

2. Ytterligere genetisk endring hos villaks som følge av rømt oppdrettslaks

Kevin A. Glover¹, Kjetil Hindar², Vidar Wennevik¹, Monica F. Solberg¹, Sten Karlsson², Mikko Heino^{1,3}, Geir Bolstad², Ola H. Diserud², Øystein Skaala¹, Terje Svåsand¹, Peder Fiske²

¹ Havforskningsinstituttet, ² Norsk institutt for naturforskning, ³ Universitetet i Bergen

Dette er vedlegg til Kapittel 2. «Ytterligere genetisk endring hos villaks som følge av rømt oppdrettslaks» i Risikorapport norsk fiskeoppdrett 2019 ([Risikorapport norsk fiskeoppdrett 2019 | Havforskningsinstituttet](#))

Dokumentet utgjør kunnskapsgrunnlaget for risikovurderingen og gir også en oversikt over status på fagområdet.

2.1 Innledning	1
2.2 Konsekvenser av innkryssing av rømt oppdrettslaks	2
2.2.1 Atlantisk laks, en art med genetisk forskjellige bestander	2
2.2.2 Hvor ulik er villaks og oppdrettslaks?	2
2.2.3 Genetisk påvirkning fra rømt oppdrettslaks – hva forteller empiriske data oss?	5
2.2.4 Modellering	11
2.3 Faktorer inkludert i risikovurderingen	12
2.3.1 Rømt oppdrettslaks på gyteplassene	12
2.3.1.1 Rømming	12
2.3.1.2 Andel rømt oppdrettslaks i elv	16
2.3.1.3 Utfisking/fjerning av rømt oppdrettslaks fra elv	19
2.3.2 Bestandenenes robusthet for ny innkryssing	19
2.3.2.1 Villaksens bestandsstatus	21
2.3.2.2 Villaksens genetiske status	22
2.4 Referanser	24

2.1 Innledning

Rømming av oppdrettslaks fra oppdrettsanlegg utgjør en trussel mot den genetiske integriteten til de ville laksebestandene. Undersøkelser viser at det er en sammenheng mellom andel rømt oppdrettslaks i et vassdrag og genetisk endring målt som innkryssing med genetiske markører. Det betyr at jo flere rømte oppdrettslaks det er på gyteplassen, desto høyere er sannsynligheten for genetisk endring. I tillegg til andel rømt oppdrettslaks på gyteplassen, vil villaksbestandenes robusthet påvirke nivået av innkryssing. Dette fordi tallrike villaksbestander uten tidligere genetisk innkryssing

antakelig er mer robuste overfor rømt oppdrettslaks, siden den rømte oppdrettslaksen der møter større konkurranse fra bedre tilpassete, ville individer. Disse faktorene danner grunnlaget for risikovurderingen for ytterligere genetisk endring hos villaks som følge av rømt oppdrettslaks (Grefsrud mfl. 2019; Glover mfl. 2020).

I denne todelte kunnskapsstatusen presenterer vi først en oversikt over konsekvenser av at rømt oppdrettslaks krysser seg med villaks. Videre presenterer vi en utvidet gjennomgang av faktorene knyttet til selve risikovurderingen; andel rømt oppdrettslaks på gyteplassene (rømming, andel rømt oppdrettslaks i elv og utfisking/ fjerning av rømt oppdrettslaks fra elv) og bestandenes robusthet for ny innkryssing (bestandsstatus og genetisk status). Vi drøfter også ulike biologiske faktorer ved den rømte fisken som kan påvirke dens gytesuksess i naturen, men som på nåværende tidspunkt ikke er inkludert i risikovurderingen.

2.2 Konsekvenser av innkryssing av rømt oppdrettslaks

Konsekvensen av at oppdrettsfisken rømmer og gyter sammen med villfisk, kan være at det oppstår en genetisk endring i de ville bestandene av laks. Gjennom flere internasjonale arbeid er det godt dokumentert at rømt oppdrettslaks kan gyte og etterlate seg avkom i naturen (f.eks. Sægrov mfl. 1997; Clifford mfl. 1998a; Crozier 2000; Glover mfl. 2013; Karlsson mfl. 2016). Det er også dokumentert at innkryssing av rømt oppdrettslaks reduserer den genetiske variasjonen som finnes naturlig mellom bestandene (Skaala mfl. 2006; Glover mfl. 2013).

