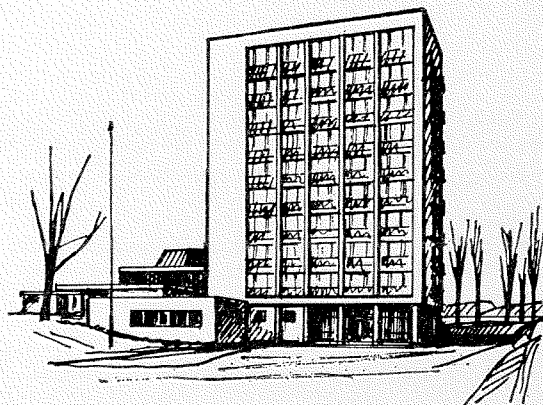


FISKENIDIREKTORATET
BIBLIOTEKET

Elev. 3

Fisken og Havet

RAPPORTER OG MELDINGER FRA FISKERIDIREKTORATETS
HAVFORSKNINGSINSTITUTT BERGEN



SERIE B NR. 3

1973

Begrenset distribusjon
varierende etter innhold
(Restricted distribution)

VARIASJONER I YNGELVEKST HOS LAKS OG REGNBUEAURE

Av

Dag Møller og Gunnar Nævdal

Fiskeridirektoratets Havforskningsinstitutt
Boks 2906, 5011 Bergen - Nordnes

Redaktør

Erling Bratberg

SERIE B NR. 3

1973

k 3910

INNLEDNING

Hos de fleste akvatiske dyrearter produserer hvert foreldrepar et stort antall avkom, og bare en liten del av avkommet når selv kjønnsmoden alder. Hvilke av avkommet som vokser opp, kan være tilfeldig, men det er også resultatet av et utvalg av de beste under bestemte forutsetninger, som igjen avgjøres av miljøet dyra lever i. Utvalgsriteriene er evnen til å overleve; til å utnytte miljøet og greie seg i konkurransen med sine artsfrender og med andre arter. Artene, slik vi finner dem i naturen, er resultatet av en spesifisering til bestemte miljøforhold gjennom tallrike generasjoner.

Når en art nyttes for kulturformål, blir den gitt et beskyttet miljø, og individene er ikke lenger utsatt for konkurranse om plass og mat. Men nå er det de økonomisk viktige egenskaper ved dyra som trer i forgrunnen. Det naturlige utvalg tar ikke hensyn til slike egenskaper, men i og med at det naturlige utvalg mer eller mindre fjernes, kan det i stedet innføres et kunstig utvalg som har til formål å finne fram til et forbedret avlsmateriale sett fra en økonomisk synsvinkel.

De artene som er mest aktuelle for norsk fiskeoppdrett, laks og regnbueaure, er begge nokså "ferske" som oppdrettsobjekt. Riktignok har regnbueauren vært gjenstand for oppdrett gjennom en del generasjoner, og det har vært drevet utvalg av stamfisk og kryssing mellom ulike stammer eller raser når det gjelder denne arten. Men trass i at det må antas at regnbueauren har fjernet seg en del fra sine ville stamfedre, er det likevel trolig mye å vinne ved kunstig utvalg, ikke minst fordi det utvalg som har vært drevet tidligere, har foregått som tilpasning til oppdrettsforhold som er ulike dem vi har i Norge.

For laksen sitt vedkommende har det praktisk talt ikke vært drevet noe avlsarbeid ennå, da det bare i et fåtall tilfeller har vært holdt laks i oppdrettsanlegg gjennom flere generasjoner. Laksen som nyttes som stamfisk i oppdrett, er "villfisk", og med kjennskap til hvor sterkt laksen varierer i mange karakterer innen og mellom de naturlige populasjonene, er det lett å forstå hvor lite ensartet avlsmaterialet innen lakseoppdrettet er.

Av de mest aktuelle karakterene for avlsmessig forbedring av avlsmaterialet (genetisk foredling) hos fisk, kan nevnes veksthastighet, alder ved kjønnsmodning, kroppsform, kjøttkvalitet, kjøttfarge og sjukdomsresistens. Av disse er de to første viktigst, og målsetningen for det avlsarbeid som drives ved Havforskningsinstituttet, er først og fremst å finne fram til et avlsmateriale som er forbedret i disse karakterene.

Nødvendige vilkår for genetisk foredling er at de aktuelle karakterene viser variasjon i utgangsmaterialet. Dette er imidlertid ikke tilstrekkelig, idet variasjonene kan skyldes både arvefaktorer og miljøfaktorer, og arvefaktorene kan være uavhengig virkende faktorer (additivt virkende gener) eller faktorer som gir samspilleffekter. Hvor stor del av variasjonen i framtoningspreget (fenotypen) som blir bestemt av hver av disse variasjonsårsakene, er vesentlige for opplegget av avlsarbeidet, og dette må klarlegges før arbeidet kan planlegges på lengre sikt. I denne innledende analysen er omhandlet observasjoner over vekst innen hel- og halvsøskengrupper av yngel av laks og regnbueaure. Forsøkene startet høsten 1971, og noen av resultatene fram til utgangen av 1972 er foreløpig behandlet.

MATERIALE OG METODER

I tabell 1 er gitt en oversikt over materialet av befruktet rogn som danner grunnlaget for disse undersøkelsene. Rogna ble samlet inn i løpet av høsten 1971 og vinteren 1972 fra elver i Vest-Norge, Nord-Norge, Sverige og Canada og fra ett oppdrettsanlegg (ErosLaks, Bjordal). For å få inn mest mulig av den fenotypiske variasjon som finnes mellom de naturlige populasjonene, ble det forsøkt å skaffe materiale fra flest mulig og fra geografisk spredte lokaliteter.

Fra hver elv er normalt brukt to stamfisk av hvert kjønn. Rognporsjonen av hver hunnfisk ble delt i to og befruktet med melke fra ulike hannfisk. På denne måten ble det fire grupper av befruktet rogn fra hver lokalitet. Disse gruppene danner grunnlag for avkomstgrupper, altså grupper av fisk med samme foreldre. Individene i en gruppe er halvsøsken til individene i to andre grupper idet de har faren felles med den ene og moren felles med den andre.

Fra noen elver var det uråd å få to stamfisk av hvert kjønn, og antall

Tabell 1: Oversikt over avkomstgrupper av laks og regnbueaure.

