KUNNSKAPSGRUNNLAG FOR MULIG PÅVIRKNING FRA OPPDRETTSTORSK OG LEVENDELAGRET TORSK PÅ VILLTORSK

Pål Arne Bjørn, Sigurd Heiberg Espeland, Kevin Glover, Ellen Sofie Grefsrud, Egil Karlsbakk, Ørjan Karlsen, Terje van der Meeren, Even Moland, Mari Skuggedal Myksvoll, Nina Sandlund (HI), Bjørn-Steinar Sæther (UiT), Ingeborg Mathisen Sætra (UiT) og Terje Svåsand (HI)

RAPPORT FRA HAVFORSKNINGEN NR. 2021-22

Tittel (norsk og engelsk):

Kunnskapsgrunnlag for mulig påvirkning fra oppdrettstorsk og levendelagret torsk på villtorsk

Updated knowledge on possible impacts on wild cod from farmed and wild cod held in net pens

Rapportserie:	År - Nr.:	Dato:
Rapport fra havforskningen	2021-22	26.05.2021
ISSN:1893-4536		

Forfatter(e):

Pål Arne Bjørn, Sigurd Heiberg Espeland, Kevin Glover, Ellen Sofie Grefsrud, Egil Karlsbakk, Ørjan Karlsen, Terje van der Meeren, Even Moland, Mari Skuggedal Myksvoll, Nina Sandlund (HI), Bjørn-Steinar Sæther (UiT), Ingeborg Mathisen Sætra (UiT) og Terje Svåsand (HI)

Forskningsgruppeleder(e): Bjørn Olav Kvamme (Smittespredning og sykdom) Godkjent av: Forskningsdirektør(er): Geir Lasse Taranger Programleder(e): Jan Atle Knutsen, Terje Svåsand og Even Moland

Distribusjon:

Åpen

Prosjektnr:

14272

Oppdragsgiver(e):

Fiskeridirektoratet

Program:

Miljøeffekter av akvakultur

Kystøkosystemer

Forskningsgruppe(r):

Fiskeridynamikk

Populasjonsgenetikk

Reproduksjon og utviklingsbiologi

Smittespredning og sykdom

Antall sider:

47

Sammendrag (norsk):

Det er igjen økende interesse for torskeoppdrett, denne gang med en domestisert oppdrettstorsk som vil ha egenskaper som skiller seg fra vill torsk. Det er behov for et oppdatert kunnskapsgrunnlag om risiko for påvirkning på viltlevende torsk, spesielt genetiske og økologiske interaksjoner og lokalisering i forhold til gyte- og oppvekstområder. Denne rapporten som er bestilt av Fiskeridirektoratet oppdaterer kunnskapsgrunnlag på området med tilhørende foreløpige anbefalinger:

a) Forskning viser at bestandene av kysttorsk er truet, og det er foreslått en gjenoppbygningsplan i nord. Vi anbefaler at miljøeffekter av torskeoppdrett inkluderes i arbeidet med gjenoppbygningsplanen. Vi anbefaler videre å tette kunnskapshull knyttet til økologi og livshistorie hos kysttorsk i nord. Lokale gytefelt langs hele kysten, spesielt sårbare fjordbestander, bør fortsatt beskyttes mot torskeoppdrett. Det bør også vurderes restriksjoner mot flytting og levendelagring av torsk nær gytefelt.

b) Inntil bedre kunnskap foreligger, anbefaler vi at beite- og oppvekstområder i nærhet av gytefelt i indre fjord med høy grad av retensjon, lokal bunnslåing av larver og sårbare bestander gis beskyttelse.

c) Kunnskapen om effekten av genetiske interaksjoner mellom domestisert oppdrettstorsk og villtorsk er i stor grad manglende. Vi har imidlertid mye kunnskap om negative effekter av rømt oppdrettslaks. Risikoprofilen for torsk antas å være høyere, spesielt for svake bestander av kysttorsk, og vil avhenge av hvor stort presset fra oppdrettspopulasjonen er i forhold til størrelsen på lokale bestander, samt grad av domestisering og genetisk avstand til villtorsken. I tillegg både rømmer og gyter oppdrettstorsk i merd, og det finnes ikke barrierer mellom generasjoner hos en rein marin art som torsk. Ved å bruke steril torsk i oppdrett elimineres risikoen for genetiske interaksjoner, og vi anbefaler at bruk av steril torsk utredes.

d) Rømt torsk kan også spre sykdom til villfisk, eller påvirke økosystemene på andre måter (for eksempel konkurranse om beiteområder eller predasjon). Det er også en rekke parasitter, bakterielle og virale agens som kan bli utfordrende ved økt oppdrett og levendelagring av torsk. Vi anbefaler at problemstillinger og kunnskapshull knyttet til sykdom og smittespredning hensyntas og tettes, inkludert flytting av fisk med ukjent smittestatus. I tillegg kan torskeoppdrettsanlegg føre til endringer i vandringsmønster, adferd, fysiologi og reproduksjon hos vill torsk som igjen kan påvirke overlevelse, vekst og rekruttering. Enkelte av disse faktorene har også paralleller til effekter av lakseoppdrett på vill torsk. Slike faktorer bør inkluderes som mulige risikofaktorer i den planlagte risikovurderingen. Havforskningsinstituttet har også nettopp ferdigstilt «Strømkatalogen». Dette verktøyet simulerer spredning av partikler eller patogener, og kan benyttet av forvaltningen i lokaliseringsspørsmål.

For å kunne gi mer presise risikoråd i henhold til forvaltningens behov, planlegges en helhetlig risikovurdering av miljøeffekter av torskeoppdrett i 2022.

Sammendrag (engelsk):

There is a growing interest in cod farming, this time with a domesticated farmed cod that will have characteristics that differ from wild cod. There is a need for an updated knowledge base on the risk of impact on wild cod, especially genetic and ecological interactions and localization in relation to spawning and on-growing areas. This report, which has been commissioned by the Norwegian Directorate of Fisheries, updates the knowledge status in the area with associated recommendations:

a) Research shows that coastal cod stocks are threatened, and a re-building plan has been proposed in the north. We recommend that the environmental impacts of cod farming are included in this work. We further recommend closing knowledge gaps related to ecology and life history of coastal cod in the north. Local spawning grounds along the entire coast, especially vulnerable fjord populations, should be protected against cod farming. Restrictions on the movement and live storage of cod near spawning grounds should also be considered.

b) Until better knowledge is available, we recommend that feeding and rearing grounds in the vicinity of spawning grounds in the inner fjord area with a high degree of eggs and larvae retention and vulnerable populations, should be given protection.

c) Knowledge about the effects of genetic interactions between domesticated and wild cod is largely lacking. However, we know a lot about the negative effects of escaped farmed salmon. The risk profile for cod is assumed to be higher, especially for weak stocks of coastal cod, and will depend on the level of pressure from the farmed population in relation to the size of local stocks, as well as the degree of domestication and genetic distance to wild cod. In addition, farmed cod may escape and/or spawn in the net pens, and there are no barriers between generations in marine species such as cod. By using sterile cod in farming, the risk of genetic interactions is eliminated, and we recommend that the use of sterile cod should be considered.

d) Escaped cod can also spread disease to wild fish, or affect ecosystems in other ways (for example, competition on feeding grounds or predation). There are also several parasites, bacterial and viral agents that can be challenging with increased farming and live storage of cod. We recommend that issues and knowledge gaps related to diseases and the spread of pathogens should be considered and sealed, including the movement of fish with unknown infection status. In addition, cod farms can lead to changes in migration, behavior, physiology and reproduction in wild cod, which in turn can affect survival, growth and recruitment. Some of these factors also have parallels to the effects of salmon farming on wild cod. Such factors should be included as possible risk factors in the planned risk assessment. The Institute of Marine Research has also completed the «Strømkatalogen». This tool simulates the spread of particles or pathogens and can be used in the process of localizing new fish farms.

To be able to provide more precise risk advice in accordance with the aquaculture administration's needs, a comprehensive risk assessment of the environmental effects of cod farming is planned in 2022.

Innhold

1 Bakgrunn 6
1.1 Bestilling 6
1.2 Hovedproblemstillinger og beskrivelse av leveranse 6
2 Innledning 8
2.1 Torskebestander i Norge 8
2.1.1 *Kysttorsk sør for Stadt* 8
2.1.2 *Kysttorsk nord for Stadt og skrei* 8
2.2 Kartlegging av gytefelt og oppvekstområder 9
2.3 Historien om torsk i oppdrett 11
3 Interaksjoner mellom oppdrettet og vill torsk 15
3.1 Genetiske interaksjoner 15
3.1.1 *Genetiske interaksjoner med viltlevende torsk* 15
3.1.2 *Rømming* 16
3.1.3 *Gyting i merd* 19
3.1.4 *Midlertidig lagring/flytting av levende torsk* 20
3.2 Økologiske interaksjoner 21
3.2.1 *Spredning av sykdomsfremkallende organismer- parasitter, bakterier og virus* 21
3.2.2 *Påvirkning fra oppdrettsanlegg på vandring og gyteatferd hos villtorsk* 24
3.2.3 *Oppdrettsanlegg som Fish Aggregating Device* 25
3.2.4 *Effekter av fôrspill på villtorsk* 27
4 Foreløpige konklusjoner og anbefalinger 29
5 Referanser 32

1 - Bakgrunn

1.1 - Bestilling

Fiskeridirektoratet bestilte i brev av 28.08.2020 en sammenstilling av kunnskap om risiko for påvirkning på viltlevende torsk fra torsk holdt i fangenskap. Med torsk holdt i fangenskap skal både oppdrettet torsk (herunder avlet) og viltfanget torsk satt ut i merd inngå. Med det siste menes det både levendefanget torsk(«torskehoteller» og fangstbasert akvakultur (https://www.fiskeridir.no/Akvakultur/Tema/Levendelagring-og-fangstbasert-akvakultur). Bakgrunnen for bestillingen er økt interesse for torskeoppdrett og at det levendelagres viltfanget torsk flere steder langs kysten. Det er dermed et økt behov for forvaltningsstøtte om lokalisering i forhold til villtorsk sine gyte- og oppvekstområder og andre miljøpåvirkninger fra torskeoppdrett. Forvaltningen har den siste tiden avslått å tildele akvakulturtillatelser for torsk i de områdene hvor vill torsk gyter, og både forvaltningen og Havforskningsinstituttet har over en årrekke kartlagt gyteområder for torsk. I tillegg har avlsarbeidet for torsk pågått over mange år, tildels med betydelig offentlig støtte, og det er overveiende grunn til å tro at dette avlsmaterialet vil ha egenskaper som skiller seg fra viltlevende bestander av torsk.

Problemstillingen har ikke vært behandlet i risikorapporten siden 2017, og Fiskeridirektoratet ber om oppdaterte risikoråd, inkludert:

a) Utdyping, om mulig, av områder og forhold som bør tilsi ekstra høy aktsomhet;

b) Vurdering av i hvilken grad oppvekstområder bør gis særlig beskyttelse;

c) Identifisere mulige faktorer som kan påvirke graden av genetiske interaksjoner;

d) Belyse hvilke økologiske effekter rømming kan gi på en lokal bestand av kysttorsk.

1.2 - Hovedproblemstillinger og beskrivelse av leveranse

Bestandene av kysttorsk, både nord og sør for Stadt (62°N) har vært vurdert som kritisk lave, og en gjenoppbyggingsplan for kysttorsk nord for Stadt fra 2011 har ikke vært vellykket. En ny vurdering av status for kysttorsk nord for Stadt har nylig blitt gjennomført, med forslag til forvaltningstiltak og ny gjenoppbygningsplan der det blant annet foreslås redusert fiske om høsten og beskyttelse av kysttorskens gyteområder. Sør for Stadt har fiskepresset over lang tid vært høyere enn bestandene har tålt, og selv om det er tegn til bedring, har det vært nødvendig med til dels sterke fiskerestriksjoner. Det er nå igjen økende interesse for torskeoppdrett, med en oppdrettstorsk som nå har vært 6 generasjoner i avl, og flytting og levendelagring av vill torsk (levendelagring og fangstbasert akvakultur) foregår over større deler av Norskekysten. Med bakgrunn i erfaringer fra forrige runde med torskeoppdrett er det først og fremst bestandene av kysttorsk som har vært vurdert som mest utsatt for negativ påvirkning fra torskeoppdrett og følgende to hovedproblemstillinger har blitt identifisert:

Genetiske interaksjoner mellom oppdrettet og levendelagret torsk og villtorsk gjennom rømming og gyting i merd. Dette kan føre til genetisk innkryssing mellom domestisert oppdrettstorsk og levendelagret vill torsk og ville bestander av torsk med varierende sårbarhet langs Norskekysten.

Økologiske interaksjoner - torskeoppdrettsanlegg, eventuelt også levendelagret torsk, kan føre til endringer i vandringer, adferd, smittespredning og sykdomsutbrudd og fysiologi/reproduksjon hos villtorsk som igjen kan påvirke overlevelse, vekst og rekruttering til ville bestander av torsk.

Fra 2019 har Havforskningsinstituttet implementert en ny metode for risikovurdering av miljøeffekter av akvakultur. En viktig del av risikovurderingsprosessen er å samstille kunnskapsgrunnlaget for vurderingen. I det følgende vil vi gi en oversikt over kunnskapsstatus for de ulike bestandene av torsk, gytefelt- og oppvekstområder til kysttorsk langs kysten samt kunnskapsgrunnlaget på de meste sentrale genetiske og økologiske interaksjonene mellom domestisert

oppdrettstorsk og vill torsk. Effekter av utslipp, bruk av villfanget rensefisk og dyrevelferd er ikke behandlet. Risikobildet for utslipp og eventuell bruk av rensefisk for avlusing av torsk i merd vil i stor grad være det samme som for lakseoppdrett og vi henviser til Risikorapport norsk fiskeoppdrett for en oppdatering på dette. Når det gjelder dyrevelferd vil det være behov for å gjøre en egen vurdering av velferd hos torsk i merd da adferd og behov hos torsk skiller seg fra den for laksefisk.

Til slutt i denne rapporten trekkes noen foreløpige konklusjoner og anbefalinger med utgangspunkt i behov for rådgivning for punktene a-d i bestillingsbrevet. For å kunne gjøre en grundig og mer helhetlig risikovurdering av torskeoppdrett må det settes sammen en ekspertgruppe på tvers av fagfelt for å kartlegge og systematisere risikofaktorer knyttet til torskeoppdrett, også ut over punktene i bestillingen. Vi vil derfor følge opp denne kunnskapsoppsummeringen ved gjøre en risikovurdering av oppdrett på torsk som vil publiseres i kommende utgaver av Risikorapport norsk fiskeoppdrett. Instituttet har som mål at første versjon av vurderingen skal ferdigstilles i løpet av våren 2022.

2 - Innledning

2.1 - Torskebestander i Norge

2.1.1 - Kysttorsk sør for Stadt

Nylig gjennomførte populasjonsgenetiske undersøkelser av bestandsstruktur hos kysttorsk i sør (sør for Stadt) viser at vi har to sameksisterende økotyper av torsk. Den ene økotypen viser høy grad av genetisk likhet med torsken i Nordsjøen og forekommer på kysten hyppigst i ytre områder, mens en genetisk ulik «fjord»-økotype er vanligere lenger inne i fjordene (Sodeland m.fl. 2016; Barth m.fl. 2017; Knutsen m.fl. 2018; Jorde m.fl. 2018). De to økotypene skiller seg genetisk fra hverandre, som for skrei og kysttorsk i nord, i hovedsak i gener som ligger i kromosominversjonene (Sodeland m.fl. 2016; Barth m.fl. 2017, 2019) og de to typene viser forskjeller i livsstil og livshistorier. «Nordsjø»-typen har individer med næringsvandringer ut i kystnære havområder (selv om individer også finnes i fjorder), men mulig tilbakevandringer til gyteområder i Nordsjøen og Skagerrak (André m.fl. 2016), mens «fjord»-typen viser mer stedbundet adferd i mindre eksponerte områder (fjorder) og foretar kortere vandringer til lokale gyteområder (Knutsen m.fl. 2007; Espeland m.fl. 2008; Neuenfeldt m.fl. 2013; Rogers m.fl. 2014). Lokale fjordbestander kan bestå av forholdvis få individer, der svært få av disse bidrar til neste generasjon (Knutsen m.fl. 2011). Kysttorsk i sør vurderes som sterkt redusert med sårbare lokale bestander, og en rekke tiltak er foreslått for om mulig å gjenoppbygge bestandskomplekset (Aglen m.fl. 2016). Tidligere arbeider i Skagerrak, Kattegat og Nordsjøen har også pekt på bestandsenheter som «adferdsenheter» - med særegen områdebruk og vandringsmønster (Svedäng & Svenson 2006; Svedäng m.fl. 2007).

2.1.2 - Kysttorsk nord for Stadt og skrei

Kysttorsk i nord (nord for Stadt) utgjør sannsynligvis et tilsvarende bestandskompleks med lokale bestander i tilknytning til indre kyst- og fjordområder som i sør, men her har vi ikke tilsvarende kunnskap. I forbindelse med ICES' data- og metoderevisjon av bestandsbegregningene for nordøst-arktisk torsk og kysttorsk nord for 62°N ble det besluttet å dele kysttorsk nord for Stadt i to forvaltningsenheter: en datarik bestand nord for 67° og en datafattig bestand mellom 62 og 67° (Nedreaas m.fl. 2021). Selv om lokale bestander ser ut til være tilknyttet begrensede arealer er egnede torskehabitateter kontinuerlig distribuert langs kysten fra Stadt til Varanger. Merkeforsøk indikerer at voksen kysttorsk foretar lokale sesongmessige vandringer (Berg & Albert 2003) og forlater fjorder (Jakobsen 1987) til fordel for tilstøtende kystnære havområder langs sokkelen (Godø 1995). Noe kysttorsk oppholder seg permanent i kystnære havområder, uten å ta selve Barentshavet i bruk som habitat (Nedreaas 2006). Borgundfjorden er gyteområde for en bestand som kan betraktes som en vandrende kysttorsk med næringsvandringer i et større tilstøtende kystområde og sterk «homing»-adferd til et spesifikt og svært langvarig gyteområde (Aannø 2020).

Modellberegninger av pelagisk egg- og larvedrift indikerer at fjord- og kystbestander har spesifikke gyteområder (Myksvoll m.fl. 2011; 2014). Avkommets spredning viser lokal retensjon (tilbakeholdelse), i kontrast til Nordøst-arktisk torsk (skrei) der avkommet transporteres fra ytre kystområder til oppvekstområder i Barentshavet, med bunnslåing etter ca. 5 måneder i drift. Noe kysttorsk finnes innblandet på de samme gyteområder som benyttes av skreien ved Lofoten. Det er ukjent i hvilken grad torsk fra de to hovedgruppene gyter sammen og hybridiserer (Nordeide & Båmstedt 1998; Nordeide & Folstad 2000), men genetiske studier viser økende grad av skreigener i kysttorskbestandene nordover fra Stadt (Dahle m.fl. 2018; Johansen m.fl. 2020; Jorde m.fl. 2021). Det er fremdeles uklart hvordan og hvorvidt pelagisk avkom fra de to bestandene – når de forekommer på samme gyteplass – har ulike sprednings- og bunnslåingsmønstre. I Barentshavet bunnslår torskeyngel på bunn med dyp fra 150-300 m, mens i kyst- fjordhabitater bunnslår torskeyngel betraktelig grunnere og delvis i littoralsonen. Det er utarbeidet en gjenombyggingsplan for kysttorsk nord for Stadt (Aglen m.fl. 2020)

Skrei og kysttorsk skiller seg genetisk hovedsakelig i gener som ligger i deler av kromosomene som er karakterisert ved store såkalte «inversjoner», som innebærer at de nedarves som intakte «pakker» uten å rekombinere, og dette antas å være en viktig mekanisme for opprettholdelse av de to sameksisterende økotypene (Berg m.fl. 2016; Kirubakaran m.fl. 2016; Matschiner m.fl. 2021).

2.2 - Kartlegging av gytefelt og oppvekstområder

Tradisjonelt har begrepet gytefelt blitt brukt for å omtale områder der fisken samles for å gyte. Dette har som regel vært definert som områder der man fanger rennende fisk. Kartlegging av gytefelt etter denne tilnærmingen er problematisk fordi den er avhengig av fangbarhet og innsats. Gytefelt for kommersielt attraktive bestander vil være mer kjent enn gytefelt der fisken enten ikke er kommersielt like interessant eller er vanskeligere å fange. Noen ganger kan det være lettere å fange fisk på vei til et gytefelt enn på selve gytefeltet. Fisk som er rennende når de trekkes opp i båten, trenger ikke nødvendigvis gyte på stedet de er fanget.

Havforskningsinstituttet har kartlagt gytefelt gjennom innsamling av nygytte egg i vannsøylen. Denne metoden vil være påvirket av at innsamlingen gjøres på et gunstig tidspunkt i forhold til gyting, og av stasjonenes representativitet. For å kunne vurdere om det er nok egg i et område til å kategorisere det som gytefelt er det viktig også å ha dekket områder som ikke er gytefelt (kontrollområder).

Biologisk kan små gytefelt være viktige dersom egg og avkom holdes tilbake på gyteområde som følge av strømforholdene i området (retensjon) og i liten grad blander seg med avkom fra andre gytefelt. Dette kan gi opphav til lokale bestander, med potensielle unike tilpasninger (Cianelli m.fl. 2010; Jorde m.fl. 2007; Olsen m.fl. 2004).

Gytefelt for kysttorsk i fjorder og indre deler av kysten har blitt kartlagt gjennom prosjektet «Nasjonalt program for kartlegging av marine naturtyper» siden 2008. Dette prosjektet har etablert en definisjon av begrepet gytefelt for kysttorsk og avdekket problemområder og uklarheter knyttet opp mot kartlegging og avgrensing av gytefelt (Espeland m.fl. 2013).

Kartlegging av gytefelt for kysttorsk har benyttet data fra både feltinnsamling av egg, fiskeridirektoratets intervjundersøkelser og modellering av oseanografi for å vurdere hvilke områder som kan være de viktigste gytefeltene for stasjonære bestander av kysttorsk. Ettersom kartleggingen av gytefelter gjennomført av HI har inkludert områder der egg og larver oppholder seg i vannmassene i perioden umiddelbart etter gyting, vil ofte arealene for disse gytefeltene være større enn de intervjubaserte gyteområdene. I mange tilfeller er det godt overlapp mellom HIs kartlagte gytefelt og de intervjubaserte gyteområdene, men de sistnevnte vil enkelte ganger reflektere gode fiskeplasser for gytemoden fisk som ikke nødvendigvis er gytefelter. I områder der det ikke er gjennomført feltundersøkelser vil de intervjubaserte gyteområdene representere best tilgjengelige kunnskap.

