

nr. 5/2006

Genetiske metoder for bestandsidentifisering – potensial og praktisk bruk for forvaltningen

G. Dahle, K.E. Jørstad, K. Glover, Ø. Skaala og T. Svåsand

PROSJEKTRAPPORT



HAVFORSKNINGSINSTITUTTET
INSTITUTE OF MARINE RESEARCH

Nordnesgaten 50, Postboks 1870 Nordnes, 5817 BERGEN
Tlf. 55 23 85 00, Fax 55 23 85 31, www.imr.no

Tromsø	Flødevigen	Austevoll	Matre
9294 TROMSØ	4817 HIS	5392 STOREBØ	5984 MATREDAL
Tlf. 55 23 85 00	Tlf. 37 05 90 00	Tlf. 55 23 85 00	Tlf. 55 23 85 00
Fax 77 60 97 01	Fax 37 05 90 01	Fax 56 18 22 22	Fax 56 36 75 85

Rapport:
FISKEN OG HAVET

Nr. - År
5 - 2006

Tittel (norsk/engelsk):
Genetiske metoder for bestandsidentifisering -
potensiale og praktisk bruk for forvaltningen

Forfatter(e):
G. Dahle, K.E. Jørstad, K. Glover, Ø. Skaala og T. Svåsand

Distribusjon:

HI-prosjektnr.:
11103

Oppdragsgiver(e):
Havforskningsinstituttet

Oppdragsgivers referanse:

Dato:
14.juni 06

Program:

Forskningsgruppe:
Populasjonsgenetikk

Antall sider totalt:
32

Sammendrag (norsk):

Det stadig økende kravet til overvåkning og økosystemforvaltning vil måtte møtes med vitenskaplig data, og molekylær genetiske metoder har blitt trukket fram som det beste verktøyet for øke vår kunnskap og forståelse av dynamikken i fiskebestandene. Disse er en av mange metoder for å håndtere utfordringene i fiskeriforvaltningen, men de er mest effektive brukt sammen med andre metoder. Ved å kombinere biologisk og økologisk kunnskap fra langtidsserier, kan vi øke forståelsen av de faktorene som kontrollerer fordelingen av bestander og individer i tid og rom. Rapporten presenterer de genetiske som er tilgjengelig for forvaltningen i dag. Den gir også eksempler på hvordan disse har blitt, og kan bli brukt i forvaltningen

Summary (English):

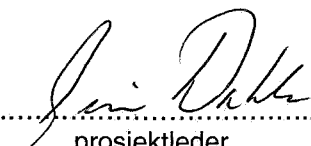
There is an increasing demand for management based on surveillance and ecosystem knowledge, requiring more scientific data, and molecular genetic methods have been highlighted as the best tool to increase our knowledge about the fish stock dynamics. Molecular genetic methods are one of several groups of tools for scientific management, of the fisheries and aquaculture, but these tools are most efficient if used in combination. This report presents the genetic methods available for management purposes to day. It also presents examples of how these methods can be used in management of wild stocks as well as management of aquaculture species.

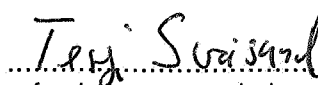
Emneord (norsk):

1. populasjonsgenetisk metoder
2. forvaltning
- 3.

Subject heading (English):

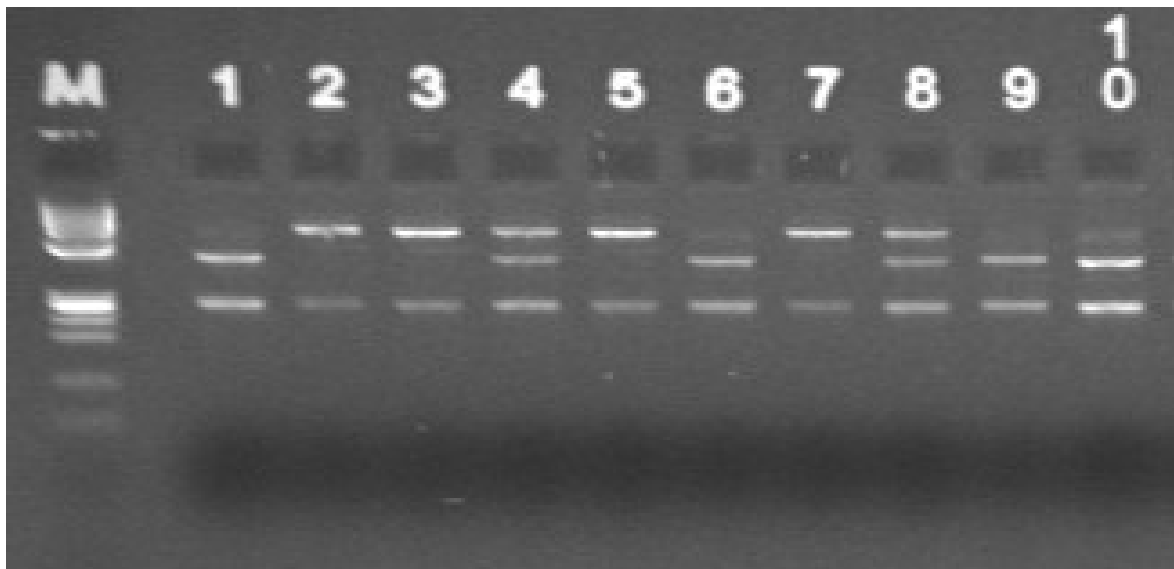
1. population genetic methods
2. management
- 3.


.....
prosjektleder


.....
forskningsgruppeleder

Genetiske metoder for bestandsidentifisering

potensial og praktisk bruk i forvaltningen



G. Dahle, K.E. Jørstad, K. Glover, Ø. Skaala og T. Svåsand

Havforskningsinstituttet

Mars 2006

Genetiske metoder for bestandsidentifisering.....	1
Bruk av genetiske metoder for bestandsidentifisering.....	3
1. Innledning	3
2. Bruksområder for molekylærgenetiske teknikker.....	4
2.1 Artsidentifisering – hybridisering.....	4
2.2 Prøveidentifisering – autentisering	5
2.3 Bestandsestimering, overvåking og genetisk merking.....	6
2.4 Slektskapsanalyser	6
2.5 Familieidentifisering.....	7
2.6 Effektiv populasjonsstørrelse (N_e).....	8
2.7 Oppdrett og havbeite.....	8
2.8 Effekter av fiske.....	9
3. Valg av molekylær markør	9
3.1 Protein-markører: Allozymer.....	9
3.2 DNA-markører	10
3.2.1 Repetert/ikke-repetert DNA.....	11
3.2.2 Enkelt- og multilocus-studier.....	11
3.2.3 Mitokondrielt DNA (mtDNA) og RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphisms).....	11
3.2.4 Mikrosatellitter.....	12
3.2.5 AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphisms).....	13
3.2.6 SNP-er (Single Nucleotide Polymorphisms).....	13
4. Bruk av genetiske metoder som grunnlag for forvaltningsråd i norsk fiskeri- og havbruksnæring.....	15
4.1 Rømming av torsk – Genetisk påvirkning på ville bestander?	15
4.2 Testing av avkom fra ulike torskestammer under identiske miljøforhold	17
4.3 Torsk (<i>Gadus morhua</i>).....	18
4.3.1 Kysttorsk/nordøstarktisk torsk (skrei).....	18
4.3.2 Sporing av rømt oppdrettstorsk.....	19
4.3.3 Bruk av genetisk merket torsk i studier av geninteraksjon.....	20
4.4 Laks (<i>Salmo salar</i>)/ørret).....	20
4.4.1 Sporing av rømt laks	21
4.4.2 Genetiske forandringer i villaksbestander	22
4.4.3 Populasjonsstruktur laks/ørret.....	22
4.4.4 Genetiske effekter av fiskeutsetting.....	22
4.4.5 Identifisering av populasjoner og arter	22
4.5 Sild (<i>Clupea harengus</i>).....	23
4.6 Kveite (<i>Hippoglossus hippoglossus</i>).....	23
4.7 Hummer (<i>Homarus gammarus</i>).....	23
4.8 Kamskjell (<i>Pecten maximus</i>)	24
4.9 Introduserte arter	24
4.9.1 Kongekrabbe (<i>Paralithodes camtschaticus</i>) i Barentshavet.....	24
4.9.2 Amerikansk hummer (<i>Homarus americanus</i>)	25
4.9.3 Snøkrabbe (<i>Chionoecetes opilio</i>) i Barentshavet.....	25
5. Referanser	27
6. Publikasjoner fra Havforskningsinstituttet som ikke er referert i rapporten.....	30

Bruk av genetiske metoder for bestandsidentifisering

1. Innledning

Mange kommersielle fiskebestander er i dag kraftig redusert, og det er allment akseptert at ”føre-var-prinsippet” anvendes for å unngå store uforutsette endringer i bestandene. Det er også et økende krav til overvåking og økosystembasert forvaltning. Dette vil måtte møtes med vitenskapelige data, og molekylærgenetiske metoder har blitt trukket fram som det beste verktøyet for å øke vår kunnskap og forståelse av dynamikken i fiskebestandene.¹

Molekylære teknikker gjør bruk av nedarvede, avgrensede og stabile genetiske markører, og har et stort potensial for blant annet å analysere bestandsstrukturer, rekruttering og bestemme sammensetningen i fiske på blandede bestander (”Genetic Stock Identification”). Molekylære teknikker er en av mange for å håndtere utfordringer i fiskeriforvaltningen, men disse verktøyene er mest effektive dersom de brukes i kombinasjon med andre metoder: merkedata (elektroniske og konvensjonelle), fysisk oseanografi, livshistorievariasjoner og økologisk modellering. Ved å kombinere genetisk informasjon med biologisk og økologisk kunnskap fra lange tidsserier, kan vi øke forståelsen av de faktorene som kontrollerer fordelingen av bestander eller individer i både tid og rom.

De forventninger vi gjerne har når det gjelder mulig differensiering mellom ulike populasjoner², bygger i første rekke på økologisk kunnskap om de ulike artene og deres miljø. Stor populasjonsstørrelse, høy fekunditet og store muligheter for spredning fører i kombinasjon til en forventning om liten differensiering mellom marine populasjoner. Komparative studier har også vist at marine fiskepopulasjoner er mindre differensiert enn arter i ferskvann eller anadrome arter som for eksempel laks. I de senere årene er det imidlertid observert flere arter hvor en finner en svak, men signifikant genetisk strukturering. Dette skyldes sannsynligvis en kombinasjon av økt sensitivitet i de genetiske metodene, bedre prøvetaking og bedre statistiske analyser.

Havforskningsinstituttet har i mer enn 40 år drevet populasjonsgenetiske studier på økonomisk viktige arter. De metodene som ble utviklet på 1960-tallet ble raskt tatt i bruk for å studere populasjonsstruktur/bestandsstruktur hos både torsk, laks og sild.

Marin ressursforvaltning står foran en rekke nye utfordringer i årene som kommer, og vi har allerede sett eksempler på drastiske reduksjon i de ville bestandene med stenging av tidligere meget produktive områder som resultat (torskefiske på østkysten av Canada, torskefiske i Nordsjøen), og anbefaling om nulluttak av kysttorsk nord for 62°N.

¹ **Bestand.** En bestand er i utgangspunktet en geografisk avgrenset del av en populasjon, hvor grensene for bestandens utbredelse kan være satt av praktiske eller administrative hensyn.

² **Populasjon.** Med populasjon menes en naturlig reproduserende enhet av en og samme art, uavhengig av geografiske avgrensninger.

Fram til i dag har genetisk forskning på mange måter blitt styrt av forvalternes og fiskeribiologenes prioriteringer. Slike prioriteringer viser viktige tema og spesifikke problemer som det er nødvendig å studere. Mulige og praktiske måter å løse disse på ved hjelp av genetiske metoder kan nå foreslås, men slike prosjekter vil alltid være både mer effektive og gi mer mening dersom de drives i forbindelse med andre økologiske studier. Det er derfor helt nødvendig at fremtidige studier er basert på en økende dialog mellom oseanografer, økologer, genetikere og forvaltere. Det er bare gjennom en slik dialog at vi til fulle kan få utnyttet fremtidige konsepter og metoder.

Dersom forvaltningen av de marine ressursene skal bli bedre, behøver vi mer robuste vitenskapelige metoder som gjør oss i stand til å skaffe oss data som kan brukes i en effektiv planlegging av fiskeriforvaltningen. For å fremme en bærekraftig utnyttelse av de artene vi er satt til å gi råd for, trenger vi mer inngående vitenskapelig informasjon både om artens biologi, populasjons struktur og de omgivelsene de lever i og det samspillet de har med andre arter i miljøet. Denne kunnskapen må gjøres tilgjengelig for å kunne forklare og rettferdiggjøre de grep som forvaltningen iverksetter.

Rømming fra oppdrettsanlegg medfører en potensiell risiko for uønskede genetiske forandringer i våre fiskebestander/ville populasjoner. Oppdrett av torsk er på vei til å bli en ny næring. I 2004 ble det oppdrettet 1500 tonn torsk, men den potensielle produksjonen i de nærmeste årene er betydelig større. Miljøutfordringene er betydelige, og må tas på alvor før oppdrett av torsk kommer for langt. Det er viktig å trekke lærdom av lakseoppdrett, hvor en hele tiden har vært i etterkant med nødvendig kunnskap for god rådgivning om blant annet genetisk interaksjoner. Potensielle problemer i forbindelse med torskeoppdrett vil være gyting i merd, rømning/geninteraksjon med ville stammer, sykdom og spredning av patogener.

Målet med denne rapporten er å gi en oversikt over genetiske metoder for bruk i bestandsidentifisering/karakterisering, gi eksempler og angi potensial for praktisk bruk i forvaltningen o.