2.2.1 Atlantisk laks, en art med genetisk forskjellige bestander

Gjennom de siste 40 årene har det vokst fram en omfattende vitenskapelig litteratur om laks som dokumenterer en geografisk bestandsstruktur med store genetiske forskjeller mellom bestander i Nord-Amerika og Europa, og med regionale og lokale forskjeller innenfor kontinentene (Webb mfl. 2007; Bourret mfl. 2013, Ozerov mfl. 2017; Wennevik mfl. 2019). Geografisk oppdeling av en art, og variasjoner i livsmiljø, bidrar til utvikling av genetiske forskjeller mellom bestander, både i gener av betydning for fitness (tilpasningsdyktighet) og i ikke-selekterte regioner av genomet (arvestoffet). Siden vi ikke vet hvilke gener som nå eller i fremtiden er viktige for individer og bestander, er det et mål å bevare den naturlige genetiske variasjonen både innen og mellom bestander.

De siste årene har den vitenskapelige produksjonen som dokumenterer genetiske forskjeller mellom laksebestander økt betraktelig, delvis som følge av den raske utviklingen innenfor molekylærbiologi og statistikk. Etter hvert er det også vist og modellert at avkom av oppdrettslaks har lavere overlevelse i naturen og at de derfor kan påvirke bestandene av villaks negativt der de krysser seg inn (Hindar mfl. 1991; Bourke mfl. 1997; McGinnity mfl. 1997; Verspoor 1997; Fleming mfl. 2000; Koljonen mfl. 2002; Fraser mfl. 2011; Skaala mfl. 2012; Besnier mfl. 2015; Reed mfl. 2015; Skaala mfl. 2019).

2.2.2 Hvor ulik er villaks og oppdrettslaks?

Den genetiske påvirkningen fra rømt oppdrettslaks på villaks er kompleks, og er avhengig av mange faktorer som varierer i tid og rom. Viktige, eller sannsynligvis viktige faktorer, inkluderer blant annet andel rømt oppdrettslaks i de ville bestandene (Glover mfl. 2013; Heino mfl. 2015; Karlsson mfl. 2016), deres gytesuksess (Fleming mfl. 1996, 2000), graden av genetisk forskjell mellom oppdrettet og vill laks (Fraser mfl. 2010) og status for den ville bestanden (Glover mfl. 2012, 2013; Heino mfl. 2015). Det

er også grunn til å tro at responsen hos de ville bestandene som følge av innkryssing av rømt oppdrettslaks vil variere fra bestand til bestand (Normandeau mfl. 2009; Harvey mfl. 2016a).

Genetiske forskjeller mellom vill- og oppdrettslaks kan oppstå gjennom tilfeldige prosesser (for eksempel begrenset antall stamfisk i hver generasjon, deres opprinnelse og tilpasning til oppdrettsmiljøet) og som resultat av målrettet seleksjon av egenskaper i avlsarbeidet. I Norge har man domestisert laksen i snart 50 år, med tidlig oppstart av målrettet avl (Gjedrem mfl. 1991; Gjølén & Bentsen 1997; Gjedrem 2010) for å endre kommersielt viktige egenskaper som tilvekst, kjønnsmodning, fettfordeling og sykdomsresistens. Seleksjon for en mer økonomisk produktiv oppdrettslaks foregår i avlsprogram som opprinnelig var basert på vill laks fanget i en rekke norske elver tidlig på 1970-tallet (Gjedrem mfl. 1991; Gjølén & Bentsen 1997). Under kontrollerte forhold blir de mest produktive familier og individer selektert basert på produksjonskriterier (f.eks. tilvekst), og disse individene blir benyttet til å føre stammen videre. På denne måten oppnår man en gradvis domestisering av laksen der viktige kommersielle trekk blir forandret i ønsket retning.

Glover mfl. (2017) oppsummerte den omfattende kunnskapen som nå er etablert om de genetiske forskjellene mellom oppdrettslaks og villaks. Oppdrettete og vill laks har vært sammenlignet med ulike metoder i en lang rekke vitenskapelige arbeider, og disse omfatter studier av genetisk variasjon med molekylære markører, eksperimentelle studier i laboratorium og kar hvor en har sammenlignet atferd, morfologi og fysiologi, og studier av overlevelse og vekst i et naturlig miljø. Noen eksperimentelle studier er også supplert med analyse av genuttrykk og fysiologisk målinger.