<u>Opphavselv eller anlegg</u>	<u>Antall grupper</u>	<u>Gruppenr.</u>	<u>Dato for klekking</u>
Laks:			
Nord-Norge:			
Målselv	4	01-04	4.4-72
Lakselv	2	05-06	7.4-72
Alta-elv	4	07-10	21.4-72
Vest-Norge:			
Nesvågen(utsatt Lonevågslaks)	3	11-12	28.4-72
"	2	14-15	11.5-72
"	2	16-17	15.5-72
"	2	18-19	19.5-72
Lærdal	4	20-23	27.4-72
Rauma	4	24-27	30.4-72
Etne-elva	4	28-31	27.4-72
Tengselva	4	32-35	29.4-72
Gaula	4	36-39	15.5-72
Opo	2	40-41	17.5-72
Eio	4	42-45	19.5-72
Vosso	4	46-49	23.5-72
Eroslaks	11	50-60	23.5-72
Eroslaks	2	61-62	6.6-72
Sverige:			
Sheleftelv	4	63-66	24.4-72
Canada:			
Maria Pond	4	67-70	29.2-72
Mac Donald River	4	71-74	2.3-72
Regnbueaure:			
Eroslaks	11	1-11	20.4-72
Eroslaks	9	12-20	15.5-72

grupper ble derfor færre enn fire. Fra et par lokaliteter, bl.a. fra ErosLaks, ble samlet inn mer enn fire grupper av rogn. Dette gjelder også gruppene av regnbueaure, som alle ble dannet på grunnlag av stamfisk fra ErosLaks.

Rogna fra elver og anlegg i Norge ble lagt inn i klekkeriet ved Fisk og Forsøk, Matre, bortsett fra to grupper som måtte legges inn i klekkeriet i Tromsø på grunn av flystreik på det tidspunkt da laksen ble strøket. Dette materialet ble seinere sendt til Matre som øyerogn. Rogna fra Sverige og Canada ble også mottatt som øyerogn. Yngelen av denne rogn ble klekket ut ved Havforskningsinstituttet og sendt til Matre etter at den var fóret en tid.

Yngelen som ble utklekket i Matre, ble overført til yngelkarene omtrent på den tiden da plommesekken var resorbert. Det ble nyttet runde yngelkar, 1,5 m i diameter og 1 m djupe. På grunn av varierende antall yngel i gruppene, ble det også noe varierende belegg i karene, men i alle karene var det færre fisk enn bereknet maksimumsbelegg skulle tilsi.

Da det var flere grupper enn yngelkar, ble det nødvendig å holde to eller flere grupper i samme kar. I slike tilfeller ble yngelen merket ved finnekipping.

Under rognstadiet og første del av yngelstadiet var det varierende og tildels stor dødelighet i gruppene. I alt 13 laksegrupper og fire grupper av regnbueaure gikk helt ut.

For å registrere veksten ble yngelen lengdemålt da den var 6 måneder gammel. Fordi yngelen i de ulike gruppene klekket til ulike tidspunkt, ble også målingene utført til ulike tidspunkt. De første gruppene ble målt i slutten av august og de siste i begynnelsen av desember.

Fra hver gruppe ble normalt målt 200 fisk. I grupper med færre enn 200 fisk ble alle målt, og i de canadiske gruppene ble alle individene målt uansett totalantall.

Lengden ble målt nedover til nærmeste millimeter. For statistisk behandling av dataene ble brukt frekvensfordelingene i mm-grupper, men for grafisk

framstilling ble brukt fordelingene i 5 mm-grupper. Dataene behandles etter standard statistiske metoder for å berekne genetiske parametre.

RESULTATER

Lengdefordelingene for hver gruppe av lakseyngel er vist i figur 1 og for yngel av regnbueaure i figur 2. Gjennomsnittslengden for hver gruppe er satt inn i figuren.

Det går fram av figurene at det er tildels stor forskjell mellom gruppene. Men det er også stor variasjon mellom individer innen gruppene slik at det er nødvendig med en nærmere statistisk prøving før det kan avgjøres om variasjonene mellom gruppene gir uttrykk for en reell variasjon i veksten eller om den kan ha sin årsak i tilfeldigheter.

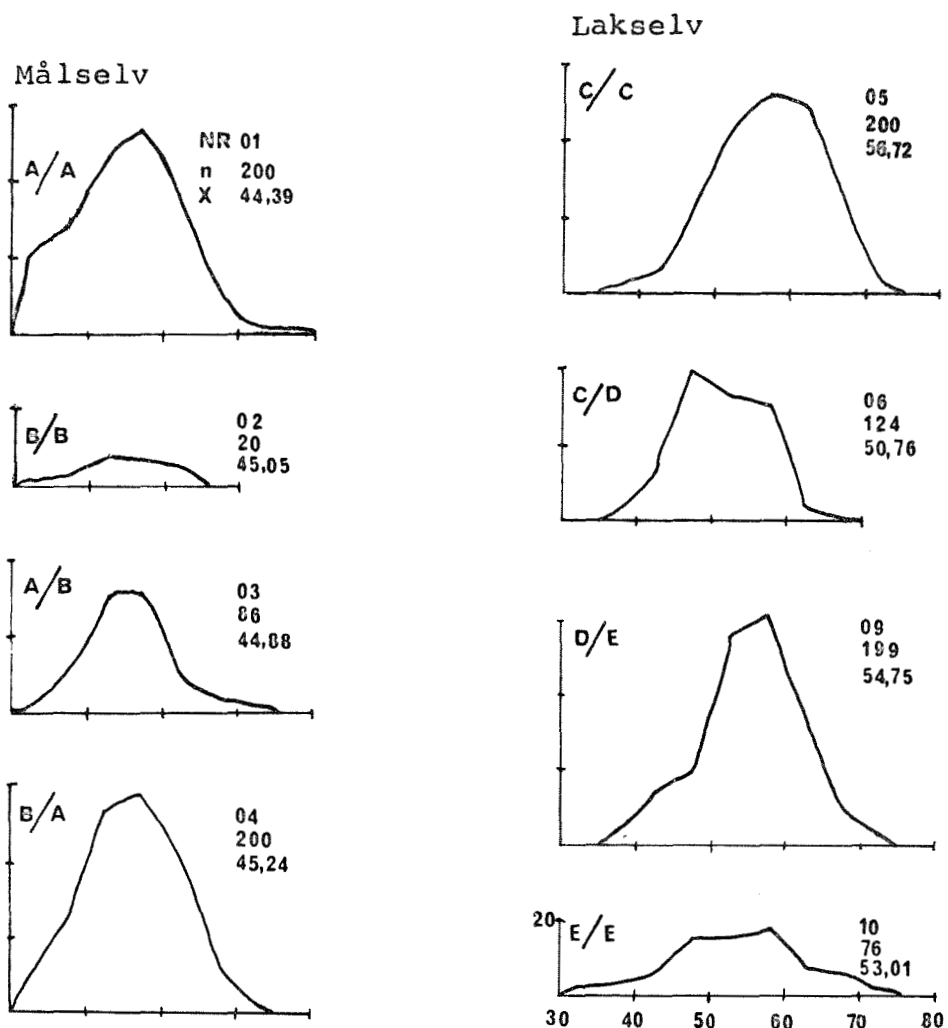
Den relative størrelsen av variasjonen mellom søskengrupper i forhold til den totale variasjonen i materialet, gir uttrykk for i hvilken grad arvelige faktorer er årsak til variasjonene. Et uttrykk for denne proporsjonen er intraklassekorrelasjonen som defineres av