2. Bruksområder for molekylærgenetiske teknikker

De molekylærgenetiske metodene har en rekke bruksområder, og noen av de mest aktuelle er nevnt nedenfor.

2.1 Artsidentifisering – hybridisering

Korrekt artsidentifisering er helt nødvendig for forvaltning av en definert art og for å kunne gi riktige tall for mengde og utbredelse av arten, for å bestemme hvor den fisken som landes kommer fra, og å sikre riktig merking av fiskeprodukter på markedet/i butikken (autentisering). Arter kan være morfologisk ganske like og dermed vanskelig å skille fra hverandre, spesielt på juvenile/0-gruppestadiene og for kryptiske arter som for eksempel uerartene (Sebastes). Molekylære genetiske markører er nyttig for å løse mulige taksonomiske problemer, og kan brukes til å studere marine arter på forskjellig nivå.

Siden 80-årene har vi brukt genetisk variasjon i enzymer for å identifisere arter (se for eksempel Nedreaas & Nævdal 1989, Johansen et al. 2001, Roques et al. 2001). I dag har genetikere også tatt i bruk variasjonen i en spesiell DNA-sekvens eller DNA-markør for å si noe om hvor mange arter som befinner seg i et område, og for å estimere mengden av hver av artene. Denne teknikken, som også er kjent som “DNA barcoding”, kan utføres parallelt med morfologiske analyser, og kan brukes til å skille nært beslektede og dårlig karakteriserte arter fra hverandre (<http://www.barcodinglife.com>) (Hebert et al. 2002).

I tillegg til artsidentifikasjon kan genetiske markører også brukes til studier av hybridisering (overføring og inkorporering av nye genetiske varianter inn i en populasjon), mellom arter (Roques et al. 2001) eller mellom populasjoner innen samme art (Nielsen et al. 2003). Hybridisering representerer altså en viktig mekanisme for utveksling av genetisk materiale mellom arter og populasjoner som eventuelt kan føre til en endring av den genetiske strukturen. Innen fiskerierne er hybridiseringsstudier viktig for å kunne bestemme populasjonenes grenser der hvor fiske drives i en hybridsoner mellom to morfologisk like arter eller mellom distinkte populasjoner av samme art.

Hybridsoner innen en art er lite utforsket i det marine miljø, men slike har blitt identifisert for torsk (Nielsen et al. 2003) og piggvar (Nielsen et al. 2004) i overgangen mellom Nordsjøen og Østersjøen. Opprinnelsen og årsaken til at denne sonen eksisterer over tid er ukjent.

Når det gjelder oppdrettsorganismer som kommer ut i det fri, enten som resultat av havbeite (planlagt utsetting) eller uhell, er det viktig å ha kunnskap om hvorvidt oppdrettsorganismer vil kunne krysse seg med ville artsfrender og dermed endre den genetiske sammensetningen i den ville populasjonen. Her er molekylære metoder et uvurderlig redskap.

2.2 Prøveidentifisering – autentisering

Genetiske teknikker blir i dag mye brukt til å studere utrydningstruede og beskyttede arter, og teknikkene kan brukes for å identifisere ukjente prøver, art og til og med identifisere hvor arten kommer fra (Primmer et al. 2000).

Allozymer og mtDNA brukes for å identifisere ulike prøver av ferskt og kokt materiale i tillegg til hermetiske prøver. Et stort utvalg metoder er utviklet og benyttes til dels rutinemessig. Det finnes laboratorier som tilbyr denne tjenesten, både private og offentlige, for eksempel i USA og England. Etter hvert som teknikkene har blitt forbedret, er de også blitt mer tilgjengelige, og kan kanskje i fremtiden bli så raske og billige at analysen kan utføres på fiskemarkedet. Mange av disse metodene er også utviklet og/eller benyttet v HI.

I tillegg til å identifisere art, vil det i enkelte tilfeller også være mulig å kunne identifisere geografisk opprinnelse til den fangsten man studerer. Seeb et al. (1990) kunne fastslå at en fangst av kongekrabbe (*Paralithodes camtschaticus*) var blitt tatt i et lukket område i Beringhavet. I et annet eksempel stoppet den amerikanske kystvakten en fiskebåt med laks og genetiske metoder viste at laksen kom fra et gyteområde i Alaska som var lukket. I begge tilfeller ble det benyttet genetiske

metoder som sammenlignet de aktuelle prøvene med materialet fra eksisterende databaser. Begrensningen med disse metodene i dag er oppdaterte databaser med bakgrunns materialet og detekterbar genetisk struktur i de aktuelle artene. Nielsen et al. (2001) har utviklet en slik database for torsk og har vist at genetisk analyse av kun to eller tre individer av torsk fra en fangst vil kunne gi entydig identifikasjon av hvor fangsten kommer fra innen et område i Nordøst-Atlanteren, Østersjøen eller Nordsjøen.

2.3 Bestandsestimering, overvåking og genetisk merking

Forvaltningen har behov for å vite hvor stor hver enkelt bestand er, men struktur er et kontroversielt spørsmål og ofte avhengig av metode og tilnærming. Tradisjonelle metoder for å skille mellom bestander har inkludert markører som skjellanalyser, otolitter, parasitter, morfometri og morfologi. Disse markørene kan i større eller mindre grad være påvirket av miljøet, livshistorie eller til og med atferd. Genetiske markører derimot vil kunne gi varige og udiskutabel identifikasjon av et individ, uavhengig av alder, miljø, kjønn eller individuell atferd. Med dagens utvalg av nye statistiske metoder vil vi i kombinasjon med molekylære metoder på et sikrere grunnlag bestemme hvilken populasjon en fisk tilhører. Med disse metodene vil vi også kunne beregne hvor stor del en gruppe med genetisk divergente individer utgjør av en blandet bestand (for eksempel kysttorsk og skrei).

2.4 Slektskapsanalyser

Reproduksjon og rekrutteringsdynamikk er fortsatt dårlig kjent hos mange marine arter, men dette er faktorer som kan ha en stor innvirkning på demografien og stabiliteten til en populasjon. Molekylære markører kan lette forskningen på dette området, både ved forvaltning av ville bestander og i forbindelse med akvakultur.

Rekrutteringsmekanismer ved hjelp av molekylærgenetiske markører har blitt studert, selv om det meste av forskningen har vært fokusert på arter i oppdrett eller arter som viser uvanlig reprodutiv strategi. Det finnes veldig få genetiske studier av reprodutiv atferd av kommersielt viktige fiskearter. Vi vil her trekke fram et eksperimentelt forsøk med torsk hvor det ble testet for reprodutiv suksess hos hanner basert på 50 stamfisk utført ved Havforskningsinstituttets feltstasjon Parisvatnet. Alt avkom ble identifisert til foreldrepar ved hjelp av fire mikrosatellitt-loci, og det ble vist at i gjennomsnitt 2,21 ($\pm 0,08$) fedre bidro til en enkelt gyting (Bekkevold et al. 2002). Analysene viste også at store hanner var mer "effektive" i forplantning, og at hannenes suksess var avhengig av størrelsesforskjeller mellom hanner og hunner. Til tross for at dette var resultater fra et kontrollert forsøk, viser analysene at gyteatferden i naturlige populasjoner av torsk kan være kompleks. Det at den reprodutive suksessen hos hanner er så varierende kan føre til at det eksisterer flere søsken/halvsøsken enn forventet i ville bestander.

I ville populasjoner kan molekylærgenetiske verktøy også brukes for å avsløre gyteatferd. Allozymstudier har vist mange eksempler på signifikant genetisk differensiering mellom nabopopulasjoner selv om det ikke har vært noen stor forskjell over store geografiske avstander (Sharp og Dizon 1978, Grant 1985, Hedgecock et al.

1994, Ward 1995). Denne lokale struktureringen har blitt forklart med stor forskjell i reprodutiv suksess blant voksne individer i tillegg til at larver fra en eller et lite antall kohorter kan påtreffes innenfor et lite område. Den prøven som blir tatt representerer dermed et lite antall familier og ikke hele populasjonen. Dette vil også kunne bidra til den lave observerte (beregnete) effektive populasjonsstørrelsen (N_e) i forhold til reell populasjonsstørrelse, noe man ofte observerer i marine populasjoner.

Mange marine organismer, spesielt de artene med høy fekunditet og høy mortalitet i egg- og larvestadiene, kan oppleve stor variasjon i reprodutiv suksess (Hedgecock 1994). Molekylære teknikker har blant annet blitt brukt for å vise gyting ved ulike tidspunkt i samme område, ved å identifisere ulike larvegrupper (kohorter). I løpet av tre uker analyserte Ruzzante et al. (1996) over 1300 torskelarver fra et relativt lite område ($\sim 100 \text{ km}^2$) på østkysten av Canada. De fant sterke indikasjoner på at samlingen med larver var avkom fra forskjellige gytinger, basert på genetiske og biologiske (alder/lengde) data. Små forskjeller i gytetidspunkt vil kunne føre til at larvene utsettes for ulike oseanografiske og biotiske forhold som har betydning for senere livsstadier (Cushing 1972). Dette kan føre til stor variasjon i overlevelse mellom ulike larvegrupper og dermed forskjeller i bidrag fra ulike gytere til neste generasjon.

Det er vist genetisk differensiering mellom larvegrupper i en rekke marine arter; *Scianops ocellatus* (Chapman et al. 2002), *Diplodus sargus* (Planes og Lefant 2002). Dataene støtter ideen om variabel reprodutiv suksess, til tross for at noe fysisk blanding av de forskjellige larvegruppene kan være nok til å skjule signalene.

Forsøk på å studere differensiering på mikronivå ved å analysere familiestrukturen har vært utført ved å beregne graden av slektskap mellom individer. Disse forsøkene har vært vellykket hos ferskvannsarter, men hos marine arter har metodene ikke vært gode nok, til tross for noen studier som har vist svake signaler på slektskap hos noen koralllevende fisk.

Mange av de studiene som er gjennomført har indikert at genetiske forskjeller på mikronivå er et resultat av rekrutteringsprosessen som virker på de tidlige livsstadier. Denne differensieringen kan føre til en reduksjon i effektiv populasjonsstørrelse, eller i verste fall til innavl, noe som vil være negativt på lang sikt. Man har alltid antatt at innavl er et uvanlig fenomen hos marin fiske, ettersom populasjonen må reduseres til godt under det antall som er kommersielt bærekraftig for at innavl skal bli et problem. Imidlertid har et arbeid på DNA isolert fra rødspette-otolitter (1924–2002) vist innavl i populasjoner både fra Island og Nordsjøen (Hoarau et al. 2005). Dette kan skyldes en kombinasjon av lav effektiv populasjonsstørrelse og stort fiskepress ettersom innavl først er observert i prøver tatt etter 1950-tallet. Andre studier har antydnet at den genetiske differensieringen som en observerer for noen arter kan skyldes en kombinasjon av retensjon (tilbakeholding) av larvene i lokale strømmer, atferd og seleksjon på for eksempel farge.

2.5 Familieidentifisering

Molekylærgenetiske teknikker har åpnet muligheten for å kunne identifisere foreldrene til et enkelt avkom i begrensede miljø som et oppdrettsanlegg. Ved hjelp av

for eksempel mikrosatellittanalyser vil ett enkelt egg, eller en del av en larve, gi nok materiale til å kunne identifisere mor og far til dette individet. Innen eksperimentell biologisk forskning på marine arter som for eksempel torsk, kveite og hummer, vil denne muligheten for å kunne identifisere avkom til foreldre være meget verdifull, spesielt med tanke på muligheten for å studere seleksjon, konkurranse eller reprodutiv suksess. Eksperimentelle studier utført ved Havforskningsinstituttet har brukt DNA-familieidentifisering på flere arter, blant annet sjøørret (Glover et al. 2001, 2004), atlantisk laks (Skilbrei og Wennevik, *in prep*, Skaala et al., *in prep*), hummer (Jørstad et al. 2005c), kveite (Dahle *in prep*) og torsk (Clemmesen et al. 2003, Chase et al. 2006, Skjæraasen et al. *submitted*).

2.6 Effektiv populasjonsstørrelse (N_e)

Den effektive populasjonsstørrelsen (N_e) er det antall individer i en populasjon som reproduserer eller bidrar til genpoolen i neste generasjon. Estimerte verdier for N_e i marine populasjoner indikerer at den effektive populasjonsstørrelsen er i størrelsesorden 100 til 100.000 ganger mindre enn den faktiske gytepopulasjonsstørrelsen, som er det målet forvaltningen bruker. Denne forskjellen har ikke bare stor innvirkning på hvordan en estimerer kvantitative endringer i populasjonsstørrelse i forhold til rekruttering og høsting, men vil også virke inn på estimater av den genetiske sammensetningen i populasjonen. Et lavt forholdstall mellom N_e og den totale gytepopulasjonsstørrelse (N), antyder større sårbarhet når det gjelder endringer i genetisk diversitet og respons på endringer i miljøet, e.g. Hindar et al. (2004).

2.7 Oppdrett og havbeite

Overvåkning og bevaring av genetisk variasjon i stamfisk og arbeidet med å øke produktiviteten er de viktigste faktorene i fremtidens akvakultur. Dette inkluderer aktiviteter som identifikasjon av egnet stamfisk, genetisk overvåkning av introduserte individer, og estimat av hybridisering med vill fisk, i tillegg til en generell overvåkning av den generelle genetiske diversiteten (Hulata 2001).

I Norge er laks i dag den viktigste arten innen fiskeoppdrett, men marine arter som torsk og kveite er på vei inn. Ingen kan garantere suksess, men publiserte arbeider fokuserer på hovedområdene innen genetikk i oppdrett av marine arter (bl.a. Utter og Epifanio 2002). I forbindelse med oppdrett er rømming av fisk sett på som et av de viktigste miljøproblemene.