Sammenligning av genetisk variasjon og diversitet i oppdrettslinjer og ville laksebestander har blitt gjennomført over lengre tid med en rekke molekylære markører. De tidligste studiene var hovedsakelig basert på analyser av proteinkodende gen (Verspoor 1988; Cross & Challanain 1991; Mjølnerød mfl. 1997; Skaala mfl. 2005), der det er blitt vist genetisk forskjell mellom oppdrettslaks og de ville utgangsbestandene, og redusert nivå av genetisk variasjon i oppdrettslaks, målt som allelisk diversitet og heterozygoti.

Seinere har DNA-markører blitt brukt til å sammenligne oppdrettslinjer og vill laks, for eksempel med mini- og mikrosatellittmarkører (Mjølnerød mfl. 1997; Clifford mfl. 1998a, b; Norris mfl. 1999; Skaala mfl. 2004), mikrosatellittmarkører kombinert med både mitokondrie DNA (mtDNA) (Karlsson mfl. 2010), og «single nucleotide polymorphism» (SNP) markører (Rengmark mfl. 2006; Karlsson mfl. 2011). Selv om resultatene fra disse studiene varierer noe, støtter de opp om konklusjonene fra tidligere analyser basert på proteinkodende gen; det er redusert genetisk variasjon hos den enkelte oppdrettslinje sammenlignet med de ville laksebestandene.

I en sammenligning av fem avlslinjer av oppdrettslaks med fire villaksbestander fra Neiden, Namsen, Vosso og Loneelva, viste alle de 12 undersøkte DNA-mikrosatellittmarkørene redusert allelisk variasjon i samtlige avlslinjer sammenlignet med de ville bestandene (Skaala mfl. 2004). I gjennomsnitt hadde avlslinjene 58 % av den alleliske variasjonen sammenlignet med prøver av villaks, og dette kan forklares av begrenset effektiv bestandsstørrelse i oppdrettslinjene. Samtidig var estimatene for genetisk forskjell flere ganger høyere mellom de ulike avlslinjene enn mellom de ville laksebestandene. Andre studier har vist at tap av genetisk diversitet i oppdrettslinjer er mer komplekst enn tidligere antatt (Karlsson mfl. 2010), men det kan likevel konkluderes med at oppdrettslaks har redusert genetisk variasjon i forhold til ville laksebestander. Dette samsvarer med tilsvarende observasjoner fra andre domestiserte organismer (se Araki & Schmid 2010), og kan forklares med at det er et begrenset

antall familier/individer som bidrar til hver generasjon i et avlsprogram. Den effektive bestandsstørrelsen i norske oppdrettslinjer er tidligere blitt estimert til 33–125 individer (Mork mfl. 1999), noe som teoretisk sett skal føre til lav til moderat innavl over den aktuelle avls-perioden.

På grunn av et målrettet avlsarbeid er det ikke uventet at oppdrettslaks vokser bedre enn villaks i et oppdrettsmiljø (Einum & Fleming 1997; Thodesen mfl. 1999; Fleming mfl. 2002; Glover mfl. 2009; Solberg mfl. 2013a, b; Harvey mfl. 2016a, b, c). I et oppdrettsmiljø vil vekstforholdet mellom oppdrettslaks og villaks være 2-5:1 (Glover mfl. 2017). Også i et naturlig miljø kan oppdrettslaks ha større vekst enn villaks (Johnsson & Björnsson 1994; Einum & Fleming 1997; McGinnity mfl. 1997, 2003; Skaala mfl. 2012, 2019; Jonsson & Jonsson 2017; Bolstad mfl. 2017), men ikke i samme grad som i oppdrettsmiljø (typisk vekstforhold mellom oppdrettslaks og villaks i naturen er 1,0-1,3:1). Oppdrettslaks har et forhøyet vekstpotensial, relativt til villaks, som den ikke får utnyttet i naturen, og det er en kombinasjon av plastisitet (ulik mattilgang mellom disse miljøene) og naturlig seleksjon mot hurtigvoksende oppdrettslaks (økt dødelighet) som er årsaken til de små vekstforskjellene mellom oppdrettslaks og villaks i naturen (Glover mfl. 2018). Vekst hos hybrider mellom oppdrettslaks og villaks er ansett å være additivt (mellomliggende til vekst hos vill og oppdrett), men ikke-additive genetiske effekter knyttet til vekst er nylig dokumentert i Atlantisk laks (Besnier mfl. 2020).

