed from wild Atlantic salmon due to domestication. *ICES Journal of Marine Science* 54: 1051–1063.
- Fleming I.A. 1995. Reproductive success and the genetic threat of cultured fish to wild populations. In *Protection of aquatic biodiversity* (Phillip D.P., Epifanio J.M., Marsden J.E. & Claussen J.E., eds), pp. 117–135. *Proceedings of the World Fisheries Congress, Theme 3*. Oxford and IBH Publishing, New Delhi, India.
- Fleming I.A., Agustsson T., Finstad B., Johnsson J.I., Björnsson B.Th. 2002. Effects of domestication on growth physiology and endocrinology of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1323–1330.
- Fraser D.J., Houde A.L.S., Debes P.V., O'Reilly P., Eddington J.D. & Hutchings J.A. 2010. Consequences of farmed-wild hybridization across divergent wild populations and multiple traits in salmon. *Ecological Applications* 20: 935–953.
- Garcia de Leaniz C., Fleming I.A., Einum S., Ver-spooor E., Jordan W.C., Consuegra S., Aubin-Horth N., Lajus D., Letcher B.H., Youngson A.F., Webb J.H., Völlestad L.A., Villanueva B., Ferguson A. and Quinn T.P. 2007. A critical review of adaptive genetic variation in Atlantic salmon: implications for conservation. *Biological Reviews* 82: 173–211.
- Gjedrem T., Gjølven H.M., Gjerde B. 1991. Genetic origin of Norwegian farmed salmon. *Aquaculture* 98: 41–50.
- Gjølven H.M. & Bentsen H.B. 1997. Past, present, and future of genetic improvement in salmon aquaculture. *ICES Journal of Marine Science* 54: 1009–1014.
- Glover K.A. 2010. Forensic identification of farmed escapees: a review of the Norwegian experience. *Aquaculture Environment Interactions*, *Aquaculture Environment Interactions* 1: 1–10.
- Glover K.A., Skilbrei O.T., Skaala Ø. 2008. Genetic assignment identifies farm of origin for a group of farmed escaped salmon in a Norwegian fjord. *ICES Journal of Marine Science* 65: 921–920.
- Glover K.A. & Skaala Ø. 2006. Temporal stability of sea louse *Lepeophtheirus salmonis* Kroyer populations on Atlantic salmon *Salmo salar* L. of wild, farm and hybrid parentage. *Journal of Fish Biology* 68: 1795–1807.
- Glover K.A., Bergh Ø., Rudra H. & Skaala Ø. 2006b. Juvenile growth and susceptibility to *Aeromonas salmonicida* subsp. *salmonicida* in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of farmed, hybrid and wild parentage. *Aquaculture* 254: 72–81.
- Glover K.A., Otterå H., Olsen R.E., Slinde E., Taranger G.L. & Skaala Ø. 2009a. A comparison of farmed, wild and hybrid Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) reared under farming conditions. *Aquaculture* 286: 203–210.
- Glover K.A., Skar C., Christie K.E., Glette J., Rudra H. & Skaala Ø. 2006a. Size-dependent susceptibility to infectious salmon anemia virus (ISAV) in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of farm, hybrid and wild parentage. *Aquaculture* 254: 82–91.
- Glover K.A., Nilsen F., Skaala Ø., Taggart J.B., Teale A. 2001. Differences in susceptibility to sea lice infection between a sea run and a freshwater resident population of brown trout. *J. Fish Biol.* 59: 1512–1519.
- Gyllensten U. 1985. The genetic structure of fish: differences in the intraspecific distribution of biochemical genetic variation between marine, anadromous and freshwater species. *J. Fish Biol.* 26: 691–699.
- Hansen L.P., J.A. Jacobsen & R.A. Lund. 1993. High numbers of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., observed in oceanic waters north of the Faroe Islands. *Aquaculture and Fisheries Management* 24: 777–781.
- Hindar K., N. Ryman & F. Utter. 1991. Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 945–957.
- Houde A.L.S., Fraser D.J. & Hutchings J.A. 2010. Reduced anti-predator responses in multi-generational hybrids of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Conservation Genetics* 11: 785–794.
- Johnsson J.I., Höjesjö J. & Fleming I.A. 2001. Behavioural and heart rate response to predation risk in wild and domesticated Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 788–794.
- Johnsson J.I., Petersson E., Jönsson E., Björnsson B.Th. & Järvi T. 1996. Domestication and growth hormone alter antipredator behaviour and growth patterns in juvenile brown trout. *Salmo trutta*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 1546–1554.
- Johnsson J.I., Björnsson B.Th. 1994. Growth hormone increases growth rate, appetite and dominance in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Animal Behaviour* 48: 177–186.
- Jönsson E., Johnsson J.I. & Björnsson B.Th. 1996. Growth hormone increases predation exposure of rainbow trout. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 263: 647–651.
- Jönsson E., Johnsson J.I. & Björnsson B.Th. 1998. Growth hormone increases aggressive behavior in juvenile rainbow trout. *Hormones and Behaviour* 33: 9–15.
- Jonsson N., Jonsson B. & Hansen L.P. 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* 67: 751–762.
- Karlsson S., Moen T. & Hindar K. 2010. Contrasting patterns of gene diversity between microsatellites and mitochondrial SNPs in farm and wild Atlantic salmon. *Conservation Genetics* 11: 571–582.
- Koljonen M.-L., Tähtinen J., Säisä M. & Koskinemi J. 2002. Maintenance of genetic diversity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) by captive breeding programmes and the geographic distribution of microsatellite variation. *Aquaculture*, 212: 69–9.

