

Vanntemperaturen under fosterutviklingen hos laks har betydning for utviklingen seinere i livet

Nina Jonsson og Bror Jonsson

Alle har vi vel hørt at tidlige påvirkninger er viktige for vår utvikling. Men gjelder det samme for fisker? Få synes å ha tenkt på det, men i senere tid har det kommet flere rapporter som tyder på at påvirkninger tidlig i livet er med å forme utviklingen til forskjellige dyr og planter. Her vil vi gi et eksempel fra norsk lakseforskning.

Bakgrunn

Klimaet endrer seg. Dette påvirker dyrelivet. Endringer i vanntemperatur fører til forandringer i dyrenes atferd, fysiologi og livshistorie. Hos fisk avspeiles dette i økologiske variabler som gytetid, lengden på fosterutviklingen, klekkesidspunktet, tidspunktet for når plommeseckyngelen begynner å oppta mat fra omgivelsene, hvor fort de vokser som umodne, hvor gamle de er ved kjønnsmodningen og hvor lenge de lever.

Fiskene er vekselvarme eller kaldblodige. Det vi si at kroppstemperaturen hovedsakelig styres av omgivelsestemperaturen, og hastigheten til de fysiologiske og biokjemiske reaksjonene i kroppen er avhengige av den. Dette gjør at klimaet har direkte betydning for fiskenes utviklingshastighet, vekst og relaterte livshistorietrekk. Temperaturen kan også påvirke

atferdsmessige reaksjoner slik som når fiskene vandrer fra ett habitat eller område til et annet, og hvor fort de kan svømme når de vandrer, eter eller blir skremt.

Laksen gyter om høsten eller tidlig på vinteren. Hunnen graver ned eggene sine på grus- og steinbunn i elver der eggene klekker neste vår. Det skal et visst antall døgngrader til (vanntemperaturen hver dag multiplisert med antall døgn) fra befruktningen av eggene til de klekker. Hvor lenge yngelen (Figur 1) hviler nede i gytegroppen til de graver seg opp og begynner å ta til seg føde fra omgivelsene avhenger også av temperaturen. Eggstørrelsen, og derved hvor mye plommemasse avkommet har til disposisjon, påvirker også hvor lenge og hvor mye yngelen vokser før de må begynne å ete selv. Er eggene store, har avkommet mer mat å starte

Nina Jonsson

(f. 1956), cand. real. i 1982 fra Universitetet i Oslo og dr. philos i 1991 fra Universitetet i Trondheim. Seniorforsker ved Norsk institutt for naturforskning i Oslo. Faglige interesser: økologi hos laksefisk.

Bror Jonsson

(f. 1948), cand. real. i 1975 og dr. philos i 1981 fra Universitetet i Oslo. Vitenskapelig leder for fiskeforskningen ved Direktoratet for naturforvaltning 1985–1988. Professor II i ferskvannøkologi ved NTNU 1988–97 og forskningssjef ved Norsk institutt for naturforskning fra 1988–2002, nå seniorforsker samme sted. Faglige interesser: fiskeøkologi.

Vanntemperaturen har direkte betydning for fiskenes utviklingshastighet, vekst og livshistorie



Figur 1

Plommeseekyngelen utvikler seg nede i grusen fra klekking til plommesekken nesten er oppbrukt og yngelen må begynne å finne mat.

Hos en tannkarpe har man vist at avkommet vokser best ved den temperaturen moren opplever under eggutviklingen

livet på. Dette gjør yngelen større og mer konkurransedyktig før den må begynne å fange maten selv.

Allerede under eggutviklingen inne i morfisken kan vanntemperaturen ha betydning for senere utviklingstrekk. Dette kalles maternal påvirkning. Hos tannkarpen *Cyprinodon variegatus* vokser for eksempel avkommet best ved den temperaturen moren opplever under eggutviklingen. Undersøkelser langs breddegradsgradienter hos laksefisk har vist at fisk langt mot nord har mindre eggstørrelse enn artsfren-

der lengre sør. Hvorfor eggstørrelsen øker sørover er imidlertid dårligere kjent. Er det slik at forhold morfisken opplever kan påvirke eggstørrelsen? Eller er eggstørrelsen utviklet gjennom naturlig utvalg til temperaturforholdene på enkelt hvert sted? Ved NINA Forskningsstasjon på Ims er det undersøkt hvordan temperaturen fostrene opplever inne i eggene påvirker fiskenes vekst, samt størrelsen på kjønnskjertler (gonader) og eggene som de produserer som kjønnsmodne, senere i livet.