Mange egenskaper som ikke inngår direkte i avlsarbeidet, som aggresjon, stress- og temperaturole- ranse, kan også bli endret hos oppdrettslaksen gjennom avlsprosessen (Fleming & Einum 1997; Houde mfl. 2010; Debes & Hutchings 2014; Solberg mfl. 2016). Årsaken er at målrettet seleksjon for blant annet tilvekst påvirker både aggresjon og andre egenskaper, for eksempel hormonregulering og atferd. I eksperimentelle studier er det vist at tilførsel av veksthormon øker appetitten (Johnsson & Björnsson 1994; Jönsson mfl. 1996), aggresjon og aktivitet (Jönsson mfl. 1998), altså atferd som sannsynligvis påvirker overlevelse i naturen (Johnsson mfl. 1996; Jönsson mfl. 1996; Martin-Smith mfl. 2004). Det er derfor ikke overraskende at oppdrettslaks er ulik villaks i flere egenskaper som påvirker overlevelse i naturen, slik som tilvekst, aggresjon, dominans og antipredatoratferd (Einum & Fleming 1997; Fleming & Einum 1997; Johnsson mfl. 2001; Fleming mfl. 2002; Houde mfl. 2010). I tillegg er det avdekket genetiske forskjeller mellom vill- og oppdrettslaks i egenskaper som kjøttfarge, kjønnsmodning og fettinnhold (Glover mfl. 2009), reaksjonsnormer (Darwish & Hutchings 2009; Solberg mfl. 2013a, b), morfologi (Fleming & Einum 1997; Perry mfl. 2019), stresstoleranse (Solberg mfl. 2013a) og en rekke andre egenskaper (Glover mfl. 2017).

Det er også dokumentert genetiske forskjeller i genuttrykk mellom laks av ville- og oppdrettsforeldre, samt hybrider av disse (Roberge mfl. 2006, 2008; Solberg mfl. 2012; Bicskei mfl. 2014, 2016). Resultatene er også interessante fordi hybridene ikke alltid hadde et genuttrykk som lå mellom foreldrebestandene. Hybridene hadde i noen tilfeller genuttrykk som lå høyere enn verdiene målt for vill- og oppdrettsfisk, noe som tyder på ikke-additive genetiske effekter. Dokumentasjon av ikke-additive genetiske effekter betyr i praksis at innkryssing av oppdrettsfisk i ville bestander i noen tilfeller kan gi uventede effekter. Hvilken endring man får i genuttrykk hos hybrider av vill- og oppdrettslaks er avhengig av hvilke ville bestander som krysses inn (Normandeau mfl. 2009; Fraser mfl. 2010).

Det er ikke avdekket noen store forskjeller i resistens mot lakselus, ILA (infeksiøs lakseanemi) eller furunkulose mellom vill- og oppdrettslaks (Glover & Skaala 2006; Glover mfl. 2006a, b). Det er heller ikke avdekket genetiske forskjeller i deformiteter hos smolt av oppdretts- og villaks (Fjellidal mfl. 2009). For infeksiøs pankreasnekrose er det funnet genetiske markører (såkalt QTL – Quantitative Trait Locus) som forklarer en stor grad av toleransen for sykdommen (Houston mfl. 2008; Moen mfl. 2009) og

denne kunnskapen er inkludert i avlsarbeid hos flere avlsselskaper. Seleksjon for sykdomsresistens har derimot vært praktisert ulikt for de ulike oppdrettslinjene, og dette vanskeliggjør sammenligning mellom linjer.

Til tross for at avkom av rømt oppdrettslaks har lavere overlevelse i naturen enn avkom av villaks, har flere tidligere forsøk i naturen (Skaala mfl. 2014) og under eksperimentelle forhold (Fleming & Einum 1997; Debes & Hutchings 2014; Solberg et al. 2015) ikke klart å demonstrere at avkom av oppdrettslaks er utsatt for høyere predasjon. Først nylig er det dokumentert at avkom av rømt oppdrettslaks er et lettere bytte for predatorer som større ørret, noe som underbygger deres lavere overlevelse i naturen (Solberg mfl. 2020). Dette resultatet støttes oppom av det faktum at redusert anti-predatoratferd (Einum & Fleming 1997; Johnsson et al. 2001; Houde et al. 2010), i tillegg til økt toleranse for predasjonsrelatert stress (Debes & Hutchings 2014), tidligere har blitt dokumentert i eksperimentelle forsøk.