- Lura H. & Sægvog H. 1991a. Documentation of successful spawning of escaped farmed female Atlantic salmon, *Salmo salar*, in Norwegian rivers. *Aquaculture* 98: 151–159.
- Makhrov A.A., Verspooer E., Artamonova V.S. & O'Sullivan M. 2005. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: pioneers from North America. *Journal of Fish Biology Special Supplement* 67, Suppl 1: 68–79.
- Martin-Smith K.M., Armstrong J.D., Johnsson J.I. & Björnsson B.Th. 2004. Growth hormone increases growth and dominance of wild juvenile Atlantic salmon with affecting space use. *Journal of Fish Biology* 65, Suppl.A: 156–172.
- McGinnity P., Prodöhl P., Ferguson A., Hynes R., Ó Maoiléidigh N., Baker N., Cotter D., O'Hea B., Cooke D., Rogan G., Taggart J. & Cross T. 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, London, Series B*, 270: 2443–2450.
- McGinnity P., Stone C., Taggart J.B., Cooke D.D., Cotter D., Hynes R., McCamley C., Cross T., Ferguson A. 1997. Genetic impact of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on native populations: use of DNA profiling to assess freshwater performance of wild, farmed, and hybrid progeny in a natural river environment. *ICES Journal of Marine Science* 54: 998–1008.
- Mjølnerød I.B., Refseth U.H., Karlsen E., Balstad T., Jakobsen K.S., Hindar K. 1997. Genetic differences between two wild and one farmed population of Atlantic salmon (*Salmo salar*) revealed by three classes of genetic markers. *Hereditas* 127: 239–248.
- Mork O.I., Bjerkeng B. & Rye M. 1999. Aggressive interactions in pure and mixed groups of juvenile farmed and hatchery-reared wild Atlantic salmon *Salmo salar* L. in relation to tank substrate. *Aquaculture Research* 30: 571–578.
- Norris A.T., Bradley D.G. & Cunningham E.P. 1999. Microsatellite genetic variation between and within farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Aquaculture* 180: 247–264.
- Rengmark A.H., Slettan A., Skaala O., Lie O. & Lingaas F. 2006. Genetic variability in wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) strains estimated by SNP and microsatellites. *Aquaculture* 253: 229–237.
- Roberge C., Einum S., Guderley H. & Bernatchez L. 2006. Rapid parallel evolutionary changes of gene transcription profiles in farmed Atlantic salmon. *Molecular Ecology* 15: 9–20.
- Roberge C., Normandeau E., Einum S., Guderley H. & Bernatchez L. 2008. Genetic consequences of interbreeding between farmed and wild Atlantic salmon: insights from the transcriptome. *Molecular Ecology* 17: 314–324.
- Sægvog H., K. Hindar, S. Kålås & H. Lura. 1997). Escaped farmed Atlantic salmon replace the original salmon stock in the River Vosso, western Norway. *ICES Journal of Marine Science* 54: 1166–1172.
- Skaala Ø., Høyheim B., Glover K.A., Dahle G., 2004. Microsatellite analysis in domesticated and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): allelic diversity and identification of individuals. *Aquaculture* 240: 131–143.
- Skaala Ø., Jørstad K.E., Borgstrøm R. 2006a. Genetiske interaksjoner. Side 329–233 I: *Havbruksforskning: Fra merd til mat*. Thomassen M., Gudding R., Norberg B., Jørgensen L. Norges forskningsråd.
- Skaala Ø., Taggart J.B. & Gunnes K. 2005. Genetic differences between five major domesticated strains of Atlantic salmon and wild salmon. *Journal of Fish Biology Special Supplement* (i trykk).
- Skaala Ø., Wennevik V., Glover K.A. 2006b. Evidence of temporal genetic change in wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations affected by farmed escapees. *ICES J. Marine Science*.