$$\frac{\sigma^2_m}{\sigma^2_m + \sigma^2_i}, \text{ der } \sigma^2_m$$

er variansen (det gjennomsnittlige kvadratet av enkeltobservasjonenes avvik fra gjennomsnittsverdien) mellom grupper og σ^2_i er variansen innen grupper. Fra populasjonsgenetikken kjenner en til at den genotypiske korrelasjon, r_G , mellom helsøsken er $\frac{1}{2}$ og den fenotypiske korrelasjon, $t = \frac{1}{2}h^2$, der h^2 , kalt arvbarheten, er den delen av den totale variansen som blir bestemt av arvefaktorer som virker uavhengig. Det er nødvendig å finne verdien av arvbarheten for de karakterer som blir gjort til gjenstand for genetisk foredling.

For å finne uttrykk for arvbarheten ut fra helsøkengrupper, må først bereknes intraklassekorrelasjonen, som er et uttrykk for den fenotypiske korrelasjon, t , mellom helsøsken. Da $t = \frac{1}{2}h^2$, det vil si $h^2 = 2t$, finnes et uttrykk for arvbarheten ved å doble intraklassekorrelasjonen.

Vilkåret for å bruke denne metoden, er at det ikke er noe slektskap mellom gruppene innbyrdes. I disse undersøkelsene er en stor del av gruppene



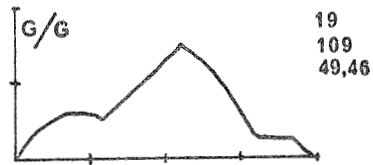
Figur 1 a.

Lengdefordelinger av 6 mnd. gammel lakseyngel.

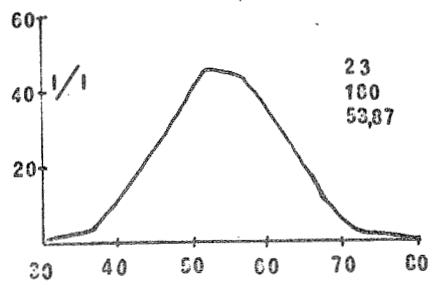
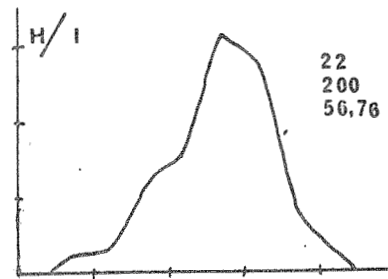
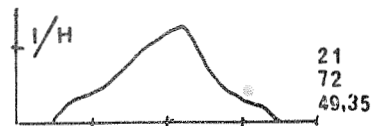
Tallkolonne til høyre for hvert diagram representerer i rekkefølge: nummer på avkomstgruppe, antall fisk målt (n) og i gjennomsnittslengde (\bar{x}) av individene i gruppen. Til venstre i diagrammet representerer like bokstaver over skråstreken grupper med samme far, under streken grupper med samme mor.

Når $n > 250$ er antallet i hver lengdegruppe redusert i forholdet 200 : n.

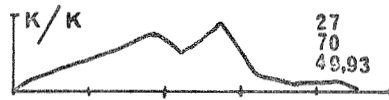
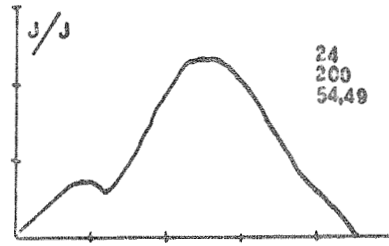
Lonevåg



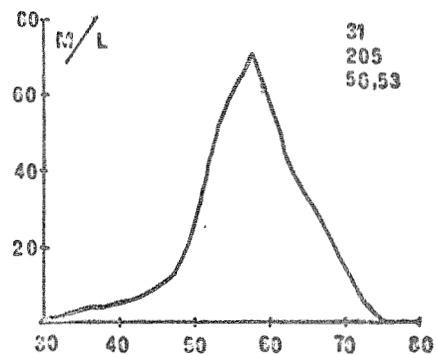
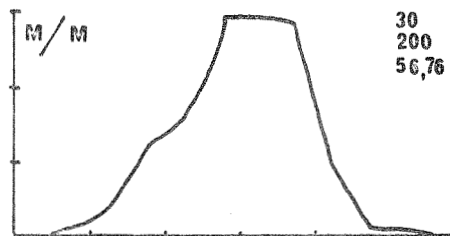
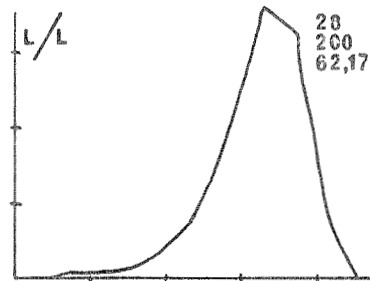
Lærdal