En oppsummering av vitenskapelig litteratur viser at det er til dels store genetiske forskjeller mellom vill- og oppdrettslaks i kvantitative egenskaper som har direkte eller indirekte betydning for overlevelsen av laks i naturen. Blant annet har tilstedeværelse av hybrider vist seg å ha en negativ påvirkning på overlevelse til villfisk (Robertsen mfl. 2018). Det er grunn til å tro at de genetiske forskjellene kommer til å øke for hver avlsgenerasjon. Dette har blitt observert for tilvekst, der forskjellen mellom vill- og oppdrettslaks under oppdrettsbetingelser økte ytterligere fra generasjon 8 til 10 (Glover mfl. 2009; Solberg 2013a, b).

2.2.3 Genetisk påvirkning fra rømt oppdrettslaks – hva forteller empiriske data oss?

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

Det første genetiske studiet for å undersøke om norske villaksbestander har endret seg genetisk over tid som følge av innkryssing av rømt oppdrettslaks ble publisert av Skaala mfl. (2006). Her ble det laget DNA-profiler for de sju laksebestandene Namsen, Etne, Opo, Vosso, Granvin, Eio og Håelva. Det ble benyttet gamle skjellprøver og materiale innsamlet i nyere tid, etter lengre tids innslag av rømt oppdrettslaks. Håelva på Jæren ligger i en region der det nesten ikke er lakseoppdrett, og andelen rømt oppdrettslaks i villaksbestanden har vært lav, trolig under 5 %. I Håelva ble det ikke funnet endring i de genetiske profilene. I tre andre bestander, Opo, Vosso og Eio i Hordaland, ble det funnet signifikante endringer i de genetiske profilene over tid. Mer overraskende var det likevel at det ikke ble funnet endringer i Etneelva, Namsen eller Granvinelva, som alle hadde hatt høye andeler rømt oppdrettslaks i gytebestandene, permanent eller periodisk.

Som en videreføring av dette arbeidet (Skaala mfl. 2006) ble det gjort en mer omfattende analyse av 21 bestander der historiske og nye prøver ble analysert for flere mikrosatellittmarkører. Undersøkelsen omfattet elver fra hele landet (Glover mfl. 2012) og påviste genetiske forandring over tid i 6 av 21 elver, mens i 15 av bestandene ble det ikke funnet genetiske forandringer. Som i den første undersøkelsen utført av Skaala og kolleger (2006), var det noen bestander med høye innslag av rømt oppdrettslaks på gyteplassene der det ikke ble påvist forandringer.

I de seks bestandene der det ble påvist forandring, har det vært registrert rømt oppdrettslaks i større eller mindre grad. I tillegg ble det funnet nye genvarianter som indikerer at forandringene i disse seks elvene hovedsakelig skyldes genflyt fra andre kilder. Den genetiske forskjellen mellom disse seks bestandene er også blitt redusert over tid. Basert på alle data, ble det konkludert med at innkryssing av rømt oppdrettslaks er hovedårsaken til forandringene. Dette er i tråd med simuleringer fra modeller som viser at innkryssing av rømt oppdrettslaks vil redusere genetisk differensiering mellom bestander over tid (Mork 1991; Besnier mfl. 2011).

Det er kjent at mikrosatellittmarkører i noen tilfeller vil underestimere innkryssing av rømt oppdrettslaks i ville bestander på grunn av signalstøy når en villaksbestand mottar oppdrettsfisk fra flere ulike avlsbestander (Besnier mfl. 2011). Det betyr at antall elver som er påvist å være genetisk påvirket i denne studien (Glover mfl. 2012), og omfanget av de genetiske forandringene i disse elvene, må betraktes som et minimumsestimat. For å få et mer presist svar på omfanget av innkryssing av rømt oppdrettslaks ble en studie gjennomført basert på SNP-markører utviklet for å kunne identifisere oppdrettslaks og skjelne dem fra villaks (Karlsson mfl. 2011). Disse SNP-markørene gir mer presis informasjon om genetiske forandringer forårsaket av rømt oppdrettslaks, og er i mindre grad påvirket av problematikken ved at genetisk forandring i den enkelte villaksstamme er vanskelig å påvise når innkryssing skjer via oppdrettslaks fra forskjellige avlslinjer (Besnier mfl. 2011).