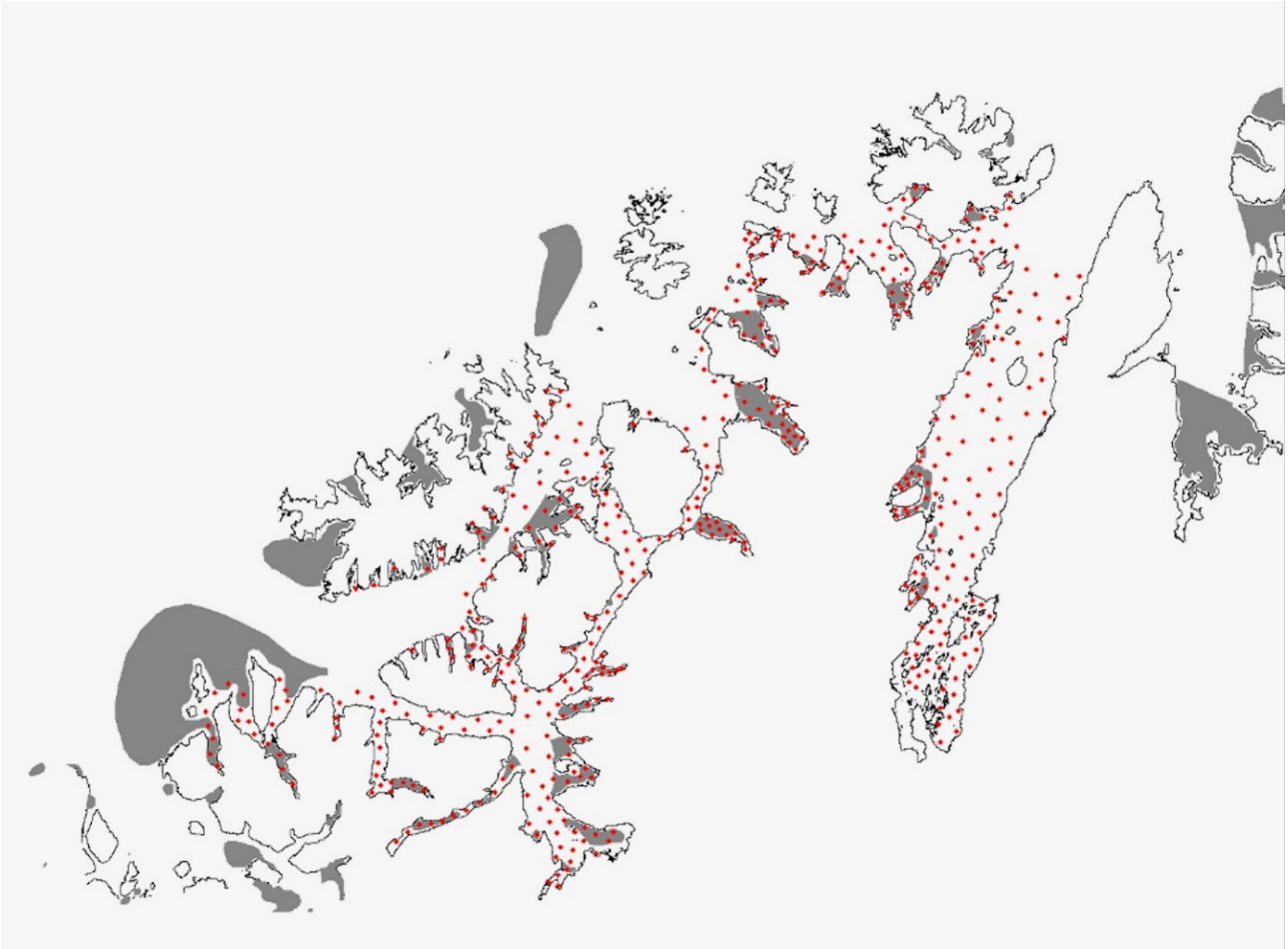
Kartleggingen av gytefelt ble ferdigstilt for hele Norge med feltundersøkelser i 2019. Prosjektet er fra 2020 videreført med overvåkning av gytefelt av kysttorsk samt kartlegging av gytefelt for andre kommersielt viktige arter i prosjektet «Kartlegging av gytefelt og oppvekstområder for kommersielt viktige arter i kystsonen». Dette prosjektet vil overvåke gytefelt gjennom å besøke alle tidligere undersøkte stasjoner på en rullerende basis der hele kysten vil dekkes i løpet av 6-8 års perioder.

Gjennom prosjektet samles det inn egg fra vårgytende arter ved hjelp av vertikale håvtrekk. Stasjoner som undersøkes er primært stasjoner i fjordene og indre deler av kysten (Figur 2.1). Alle egg artsbestemmes, fotograferes og lagres på etanol (Espeland & Sannæs 2018). Det er lagt ned et stort arbeid i å etablere en genetisk metode for artsbestemmelse av egg. Teknologien som benyttes tillater samkjøring av sekvensering av DNA fragmenter fra et høyt antall individuelle prøver. Det benyttes mitokondrielle DNA kjent for sin egnethet til å skille mellom arter hvor det er høy innbyrdes grad av slektskap, som for eksempel mellom forskjellige arter av torskefisk eller flyndrefisk.

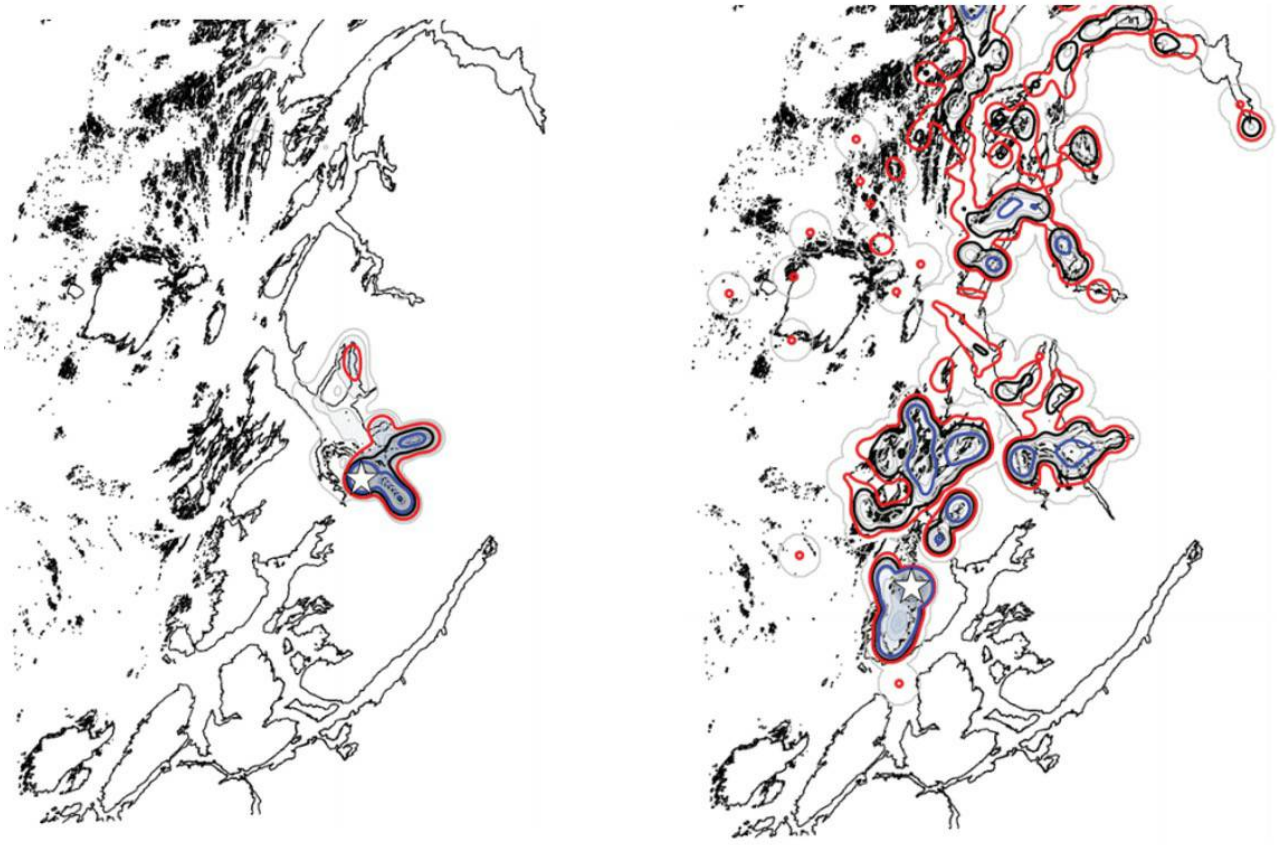
For alle områder som undersøkes gjennomføres det strømmodellering med tilhørende simulering av drift av egg (Espeland m.fl. 2015). På denne måten kan driftsmønsteret tolkes slik at det er mulig å skille gytefelt der egg og larver holdes tilbake på gytefeltet og gytefelt som har større spredning av egg og larver og på den måten er knyttet til andre gytefelt gjennom utveksling av egg og larver (Figur 2.2).

Den endelige registreringen av gytefelt baserer seg både på genetisk artsidentifiserte egg funnet i felt,

strømmodellering og intervjuinformasjon. Alle gytefelt blir kartlagt og oppdatert gjennom prosjektet «Kartlegging av gytefelt og oppvekstområder for kommersielt viktige arter i kystsonen». Og gjøres tilgjengelig gjennom Fiskeridirektoratets kartsystem Yggdrasil. Intervjubaserte gytefelt samlet inn av Fiskeridirektoratet ligger som kartlaget «Gyteområder». Gytefelt for kysttorsk slik de er kartlagt av Havforskningsinstituttet er representert med kartlaget «Gytefelt torsk MB». Det er viktig å bemerke at for ytre områder der det ikke er gjort eggundersøkelser vil intervjubaserte gytefelt representere «best tilgjengelige kunnskap».



Figur 2.1. Kartet viser stasjoner (røde prikker) som er undersøkt ved vertikale håvtrekk for å finne egg. De grå konturene er intervjubaserte gytefelt som er blitt inntegnet etter informasjon fra fiskere og andre lokalt kjente. Legg merke til at gytefeltkartleggingen er fokusert i de indre områdene og for noen områder er de intervjubaserte gytefeltene best tilgjengelige kunnskap.



Figur 2.2. Kart som viser drift fra to gytefelt i Nordland. Linjene viser sannsynlighetsfordeling over hvor egg sluppet ut på punktet markert med en stjerne vil havne. Grå tynne linjer dekker området som består av 100% av fordelingen av egg etter en periode på 30 dager med drift. Røde linjer tilsvarer 75 % av fordelingen. Svarte linjer er 50% fordelingen, mens blå linjer er området som inneholder 25 % av fordelingen. Kartet til venstre viser et gytefelt der egg og larver holdes inne i fjorden og i liten grad driver bort fra gytefeltet. Kartet til høyre viser et gytefelt der egg og larver spres i et større område. Ofte vil også retningen eggene driver fra disse gytefeltene i mye større grad være påvirket av varierende forhold i vær og vind.

«Nasjonalt program for kartlegging av marine naturtyper» har ikke bare kartlagt gytefelter, men også ålegressenger, tareskog og andre viktige habitater som kan fungere som oppvekstområder i kystsonen. Gjennom prosjektet «Kartlegging av gytefelt og oppvekstområder for kommersielt viktige arter i kystsonen» gjøres også undersøkelser av betydningen av ulike habitater som oppvekstområder på utvalgte steder. Foreløpige resultater fra disse undersøkelsene tyder på at flere ulike habitater kan være viktige som oppvekstområder for kysttorsk.

2.3 - Historien om torsk i oppdrett

I Norge ble de første forsøkene med atlantisk torsk utført som gjenoppbyggingsprogrammer på slutten av 1880-tallet med store utsett av plommesekklarver (Rognerud 1887). Krav om bevis på at disse var levedyktige førte til startfôring i et sjøvannsbasseng ved den biologiske stasjonen i Flødevigen, der ca. 5000 torskeyngel ble drettet opp på naturlig dyreplankton. Først 100 år senere ble den samme metoden benyttet i Hyltropollen i Austevoll for å skaffe torskeyngel til akvakultur (Kvenseth & Øiestad 1984; Øiestad m.fl. 1985). Dette førte til den første «torskeboomen» der yngel ble forsøkt produsert i poller eller poseanlegg knyttet til poller (van der Meeren & Naas 1997). Begrensning i yngeltilgang, optimalt vekstfôr, tidlig kjønnsmodning og endringer i markedssituasjonen førte imidlertid til at interessen for torsk i oppdrett falt sammen på begynnelsen av 90-tallet (Svåsand m.fl. 2004; Engelsen m.fl. 2004). Imidlertid beholdt Havforskningsinstituttet pollen «Parisvatnet» i Øygarden (Blom m.fl. 1991) som forsynte noen få oppdrettere med yngel.

Inspirert av veksten for andre marine arter i akvakultur i Sør-Europa ble forsøk med intensiv produksjon av torskyngel basert på produksjon av levendefôr som hjuldyr (rotatorier) og saltkreps (Artemia), utført i løpet av 1990-1993 av PB

Ernæring ARC og Salar AS på Bessaker nord for Trondheim, sammen med flere norske forskningsinstitusjoner (Svåsand m.fl. 2004). Til tross for et høyt antall yngel produsert i disse storskalaforsøkene, ble det observert høy dødelighet på grunn av kannibalisme forårsaket av suboptimale oppdretts- og fôrforhold, og forsøkene ble avsluttet.

Videre utvikling av ernæringsmessig kvalitet gjennom anrikning av rotatorier og Artemia mot slutten av 90-tallet, sammen med oppløftende forsøk med intensiv startfôring av torsk i Canada og økende priser på grunn av nedgang i ville bestander, førte til fornyet interesse for torskeoppdrett ved årtusenskiftet. Forsøk i Austevoll viste at yngelproduksjon av torsk kunne gjøres uavhengig av årstid ved hjelp av lysstyring (Norberg m.fl. 2004; van der Meeren & Ivannikov 2006), og dette initierte den andre «torskeboomen» basert på intensiv startfôring og yngelproduksjon. Det ble etablert et nasjonalt stamfisksenter for torsk i Tromsø, og tillatelser for etablering av torskeklekkerier og matfiskanlegg økte raskt fra 94 i 2000 til 560 ved utgangen av 2004. Videreføring av tillatelsene var imidlertid avhengig av at det ble satt fisk i anleggene innen få år, og kapasiteten med hensyn til produksjon av yngel av god kvalitet klarte ikke å følge opp etterspørselen. Yngel med dårlig vekstevne og misdannelser i skjelettet ble satt ut i merder, og påfølgende rømminger resulterte i negative presseoppslag der betegnelsen «monstertorsk» ble brukt. Torsk ble faktisk observert i å aktivt bite hull i notveggene (Damsgård m.fl. 2012), og rømt torsk ble funnet igjen på lokale gyteområder i betydelig avstand fra matfiskanlegg (Jørstad m.fl. 2014). Dårlig vekst, rømminger og dårlig kvalitet reduserte de økonomiske marginene hos oppdretterene. Torskeyngel drettet opp på naturlig plankton (copepoder) har vist både bedre vekst og lavere andel av deformiteter enn torsk startfôret på rotatorier og Artemia (Fjelldal m.fl. 2009; Busch m.fl. 2010; Karlsen m.fl. 2015). Ernæring i tidlige livsstadier ser derfor ut til å være viktig for yngelkvaliteten.

I motsetning til laksefisk er torsk en marin fisk som enkelt kan gyte i merdene (Jørstad m.fl. 2008; van der Meeren m.fl. 2012). Ettersom kjønnsmodning bare delvis kunne kontrolleres ved lysstyring i merder (Taranger m.fl. 2006; Skulstad m.fl. 2013) og torskeyngel ble flyttet langs hele norskekysten, ble dette betraktet som en mulig genetisk trussel mot lokale tilpasninger hos torskestammer som viser stor genetisk diversitet fra syd til nord (Johansen m.fl. 2020). Kjønnsmodningen representerte i tillegg et tap i biomasse som oppdretterene ikke fikk dekning for. Kjønnsmodningen førte også til stor dødelighet i enkelte matfiskanlegg fordi torsken fikk problemer med å slippe eggene, såkalt «gytespreng» (Árnason & Björnson 2012).

Under den andre «torskeboomen» ble torskens genom kartlagt (Johansen m.fl. 2009), og nye molekylære metoder for undersøkelser av gener og genaktivering dukket opp og har ekspandert raskt det siste tiåret. Dette har ført til bedre verktøy for å forstå biokjemiske og fysiologiske prosesser hos torsken, og hvordan disse påvirkes av ernæring og miljø.

I matfiskfasen oppdrettes torsk i tilsvarende systemer som laks. Siden intensiv produksjon er årstidsuavhengig, vil torsk kunne settes i sjøen nær hele året. Vekstmønsteret til fisken vil påvirkes av omgivelsestemperaturen. Tar en utgangspunkt i en torsk som settes ut på høsten ca. 6 mnd etter klekking i mars/april, vil denne fisken ofte være rundt 3-400 g året etter klekking. Frem mot sommeren har den vokst til 500-800 g, to år etter klekking er den gjerne 1,2-1,5 kg. Unngår en kjønnsmodning på denne fisken (som to-åring), kan den bli 2,5-3,0 kg på høsten, dvs. ca. 30 mnd. etter klekking. Betydelig variasjon i vekst er observert. Det er begrenset med vekstdata fra kommersielt oppdrett tilgjengelig, men data fra det nasjonale avlsprogrammet for torsk, viser at torsk fra januar vokste fra ca. 100 g til 2,8 kg i oktober 21 mnd senere (Henriksen m.fl. 2018). Det skal sies at i forsøkene som har oppnådd best vekst er det benyttet pollprodusert (ekstensiv) fisk. I starten av perioden hvor det ble brukt intensivprodusert fisk klekket både vår og høst var veksten dårligere, men ut fra vekstkurvene presentert i Henriksen m.fl. (2018), kan det se ut som dette er forbedret. Avslprogrammet viser en vekstforbedring for hver generasjon.

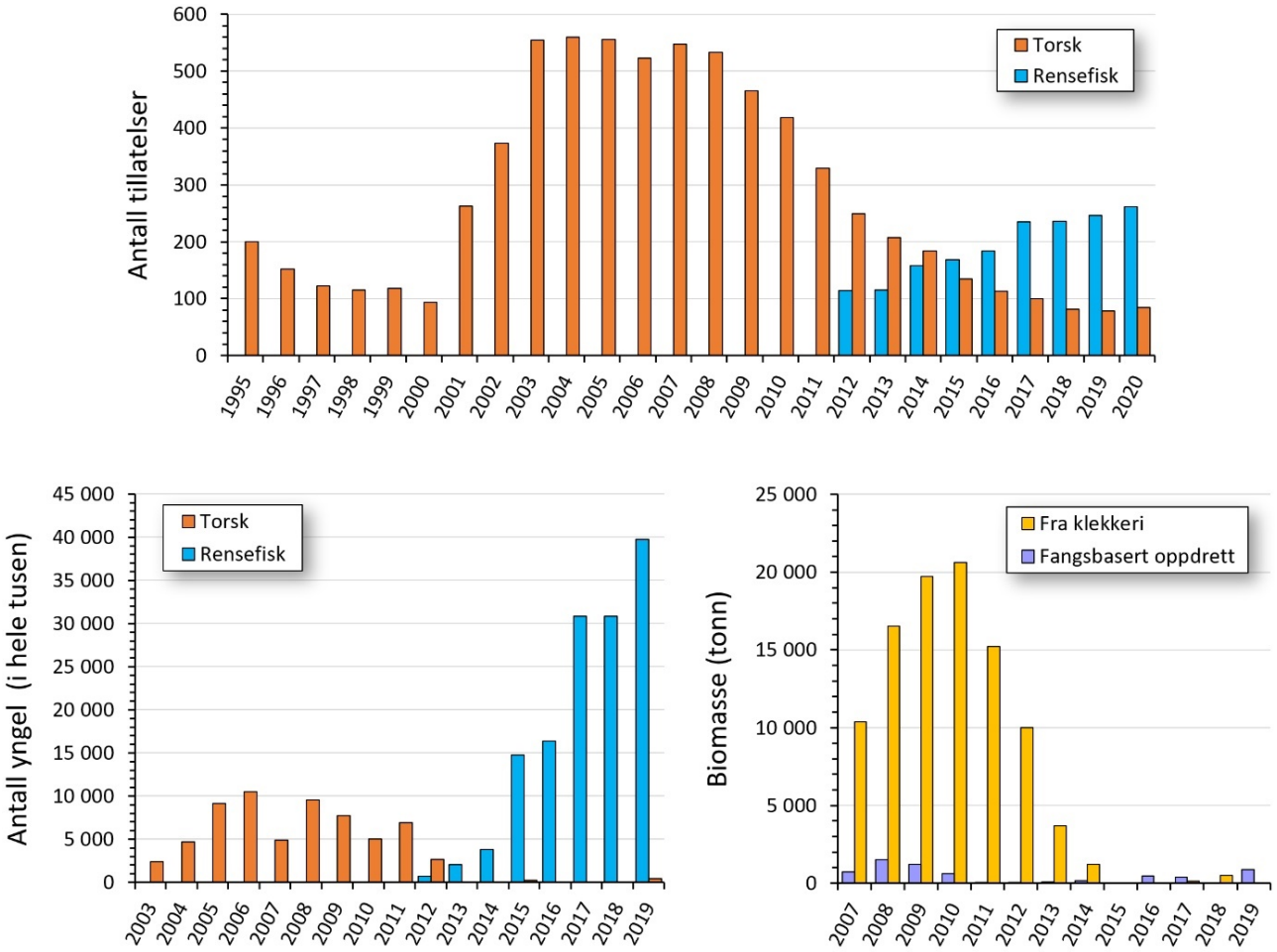
Det foregikk relativt mye forskning på fôrsammensettingen av fôret til torsk. Det ble vist at veksten i stor grad styres av andelen proteiner i fôret, mens størrelsen på leveren øker med andelen fett i fôret (Rosenlund m.fl. 2004; Karlsen m.fl. 2006; Hansen m.fl. 2008). Det ble også undersøkt i hvilken grad de marine ingrediensene i fôret kunne erstattes av alternative kilder, både vegetabilske og fra lavere trofiske nivåer (Hansen m.fl. 2006; Moren m.fl. 2006; Hansen m.fl. 2007a; Hansen m.fl. 2007b; Moren m.fl. 2007; Olsen m.fl. 2007; Hansen m.fl. 2013).

Tidlig kjønnsmodning er ett problem i kommersielt oppdrett, og uten effektive tiltak vil normal nær all fisken

kjønnsmodne 2 år etter klekking. Kostnadene ved kjønnsmodning og gyting er store, det medfører både tapt appetitt, samt vekttap (Karlsen m.fl. 1995; Skjæraasen m.fl. 2004). Det er hovedsakelig kontinuerlig tilleggslys som bruks for å arrestere eller utsette kjønnsmodningen (Hansen m.fl. 2001; Davie m.fl. 2003), selv om det også er testet ut bruk av triploid fisk (Otterå m.fl. 2016). Forsøk i kar og små merder har vist at lys kan effektivt arrestere kjønnsmodningen, men i større enheter utsettes kjønnsmodningen med noen (3-6) måneder (Taranger m.fl. 2003). Utover 2000 tallet ble det gjort mye forskning for å optimalisere bruken av kontinuerlig tilleggslys, hvor en testet både lysintensitet, posisjonering av lyskilder og bruk av katode og led lys. Det har oss bekjent vært gjort lite ny forskning på dette området i de senere år.

I 2004 forårsaket en ny bakteriesykdom dødelighet i norsk torskeoppdrett. Den intracellulære bakterien *Francisella noatunensis* forårsaket systemisk granulomatøs inflammasjon som ikke kunne behandles med antibiotika (Nylund m.fl. 2006; Furevik m.fl. 2011). Mattilsynet krevde at all fisk ble slaktet dersom Francisellose ble påvist i et matfiskanlegg. Francisellose ble også observert hos rømt torsk, med potensiale til å spre seg til ville torskestammer eller andre matfiskanlegg i samme eller nærliggende fjordsystemer. Francisellose så ut til å være mest vanlig i den sørlige delen av Norge (Duodu m.fl. 2012), noe som indikerte at temperatur kan spille en viktig rolle i smitte og sykdomsutbrudd (Bakkemo m.fl. 2016). Francisellose, sammen med rømminger, yngelkvalitet, problemer knyttet til kjønnsmodning og lav vekst, ga den andre «torskeboomen» dårlige odds. Når dette i tillegg falt sammen med den økonomiske krisen i 2008 og rask fremvekst av en annen og billig og konkurrerende hvitfiskart fra Vietnam, pangasius (*Pangasianodon hypophthalmus*), skjedde det en kollaps for torsken som oppdrettsart i perioden fra 2011 til 2014. Det er likevel ikke mulig å peke på en enkelt faktor for sammenbruddet. Mange av yngelanleggene konverterte imidlertid til oppdrett av rensefisk grunnet behovet for et alternativ til kjemisk lusebehandling da resistens mot lusemidler oppstod hos lakselus på den tiden (Børretzen Fjørtoft m.fl. 2017), og er derfor intakte i dag (Figur 2.3).