- Skilbrei O.T. 2010. Reduced migratory performance of simulated escaped Atlantic salmon post-smolts during autumn. Submitted to *Aquaculture Environment Interactions*.
- Skilbrei O.T. (i trykk). Adult recaptures of farmed Atlantic salmon post-smolts allowed to escape during summer. Submitted to *Aquaculture Environment Interactions*.
- Skilbrei O.T., Jørgensen T. 2010. Recapture of cultured salmon following a large-scale escape experiment. *Aquaculture Environment Interactions* 1: 107–115.
- Skilbrei O.T., Holst J.C., Asplin L., Mortensen S. 2010. Horizontal movements of simulated escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a western Norwegian fjord. *ICES J Mar Sci* 6: 1206–1215.
- Skilbrei O.T., Wennevik V. 2006. The use of catch statistics to monitor the abundance of escaped farmed Atlantic salmon and rainbow trout in the sea. *ICES J Mar Sci* 63: 1190–1200.
- Solem O., Berg O.K. & Kjosnes A.J. 2006. Inter- and intra-population morphological differences between wild and farmed Atlantic salmon juveniles. *Journal of Fish Biology* 69: 1466–1481.
- Svåsand T., Crosetti D., Garcia-Vazquez E., Triantafyllidis A., Verspooer E., (Eds) 2007. Symposium report. The international symposium on genetic impacts from aquaculture: meeting the challenge in Europe, 1–4 July 2007. *Genimpact* (EU contract n. RICA-CT-2005-022802). Institute of Marine Research, Bergen, 80 pp.
- Taylor E.B. 1991. A review of local adaptation in Salmonidae, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture* 98: 185–208.
- Thodesen J., Grisdale-Helland B., Helland S.J. & Gjerde B. 1999. Feed intake, growth and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 180: 237–246.
- Thorstad E.B., Fleming I.A., McGinnity P., Soto D., Wennevik V. & Whoriskey F. 2008. Incidence and impacts of escaped farmed Atlantic salmon *Salmo salar* in nature. *NINA Temahefte* 36. 110 pp.
- Verspooer E., Stradmeyer L. and Nielsen J.L. (eds.) *The Atlantic salmon: genetics, conservation and management*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Verspooer E. 1988. Reduced genetic variability in first-generation hatchery populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1686–1690.
- Verspooer E. 1997. Genetic diversity among Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations. *ICES Journal of Marine Science* 54: 965–973.
- Verspooer E., Beardmore J.A., Consuegra S., Garcia de Leaniz C., Hindar K., Jordan W.W., Koljonen M.-L., Makhrov A.A., Paaver T.T., Sanchez J.A., Skaala Ø., Titov S., Cross T.F. 2005. Population structure in the Atlantic salmon: insights from 40 years of research into genetic protein variation. *J. Fish Biol.* 67 (Supplement A): 3–54.
- Volpe J.P., Taylor E.B., Rimmer D.W. & Glickman B.W. 2000. Natural reproduction of aquaculture escaped Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a coastal British Columbia river. *Conservation Biology* 14: 899–903.
- Ward R.D. 1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater and anadromous fishes. *J. Fish Biol.* 44: 213–232.
- Webb J.H., Verspooer E., Aubin-Horth N., Romakaniemi A. and Amiro P. 2007. *The Atlantic Salmon*. Chapter 2 In: *The Atlantic salmon: genetics, conservation and management*. Verspooer E., Stradmeyer L. and Nielsen J.L. (eds). Blackwell Publishing, Oxford, pp. 17–56.
- Webb J.H., McLaren I.S., Donaghy M.J. & Youngson A.F. 1993a. Spawning of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the second year after their escape. *Aquaculture and Fisheries Management* 24: 557–561.
- Youngson A.F., Martin S.A.M., Jordan W.C. & Verspooer E. 1991. Genetic protein variation in Atlantic salmon in Scotland: comparison of wild and farmed fish. *Aquaculture* 98: 231–242.