I en studie av 20 laksebestander langs hele norskekysten (Glover mfl. 2013) ble disse SNP-markørene brukt til å estimere prosent innkryssing av rømt oppdrettslaks. Resultatene viste at det genetiske bidraget til noen bestander var nesten 50 %, mens estimert innkryssing av oppdrettslaks var mye lavere i de fleste undersøkte elvene. Arbeidet støttet opp om konklusjonene til de tidligere publikasjonene med andre markørtyper (Skaala mfl. 2006; Glover mfl. 2012). I tillegg til at det ble dokumentert genetiske forandringer i noen villaksbestander på grunn av innkryssing av rømt oppdrettslaks, viser alle disse tre studiene (Skaala mfl. 2006; Glover mfl. 2012, 2013) at den genetiske forskjellen mellom noen ville bestander er blitt mindre over tid. Dette kan tilskrives at de ville bestandene som har hatt en betydelig innkryssing av rømt oppdrettslaks, blir mer lik oppdrettslaksen – og dermed også mer lik hverandre.

Parallelt med dette arbeidet utarbeidet Karlsson mfl. (2014) en statistisk metode der prosentvis innkryssing kunne estimeres i enkeltindivider og uavhengig av om det fantes en historisk prøve av den aktuelle bestanden. Metoden brukte et estimat av andelen «villgenom» i bestanden (omtalt som $P(\text{wild})$ = mengde arvestoff som stammer fra ville foreldre kontra oppdrettsforeldre) for å beregne innkryssingen av rømt oppdrettslaks (Karlsson mfl. 2014).

Denne metodeutviklingen gjorde det mulig å estimere innkryssing i et stort antall ville laksebestander. Karlsson mfl. (2016) studerte 147 laksebestander som til sammen representerer tre fjerdedeler av de ville lakseressursene i Norge, og analyserte genetisk mer enn 20 000 laks som var klekket i naturen og derfor så ut som villaks. Den gjennomsnittlige genetiske innkryssingen i bestandene av voksen laks var

6,4 % med et spenn fra 0 % til over 40 % innkryssing i enkelte bestander. Forskerne fant også at den genetiske innkryssingen generelt var mindre i nasjonale lakseelver og nasjonale laksefjorder enn i bestander uten denne særlige beskyttelsen (Karlsson mfl. 2016). I et materiale av 109 bestander der kun voksen laks klekket i naturen ble inkludert i datamaterialet, var den genetiske innkryssingen signifikant forskjellig fra 0 i omtrent halvparten av bestandene (Karlsson mfl. 2016). Det samme resultatet fikk Karlsson mfl. (2016) om de også tok med et større antall elver, der enkelte estimater var basert på prøver av ungfisk.

Data fra de 20 bestandene som var publisert av HI i Glover mfl. (2013), samt data fra NINA for et større antall bestander (Karlsson mfl. 2016), ble vurdert sammen for å dokumentere genetisk status for ville laksebestander til «Kvalitetsnorm for ville bestander av atlantisk laks (*Salmo salar*)», som er en forskrift av 20. september 2013 hjemlet i Naturmangfoldloven. I den første versjonen av Kvalitetsnormen av februar 2016 vurderte forskere fra HI og NINA i fellesskap genetisk status i 125 laksebestander, basert på estimater for innkryssing av rømt oppdrettslaks i bestanden (Diserud mfl. 2016). I senere utgaver av Kvalitetsnormen er antallet bestander økt til 175 og deretter til 225 norske villaksbestander (Diserud mfl. 2017, 2019b). Den hittil mest omfattende vurderingen av genetisk innkryssing ga følgende resultat (pr. Diserud mfl. 2019b): ingen genetiske forandringer (75 vassdrag), svake genetiske forandringer (67 vassdrag), moderat genetiske forandringer (16 vassdrag) og store genetiske forandringer (67 vassdrag). Vurderingen av genetisk innkryssing i disse 225 bestandene dokumenterer at 2/3 av de ville laksebestandene har blitt påvirket av rømt oppdrettslaks.