Negative miljømessige konsekvenser av rømming er etter hvert godt dokumentert på laksefisk, og det er på det rene at rømming kan ha negative effekter både genetisk, økologisk og ved overføring av sykdom. Det er derfor et uttalt mål både fra forvaltning og næring at rømmingstallene skal ned. Logistikken i dagens produksjonskjede tilsier at avkom fra et foreldrepar blir fordelt til flere smoltanlegg og videre til flere matfiskanlegg. Dermed har det liten hensikt å etablere databaser med genetiske og andre opplysninger fra avls- og stamfiskstasjoner eller smoltanlegg. Når formålet er å spore rømt oppdrettsfisk tilbake til matfiskanlegg, må referanseprøver eventuelt skaffes fra hver matfisklokalitet. For en marin art som torsk

vil det også være nødvendig å skaffe seg referansemateriale fra de stedege populasjonene.

Også i Europa er det satt fokus på genetiske interaksjoner mellom oppdrettsorganismer og ville populasjoner av samme art. Havforskningsinstituttet har fått i oppdrag å være koordinator for et større EU-prosjekt, som har som formål å få oversikt over kunnskapsstatusen på området, og foreslå videre forskning for å dekke kunnskapshullene (<http://genimpact.imr.no>).

2.8 Effekter av fiske

Tradisjonelt har man sett på marine arter bestående av store bestander som til tross for et kraftig uttak, fortsatt har forblitt store. Man har derfor ansett de genetiske konsekvensene av fiske som minimale. Det er imidlertid en økende enighet om at fiske kan påvirke det evolusjonære potensialet i en bestand. Dette går på selektiv fjerning av spesielle fenotyper, en konsekvens av at høstingen som drives ikke er tilfeldig, men rettet mot deler av en bestand. Fangstredskapen kan være laget for å fange stor, og dermed gammel eller hurtigvoksende fisk. Fangsten foregår ofte i spesielle habitat eller dyp, som selekterer på individ med en spesiell atferd eller habitatpreferanse. Mer aktive individer har en større sjanse for å komme i kontakt med stasjonær redskap, og fiske er ofte konsentrert til de områder hvor den fangbare biomassen er størst og altså ikke jevnt fordelt over hele utbredelsesområdet. Dette kan redusere den fenotypiske variasjonen både mellom og innen populasjoner, og kan også tenkes å påvirke livshistoriekarakterer.

Studier basert på prinsippet "maturation reaction norm" gir klare signaler om at det kan skje en evolusjon i naturlige bestander som følge av fiskepress (Heino et al. 2002). "Maturation reaction norm" beskriver selve kjønnsmodningsprosessen (som effekt av alder og størrelse), ved å fjerne effekten av varierende vekst og overlevelse. Denne metoden å beskrive kjønnsmodningsprosessen på har blitt brukt på mange marine arter og bestander, og alle, med unntak av to, har vist en klar temporær trend; økende sannsynlighet for kjønnsmodning ved lavere alder og mindre størrelse. Nordøstarktisk torsk har f.eks. vist en drastisk reduksjon i alder ved kjønnsmodning mellom 1930 (kjønnsmodning v/10–11-årsalderen) og i dag (kjønnsmodning v/6–7 år).

3. Valg av molekylær markør

I det følgende er en kort presentasjon av noen av de tilgjengelige molekylære teknikkene. Valg av riktig markør er helt avgjørende for å kunne oppnå optimal utnyttelse av genetikk til forvaltning av de marine ressursene.

3.1 Protein-markører: Allozymer

Den vanligste teknikken for å studere variasjon i vev eller sera er analyser av allozymvariasjon. Allozymer er funksjonelt like varianter av enzym, som kan separeres ved hjelp av elektroforese. Enzymene blir gjort synlig ved hjelp av en kjemisk reaksjon, og genetisk variasjon blir bestemt ut fra forskjellig mobilitet hos de

ulike allelene. Det er observert allozymvariasjon mellom individer i nesten alle dyrepopulasjoner, og denne teknikken var den dominerende for genetiske studier av marin fisk fra 1970 og langt ut på 1990-tallet. Metoden er fortsatt i bruk, men i mindre grad enn andre metoder, og Havforskningsinstituttet bruker allozyme og hemoglobin variasjon som en viktig karakter i studier av bl.a. torsk, sild og uer.

Bruk av allozymer er en billig metode, krever lite spesialisert utstyr eller ekspertise, og er en relativt rask metode. Man kan raskt analysere mange gener (loci) og mer enn hundre individer kan kjøres på i en/samme analyse. Allozymene har blitt brukt for å beskrive arts- og populasjonsstruktur av flere marine arter (Mork et al. 1985, Giaever og Stein 1998, Turan et al. 1998, Giaever og Forthun 1999, Frydenberg et al. 1965, Jørstad og Nævdal 1989, Johansen et al. 2000, 2001). Metoden har imidlertid flere ulemper sammenlignet med for eksempel DNA-analyser.

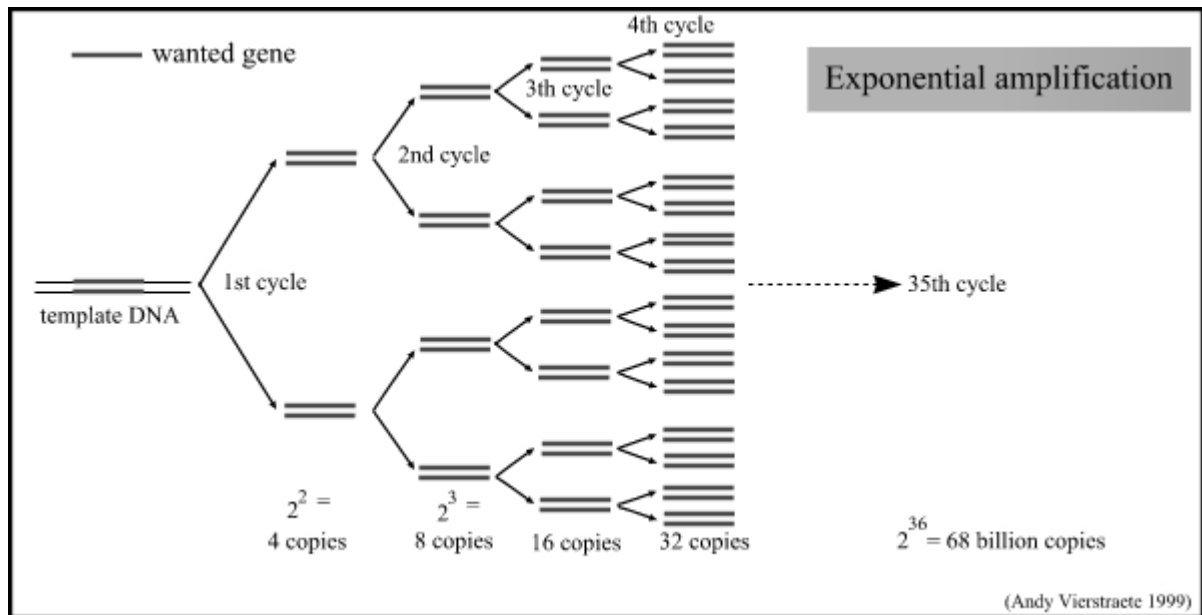
Metoden er avhengig av god kvalitet på vev (ferskt eller frosset) og enkelte av enzymene er meget sensitive og degraderes lett dersom de ikke konserveres og lagres på riktig måte. Dersom man ønsker sikre og pålitelige data må prøvene fryses inn kort tid etter prøvetaking og lagres ved -70 til -80 °C.

Analyser av allozymer er begrenset til gen som aktivt uttrykker proteiner som kan detekteres ved hjelp av kjemisk farging, og metoden vil optimalt bare kunne avdekke 30% av den faktiske variasjonen som finnes i arvestoffet (DNA). I tillegg har allozymer generelt en lavere mutasjonsrate sammenlignet med andre markører hvor analyseres DNA direkte. Dette kan medføre at allozym-lociene har relativt få allel og lavere heterozygositet, som igjen kan føre til at vi avdekker mindre del av den genetiske variasjonen som finnes på DNA nivå.. En lav mutasjonsrate betyr også at det tar lenger tid (kanskje flere tusen år) før det blir en balanse mellom drift og mutasjon. i tillegg til at deteksjon av variasjon er avhengig av at endringene i aminosyresammensetning fører til endring i ladning.

3.2 DNA-markører

Alle dyreceller inneholder to typer DNA: mitokondrielt DNA (mtDNA) og nukleært DNA (nDNA). Begge typer er bygget opp av fire forskjellige nukleotider. Innen populasjonsgenetikk studerer vi en eller flere utvalgte regioner i en eller helst begge typer DNA.

PCR er en teknikk for å oppformere de(n) utvalgte delen(e) av DNA og dermed lage enormt mange kopier for videre analyse. En PCR-reaksjon med 35 syklener vil lage totalt over 68 milliarder kopier av den utvalgte delen av DNA (se figur 1).



Figur 1. Prinsippet for en PCR-reaksjon. En kopi av et spesielt område på genomet (her merket med rødt) amplifiseres i løpet av 35 temperatur-syklus (temperaturen endres fra 94 °C via en spesifikk ”festetemperatur”, normalt i området 50–62 °C og til 72 °C) til 68 milliarder kopier.

3.2.1 Repetert/ikke-repetert DNA

Ca. 70 % av pattedyr-genomet består av unike DNA-sekvenser, dvs. sekvenser som bare finnes i én kopi. De resterende 30 % består av såkalt repetert DNA, DNA som er til stede i flere kopier. Mikrosatellitter og minisatellitter er markører som befinner seg på disse repeterte regionene, og er blitt mye brukt som verktøy i populasjonsgenetikk det siste tiåret. De anses for å være ikke-kodende selv om noen har blitt knyttet til spesielle sykdommer i mennesket.

3.2.2 Enkelt- og multilocus-studier

Et locus kan beskrives som kartreferansen til et bestemt gen på kromosomet eller DNA-tråden. Populasjonsgenetiske studier basert på et enkelt locus (f.eks. en del av mtDNA) kan gi en skjev fremstilling av mengden genetisk variasjon mellom individer. Multilocus-studier analyserer genetisk variasjon i flere loci samtidig, og gir dermed et bedre uttrykk for den faktiske differensieringen mellom individer.

Multilocus-markører kan deles inn i markører som kan gi informasjon om spesifikke loci (mikrosatellitter eller RFLP) og markører som gir polymorfisme i ukjente eller lite kjente loci (RAPD eller AFLP).

3.2.3 Mitokondrielt DNA (mtDNA) og RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphisms)

mtDNA er en av de mest studerte deler av arvestoffet i dyr, både for populasjonsgenetiske og evolusjonære studier (Silva og Russo 2000). mtDNA nedarves i hovedsak fra mor (maternal nedarving), i motsetning til nDNA hvor 50 % kommer fra hver av foreldrene. Genetisk variasjon i mtDNA studeres vanligvis enten

ved direkte sekvensering av deler av mtDNA (fragmentet), eller ved den mer brukte RFLP-metoden.

Sekvensering betyr at man identifiserer hver enkelt byggestein i det aktuelle fragmentet, en metode som er både arbeids- og tidkrevende. RFLP betyr at man først oppformerer det aktuelle fragmentet ved hjelp av PCR og deretter kutter fragmentet med et enzym som gjenkjenner helt spesifikke sekvenser i DNA. De kuttete fragmentene visualiseres på en gel som et båndmønster. RFLP er en relativt rask og billig metode sammenlignet med sekvensering, men er samtidig en indirekte metode for å analysere variasjon ettersom mange endringer mellom to fragmenter ikke vil kunne avsløres da de er utenfor det området som restriksjonsenzymet gjenkjenner.

mtDNA er en god markør for å studere populasjonsstruktur eller genetiske mønster over lengre utviklingsperioder (evolusjon), separasjon over større distanser, eller mellom arter og underarter. Markører som har en hurtigere evolusjon/utvikling, slik som mikrosatellitter, kan være mindre informative pga. høy allel-diversitet og heterozygositet.

Den største ulempen med å bruke mtDNA i populasjonsgenetiske studier er at det er en såkalt ”enkelt locus”-markør, og det kan gi en skjev fremstilling av virkeligheten bl.a fordi nedarvingen hovedsakelig er maternal. mtDNA kan heller ikke brukes til å studere differensiering over små områder, eller analyser hvor man er interessert i å studere enkeltindivid, for eksempel slektskapsanalyser.

3.2.4 Mikrosatellitter

Mikrosatellitter er korte repeterte enheter av DNA, vanligvis mellom to og fem basepar i lengde, f.eks. CACACACA (“dinukleotider” – repetisjon av to baser) eller CAGCAGCAGCAG (“trinukleotider” – repetisjon av tre baser). De finnes overalt i genomet og har en meget høy mutasjonsrate. Det er identifisert arter med mikrosatellitter med opp til 100 allel. Mikrosatellitter er mye brukt i studier av populasjonsstruktur og ”gen flow”, men brukes også i studier av gyteatferd og slektskap mellom individer. En typisk studie av en marin fisk med mikrosatellitter bruker kanskje 5–15 mikrosatellittloci, avhengig av problemstillingen.

Identifikasjon og isolasjon av spesifikke mikrosatellitter kan være en lang prosess, men det har allerede blitt laget mikrosatellitter for mange fiskearter. Disse primerne er i utgangspunktet artspesifikke, men enkelte kan også amplifisere mikrosatellittområder i beslektede arter (for eksempel mellom stillehavslaks og atlantehavslaks).