Paralellt med fremveksten av torskeoppdrett etter årtusenskiftet ble det utviklet et konsept der innfanget vill torsk ble satt i merd, såkalte «torskehotell», for påvekst og levering til markedene utenom det det sesongbaserte fisket i gytetiden tidlig på våren. Denne aktiviteten betegnes enten fangstbasert akvakultur der torsken holdes > 14 uker i merd, eller levendelagring der torsken holdes kortere tid i merd (< 14 uker evnt. < 20 uker ved dispensasjon) og ikke er underlagt krav om akvakulturtillatelse. Omfanget av fangstbasert torskeoppdrett nådde aldri de samme nivåer som oppdrett av klekkeriprodusert torskeyngel, men denne aktiviteten har fortsatt også etter sammenbruddet av den andre oppdrettsbølgen (Figur 2.3). Det har vært en økende interesse for fangstbasert oppdrett, men her er offisiell statistikk mangelfull.



Figur 2.3. Antall tillatelser for oppdrett av torsk (øverst), salg av yngel av torsk og rensefisk (nede til venstre) og salg av oppdrettet torsk fra klekkeri og villfanget (nede til høyre). Kilde: Fiskeridirektoratet.

Etter sammenbruddet har en av de private aktørene, Havlandet AS i Florø, beholdt en stamfisklinje for torsk, i tillegg til stamfisksenteret ved Nofima i Tromsø. Disse to har systematisk avlet torsk nå i 5-6 generasjoner, og det hevdes at man har fått frem en domestisert torsk som ikke viser rømmingsatferd, og som har hatt betydelig fremgang i veksthastighet (Henriksen m.fl. 2018). I media er det også hevdet at yngelkvaliteten er forbedret. Det må understrekes at disse påstandene ikke er dokumentert gjennom publisering av forskningsresultater. Avlsprogrammene sammen med blant annet erfaringene fra bruk av fangstbasert akvakultur har lagt grunnlag for økende interesse for torskeoppdrett, og de to stamfiskanleggene har levert yngel til tre aktører de siste årene (Norcod AS, Codfarm AS, og Statt Torsk AS). I tillegg satser Gadus AS på helintegrert oppdrett av torsk, og Havlandet har bygget et eget landanlegg basert på RAS-teknologi for oppdrett av slakteklar torsk. Vyene med hensyn til produksjon hos disse aktørene er ifølge media betydelige, sammenlignet med produksjonsvolumet på slutten av forrige kollaps for 10 år siden. Norcod AS har for eksempel i media antydet en produksjon på 30 000 tonn i 2025.

3 - Interaksjoner mellom oppdrettet og vill torsk

3.1 – Genetiske interaksjoner

3.1.1 - Genetiske interaksjoner med viltlevende torsk

Genetiske interaksjoner mellom *domestisert* oppdrettsfisk og ville populasjoner er godt dokumentert og representerer en av de største utfordringene for et bærekraftig havbruk (Bekkevold m.fl. 2006; Taranger m.fl. 2015; Forseth m.fl. 2017; Glover m.fl. 2017).

Ser man på Atlantisk laks, der denne problemstillingen er både mest utbredt (Diserud m.fl. 2019; Glover m.fl. 2019; Glover m.fl. 2020) og uten tvil har vært best studert, ser man at genetisk innblanding av rømt oppdrettsfisk forandrer livs-historie-trekkene hos de ville populasjonene, og vil kunne føre til redusert produktivitet og fitness. *Kort fortalt – mindre fisk og svakere bestander.*

Hos laks vet vi av avkom av oppdrettslaks er genetisk annerledes fra vill laks (se punktene nedenfor som også gjelder for torsk), og det er svært godt dokumentert at deres avkom viser redusert overlevelse i naturen (McGinnity m.fl. 1997; Fleming m.fl. 2000; McGinnity m.fl. 2003; Skaala m.fl. 2012; Skaala m.fl. 2019). Genetisk innblanding av oppdrettsfisk vil derfor, dersom den er høy nok, kunne føre til forandringer i livs-historie egenskaper hos de ville populasjonene, i for eksempel alder ved kjønnsmodning, størrelse ved alder, og i forandret timing av kritiske livs-historiske trekk som tidspunkt for smolt-utvandringen(Bolstad m.fl. 2017; Skaala m.fl. 2019). Slike forandringer kan føre til redusert produktivitet i ville bestander, og i det lange løp reduserer bestandenes muligheter til å tilpasse seg naturens svinger og fremtidige endringer (f. eks. klimaendringer). Man er derfor nødt til å ta lærdom fra lakseoppdrett i denne tidlige fasen av torskeoppdrett.

Oppdrettsfisk, også oppdrettstorsk, er genetisk annerledes enn vill fisk pga. følgende faktorer:

1. ***Målrettet seleksjon for produksjons-egenskaper.*** F. eks. hurtig vekst, sykdomsresistens, utsatt kjønnsmodning.
2. ***Redusert naturlig seleksjon under oppdrettsforhold***. De er ikke utsatt for predasjon eller andre viktige naturlige prosesser (jakt på mat, migrasjon), men er i stedet oppdrettet i et trygt miljø med mye mat og høy overlevelse.
3. ***Founder-effekter.*** Oppdrettsfisk kan stamme fra andre geografiske områder/populasjoner og derfor tilhøre en annen genetisk gruppe enn populasjoner de evt. blander seg med.
4. ***Innavl og tilfeldige genetisk forandringer***. Dette er knyttet til begrenset antall gytere i avl og manglende genflyt mellom populasjoner og lignende.

Disse prosessene, spesielt pkt. 1 og 2, gjør fisken mer produktiv og velfungerende i et oppdrettsmiljø, men gjør dem samtidig dårligere tilpasset et liv i naturen. Innavl og tap av genetisk variasjon (pkt. 4) er uheldige bivirkninger i oppdrett som er vanskelige å eliminere siden de følger av at et begrenset utvalg foreldre brukes i avlen og at avlslinjene er lukket for genetisk påvirkning. Vill torsk, som laks, utgjør ikke én enkel genetisk homogen bestand, men består av mange lokale bestander med ulike genetiske, adferdsmessige (f.eks. stasjonære/vandrende) og økologiske egenskaper (pkt. 3) (Otterå m.fl. 2012; Dahle m.fl. 2018; Johansen m.fl. 2020). I nord er det spesielt store genetiske forskjeller mellom vandrende (skrei) og stasjonære (kysttorsk) bestander (Berg m.fl. 2016; Kirubakaran m.fl. 2016), mens i sør har vi Nordsjøtorsk og fjord-torsk som begge opptrer langs Skagerrakkysten (Barth m.fl. 2017; Knutsen m.fl. 2018). Innblanding av rømt oppdrettstorsk kan som følge av alle disse genetiske faktorene ødelegge naturlige tilpasninger hos lokale bestander. De eksakte konsekvensene av slik genetisk innblanding vil variere i tid og rom og være avhengig av mange faktorer og kan derfor vanskelig forutsies med presisjon.

Det er relativt lite publiserte data på genetiske egenskaper hos domestisert torsk (Ottera m.fl. 2018). På laks har avl resultert i doblet veksthastighet i fangenskap i løpet av de fem første generasjonene (Gjedrem 2000, 2010). Allerede etter så kort tid har dette ført til en målbar reduksjon i overlevelsen i et naturlig miljø (McGinnity m.fl. 1997; Fleming m.fl. 2000; McGinnity m.fl. 2003). På torsk er det lengst komne avlsprogram nå ca. 5-6 generasjoner (Se kapittel 2.3), og derfor antakelig godt på vei i domestiseringsprosessen. Ved 2-3 generasjoner var det dokumentert at avkom av

oppdrettstorsk har høyere vekst enn avkom av vill torsk under identiske forhold (Ottera m.fl. 2018). Det betyr at allerede da var det målbare genetiske forskjeller i egenskaper mellom oppdrettet og vill torsk. Forskjellen er antakelig enda større i dag siden det er nå gått flere generasjoner hos noen avls-programmer. Selv om det ikke er studert enda, vil avkom av oppdrettstorsk, med en svært høy grad av sannsynlighet, vise en redusert overlevelse i naturen.

Jo flere fisk som rømmer i forhold til den lokale populasjonens størrelse, jo større er sannsynligheten for genetisk innblanding. Hos laks er det en god korrelasjon mellom andel rømt fisk observert i en bestand over tid, og graden av genetisk innblanding (Glover m.fl. 2013; Heino m.fl. 2015; Karlsson m.fl. 2016). Økt genetisk innblanding gir økt konsekvens for den ville populasjonen (Hindar m.fl. 2006; Bolstad m.fl. 2017; Castellani m.fl. 2018). De samme prinsipper og mekanismer vil også gjelde for torsk. Dette betyr at små lokale bestander antakelig er mer utsatt for genetisk innblanding enn de større, mer robuste bestandene. For eksempel, kan lokale populasjoner i fjorder teoretisk sett lett bli oversvømt genetisk av oppdrettsfisk fra et lokalt anlegg dersom det er mye gyting i merd, eller ved en rømmingshendelse.

I motsetning til laks, som etter rømming må vandre opp i elva til gyteplassene for å kunne blande seg med vill fisk, vil rømt oppdrettstorsk i en del tilfeller allerede være ved gyteplassen og har derfor stort potensiale til å kunne gyte med vill torsk. Derfor er plassering av anlegg i henhold til naturlige gyteplasser en viktig faktor.

Det vil antakelig være vanskeligere å spore genetisk innblanding av rømt oppdrettstorsk i ville populasjoner enn for laks, men dette vil være avhengig av hva slags torskemateriale avlsprogrammene har brukt som utgangspunkt(Glover m.fl. 2011). DNA beredskapsmetoden for sporing av rømt oppdrettslaks til sitt opprinnelses-anlegg (ved urapporterte rømminger) vil fungere også for oppdrettstorsk (Glover 2010; Glover m.fl. 2010). Dette fordi det er genetiske forskjeller mellom grupper med torsk i anlegg, antakelig fordi hver merd består av et relativt begrenset antall familier (Glover m.fl. 2010; Glover m.fl. 2011). Men, med mindre avlsprogrammet inkluderer en stor komponent skrei, som gjør den genetisk annerledes enn f.eks. kysttorsk, vil det være vanskelig å måle hvor mye gen-flyt som har skjedd fra oppdrettstorsk til vill torsk.

På laks er det konkludert at for å redusere risikoen for genetisk innblanding med påfølgende negative konsekvenser for ville populasjoner, må antall laks som rømmer reduseres, og det bør vurderes å ta i bruk steril fisk slik at de ikke kan formerer seg med vill fisk. Disse to prinsippene gjelder også i høyeste grad for torskeoppdrett.

3.1.2 - Rømming

På samme måte som rømming av oppdrettslaks har blitt et betydelig problem for laksenæringen og forvaltningen av ville bestander av laks, er det sannsynlig at rømming av oppdrettstorsk vil bli et tilsvarende problem for torskenæringen, ville bestander av torsk og forvaltningen av torsk. Det er derfor viktig å ta med seg den kunnskapen om rømming av oppdrettstorsk som ble utviklet parallelt med den forrige bølgen av torskeoppdrett, blant annet i regi av Havforskningsinstituttet, Norges Forskningsråd og EU, for å forstå ”hvorfor, hvordan og hvor” torsken rømmer (f.eks. Hansen m.fl. 2008; Uglem m.fl. 2008; Dahle m.fl. 2011). Hensikten med disse prosjektene var å undersøke adferdsmekanismene bak rømning og å kartlegge spredningen av rømt torsk under naturlige forhold. Prosjektene bestod av kontrollerte lab- og merdeksperimenter, samt storskala fjordeksperimenter, og de spesifikke målsettingene var å studere grunnleggende adferdsmekanismer som er involvert når torsk rømmer, identifisere typiske karaktertrekk bak “rømmeadferd”, undersøke adferd og bevegelser hos torsk etter rømming og foreslå forbedrete metoder for overvåkningsfiske og gjenfangst. I tillegg var det et mål å framskaffe kunnskap som legger til rette for å evaluere mulige negative miljøeffekter av rømt oppdrettstorsk.

Hvorfor og hvordan?

Hensikten med de første delene av prosjektene var å undersøke om faktorer som størrelse, fôringsstatus og genetisk opprinnelse påvirker motivasjonen til å svømme gjennom en åpning i en notvegg. Torsken som ble brukt, kom fra første generasjons stamfisk fra torskeavlsprogrammet til Nofima. Raskt etter forsøkstart begynte torsken å svømme gjennom hullet i notveggen, og rømmefrekvensen var høyest like etter at hullet var laget. Torskens størrelse hadde ingen innvirkning på motivasjonen til å rømme, og var heller ikke betydelig påvirket av fiskens fôrstatus, men ni dagers sulting

førte til flere torsk på rømmesiden av merden. Det var også en høyere andel rømt kysttorsk enn skrei, og gjentatte forsøk viste en betydelig andel gjengangere på "rømmesiden".

Oppsummert viste disse studiene at torsken raskt svømmer ut av et hull som oppstår i en notvegg, at rømming er et individuelt valg og at det ikke er tilfeldig hvilke individer som rømmer (Hansen m.fl. 2008). Oppfølgende forsøk på større torsk (både kysttorsk og skrei med snittvekt på ca. 3,5 kg) viste at stor og kjønnsmoden kysttorsk rømmer mer enn skrei, og at rømmingsadferd til enkeltindivider var knyttet opp mot individuelle egenskaper som «boldness» eller «ønske om å utforske nye miljø». Påfølgende studier viste at faktorer som legger til rette for denne typen undersøkende adferd hos torsk, kunne knyttes til både fysiske faktorer i notveggen og tilgang på fôr. Både lengre perioder uten fôr og kortere perioder med begrenset tilførsel av fôr økte slik undersøkende rømmeadferd – det samme gjorde også skader eller reparasjoner i notvegg. Torsk var i tillegg i stand til å øke omfanget av notskader gjennom aktiv biting på notlinen (Damsgård m.fl. 2012).

Hvor?

Spredning av oppdrettstorsk etter rømning har blant annet blitt undersøkt ved simulert rømming fra oppdrettsanlegg i fullskala fjordstudier der torsk ble merket med akustiske sendere slik at vandringer i fjorden kunne undersøkes. Resultatene viste at rømt oppdrettstorsk forlater området like rundt anlegget raskt etter en simulert rømning. Bare noen få timer etter rømningen var over halvparten av oppdrettstorsken forsvunnet fra anlegget, og i løpet av fire dager var nesten all fisken vekk. De rømte oppdrettstorskene spredte seg raskt utover relativt store områder av fjorden. Noen av oppdrettstorskene vandret utover mens andre vandret innover og oppsøkte hyppig kjente gyte- og fiskegrunner i indre deler av fjorden, spesielt i løpet av gyteperioden for den lokale fjordtorsken. Imidlertid ble omtrent 30 – 50 % av fisken også regelmessig observert i anleggets nærområde etter rømning (innenfor 3 km av anlegget). Fjordfiskernes gjenfangst var også forbausende høy, og hele 44 % av all merket oppdrettstorsk ble gjenfanget uten ekstraordinær fiskeinnsats (Uglem m.fl. 2008). Tilsvarende forsøk med stor kysttorsk og stor skrei (første generasjon fra Nofima sitt avlsprogram med snittvekt 3,5 kg), viste ingen større forskjeller mellom kysttorsk og skrei. Også disse forlot anleggene raskt, dykket ned til dyp > 20 meter, beveget seg mye langs land og til dels over større områder, oppsøkte gytefelt, men returnere også regelmessig til oppdrettsanlegget. Gjenfangsten var høy også i denne studien (31 %) (Uglem m.fl. 2010).

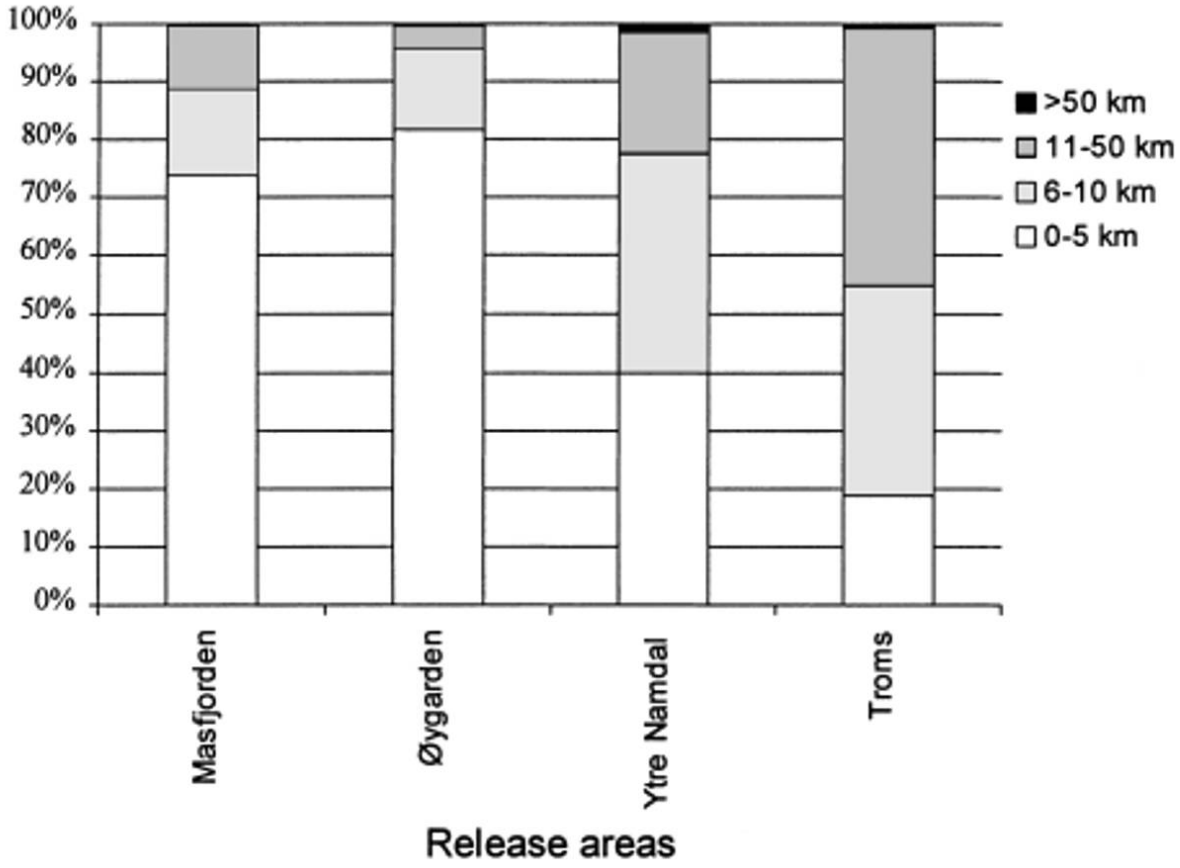
Påfølgende forsøk med mindre torsk i et annet fjordsystem i Nord-Norge viste at rømt småtorsk var utsatt for en betydelig størrelsesrelatert predasjon fra vill torsk og sei rundt oppdrettsanlegget (Serra-Llinares m.fl. 2013). Den rømte småtorsken forlot anlegget raskt og søkte tilflukt i littoralsonen hvor de oppholdt seg relativt nært anlegget i flere måneder. Gjenfangsten av den mindre fisken var imidlertid lav (< 5 %) på tross av aktivt gjenfangstfiske med flere redskaper (Serra-Llinares m.fl. 2013). I en parallell studie i samme fjordsystem, ble det merket 20 tidligere rømte oppdrettstorsk som ble gjenfanget like ved oppdrettsanlegget (Hedger m.fl. 2017). Disse viste høy tilknytning til anlegget også etter utsett, spesielt gjennom mørketiden. Få individer besøkte andre anlegg eller forlot fjorden, og dødeligheten var høy (> 40%) i løpet av de fire månedene forsøket varte.

Tilsvarende observasjoner har blitt gjort i et merke-gjenfangstforsøk i Trondheimsfjorden (Varne 2016), like i etterkant av to større rømminger fra et torskeoppdrettsanlegg. Gjenfangsten var høyest de to første månedene etter rømming, spredningen i fjorden var tilsynelatende tilfeldig og relativt begrenset, og få ble gjenfanget etter mer enn 6 måneder, noe som kan indikere lav overlevelse og begrenset tilpasningssuksess. Som en del av avhandlingen til Varne (2016), ble det utviklet metodikker for å skille rømt oppdrettstorsk fra villtorsk basert på morfologi og skjell (Uglem m.fl. 2011). Mikrostrukturen i øresteinene (otolittene) er også foreslått som metode til å kunne skille oppdrettstorsk fra villtorsk (Dahle m.fl. 2011).

I forsøk gjennomført av Havforskningsinstituttet ble ett år gammel merket oppdrettstorsk av skrei og lokal kysttorsk (24-27 cm lengde) satt ut i et eksponert kystlandskap i Øygarden nordvest for Bergen. Gjenfangsten skjedde hovedsakelig innen et år og var lav (< 8,6 %) men størst for kysttorsken, trolig på grunn av forskjeller i dødelighet mellom de to stammene (Otterå m.fl. 1999). Alle gjenfangster skjedde innen 15 km fra utslippsstedet, og ingen forskjeller ble funnet

mellom skrei og kysttorsk når det gjaldt distanse fra utslippssted.

Disse resultatene støttes også fra en større havbeitesatsing i årene fra 1985-2000, hvor nærmere 1 mill. kultivert torsk (8-34 cm), ble merket og satt ut i kyst- og fjordområder langs Norskekysten (Svåsand m.fl. 2020). Det generelle trekket er vist i Figur 3.1, som viser at de fleste gjenfangstene ble tatt nært utsettingsstedet, men også at det er en økende spredning fra sør til nord for hovedutsettingsområdene



Figur 3.1. Fordeling av avstand fra utsetting til gjenfangssted fra utslipp av 0- og 1-gruppe torsk i Masfjorden (utsetting: 1985-91, # gjenfanget:1860), Øygarden (utsetting: 1991-95, #gjenfanget: 14 363) Ytre Namdal (utsetting: 1991-94, # gjenfanget = 1668) og Troms (Ullsfjord / Stålvikbotn) (Utsetting: 1994, #gjenfanget = 1400), Svåsand m.fl. (2020).

Observasjoner i Norddalsfjorden ved Florø og Masfjordområdet av rømt oppdrettstorsk, vurdert ut fra både en genetisk markør og morfologiske avvik, har vist at en betydelig andel holdt seg i nærheten av anlegget der rømmingen skjedde (Dahle m.fl. 2011). Her ble det observert vedvarende episoder med rømming (Jørstad m.fl. 2014), men når driften opphørte forsvant den rømte oppdrettstorsken i stor grad. Tre mulige forklaringer har blitt lansert for dette (Dahle m.fl. 2011): a) rømt torsk finner mat ved anlegget, b) høyt fiskepress kan føre til at andelen av rømt torsk fiskes ut relativt raskt når ikke ny tilførsel kan skje gjennom nye rømminger, og c) rømt torsk overlever ikke særlig lenge utenfor merden grunnet problemer med å omstille kostholdet til «levende mat». Angående det siste punktet ble det observert lav kondisjon på en del rømt torsk samt individer med magen full av blåskjell (Dahle m.fl. 2011), men vi har generelt lite data på næringsvalg til domestisert oppdrettstorsk, inkludert eventuell predasjon på yngre torsk. Tilpasning, eller mangel på tilpasning til et liv i det fri vil avhenge av tid i oppdrett og grad av domestisering. Problemstillingen ble grundig studert som del av havbeiteforsøkene, og her ble det dokumentert at polloppdrettet torsk forholdsvis raskt tok til seg føde og skilte seg lite fra villtorsk kort tid etter utsetting som 0-gruppe (Svåsand m.fl. 2020). Tilsvarende studier har ikke vært gjennomført med domestisert oppdrettstorsk.

Den genetiske markøren hos pollprodusert oppdrettstorsk gjorde det mulig å vurdere vandring etter rømming i et større område. Her ble det funnet torsk med markøren på gyteområder opp til 21 km unna i samme fjordsystem som

oppdrettsanlegget, og i tillegg 32 km inn i nabofjorden. Tendens til økt frekvens av den genetiske markøren ble observert hos larver og juvenil torsk, men ikke statistisk signifikant til å konkludere med at oppdrettstorsk krysset seg med villtorsk (Jørstad m.fl. 2014).