4.5.2 Torsk



Foto: EFF

Populasjonsstruktur

Torsk er en av de viktigste fiskeressursene i Nord-Atlanteren og finnes over et stort område på begge sider av Atlanteren, i Barentshavet, Østersjøen og Kvitsjøen. Innenfor ICES er det beskrevet og forvaltet et stort antall bestander (ICES 2005). Denne makrogeografiske oppdelingen støttes i stor grad av ulike genetiske undersøkelser (Sick 1961, Sick 1965a,b, Mork et al. 1985, O'Leary et al. 2007).

I Norge har vi lange forskningstradisjoner på ulike på torskbestander. Forholdene mellom vandrende og mer stasjonær torsk ble diskutert i detalj for mer enn hundre år siden (Hjort & Dahl 1900). Senere ble det gjennomført omfattende studier basert på meristiske karakterer, og det ble påvist klare forskjeller mellom ulike populasjoner (Schmidt 1930). Forskjellene i otolith (ørestein)-struktur mellom nordøstarktisk torsk og norsk kysttorsk ble påvist allerede av Rollefson (1933), og denne metoden brukes fremdeles.

Disse biologiske karakterene kan imidlertid også være påvirket av miljøfaktorer slik at det var behov for å undersøke genetiske karakterer. Blodproteinet hemoglobin var den første genmarkøren som ble brukt til å studere torskpopulasjoner (Sick 1961), og store forskjeller ble funnet i allelfrekven-

ser i mer detaljerte studier (Sick 1965a, b, Frydenberg et al. 1965). Resultatene fra både hemoglobin og andre blodproteiner (Møller 1966, 1968) viste store forskjeller mellom vandrende (nordøstarktisk) torsk og kysttorsk. Møller fant også klare forskjeller mellom ulike kysttorskpopulasjoner. De første genetiske studiene basert på vevsproteiner (allozymer) fant begrenset genetisk variasjon langs kysten (Jørstad 1984, Mork et al. 1985, Jørstad & Nævdal 1989, Mork & Giæver 1999), mens mer omfattende studier gjennomført de siste 5–6 årene (Wennevik et al. 2008, Jørstad 2007) bekrefter i all hovedsak de tidligere resultatene.

Det siste tiåret er det utviklet en rekke nye genmarkører basert på ulike DNA-metoder. Når det gjelder forskjellene mellom nordøstarktisk torsk og kysttorsk er det særlig *PanI* (Fevolden & Pogson 1997, Pogson & Fevolden 2003) som har vært benyttet. Denne markøren viser forskjeller i allelfrekvenser (kun to ulike genvarianter) mellom de to hovedgruppene kysttorsk og nordøstarktisk torsk (Fevolden & Pogson 1997, Sarvas 2005). Siden disse undersøkelsene startet (1993) har torsk fra nordnorske fjorder og kystområder lenger sør, vist *PanIA*-frekvenser $p > 0,8$, mens nordøstarktisk torsk viser tilsvarende høye frekvenser av den andre genvari-

anten, *PanIB* ($\geq 0,9$). Det er gjennomført detaljerte studier av *PanI* som klart demonstrerer betydelig variasjon hos torsk både mellom regioner og fjordsystemer (Sarvas 2005; Sarvas & Fevolden 2005a, b; Skarstein et al. 2007; Westgaard and Fevolden 2007).

Mikrosatellitt DNA-analyser som er gjennomført de siste ti årene på torsk, bekrefter tidligere resultater og har avdekket betydelig mer komplisert og detaljert populasjonsstruktur i hele utbredelsesområdet, inkludert Nord-Amerika (Ruzzante et al. 1999, Beacham et al. 2002), Island (Jonsdottir et al. 2002, Pampoulie et al. 2006) og i Europa (Dahle 1991, Hutchinson et al. 2001, Knutsen et al. 2003, Nielsen et al. 2003, Knutsen et al. 2004). I perioden 2002 til 2007 ble det samlet inn et stort prøvemateriale av torsk for genetiske analyser fra lokaliteter langs hele kysten fra Hvaler i sør til Varangerfjord i nord. Prøvene ble samlet inn fra gyttefelt langs kysten og inne i fjorder, for det meste i gyttesesongen. I dette arbeidet er både "gamle" og nye genetiske analyser gjennomført slik at resultatene fra f.eks. blod/hemoglobin-analyser direkte kunne sammenlignes med tidligere resultater (Jørstad 2007, Jørstad et al. 2007). Noe av materialet (Lofoten) er publisert (Wennevik et al. 2008) og en rekke artikler er i publiseringsfasen (Dahle

et al., subm, Johansen et al., manus). De generelle resultatene fra DNA-analysene bekrefter i stor grad tidligere resultater med andre metoder, men avdekker også en mer detaljert og komplisert populasjonsstruktur i norske farvann. Det utvikles nå et større antall SNP-markører på torsk for ulike undersøkelser. Disse vil uten tvil gi bedre informasjon.

Bruk av genetisk merket torsk i havbeiteforsøk

Diskusjonen knyttet til genetiske interaksjoner mellom oppdrettstorsk og villtorsk oppsto alt på slutten av 1980-tallet og førte til utvikling av en genetisk merket torsk (Jørstad et al. 1991, 1999). Denne fisken hadde en genmarkør som er sjelden i naturen (ca. 1 av 10 000), og genet kan lett identifiseres med elektroforese av enzymet glukosefosfat isomerase. Fisk fra denne stammen ble brukt som merkemethode ved utsettinger tidlig på 1990-tallet (Jørstad et al. 1994, Jørstad 2004). Disse utsettingene førte til en kraftig økning i frekvensen av markørgenet i de lokale stammene, men gjentatt prøvetaking viste en rask nedgang i årene etter utsettingene (Jørstad et al. 2004).

Blant villfisk som ble samlet inn som stamfisk i 2002 til produksjon av torskeyngel i Parisvatnet i Øygarden, var det et lite antall torsk med den genetiske markøren. Dette er sannsynligvis avkom fra utsettingene tidlig på 1990-tallet. Med utgangspunkt i disse fiskene er nå denne stammen på nytt tilgjengelig, og har åpnet opp for studier

som skal gi ny kunnskap om genetiske interaksjoner mellom rømt oppdrettstorsk og vill torsk.