Flere og flere loci og primere blir tilgjengelige både i genetiske databaser som Genbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez>), eller i vitenskapelige journaler (*Molecular Ecology Notes*). Det eksisterer fortsatt usikkerhet knyttet til statistiske analyser av mikrosatellittdata. Dette skyldes i første rekke mangel på kunnskap om hvilken mutasjonsmodell som er den bærende når det gjelder dannelse av ”nye” allel. Denne usikkerheten kan føre til unøyaktige og skjeve estimater av graden av divergens mellom populasjoner (Kalinowski 2002).

3.2.5 AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphisms)

Når det eksisterer en meget svak differensiering mellom to populasjoner eller de spesifikke lociene er ekstremt variable (mer enn 40 allel per locus), kan 10–15 mikrosatellitter fortsatt ikke være nok til å identifisere genetisk differensiering. AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphisms) er de siste multilocus-markørene som er utviklet for populasjonsgenetiske studier. Denne typen markører er et alternativ for mikrosatellitt- og mtDNA-sekvensering.

Teknikken er basert på å detektere genetisk variasjon i små DNA-sekvenser ved å bruke en kombinasjon av utvalgte restriksjonsenzymkuttinger og PCR-amplifisering. Normalt flere hundre til noen tusen diagnostiske loci kan bli screenet relativt enkelt og billig. Informasjonen som kommer ut av denne typen analyser er langt mindre enn en tilsvarende analyse med mikrosatellitter. En sammenligning av de to metodene viste at 40–100 AFLP-loci vil gi samme informasjon som ti mikrosatellitt loci (Mariette et al. 2002).

Til nå har AFLP blitt brukt på planter med få komparative studier av dyrepopulasjoner. Det kan nok forventes at bruken av AFLP i fiskerigenetikk vil kunne øke, for eksempel når det gjelder identifikasjon av bestandsstruktur (Kai et al. 2002), og ”assignment” av individer til forskjellige bestander/populasjoner. Dette gjelder spesielt hvor man ikke har mikrosatellitter, begrenset tid til rådighet, eller dersom mikrosatellitter viser liten genetisk struktur.

Ulempen med AFLP er at dette i hovedsak er dominante genetiske markører. Det betyr at vi bare studerer ett av minimum to alleler. Dermed kan denne typen markører ikke brukes for å studere om det forekommer tilfeldig parring eller tilfeller av innavl. Metoder hvor vi kan studere begge alleler i et locus gir et bedre bilde av virkeligheten når det gjelder populasjonsgenetikk.

3.2.6 SNP-er (Single Nucleotide Polymorphisms)

En SNP er en utskifting av en nukleotid med en annen, for eksempel i de to DNA-fragmentene AAGGTTA og ATGGTTA representerer den andre nukleotiden (henholdsvis A og T) en SNP-substitusjon. Analyser av mange SNP-er gjennom genomet kan hjelpe til med å identifisere regioner forbundet med spesielle funksjoner eller sykdommer, og dermed kan SNP-er brukes som biologiske markører for å identifisere genetiske sekvenser som er ansvarlige for variasjon som skyldes tilpasning til et bestemt miljø.

Innen populasjonsgenetikk kan vi bruke SNP-er på samme måte som AFLP. Automatiserte systemer gjør at det er mulig å screene mange SNP-loci på en gang, og dermed redusere tid og kostnad for å analysere et stort antall individer. I motsetning til AFLP er SNP-er co-dominante markører, dermed trenger man færre SNP-er. I tillegg er det mulig å analysere nedarvingen til bestemte loci. I gjennomsnitt finnes én SNP for hvert 200–500 base par (bp) i genomet (Brumfield et al. 2003), og disse kan bl.a. detekteres ved tilfeldig sekvensering som EST-er. Dette har gjort det enklere å identifisere SNP-er, og det har blitt vist at SNP-er kan bli vel så nyttige som mikrosatellitter (Brumfield et al. 2003, Vignal et al. 2002).

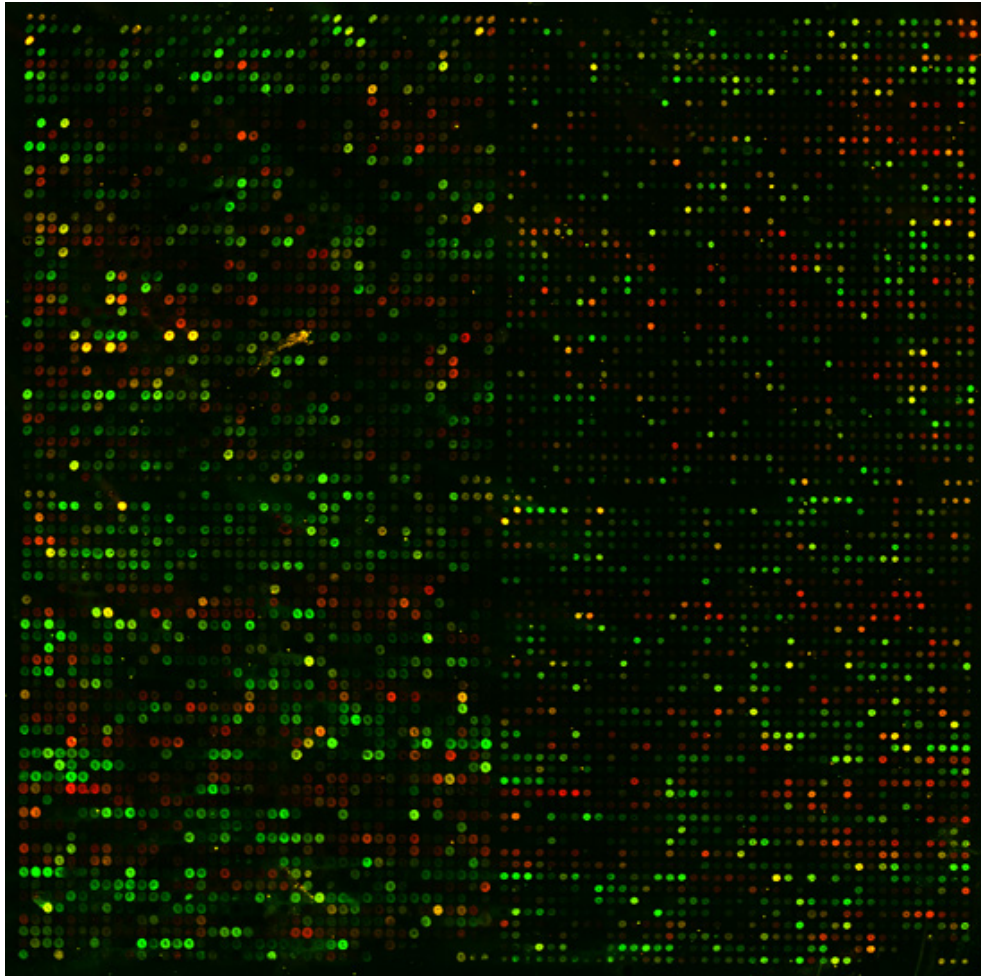
I SNP-genotyping er sekvensene som studeres mindre (50–70 bp) enn mikrosatellitt-fragment (100–300 bp). Dermed vil SNP-ene være godt egnet for å studere mulig ødelagt DNA fra prøver som otolitter og fiskeskjell. Til tross for at det er mange studier som er innledet er det per dags dato få arbeider hvor det er brukt SNP-er i marine organismer, men antall arbeider som har begynt å bruke denne teknikken viser at den har et stort potensial for å bli den ledende markøren i populasjonsgenetiske studier (se poster Seeb et al. 2005:
<http://www.cf.adfg.state.ak.us/geninfo/research/genetics/publish/posters/sockeyesnp.pdf>)

3.2.7 Microarray

Microarray i kombinasjon med avansert bioinformatikk gjør det i dag mulig å studere mange tusen gen i en enkel RNA-prøve, og microarray ekspressjonanalyser er blitt en av de mest brukte metodene for å studere funksjonelle gen. Forskjellige plattformer har blitt utviklet for denne typen analyser, men basisen er den samme: på en liten glassplate (objektglass), eller en membran, festes ”flekker” med DNA-fragment eller oligonukleotider som representerer spesifikke kodende regioner. Renset RNA merkes med for eksempel fluorescens eller radioaktivitet og hybridiseres til glassplaten/membranen. Et cDNA- eller cRNA-molekyl som inneholder en sekvens som er komplementær til en av de enkeltrådede probesekvensene på ”arrayet” vil hybridisere til den flekken hvor den komplementære ”reporteren” er festet. Denne flekken vil så ”lyse” på grunn av fluorescens eller radioaktivitet når platen undersøkes i en skanner. Etter en vaskeprosess leses resultatet ved hjelp av laser eller autoradiografi (se figur 2). Disse dataene kan så lastes inn i en database og analyseres ved hjelp av forskjellige statistiske metoder. Mengden fluorescens indikerer om cellen i prøven nettopp har vært aktiv (nettopp transkribert genet) eller stoppet transkripsjonen.

Arrayene kan lage et bilde av hvilke gener som er aktive i en spesiell celletype eller under spesielle forhold/miljøbetingelser. Microarray kan også brukes til å identifisere genetisk variasjon i individer og mellom populasjoner. I tillegg kan korte oligonukleotide-array også benyttes til å identifisere SNP-er som viser genetisk variasjon i en art.

Ved Havforskningsinstituttet arbeider vi nå med å kartlegge torskens genom, og i den forbindelse er det sekvensert flere tusen EST-sekvenser (pers. kom. dr F. Nilsen, Havforskningsinstituttet). Disse analyseres både med tanke på nye mikrosatellitter og mulige SNP-er.



Figur 2. Digitalisert bilde av en microarray-chip med flere tusen forskjellige gener.

4. Bruk av genetiske metoder som grunnlag for forvaltningsråd i norsk fiskeri- og havbruksnæring

4.1 Rømming av torsk – Genetisk påvirkning på ville bestander?

Genetisk påvirkning på ville bestander er en av de viktigste miljøutfordringene ved oppdrett. Torsk har en annen atferd enn laks, og har lettere for å rømme når det først er hull i merden. Selv om størrelsen på torskeoppdrett ennå er svært liten i forhold til lakseoppdrett, er det allerede rapportert om større rømmingsepisoder.

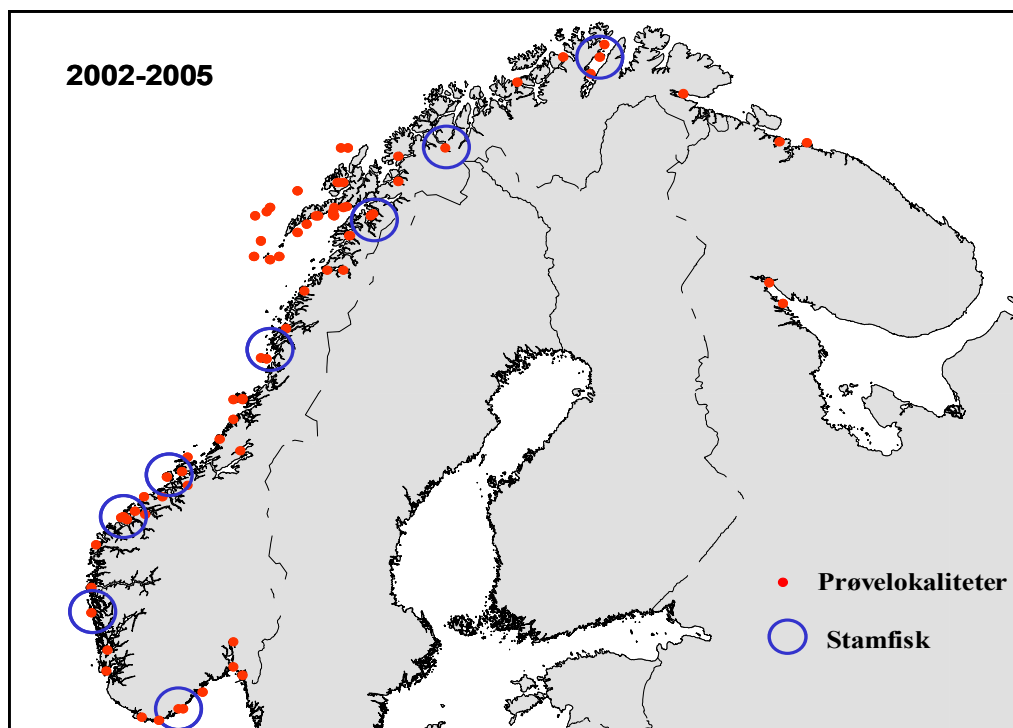
Sammenlignet med laks, er det flere forhold som tilsier at utfordringene vil bli større med torskeoppdrett. Kysttorsk har gyte- og oppvekstområder i de samme områdene som oppdrettsanleggene ligger, uten barrierer. Under normale forhold blir torsk i oppdrett kjønnsmoden etter to år, og genetisk påvirkning kan da skje uten at torsk rømmer, ved at befruktete egg slippes ut av merden.

Studier av genetisk struktur hos torsk

- Genetisk variasjon i blodprotein og ulike antistoffer på 1960-tallet
- Undersøkelser basert på vevsenzym (allozymer) fra 1980-tallet
- Genetiske studier, del av Havbeiteprogrammet PUSH (1990–1997)
- DNA-analyser (*PanI*) viser klare forskjeller mellom kysttorsk og nordøstarktisk torsk (prof. Svein-Erik Fevolden, Fiskerihøgskolen i Tromsø, 1995–2004)
- Storskala kartlegging av kysttorsk langs hele norskekysten (2002–2005), basert både på tidligere og nye DNA-baserte genmarkører

For torsk har en imidlertid et mye bedre grunnlag til å evaluere miljøeffekter, enn da en startet oppdrett av laks. Havforskningsinstituttet har siden 1960-tallet sammen med andre forskningsmiljø gjennomført genetiske studier av torsk.