Oppsummert tyder resultatene fra alle disse studiene på at rømt oppdrettstorsk har motivasjon for å finne eller til og med lage hull i notveggen, men at det ikke er tilfeldig hvilken fisk som rømmer og at dette også påvirkes av egenskaper ved notvegg eller ernæringsmessig status. Etter rømming dykker større torsk raskt ned til ca 20 meters dyp, vandrer inn mot land, og kan raskt spres over større områder, selv om en del rømt torsk også vil holde seg i nærheten av anlegget de har rømt fra. Gjenfangst av rømt torsk ved anlegget bør skje umiddelbart etter rømning og nært land, men en høy total gjenfangst antyder også at rømt oppdrettstorsk kan være lettere å gjenfange enn rømt laks i et mer langsiktig gjenfangstfiske i et større område. Et problem kan imidlertid være at et intensivt gjenfangstfiske også kan gå ut over lokal villtorsk, og risikoforebyggende tiltak i anlegg er derfor viktig. Yngre torsk ser ut til å bevege seg i mindre grad enn større torsk etter rømming, og bruk av redskaper som fisker effektivt på grunt vann (f.eks. åleruser) kan være en strategi for gjenfangst av ung rømt torsk. Videre tyder spredningsmønsteret hos rømt oppdrettstorsk på at det er et klart potensial for interaksjon mellom rømt fisk og villfisk, også i gytetiden, selv om studien fra Trondheimsfjorden og Norddalsfjorden ikke klarte å finne klare indikasjoner på introgresjon av oppdrettsgener hos den lokale villtorsken. Den nye interessen for torskeoppdrett er knyttet til en domestisert oppdrettstorsk. Det mangler imidlertid dokumentasjon på atferd hos denne torsken som kan belyse om den har mindre trang til å rømme fra merdene, og hvordan den eventuelt vil fordele seg i et fjordsystem hvis rømming skulle skje. Slik informasjon vil være vesentlig for valg av strategier med hensyn til å både å forebygge og redusere effektene av rømminger.

3.1.3 - Gyting i merd

I motsetning til laksen vil torsken kunne gyte i merdene. Gyteatferd hos torsk involverer trolig partnervalg med kurtise (Karlsen & van der Meeren 2013), og det er observert at torsk kan gyte i små vannvolum (van der Meeren & Ivannikov 2006). Det er videre påvist at befruktede egg fra oppdrettstorsk vil unnslippe merdene og overleve til kjønnsmoden torsk som igjen vil bidra til gyting på lokale gytefelt (Jørstad m.fl. 2008; van der Meeren m.fl. 2012). En studie med genetisk merket torsk i et kommersielt oppdrettsanlegg i Norddalsfjorden ved Florø påviste larver og yngel av torsk med den genetiske markøren i og ved gyteområder opp til 19 km unna anlegget, men grunnet rømmingsepisoder fra anlegget var det ikke mulig å si om dette var avkom fra gyting i merd eller fra rømt torsk (Jørstad m.fl. 2014). I forsøk med genetisk merket torsk i merder i Heimarkspollen i Austevoll ble det observert at 12 % av torskelarver samlet inn 9 km unna merdene hadde sin opprinnelse fra gyting i merd inne i pollen, mens tilsvarende andel inne i pollen var 36 %. Gener fra oppdrettstorsken vil derfor enkelt kunne spres uten at oppdrettstorsken faktisk rømmer fra merdene. En studie i Trondheimsfjorden viste at betydelige mengder med egg fra gyting i merd hovedsakelig drev i overflaten utover fjorden, og det ble derfor ikke funnet torskelarver fra denne gytingen eller noe genetisk signal for juvenil torsk i indre fjordbasseng (Beistadfjorden) tre år etter observert gyting (Varne m.fl. 2015).

Det er påvist at torsk med opphav fra gyting i merd gyter med hverandre, men det er ikke sikkert påvist at slik torsk faktisk gyter med villtorsk (van der Meeren m.fl. 2012). Atferdsstudier i tankforsøk og merkeforsøk på gytefelt med oppdrettstorsk og villtorsk har imidlertid vist at det er sannsynlig at gyting kan skje mellom vill- og oppdrettstorsk (Meager m.fl. 2009, 2010; Skjæraasen m.fl. 2010).

Biomassen i et matfiskanlegg for torsk kan trolig være betydelig sammenlignet med biomassen av villtorsk på lokale gytefelt, men data for dette mangler. Videre vil oppdrettstorsken ha nær dobbelt så mange egg (fekunditet) som villtorsk (Wroblewski m.fl. 1999). Teoretisk vil en fullført gytesesong fra et matfiskanlegg på 500 tonn med lik kjønnsfordeling kunne produsere mellom 150 og 200 milliarder egg hvis all torsken blir kjønnsmoden, og 50 til 65 milliarder egg om kun en tredjedel av torsken kjønnsmodner.

En forutsetning for å kontrollere gyting i merd er kontroll på kjønnsmodning. Kjønnsmodning hos torsk er vanskeligere å hindre ved bruk av lys utendørs enn det som er tilfelle for oppdrettslaks. Ved bruk av lys kan gyting i merd derfor forekomme hos en viss andel av bestanden, men modningen vil forsinkes noe (Taranger m.fl. 2006; Korsøen m.fl. 2013) slik at gyting kan skje utenfor den naturlige gytesesongen før slakting. Det finnes ikke informasjon om en

domestisert torsk reagerer bedre på lysstyring enn det som har vært observert tidligere hos torsk som ikke har vært gjennom et avlsprogram.

Bedret vekstrate hos en domestisert torsk kan imidlertid tenkes å redusere problemet med gyting i merd, fordi den kan slaktes ved ønsket størrelse før kjønnsmodningen skjer. Otterå m.fl. (2018) fant variabel effekt i vekst hos 2. generasjon oppdrettstorsk fra to avlsprogram i Norge (Torskeavlsprogrammet i Tromsø og Marine Breed), sammenlignet med avkom fra villtorsk. Fra avlsprogrammet i Tromsø er det imidlertid rapportert om 10 % økning i vekst for hver generasjon (Henriksen m.fl. 2018).

Egg- og larvedrift

Egg og larvedrift fra gyting av torsk i merd vil mest sannsynlig være sammenlignbart med drift av gyteprodukter fra vill torsk ved lignende miljøforhold. Lengden på eggstadiet vil variere med temperaturen, fra ca. 14 dager på Vestlandet og opp til 3 uker i mars i Nord-Norge på grunn av lave temperaturer (Myksvoll m.fl. 2014). Gyting utenfor sesong i den varme årstiden, for eksempel ved bruk av lys for å utsette kjønnsmodning, kan redusere utviklingstiden på eggene. Det er liten variasjon i flyteevnen (oppdrift) mellom ulike kysttorskpopulasjoner (Jung m.fl. 2012) hvilket betyr at det er hovedsakelig det lokale miljøet som bestemmer vertikalfordelingen av egg (Myksvoll m.fl. 2011). I fjorder der brakkvannslaget har saltholdighet under ca. 30 psu vil eggene synke under brakkvannslaget, mens i områder med saltholdighet over 30 psu vil eggene flyte helt i overflaten. Dette vil ha betydning for eggspredningspotensialet.

Potensialet for spredning av egg og larver

Spredningen av egg og larver fra torsk i merder vil i stor grad være styrt av lokaliseringen til anlegget. Til sammenligning så ligger mange av gyteområdene til kysttorsk innerst i fjordarmene, der er det ofte litt lavere saltholdighet og eggene er fordelt litt dypere i vannsøylen. Den dypere fordelingen og de lokale strømforholdene gjør at eggene kan få høy retensjon i området de er gytt, altså at potensialet for spredning er veldig lite (Myksvoll m.fl. 2011).

Gyteområder som ligger ute på kysten har derimot et mye større potensiale for spredning fordi eggene flyter helt i overflaten der strømmen er sterkest på grunn av vindpådraget. Der kontinentalsokkelen er smal så kommer kyststrømmen tett på kysten og bidrar til betydelig transport nordover. Spredningsmodellering har vist at torskeegg har høyest retensjon i fjordområder (> 90 %), moderat retensjon i kystområder innenfor grunnlinja (rundt 50 %) og ingen retensjon utenfor grunnlinja (Myksvoll m.fl. 2014).

Lokalisering av anlegg inne i en fjord er også av stor betydning (Uglem m.fl. 2012). Plasseringen av anlegg på strømsterke lokaliteter, som for lakseoppdrett, vil medføre en betydelig større spredning enn om anlegget plasseres i skjermede fjordarmer, tilsvarende der hvor gyteområder for kysttorsk ofte finnes. Egg og larver spres på samme måte som lakselus de første ukene, før egenbevegelsen gjør seg gjeldende, og kan derfor spres flere titalls kilometer også innenfor en fjord (Asplin m.fl. 2014).

Simulering av spredning er nå allment tilgjengelig gjennom «Strømkatalogen». Dette on-line verktøyet simulerer spredning av partikler i en oppløsning med ruter på 800 x 800 m. Denne oppløsningen kan være noe grov for trange fjorder, men den vil kunne gi en pekepinn på hvor omfattende spredningen kan være og mulig påvirkning på nærliggende gytefelt. For en bedre oppløsning kan for eksempel en modell tilsvarende NorKyst-modellen med 160 x 160 m rutenett benyttes, som også benyttes for å simulere spredning av lakselus.

3.1.4 - Midlertidig lagring/flytting av levende torsk

Levendelagring av vill torsk, som evt. gyter i ventemerden, og/eller rømmer fra ventemerden og deretter gyter sammen med lokale torsk, byr ikke fullt ut på de samme utfordringer som oppdrett av torsk siden de ikke har vært gjennom en domestiseringsprosess. Men, slik rømming kan likevel ha konsekvenser for ville populasjoner og er avhengig av to forhold: Omfang av rømmingshendelsen, og grad av genetiske forskjeller mellom torsken som rømmer og lokale villfisk. Vi anta at en rømming av en viss størrelse vil gi størst påvirkning i fjorder og indre områder på kysten. Dette fordi det i slike områder ofte er en relativ liten stedegen torskebestand, og at den rømte torsken i mindre grad vil spre seg enn

den ville gjort i de ytre kyststrøkene. Dette gjelder både rømming som voksen og på eggstadiet.

Når det gjelder forskjell mellom mellom torsken som rømmer og lokal villfisk, så tyder studier på at med økende avstanden mellom to lokaliteter, stedet der fisken ble fanget og stedet der den blir holdt i merd, vil den genetiske forskjellen øke. I tillegg er det vist større forskjell på torsk inne i fjorden og ute ved kysten enn det en kunne forvente ut fra geografisk avstand. Fra et genetisk synspunkt vil det være lav sannsynlighet for negative genetiske interaksjoner med fangst og levendelagring av torsk innenfor samme område. Sannsynligheten vil øke med distanse mellom fangststed og lagringslokalitet og også med omfanget av levendelagring. For fisk fanget og holdt i de ytre kyststrøk vil vi anbefale å ta utgangspunkt i forvaltningsgrenser for kysttorsk, og vurdere særskilt dersom flytting over disse grensene blir aktuelt. Det er mest kysttorsk nord for 67-graden, og forekomsten blir gradvis redusert ned til 62-graden. Kysttorsk i ytre strøk nord for Stadt (62-graden) er sannsynligvis tilpasset en varierende grad av skrei og dennes gyteprodukter. Det er dermed rimelig å tro at de ikke er veldig sårbar for påvirkning fra levendelagring av skrei. Det kan likevel være nødvendig med gradvis økt aktsomhet sør for 67-graden, også fordi områdene er «datafattig» (Aglen m.fl. 2020; Nedreaas m.fl. 2021). Lengre sør er bestandene svake, og krever økt aktsomhet. Når det gjelder fangst og/eller hold av torsk i indre strøk som fjorder og mer isolerte områder vil vi anbefale en betydelig mer restriktiv holdning til flytting av fisk. Her bør lokale forhold vurderes mer nøye i hvert enkelt tilfelle.

3.2 - Økologiske interaksjoner

3.2.1 - Spredning av sykdomsfremkallende organismer- parasitter, bakterier og virus

Patogener fra torskeoppdrettsanlegg til villfisk kan spres med egg (vertikal smitte), eller mellom fisk via vannet (horisontalt). Enkelte patogener har potensialet for å kunne spre seg både innen og mellom arter. Smittespredning fra oppdrett kan føre til økt innslag av skadelige infeksjoner for eksempel hos torskeyngel, som er stasjonære i de lokale oppvekstområdene over tid. Dette kan føre til økt dødelighet ut over den naturlige dødeligheten i populasjonen. De mulige negative effektene smitte fra torskeoppdrett kan ha i omgivelsene vil avhenge av typen smitte (agens), forekomst av mottakelige arter i området og ulike miljøfaktorer (f.eks. temperatur, saltholdighet, strøm). Agenets overlevelse i miljøet er en av nøkkelfaktorene for spredningspotensialet og dette varierer mellom ulike agens (Anderson & May 1979; Combes 2001; Botzler & Brown 2014).

Med levendelagring eller akvakultur (fangstbasert) av villfanget torsk kommer utfordringene rundt hold av fisk med ukjent smittestatus. Potensiale for at denne fisken er bærer av agens som vil kunne spre seg til omgivelsene ved sykdomsutbrudd, vil alltid være tilstede.

Det er sannsynlig at det spres patogener til miljøet fra smittet og syk fisk i oppdrett og smittespredning kan deles opp i følgende scenarier:

- Smitte til villfisk, både torsk og andre mottakelige arter
- Smitte innad i anlegg og mellom anlegg (torsk – torsk)
- Smitte til lakseanlegg inkl rensefisk (både leppefisk og rognkjeks).

Eliminasjon eller begrensing av sykdomstilfeller i oppdrett er sentralt for å hindre smittespredning fra torskeoppdrett, både til vill og oppdrettet fisk. God forebygging gjennom biosikkerhetstiltak i alle ledd av produksjonen og beskyttende vaksiner er et essensielt tiltak for å hindre infeksjoner i oppdrettsfisken og dermed redusere risiko for smitte fra anlegg til omgivelsene og villfisken (Sitja-Bobadilla m.fl. 2017).

De viktigste kjente parasitter, bakterier og virus fra torsk er her gitt en kort omtale.

Parasitter

Vi kjenner over hundre forskjellige parasittarter fra torsk, og noen av disse kan forårsake sykdomsproblemer i torskeoppdrett. Generelt vil parasitter med direkte smittevei, dvs. uten mellomverter, være de som gir størst problemer. Slike parasitter får gode livsbetingelser i et system med høy tetthet av verter – som er normalt i oppdrett. Av de mange

parasittene som vi vet infiserer torsk, har minst 22 arter slik direkte smitte (protister, *Gyrodactylus* og copepoder), og finnes hos torsk i Norge. Noen av disse har allerede forårsaket problemer i torskeoppdrett (*Trichodina* spp., *Gyrodactylus* spp., *Ichthyobodo* sp., *Caligus elongatus*), og har medført behov for behandling med kjemikalier.

Villtorsk parasitteres at to arter lus, og begge kan forekomme på oppdrettstorsk.

Torskelus (*Caligus curtus*) finner man på torsk og noen andre torskefisk som lange, lyr, sei og brosme. I sør norge forekommer denne lusen på vandrende torsk i gytetiden, men er svært uvanlig på grunntlevende lokal villtorsk og på oppdrettstorsk. I Nord-Norge er der derimot registrert påslag av torskelus på torsk i merd (Karlsbakk m.fl. 2009; Heuch m.fl. 2011). Denne lusen har larver som vokser opp på torsken, og en kan derfor tenke seg at torskelusen kan forårsake lignende problemer som lakselus på laks hvis oppdrettsvolumene blir store. En har så langt ikke måttet behandle mot torskelus.

Skottelus (*Caligus elongatus*) er en generalist som man har funnet på mange ubeslektede fiskearter i hele landet, og som er alminnelig på oppdrettsfisk i merd. Skottelus vokser ofte opp på småfisk, men også på større rognkjeks og laks. Der er to varianter (genotyper) av lusen, som kan ha forskjellig forekomst, og det synes ikke å være samme typen på voksen torsk (type 2) som er vanlig på laks og rognkjeks (type 1). En kan finne skotteluselarver på små torskeyngel i naturen, men skjelden på den større fisken en holder i merdanlegg. Når en da får omfattende skottelusepåslag på torsk i merd, er dette med voksne lus fra omgivelsene som er frie i vannet, ikke lus som har vokst opp på merdtorsken (Karlsbakk m.fl. 2009). Påslagene av skottelus kan derfor være plutselige, og beiteskader har medført at en har måttet behandle (Nygaard 2005). Denne lusens biologi er derfor annerledes på torsk enn lakselusens på laks. Likevel kan kraftige luseinfeksjoner på torsken tenkes å forårsake økt smittepress på villfisk i omgivelsene.

Forekomst, økologi og atferd hos torskelus og de to skottelusvariantene er lite undersøkt, og det er uklart hvilke problemer og miljøeffekter de kan forårsake. Det trengs derfor forskning på disse *Caligus* -artene i årene fremover.

Bakterier

De fleste bakterier som har forårsaket sykdom hos oppdrettsfisk, har vært såkalte opportunister. Disse kan gjerne overleve uavhengig av verter, eller de utgjør en del av vertenes normalflora. De kan forårsake sykdom når verten svekkes, eller det utvikles mer fisketilpassede skadelige stammer i oppdrett Slike bakterier, for eksempel *Vibrio* -typer og atypiske furunkulosebakterier, er kjent fra mange fiskearter. Sist torskeoppdrett var stort i Norge, sto disse bakterietypene for en stor del av sykdomsutbruddene (Fiskehelserapporten 2010). Effektive vaksiner vil trolig redusere problemene med vibriose og atypisk furunkulose.

Bakterien *Francisella noatunensis* lever inni fiskens celler, og kan forårsake sykdommen francisellose. Smittet torsk kan ved høyere sjøtemperatur (helst > 9 ° C) utvikle betennelsesknuter i indre organer, særlig i milt og nyre som kan bli svært oppsvulmet (Colquhoun & Duodu 2011; Ottem m.fl. 2008; Omdal 2009). Francisellose utvikler seg under normale norske miljøforhold langsomt, og fisken kan være smittebærer over lengre tid uten at det oppdages. Det gjør at både behandling og forebygging av sykdommen kan være vanskelig. Det finnes per i dag ikke kommersielt tilgjengelige vaksiner for sykdommen..

Mye tyder på at bakterien er vanlig forekommende hos vill torsk i sørlige deler av Norge. Det har vært epidemier av sykdommen i villtorsk i Skagerrak/Kattegat varme somre. Francisellose vanskeliggjorde tidligere torskeoppdrett i Rogaland, men bakterien er uvanlig i villtorsk i Nord-Norge og oppdrettstorsk der vil normalt ikke kunne utvikle sykdommen på grunn av lavere sjøtemperatur. Flytting av settefisk fra sør har tidligere ført til smitte i nord, et scenario som kan unngås med regional yngelproduksjon, smittefri stamfisk, intensiv yngelproduksjon og påvekst til settefisk i lukkede systemer.

Virus

Betanodavirus varianten av Nodavirus som infiserer torsk i Norge (GMNNV) er utbredt i villtorsk i hele landet (Nylund m.fl. 2008). Viruset angriper nervesystemet, og kan forårsake nervevevsdød - sykdommen viral nervøs nekrose (VNN).

VNN er vanligst hos yngel og er kun kjent fra oppdrettssituasjoner. Vi vet i dag altfor lite om hvor stor faren for vannbåren smitte med GMNNV er, fra smittet oppdrettstorsk til forskjellige livsstadier av villtorsk og for andre villfisk.

Et problem med denne typen virus er at de i tillegg til å smitte horisontalt kan smitte vertikalt, altså mordyr-egg-yngel (Breuil m.fl. 2002). Avkom av smittet stamfisk kan altså bli bærere av viruset, og senere være opphav til NNV utbrudd. Oppdrettstorsk kan modnes og gyte i merd og det kan dermed skje omfattende smittespredning hvis GMNNV infisert fisk gyter i merd. Siden en relativt høy andel av villfisken også er smittet naturlig utgjør dette fenomenet primært en trussel hvis:

i. Det introduseres eksotiske skadelige virusvarianter (import av fisk)
ii. Det utvikles særlig skadelige (virulente) varianter av viruset i oppdrett

Det er derfor viktig å sikre smittefri stamfisk, og unngå kjønnsmodning. Det bør ikke tillates import av settefisk fra andre land. Det finnes vaksiner, men så langt ikke for torskevarianten og torsk.

Et annet marint fiskevirus som kan skape problemer, er rabdoviruset viral haemorragisk septikemi virus (VHSV) som forårsaker den alvorlige sykdommen viral haemorragisk septikemi (VHS). VHSV er ifølge OIE kjent fra over 80 arter av både saltvanns og ferskvannfisk inkludert torsk og salmonider (Anonym 2014). En lite skadelig variant av VHSV forekommer naturlig i sild (Sandlund m.fl. 2014; Johansen m.fl. 2013) og i villtorsk (Karlsbakk m.fl. 2008) i Norge. Smitteforsøk tyder på at torsk er forholdsvis resistent mot VHS (Snow m.fl. 2000; Snow m.fl. 2005), men kan utvikle sykdommen. Infeksiøs pankreas nekrose virus (IPNV) som forårsaker infeksiøs pankreas nekrose (IPN), har et vidt vertsspekter (Munang'andu m.fl. 2016). Det er viktig hos laks, og har også vært en viktig dødsårsak i oppdrett av kveite (Bloch m.fl. 1991; Johnsen m.fl. 2004). Viruset er isolert fra norsk villtorsk (Jensen m.fl. 2009), og IPNV har forårsaket massedød av torskeyngel utenfor Norges grenser. Viruset er også påvist å kunne forårsake dødelighet under eksperimentelle betingelser (Urquhart m.fl. 2009).

Kunnskapshull

Hvordan sykdomsutviklingen vil arte og utvikle seg etter hvert som torskenæringen vokser i volum, er usikkert. Det har i de siste 10 årene vært gjennomført svært lite sykdomsforskning på torsk, og det er generelt lite kunnskap om sykdom i torsk, inkludert for kjente agens og deres sykdommer.

De agensene som er omtalt her er kjente, men erfaringsmessig vil oppskalering av akvakulturproduksjon kunne føre til oppblomstring av hittil ukjente («nye») agens som så kan forårsake nye sykdommer. En kan også ha kjente agens som tilpasser seg en ny vert, eller nye varianter av allerede kjente agens. Oppdrett generelt legger godt til rette for dette, med høy tetthet av verter og effektiv smittespredning i oppdrettspopulasjonen. Ved torskeoppdrett har en også gjerne høy tetthet av mottakelige verter i miljøet rundt anlegg, som kan øke sannsynligheten for utveksling av agens mellom oppretts- og villfisk. Problemet vil øke med økende oppdrettsvolum. Mest utsatt for smitte er villfisk som oppholder seg stasjonært i nærheten av oppdrett. Høye vertstettheter, redusert levelengde, lav genetisk variasjon hos vert og kontinuerlig tilstedeværelse av agens er generelle oppdrettsfaktorer som kan bidra til økt virulens hos agens (Kennedy m.fl. 2016). Et kjent eksempel er økt virulens hos bakterien *Flavobacterium columnare* som følge av oppdrett av salmonider i Finland (Pulkkinen m.fl. 2010). Mulighetene for kontinuerlig utveksling av agens mellom oppdrettstorsk og mottakelige villfisk i miljøet, vil kunne bidra til at varianter av agens kan opprettholdes og sirkulere uavhengig av generasjonsskiller for oppdrettstorsken. Der det er flere helt eller delvis mottakelige verter tilstede vil i tillegg potensialet for arts-hopp øke. Effekten av av utveksling og art-hopping er svært vanskelig å forutse. Men, en hypotetisk konsekvens er at det vil stimulere økt genotypisk variasjon hos agens og tilhørende økt risiko for endring i agensenes egenskaper inkludert virulens.

I tillegg har vi i Norge økende oppdrett og bruk av andre marine arter som rognkjeks og leppefisk. Dette kan øke mulighetene for smitte mellom og tilpasning til ulike arter også i oppdrett, der betingelsene for spredning er svært gode. Nøye overvåking med formål å identifisere nye varianter eller agens vil være svært viktig for raskt å kunne iverksette tiltak når nye sykdomsproblemer oppstår.