Rauma

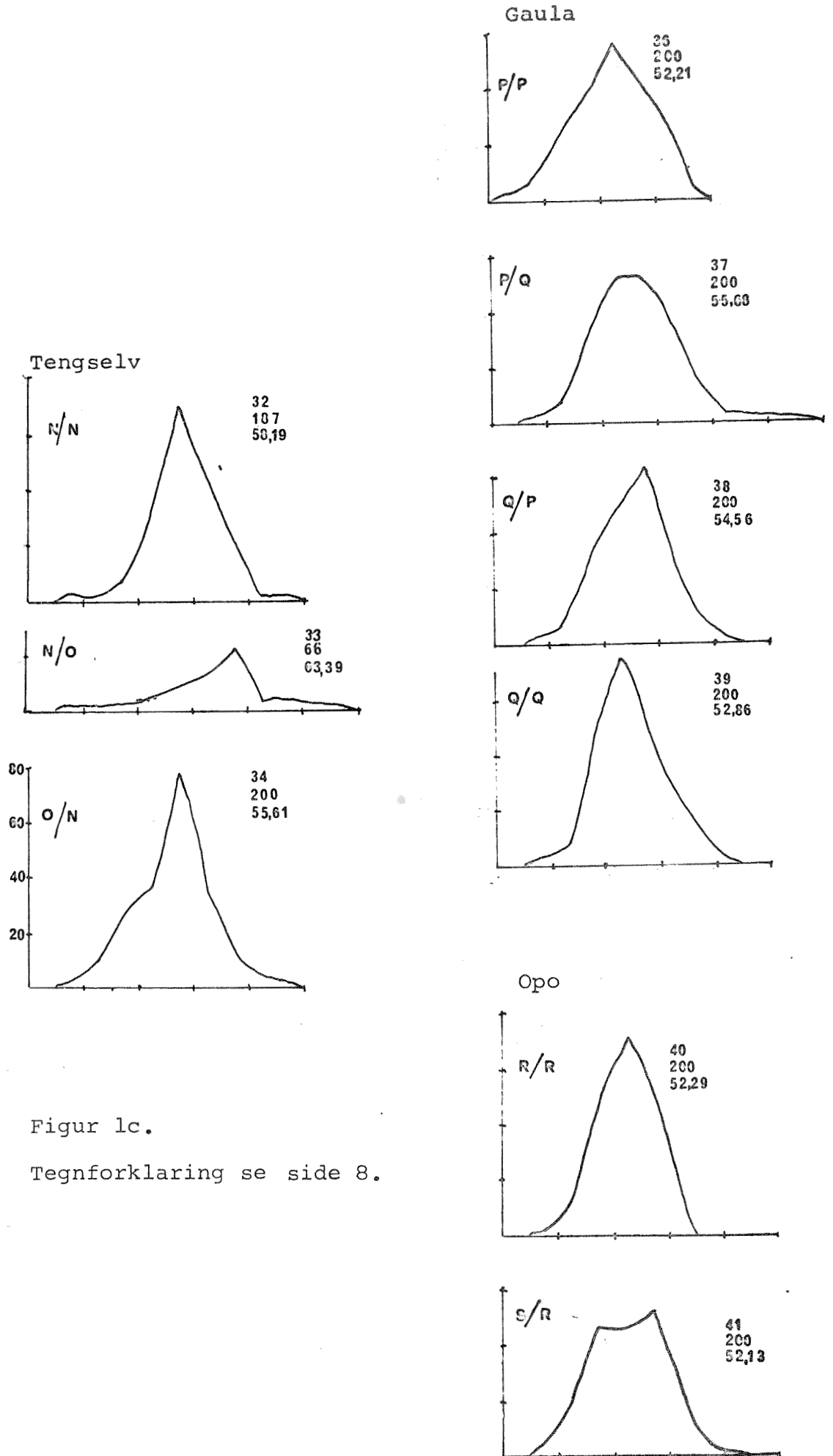


Etne



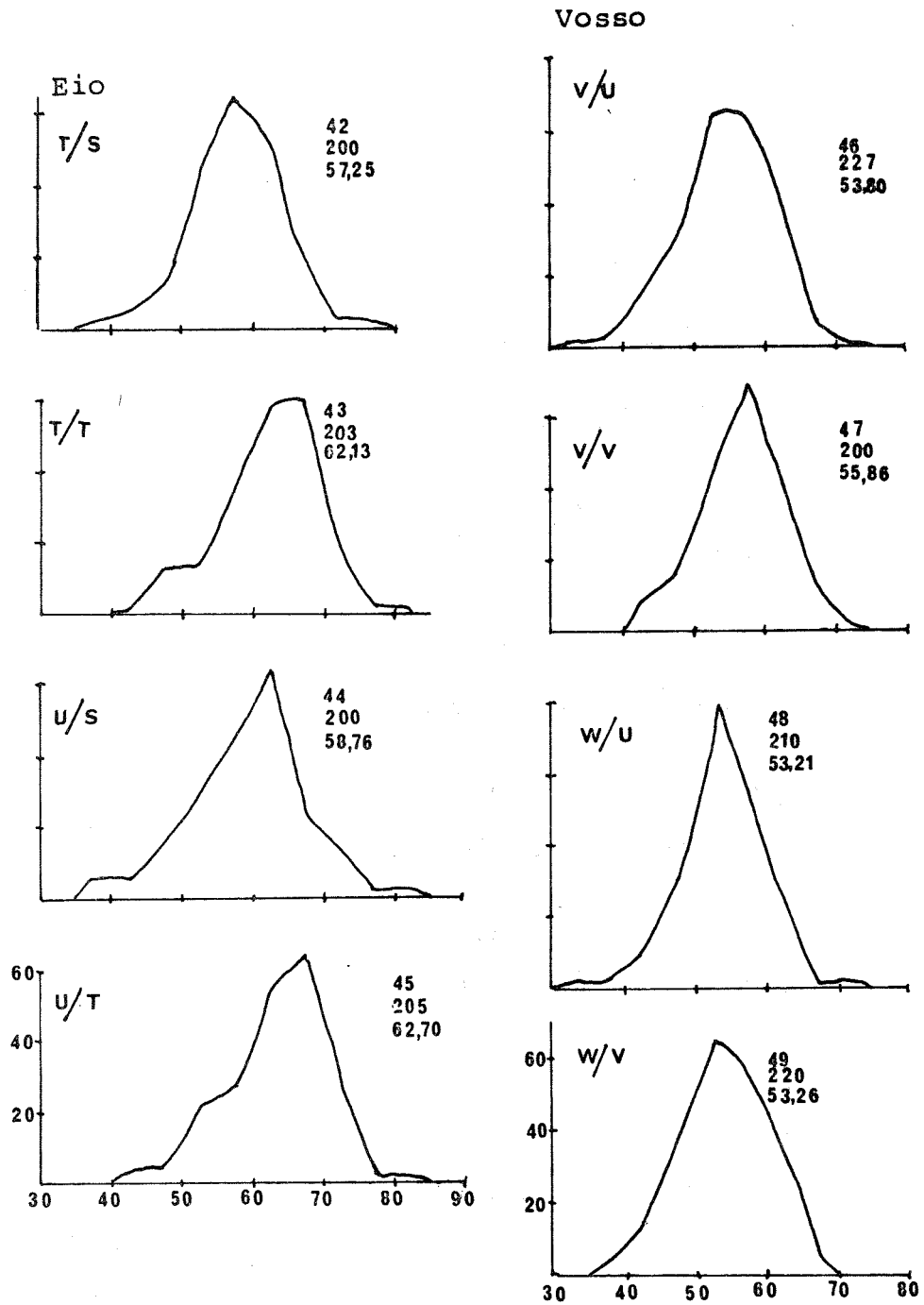
Figur 1b.