Fra 2002 har Havforskningsinstituttet gjennomført en storskala kartlegging av kysttorsk langs hele norskekysten, basert på tidligere (sju protein-loci) og nye DNA-baserte genmarkører (fem mikrosatellitt-loci og *PanI*). Over 7000 prøver er samlet inn fra 70 lokaliteter langs hele kysten (figur 3).



Figur 3. Kartlegging av kysttorsk i perioden 2002–2005. Torsk er samlet inn fra 70 lokaliteter (røde punkter), og levende stamfisk er samlet inn fra åtte lokaliteter (blå sirkler, se tekst figur 4). Samarbeid mellom Havforskningsinstituttet, Bergen; Fiskeriforskning, Tromsø; Norges fiskerihøgskole, Tromsø og Moscow State University, Moskva.

De nye analysene bekrefter at det er store genetiske forskjeller mellom nordøstarktisk torsk (skrei) og kysttorsk i *PanI*-systemet (Fevolden og Pogson 1997, Pogson og Fevolden 2003). Det er funnet genetiske forskjeller mellom nordøstarktisk torsk og kysttorsk også i hemoglobin og i tre mikrosatellitter. Det er stor genetisk variasjon mellom kysttorsk fra ulike områder – særlig mht. nord/syd. Resultatene er nå under statistisk bearbeiding og vil bli rapportert i løpet av 2006.

Som en del av havbeiteprogrammet PUSH ble det produsert og satt ut over 200 000 genetisk merket torsk (*GPI-I*30/30*) på tre lokaliteter i Hordaland: Austevoll, Masfjorden og Øygarden. Dette medførte en genpuls og økt frekvens av markørgenet i utsettingsområdene. Havforskningsinstituttet har nå reetablert en bestand av genetisk merket torsk, og vil i 2006 gjennomføre kontrollerte forsøk for å studere effekten av gyting i merd.

4.2 Testing av avkom fra ulike torskstammer under identiske miljøforhold

Kontrollerte studier av avkom fra ulike torskstammer er gjennomført ved Havforskningsinstituttets feltstasjon Parisvatnet i Øygarden, forskningsstasjonen i Austevoll og ved Fiskeriforskning i Tromsø. Målet med disse forsøkene er å teste ut ulike stammer for egnethet i oppdrett, og for å finne ut om de forskjellige stammene er tilpasset ulike miljøbetingelser. Dersom dette er tilfelle vil det ha betydning for stammevalg for oppdrett i de ulike regionene.

Avkom blir identifisert til familie/stamme ved mikrosatellitt DNA-analyser. Foreløpige resultater tyder på at genetiske komponenter er medvirkende til å bestemme gytetidspunkt. Andre resultater (bl.a. vekst og kjønnsmodning) er under bearbeiding.



Figur 4. Ved Havforskningsinstituttets feltstasjon i Parisvatnet går stamfisk fra åtte ulike områder i Norge (Porsangerfjorden, Balsfjord, Tysfjord, Helgeland, Smøla, Borgundfjorden, Øygarden og Lillesand) samt en genetisk merket stamfiskbestand.

4.3 Torsk (*Gadus morhua*)

4.3.1 Kysttorsk/nordøstarktisk torsk (skrei)

Havforskningsinstituttet har i en årrekke studert genetisk variasjon hos så vel kysttorsk-populasjoner langs hele norskekysten som skreien i Barentshavet. Allerede i 1959 ble det første arbeidet på blodtyper fra torsk fisk publisert (Halvorsen og Møller 1959). Utover på 60-tallet ble det arbeidet med en rekke andre metoder, og hemoglobin og analyser av serum ved agar elektroforese var lenge den mest benyttede metoden. Denne pionerperioden hadde sitt høydepunkt på siste del av 1960-tallet. Studier av de økonomisk viktige artene torsk og sild utgjorde ca. 1/3 av alle rapporter fra denne perioden, og arbeidene bidro med helt ny kunnskap om bestandsstruktur hos marine arter. I denne perioden ble det produsert i alt 46 rapporter, der 35 er trykket i internasjonale tidsskrift (derav to i *Nature*). Mest kjent er D. Møllers arbeider på torsk i norske farvann. Klare genetiske forskjeller mellom nordøstarktisk torsk og ulike stammer kysttorsk ble funnet både i analyser av blodproteiner og blodtyper. Disse undersøkelsene er senere lagt til grunn for en egen kvote på kysttorsk i norske farvann.

Som nevnt tidligere har Havforskningsinstituttet, i samarbeid med Fiskerihøgskolen i Tromsø og Universitetet i Moskva, gjennomført et stort prøve- og analyseprogram av torskpopulasjoner langs hele norskekysten. Foreløpige analyser viser at det er stor forskjell mellom enkelte populasjoner (fjorder) i flere uavhengige systemer. Analyser ved hjelp av såkalt "assignment-test" på deler av materialet viser også at det er fullt mulig å skille for eksempel kysttorsk og nordøstarktisk torsk fanget i Lofoten.

Basert på data fra en rekke publiserte arbeider (også referert i dette notatet), data fra pågående prosjekter og en feltstudie i Lofoten våren 2005 (se prosjektrapport, Pilotprosjekt: Prøvetaking i Lofoten 2005, Havforskningsinstituttet, <http://www.imr.no/aktiviteter/forskningsgrupper/populasjonsgenetikk/fagomrader>), kan vi trekke følgende konklusjon:

Genotype BB i *PanI*-systemet er nesten utelukkende funnet i nordøstarktisk torsk, men for å legge inn en buffer anbefaler vi at en prøve bør inneholde mer enn 10 % av genotypen BB før man kan snakke om en blandingsprøve av nordøstarktisk torsk og kysttorsk, mens en prøve som inneholder mindre enn 5 % av genotypen BB må kunne regnes som en ren kysttorsk-prøve. Tilsvarende kan en prøve som inneholder mindre enn 5 % av genotypen AA sies å være en ren prøve av nordøstarktisk torsk (se eksempel i tabell 1).

Prøve Nr	Antall	Lokalitet	Redskap	Genotype	Antall
A	63	Austnesfjorden	garn	AA	35
				AB	24
				BB	3
M**	32	Moskenesstraumen	snurrevad	AA	1
				AB	7
				BB	24
1	80	Henningsværstraumen	garn	AA	31
				AB	30
				BB	19
2	80	Austnesfjorden	garn	AA	64
				AB	14
				BB	1
3**	80	Henningsværstraumen	snurrevad	AA	35
				AB	17
				BB	25
4	95	Kanstadfjorden	garn	AA	76
				AB	19
				BB	0
5	95	Hølla / Austnesfjorden	garn	AA	63
				AB	20
				BB	6
6	95	Henningsværstraumen	snurrevad	AA	52
				AB	28
				BB	9
7**	81	Røsthavet	snurrevad	AA	0
				AB	8
				BB	73
8**	95	Henningsvær / Valberg	snurrevad	AA	2
				AB	9
				BB	84
9*	95	Ved Hopen	garn	AA	47
				AB	26
				BB	22
10	95	Austnesfjorden	garn	AA	61
				AB	26
				BB	7

Tabell 1. Oversikt over analyserte prøver i Lofoten området 2005. BB-genotypen er en typisk skrei.
 ** Prøver med relativt stort innslag (> 30%) skrei, * Mulig blandingsprøve (15 – 30% BB)

4.3.2 Sporing av rømt oppdrettstorsk

Oppdrett av torsk er et satsingsområde innen norsk akvakultur, og dette bringer nye utfordringer inn i forskningen. Torsk i merd kan potensielt produsere befruktete egg som vil kunne strømme ut i det fjordsystemet hvor oppdrettsanlegget ligger. Analyser har vist at det finnes genetiske forskjeller mellom individer i fjordene langs

norskekysten, og et viktig tema vil være å skaffe seg grunnlagsdata for å kunne vurdere mulige effekter av oppdrett i nærområdene.

Torsk har også en annen atferd enn laks, og vil derfor lettere rømme fra oppdrettsmerden. Torsken går langs notveggen, biter i nøtene eller i begroing på noten, og vil finne selv det minste hull. Derfor vil overvåkning i fjorder med tanke på ”lekkasjer” av voksen fisk fra oppdrettsanlegg være en viktig oppgave for forvaltningen. Her kan nye molekylærgenetiske metoder og nyere statistiske verktøy som for eksempel ”assignment”-tester, være til god hjelp. Havforskningsinstituttet er i ferd med å bygge opp en ikke ubetydelig genetikk-database på mange av de norske torskepopulasjonene. Denne databasen vil være et viktig grunnlag for å identifisere mulig rømt torsk ved å sammenligne den genetiske profilen til torsken med den opprinnelige bestanden i fjorden.

4.3.3 Bruk av genetisk merket torsk i studier av geninteraksjon

På slutten av 1980-tallet ble det ved Havforskningsinstituttet krysset fram en særskilt stamme av torsk med et genetisk merke (Jørstad et al. 1991a). Denne fisken hadde en genmarkør som er svært sjelden i naturen, og fisk fra denne stammen ble også brukt i flere av utsettingene i regi av PUSH-programmet i perioden fra 1990 til 2000 (Jørstad et al. 1994a; Jørstad et al. 1994b; Jørstad et al. 1999; Otterå et al. 1999; Jørstad 2004a). Avkom fra denne fisken ble brukt til en rekke studier inkludert utsetting av genetisk merkede plommeseckklarver av torsk (Svåsand et al. 1991; Kristiansen et al. 1997), og i komparative studier under kontrollerte forhold (Blom et al. 1994; van der Meeren et al. 1994; Svåsand et al. 1996; Suthers et al. 1999; van der Meeren and Jørstad 2001). Stammen ble imidlertid ikke ført videre ved Havforskningsinstituttet på midten av 1990-tallet, delvis på grunn av sykdom og helseproblemer. Bruk av genetisk merking har imidlertid fått økt aktualitet den siste tiden på grunn av den raskt voksende torskenæringen. Det er derfor lagt ned et betydelig arbeid de siste årene for å rehabilitere den genetisk merkete torskestammen.

De første fiskene i den nye stammen vil bli kjønnsmodne våren 2006 og vil legge grunnlaget for en rekke nye undersøkelser. Det kan gjennomføres både mindre forsøk og storskala studier fokusert på hvordan gyting i merd og rømt oppdrettstorsk påvirker de lokale bestandene. I motsetning til den langvarige debatten på laks, har vi for torsk en glimrende mulighet til å klarlegge slike problemstillinger helt i startfasen av torskenæringen. Dette er svært viktig for å vurdere risiko for uønskede genetiske effekter på vill torsk, og ikke minst, fremskaffe kunnskap for en utvikling av et kommersielt torskeoppdrett med minimale miljøeffekter.

4.4 Laks (*Salmo salar*)/ørret)

Laksen og dens genom er svært viktig for norsk økonomi. Professor Dag Møllers sitt arbeid på villaks fra 1970 var ett av de første populasjonsgenetiske arbeid på atlantisk laks som ble publisert internasjonalt (Møller 1970). Havforskningsinstituttet har senere publisert genetiske arbeider både basert på proteinkodende gen, og på DNA-mikrosatellitter som viser en geografisk bestandsstruktur hos laks.

Havforskningsinstituttet var blant de første, nasjonalt og internasjonalt, som viste at nordlig laks er ulik laks lenger sør på norskekysten (Makhrov et al. 1998, Skaala et al.

1998, 2004, 2005). Norske lakseforskere var avvisende til resultatene, men andre internasjonale, publiserte undersøkelser har senere bekreftet våre observasjoner.

4.4.1 Sporing av rømt laks

Innledende arbeid ved Havforskningsinstituttet har vist at DNA-markører og nyutviklede statistiske tester i mange tilfeller kan identifisere laks med god presisjon. Vi undersøkte presisjonen i identifisering ved hjelp av 12 DNA-mikrosatellitt markører, og denne viste at laks fra de fem største avlslinjene i Norge kunne skilles med høy presisjon. Presisjonen i identifiseringen av villaksbestandene var noe lavere, med unntak av Neiden, der presisjonen var 93 %. Dette skyldes sannsynligvis at Neiden tilhører en nordlig undergruppe av atlantisk laks, som er noe ulik laksen lenger sørover langs norskekysten. Det var bare 3–4 % feilidentifisering mellom oppdrettslaks og villaks.

I tillegg viste en undersøkelse av sju ulike smoltgrupper fra fire matfiskanlegg i Hardangerfjorden at det var mulig å identifisere i underkant av 70 % av individene ved hjelp av 11 DNA-mikrosatellitter (Wennevik et al. 2005). Dersom dette hadde vært en undersøkelse med rømt laks, ville resultatene gitt fiskeriforvaltningen en god pekepinn på hvilket anlegg rømlingene **ikke** kom fra, og dermed en indikasjon på hvilke anlegg man burde sette i verk teknisk kontroll på.

Ifølge fiskeriforvaltningen er det knyttet stor usikkerhet til hvor mye laks som faktisk rømmer fra norske oppdrettsanlegg. Hvor kommer rømlingene fra, og hva er den relative fordelingen av rapportert og urapportert rømming? Innledende arbeid ved Havforskningsinstituttet har vist at DNA-markører og nyutviklede statistiske tester i mange tilfeller kan identifisere laks med god presisjon. Høsten 2004 og vinteren 2005 ble det registrert svært mye rømt laks i Hardangerfjorden. Noe ble rapportert, men tilsynelatende var det også en god del urapportert rømt laks i fjorden. Et prosjekt (**TRACES** – *Tracing escaped farmed salmon by means of naturally occurring DNA markers, fatty acid profiles and stable isotopes*) ble våren 2005 utformet av en tverrinstitusjonell gruppe (NINA, VESO, NGU, SINTEF, havbruksnæringa, Norges veterinærhøgskole, Universitetet i Bergen og Rådgivende Biologer, samt Hardanger fiskehelsenettverk) ledet av Havforskningsinstituttet, og styringsgruppen er ledet av Fiskeridirektoratet og Direktoratet for naturforvaltning. Prosjektet vil ved å studere mange forskjellige naturlige karakterer hos laks (DNA-profiler, fettsyreprofiler og sporstoff), spore og identifisere rømt laks i Hardangerfjorden, samt studere presisjonen i tilgjengelige metoder.