Til forskjell fra laks vil alle livsstadier av villtorsk og andre marine fisker, kunne komme i direkte kontakt med infeksiøse agens fra torskeoppdrett. Vi vet i dag lite om hvor stor smittefaren er fra oppdrettstorsk, både til gyte og oppvekstområder for torsk. Dette gjelder også en eventuell påvirkning det kan ha på andre fiskearter. Kartlegging, overvåking og forskning vil være nødvendig for å forstå dette bedre. Nivåer for utvalgte parasitter, virus og bakterier bør derfor kartlegges og overvåkes systematisk i utvalgte bestander både før og etter at torskeoppdrett har økt i omfang. Økt kunnskap om dette vil være viktig for å øke biosikkerheten, minske spredning av smitte fra oppdrett til villfisk og også hvilke konsekvenser eventuell smitte vil kunne ha på villtorsk.

3.2.2 - Påvirkning fra oppdrettsanlegg på vandring og gyteatferd hos villtorsk

Internasjonalt er det relativt liten kunnskap om unnvikelse av fisk fra oppdrettsanlegg, eller eventuell påvirkning på vandringsmønsteret (Callier m.fl. 2018; Barett m.fl. 2019), og det har vært lite eller ingen ny forskning på dette de siste 10-15 årene. I Norge har fiskere imidlertid lenge hevdet at «innsigstorsk» på gytevandring, ikke vandret inn til gytefelt i oppdrettsintensive fjorder. Fiskernes tradisjonelle økologiske kunnskap er studert gjennom intervjuundersøkelser og samfunnsvitenskapelige metoder (Maurstad m.fl. 2007). Konklusjonen er at fiskerne har gjort pålitelige observasjoner av adferd til torsk i oppdrettsintensive områder, både unnvikelse og tiltrekning, men at det trengs naturvitenskaplige studier for å konkludere med større sikkerhet, samt foreslå mekanismer bak eventuelle endringer (Maurstad m.fl. 2007).

Gjentatte eksperimentelle studiene i laboratoriet, hvor vill kysttorsk gis et valg mellom å oppholde seg i eller unngå kar iblandet vann fra et kar med oppdrettslaks, bekrefter at villfanget antatt oppdrettsnaiv kysttorsk unngår å oppholde seg i kar som tilføres en svært liten (2,5 ‰) andel vann fra et kar med laks (Sæther m.fl. 2007). Det er luktstoffer i vannet torsken reagerer på, ikke endringer i vannkvalitet som sådan, da fisk med blokkert luktesans ikke viste denne adferden. Luktesansen er svært viktig for fiskens evne til å orientere seg i miljøet, blant annet for å finne mat, orientere seg om gode/dårlige habitater, unngå predatorer, kommunikasjon med artsfrender etc. (e.g. Hara 1994; Sorensen & Caprio, 1998). Oppfølgende eksperimenter viser at fisk fanget nær eller under oppdrettsanlegg, som antas å være stasjonær kysttorsk, også unngår vann fra kar med laks, men i mindre grad enn antatt oppdrettsnaiv vandrende kysttorsk.

Eksponering for lukt fra annen torsk gav tilsvarende adferdsendring hos villtorsken; den tilbrakte mindre tid i karet hvor lukten ble tilsatt. Det kan dermed synes som om de observerte adferdsendringene ikke er knyttet til lukten av noen spesiell art, men snarere generelle komponenter som akkumuleres i vannet når store tettheter av fisk oppholder seg der. Første generasjon oppdrettstorsk endrer imidlertid ikke adferd når den eksponeres for vann fra laksekaret, noe som kan skyldes at disse er tilvent høye konsentrasjoner av komponenten(e) som villtorsken reagerer på (Sæther m.fl. 2007). Det eksperimentelle designet tillater imidlertid ikke at man konkluderer med at lukt av annen fisk i en fjord kan føre til endret adferd hos torsk som har naturlig tilhørighet der, eksempelvis ved at vandrende kysttorsk på gytevandring stanser og snur før de kommer inn til gyteområdet, fordi kompleksiteten i problemstillingen er alt for stor til at dette kan gjenskapes i laboratoriet, og det kan også tenkes at oppsettet er «for sensitivt» ved at fisken ikke måtte velge bort noe (f.eks. beskyttelse eller mat) dersom den unngikk kar med lukt fra laks. Resultatene fra stasjonær torsk kan tyde på dette, ettersom denne fisken var fanget ved oppdrettsanlegg, og som frittlevende valgte å oppholde seg der men likevel unngikk kar med lukt av laks i eksperimentet.

Vandringsmønsteret til innvandrende kysttorsk («innsigsfisk») under naturlige forhold har derfor også blitt undersøkt i en storskala telemetristudie (Bjørn m.fl. 2009). Torsken ble fanget i midtveis inn i yte del av Øksfjorden, en oppdrettsintensiv fjord med et tradisjonelt gytefelt (Maurstad m.fl. 2007; Fiskeridirektoratet.no) innerst i fjorden. Halvparten av fisken ble luktblokkert, og satt ut på fangststedet mens resten ble transportert inn til gytefeltet og i oppdrettsintensive områder. All fisk, foruten en, som ble fanget og gjenutsatt i ytre del av Øksfjorden, snur og forlater fjorden innen en uke etter utsett. Når de derimot fysisk flyttes inn til de oppdrettsintensive indre områdene av fjorden oppholder majoriteten av torsken seg der inne i ca. 3 uker, de synes ikke avskrekket av anlegg, og det kan heller ikke utelukkes at de gyter i fjorden. Det var ingen sammenheng mellom luktesans og vandringsatferd, ettersom luktblokkert fisk viste samme adferd som fisken med intakt luktesans (Bjørn m.fl. 2009). Feltstudien frambrakte med andre ord ingen bevis på at vandrende torsk unngå oppdrettsintensive områder som en følge av luktstoffer, men resultatene strider heller ikke imot fiskernes observasjoner om at torsken ikke lenger går inn til gytefeltet i fjorden. Som et

sideelement i disse studiene, har habitatvalg hos torsk i en fjord med torskeoppdrett («torskehoteller») også blitt undersøkt (Bjørn m.fl. 2007). Resultatene bekrefter observasjoner fra en annen fjord med intensivt torskeoppdrett (Serra Llinnares m.fl. 2013) om at det er en forhøyet tetthet av torsk rundt oppdrettsanlegg, og at enkelte individer er svært stasjonære rundt anleggene (Bjørn m.fl. 2007; Hedger m.fl. 2017).

Våre resultater viser dermed at laboratorie- og feltstudier av den typen som hittil er gjennomført, ikke vil være tilstrekkelig for å kunne vise om intensiv oppdrettsaktivitet (først og fremst lakseoppdrett, men det *kan* også gjelde torskeoppdrett, levendelagring og fangstbasert akvakultur) faktisk fører til at vill innsigstorsk skyr tradisjonelle gyteplasser. Dersom vi antar at laboratorieresultatene er valide (jamfør sensibilitet), viser disse at antatt oppdrettsnaiv vandrende kysttorsk responderer klart negativt på lukt fra høye tettheter av fisk. Denne responsen er svakere (men fortsatt signifikant) hos antatt stasjonær kysttorsk fra områder med oppdrett, og helt fraværende hos oppdrettstorsk (Sæther m.fl. 2007).

Samtidig viser telemetristudien (Bjørn m.fl. 2009) og de andre feltresultatene (Bjørn m.fl. 2007) at det i all hovedsak er stasjonær fjordtorsk som aggregeres rundt oppdrettsanlegg. Det kan derfor tenkes at det kan være to helt forskjellige responser hos torsk på samme stimuli; noen kan tilvennes og tiltrekkes (stasjonær fjordtorsk) mens andre kan frastøtes (vandrende kysttorsk på gytevandring). Dette er også i overensstemmelse med fiskernes observasjoner om at det er «innsigsfisken» som unngår fjorder med oppdrett (Maurstad m.fl. 2007). Sett samlet, kan det derfor fortsatt ikke utelukkes at tilstedeværelse av annen fisk *kan* bidra til å forklare endringene i kysttorskens tilstedeværelse som fiskerne observerer. Lyd, lys eller andre faktorer fra industrielt oppdrett kan også påvirke, men det kan heller ikke utelukkes at torsk ikke reagerer negativt på intensiv oppdrettsaktivitet.

Oppsummert er det fortsatt uavklart om og eventuelt hvordan oppdrett påvirker gytevandring og adferd til vill torsk. Derfor vil langsiktige feltstudier (før og etter etablering av oppdrett og i fjorder med og uten oppdrett, slik som nå igangsatt i *SalCod* prosjektet) antakeligvis være en mer treffende metodikk for å forsøke å dokumentere om intensivt fiskeoppdrett kan påvirke adferd, gyting og populasjoner til vill torsk.

3.2.3 - Oppdrettsanlegg som Fish Aggregating Device

Oppdrettsanlegg med åpne merder i kystsonen kan påvirke marine villfiskbestander. Fisk og annet dyreliv tiltrekkes oppdrettsanlegg på grunn av en rekke årsaker, og samles i store mengder. De fysiske konstruksjonene, som fortøyninger og merder, gir ly for småfisk og habitat for ulike organismer, som deretter kan tiltrekke seg større rovfisk. Oppdrettsanlegg fungerer som fiskeansamlingsinnretninger som følge av de fysiske strukturene, økt tilgjengelighet av mat og organisk avfall (Callier m.fl. 2018; Sanchez-Jerez m.fl. 2011). Hvis et betydelig antall fisk fra den lokale bestanden samler seg rundt oppdrettsanlegg, kan det fungere som en økologisk felle. Økologiske feller oppstår når et kunstig habitat introduseres i det naturlige miljøet, tiltrekker seg fisk, og effekten av dette leder til negative økologiske konsekvenser for fisken (Dempster m.fl. 2011). Fisk kan foretrekke ett kunstig habitat fremfor ett naturlig om dette virker å være ett habitat som fremstår attraktivt for fisken, men som i realiteten er ett dårligere habitat med lav kvalitet som kan lede til dårligere reproduksjon eller overlevelse (Battin 2004).

Hovedattraksjonen rundt oppdrettsanlegg er trolig det ekstra næringstilskuddet fra spillfôr, noe som tiltrekker fisk i store antall. Spesielt sei, *Pollachius virens,* samler seg tett rundt merdene under et oppdrettsanlegg, men også andre arter samler seg under oppdrettsanlegg. I en undersøkelse av 9 anlegg om sommeren og våren, fant en at arter som sei, makrell, torsk og hyse omfatter henholdsvis 92, 3,5. 2,4 og 1,8 % av all samlet fisk under norske oppdrettsanlegg (Dempster m.fl. 2009, 2010). Endringene i artsmangfold og mengden fisk i tilknytning oppdrettsanlegg kan ha konsekvenser for økosystemet, noe som til slutt kan føre til negative effekter på næringsstoffsammensetning og produktiviteten i systemet (Gamfeldt m.fl 2015). En metaanalyse av miljøpåvirkninger fra havbruk ble utført av Barrett m.fl. (2019), som fant forhøyet forekomst av dyreliv rundt akvakulturanlegg, og da hovedsakelig av fisk. Forfatterne rapporterte også at villfisk i tilknytning oppdrettsanlegg var i 1,7 ganger tyngre enn fisk som ikke er tilknyttet oppdrettsanlegg, samt et diettskifte til enten pellets eller andre byttedyr.

Samlingen av villfisk rundt oppdrettsanlegg kan påvirke bestanden ved at fødevalget endres, og dermed også

makronæringsstoffene som tas opp, noe som kan føre til økt kondisjonsfaktor, høyere fettinnhold og at reproduksjonen forstyrres (Barrett m.fl. 2018). Tettheten av fisk som samler seg rundt oppdrettsanlegg kan henge sammen med fôrintensiteten eller fôringstider (Uglem m.fl. 2009). Det er gjort få systematiske forsøk på å måle i hvor stor grad spillfôr utgjør av dietten til villtorsk i nærheten av oppdrettsanlegg. I ett forsøk hvor dietten til bl.a. torsk i nærheten av 9 oppdrettsanlegg i sommerhalvåret ble undersøkt, hadde 20 % av torsken pellet i magesekken, mens torsk fanget på kontrollokaliteter ikke hadde pellet i magesekken (Dempster m.fl. 2011). Sæther m.fl. (2012) viste også at torsk av ulik størrelse varierte med hensyn til hvor mange som hadde pellets i mageinnholdet. Andelen av torsk som var mindre (N=34) eller større (N=46) enn 60 cm som hadde spist pellets var henholdsvis 32 % og 11 % (Sæther m.fl. 2012). Det er ikke dokumentert at endringer i fødevalg påvirker filetkvaliteten hos torsk negativt, men det er registrert endringer i smak på seifilet (Skog m.fl. 2003).

Atlantisk torsk beiter på organismer og annen fisk som samler seg rundt oppdrettsanlegg (Dempster m. fl. 2011; Sæther m.fl. 2012). Det har også vært observasjoner av raudåte (*Calanus finmarchicus*) og krill rundt lakseoppdrett, og krill har blitt funnet i mageprøver av makrell (*Scomber scombrus*) og hyse (*Polacchius virens*) (Svåsand m. fl. 2017). En annen mulig årsak til tiltrekning er at større villfisk lokkes til oppdrettsanlegg fordi mindre byttefisk også samles der. Både Dempster m.fl. (2011) og Sæther m.fl. (2012) dokumenterte at større torsk og sei fanget ved oppdrettsanlegg hadde spist mindre fisk, hovedsakelig småsei, som trolig var tiltrukket anlegg på grunn av tilgang på spillfôr. Serra-Llinares m. fl. (2013) viste også at større torsk og sei som oppholdt seg ved et torskeanlegg hadde spist rømt torskeyngel og andre fiskearter. Det er også vist at villfisk kan oppholde seg svært nær oppdrettsanlegg over forholdsvis lange perioder, og at de vandrer raskt og ofte mellom flere anlegg, samt til andre nærliggende habitater som for eksempel gyteområder eller tradisjonelle fiskefelt (Uglem m.fl. 2008, 2009; Dempster m.fl. 2010; Sanchez m.fl. 2011). I Norge er dette vist for både torsk og sei (Uglem m.fl. 2008, 2009).

Kunstig belysning brukes i lakseoppdrett for å hemme kjønnsmodning og for å øke somatisk vekst om våren (Hansen m.fl. 2017). Flere virvelløse dyr tiltrekkes av kunstig belysning og det er observert forhøyede mengder virvelløse dyr rundt oppdrettsanlegg (McConnell m.fl. 2010; Fernandez-Jover m.fl. 2016). Krill (*Thysanoessa inermis*) er et viktig byttedyr for torsk, og tiltrekkes av lys (Humborstad m.fl. 2018). Dette kan følgelig tiltrekke torsk til oppdrettsanlegg som benytter kunstig lys for å forhindre kjønnsmodning. Maskiner og rutinemessige operasjoner i lakseoppdrett som fartøy, fôringsmekanismer, høytrykksspylere osv., lager støy som kan forstyrre livet for dyr i miljøet rundt. Atferd fra marine dyr som en respons på menneskeskapte støy inkluderer fluktreaksjoner, unngåelse eller endringer i svømmeatferd (Olesiuk m.fl. 2010). Andre effekter av miljøstøy er rapportert, som lydskader (Casper m.fl. 2013) og en signifikant økning av stressrelaterte blodparametre (Buscaino m.fl. 2010). Atlantisk torsk kommuniserer med "grynt" under parring, aggresjon eller flukt (Brawn 1961). Hunntorsk foretrekker hanner med større kropper og lange finner, men gytesuksess er også korrelert med volum på «gryntene» fra hannfisken (Rowe & Hutchings 2008). Torsk utsatt for langvarig støy har blitt rapportert å ha en lavere befruktningsgrad, opptil 40 % reduksjon, enn ikke-eksponert fisk. Fisk utsatt for kortvarig støy har også vist en økning i blodkortisol (Sierra-Flores m.fl. 2015). Resultatene av denne studien viser at støygenererende havbruksaktiviteter kan påvirke reproduksjon, både når det gjelder forstyrrelse av naturlig kommunikasjon og de negative effektene av stress. En studie fra oppdrettsintensive og oppdrettsekstensive områder på Vestlandet, fant imidlertid små forskjeller i fitness hos vill torsk (Barett m.fl. 2018). Fettsyreprofilen hos høyt oppdrettspåvirket torsk var imidlertid preget av fettsyrer fra lakseforet, men det ble ikke funnet forskjeller i totalfett, essensielle fettsyrer eller klekkesuksess. Eggene og larvene var imidlertid mindre, men eventuelle fitness effekter av dette er ikke undersøkt (Barett m.fl. 2018).

Det finnes så vidt vi er kjent ikke spesifikke studier av vill torsk rundt torskeoppdrettsanlegg, men det er noen observasjoner fra andre studier. I NFR-CodEscape studien fra Balsfjord ble det observert aggregeringer av vill torsk rundt oppdrettsanlegget. En del av disse ble fanget, merket med akustiske sendere og gjenutsatt på fangststedet (Uglem m.fl. 2008) om høsten og om vinteren. Adferden til disse ble deretter studert både før, under og etter gytesesongen. Resultatene viste at en høy andel (ca. 50 %) av torsken forble ved anlegget utover høsten, og de benyttet anleggsnærområdet mer enn simulert rømt torsk. Observasjoner (Pål Arne Bjørn, Havforskningsinstituttet, pers.obs.) tyder på at de delvis beiter på tapt oppdrettsfôr. Om vinteren var de mer på gytefeltene, spesielt det indre

gytefeltet, og dette kan indikere at dette er stasjonær torsk «hjemmehørende» i indre fjord, og som benytter anlegget som en ressurs gjennom året. Også i en tilsvarende studie i Beiarfjorden, ble det observert mye vill torsk og sei rundt et intensivt torskeoppdrettsanlegg (Serra-Llinares m.fl. 2013). Spesielt ble det observert mye stor torsk og storsei som predaterte på mindre fisk, inkludert småtorsken som ble simulert rømt. «Torskehoteller» ser også ut til å samle vill kysttorsk (Bjørn m.fl. 2007). Oppsummert tyder litteraturen på at også torskeoppdrett vil virke som FAD's, og at dette kan påvirke kyst og fjordtorsk, selv om det er lite studert.

3.2.4 - Effekter av fôrspill på villtorsk

Fôrspill fra oppdrettsanlegg fungerer som næringsstofftilføring til omgivelsene, og det kan ha en fysiologisk påvirkning på villfisken rundt. Føden til villtorsk går fra naturlige beitedyr med høyt innhold av marine omega-3-fettsyrer til føde med høyt innhold av omega-6-fettsyrer som stammer fra landjorda(Fernandez-Jover m.fl. 2011; Olsen m.fl. 2015). Kommersielt fiskefôr som brukes i norsk lakseoppdrett inneholder omega-6-fettsyrer fra soyaolje, solsikkeolje eller rapsolje, og reduserer dermed omega-3-konsentrasjonen både i fôret og hos laks (Aas m.fl. 2019).

Fettsyresammensetningen i føden reflekteres i fettsyresammensetningen i vevet hos fisk (Glencross, 2009; Jobling m.fl. 2008; Mørkøre m.fl. 2007; Norberg m.fl. 2017; Xu m.fl. 2020). Følgelig vil torsk som oppholder seg rundt oppdrettsanlegg og beiter på spillfôr eller på byttedyr som beiter på spillfôr, ha høyere konsentrasjoner av fettsyrer fra landjorda enn fisk som ikke er tilknytta oppdrettsanlegg (Skog m.fl. 2003; Fernandez-Jover m.fl. 2011; Olsen m.fl. 2015). På grunn av det lave fettinnholdet i torskemuskulatur (<1%) (Bogucki & Trzesinski 1950; Holdway & Beamish 1984) er den dominerende lipidklassen i torskefilet polare lipider, som er strukturelle komponenter i cellemembranene og bidrar i viktige biologiske funksjoner som signalisering og er essensielle for optimal vekst og reproduksjon (Fernández-Palacios m.fl. 2011). Overskudd av fett lagres i leveren i form av nøytrale lipider, triacylglyserol (TAG), og kan utgjøre over 80% av det totale fettinnholdet i torsk (Hansen m.fl. 2008).

Om denne endringen i diett påvirker kvaliteten til torsk er undersøkt i flere forsøk. Bjørn m.fl. (2007) undersøkte kvalitet hos sei og torsk fanget i et oppdrettsintensivt område og i et kontrollområde uten oppdrett i løpet av våren og høsten. Generelt var kvaliteten på torsk fanget i april god, faktisk var kvaliteten på fisk ved oppdrettsanlegg noe bedre enn fisk fra kontroll-lokaliteter, men dette kan skyldes ulike fiskemetoder, mens forholdet var motsatt for fisk fanget om høsten. Bjørn m. fl. (2007) konkluderte med at det ikke ble funnet vesentlige kvalitetsforskjeller for torsk i Øksfjord i 2006. Undersøkelsene fra Øksfjord i 2006 ble repetert høsten 2007 (Bjørn m.fl. 2009). Resultatene fra både Øksfjord og Hitra var omtrent de samme som i 2006, med generelt god filetkvalitet og ingen vesentlige forskjeller mellom fisk fra lakseanlegg og kontroll-lokaliteter. Det ble heller ikke påvist vesentlige forskjeller i de sensoriske analysene som ble utført av et smakspanel. Sæther m.fl. (2012) undersøkte torsk fanget ved oppdrettsanlegg sammenlignet med kontrollfisk fanget i områder antatt upåvirket av oppdrett. Leverstørrelse i forhold til kroppsvekt for torsk fanget ved anlegg og på kontroll-lokaliteter var relativ lik, hvilket kan indikere at fisken ikke var vesentlig påvirket av oppdrett. Det var generelt ingen vesentlige forskjeller mellom de ulike prøveuttakene eller mellom garnfanget kontrollfisk og levendefanget fisk fra oppdrettsanlegg. Det skal bemerkes at i disse forsøkene er fisken prøvd å behandles optimal mht. å bevare kvaliteten, og andre fangstmetoder og behandlinger av fisken kan naturligvis påvirke kvaliteten.

Det er også knyttet stor usikkerhet til om diettendringen påvirker torskens reproduksjon (Barrett m.fl. 2018). Akustisk telemetriforsøk har vist at kjønnsmoden torsk kan oppsøke og til dels oppholde seg lengre perioder ved oppdrettsanlegg også under torskens gyteperiode (Uglem m.fl. 2008). Når torsk bygger gonadene (vitellogenesen) fra omtrent september, tærer den på energilagrene. Appetitten til modnende torsk er redusert fra ca. en måned før gytingen og de første ¾ delene av gyteperioden, hentes mye av energien for både vitellogenese og gyteadferd fra lagre (Dambergs 1964; Kjesbu m.fl. 1991). Fettet fra leveren, og proteiner fra muskelen er hovedenergikildene for torsk (Dambergs 1964; Black & Love 1986; Karlsen m.fl. 1995). Torsk er en porsjonsgyter og allokerer også mye energi til gonadene gjennom gytesesongen (Kjesbu m.fl. 1996), hvor opptil 1/3 av næringsstoffene legges inn under sluttmodningen (Thorsen m. fl. 2006).

I eksperimenter er det vist at det er forholdet mellom proteiner og fett i dietten som er styrende for investeringen i reproduksjon målt som GSI (Karlsen m.fl. 2006), hvor økende andel av fett gir høyere GSI. Det er også vist en rekke

ganger at fekunditeten til torsk øker med fiskens energilagre (Kjesbu m.fl. 1991; Chambers & Waiwood 1996; Marshall m.fl. 1999; Lambert & Dutil, 2000; Ouellet m.fl., 2001). Det skal bemerkes at veksten derimot i større grad er avhengig av andelen proteiner i dietten, og fiskestørrelse korrelerer med fekunditet hos torsk (Kjesbu & Holm 1994). Energioverskuddet hos fisk som beiter under oppdrettsanlegg kan ofte ses i form av høyere gonade- og leverindeks (organvekt som % av totalvekten) (Bustnes m.fl. 2010; Dempster m.fl., 2011) noe som fører til at fisken har høyere kondisjon og dermed høyere fekunditet (Lambert & Dutil 1997; Marshall m.fl. 1999).