Tegnforklaring se side 8.



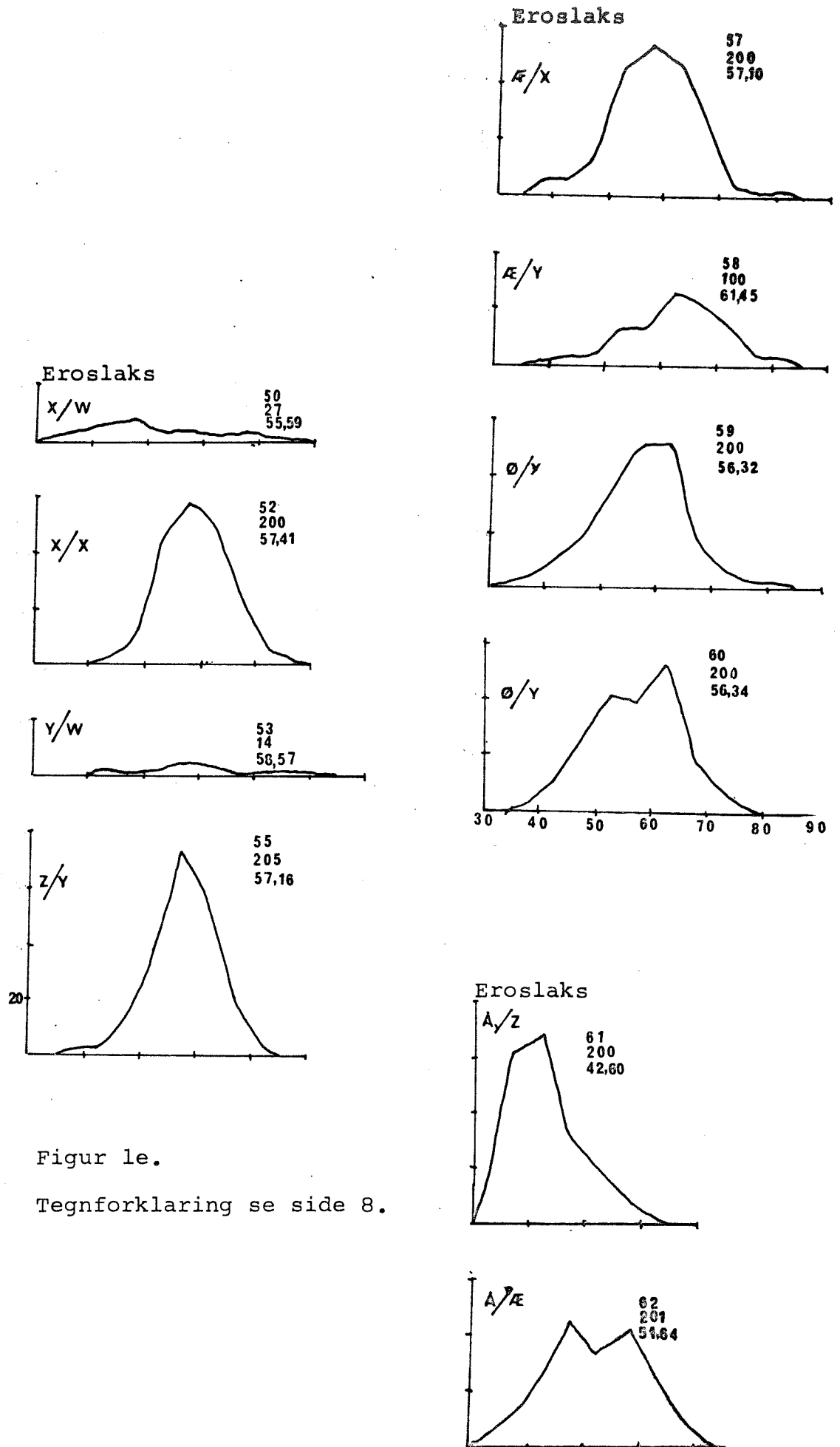
Figur 1c.

Tegnforklaring se side 8.