Ifølge fiskeriforvaltningen (Merkeutvalget, Fiskeridirektoratet, 2004), er det knyttet stor uvisshet til hvor mye laks som faktisk rømmer fra norske oppdrettsanlegg. Hvor kommer de fra, rømlingene, og hva er den relative fordelingen av rapportert og urapportert rømming? Prosjektet TRACES skal undersøke mulighetene for å identifisere rømt laks ved hjelp av laksens naturlige egenskaper.



4.4.2 Genetiske forandringer i villaksbestander

En undersøkelse av genetisk stabilitet i sju ville laksebestander ble gjennomført i 2004 og 2005 med ti DNA-mikrosatellittmarkører. Undersøkelsen er basert på tidligere innsamlet skjellmateriale og nyinnsamlet materiale fra samme bestander. De genetiske profilene basert på DNA-mikrosatellitter var stabile i laksebestandene i Etneelven, Namsen, Håelven og Granvinelven, mens det ble vist genetiske forandringer i laksebestandene i Vosso, Opo og Eio. Det interessante er at forandringene er påvist i bestander med svært høye innslag av rømt oppdrettslaks, mens det i et område uten noe særlig rømt laks ikke ble påvist forandring. Samtidig ble det vist at noen bestander med store innslag av rømt laks likevel er genetisk stabile (Skaala et al. *submitted*).

4.4.3 Populasjonsstruktur laks/ørret

Ved å sammenligne genetisk variasjon, hos de fem største avlslinjene av oppdrettslaks med flere villbestander ved hjelp av mikrosatellitter har vi vist at alle avlslinjene har vesentlig lavere variasjon enn det en observerer i villaksbestandene. I gjennomsnitt hadde oppdrettslinjene 58% av den variasjonen som ble observert i villbestandene (Skaala et al. 2004). Lignende resultat, men mindre uttrykt, ble vist ved en sammenligning basert på proteinkodende gen (Skaala et al 2005).

4.4.4 Genetiske effekter av fiskeutsetting

Siden utsetting av aure har pågått atskillig lenger og i større omfang enn utsetting av laks, og siden aure har en langt mer fragmentert geografiske struktur, med ekstremt store genetiske forskjeller mellom bestander, er dette en spesielt interessant modellart for studier av konsekvenser av rømt oppdrettslaks. Havforskningsinstituttet har gjennomført flere studier av aure gjennom de siste 10-15 åra.

Et eksperimentelt feltforsøk med genetisk merket aure ble gjennomført i Øyreselva (Skaala et al. 1996). Forsøket viste at utsatt ("rømt") oppdrettet gytefisk i hovedsak hadde naturlig gyteatferd, deltok i gytingen, og produserte avkom som gikk inn i neste generasjon. I Tinnsjøen er det satt ut aure av kjente populasjoner (Tunhovd og Slidre) i over 30 år. En omfattende genetisk undersøkelse kunne bare påvise svært små innslag av utsatt aure (Heggenes et al. 2005). På Hardangervidda ble det gjort omfattende aureutsettinger. En genetisk undersøkelse i Bjornesfjorden og i Halnefjorden, viste at den antatte bjornesauren som ble benyttet til utsetting, faktisk var tunhovdaure. Ettersom det er fastslått i Høyesterett at det kun skal benyttes stedege bjornesaure i Bjornesfjorden, var dette ganske interessant. For øvrig tydet undersøkelsene på at utsatt fisk i denne innsjøen i liten grad hadde påverket den stedege bestanden. I Halnefjorden var situasjonen annerledes. Der ser det ut til at den stedege auren er oppblandet med utsatt aure.

4.4.5 Identifisering av populasjoner og arter

For forvaltningen er det av betydning å kunne skille mellom ulike selvrekutterende bestander. Det er også nødvendig å vite hva som er ulike arter, og hva som er populasjoner innenfor en art. Den finprikkete auren på Hardangervidda var et åpent spørsmål før Havforskningsinstituttet påviste ved genetiske studier at dette er en ekte aure av arten *Salmo trutta* (Skaala et al. 1991; Skaala og Jørstad 1987,1988). I Otravassdraget lever en fisk som lokalt blir kalt tigeraure og marmoraure.

Havforskningsinstituttet har vist at dette er en ekte aure av arten *Salmo trutta* (Skaala og Solberg 1997).

4.5 Sild (*Clupea harengus*)

Mot slutten av 1970-tallet ble det kvalitative genetiske arbeidet tatt opp igjen basert på nye elektorforetiske metoder og farging av vevsenzymer. På begynnelsen av 1980-tallet var det igjen sild og torsk som ble undersøkt, og det ble påvist store genetiske forskjeller mellom lokale sildestammer i enkelte fjorder og den atlantoskandiske sildestammen (Jørstad og Nævdal 1983). Spesielt avvikende er den lokale sildestammen i Balsfjorden hvor alle individene har spesielle båndmønstre fra muskelenzymet lactatdehydrogenase (LDH). Disse studiene viste også store forskjeller mellom fjordsystemer (Jørstad et al. 1991b). På grunnlag av de genetiske studiene ble sildestammen i Trondheimsfjorden fra 1980 forvaltet som en egen bestand.

Ettersom sildestammen i Balsfjorden genetisk sett er svært avvikende fra norsk vårgytende sild (NVG-sild), ble det gjort sammenligninger med et prøvemateriale av sild fra Stillehavet. Resultatene viste at det var større slektskap mellom sild fra British Columbia og Balsfjordsild, enn mellom NVG-sild og Balsfjordsild (Jørstad et al. 1994c). Under vintertoktene i Barentshavet ble det også tatt sild som skilte seg klart ut i noen biologiske egenskaper (antall ryggvirvler og vekst/kjønnsmodning). Denne silden ble undersøkt genetisk, og genetisk slektskap til stillehavssild ble påvist (Jørstad 2004b). Det er også gjennomført en større undersøkelse sammen med russerne hvor også Kvitsjøen er inkludert. Både NVG-sild og den andre sildestammen tas ofte i samme trålhal under toktene i Barentshavet. Mengdeestimatene av NVG-sild i Barentshavet må derfor korrigeres for fangst av den andre sildetypen.

4.6 Kveite (*Hippoglossus hippoglossus*)

Selv om kveite har eksistert i et begrenset volum i norsk oppdrettsnæring, er det fortsatt interesse for arten, og det er en art som krever genetisk overvåkning. Kveita gyter ikke som torsk naturlig i fangenskap, og de tidlige stadier fra klekking gjennomføres i store siloer hvor alle grupper blandes. Dette fører til at oppdretteren ikke kjenner den familiære bakgrunnen til det avkommet som produseres, og uten kjennskap til slektskap øker faren blant annet for innavl. Vi har allerede gjennomført en begrenset genotyping av flere stamfiskbestander, og ut fra disse dataene beregnet både slektskap mellom de enkelte stamfisk og familieidentiteten til enkeltavkom. Signaler fra ulike aktører innen næringen tyder på at dette vil være en aktivitet med økende etterspørsel de nærmeste årene spesielt med tanke på et avlsprogram på kveite, da denne typen informasjon kan brukes ved utvalg av stamfisk.

4.7 Hummer (*Homarus gammarus*)

Gjennom utviklingen av havbeiteprogrammet PUSH ble det initiert et genetisk kartleggingsarbeid på hummer. Dette ble delvis finansiert av Direktoratet for naturforvaltning, og et stort antall prøver fra hele kysten fra Hvaler i syd til Tysfjord i

nord ble samlet inn. Materialet ble først analysert vha. allozymer, og det ble påvist genetisk sett spesielle bestander i Tysfjord (Jørstad og Farestveit 1999). Dette arbeidet ble videreført gjennom et større EU-prosjekt som dekket flere typer genmarkører og sammenlignet et stort prøvemateriale fra hele utbredelsesområdet. Alle genetiske metoder påviste særegne, subpolare hummerbestander i Nord-Norge (Tysfjord, Nordfolda) som er fysisk atskilt fra bestandene lenger sør (Jørstad et al. 2004, Jørstad et al. 2005, Triantaphyllides et al. 2005).

Foreløpig er det ikke gjennomført en detaljert mikrosatellitt DNA-kartlegging av bestandene. Dette er foreslått i forbindelse med at det nå gis konsesjoner til privat havbeite. Det er lagt inn i vilkårene for tillatelsene at det skal tas prøver til genetiske analyser, som kontroll på at det brukes stedegne dyr. Dette vil være helt avgjørende for i hvilken grad det skal settes strenge krav til lokale stamdyr. I forbindelse med Stortingets vedtak om havbeiteloven ble det presisert at ordningen skal evalueres, særlig ut fra miljøhensyn, etter en periode på fem år. Det er derfor nødvendig at disse undersøkelsene gjennomføres og at det fremskaffes et datagrunnlag for å kunne vurdere miljøpåvirkning fra privat havbeitevirksomhet.

4.8 Kamskjell (*Pecten maximus*)

Dette er den andre hovedarten som det åpnes for med hensyn til havbeite. I motsetning til hummer, finnes det svært lite informasjon om bestandsstruktur langs kysten. Det er så vidt initiert slike undersøkelser, men foreløpig ingen data. På samme måten som for hummer, settes det i forskriftene til havbeiteloven krav til bruk av stedegne stamdyr. Det er derfor nødvendig at slik genetisk informasjon fremskaffes slik at forvaltningsmyndighetene kan utforme krav og sette opp retningslinjer for næringsutøverne basert på faktisk kunnskap.

4.9 Introduserte arter

4.9.1 Kongekrabbe (*Paralithodes camtschaticus*) i Barentshavet

Genetiske studier på kongekrabbe startet allerede på midten av 1990-tallet. Dette var basert på allozymer, og det ble funnet svært liten polymorfi slik at det var umulig å foreta en genetisk sammenligning med bestandene i Stillehavet (Jørstad et al. 2002). Alaska Department of Fish and Games (ADFG) i Anchorage har lenge arbeidet med utvikling av egnede DNA-metoder. Gjennom samarbeid med denne institusjonen er de første sammenligningene gjennomført på et noe begrenset prøvemateriale, men inkludert prøvematerialet både fra Beringhavet og Kamtsjatka-regionen. Her er det brukt elleve mikrosatellitt-loci, og det er så langt ikke påvist noen reduksjon i genetisk variasjon i kongekrabbebestanden i Barentshavet (Jørstad et al. 2005a) i forhold til de to referanseregionene i Stillehavet.

Det er også samlet inn nytt materiale, særlig fra østlige del av Barentshavet. Det er viktig å kartlegge om det er genetiske forskjeller mellom kongekrabben i russisk område og de norske fjordene hvor den nå har etablert seg. Dersom kongekrabben har etablert seg i norske fjorder som selvrekrutterende bestander med genprofiler som er forskjellige fra hovedbestanden i Barentshavet, vil dette reise spørsmålet om et separat forvaltningsregime av en ren norsk kongekrabberessurs. Dette vil i så fall

kunne få direkte forvaltningsmessige følger i forhold til det felles opplegg som i dag kjøres sammen med russerne. Det er også viktig å ha en genetisk overvåkning av bestanden i forbindelse med spredning vestover og etablering i nye fjordområder.

4.9.2 Amerikansk hummer (*Homarus americanus*)

De første amerikanske hummerne i norske farvann ble rapportert i slutten av 1999, og det ble opprettet et samarbeid mellom Havforskningsinstituttet og Akvariet i Bergen for å følge opp med registreringer og informasjon til fiskere. I startfasen ble også genetiske analyser inkorporert, men dette ble nedprioritert i oppfølgingen. Noen få analyser ble imidlertid utført, både basert på allozymer og mikrosatellitter, gjennom et EU-prosjekt ("Genetics of European Lobster") i samarbeid med Queens University i Belfast. En av konklusjonene var at morfologiske kjennetegn ikke alltid er egnet til å skille de to artene, og at det er nødvendig å teste et større utvalg av mikrosatellittmarkører for eventuelt å kunne påvise krysninger mellom de to artene (hybridisering). Hittil er 18 markører testet, og det er funnet tre markører spesielt egnet til sikker identifisering, eventuelt påvisning av hybrider. De første resultatene ble lagt fram på en kongress i Glasgow i juli 2005, og et manus er levert for evaluering/trykking i internasjonalt tidsskrift (Jørstad et al. 2005b).

I begynnelsen av september 2005 ble Havforskningsinstituttet kontaktet av flere fiskere fra området rundt Bjørøy utenfor Bergen. De hadde alle fanget hummer som var morfologisk avvikende fra den vanlige europeiske hummeren. Genetiske analyser basert på de ovenfor nevnte mikrosatellittmarkørene slo fast at dette var amerikansk hummer. En av disse var med utrogn. I samarbeid med fisker ble det satt i gang et omfattende fiske i området rundt Bjørøy med sikte på å kartlegge den faktiske situasjonen, samt å eventuelt fange inn andre amerikanske hummere i området. Dette fisket er nå avsluttet. Foreløpig er det fanget fem sikre amerikanske hummere i området, alle verifisert med mikrosatellitt DNA-profiler. Mediaoppmerksomheten førte også til rapporter fra fiskere i andre områder enn Bjørøy, de fleste fra Sørlandet. Foreløpig er tre hummere på Sørlandet sikkert identifisert som amerikansk hummer, mens det er 4-5 hummere til som ble fanget i desember 2005, og disse må DNA-sjekkes. En av de sistnevnte er tatt i Rogaland. I alt er det påvist 8 amerikanske hummere i 2005, men dette tallet vil sannsynligvis stige når alle DNA-analysene er avsluttet. DNA-analysene som er utviklet er avgjørende for sikker identifisering av amerikansk hummer i Norge. **Det vil også være viktig i fremtiden å sjekke morfologisk avvikende hummer med sikte på å identifisere potensielle hybrider mellom de to artene.**

4.9.3 Snøkrabbe (*Chionoecetes opilio*) i Barentshavet

Snøkrabbe hører ikke naturlig hjemme i Barentshavet. Imidlertid ble de første krabbene funnet av russerne på Gåsbanken i den østlige delen av Barentshavet i 1998. De første funnene ble rapportert til ICES (Jørstad og Jelmert 1997). I ettertid har det vært rapportert flere funn, og på Havforskningsinstituttets vintertokt i 2003 og 2004 ble det tatt snøkrabber over et relativt stort område. Her ble det også frosset ned materiale slik at det kunne brukes til mer detaljerte genetiske undersøkelser. Observasjonene fra Barentshavet de to siste årene er for øvrig skrevet og er til vurdering for publisering (Alsvåg et al. 2005).