Siden endringer i sammensettingen av fettsyrer i en fisk oftest er relatert til en utvannings- og ikke til en utskiftingseffekt (Jobling 2004), vil effekten av endringer i en diett avhenge både av andel av dietten som utgjøres av spillfôr, varighet av spillfôr innslaget og dets sammensetting, samt når i forhold til vitellogenesen dette skjer, og tiden det tar å endre sammensettingen av gametene. Nye upubliserte forsøk fra ICod prosjektet viser at de terrestre fettsyrene fra lakseфôret gjenfinnes i gonadene hos en andel av torsk fanget i Smøla-området. Spesielt de essensielle fettsyrene ARA (arakidonsyre , 20:4 n-6), EPA (eikosapentaensyre, 20:5 n-3) og DHA (dokosaheksaensyre, 22:6 n-3) er viktig for eggeutvikling, befruktning, larveoverlevelse og vekst (Tocher 2010; Røjbek m.fl., 2014).

Endringer i omega-3/omega-6-forholdet kan føre til endringer i fekunditet og dermed føre til lavere larveoverlevelse (Izquierdo m.fl. 2001). Fettsyresammensetninga hos hunnfisk er korrelert med fettsyresammensetninga i eggene (Pickova m.fl. 1997; Røjbek m.fl. 2014), men fettsyrene EPA; ARA og DHA har også en påvirkning på reproduksjonsfysiologi, egg- og spermkvalitet, klekkesukses og larveoverlevelse (Salze m.fl. 2005; Zakeri m.fl. 2011; Rahman m.fl. 2014; Norberg m.fl. 2017). Spesielt de essensielle fettsyrene ARA, EPA og DHA anses viktige (Sargent m.fl. 1999; Izquerido m.fl. 2001), da disse er forgjenger for viktige signalmolekyler, prostaglandiner. Prostaglandiner dannes fra fettsyrene ARA og EPA (Bell m.fl. 2004). ARA, EPA og DHA, konkurrerer om enzymene som regulerer produksjonen av eikosanoider, og forholdet mellom dem (EPA/DHA og ARA/EPA) er bestemmende for hvilken type prostaglandiner som produseres. ARA er viktig for reproduksjon hos torsk (Salze m.fl. 2005; Norberg m.fl. 2017), og er foretrukket substrat for produksjon av prostaglandiner som stimulerer produksjon av kjønnshormoner, induserer eggmodning og melkeproduksjon, og er involvert i atferd (Norambuena m. fl. 2013). Det er også vist at fargestoffet astaxanthin, som tilsettes lakseфôret, har en gunstig effekt på eggkvalitet for torsk (Salze m.fl. 2005; Sawanboonchun m.fl. 2008).

Torsk som spiser mye pellets rikt på de terrestre fettsyrene vil derfor potensielt kunne produsere egg med lavere eller ubalansert innhold av spesifikke næringsstoff som har betydning for avkommenes kvalitet og overlevelse. I et eksperimentelt forsøk ble gyting og kvalitet til avkom etter torsk i ett område med intensivt lakseoppdrett sammenlignet med torsk fanget på lokaliteter med mindre oppdrettsaktivitet (Barrett m.fl. 2018). Det ble funnet forskjeller i eggproduksjon og eggsstørrelse, men ikke i andre larveparametre. Selv om det ble observert terrestre fettsyrer i ovariene til enkeltfisk, var det ikke signifikante forskjeller mellom gruppene. Analyser av ovarier fra ICod prosjektet indikerer at enkelte fisk har mye fettsyrer fra pellet, og det anbefales derfor at dette forsøket gjentas, med torsk med større innslag av de terrestre fettsyrene i ovariene. Levendelagring av torsk kan også tiltrekke seg vill torsk. Siden disse i stor grad fores med frosen lodde, så vil fisken sannsynligvis være mindre påvirket fysiologisk, mens andre økologiske interaksjoner (for eksempel oppdrettsanlegg som økologisk felle) vil kunne ha større betydning. Oppsummert er det vist at torsk som spiser mye oppdrettsfor kan påvirkes fysiologisk på en slik måte at det har effekter på kvalitet og på avkommets overlevelse. Dette bør følges opp med nye studier og forsøk.

4 - Foreløpige konklusjoner og anbefalinger

Med bakgrunn i erfaringer fra forrige runde med torskeoppdrett er det først og fremst bestandene av kysttorsk som fortsatt vurderes som mest utsatt for negativ påvirkning fra torskeoppdrett. Forskning viser at bestandene av kysttorsk er svake og enkelte deler av økotypen kysttorsk er allerede truet både i sør og i nord.

For å kunne gi mer presise risikoråd, må det gjennomføre en risikovurdering av miljøeffekter av torskeoppdrett i henhold til ny metodisk tilnærming for risiko knyttet til miljøpåvirkning av akvakultur, med fokus på genetiske og økologiske interaksjoner. En viktig del av denne prosessen er å gjøre en grundig gjennomgang av all tilgjengelig kunnskap for å vurdere kunnskapsstyrken knyttet til de ulike risikofaktorene og identifisere kunnskapshull. En oppfølgende risikovurdering vil også sikre en helhetlig tilnærming og prosess samt risikoråd i henhold til forvaltningens behov. Inntil endelig risikovurdering foreligger, og som hjelp til forvaltningen, vil vi svare opp de fire hovedspørsmålene så langt som mulig basert på denne kunnskapsoppsummeringen:

a) Utdyping, om mulig, av områder og forhold som bør tilsi ekstra høy aktsomhet;

Bestandene av kysttorsk er svake og truet langs norskekysten. Datagrunnlaget er moderat i nord og svakt i sør, og det er foreslått en gjenoppbygningsplan i nord (Aglen m.fl. 2020). Gjenoppbygningsplanen og foreslåtte tiltak, FoU og overvåkning bør sees i sammenheng med og justeres i henhold til mulig økt press fra torskeoppdrett, levendelagring av torsk og fangstbasert akvakultur. Som en del av gjenoppbygningsplanen er det foreslått at forvaltningen blant annet bør vurdere stenging av kommersielt fiskeri i utvalgte gytefelt og justering og begrensninger innenfor fjordlinjene. I tillegg er det forslått overvåkning for å evaluere effekt, inkludert videreutvikling av genetisk metoder. Basert på kunnskapsgjennomgangen vi har gjort foreslår vi at også miljøeffekter av torskeoppdrett bør inkluderes i gjenoppbygningsplanen for å sikre en helhetlig tilnærming. Vi foreslår også å tette kunnskapshull knyttet til økologi og livshistorie hos kysttorsk i nord.

Vi har relativt god kunnskap om lokale gytefelt med høy grad av retensjon, i praksis vi dette si i fjordstrøk. Kunnskapen om gytefelt i ytre strøk er mer usikker, og nøyaktig avgrensing av gytefelt er ingen eksakt vitenskap. Sårbare lokale bestander finnes i indre fjordstrøk både sør og nord for Stadt (som virker som en barriere), men bestandene sør for 67°N er mer datafattig. Det kan tenkes at torskeoppdrett i større grad ønskes lokalisert i indre fjordstrøk, der lakseoppdrett for eksempel ikke er lovlig (nasjonale laksefjorder). Fra kunnskap om genetiske interaksjoner mellom oppdrettslaks og villaks vet vi at små og stedegne bestander er mer sårbare for genetisk innkryssing enn store og mindre stedegne bestander. Stasjonær fjordtorsk ser også ut til å ha et relativt begrenset hjemmeområde og vil i perioder sannsynligvis beite rundt eventuelle torskeoppdrettsanlegg og vandre mellom disse og nærliggende gytefelt. Det er usikkert hvordan dette vil påvirke fysiologi og fitness hos de ville torskebestandene.

Basert på tilgjengelig kunnskap foreslår vi fortsatt å gi lokale gytefelt langs hele kysten beskyttelse mot torskeoppdrett for å redusere risiko for negativ påvirkning. Dette gjelder spesielt i indre fjorder med små og sårbare bestander. Det bør også vurderes restriksjoner mot flytting og levendelagring av torsk nær gytefelt. Lokale forhold og eventuell ny kunnskap bør i tillegg vurderes før endelig beslutning tas.

b) Vurdering av i hvilken grad oppvekstområder bør gis særlig beskyttelse;

Vi har liten kunnskap om beite- og oppvekstområder foruten fra intervjuundersøkelser av fiskere, men Havforskningsinstituttet øker aktiviteten blant annet i prosjektet «Kartlegging av gytefelt og oppvekstområder for kommersielt viktige arter i kystsonen» (se kapittel 2.2).

Inntil denne kunnskapen foreligger anbefaler vi at beite- og oppvekstområder i nærhet av gytefelt i indre fjord med høy grad av retensjon og lokal bunnslåing av larver bør gis beskyttelse for å redusere risiko for påvirkning på små sårbare bestander.

c) Identifisere mulige faktorer som kan påvirke graden av genetiske interaksjoner;

Genetiske interaksjoner mellom oppdrett- og villtorsk er en konsekvens av at domestisertoppdrettstorsk rømmer og kan gyte med villtorsk, samt at oppdrettstorsken kan gyte i merd. Dette kan føre til genetisk påvirkning av ville torskebestander. Basert på en foreløpig vurdering antas *rømming* og *gyting i merd* å være de to viktigste risikofaktorene knyttet til genetisk påvirkning.

Erfaringer fra laks viser at negative effekter av en slik innkrysning allerede kunne sees etter 5 generasjoner i oppdrett, det vil si på det stadiet som dagens avlslinje av torsk er kommet. Nye studier på laks indikerer at det kan ta lang tid før naturen evt. reverserer effekter av genetisk innkryssing, og at dette i verste fall kan føre til varige endringer. Barrieren for innkrysning mellom rømt oppdrettstorsk og villtorsk antas å være mindre enn for laks. Dette er fordi torsk har hele sin livssyklus i det marine miljø, gytemoden torsk er allerede på gyteplassene, egg og yngel kan spres over større avstander, og rømt torsk kan umiddelbart interagere med alle årsklasser av vill torsk. I tillegg er det ingen naturlige fokusområder for gjenfangst på samme måten som i lakseelvene – dette er faktorer som er viktig i risikohåndteringen.

Kunnskapen om effekten av genetiske interaksjoner mellom oppdrettstorsk og villtorsk er i stor grad manglende, men risikoen for påvirkning antas å være høyest hos svake bestander av kysttorsk og avhengig av hvor stort presset fra oppdrettspopulasjonen er i forhold til størrelsen på lokale bestander, samt grad av domestisering og genetisk forskjell til villtorsken. For øyeblikket finnes det lite vitenskapelig dokumentasjon om domestisert oppdrettstorsk. Ved å bruke steril torsk i oppdrett elimineres risikoen for genetiske interaksjoner mellom oppdrettstorsk og ville torskebestander, og vi foreslår at bruk av steril torsk utredes. Levendelagring i nærheten av gytefelt eller oppvekstområder kan også representere utfordringer for ville bestander av torsk, men vi vurderer dette som mindre utfordrende enn torskeoppdrett.

d) Belyse hvilke økologiske effekter rømming kan gi på en lokal bestand av kysttorsk.

Rømming fra torskeoppdrettsanlegg, eventuelt også levendelagring og fangstbasert akvakultur, kan føre til genetiske interaksjoner med ville torskebestander som beskrevet i punkt c). I tillegg vil rømt torsk kunne være med og spre sykdom til villfisk, eller påvirke økosystemene på andre måter (for eksempel konkurranse om beiteområder eller predasjon).

Sykdomsproblematikken var størst i sør i tidligere runder av torskeoppdrett, men det var også eksempler på at sykdom ble flyttet nordover på grunn av mangel på yngel. I tillegg finnes det parasitter som er utbredt i sør, men ikke i nord. Francicellose forårsaket dødelighet ved forrige runde av torskeoppdrett, og ble også observert hos rømt torsk, med potensiale til å spre seg til ville torskestammer. Det er i tillegg en rekke andre parasitter, bakterielle og virale agens som kan bli utfordrende, fordi det ikke er barrierer mellom torskeoppdrett og de ulike livsstadiene til vill torsk.

Som følge av de pågående klimaendringene vil også sykdommer og parasitter som tidligere har hatt en temperaturbarriere enten sørover eller nordover kunne bevege seg inn i nye områder, noe som gjør at sykdomsbildet i dag kan være endret siden forrige satsing på torskeoppdrett. Det har vært liten ny sykdomsforskning på torsk de siste 10 årene. Vi foreslår at problemstillinger knyttet til sykdom og smittespredning bør hensyntas, inkludert flytting av fisk med ukjent smittestatus over lange avstander, men også mellom ytre og indre områder, samt at viktige kunnskapshull forsøkes tettet.

I tillegg kan torskeoppdrettsanlegg, eventuelt også levendelagring og fangstbasert akvakultur, føre til endringer i vandringer, adferd, fysiologi og reproduksjon hos vill torsk som igjen kan påvirke overlevelse, vekst og rekruttering. Enkelte av disse faktorene har også paralleller til effekter av lakseoppdrett på vill torsk: Det har for eksempel lenge hersket usikkerhet om intensivt fiskeoppdrett kan virke avskrekkende på vandrende torsk, for eksempel gjennom luktstoffer eller andre faktorer, eller ikke. Det er også kjent at fiskeoppdrettsanlegg fungerer som FAD's (Fish Aggregatig Device), og at føden til villtorsk som beiter rundt oppdrettsanlegg går fra naturlige beitedyr med høyt innhold av marine omega-3-fettsyrer til høyt innhold av omega-6-fettsyrer som stammer fra landjorda. Dette kan påvirke reproduksjonsfysiologi og fitness. Vi foreslår at slike faktorer tas med som mulige risikofaktorer i den planlagte

risikovurderingen.

Havforskningsinstituttet har også nettopp ferdigstilt «Strømkatalogen». Dette allment tilgjengelige on-line verktøyet simulerer spredning av partikler i en oppløsning med ruter på 800 x 800 m. Denne oppløsningen kan være noe grov for trange fjorder, men den vil kunne gi en pekepinn på hvor omfattende spredning av egg fra gyting av torsk i merd eller spredning av ulike patogener kan være og mulig påvirkning på nærliggende gytefelt og lokale torskebestander, og bør vurderes benyttet av forvaltningen i lokaliseringsspørsmål i tillegg til informasjonen som finnes i Fiskeridirektoratets eget kartverktøy Yggdrasil.

5 - Referanser

Aannø, W.A. (2020). Cod spawning in the Borgundfjord Marine Protected Area. Master thesis in Fisheries Biology and Management. Department of Biological Sciences, University of Bergen, June 2020. 77 pp.

Aas, T.S., Ytrestøyl, T. & Åsgård, T. (2019). Utilization of feed resources in the production of Atlantic salmon (Salmo salar) in Norway: An update for 2016. Aquaculture Reports 15, 100216.

Aglen, A., Nedreaas, K. H., Knutsen, J. A., and Huse, G. 2020. Kysttorsk nord for 62-grader nord: Vurdering av status og forslag til forvaltningstiltak og ny gjenoppbyggingsplan. Havforskningsinstituttet, Fisken og Havet, 2020 - 2. Kysttorsk nord for 62-grader nord | Havforskningsinstituttet (hi.no)

Anderson, R.M., May M.M. (1979). Population biology of infectious diseases: Part I. Nature. 280.

André, C., Svedäng, H., Knutsen, H., Dahle, G., Jonsson, P., Ring, A.-K., Sköld, M., et al. (2016). Population structure in Atlantic cod in the eastern North Sea-Skagerrak-Kattegat: early life stage dispersal and adult migration. BMC research notes, 9: 1-11.

Anonymous (2014). Manual of Diagnostic Tests for Aquatic Animals 2014. Available: http://www.oie.int/fileadmin/Home/eng/Health_standards/aahm/current/2.3.09_VHS.pdf World Organisation of Animal Health.

Árnason, T. & Björnsson, B. (2012). Spawning-related mortality in captive Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). Aquaculture Research 43: 292-296. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2011.02829.x

Asplin, L., Johnsen, I.A., Sandvik, A., Albretsen, J., Sundfjord, V., Aure, J. & Boxaspen, K.K. (2014). Dispersion of salmon lice in the Hardangerfjord. Marine Biology Research 10: 216-225. https://doi.org/10.1080/17451000.2013.810755

Bakkemo, K.R., Mikkelsen, H., Johansen, A., Robertsen, B. & Seppola, M. (2016). Francisella noatunensis subsp. noatunensis invades, survives and replicates in Atlantic cod cells. Diseases of Aquatic Organisms 121: 149-159. https://doi.org/10.3354/dao03043

Barrett, L. T., Swearer, S. E., Harboe, T., Karlsen, Ø., Meier, S., & Dempster, T. (2018). Limited evidence for differential reproductive fitness of wild Atlantic cod in areas of high and low salmon farming density. Aquaculture Environment Interactions, 10: 369-383 .

Barrett, L.T., Swearer, S.E. & Dempster, T. (2019). Impacts of marine and freshwater aquaculture on wildlife: a global meta-analysis. Reviews in Aquaculture 11, 1022–1044. https://doi.org/10.1111/raq.12277

Barth J.M.I., Berg P.R., Jonsson P.R., Bonanomi S., Corell H., Hemmer-Hansen J., Jakobsen K.S., Johannesson K., Jorde P.E., Knutsen H., Moksnes P.O., Star B., Stenseth N.C., Svedang H., Jentoft S. & Andre C. (2017). Genome architecture enables local adaptation of Atlantic cod despite high connectivity. Molecular Ecology 26, 4452-66.

Barth, J. M., Villegas-Ríos, D., Freitas, C., Moland, E., Star, B., André, C., Knutsen, H., et al. (2019). Disentangling structural genomic and behavioural barriers in a sea of connectivity. Molecular Ecology, 28: 1394-1411.

Battin, J. (2004). When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal populations. Conservation Biology 18, 1482–1491.

Bekkevold, D., Hansen, M.M. & Nielsen, E.E. (2006). Genetic impact of gadoid culture on wild fish populations: predictions, lessons from salmonids, and possibilities for minimizing adverse effects. Ices Journal of Marine

Science 63, 198-208.

Bell, J. G., Tocher, D. R., Macdonald, F. & Sargent, J. R. (2004). Effects of diets rich in linoleic (18:2n - 6) and ±-linolenic (18:3n - 3) acids on the growth, lipid class and fatty acid compositions and eicosanoid production in juvenile turbot (Scophthalmus maximus L.). Fish Physiology and Biochemistry 13, 105-118.

Berg P.R., Star B., Pampoulie C., Sodeland M., Barth J.M.I., Knutsen H., Jakobsen K.S. & Jentoft S. (2016). Three chromosomal rearrangements promote genomic divergence between migratory and stationary ecotypes of Atlantic cod. Scientific Reports 6, 12.

Berg, E. & Albert, O.T. (2003). Cod in fjords and coastal waters of North Norway: distribution and variation in length and maturity at age. ICES J. Mar. Sci. 60, 787–797

Bjørn, P.A. (2007). Videreføring av prosjektet «Behavioural responses in wild coastal cod exposed to salmon farms: possible effects of salmon holding water – a field and experimental study, Rapport 6/2007. Fiskeriforskning.

Bjørn, P.A., Uglem, I., Kerwath, S., Sæther, B.S., Nilsen, R. (2009). Spatiotemporal distribution of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) with intact and blocked olfactory sense during the spawning season in a Norwegian fjord with intensive salmon farming. Aquaculture 286, 36-44

Black, D. & Love, R. M. (1986). The sequential mobilization and restoration of energy reserves in tissues of Atlantic cod during starvation and refeeding. Journal of Comparative Physiology, B 156, 469-479.

Bloch, B., Gravningen K. & Larsen J. L. (1991). "Encephalomyelitis among turbot associated with a Picornavirus-like agent." Diseases of Aquatic Organisms 10: 65-70.

Blom, G., Otterå, H., Svåsand, T., Kristiansen, T. S., & Serigstad, B. (1991). The relationship between feeding conditions and production of cod fry (Gadus morhua L.) in a semi-enclosed marine ecosystem in western Norway, illustrated by use of a consumption model. ICES Marine Science Symposia 192: 176-189.

Bogucki, M. & Trzesinski, P. (1950). Fluctuations in the water and fat content of the cod. ICES Journal of Marine Science 16, 208-210.

Bolstad G.H., Hindar K., Robertsen G., Jonsson B., Saegrov H., Diserud O.H., Fiske P., Jensen A.J., Urdal K., Naesje T.F., Barlaup B.T., Florø-Larsen B., Lo H., Niemela E. & Karlsson S. (2017). Gene flow from domesticated escapees alters the life history of wild Atlantic salmon. Nature Ecology & Evolution 1: 0124.

Børretzen Fjørtoft, H., Besnier, F., Stene, A., Nilsen, F., Bjørn, P.A., Tveten, A.-K., Finstad, B., Aspehaug, V. & Glover, K.A. (2017). The Phe362Tyr mutation conveying resistance to organophosphates occurs in high frequencies in salmon lice collected from wild salmon and trout. Scientific Reports 7: 14258 https://doi.org/10.1038/s41598-017-14681-6

Botzler, R.G., Brown, R.N. (2014). Foundations of Wildlife Diseases. 2014: University of California Press.

Brawn, V.M. 1961. Sound Production By the Cod (*Gadus Callarias* L.). Behaviour 18, 239–255. https://doi.org/10.1163/156853961X00150

Breuil, G., Pépin, J.F.P., Boscher, S. and Thiéry, R. (2002). Experimental vertical transmission of nodavirus from broodfish to eggs and larvae of the sea bass, *Dicentrarchus labrax* (L.). Journal of Fish Diseases, 25: 697-702. https://doi.org/10.1046/j.1365-2761.2002.00406.x

Buscaino, G., Filiciotto, F., Buffa, G., Bellante, A., Stefano, V.D., Assenza, A., Fazio, F., Caola, G., Mazzola, S. (2010). Impact of an acoustic stimulus on the motility and blood parameters of European sea bass (Dicentrarchus labrax L.) and gilthead sea bream (Sparus aurata L.). Marine Environmental Research 69, 136–

142. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2009.09.004

Busch, K.E.T., Falk-Petersen, I.-B., Peruzzi, S., Rist, N.A. & Hamre, K. (2010). Natural zooplankton as larval feed in intensive rearing systems for juvenile production of Atlantic cod (Gadus morhua L.). Aquaculture Research 41: 1727-1740 https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2009.02450.x

Bustnes, J. O., Lie, E., Herzke, D., Dempster, T., Bjørn, P. A., Nygård, T. & Uglem, I. (2010). Salmon farms as a source of organohalogenated contaminants in wild fish. Environmental Science & Technology 44, 8736-8743.

Callier, M.D., Byron, C.J., Bengtson, D.A., Cranford, P.J., Cross, S.F., Focken, U., Jansen, H.M., Kamermans, P., Kiessling, A., Landry, T., O'Beirn, F., Petersson, E., Rheault, R.B., Strand, Ø., Sundell, K., Svåsand, T., Wikfors, G.H., McKindsey, C.W. (2018). Attraction and repulsion of mobile wild organisms to finfish and shellfish aquaculture: a review. Reviews in Aquaculture 10, 924–949. https://doi.org/10.1111/raq.12208

Casper, B.M., Smith, M.E., Halvorsen, M.B., Sun, H., Carlson, T.J. & Popper, A.N. (2013). Effects of exposure to pile driving sounds on fish inner ear tissues. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology 166, 352–360. https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.07.008

Castellani M., Heino M., Gilbey J., Araki H., Svåsand T. & Glover K.A. (2018). Modelling fitness changes in wild Atlantic salmon populations faced by spawning intrusion of domesticated escapees. Evolutionary Applications, Early online: https://doi.org/10.1111/eva.261

Chambers, R. C. & Waiwood, K. G. (1996). Maternal and seasonal differences in egg sizes and spawning characteristics of captive Atlantic cod, Gadus morhua. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53, 1986-2003.

Ciannelli, L., Knutsen, H., Olsen, E. M., Espeland, S. H., Asplin, L., Jelmert, A., Knutsen, J. A & Stenseth, N.C. (2010). Small-scale genetic structure in a marine population in relation to water circulation and egg characteristics. Ecology, 91: 2918-2930.

Colquhoun, D. J., and Duodu, S. (2011). Francisella infections in farmed and wild aquatic organisms. Veterinary Research, 42: 1-15.

Combes, C. (2001). Parasitism: The ecology and evolution of intimate interactions. Chicago, USA: Univ. Chicago Press.