Genetisk merket torsk – gyting i merd

Havforskningsinstituttet har i lang tid arbeidet med ulike problemstillinger omkring genetisk interaksjon mellom oppdretts- og villfisk, både når det gjelder laks og torsk. På torsk er det lagt ned et betydelig arbeid for å utvikle en genetisk merket (GM) oppdrettstorsk (se over). Siden torsken er en marin fisk vil den kunne gyte i merdene og på den måten spre genene sine uten å måtte rømme. "Gyting i merd"-forsøkene ble gjennomført i Heimarkspollen i Austevoll i 2006, 2007 og 2008, der sistnevnte var usetting av egg fra torsk som gytt på Forskningsstasjonen Austevoll. Det var et betydelig innslag av larver i 2006 (Jørstad et al. 2008) og 2007, men et lite tilslag fra eggutsettingene i 2008. Det er nå et pågående overvåkingsfiske for å registrere om avkom fra gytingen overlever og rekrutterer til gytebestanden i området. I gytesesongen våren 2009 er det til sammen registrert ni fisk som har det genetiske merket og som stammer fra gytingen i merden. Disse er dominert av fisk fra 30 til 43 cm, og det er ventet at de vil gjøre seg gjeldende i gytebestanden. Genetiske analyser av et stort antall larver viser så langt ikke tegn på at denne gruppen av fisk er blitt kjønnsmoden og deltar i gytingen (van der Meeren 2010). Det er søkt Forskningsrådet om et nytt prosjekt for å avdekke eventuelle kryssninger med vill torsk.

Genetisk merket torsk – rømming fra kommersielle anlegg

Forsøkene startet i 2007 da stamtorsk med det genetiske merket produserte store mengder befruktete egg ved Forskningsstasjonen Austevoll. Disse eggene ble transportert til instituttets feltstasjon Parisvatnet i Øygarden hvor de var grunnlaget for produksjon av et stort antall genetisk merket yngel i pollen. Det ble produsert ca. 600 000 yngel, og 500 000 av disse ble overført til et kommersielt oppdrettsanlegg for torsk i Florø-området. Dette ble gjort i 2008, slik at oppdretteren i alt mottok to årsklasser med 500 000 genetisk merket yngel. De to årsklassene ble plassert i to forskjellige merdanlegg med ca. 5 km avstand. Et omfattende overvåkingsfiske ble gjennomført i området rundt oppdrettsanleggene fra og med gytesesongen våren 2007, før det var overført genetisk merket fisk. Dette arbeidet ble utvidet til også å omfatte hele det aktuelle fjordområdet, inkludert et lokalt gytefelt innerst i fjordbunnen ca. 22 km fra oppdrettsanlegget. Formålet med overvåkingsfisket var å identifisere rømlinger fra anlegget ved hjelp av det genetiske merket (Jørstad et al. 2009). Her ble det gjennomført både eget fiske og samarbeid med lokale fiskere. All torsk som er fanget, er rutinemessig undersøkt. I tillegg er det tatt analyser av muskelprøver for å sjekke om noen av fiskene har det genetiske merket. Til sammen er det analysert nærmere 1200 torsk fra fjordområdet. I tabell 4.5.2.1 er materialet gruppert i tre områder, der de to ytterste (Fjord ytre; Fjord midtre) er oppdrettslokaliteter og den innerste er et lokalt gytefelt (Fjord indre). Fisken fra 2007-årsklassen var plassert på den midterste lokaliteten, mens fisken av 2008-årgangen ble plassert på den ytre lokaliteten i slutten av juni 2008.

Tabell 4.5.2.1

Utsett og registrering av rømming av genetisk merket (GM) torsk i Florø for perioden 2007–2009. Grå felt angir uregistrerte rømminger (Jørstad et al. 2010).

Område	Måned/år	Totalt # torsk	# GM-torsk	% GM-torsk
Fjord midtre	februar 2007	109	0	0
GM-yngel overført til Fjord midtre (anlegg)	juni 2007	500 000	500 000	100
GM-yngel overført Fjordytte (anlegg)	juni 2008	500 000	500 000	100
Fjord midtre (anlegg)	mars/april 2008	59	0	0
Fjord midtre (anlegg)	juni 2008	74 (yngel)	0	0
Fjord midtre (anlegg)	juni 2008	78	0	0
Fjord ytre (anlegg)	november 2008	47	2	4,2
Fjord midtre (anlegg)	november 2008	148	17	11,5
Fjord indre (gytefelt)	november 2008	119	2	1,6
Fjord ytre (anlegg)	mars 2009	96	1	1,1
Fjord midtre (anlegg)	april 2009	56	33	58,9
Fjord indre (gytefelt)	mars/april 2009	88	12	13,6
Fjord ytre (anlegg)	juni 2009	41	0	0
Fjord midtre (anlegg)	juni 2009	74	10	13,5
Fjord ytre (anlegg)	november 2009	48	17	35,4
Fjord midtre (anlegg)	november 2009	60	6	10
Fjord indre (gytefelt)	november 2009	83	3	4,8