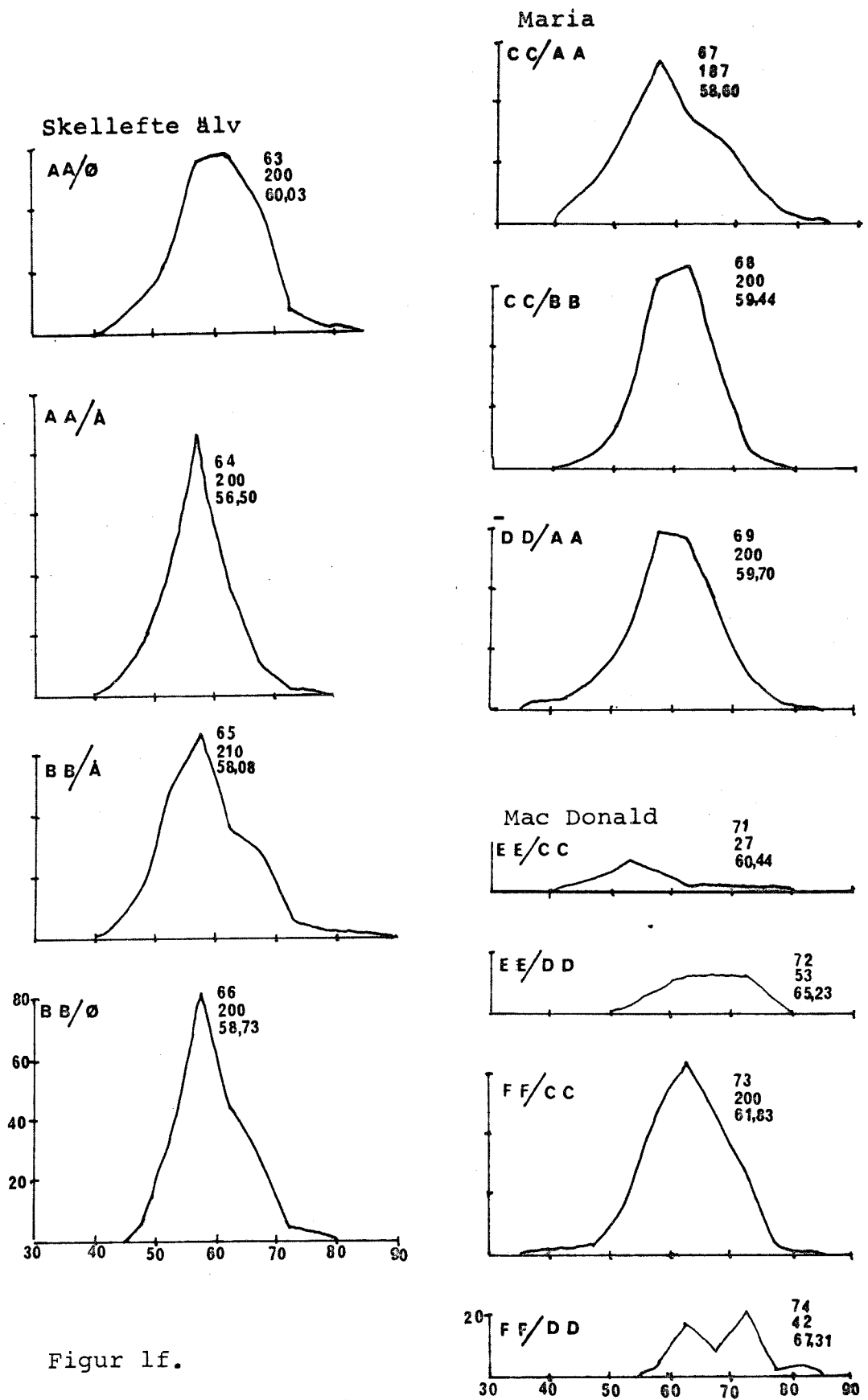
Figur 1d.

Tegnforklaring se side 8.



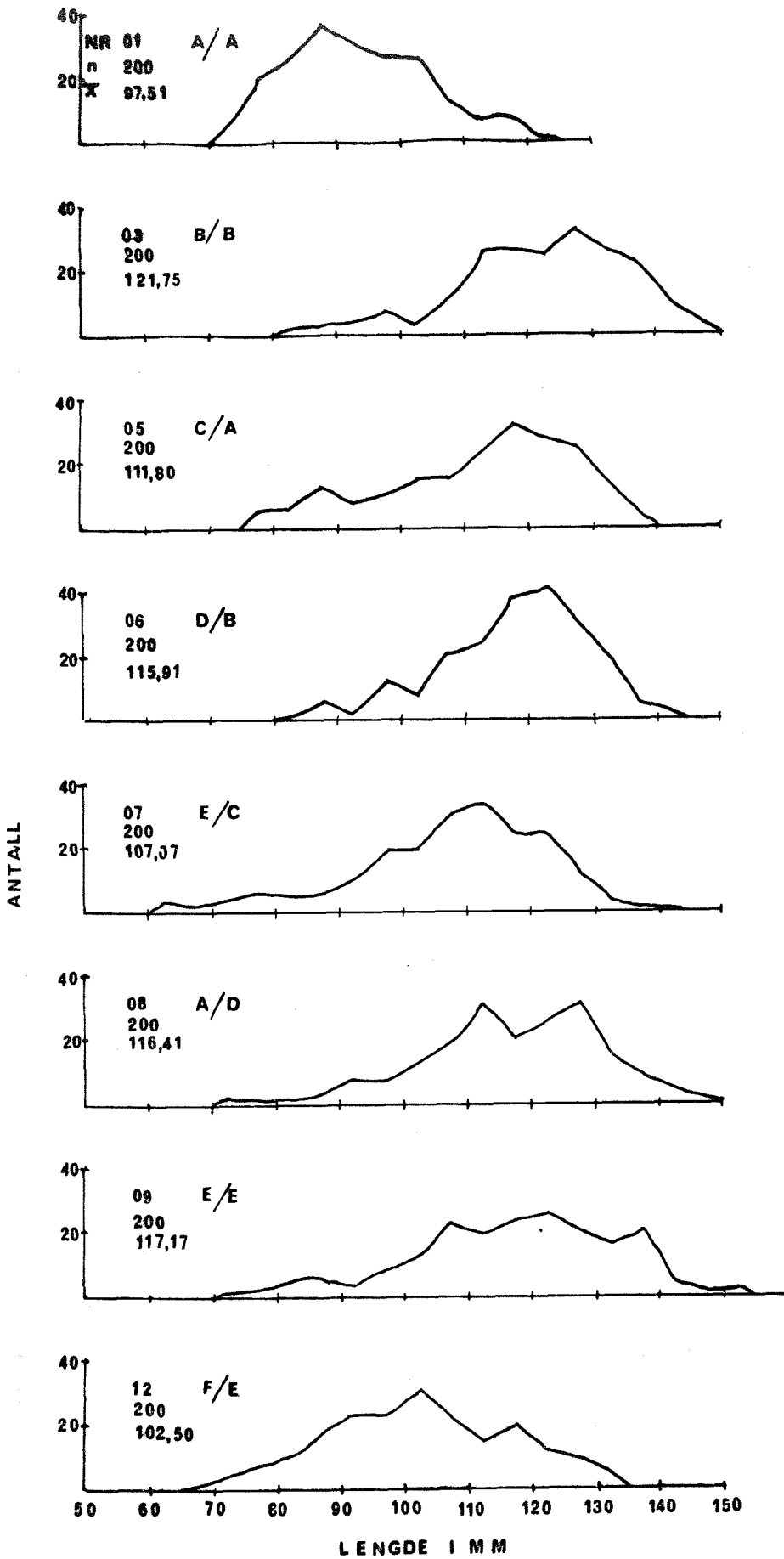
Figur 1e.