Eksperimentet

Egg og melke ble samlet fra laks i elva Imsa, Sandnes i Rogaland, i november 2010. Eggene ble befruktet og lagt til utvikling i laboratoriet ved to vanntemperaturer, her kalt kald og varm gruppe (Figur 2). Den kalde gruppen ble utviklet i naturlig Imsavann (~3 °C), den varme gruppen ble utviklet i oppvarmet vann (~7 °C) fra befruktning til eggene klekket. Tre grader er typisk vintertemperatur i Imsa i dag, og ca. 7 °C er den temperaturen man venter vannet vil få om vinteren om ca. 70 år, om utviklingen blir slik prognosen tyder på nå. Etter klekking ble gruppene drettet opp videre ved samme temperatur, dvs. i uoppvarmet vann fra Imsa. Laksungenes maksimale veksthastighet ble undersøkt 6 måneder etter klekking.

Fostertemperaturen påvirker ungenes maksimale veksthastighet

Generelt vokser laksunger best ved temperaturer mellom 18 og 20 °C uavhengig av temperaturen under fosterutviklingen. Men gruppen med fosterutvikling i oppvarmet vann (varm gruppe), vokste fortere ved denne temperaturen enn fiskene med tidlig utvikling i naturlig Imsavann (kald gruppe). Vanntemperaturen under fosterstadiet hadde ingen innvirkning på ved hvilken temperatur ungene begynte å vokse (6–7 °C) eller når veksten opphørte (25 °C). Dødelighetstemperaturen for laksunger er mellom 27 og 28 °C.

Resultatet forklarte hvorfor årsklasser av laksunger utviklet i varme vintre i Imsa vokste bedre enn unger utviklet i kaldere vintre, observert tidligere. Fra slike «varme» årsklasser vandrer forholdsvis flere til havet

allerede som ett år gamle. Denne forskjellen overskygges ikke av forskjeller i sommertemperatur året etter klekking.

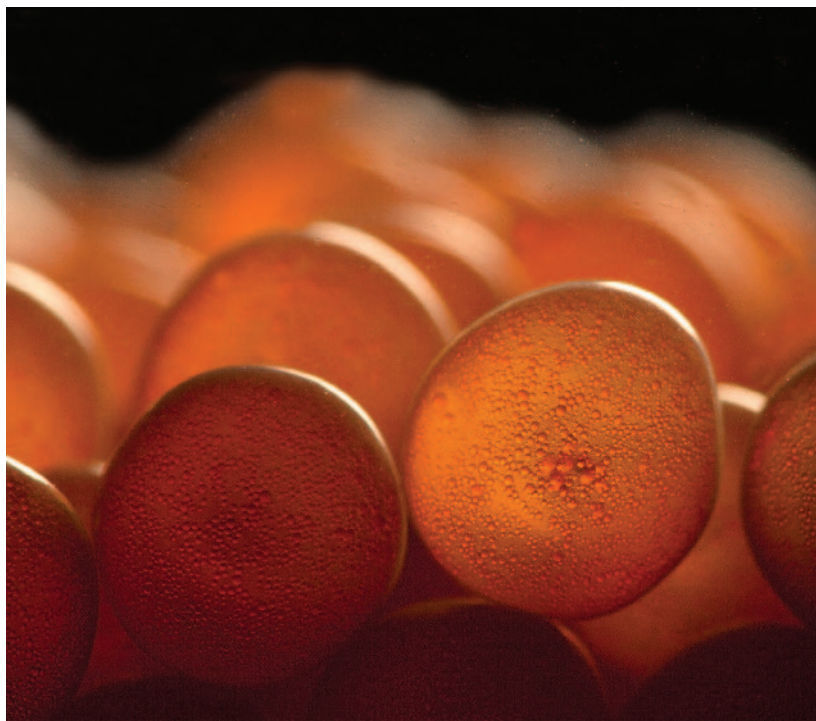
I eksperimentet utviklet laksungene seg til smolt ett år gamle. De som hadde hatt fosterutvikling i varmt vann var da større enn de fra kaldtvannsgruppen, henholdsvis 15,8 cm og 14,8 cm i gjennomsnitt. Dette tilsvarer størrelse og alder ved smoltifisering hos laksunger i Mellom-Europa i dag.

I eksperimentet ble laksungene overført til sjøvann i slutten av april 2012. De vokste videre i sjøvann fram til kjønnsmodning 19 måneder senere. Selv om forskjellen i veksthastighet ble utjevnet i sjøvann, gjorde størrelsesfordelen ungene fra varmtvannsgruppene fikk det første året i forhold til kaldtvannsgruppene, at de også var størst ved kjønnsmodning, 46 mot 42 cm i gjennomsnitt. Innen gruppene var det ingen forskjell i størrelse eller mellom kjønnene.