Tabellen oppsummerer antall genetisk merket torsk identifisert i overvåkingsfisket (Jørstad et al. 2010), og gir også andelen i prosent for de enkelte prøvene og områdene i perioden fra februar 2007 til november 2009. Registreringen vil fortsette ut 2010. Det ble som forventet ikke registrert GM-torsk i den første perioden fram til høsten 2008. Ved sjekk av merdene ved dykking hadde tilsatte ved oppdrettsanlegget på dette tidspunktet selv funnet noen mindre hull, men de trodde ikke det hadde vært noe særlig rømming. De genetiske analysene av fisken fanget i området rundt oppdrettsanlegget viste imidlertid at 17 fisk (eller 11,5 %) hadde det genetiske merket. Et betydelig antall av fisken fra området hadde også deformiteter karakteristisk for intensiv oppdrettet torsk og må derfor stamme fra andre grupper av oppdrettstorsk. Gjennom de genetiske analysene ble det også funnet rømt fisk av 2007-årsklassen både i det ytre området og på gytefeltet innerst i fjorden.

I midten av april 2009 fikk vi melding fra en lokal fisker om fangster av torsk i godt hold og av lik størrelse, nær det midtre anlegget, noe som kunne tyde på rømming. Det ble derfor tatt en ny prøve i dette området for genetiske analyser, og hele 59 % av denne fisken hadde det genetiske merket. Dette bekreftet en ny rømming av to år gammel og potensielt gytemoden torsk, sannsynligvis i første halvdel av april. I gytesesongen (mars/april) 2009 ble det videre funnet et betydelig innslag (13,5 %) av genetisk merket torsk på det lokale gytefeltet innerst i fjorden. Prøver av tor-skelarvene i fjorden våren 2009 viste at ca. 1 % hadde den genetiske markøren. Analysene av fangstene fra juni 2009 viser en nedgang til 13,5 % GM-torsk, noe som tyder på høy dødelighet eller at fisken har spredt seg over et større område. I november var andelen GM-torsk på 10 %.

2008-årsklassen av GM-torsk ble plassert på det ytre anlegget i juni 2009. Som vi ser av tabellen fant vi noen få fisk med det genetiske merket i dette området både i november 2008 og mars 2009, noe som skyldes at fisk fra den første rømmingen fra det midtre anlegget har spredt seg over et større område. I november 2009, eller et halvt år etter utplasseringen, besto 35 % av torsken i området rundt merden av genetisk merket torsk. Dette betyr dokumentasjon på at en ny uregistrert rømmingsepisode har funnet sted, denne gangen med 2008-årsklassen i det ytre anlegget. Samlet sett har overvåkingsprogrammet og de genetiske analysene avdekket tre rømminger fra oppdrettsanleggene.

I 2008 ble det også initiert et samarbeid med et kommersielt anlegg i Gulen, som mottok genetisk merket fisk av 2008-års-

klassen. Samme anlegg mottok også fisk fra 2009-produksjonen i Parisvatnet. Det ble satt i gang overvåkingsfiske for å avdekke rømlinger fra anlegget. Så langt i undersøkelsesperioden er det påvist noen få genetisk merket torsk fra fangstene, men disse stammet ikke fra anlegget som mottok årsklassene fra 2008 og 2009. Fisk fra 2008-årsklassen ble slaktet ut i juli 2010. Den lysesynte fisken ble testet både i april og juli med hensyn til vekst og kjønnsmodning. Kjønnsmodningen var lav på slaktetidspunktet (ca. 11 %) i juli. Det ble også gjennomført eggstudier og registreringer av hydrografi både ved anlegget og på kjente gytefelt i nærheten fra april til og med juni 2010. Resultatene bekreftet liten kjønnsmodning og ingen signal på høy eggproduksjon nær anlegget.