Når det gjelder genetiske undersøkelser basert på mikrosatellitt DNA-analyser, er det allerede etablert et samarbeid med Canada og Grønland. De har begge et kommersielt fiske på denne arten, og i Canada utføres genetiske analyser rutinemessig. DNA fra noen individer fra 2003-toktet ble sendt til Canada for genetisk sammenligning. De foreløpige resultatene tyder imidlertid på at det er minimalt med slektskap både med bestanden på Grønland og i Canada. Det vil være svært viktig å kartlegge DNA-profilene på den introduserte snøkrabben i Barentshavet, ikke minst for å finne ut hvor den egentlig stammer fra. Det er søkt om støtte fra Norges forskningsråd for å gjennomføre dette i samarbeid med både Canada og Grønland.

5. Referanser

- Alsvåg J, Agnalt A-L, Jørstad KE 2005. Snow crab (*Chionoecetes opilio*) in the Barents Sea – distribution during the Norwegian winter survey in 2004 and 2005, and future perspectives. *Hydrobiologia* (submitted).
- Bekkevold D, Hansen MM, Loeschcke V 2002. Male reproductive competition in spawning aggregations of cod (*Gadus morhua*, L.). *Molecular Ecology* **11**: 91-102.
- Blom G, Svåsand T, Jørstad KE, Otterå H, Paulsen OI, Holm JC 1994. Comparative survival and growth of two strains of Atlantic cod (*Gadus morhua*) through the early life stages in a marine pond. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**(5): 1012-1023.
- Brumfield RT, Beerli P, Nickerson DA, Edwards SV 2003. The utility of single nucleotide polymorphisms in inferences of population history. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 249-256.
- Chapman RW, Ball AO, Mash LR 2002. Spatial homogeneity and temporal heterogeneity of red drum (*Sciaenops ocellatus*) microsatellites: Effective population sizes and management implications. *Marine Biotechnology* **4**: 589-603.
- Chase R, Hutchinson WF, Hauser L, Bühler V, Clemmesen C, Dahle G, Kjesbu OS, Moksness E, Otterå O, Paulsen H, Svåsand T, Thorsen A, and Carvalho GR (in press). Association between growth and *Pan I* genotype within Atlantic cod (*Gadus morhua*) full sib families. *Transactions of the American Fisheries Society* **135**: 241-250.
- Clemmesen C, Bühler V, Carvalho GR, Chase R, Evans L, Hauser L, Hutchinson WF, Kjesbu OS, Mempel H, Moksness E, Otterå O, Paulsen H, Thorsen A, and Svåsand T 2003. Variability in condition and growth of Atlantic cod larvae and juveniles reared in mesocosms: environmental or maternal effects. *Journal of Fish Biology* **62**: 706-723.
- Cushing DH 1972. The production cycle and the number of marine fish. *Symposia of the Zoological Society, London* **29**: 213-232.
- Dahle G. Monitoring and domestication of marine fishes in aquaculture (in prep).
- Fevolden SE, Pogson GH 1997. Genetic divergence at the synaptophysin (*Sypl1*) locus among Norwegian coastal and north-east Arctic populations of Atlantic cod. *Journal of Fish Biology* **51**: 895-908.
- Giaever M, Forthun J 1999. A population genetic study of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in Northeast Atlantic waters based on isozyme data. *Sarsia* **84**: 89-98.
- Giaever M, Stein J 1998. Population genetic substructure in blue whiting based on allozyme data. *Journal of Fish Biology* **52**: 782-795.
- Glover KA, Taggart JB, Skaala Ø, Teale AJ 2001. Comparative performance of juvenile sea trout families in high and low feeding environments. *Journal of Fish Biology* **59**: 105-115.
- Glover KA, Taggart JB, Skaala Ø, Teale AJ 2004. A study of domestication selection during start-feeding of brown trout families. *Journal of Fish Biology* **64**: 1168-117.
- Grant WS 1985. Population genetics of the Southern African pilchard, *Sardinops ocellata*, in the Benguela upwelling system. *International symposium on upwelling of West Africa* **1**: 551-562.
- Halvorsen K, Møller D 1959. Blood groups in fish (codfish). *Acta. Path. Microbial. Scand. Suppl.* **144** (51): 303-304.
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, deWaard JR 2002. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*.
- Hedgecock D 1994. Does variance in reproductive success limit effective population sizes of marine organisms? In: *Genetics and evolution of aquatic organisms* (ed. Beaumont AR). Chapman and Hall, London.
- Heggenes J, Skaala Ø, Borgstrøm R, Igland OT 2005. Little gene flow from introduced brown trout (*Salmo trutta* L.) to the local population in a Norwegian lake after 30 years of stocking. *Journal of Applied Ichthyology*. Accepted.
- Heino M, Dieckman U, Godø OR 2002. Measuring probabilistic reaction norms for age and size at maturation. *Evolution* **56**: 669-678.
- Hindar K, Tufto J, Sættem LM, Balstad T 2004. Conservation of genetic variation in harvested salmon populations. *ICES Journal of Marine Science* **61**: 1389-1397.
- Hoarau G, Boon E, Jongman DN, Ferber S, Palsson J, van der Veer HW, Rijnsdorp AD, Stam WT, Olsen JL 2005. Low effective population size and evidence for inbreeding in an overexploited flatfish, plaice (*Pleuronectes platessa* L.) *Proceedings. Biological Science/The Royal Society, Mar 7*: **272** (1562): 497-503.

- Hulata G 2001. Genetic manipulations in aquaculture: a review of stock improvement by classical and modern technologies. *Genetica* **111**: 155-173.
- Jørstad K, Nævdal G 1983. Genetically distinct populations of herring. International Congress of Genetics, New Delhi, December 1983.
- Jørstad KE, Skaala Ø, Dahle G, 1991a. The development of biochemical and visible genetic markers and their potential use in evaluating interaction between cultured and wild populations. *ICES Journal of Marine Science* **192**: 200-205.
- Jørstad KE, King DPF, Nævdal G 1991b. Population structure of Atlantic herring, *Clupea harengus* L. *Journal of Fish Biology* (Suppl. A) **39**: 43-52.
- Jørstad KE, Paulsen OI, Nævdal G, Thorkildsen S 1994a. Genetic studies of cod, *Gadus morhua* L. in Masfjord, western Norway: comparisons between the local stock and reared, artificially reared cod. *Aquaculture and Fisheries Management*, **25**, (Supplement 1): 77-91.
- Jørstad KE, Nævdal G, Paulsen OI, Thorkildsen S 1994b. Release and recapture of genetically tagged cod fry in a Norwegian fjord system. In: Beaumont, A.R. (ed.) Genetics and Evolution of Aquatic Organisms, pp. 519-528.
- Jørstad KE, Dahle G, Paulsen OI 1994c. Genetic comparison between Pacific herring (*Clupea pallasii*) and a Norwegian fjord stock of Atlantic herring (*Clupea harengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51** (Suppl. 1): 233-239.
- Jørstad KE, Jelmert A 1997. National report for Norway. In: Report of the Working Group on Introductions and Transfers of Marine Organisms (Ed: Carlton JT). *ICES CM 1997/Env:6*.
- Jørstad KE, Farestveit E 1999. Population genetic structure of lobster (*Homarus gammarus*) in Norway and implications for enhancement and ranching operation. *Aquaculture* **173**: 447-457.
- Jørstad KE, Skaala Ø, 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 KE, Farestveit E, Rudra H, Agnalt A-L, Olsen S 2002. Studies on red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) introduced to the Barents Sea. pp. 425-437. In: Crab 2001: Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management and Economics. University of Alaska Sea Grant Collage Program. AK-SG-02-01.
- Jørstad KE 2004a. Genetic studies in marine stock enhancement in Norway. In: K. Leber, S. Kitada, H.L. Blankenship & T. Svåsand (eds.). Proceedings of Second International Symposium on Stock Enhancement and Sea Ranching. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Jørstad KE 2004b. Evidence for two highly differentiated herring groups at Goose Bank in the Barents Sea and the genetic relationship to Pacific herring (*Clupea pallasii*). *Environmental Biology of Fishes* **69**: 211-221.
- Jørstad KE, Agnalt A-L, Apostolidis A, Farestveit E, Ferguson A, Heath P, Hines R, Hughes M, Katsares V, Kelly E, Mercer J, Prodohl P, Taggart J, Triantaphyllidis A, Triantaphyllidis C 2004. Sub arctic populations of European lobster (*Homarus gammarus*) in Northern Norway. *Environmental Biology of Fishes* **69**: 223-231.
- Jørstad KE, Farestveit E, Kelly E, Triantaphyllidis C 2005. Allozyme variation in European lobster (*Homarus gammarus*) throughout the distribution range. *New Zealand Journal for Marine and Freshwater Research* **39**(3): 515-526.
- Jørstad KE, Smith C, Grauvogel Z, Seeb L 2005a. Microsatellite DNA analyses of introduced Red king crab (*Paralithodes camtschatica*) in the Barents Sea and comparison with samples from the Bering Sea and Kamtchatka region. *Hydrobiologia* (submitted).
- Jørstad KE, Prodohl PA, Agnalt A-L, Hugdes M, Farestveit E, Ferguson A 2005b. American lobster (*Homarus americanus*) in Norwegian waters – an evaluation of genetic and biological methods to detect hybrids with European lobster (*Homarus americanus*). *Hydrobiologia* (submitted).
- Jørstad KE, Prodohl PA, Kristiansen TS, Hughes M, Farestveit E, Taggart JB, Agnalt A-L, Ferguson A 2005c. Communal larval rearing of European lobster (*Homarus gammarus*): family identification by microsatellite DNA profiling and offspring fitness comparison. *Aquaculture* **247**: 275-285.
- Kai Y, Nakayama K, Nakabo T 2002. Genetic differences among three colour morphotypes of the black rockfish, *Sebastes inermis*, inferred from mtDNA and AFLP analyses. *Molecular Ecology* **11**: 2591-2598.
- Kalinowski ST 2002. How many alleles per locus should be used to estimate genetic distances? *Heredity* **88**: 62-65.

- Kristiansen TS, Jørstad KE, Otterå H, Paulsen OI, Svåsand T 1997. Estimates of larval survival of cod (*Gadus morhua* L.) by releases of genetically marked yolk-sac larvae. *Journal of Fish Biology* **51** (Supplement A): 264-283.
- Makhrov AA, Skaala Ø, Altukhov YuP, Saunders RL 1998. The allozyme ESTD* locus as a marker of genetic differentiation between European and North American populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Doklady Biological Sciences* **360**: 281-283.
- Mariette S, Corre VL, Austerlitz F, Kremer A 2002. Sampling within the genome for measuring within-population diversity: trade-offs between markers. *Molecular Ecology* **11**, 1145-1156.
- van der Meeren T, Jørstad KE 2001. The effect of light regime on growth and survival of Arcto-Norwegian and Norwegian coastal cod larvae (*Gadus morhua*) reared together in mesocosms. *Aquaculture Research* **32**: 549-563.
- van der Meeren T, Jørstad KE, Solemdal P, Kjesbu OS 1994. Growth and survival of cod larvae (*Gadus morhua* L.): comparative enclosure studies of Northeast Arctic cod and coastal cod from western Norway. *ICES Marine Science Symposium* **198**: 633-645.
- Mork J, Ryman N, Ståhl G, Utter F, Sundes G 1985. Genetic variation in Atlantic cod (*Gadus morhua*) throughout its range. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**, (10): 1580-1587.
- Møller D, 1970. Transferrin polymorphism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) *Journal of Fisheries Research Board, Canada* **27**: 1617-1625.
- Nielsen EE, Hansen MM, Schmidt C, Meldrup D, Grønckjaer P 2001. Fisheries: Population of origin of Atlantic cod. *Nature* **413**: 272.
- Nielsen EE, Hansen MH, Ruzzante DE, Meldrup D, Grønckjaer P 2003. Evidence of a hybrid-zone in Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the Baltic and the Danish Belt Sea revealed by individual admixture analysis. *Molecular Ecology* **12**: 1497-1508.
- Nielsen EE, Nielsen PH, Meldrup D, Hansen MM 2004. Genetic population structure of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) supports the presence of multiple hybrid zones for marine fishes in the transition zone between the Baltic Sea and the North Sea. *Molecular Ecology* **13**: 585-595.
- Otterå H, Jørstad KE, Svåsand T, Kristiansen TS 1999. Migration patterns and recapture rates of North-east Arctic and Norwegian coastal cod reared and released under similar conditions. *Journal of Fish Biology* **54**: 213-217.
- Planes S, Lenfant P 2002. Temporal change in the genetic structure between and within cohorts of a marine fish, *Diplodus sargus*, induced by a large variance in individual reproductive success. *Molecular Ecology* **11**: 1515-1524.
- Pogson GH, Fevolden SE 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 (*Pan1*) locus. *Molecular Ecology* **12**: 63-74.
- Primmer CR, Koskinen MT, Piironen J 2000. The one that did not get away: individual assignment using microsatellite data detects a case of fishing competition fraud. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* **267**: 1699-1704.
- Roques S, Seigny JM, Bernatchez L 2001. Evidence for broadscale introgressive hybridisation between two redbfish (genus *Sebastes*) in the North-west Atlantic: a rare marine example. *Molecular Ecology* **10**: 149-165.
- Ruzzante DE, Taggart CT, Cook D 1996. Spatial and temporal variation in the genetic composition of a larval cod (*Gadus morhua*) aggregation: cohort contribution and genetic stability. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**: 2695-2705.
- Seeb JE, Kruse GH, Seeb LW, Weck RJ 1990. Genetic structure of red king crab populations in Alaska facilitates enforcement of fishing regulations. *Proceedings of the International Symposium on King and Tanner Crabs*: 491-502.
- Sharp GD, Dizon AE 1978. Genetic analysis of the population structure of yellowfin tuna, *Thunnus albacores*, from the Pacific Ocean. *Fishery Bulletin* **91**: 690-698.
- Skaala Ø, Jørstad KE 1987. Fine-spotted brown trout (*Salmo trutta* L.): its phenotypic description and Biochemical Genetic Variation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **44**: 1775-1779.
- Skaala Ø, Jørstad KE 1988. Inheritance of the fine-spotted pigmentation pattern of brown trout. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **35** (3-4): 295-304.
- Skaala Ø, Solberg G 1997. Biochemical genetic variability and taxonomy of a marmorated Salmonid in River Otra, Norway. *Nordic Journal of Freshwater Research* **73**: 5-15.
- Skaala Ø, Jørstad KE, Borgstrøm R 1991. A fine-spotted brown trout: genetic aspects and the need for conservation. *Journal of Fish Biology*, **39** (Supplement A): 123-130.