Laksunger vokser bedre om eggene utvikles ved 7° enn 3 °C

Figur 2

Lakseeggene er store ca 0,5 cm i diameter og utvikler seg nedgravd i elvegrusen fra gyting om høsten til klekking neste vår.



Kjønnskjerter og egg er større hos laks som har hatt fosterutvikling i varmt enn kaldere vann

Få om noen fiskeundersøkelser har tidligere vist at temperaturen under eggutviklingen påvirker hvor store fiskene blir ved kjønnsmodning. Hos noen reptilarter er det imidlertid vist at kjønnnet kan bli påvirket av temperaturen under eggutviklingen, ved høy temperatur blir det flest hunner og ved lav temperatur flest hanner, og hunnene er større enn hannene, hvilket kanskje kan betraktes som en parallell.

Fostertemperaturen påvirker kjønnskjerterutviklingen

Kjønnskjerterne til både hunnene og hannene i varmtvannsgruppen var større enn tilsvarende fisker fra kaldtvannsgruppen. I tillegg ble eggene til hunnene i varmtvannsgruppene størst. Resultatet forklarer muligens en til nå kontroversiell observasjon at eggene til laksefisk blir større med økende vekst tidlig i livet i noen undersøkelser, men ikke i andre. I vårt eksperiment ble det ingen effekt av ungenes vekst tidlig i livet på eggstørrelsen når vi kontrollerte for effekten av eggtemperaturen.

Er det fordelaktig med store rogn i varmt vann? Når temperaturen stiger øker ungenes stoffomsetning (metabolisme) og de trenger mer mat. Videre blir overføringen av plommehode til vev hos avkommet mindre effektiv. Det er også slik at store rogn har lavere oksygenopptak pr. arealitet på eggoverflaten. I varmere vann blir oksygeninnholdet i vannet lavere, hvilket gir store rogn en fordel i varmt vann om oksygeninnholdet i vannet skulle bli kritisk. Større kjønnskjerter hos hunnene, gjorde at rognantallet ble opprettholdt selv om hvert egg ble større i varmtvannsgruppen.

Hvorfor fikk hannene mer melke i varmt vann? Det vet vi ikke, men spekulerer på om dette kompenseres for kortere livslengde hos hver enkelt sædcelle når temperaturen øker. Etter at melken kommer ut i vann lever de bare et halvt minutt eller så, og dette reduseres når vanntemperaturen øker.

Hvordan tilpasses livshistorien til eggtemperaturen?

Hvordan kan fiskene produsere større kjønnskjerter i varmt vann? Laks med rognutvikling i oppvarmet vann hadde mer opplagsnæring ved kjønnsmodning. Vi antar at mer opplagsnæring gjorde dem i stand til å øke størrelsen på kjønnskjerter og egg. Antall egg, derimot, ble bestemt av antall follikler i ovariene, og ble ikke økt av temperaturen tidlig i livet, bare av størrelsen på fisken ved kjønnsmodning.

Gradienter i veksthastighet og størrelse på kjønnskjerter og egg synes således å være fleksibel og ikke tilpasset gjennom naturlig seleksjon på hvert enkelt sted, slik vi stilte spørsmål om i innledningen. Fleksibiliteten påvirkes av temperaturen under fiskenes fosterutvikling. Dette gjør at de kan tilpasse sin livshistorie med endringer i klimaet. Hos laks som vandrer feil vil vekst og størrelse på kjønnsproduktene allerede i neste generasjon kunne tilpasse seg nye temperaturforhold. En slik fleksibilitet kalles derfor adaptiv, og den virker mye raskere enn endringer forårsaket ved naturlig seleksjon.

Hvilken genetisk mekanisme muliggjør dette? Kunnskapen om dette er mangelfull, men man antar at dette skyldes en såkalt epigenetisk effekt [epi = over (genetikken)]. Det vil si at

genuttrykket endres kjemisk ved at enkelte av genene kan undertrykkes eller bli aktivert avhengig av tidlige omgivelsesforhold. Det er flere ulike genetiske prosesser som muliggjør dette, men vi vet ikke hvilken prosess det er som påvirker laksens livshistorie i vårt eksperiment.

Konklusjon

Temperaturen under fosterutviklingen hos laks påvirker fiskenes veksthastighet, kroppsstørrelse som voksne, størrelsen på kjønnskjertlene og størrelsen på eggene de gyter. Eggtemperaturen virker imidlertid ikke inn på alder ved kjønnsmodning og hvor mange egg de utvikler. Omgivelsestemperaturen tidlig i livet påvirker derved fiskenes liv som voksne.

Genuttrykket senere i livet endres av omgivelsestemperaturen under fosterutviklingen