Referanser (torsk)

- Beacham T.D., Bratley J., Miller K.M., Le K.D. and Withler R.E. 2002. Multiple stock structure of Atlantic cod (*Gadus morhua*) off Newfoundland and Labrador determined from genetic variation. *ICES Journal of Marine Science* 59: 650-665.
- Dahle G. 1991. Cod, *Gadus morhua* L, populations identified by mitochondrial DNA. *Journal of Fish Biology* 38: 295-303.
- Dahle G., Jørstad K.E., Johansen T. and Aglen A., submitted to BMC Genetics. The Norwegian coast line reveals highly structured Norwegian coastal cod (*Gadus morhua* L).
- Fevolden S.E., Pogson G.H. 1997. Genetic divergence at the synaptophysin (*Syp-1*) locus among Norwegian coastal and north-east arctic populations of Atlantic cod, *Gadus morhua*. *J. Fish. Biol.* 51: 895-908.
- Frydenberg O., Møller D., Nævdal G. and Sick K. 1965. Haemoglobin polymorphism in Norwegian cod populations. *Hereditas* 53: 257-271.
- Hjort J. and Dahl K. 1900. Fishing experiments in Norwegian Fjords. Report of Norwegian Fishery and Marine Investigations, 1 (1).
- Hutchinson W.F., Carvalho G.R. and Rogers S.I. 2001. Marked genetic structuring in localised spawning populations of cod *Gadus morhua* in the North Sea and adjoining waters, as revealed by microsatellites. *Marine Ecology-Progress Series* 223: 251-260.
- ICES. 2005. Spawning and life history information for North Atlantic cod stocks. ICES Cooperative Research Report, No. 274. 152 pp.
- Johansen T., Berg E., Aglen A., Svåsand T., Dahle G., Jørstad K.E. 2010 (manus). Highly variable life history/biological structure of Norwegian coastal cod (*Gadus morhua* L).
- Jonsdottir O.D.B., Imsland A.K., Danielsdottir A.K. and Marteinsdottir G. 2002. Genetic heterogeneity and growth properties of different genotypes of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) at two spawning sites off south Iceland. *Fisheries Research* 55: 37-47.
- Jørstad K.E. 1984. Genetic analyses of cod in northern Norway. In: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (Editors). *The Propagation of Cod Gadus morhua* L. Flødevigen rapportser. 1, 1984: 734-760.
- Jørstad K.E. 2007. Recent genetic studies on cod, *Gadus morhua*, in Norwegian waters. *Minisymposium – Spatial structure of cod populations: What are the implications for the assessment and management of cod stocks?* Belfast, Northern Ireland, May 2007. (Report, November 2007).
- Jørstad K.E. and Nævdal G. 1989. Genetic variation and population structure of cod, *Gadus morhua* L., in some fjords in northern Norway. *J. Fish. Biol.* 35 (suppl.A): 245-252.
- Jørstad K.E. 2004. Genetic studies in marine stock enhancement in Norway. In: *Stock Enhancement and Sea Ranching – Developments, pitfalls and opportunities*. Second edition. (eds. K.M. Leber, S. Kitada, H.L. Blankenship and T. Svåsand). Fishing News Books, Blackwell Science Ltd, pp. 339-352.
- Jørstad K.E., Dahle G., Agnalt A.L., Otterå H., van der Meeren T., Fevolden S.E., Fjalestad K.T., Svåsand T. 2007 (Abstract). Establishment of a biobank on Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the Northeast Atlantic. *Aquaculture* 272 (Supplement 1): S272.
- Jørstad K.E., Nævdal G., Karlsen Ø., Torkildsen S., Paulsen O.I., Otterå H. 2004. Long term studies on genetic interaction between wild and ranched cod (*Gadus morhua*) by use of a genetic marked strain. *Fisheries Society of the British Isles Annual Symposium, 19-23 July 2004*, Imperial College, London.
- Jørstad K.E., Paulsen O.I., Nævdal G. and Thor-kildsen S. 1994. Genetic studies of cod, *Gadus morhua* L., in Masfjord, western Norway: comparisons between the local stock and released, artificially reared cod. *Aquaculture and Fisheries Management* 25 (Supplement 1): 77-91.
- Jørstad K.E., Skaala Ø. and Nævdal G. 1999. Genetic diversity and the Norwegian Sea Ranching Programme: a retrospective perspective. In: *Stock Enhancement and Sea Ranching* (eds. Howell B., Moksness E. & Svåsand T). Fishing News Books, Blackwell Science Oxford, UK.
- Jørstad K.E., Skaala Ø. and Dahle G. 1991. The development of biochemical and visible genetic markers and their potential use in evaluating interaction between cultured and wild fish populations. *ICES mar. Sci. Symp.* 192: 200-205.
- Jørstad K.E., van der Meeren T., Dahle G., Paulsen O.I., Svåsand T. and Otterå H. 2009. The use of genetic tagging to study interaction between farmed and wild Atlantic cod stocks. *ICES CM* 2009/Q:12.
- Jørstad K.E., van der Meeren T., Glover K. 2010. *Genene avslører torskerømminger. Havforskningsrapporten 2010*, s. 87-89.
- Jørstad K.E., van der Meeren T., Paulsen O.I., Thomsen T., Svåsand T. 2008. Escapement of eggs from farmed cod spawning in net pens and offspring intermingling with natural spawned larvae. *Reviews in Fisheries Science* 6: 305-315.
- Knutsen H., C. André, P.E. Jorde, M. Skogen, E. Thuroczy and N.C. Stenseth. 2004. Influx of North Sea cod larvae into the Skagerrak coast. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B* 271: 1337-1344.
- Knutsen H., P.E. Jorde, C. André and N.C. Stenseth. 2003. Finescaled geographical population structuring in a highly mobile marine species: the Atlantic cod. *Mol. Ecol.* 12: 385-394.
- Møller D. 1966. Genetic differences between cod groups in Lofoten area. *Nature* 212: 824-8.
- Møller D. 1968. Genetic diversity in spawning cod