Eksperimenter i naturen har vist seleksjon mot avkom av rømt oppdrettslaks, både i Irland (McGinnity mfl. 1997, 2003) og Norge (Fleming mfl. 2000; Skaala mfl. 2012, 2019). En skulle derved forvente at når én og samme årsklasse (dvs. laks fra samme klekkeår) studeres, så vil et materiale av ungfisk vise høyere genetisk påvirkning av oppdrettslaks enn et materiale av voksen laks. Dette er også det Karlsson mfl. (2016) fant gjennom analyser av ungfisk som var innsamlet noen år før et materiale av voksen laks fra de samme elvene: ungfisken hadde i gjennomsnitt 2,5 % høyere grad av genetisk innkryssing enn den voksne laksen. Seleksjon mot avkom av rømt oppdrettslaks har også blitt dokumentert i etterkant av en større rømmingsepisode på Newfoundland i Canada (Wringe mfl. 2018; Sylvester mfl. 2019).

Som oversiktsartikkelen til Glover mfl. (2017) oppsummerer, så foreligger det et solid grunnlag for å hevde at rømt oppdrettslaks kan påvirke villfiskbestander negativt. Den beste dokumentasjonen av effekter på overlevelse og viktige egenskaper kommer fra eksperimentelle studier utført i tre kontrollerte elver (McGinnity mfl. 1997, 2003; Fleming mfl. 2000; Skaala mfl. 2012, 2019), samt en studie som viser sammenhenger mellom et molekylært mål på innkryssing ($P(wild)$) og viktige livshistorietrekk i ville bestander (Bolstad mfl. 2017). Det arbeides videre med å kvantifisere økologiske effekter av innkryssingen av oppdrettslaks i ville bestander i NFR-prosjektet QuantEscape II.

Det er gjennomført få empiriske studier som evaluerer de genetiske effektene av at rømt oppdrettslaks krysser seg inn i villaksbestander, selv om det foreligger en omfattende litteratur om populasjonsgenetisk teori, og om de grunnleggende evolusjonskreftene (mutasjon, naturlig seleksjon, genetisk drift og migrasjon) som påvirker og former den genetiske sammensetningen i bestander.

En direkte og informativ tilnærming til problematikken er å sammenligne tilvekst, atferd og overlevelse hos sammenblandede familiegrupper av oppdrettslaks, villaks og hybrider under like forhold, såkalte «common garden-studier», i et naturlig miljø. Dette kan innebære utplantning av lakserogn fra

DNA-identifiserbare familier av oppdrettslaks, villaks og hybrider dem imellom (McGinnity mfl. 1997, 2003; Skaala mfl. 2012, 2019), eller utsetting av kjønnsmodne individer med kjente genetiske profiler (Fleming mfl. 2000) i naturlig elvemiljø, der alle avkom i ulike livsstadier fra rogn til kjønnsmodning i ettertid kan identifiseres ved genetiske markører.

Det første prosjektet som er gjennomført på dette feltet, ble utført i Burrishoole, Irland (McGinnity mfl. 1997, 2003; Ferguson mfl. 2002). I dette prosjektet ble tilvekst, overlevelse og populasjonsdynamikk hos villaks, oppdrettslaks og hybrider undersøkt gjennom to generasjoner. Et stort antall individer fra mange familier av villaks, oppdrettslaks, første- og andregenerasjonshybrider og førstegenerasjonshybrider tilbakekrysset til henholdsvis villaks og oppdrettslaks, ble plantet ut i tre årsklasser som øyerogn ovenfor fiskefellen i Burrishoole. Tilsvarende grupper ble satt ut som smolt i elven for å studere vekst og overlevelse i sjøfasen.