Dahle G., Quintela M., Johansen T., Westgaard J.I., Besnier F., Aglen A., Jorstad K.E. & Glover K.A. (2018). Analysis of coastal cod (Gadus morhua L.) sampled on spawning sites reveals a genetic gradient throughout Norway's coastline. Bmc Genetics 19, 17.

Dahle, G. Jørstad, K.E., van der Meeren, T. & Svåsand, T. (2011). Oppdrettet torsk sin innflytelse på vill torsk og mulige løsninger for overvåkning. Rapport fra Havforskningen 26-2011. 19 pp. https://www.hi.no/hi/nettrapporter/rapport-fra-havforskningen/2011/hi-rapp_26-2011_til_web

Dambergs, N. (1964). Extractives of fish muscle. 4. Seasonal variations of fat, water-solubles, protein and water in cod, Gadus morhua, fillets. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 21, 703-709.

Damsgård, B., Høy, E., Uglem, I., Hedger, R.D., Izquierdo-Gomez, D. & Bjørn, P.A. (2012). Net-biting and escape behaviour in farmed Atlantic cod Gadus morhua: effects of feed stimulants and net traits. Aquaculture Environmental Interactions 3: 1-9. https://doi.org/10.3354/aei00047

Davie, A., Porter, M. J. R., & Bromage, N. R. (2003). Photoperiod manipulation of maturation and growth of Atlantic cod (Gadus morhua). Fish Physiology and Biochemistry, 28: 399-401.

Dempster, T., Sanchez-Jerez, P., Fernandez-Jover, D., Bayle-Sempere, J., Nilsen, R., Bjørn, P.-A., Uglem, I.

(2011). Proxy Measures of Fitness Suggest Coastal Fish Farms Can Act as Population Sources and Not Ecological Traps for Wild Gadoid Fish. PLOS ONE 6, e15646. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015646

Dempster, T., Sanchez-Jerez, P., Uglem, I., Bjørn, P.A. (2010). Species-specific patterns of aggregation of wild fish around fish farms. Estuarine, Coastal and Shelf Science 86, 271–275.

Dempster, T., Uglem, I., Sanchez-Jerez, P., Fernandez-Jover, D., Bayle-Sempere, J., Nilsen, R., Bjorn, P.A. (2009). Coastal salmon farms attract large and persistent aggregations of wild fish: An ecosystem effect. Marine Ecology Progress Series 385, 1–14. https://doi.org/10.3354/meps08050

Diserud O., Fiske P., Sægrov H., Urdal K., Aronsen T., Lo H., Barlaup B.T., Niemela E., Orell P., Erkinaro J., Lund R.A., Økland F., Østborg G.M., Hansen L.P. & Hindar K. (2019). Frequency of escapees in Norwegian rivers 1989-2013. Ices Journal of Marine Science 76, 1140-50.

Duodu, S., Larsson, P., Sjödin, A., Forsman, M. & Colquhoun, D.J. (2012). The Distribution of Francisella-like Bacteria Associated with Coastal Waters in Norway. Microbial Ecology 64: 370-377. https://doi.org/10.1007/s00248-012-0023-0

Engelsen, R., Asche, F., Skjennum, F. & Adoff, G. (2004). New species in aquaculture: some basic economic aspects. In: Moksnes, E., Kjørsvik, E. & Olsen, Y. (Eds). Culture of cold-water marine fish. Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Espeland, S. H. & Sannæs, H. (2018). Estimating cod egg developmental stage based on DNA concentration. ICES Journal of Marine Science, 75: 825-830

Espeland, S. H., Olsen, E. M., Knutsen, H., Gjøsæter, J., Danielssen, D., and Stenseth, N. C. 2008. New perspectives on fish movement: kernel and GAM smoothers applied to a century of tagging data on coastal Atlantic cod. Marine Ecology Progress Series, 372: 231-241

Espeland, S.H., Albretsen, J, Olsen, E.B. & Bodvin, T. (2015). Modelling drift of pelagic offspring: the importance of egg surveys in providing a realistic model initialization. ICES Journal of Marine Science; https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv134

Espeland, S.H., Albretsen, J., Nedreaas, K., Sannæs, H., Bodvin, T. & Moy, F. (2013). Kartlegging av gytefelt. Gytefelt for kysttorsk. Fisken og havet nr 1. 2013.

Fernandez-Jover, D., Martinez-Rubio, L., Sanchez-Jerez, P., Bayle-Sempere, J. T., Lopez Jimenez, J. A., Martinez Lopez, F. J., Bjørn, P.-A., Uglem, I. & Dempster, T. (2011). Waste feed from coastal fish farms: A trophic subsidy with compositional side-effects for wild gadoids. Estuarine, Coastal and Shelf Science 91, 559-568.

Fernandez-Jover, D., Toledo-Guedes, K., Valero-Rodríguez, J.M., Fernandez-Gonzalez, V. & Sanchez-Jerez, P. (2016). Potential retention effect at fish farms boosts zooplankton abundance. Estuarine, Coastal and Shelf Science 181, 144–152. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.08.015

Fernández-Palacios, H., Norberg, B., Izquierdo, M. & Hamre, K. (2011). Effects of broodstock diet on eggs and larvae. In Larval Fish Nutrition (Holt, G. J., ed.): Wiley-Blackwell.

Fiskehelserapporten (2010). Helsesituasjonen hos marin fisk, Veterinærinstituttet (red Hellberg Hege)

Fjelldal, P.G., van der Meeren, T., Jørstad, K.E., & Hansen, T.J. (2009). A radiological study on vertebral deformities in cultured and wild Atlantic cod (*Gadus morhua* , L.). Aquaculture 289: 6-12. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.12.025

Fleming I.A., Hindar K., Mjolnerod I.B., Jonsson B., Balstad T. & Lamberg A. (2000). Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. Proceedings of the Royal Society of London Series B-

Biological Sciences 267, 1517-23.

Forseth T., Barlaup B.T., Finstad B., Fiske P., Gjøester H., Falkegard M., Hindar A., Mo T.A., Rikardsen A.H., Thorstad E.B., Vollestad L.A. & Wennevik V. (2017). The major threats to Atlantic salmon in Norway. Ices Journal of Marine Science 74, 1496-513.

Furevik, A., Pettersen, E.F., Colquhoun, D. & Wergeland, H.I. (2011). The intracellular lifestyle of Francisella noatunensis in Atlantic cod (Gadus morhua L.) leucocytes. Fish & Shellfish Immunology 30: 488-494. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2010.11.019

Gamfeldt, L., Lefcheck, J.S., Byrnes, J.E.K., Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Griffin, J.N. (2015). Marine biodiversity and ecosystem functioning: what's known and what's next? Oikos 124, 252–265. https://doi.org/10.1111/oik.01549

Gjedrem T. (2000). Genetic improvement of cold-water fish species. Aquaculture Research 31, 25-33.

Gjedrem T. (2010). The first family-based breeding program in aquaculture. Reviews in Aquaculture 2, 2-15.

Glencross, B. D. (2009). Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species. Reviews in Aquaculture 1, 71-124.

Glover K.A. (2010). Forensic identification of fish farm escapees: the Norwegian experience. Aquaculture Environment Interactions 1, 1-10.

Glover K.A., Dahle G. & Jørstad K.E. (2011). Genetic identification of farmed and wild Atlantic cod, Gadus morhua, in coastal Norway. Ices Journal of Marine Science 68, 901-10.

Glover K.A., Dahle G., Westgaard J.I., Johansen T., Knutsen H. & Jorstad K.E. (2010). Genetic diversity within and among Atlantic cod (Gadus morhua) farmed in marine cages: a proof-of-concept study for the identification of escapees. Animal Genetics 41, 515-22.

Glover K.A., Pertoldi C., Besnier F., Wennevik V., Kent M. & Skaala Ø. (2013). Atlantic salmon populations invaded by farmed escapees: quantifying genetic introgression with a Bayesian approach and SNPs. Bmc Genetics 14:4.

Glover K.A., Solberg M.F., McGinnity P., Hindar K., Verspoor E., Coulson M.W., Hansen M.M., Araki H., Skaala Ø. & Svåsand T. (2017). Half a century of genetic interaction between farmed and wild Atlantic salmon: status of knowledge and unanswered questions. Fish and Fisheries 18, 890-927.

Glover K.A., Urdal K., Næsje T., Skoglund H., Florø-Larsen B., Otterå H., Fiske P., Heino M., Aronsen T., Sægrov H., Diserud O., Barlaup B.T., Hindar K., Bakke G., Solberg I., Lo H., Karlsson S., Skaala Ø., Lamberg A., Kanstad-Hanssen Ø., Muladal R., Skilbrei O.T. & Wennevik V. (2019). Domesticated escapees on the run: the second-generation monitoring program reports the numbers and proportions of farmed Atlantic salmon in >200 rivers annually Ices Journal of Marine Science 76, 1151-61.

Glover K.A., Wennevik V., Hindar K., Skaala O., Fiske P., Solberg M.F., Diserud O.H., Svåsand T., Karlsson S., Andersen L.B. & Grefsrud E.S. (2020). The future looks like the past: Introgression of domesticated Atlantic salmon escapees in a risk assessment framework. Fish and Fisheries, 15.

Godø, O. R. (1995). Transplantation-tagging-experiments in preliminary studies of migration of cod off Norway. ICES J. Mar. Sci. 52, 955–962

Hansen, A.C., Karlsen, Ø., Rosenlund, G., Rimbach, M., and Hemre, G.I. (2007a). Dietary plant protein utilization in Atlantic cod, Gadus morhua L. Aquaculture Nutrition, 13: 200-215.

Hansen, A.-C., Rosenlund, G., Karlsen, Ø., Koppe, W., and Hemre, G.-I. (2007b). Total replacement of fish meal with plant proteins in diets for Atlantic cod (Gadus morhua L.) I - Effects on growth and protein retention. Aquaculture, 272: 599-611.

Hansen, A.-C., Rosenlund, G., Karlsen, Ø., Olsen, R. E., and Hemre, G. I. (2013). Marine ash-products influence growth and feed utilization when Atlantic cod Gadus morhua L. are fed plant-based diets. Journal of Applied Ichthyology, 29: 532-540.

Hansen, A.-C., Rosenlund, G., Karlsen, Ø., Olsvik, P. A., & Hemre, G.I. (2006). The inclusion of plant protein in cod diets, its effects on macronutrient digestibility, gut and liver histology and heat shock protein transcription. Aquaculture Research, 37: 773-784.

Hansen, J.Ø., Berge, G.M., Hillestad, M., Krogdahl, Å., Galloway, T.F., Holm, H., Holm, J. & Ruyter, B. (2008). Apparent digestion and apparent retention of lipid and fatty acids in Atlantic cod (*Gadus morhua*) fed increasing dietary lipid levels. Aquaculture 284, 159–166.

Hansen, L.A., Dale, T., Damsgård, B. Uglem, I., Aas, K. & Bjørn, P.-A. (2008). Escape-related behaviour of Atlantic cod, Gadus morhua L., in a simulated farm situation. Aquaculture Research 40: 26-34. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02057.x

Hansen, T., Karlsen, Ø., Taranger, G. L., Hemre, G.-I., Holm, J. C., & Kjesbu, O. S. (2001). Growth, gonadal development and spawning time of Atlantic cod (*Gadus morhua*) reared under different photoperiods. Aquaculture, 203: 51-67.

Hansen, T.J., Fjelldal, P.G., Folkedal, O., Vågseth, T., Oppedal, F. (2017). Effects of light source and intensity on sexual maturation, growth and swimming behaviour of Atlantic salmon in sea cages. 193-204. https://doi.org/10.3354/aei00224

Hara T.J. (1994). The diversity of chemical stimulation in fish olfaction and gustation. Rev. Fish. Biol. Fish. 4, 1-35.

Hedger, R.D., Serra-Llinares, R.M., Arechavala-Lopez, P., Nilsen, R., Bjørn, P.A. & Uglem, I. (2017). Tracking escaped Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) aggregated around Norwegian farms: Considerations for management strategies. Fisheries Management and Ecology 24: 265-273. https://doi.org/10.1111/fme.12219

Heino M., Svåsand T., Wennevik V. & Glover K.A. (2015). Genetic introgression of farmed salmon in native populations: quantifying the relative influence of population size and frequency of escapees. Aquaculture Environment Interactions 6, 185-90.

Henriksen, E., Heide, M., Hansen, Ø.J. & Mortensen, A. (2018). Kunnskaps- og erfaringsgrunnlag for torskeoppdrett. Nofima Rapport 23/2018. 127 pp. https://nofima.no/wp-content/uploads/2018/10/Rapport-23-2018-Kunnskaps-og-erfaringsgrunnlag-for-torskeoppdrett.pdf

Heuch, P.A., Jansen, P.A., Hansen, H., Sterud, E., Mackenzie, K., Haugen, P. & Hemmingsen, W. (2011). Parasite faunas of farmed cod and adjacent wild cod populations in Norway: a comparison. Aquaculture Environment Interactions, 2, 1-13.

Hindar K., Fleming I.A., McGinnity P. & Diserud A. (2006). Genetic and ecological effects of salmon farming on wild salmon: modelling from experimental results. Ices Journal of Marine Science 63, 1234-47.

Holdway, D. A. & Beamish, F. W. H. (1984). Specific growth rate and proximate body composition of Atlantic cod, Gadus morhua L. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 81, 147-170.

Humborstad, O.-B., Utne-Palm, A.C., Breen, M. & Løkkeborg, S. (2018). Artificial light in baited pots substantially

increases the catch of cod (Gadus morhua) by attracting active bait, krill (*Thysanoessa inermis*). ICES J Mar Sci 75, 2257–2264. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy099

Hylen, A. (1964). Coastal cod and skrei in the Lofoten area. Fisk. Skr. Ser. Havunders. 13, 27–42

Izquierdo, M. S., Fernández-Palacios, H. & Tacon, A. G. J. (2001). Effect of broodstock nutrition on reproductive performance of fish. Aquaculture 197, 25-42.

Jakobsen, T. (1987) Coastal cod in northern Norway. Fish. Res. 5, 223–234

Jensen, I., Seppola, M., Steiro, K., Sandaker, E., Mennen, S., & Sommer, A. I. (2009). Susceptibility of Atlantic cod Gadus morhua juveniles to different routes of experimental challenge with infectious pancreatic necrosis virus (IPNV). Diseases of Aquatic Organisms, 85(2), 105-113.

Jobling, M. (2004). Are modifications in tissue fatty acid profiles following a change in diet the result of dilution?: Test of a simple dilution model. Aquaculture 232, 551-562.

Jobling, M., Leknes, O., Sæther, B.-S. & Bendiksen, E. Å. (2008). Lipid and fatty acid dynamics in Atlantic cod, *Gadus morhua* , tissues: Influence of dietary lipid concentrations and feed oil sources. Aquaculture 281, 87-94.

Johansen T., Besnier F., Quintela M., Jorde P.E., Glover K.A., Westgaard J.I., Dahle G., Lien S. & Kent M.P. (2020). Genomic analysis reveals neutral and adaptive patterns that challenge the current management regime for East Atlantic cod *Gadus morhua* L. Evolutionary Applications, 16.

Johansen, R., Bergh, Ø., Modahl, I., Dahle, G., Gjerset, B., Holst, J. C., & Sandlund, N. (2013). High prevalence of viral haemorrhagic septicaemia virus (VHSV) in Norwegian spring-spawning herring. Marine Ecology Progress Series, 478, 223-230. https://doi.org/10.3354/meps10208

Johansen, R., Sommerset, I., Tørud, B., Korsnes, K., Hjortaas, M. J., Nilsen, F., Nerland A. H., & Dannevig, B. H. (2004). Characterization of nodavirus and viral encephalopathy and retinopathy in farmed turbot, Scophthalmus maximus (L.). Journal of Fish Diseases, 27(10), 591-601.

Johansen, S.D., Coucheron, D.H., Andreassen, M., Karlsen, B.O., Furmanek, T., Jørgensen, T.E., Emblem, Å., Breines, R., Nordeide, J.T., Moum, T., Nederbragt, A.J., Stenseth, N.C. & Jakobsen, K.S. (2009). Large-scale sequence analyses of Atlantic cod. New Biotechnology 25: 263-271. https://doi.org/10.1016/j.nbt.2009.03.014

Jorde, P.E., Knutsen, H., Espeland, S.H. & Stenseth, N.C. (2007). Spatial scale of genetic structuring in coastal cod Gadus morhua and geographic extent of local populations. Mar Ecol Prog Ser 343:229-237. https://doi.org/10.3354/meps06922

Jorde, P. E., Synnes, A., Espeland, S. H., Sodeland, M. & Knutsen, H. (2018). Can we rely on selected genetic markers for population identification? Evidence from coastal Atlantic cod. Ecol. Evol. 8, 12547–12558

Jorde, P.E., Husebråten, M., Seliussen, B.B., Myksvoll, M.S., Vikebø, F., Dahle, G., Aglen, A. & Johansen, T. (2021). The making of a genetic cline: introgression of oceanic genes into coastal cod populations in the North East Atlantic. Can. J. Fish. Aquat. Sci. in press. https://cdnsciencepub.com/doi/abs/10.1139/cjfas-2020-0380

Jørstad, K.E., Otterå, H., van der Meeren, T., Dahle, G., Paulsen, Bakke, G. & Svåsand, T. (2014). Genetic marking of farmed Atlantic cod (Gadus morhua L.) and detection of escapes from a commercial cod farm. ICES Journal of Marine Science 71: 574-584. https://doi.org/10.1093/icesjms/fst171

Jørstad, K.E., van der Meeren, T., Paulsen, O.I., Thomsen, T., Thorsen, A. & Svåsand, T. (2008). “Escapes” of eggs from farmed cod spawning in net pens: recruitment to wild stocks. Reviews in Fisheries Science 16: 285–295. https://doi.org/10.1080/10641260701678017

Jung, K.M., Folkvord, A., Kjesbu, O.S., Agnalt, A.L., Thorsen, A. & Sundby, S. (2012). Egg buoyancy variability in local populations of Atlantic cod (Gadus morhua). Marine Biology 159: 1969-1980. https://doi.org/10.1007/s00227-012-1984-8

Karlsbakk, E., Isaksen, T.E. & Hamre, L.A. (2009) 1.10 Hva vet vi om parasitter og oppdrett av torsk? Fisken og Havet (Kyst og havbruk 2009): 50-53.

Karlsbakk, E., Isaksen, T.E., Nylund, A., Devold, M., Korsnes, K., Nylund, S., Ottem, K.F., Brevik, Ø., Andersen, L., Karlsen, M., Jørstad, K.E., Sleire, L., Johansen, L., Ranasinghe, M.P.N., Handeland, S.O. (2008). CodPath prosjektet: kartlegging av sykdomsagens hos villtorsk - en kort presentasjon. Fiskehelse. 10, 10-18.

Karlsen, Ø. & van der Meeren, T. (2013). Kunnskapsstatus - plassering av oppdrettsanlegg og mulige interaksjoner med gytefelt og oppvekstområder for marin fisk og vandringsruter for laks. Fisken og Havet 6-2013: 47 pp. https://www.hi.no/filarkiv/2013/08/fh_6-2013_plassering_oppdrettsanlegg_til_web.pdf/nb-no

Karlsen, Ø., Hemre, G.-I., Tveit, K. & Rosenlund, G. (2006). Effect of varying levels of macro-nutrients and continuous light on growth, energy deposits and maturation in farmed Atlantic cod (Gadus morhua L.). Aquaculture 255, 242-254.

Karlsen, Ø., Hemre, G.-I., Tveit, K., & Rosenlund, G. (2006). Effect of varying levels of macro-nutrients and continuous light on growth, energy deposits and maturation in farmed Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). Aquaculture, 255: 242-254.

Karlsen, Ø., Holm, J. C. & Kjesbu, O. S. (1995). Effects of periodic starvation on reproductive investment in first-time spawning Atlantic cod (Gadus morhua). Aquaculture 133, 159-170.

Karlsen, Ø., van der Meeren, T., Rønnestad, I., Mangor-Jensen, A., Galloway, T.F., Kjørsvik, E. & Hamre, K. (2015). Copepods enhance nutritional status, growth and development in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) larvae – can we identify the underlying factors? PeerJ 3: e902. https://doi.org/10.7717/peerj.902

Karlsson S., Diserud O.H., Fiske P. & Hindar K. (2016). Widespread genetic introgression of escaped farmed Atlantic salmon in wild salmon populations. Ices Journal of Marine Science 73, 2488-98.

Kennedy, D. A., Kurath, G., Brito, I. L., Purcell, M. K., Read, A. F., Winton, J. R., & Wargo, A. R. (2016). Potential drivers of virulence evolution in aquaculture. Evolutionary Applications, 9(2), 344-354.

Kirubakaran T.G., Grove H., Kent M.P., Sandve S.R., Baranski M., Nome T., De Rosa M.C., Righino B., Johansen T., Ottera H., Sonesson A., Lien S. & Andersen O. (2016). Two adjacent inversions maintain genomic differentiation between migratory and stationary ecotypes of Atlantic cod. Molecular Ecology 25, 2130-43.

Kjesbu, O. S. & Holm, J. C. (1994). Oocyte recruitment in first-time spawning Atlantic cod (Gadus morhua) in relation to feeding regime. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 51, 1893-1898.

Kjesbu, O. S., Klungsøyr, J., Kryvi, H., Witthames, P. R. & Greer-Walker, M. (1991). Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (Gadus morhua) in relation to proximate body composition. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48, 2333-2343.

Kjesbu, O. S., Solemdal, P., Bratland, P. & Fonn, M. (1996). Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (Gadus morhua). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53, 610-620.

Knutsen H., Jorde P.E., Hutchings J.A., Hemmer-Hansen J., Gronkjaer P., Jorgensen K.E.M., Andre C., Sodeland M., Albretsen J. & Olsen E.M. (2018). Stable coexistence of genetically divergent Atlantic cod ecotypes at multiple spatial scales. Evolutionary Applications 11, 1527-39.

Knutsen, H., Olsen, E. M., Ciannelli, L., Espeland, S. H., Knutsen, J. A., Simonsen, J. H., Skreslet, S., et al.

(2007). Egg distribution, bottom topography and small-scale cod population structure in a coastal marine system. Marine Ecology Progress Series, 333: 249-255.

Knutsen, H., Olsen, E. M., Jorde, P. E., Espeland, S. H., Andre, C., & Stenseth, N. C. (2011). Are low but statistically significant levels of genetic differentiation in marine fishes 'biologically meaningful'? A case study of coastal Atlantic cod. Molecular Ecology, 20: 768-783.

Korsøen, Ø.J., Dempster, T., Fosseidengen, J.E., Karlsen, Ø., Oppedal, F., Stien, L.H. & Kristiansen, T.S. (2013). Towards cod without spawning: artificial continuous light in submerged sea-cages maintains growth and delays sexual maturation for farmed Atlantic cod Gadus morhua. Aquaculture Environmental Interactions 3: 245-255. https://doi.org/10.3354/aei00067

Kvenseth, P. G. & Øiestad, V. (1984). Large-scale rearing of cod fry on the natural food production in an enclosed pond. In: Dahl, E., Danielssen, D. S., Moksness, E., & Solemdal, P. (Eds). The propagation of cod Gadus morhua L. Flødevigen rapportser. 1: 645-656.

Lambert, Y. & Dutil, J. D. (2000). Energetic consequences of reproduction in Atlantic cod (Gadus morhua) in relation to spawning level of somatic energy reserves. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57, 815-825.

Lambert, Y. & Dutil, J.D. (1997). Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of Atlantic cod (Gadus morhua)? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54, 104-112.

Marshall, C. T., Yaragina, N. A., Lambert, Y. & Kjesbu, O. S. (1999). Total lipid energy as a proxy for total egg production by fish stocks. Nature 402, 288-290.

Matschiner, M., Barth, J. M. I., Torresen, O. K., Star, B., Baalsrud, H. T., Brieuc, M. S. O., Pampoulie, C., Bradbury, I., Jakobsen, K.S. & Jentoft, S. (2021). Origin and fate of supergenes in Atlantic cod. bioRxiv. https://doi.org/10.1101/2021.02.28.433253

Maurstad, A., Dale, T. & Bjørn, P.A. (2007) You wouldn't spawn in a septic tank, would you? Hum Ecol 35:601–610.