- Skaala Ø, Jørstad KE, Borgstrøm R 1996. Genetic impact on two wild brown trout (*Salmo trutta* L.) populations after release of non-indigenous hatchery spawners. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**: 2027-2035.
- Skaala Ø, Makhrov AA, Karlsen T, Jørstad KE, Altukhov YuP, Politov DV, Kuzishin KV, Novikov GG 1998. Genetic comparison of salmon (*Salmo salar* L.) from the White Sea and northwestern Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology*. **53**: 569-580.
- Skaala Ø, Taggart JB, Gunnes K 2005. Genetic differences between five major domesticated strains of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and wild salmon. *Journal of Fish Biology* **67** (Supplement A): 119-129.
- Skaala Ø, Høyheim B, Glover KA, Dahle G 2004. Microsatellite analysis in domesticated and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): allelic diversity and identification of individuals. *Aquaculture* **240**: 131-143.
- Skjæraasen JE, Salvanes AGV, Dahle G 2005. Linking physiology, reproductive behaviour and paternity in the pelagic spawning Atlantic cod. *Journal of Animal Ecology* (submitted).
- Svåsand T, Jørstad KE, Blom G, Kristiansen TS 1991. Application of genetic markers for early life history investigations on Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Marine Science Symposium* **192**: 193-199.
- Svåsand T, Jørstad KE, Otterå H, Kjesbu OS 1996. Differences in growth performance between Arcto-Norwegian and Norwegian coastal cod reared under identical conditions. *Journal of Fish Biology* **49**: 108-119.
- Suthers IM, van der Meeren T, Jørstad KE 1999. Growth histories derived from otolith microstructure of three Norwegian cod stocks co-reared in mesocosms; effects of initial size and prey size changes. *ICES Journal of Marine Science* **56**: 658-672.
- Triantafyllidis A, Apostolidis AP, Katsares V, Kelly E., Mercer J, Hughes M, Jørstad KE, Tsolou A, Hynes R, Triantaphyllidis C 2005. Mitochondrial DNA variation in the European lobster throughout the range. *Marine Biology* **146** (2): 223-235.
- Turan C, Carvalho GR, Morke J 1998. Molecular genetic analysis of Atlanto-Scandian herring (*Clupea harengus*) populations using allozymes and mtDNA markers. *Journal (Marine Biological Association UK)* **78**: 1-15.
- Utter F, Epifanio J 2002. Marine aquaculture: Genetic potentialities and pitfalls. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **12**: 59-77.
- Vignal A, Milan D, SanCristobal M, Eggen A 2002. A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics. *Genetics Selection Evolution* **34**: 275-305.
- Ward RD 1995. Population genetics of tunas. *Journal of Fish Biology* **47**: 259-280.
- Wennevik V, Skaala Ø, Glover K (submitted). Tracing escaped cultured salmon to farm of origin. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*.

6. Publikasjoner fra Havforskningsinstituttet som ikke er referert i rapporten

- Agnalt A-L, van der Meeren GI, Jørstad KE, Næss H, Farestveit E, Nøstvold E, Svåsand T, Korsøen E, Ydstebø L 1999. Stock enhancement of European lobster (*Homarus gammarus*): A large scale experiment off south-western Norway (Kvitøy). In: Stock Enhancement and Sea Ranching (eds. Howell, B., Moksness, E., & Svåsand, T.) pp. 401-419. Fishing News Books, Blackwell Science Oxford, UK.
- Ferguson A, Fleming I, Hindar K, Skaala Ø, McGinnity P, Cross T, Prodöhl P (in press). Farm escapes. In *The Genetics of Atlantic Salmon: Implications for Conservation* (Eds: Verspoor E, Nielsen J, Stradmeyer L). Chapter 12. Blackwell, Oxford.
- Heggenes J, Skaala Ø, Borgstrøm R, Iglund OT 2006. Little gene flow from introduced brown trout (*Salmo trutta* L.) to the local population in a Norwegian lake after 30 years of stocking. *Journal of Applied Ichthyology*. Accepted.
- Hovgaard K, Skaala Ø, Nævdal G 2006. Population genetic studies of sea trout, *Salmo trutta* L., from western Norway. *Journal of Ichthyology* 2005. Accepted.
- Dahle G, Eriksen AG 1990. Spring and autumn spawners of herring (*Clupea harengus*) in the North Sea, Skagerrak and Kattegat. *Fisheries Research* **9**: 131-141.
- Dahle G 1991. Cod (*Gadus morhua* L.) populations identified by mitochondrial DNA. *Journal of Fish Biology* **38**: 295-303.
- Dahle G, Jørstad KE 1993. Haemoglobin variation - a reliable marker for Arctic cod (*Gadus morhua* L.). *Fisheries Research* **16**: 301-311.

- Dahle G 1994. Minisatellite DNA fingerprints of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Journal of Fish Biology* **44**: 1089-1092.
- Dahle G 1994. Genetic studies of families of Arcto-Norwegian and Norwegian coastal cod; Preliminary RAPD studies. *ICES Journal of Marine Science* **198**: 684-687.
- Dahle, G. 1995. Genetic structure of the North-East Atlantic cod (*Gadus morhua* L.), an appraisal of different molecular techniques. Dr. philos. thesis, University of Bergen, Norway
- Dahle G 1996. DNA fingerprint pedigree studies of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Fisheries Research* **26**: 93-102.
- Dahle G, Jørstad KE, Rusaas HE, Otterå H (in press). Genetic characterisation of broodstock collected from four Norwegian coastal cod (*Gadus morhua*) populations. *ICES Journal of Marine Science*.
- Gjøsæter J, Jørstad KE, Nævdal G, Torkelsen S 1992. Genotype distribution of cod from the Norwegian Skagerak coast. *Sarsia* **76**: 255-259.
- Jørstad KE 1986. Genetic studies connected with artificial proagation of cod (*Gadus morhua* L.), *Aquaculture* **57**: 227-238.
- Jørstad KE, Nævdal G 1989. Genetic variation and population structure of cod, *Gadus morhua* L., in some fjords in northern Norway. *Journal of Fish Biology* **35** (suppl. A): 245-252.
- Jørstad KE 1990. Genetic studies on farmed fish: Genotype - environmental interaction and genetic effects on native gene pools. *Canadian Technical Report on Fisheries and Aquatic Sciences* **1761**: 41-47.
- Jørstad KE, Nævdal G 1994. Associations between genotypes and growth rate in cod. *ICES marine Science Symposium* **198**: 671-675.
- Jørstad KE, Nævdal G 1996. Breeding and Genetics. In: Principles of Salmonid Culture, (Eds. W. Pennell & Barton, B.A.): Principles of salmonid culture. Development in aquaculture and fisheries science, vol. 29: 655-715. Elsevier.
- Jørstad KE, Novikov GG, Stasenkova NJ, Røttingen I, Stasenkova VA, Wennevik V, Golubev AN, Paulsen OI, Karpov AK, Telitsina L, Andreeva A, Stroganov AN 2001. Intermingling of herring stocks in the Barents Sea. In (F. Funk, J. Blackburn, D. Hay, A.J. Paul, R. Stevenson, R. Toresen and D. Witherell (eds.): Herring: Expectations for a new millennium. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-01-04, Fairbanks.
- Jørstad KE 2004. Genetic studies in marine stock enhancement in Norway. In: Proceedings of Second International Symposium on Stock Enhancement and Sea Ranching (Eds: Leber K, Kitada S, Blankenship HL, Svåsand T). Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Jørstad KE, Karlsen Ø, Svåsand T, Otterå H (in press). Comparison of growth rate between different protein genotypes in Atlantic cod, *Gadus morhua*, under farming conditions. *ICES Journal of Marine Science*.
- Knutsen H, Jorde PE, André C, Stenseth NC 2003. Fine-scaled geographical population structuring in a highly mobile marine species: the Atlantic cod. *Molecular Ecology* **12**: 385-394.
- Knutsen H, André C, Jorde PE, Skogen MD, Thuróczy E, Stenseth NChr, 2004. Transport of North Sea cod larva into the Skagerrak coastal populations *Proceedings of Royal Society, London, Series B* **271**: 1337-1344.
- Makhrov A, Skaala Ø, Altukhov YuP 2002. Alleles of sAAT-1,2* isococi in brown trout (*Salmo trutta* L.): potential diagnostic marker for tracking routes of post-glacial colonization in northern Europe. *Journal of Fish Biology*. **61**: 842-846.
- Olsen EM, Knutsen H, Stenseth N Chr, Gjøsæter J, Jorde PE 2004, Life-history variation among genetically different neighbouring populations of coastal Atlantic cod. *Journal of Fish Biology* **64**: 1-6.
- Otterå H, Agnalt A-L, Jørstad KE (in press). Differences in spawning time in captive Atlantic cod from four regions of Norway, spawned under identical conditions. *ICES Journal of Marine Science*.
- Rengmark HA, Slettan A, Skaala Ø, Lie Ø, Lingsaas F (in press). Genetic variability in wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) strains estimated by SNP and microsatellites. *Aquaculture*.
- Ridgway GMI, Dahle G 1999. Population genetics of king scallop (*Pecten maximus* L.) of the North East Atlantic coast. *Sarsia* **85**: 167-172.
- Skaala Ø, 1992. Genetic variation in brown trout *Salmo trutta* L., and application of genetic markers in studies on gene flow from cultured populations. Dr.scient. thesis. Institutt for fiskeri- og marinbiologi, Universitetet i Bergen.
- Skaala Ø, 1992. Genetic population structure of Norwegian brown trout. *Journal Fish Biology* **41**: 631-646.

- Skaala Ø, Hindar K 1997. Genetic changes in the River Vosso salmon stock following a collapse in the spawning population and invasion of farmed salmon. (Superabstract). *ICES J. of Marine Science, Convenors report*.
- Skaala, Ø, Jørstad KE 1994. Genetic markers in Atlantic salmon; their potential for experimental studies of gene flow. *Aquaculture and Fisheries Management (Supplement 2)*: 121-129.
- Skaala Ø, Dahle G, Jørstad KE, Nævdal G 1990. Interaction between natural and farmed fish populations: information from genetic markers. *Journal of Fish Biology* **36**: 449-460.
- Skaala Ø, Jørstad KE, Borgstrøm R 1990. Rømt oppdrettsfisk og villfisk. *Fauna* **43**: 62-69.
- Sundt R, Jørstad KE 1998. Population genetic structure of goldsinny wrasse, (*Ctenolabrus rupestris* (L.) in Norway: implications for future management of parasite cleaners in the salmon farming industry. *Fisheries Management and Ecology* **5**: 101-112.
- Svåsand T, Jørstad KE, Kristiansen TS 1990. Enhancement studies of coastal cod in western Norway. Part I. Recruitment of wild and reared cod to a local spawning stock. *Journal Cons. int Explor. Mer* **47**: 5-12.
- Svåsand T, Jørstad KE, Otterå H, Kjesbu O 1994. Growth and maturation of Arcto-Norwegian and Norwegian Coastal Cod reared under similar conditions. *ICES marine Science Symposium* **198**: 624-625.
- Verspoor E, Beardmore JA, Consuegra S, Garcia de Leaniz C, Hindar K, Jordan WC, Koljonen ML, Mahkrov AA, Paaver T, Sanchez JA, Skaala Ø, Titov S, Cross TF 2005. Population Structure in the Atlantic Salmon: Insights From 40 Years of Research into Genetic Protein Variation. *Journal of Fish Biology* **67**, (Supplement A).
- Ward RD, Jørstad KE, Maguire G 2003. Microsatellite diversity in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) introduced to Western Australia. *Aquaculture* **219**: 169-179.
- Wennevik V, Skaala Ø, Titov SF, Studyonov I, Nævdal G 2004. Microsatellite variation in populations of Atlantic salmon from North Europe. *Environmental Biology of Fishes* **69**, 143-152.