Tegnforklaring se side 8.



Figur 1f.

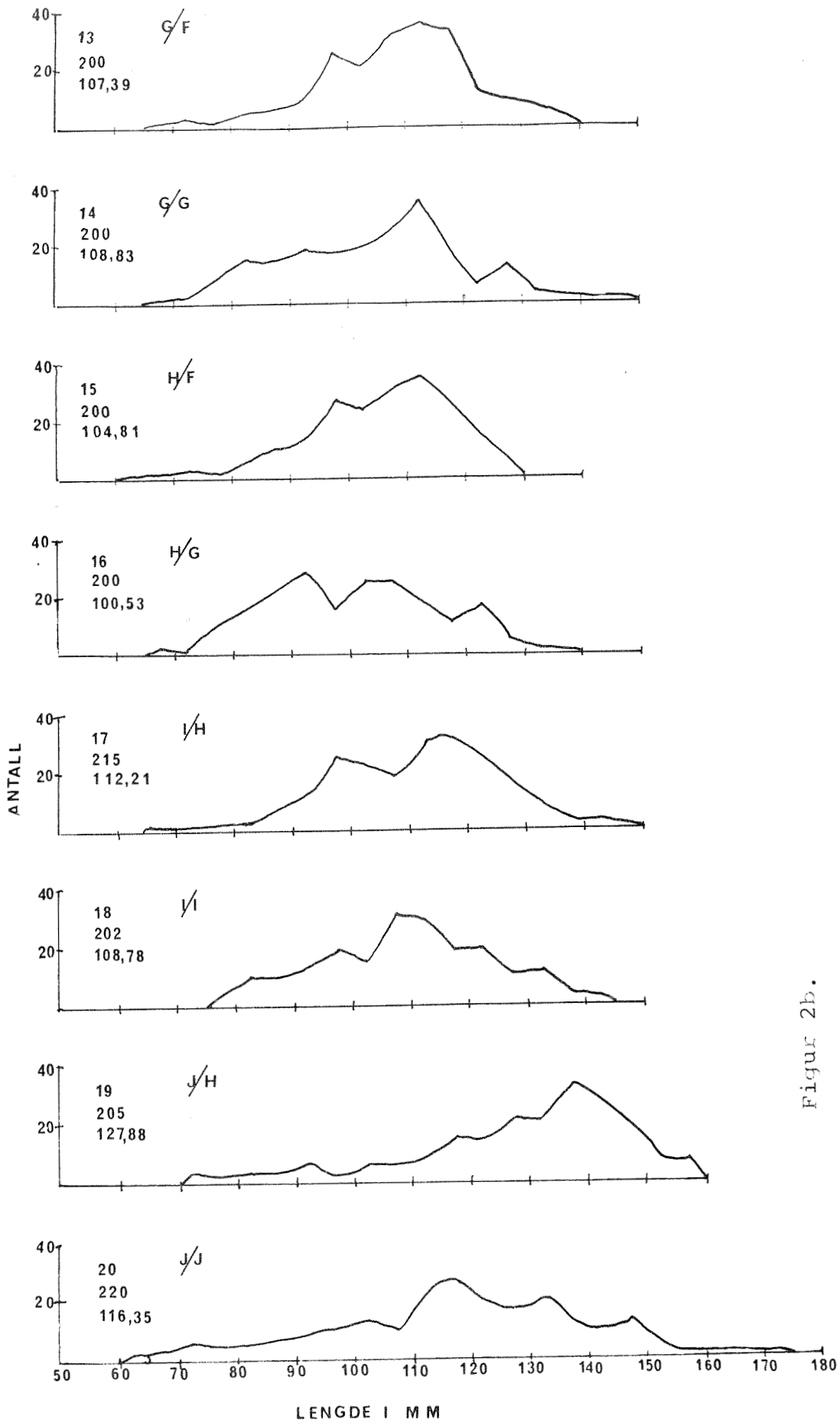
Tegnforklaring se side 8.



Figur 2a.

Lengdefordeling av 6 mnd. gammel regnbueaure.

Tallkolonne lengst til venstre for hvert diagram representerer i rekkefølge: nummer på avkomstgruppe, antall fisk målt (n) og gjennomsnittslengde (\bar{x}) av individene i gruppen. Til høyre i diagrammet representerer like bokstaver over skråstreken grupper med samme far, under streken grupper med samme mor.



Figur 2b.
Tegnforklaring se side 14.

innbyrdes beslektet, og for å berekne arvbarheten ut fra helsøskenkorrelasjoner, er det derfor gjort et utvalg i materialet, slik at bare ubeslektede grupper er nyttet.

I tabell 2 er vist berekning av intraklassekorrelasjonen for grupper av lakseyngel ved hjelp av en variansanalyse (Bonnier og Tedin 1940). Materialet inneholder i alt 31 grupper som innbyrdes ikke er i slekt. I tabell 3, a og b, er vist tilsvarende berekninger for to sett av ubeslektede grupper av regnbueaure.

I alle tilfellene ble funnet høye verdier for intraklassekorrelasjonen; for laks 0.41 og for regnbueaure henholdsvis 0.24 og 0.22. Dette tilsvarende følgende verdier for arvbarheten: laks 0.82 og regnbueaure 0.48 og 0.44. Disse høye verdiene indikerer at en stor del av variasjonene i veksten hos yngel av laks og regnbueaure er arvelig bestemt, og at arvefaktorene virker uavhengig.

DISKUSJON

De verdiene for arvbarheten som her er funnet, er vesentlig høyere enn tilsvarende verdier som ble funnet for regnbueaure av Aulstad, Gjedrem og Skjervold (1972). De feilkilder som virker inn på bereknede verdier av arvbarheten, er av to hovedtyper; nemlig systematisk miljøvariasjoner og korrelasjoner på grunn av arvefaktorer som ikke virker uavhengig (gener med samspilleffekt). Kempthorne (1957) har vist at forholdsvis mer av den variasjon som skyldes gener med samspilleffekt, gir korrelasjon mellom helsøsken enn mellom andre slektningskategorier. Analyse av materialet med hensyn til korrelasjoner mellom halvsøsken vil derfor trolig gi svar på hvorvidt gener som ikke virker uavhengig, her kan ha virket til altfor høye verdier for arvbarheten. Men Aulstad et al. (1972) fant at gener med samspilleffekt syntes å ha liten innvirkning når det gjelder vekst hos regnbueaure, og heller ikke i det foreliggende materialet er det grunn til å tro at samspilleffekten er av vesentlig betydning.