McConnell, A., Routledge, R. & Connors, B.M.(2010). Effect of artificial light on marine invertebrate and fish abundance in an area of salmon farming. Marine Ecology Progress Series 419, 147–156. https://doi.org/10.3354/meps08822

McGinnity P., Prodohl P., Ferguson K., Hynes R., O'Maoileidigh N., Baker N., Cotter D., O'Hea B., Cooke D., Rogan G., Taggart J. & Cross T. (2003). Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, Salmo salar, as a result of interactions with escaped farm salmon. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 270, 2443-50.

McGinnity P., Stone C., Taggart J.B., Cooke D., Cotter D., Hynes R., McCamley C., Cross T. & Ferguson A. (1997). Genetic impact of escaped farmed Atlantic salmon (Salmo salar L.) on native populations: use of DNA profiling to assess freshwater performance of wild, farmed, and hybrid progeny in a natural river environment. Ices Journal of Marine Science 54, 998-1008.

Meager, J.J., Skjæraasen, J.E., Fernö, A. & Løkkeborg, S. (2010). Reproductive interactions between fugitive farmed and wild cod (Gadus morhua) in the field. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 67: 1221-1231. https://doi.org/10.3354/meps08670

Meager, J.J., Skjæraasen, J.E., Fernö, A., Karlsen, Ø., Løkkeborg, S., Michalsen, K. & Utskot, S.O. (2009). Vertical dynamics and reproductive behaviour of farmed and wild cod Gadus morhua. Marine Ecology Progress

Series 389: 233-243. https://doi.org/10.3354/meps08156

Moren, M., Malde, M. K., Olsen, R. E., Hemre, G.-I., Dahl, L., Karlsen, Ø., & Julshamn, K. (2007). Fluorine accumulation in Atlantic salmon (*Salmo salar*), Atlantic cod (*Gadus morhua*), rainbow trout (*Onchorhyncus mykiss*) and Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) fed diets with krill or amphipod meals and fish meal based diets with sodium fluoride (NaF) inclusion. Aquaculture, 269: 525-531.

Moren, M., Suontama, J., Hemre, G.-I., Karlsen, Ø., Olsen, R. E., Mundheim, H. & Julshamn, K. (2006). Element concentrations in meals from krill and amphipods, - Possible alternative protein sources in complete diets for farmed fish. Aquaculture, 261: 174-181.

Mørkøre, T., Netteberg, C., Johnsson, L. & Pickova, J. (2007). Impact of dietary oil source on product quality of farmed Atlantic cod, Gadus morhua. Aquaculture 267, 236-247.

Munang'andu, H.M., S. Mutoloki, & Ø. Evensen. (2016). Birnaviruses of Aquatic Organisms. Aquaculture Virology. p. 237-250.

Myksvoll, M.S., Jung, K.M., Albretsen, J. & Sundby, S. (2014). Modelling dispersal of eggs and quantifying connectivity among Norwegian coastal cod subpopulations. ICES Journal of Marine Science 71: 957-969. https://doi.org/10.1093/icesjms/fst022

Myksvoll, M.S., Sundby, S., Ådlandsvik, B. & Vikebø F.B. (2011). Retention of coastal cod eggs in a fjord caused by interactions between egg buoyancy and circulation pattern. Marine and Coastal Fisheries 3: 279-294. https://doi.org/10.1080/19425120.2011.595258

Nedreaas, K. (2006). Kysttorsk nord for Stad. Artsdatabankens faktaark.

Nedreaas, K., Aglen, A., Fall, J., m.fl. (2021). Oppfølging av arbeidet med kysttorsktiltak – statusrapport til Fiskeridirektoratet 21-00210.

Neuenfeldt, S., Righton, D., Neat, F., Wright, P., Svedäng, H., Michalsen, K., Subbey, S., et al. (2013). Analysing migrations of Atlantic cod Gadus morhua in the north-east Atlantic Ocean: then, now and the future. Journal of Fish Biology, 82: 741-763.

Norambuena, F., Morais, S., Estévez, A., Bell, J. G., Tocher, D. R., Navarro, J. C., Cerdà, J. & Duncan, N. (2013). Dietary modulation of arachidonic acid metabolism in senegalese sole (Solea Senegalensis) broodstock reared in captivity. Aquaculture 372–375, 80-88.

Norberg, B., Brown, C.L., Halldorsson, O., Stensland, K. & Björnsson, B.T. (2004). Photoperiod regulates the timing of sexual maturation, spawning, sex steroid and thyroid hormone profiles in the Atlantic cod (Gadus morhua). Aquaculture 229: 451-467. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00393-4

Norberg, B., Kleppe, L., Andersson, E., Thorsen, A., Rosenlund, G. & Hamre, K. (2017). Effects of dietary arachidonic acid on the reproductive physiology of female Atlantic cod (Gadus morhua L.). General and Comparative Endocrinology 250, 21-35.

Nordeide, J. T. & Båmstedt, U. (1998). Coastal cod and north-east Arctic cod - do they mingle at the spawning grounds in Lofoten? Sarsia 83, 373–379 (1998).

Nordeide, J. T. & Folstad, I. (2000). Is cod lekking or a promiscuous group spawner? Fish Fish. 1, 90–93

Nygaard, S.M.R. (2005). Skader av lus på torsk i merd. Norsk Veterinærtidsskrift 117: 34.

Nylund, A., Karlsbakk, E., Nylund, S., Isaksen, T., Karlsen, M., Korsnes, K., Handeland, S., Martinsen, R., Mork Pedersen T. & Ottem, K.F. (2008). New clade of betanodaviruses detected in wild and farmed cod (*Gadus*

morhua) in Norway. Archives of Virology, 153: 541-547. https://doi.org/10.1007/s00705-007-0015-4

Nylund, A., Ottem, K.F., Watanabe, K., Karlsbakk, E. & Krossøy, B. (2006). Francisella sp. (Family Francisellaceae) causing mortality in Norwegian cod (Gadus morhua) farming. Archives of Microbiology 185: 383-392. https://doi.org/10.1007/s00203-006-0109-5

Øiestad, V., Kvenseth, P. G., & Folkvord, A. (1985). Mass production of Atlantic cod juveniles Gadus morhua in a Norwegian saltwater pond. Transactions of the American Fisheries Society 114: 590-595. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1985)114<590:MPOACJ>2.0.CO;2

Olesiuk, P.F., Lawson, J.W. & Trippel, E.A. (2010). Pathways of effects of noise associated with aquaculture on natural marine ecosystems in Canada. Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2010/017, 70.

Olsen, E.M., Knutsen, H., Gjøsæter, J., Jorde, P.E., Knutsen, J.A. & Stenseth, N.C. (2004), Life-history variation among local populations of Atlantic cod from the Norwegian Skagerrak coast. Journal of Fish Biology, 64: 1725-1730. https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00402.x

Olsen, R. E., Hansen, A.-C., Rosenlund, G., Hemre, G.-I., Mayhew, T. M., Knudsen, D. L., Eroldogan, O. T., et al. (2007). Total replacement of fish meal with plant proteins in diets for Atlantic cod (Gadus morhua L.) II - Health aspects. Aquaculture, 272: 612-624.

Olsen, S.A., Hansen, P.K., Givskud, H., Ervik, A. & Samuelsen, O.B. (2015). Changes in fatty acid composition and stable isotope signature of Atlantic cod (Gadus morhua) in response to laboratory dietary shifts. Aquaculture 435, 277–285.

Omdal, L.M. (2009). Effekter av temperatur og alder ved badsmitte med Francisella noatunensis (isolat GM 2212) på tidlige stadier av torsk, University of Bergen. Bergen, pp. 1-83.

Ottem, K.F., Nylund, A., Isaksen, T.E., Karlsbakk, E. & Bergh, Ø. (2008). Occurrence of Francisella piscicida in farmed and wild Atlantic cod, Gadus morhua L., in Norway. J. Fish Dis. 31, 525-534.

Otterå H., Agnalt A.L., Thorsen A., Kjesbu O.S., Dahle G. & Jorstad K. (2012). Is spawning time of marine fish imprinted in the genes? A two-generation experiment on local Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) populations from different geographical regions. Ices Journal of Marine Science 69, 1722-8.

Otterå, H., Heino, M., Sorvik, A. G. E., Svåsand, T., Karlsen, O., Thorsen, A., & Glover, K. A. (2018). Growth of wild and domesticated Atlantic cod Gadus morhua reared under semi-commercial conditions. Aquaculture Environment Interactions 10: 187-200. https://doi.org/10.3354/aei00262

Otterå, H., Jørstad, K.E., Svåsand, T. & Kristiansen, T.S. (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. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00625.x

Otterå, H., Thorsen, A., Karlsen, Ø., Fjelldal, P. G., Morton, H. C. & T aranger, G. L. (2016). Performance of triploid Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in commercial aquaculture. Aquaculture, 464: 699-709.

Ouellet, P., Lambert, Y. & Bérubé, I. (2001). Cod egg characteristics and viability in relation to low temperature and maternal nutritional condition. ICES Journal of Marine Science 58, 672-686.

Pickova, J., Dutta, P. C., Larsson, P.-O. & Kiessling, A. (1997). Early embryonic cleavage pattern, hatching success, and egg-lipid fatty acid composition: comparision between two cod (*Gadus morhua*) stocks. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54, 2410-2416.

Pulkkinen, K., Suomalainen, L. R., Read, A. F., Ebert, D., Rintamaki, P., & Valtonen, E. T. (2010). Intensive fish

farming and the evolution of pathogen virulence: the case of columnaris disease in Finland. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 277(1681), 593-600. doi:10.1098/rspb.2009.1659

Rahman, M.M., Gasparini, C., Turchini, G.M. & Evans, J.P. (2014). Experimental reduction in dietary omega-3 polyunsaturated fatty acids depresses sperm competitiveness. Biol. Lett. 10.

Rogers, L. A., Olsen, E. M., Knutsen, H. & Stenseth, N. C. (2014). Habitat effects on population connectivity in a coastal seascape. Mar. Ecol. Prog. Ser. 511, 153–163

Rognerud, C. (1887). Hatching cod in Norway. Bulletin of the United States Fish Commission 7(8): 113-119.

Røjbek, M. C., Støttrup, J. G., Jacobsen, C., Tomkiewicz, J., Nielsen, A. & Trippel, E. A. (2014). Effects of dietary fatty acids on the production and quality of eggs and larvae of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). Aquaculture Nutrition 20, 654-666.

Rosenlund, G., Karlsen, Ø., Tveit, K., Mangor-Jensen, A. & Hemre, G.-I. (2004). Effect of feed composition and feeding frequency on growth, feed utilization and nutrient retention in juvenile Atlantic cod, *Gadus morhua* L. Aquaculture Nutrition, 10: 371-378.

Rowe, S. & Hutchings, J.A. (2008). A link between sound producing musculature and mating success in Atlantic cod. Journal of Fish Biology 72, 500–511. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01713.x

Sæther, B.S., Bjørn, P.A. & Dale, T. (2007). Behavioural responses in wild cod (*Gadus morhua* L.) exposed to fish holding water. Aquaculture 262, 260-267.

Sæther, B.S., Løkkeborg, S., Humborstad, O.-B., Tobiassen, T., Hermansen, Ø. & Midling, K.Ø. (2012). Fangst og mellomlagring av villfisk ved oppdrettsanlegg (No. 8/2012). Nofima, Tromsø.

Salze, G., Tocher, D. R., Roy, W. J. & Robertson, D. A. (2005). Egg quality determinants in cod (*Gadus morhua* L.): egg performance and lipids in eggs from farmed and wild broodstock. Aquaculture Research 36, 1488-1499.

Sanchez-Jerez, P., Fernandez-Jover, D., Uglem, I., Arechavala-Lopez, P., Dempster, T., Bayle-Sempere, J., Pérez, C., Izquierdo-Gomez, D., Bjørn, P.-A., Nilsen, R. (2011). Coastal Fish Farms as Fish Aggregation Devices (FADs), in: Bortone, S.A., Pereira, B.F., Fabi, G., Otake, S. (Eds.), Artificial Reefs in Fisheries Management. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 187–208.

Sanchez-Jerez, P.M, García-García, B., Aguado-Giménez, F. (2015). Husbandry and environmental conditions explain temporal variability of wild fish assemblages aggregated around a Mediterranean fish farm. Aquacult. Environ. Interact. 7, 193–203. https://doi.org/10.3354/aei00148

Sandlund, N., Gjerset, B., Bergh, Ø., Modahl, I., Olesen, N. J., & Johansen, R. (2014). Screening for viral hemorrhagic septicemia virus in marine fish along the Norwegian coastal line. PLoS ONE, 9(9), e108529. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108529

Sargent, J., McEvoy, L., Estevez, A., Bell, G., Bell, M., Henderson, J. & Tocher, D. (1999). Lipid nutrition of marine fish during early development: current status and future directions. Aquaculture 179, 217-229.

Sawanboonchun, J., Roy, W. J., Robertson, D. A. & Bell, J. G. (2008). The impact of dietary supplementation with astaxanthin on egg quality in Atlantic cod broodstock (Gadus morhua, L.). Aquaculture 283, 97-101.

Serra-Llinares, R.M., Nilsen, R., Uglem, I., Arechavala-Lopez, P., Bjørn, P.A. & Noble, C. (2013). Post-escape dispersal of juvenile Atlantic cod Gadus morhua from Norwegian fish farms and their potential for recapture. Aquaculture Environmental Interactions 3: 107−116. https://doi.org/10.3354/aei00051

Sierra-Flores, R., Atack, T., Migaud, H. & Davie, A. (2015). Stress response to anthropogenic noise in Atlantic

cod Gadus morhua L. Aquacultural Engineering 67, 67–76. https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2015.06.003

Sitjà-Bobadilla & A., Oidtmann B. (2017). Integrated Pathogen Management Strategies in Fish Farming. Fish Diseases. p. 119-144.

Skaala O., Besnier F., Borgstrom R., Barlaup B., Sorvik A.G., Normann E., Ostebo B.I., Hansen M.M. & Glover K.A. (2019). An extensive common-garden study with domesticated and wild Atlantic salmon in the wild reveals impact on smolt production and shifts in fitness traits. Evolutionary Applications 12, 1001-16.

Skaala Ø., Glover K.A., Barlaup B.T., Svåsand T., Besnier F., Hansen M.M. & Borgstrøm R. (2012). Performance of farmed, hybrid, and wild Atlantic salmon (Salmo salar) families in a natural river environment. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 69, 1994-2006.

Skjæraasen, J. E., Salvanes, A. G. V., Karlsen, Ø., Dahle, R., Nilsen, T., and Norberg, B. (2004). The effect of photoperiod on sexual maturation, appetite and growth in wild Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). Fish Physiology and Biochemistry, 30: 163-174.

Skjæraasen, J.E., Meager, J.J., Karlsen, Ø., Mayer, I., Dahle, G., Rudolfsen, G. & Fernö, A. (2010). Mating competition between farmed and wild cod Gadus morhua. Marine Ecology Progress Series 412: 247-258. https://doi.org/10.3354/meps08156

Skog, T. E., Hylland, K., Torstensen, B. E. & Berntssen, M. H. G. (2003). Salmon farming affects the fatty acid composition and taste of wild saithe Pollachius virens L. Aquaculture Research 34, 999-1007.

Skulstad, O.F., Taylor, J., Davie, A., Migaud, H., Kristiansen, T., Mayer, I., Taranger, G.L., Olsen, R.E. & Karlsen, Ø. (2013). Effects of light regime on diurnal plasma melatonin levels and vertical distribution in farmed Atlantic cod (Gadus morhua L.). Aquaculture 414-415: 280-287. http://dx.doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.08.007

Snow, M., Cunningham, C. O., & Bricknell, I. R. (2000). Susceptibility of juvenile Atlantic cod Gadus morhua to viral haemorrhagic septicaemia virus isolated from wild-caught Atlantic cod. Diseases of Aquatic Organisms, 41(3), 225-229.

Snow, M., King, J. A., Garden, A., & Raynard, R. S. (2005). Experimental susceptibility of Atlantic cod, Gadus morhua (L.), and Atlantic halibut, Hippoglossus hippoglossus (L.), to different genotypes of viral haemorrhagic septicaemia virus. Journal of Fish Diseases, 28(12), 737-742.

Sodeland, M., Jorde, P. E., Lien, S., Jentoft, S., Berg, P. R., Grove, H., Kent, M. P., Arnyasi, M., Olsen, E. M., & Knutsen, H. (2016). “Islands of divergence” in the Atlantic cod genome represent polymorphic chromosomal rearrangements. Genome Biology and Evolution, 8(4), 1012–1022.

Sorensen, P.W. & Caprio, J. (1998). Chemoreception. In: D.H. Evans (Ed), The Physiology of Fishes. 2nd ed. Marine Science Series. CRC Press, Boca Raton, Florida. 519 pp.

Svåsand, T., Asplin, L., Boyd, A., Ellis, T., Keeley, N. B., Moberg, O., Burgetz, I., et al. 2020. Working Group on Environmental Interactions of Aquaculture (WGEIA). ICES Scientific Reports. 2. 187 pp. https://doi.org/10.17895/ices.pub.7619

Svåsand, T., Grefsrud, E.S., Karlsen, Ø., Kvamme, B.O., Glover, K.S., Husa, V. & Kristiansen, T.S., (2017). Risikorapport norsk fiskeoppdrett 2017 (No. Særnummer 2), Fisken og havet.

Svåsand, T., Kristiansen, T. S., Pedersen, T., Salvanes, A. G. V., Engelsen, R., Nævdal, G., & Nødtvedt, M. (2000). The enhancement of cod stocks. Fish and Fisheries, 1: 173-205.

Svåsand, T., Otterå, H. & Taranger, G.L. (2004). The status and perspective for the species. In: Moksnes, E., Kjørsvik, E. & Olsen, Y. (Eds). Culture of cold-water marine fish. Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Svedäng H, Righton D & Jonsson P (2007) Migratory behaviour of Atlantic cod Gadus morhua: natal homing is the prime stock-separating mechanism. Mar Ecol Prog Ser 345:1-12. https://doi.org/10.3354/meps07140

Svedäng, H. & Svenson, A. (2006), Cod Gadus morhua L. populations as behavioural units: inference from time series on juvenile abundance in the eastern Skagerrak. Journal of Fish Biology, 69: 151-164. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01272.x

Taranger, G.L., Karlsen, O., Bannister, R.J., Glover, K.A., Husa, V., Karlsbakk, E., Kvamme, B.O., Boxaspen, K.K., Bjorn, P.A., Finstad, B., Madhun, A.S., Morton, H.C. & Svasand, T. (2015). Risk assessment of the environmental impact of Norwegian Atlantic salmon farming. ICES Journal of Marine Science 72, 997-1021 .

Taranger, G. L., Vikingstad, E., Klenke, U., Mayer, I., Stefansson, S. O., Norberg, B., Hansen, T., Zohar, Y. & Andersson, E. (2003). Effects of photoperiod, temperature and GnRHa treatment on the reproductive physiology of Atlantic salmon (Salmo salar L.) broodstock. Fish Physiology and Biochemistry 28, 403–406.

Taranger, G.L., Aardal, L., Hansen, T. & Kjesbu, O.S. (2006). Continuous light delays sexual maturation and increases growth of Atlantic cod (Gadus morhua L.) in sea cages. ICES Journal of Marine Science 63: 365-375. https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.10.014

Thorsen, A., Marshall, C. T. & Kjesbu, O. S. (2006). Comparison of various potential fecundity models for north-east Arctic cod *Gadus morhua* , L. using oocyte diameter as a standardizing factor. Journal of Fish Biology 69, 1709-1730.

Tocher, D. R. (2010). Fatty acid requirements in ontogeny of marine and freshwater fish. Aquaculture Research 41, 717-732.

Uglem, I., Karlsen, Ø., Sanches-Jerez, P. & Sæther, B.S. (2014). Impacts of wild fishes attracted to open-cage salmonids in Norway. Aquacult Environ Interact 6: 91-103.

Uglem, I., Berg, M., Varne, R., Nilsen, R., Mork, J. & Bjørn, P.A. (2011). Discrimination of wild and farmed Atlantic cod (Gadus morhua) based on morphology and scale-circuli pattern. ICES Journal of Marine Science 68: 1928-1936. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr120

Uglem, I., Bjørn, P.A., Dale, T., Kerwath, S., Økland, F., Nilsen, R., Aas, K., Fleming, I. & McKinley, R.S. (2008). Movements and spatiotemporal distribution of escaped famed and local wild Atlantic cod (Gadus morhua L.) in a Norwegian fjord. Aquaculture Research 39: 158–170. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2007.01872.x

Uglem, I., Bjørn, P.A., Mitamura, H. & Nilsen, R. (2010). Spatiotemporal distribution of coastal and oceanic Atlantic cod Gadus morhua sub-groups after escape from a farm. Aquaculture Environment Interactions 1: 11-19. https://doi.org/10.3354/aei00003

Uglem, I., Dempster, T., Bjørn, P.-A., Sanchez-Jerez, P., Økland, F., (2009). High connectivity of salmon farms revealed by aggregation, residence and repeated movements of wild fish among farms. Marine Ecology Progress Series 384, 251–260.

Uglem, I., Knutsen, Ø., Kjesbu, O.S., Hansen, Ø.J., Mork, J., Bjørn, P.A., Varne, R., Nilsen, R., Ellingsen, I. & Dempster, T. (2012). Extent and ecological importance of escape through spawning in sea-cages for Atlantic cod. Aquaculture Environment Interactions 3: 33-49. https://doi.org/10.3354/aei00049

Urquhart, K & Bowden, Timothy & Buckett, B-E & Garcia, Jose & Fryer, Rob & Ellis, A. (2009). Experimental study of the susceptibility of Atlantic cod, Gadus morhua (L.), to infection with an IPNV strain pathogenic for Atlantic salmon, Salmo salar L. Journal of fish diseases. 32. 447-56. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2009.01036.x.

van der Meeren, T. & Ivannikov, V.P. (2006). Seasonal shift in spawning of Atlantic cod (Gadus morhua L.) by photoperiod manipulation: Egg quality in relation to temperature, and intensive larval rearing. Aquaculture Research 37: 898-913. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2006.01510.x

van der Meeren, T. & Naas, K.E. (1997). Development of rearing techniques using large enclosed ecosystems in the mass production of marine fish fry. Reviews in Fisheries Science 5: 367-390. https://doi.org/10.1080/10641269709388606

van der Meeren, T., Jørstad, K.E., Paulsen, O.I., & Dahle G. (2012). Offspring from farmed cod (Gadus morhua spawning in net pens: documentation of larval survival, recruitment to spawning stock, and successful reproduction. ICES CM 2012/P:11. (in mimeo). https://www.ices.dk/sites/pub/CM%20Doccuments/CM-2012/P/P1112.pdf

Varne, R. (2016). Tracing the fate of escaped farmed cod (*Gadus morhua* L.) in a Norwegian fjord system. Norwegian University of Science and Technology, Doctoral theses at NTNU, 2016:116, 169 pp. https://ntnuopen.ntnu.no/ntnu-xmlui/handle/11250/2390705

Varne, R., Kunz, K.L., Johansen, T., Westgaard, J.-I., Uglem, I. & Mork, J. (2015). Farmed cod escapees and net-pen spawning left no clear genetic footprint in the local wild cod population. Aquaculture Environment Interactions 7: 253-266. https://doi.org/10.3354/aei00153

Wroblewski, J.S., Hiscock, H.W. & Bradbury, I.R. (1999). Fecundity of Atlantic cod (Gadus morhua) farmed for stock enhancement in Newfoundland bays. Aquaculture 171: 163–180. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00407-4

Xu, H., Turchini, G.M., Francis, D.S., Liang, M., Mock, T.S., Rombenso, A. & Ai, Q. (2020). Are fish what they eat? A fatty acid's perspective. Progress in Lipid Research 80, 101064.

Zakeri, M., Kochanian, P., Marammazi, J. G., Yavari, V., Savari, A. & Haghi, M. (2011). Effects of dietary n-3 HUFA concentrations on spawning performance and fatty acids composition of broodstock, eggs and larvae in yellowfin sea bream, Acanthopagrus latus. Aquaculture 310, 388-394.

HAVFORSKNINGSINSTITUTTET

Postboks 1870 Nordnes
5817 Bergen
Tlf: 55 23 85 00
E-post: post@hi.no
www.hi.no