- along the Norwegian coast. *Hereditas* 60: 1-32.
- Mork J. and Gjaever M. 1999. Genetic structure of cod along the coast of Norway: results from isozyme studies. *Sarsia* 84: 157-168.
- Mork J., Ryman N., Ståhl G., Utter F. and Sundnes G. 1985. Genetic variation in Atlantic cod (*Gadus morhua*) throughout its range. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 1580-1587.
- Nielsen E.E., M.M. Hansen, D.E. Ruzzante, D. Meldrup and P. Grønkjær. 2003. Evidence of a hybrid-zone in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the Baltic and the Danish Belt Sea, revealed by individual admixture analysis. *Mol. Ecol.* 12: 1497-1508.
- O'Leary D.B., Coughlan J., Dillane E., McCarthy T.V. and Cross T.F. 2007. Microsatellites variation in cod *Gadus morhua* throughout its geographic range. *Journal of Fish Biology* 70 (Supplement C): 310-335.
- Pampoulie C., Ruzzante D.E., Chosson V., Jorundsdottir T.D., Taylor L., Torsteinsson V., Danielsdottir A.K. et al. 2006. The genetic structure of Atlantic cod (*Gadus morhua*) around Iceland: Insight from microsatellites, *Panl* locus and tagging experiments. *Cain. Journ. Fish. Aquatic Sci.* 63: 2660-2674.
- Pogson G.H. & Fevolden S.E. 2003. Natural selection and the genetic differentiation of coastal and Arctic populations of the Atlantic cod in northern Norway: a test involving nucleotide sequence variation at the pantophysin (*Panl*) locus. *Molecular ecology* 12: 63-74.
- Rollefsen G. 1933. The otoliths of cod. *Fiskeridirektoratets skrifter, serie Havundersøkelser* 4: 1-14.
- Ruzzante D.E., Taggart C.T. and Cook D. 1999. A review of the evidence for genetic structure of cod (*Gadus morhua*) populations in the NW Atlantic and population affinities of larval cod off Newfoundland and the Gulf of St. Lawrence. *Fisheries Research* 43: 79-97.
- Sarvas T. 2005. The *Panl* locus and population structure of cod (*Gadus morhua* L.) in Norway. Thesis, Norwegian Collage of Fisheries Science, University of Tromsø, Norway.
- Sarvas T. and Fevolden S.-E. 2005a. Pantophysin (*Panl*) locus divergence between inshore v. offshore and northern v. southern populations of Atlantic cod in the north-East Atlantic. *Journal of Fish Biology* 67: 444-469.
- Sarvas T. and Fevolden S.-E. 2005b. The *scnDNA* locus *Panl* reveals concurrent presence of different population of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) within a single fjord. *Fisheries Research* 78: 307-316.
- Schmidt J. 1930. The Atlantic cod (*Gadus calarius* L.) and local races of the same. *C.R. Lab. Carlsberg*, 18: 1-72.
- Sick K. 1961. Haemoglobin polymorphism in fishes. *Nature* 35: 894-896.
- Sick K. 1965a. Haemoglobin polymorphism of cod in the Baltic and Danish Belt Sea. *Hereditas* 54: 19-48.
- Sick K. 1965b. Haemoglobin polymorphism of cod in the North Sea and in the North Atlantic Ocean. *Hereditas* 54: 49-69.
- Skarstein T.H., Westgaard J.-I. and Fevolden S.-E. 2007. Comparing microsatellite variation in North-East Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) by the pantophysin (*Panl*) locus. *Journal of Fish Biology* 70 (Supplement C): 271-290.
- van der Meeren T., Jørstad K.E., Dahle G., Paulsen O.I., Bakke G., Kristiansen A. & Svåsand T. 2010. Gyting i merd hos torsk og interaksjoner med villfisk, en studie fra Heimarkspollen i Austevoll. *Forskningsrådets program møte 19.-21. april 2010, Hotel Rica Nidelven, Trondheim.*
- Wennevik V., Jørstad K.E., Dahle G. and Fevolden S.-E. 2008. Mixed stock analysis and the power of different classes of molecular markers in discriminating coastal and oceanic Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) on the Lofoten spawning grounds, Northern Norway. *Hydrobiologia* 606: 7-25.
- Westgaard J.-I. and Fevolden S.-E. 2007. Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in inner and outer coastal zones of northern Norway display divergent genetic signature at non-neutral loci. *Fisheries Research* 85: 306-315.