Derimot synes det som den andre typen av feilkilder, systematiske miljøvariasjoner, kan være årsak til vesentlig feil. Systematiske miljøvariasjoner er variasjoner i miljøforholdene fra gruppe til gruppe. Resultatet av

Tabell 2. Variasjonsanalyse for estimering av arvbarhet for yngelvekst hos laks.

Variasjonsårsaker	Frihetsgrader	Kvadratsum	Middelkvadrat	Middelkvadratets komponenter
Mellom gruppene	30	123998,70	4133,29	$\sigma^2_i + k\sigma^2_m$
Innen gruppene	6385	179641,30	28,13	σ^2_i
Total	6415	303640,-	47,33	σ^2

k = gjennomsnitt antall observasjoner pr.gruppe; her 203.

i^2 = varians innen gruppene.

m^2 = varians mellom gruppene.

$$\text{Intraklassekorrelasjonen: } \frac{\sigma^2_m}{\sigma^2_i + \sigma^2_m} = \underline{0,41}$$

Tabell 3. Variansanalyse for estimering av arvbarhet for yngelvekst hos regnbueaure.

a.

Variasjonsårsaker	Frihetsgrader	Kvadratsum	Middelkvadrat	Middelkvadratets komponenter
Mellom gruppene	7	96288,82	13755,54	$\sigma_i^2 + k\sigma_m^2$
Innen gruppene	1627	346864,18	213,19	σ_i^2
Total	1634	443153,-	271,20	σ^2

k = gjennomsnitt antall observasjoner pr. gruppe, her 200.

$$\text{Intraklassekorrelasjonen: } \frac{\sigma_m^2}{\sigma_i^2 + \sigma_m^2} = \underline{0,24}$$

b.

Variasjonsårsaker	Frihetsgrader	Kvadratsum	Middelkvadrat	Middelkvadratets komponenter
Mellom gruppene	7	86732,74	12390,39	$\sigma_i^2 + k\sigma_i^2$
Innen gruppene	1599	349387,26	218,50	σ_i^2
Total	1606	436120,-	271,55	σ^2

k = gjennomsnitt antall observasjoner pr. gruppe, her 200.

$$\text{Intraklassekorrelasjonen: } \frac{\sigma_m^2}{\sigma_i^2 + \sigma_m^2} = \underline{0,22}$$

systematiske miljøvariasjoner kan vanskelig skilles fra resultatet av uavhengig virkende arvefaktorer.

Av kjente forhold som kan ha ført til systematiske miljøvariasjoner for det materialet som er behandlet her, skal nevnes:

a. Noen grupper av laks ble utklekket ved Havforskningsinstituttet, og yngelen ble føret der den første tiden.

b. Yngelgruppene var av forskjellig alder, og registrering av miljøforholdene ved Fisk og Forsøk viser en del variasjoner med tiden. Spesielt viste det seg at temperaturen i yngelanlegget falt noe utover høsten, slik at de yngste gruppene kan ha hatt noe dårligere vekstforhold enn de eldste.

c. Tettheten i karene har variert. Det er ukjent i hvor stor grad tettheten virker inn på veksten, men den kan være av stor betydning. I disse forsøkene har imidlertid yngelmengden alltid vært langt mindre enn bereknet maksimumsbelegg for karene skulle tilsi, så det er vanskelig å forstå at tettheten her skulle være av avgjørende betydning.

Det synes ikke å være mulig at noen av de nevnte feilkilder er så vesentlige at de hver for seg kan ha ført til store feil i de bereknede verdiene av arvbarheten. Men alle feilkilder trekker resultatet i samme retning, nemlig mot altfor høye verdier for arvbarheten. Det synes derfor ikke usannsynlig at de samlet kan ha hatt en viss betydning slik at de reelle verdiene for arvbarheten kan ligge noe lavere enn det som her er bereknet. Men i alle fall synes det klart at en vesentlig del av variasjonene mellom grupper er bestemt av uavhengig virkende arvefaktorer og at arvbarheten for yngelvekst hos laks og regnbueaure er høy.

Høy arvbarhet vil si det samme som at individets arvemasse (genotype) manifesterer seg i fenotypen. Fenotypen gir derfor et pålitelig bilde av individets genotype, altså avlsverdien.

Foreløpig er det ukjent om den vekstvariasjonen som er observert mellom yngelgrupper, også er karakteristisk for de seinere stadier i fiskens liv, men er dette tilfelle og arvbarheten fortsatt er høy, vil utvalg av avlsdyr på grunnlag av individets og nære slektningsers fenotype være effektiv for å forbedre veksten hos laks og regnbueaure.

Gruppene som her er omhandlet, vil bli fulgt videre både med hensyn til vekst og med hensyn til andre egenskaper. For å utvide undersøkelsene og for å etterprøve resultatene fra de første gruppene, er rognmateriale for nye grupper av laks samlet inn høsten 1972, og rogn for avkomstgrupper av regnbueaure vil bli samlet inn i løpet av vinteren 1973.

LITTERATUR

- Aulstad, D., Gjedrem, T. og Skjervold, H., 1972. Genetic and environmental sources of variation in length and weight of rainbow trout (Salmo gairdneri). J. Fish. Res. Bd. Can., 29: 237-241.
- Bonnier, G. og Tedin, O., 1940. Biologisk variationsanalys. Svenska Bokförlaget, Bonnier, Stockholm 1940, 325 s.
- Kempthorne, O., 1957. An introduction to genetic statistics. New York og London 1957. 545 s.

FISKEN OG HAVET, SERIE B

Oversikt over tidligere artikler finnes i tidligere nr.

1973. Nr. 1 S. Knutsson: Inspeksjon av anlegg for fiskeoppdrett
 høsten 1972.

1973. Nr. 2 B. Braaten og R. Sætre: Oppdrett av laksefisk i
 norske kystfarvann. Miljø og anleggs-
 typer.