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

Et lignende prosjekt ble gjennomført ved NINAs feltstasjon på Ims (Fleming mfl. 2000) der alle ned- og oppvandrende fisk kontrolleres i en toveis fiskefelle i elven Imsa. Her ble det satt ut kjønnsmodne villaks fra Imsa og oppdrettslaks med kjente genetiske profiler ovenfor fiskefellen. De to gruppene hadde lignende vandringsmønster og valgte de samme gyteplassene i elven. Vill hannlaks var mer aktive i kurtisering av hunnlaksen enn oppdrettshannene var, og hadde dessuten mindre restgonader etter gyting enn oppdrettshannene hadde. Gytesuksessen var mye lavere hos oppdrettslaksen både for hanner (24 %) og hunner (32 %) sammenlignet med villaksen i et samtidig forsøk i store gytebasenger med steinbunn. Gjennom ferskvannsfasen endret andelen av genotyper seg ytterligere i disfavør av oppdrettslaksen, og hoveddelen av oppdrettsbidraget var representert i form av hybrider, produsert av oppdrettshunner og ville hanner. Studier av dietten viste betydelige overlapp i næringsvalg, noe som viser næringskonkurranse mellom oppdrettsavkom og villaksyngel. Den totale smoltproduksjonen for elven var 28 % lavere enn forventet ut fra rognmengde og det observerte forholdet det normalt har vært i Imsa mellom mengde egg og antall smolt (Jonsson mfl. 1998). Det var også en tilsvarende reduksjon i forventet smoltproduksjon av den ville gytefisken. Oppdrettslaksen smoltifiserte og vandret ut tidligere og ved lavere alder enn villaksen. I motsetning til resultatene fra Burrishoole-prosjektet, fant en i Imsaprojektet ingen forskjell mellom gruppene i sjøoverlevelse. Senere eksperimenter på Ims med utsetting av smolt av villaks, oppdrettslaks og førstegenerasjons kryssninger mellom dem (1996-1998), viste signifikant lavere gjenfangst av oppdrettslaks (Hindar mfl. 2006). Utsatt smolt av oppdrettslaks har også vist høyere feilvandringsrate enn utsatt smolt av Imsalaks på Ims (Jonsson mfl. 2003; Jonsson & Jonsson 2017). Hybrider mellom oppdrettslaks og villaks hadde også høyere feilvandringsrate sammenlignet med den ville Imsalaksen (Jonsson & Jonsson 2017). Retningen på hybridiseringen hadde betydning ved at hybrider med vill mor hadde lavere feilvandring enn hybrider med vill far (Jonsson & Jonsson 2017).

Ved Havforskningsinstituttets feltstasjon i Guddalselva i Hardanger ble det initiert et prosjekt basert på oppsettet for Burrishoole-prosjektet. Der ble definerte familiegrupper av vill og oppdrettet laks, og hybrider mellom disse, plantet ut som rogn (Skaala mfl. 2012). All foreldrefisk var genotypet med DNA-mikrosatellittmarkører. Dermed kunne alle individ som var satt ut som øyerogn i seks årsklasser, ca. 150 familier i et «common garden-studie», identifiseres til familie. Det ble samlet inn juvenil laks av alle årsklassene fra elvehabitatet, og tilvekst, overleving og diettvalg ble undersøkt for hver familie.

Resultatene fra de tre første årsklassene viste en overlevelse (fra utplantet egg til smolt) som varierte mellom 0,17 og 6,4 % for de 69 forskjellige familiene (Skaala mfl. 2012). Resultatene viste at eggstørrelsen hadde stor betydning for overlevelsen. I dette studiet hadde oppdrettslaksene større egg enn villaksene. Dette bidro til at noen oppdrettsfamilier hadde en høy overlevelse fra egg til smolt i forsøket. Da det ble kontrollert for eggstørrelse ved å sammenligne overlevelse til en oppdrettsfamilie og dens halvsøskenfamilie der fars bidrag kom fra en vill hann, viste det seg at 16 av 18 halvsøskenfamilier hadde høyere overlevelse med bidrag fra vill far kontra oppdrettsfar. Dette viser at det er additiv genetisk variasjon for overlevelsen i et naturlig miljø og at villaks har høyere overlevelse, selv om bildet kan være noe mer komplisert når det tas hensyn til eggstørrelse. I tillegg til lavere overlevelse når det tas hensyn til eggstørrelse, hadde smolt av oppdrettsforeldre noe høyere vekst enn hybrider og villaks i elven (forholdstall oppdrett:vill = 1,0-1,3:1).

Resultatene fra de tre siste årsklassene i perioden 2008–2016 (Skaala mfl. 2019) har i stor grad støttet resultater fra de tre første årsklassene, og det ble observert langt lavere overlevelse hos avkom hos oppdretts- og hybridlaks i forhold til villaks i ferskvann (1.8 % overlevelse hos oppdrettslaks mot 3.8 % overlevelse hos villaks). I tillegg ble det satt ut to årsklasser med oppdretts-, hybrid- og villsmolt i elven for å studere sjøoverlevelsen. Her fant vi lavere sjøoverlevelse hos avkom av oppdrettslaks enn hos avkom fra hybrider (gjennomsnittlig sjøoverlevelse) og villaks (0.41 % overlevelse hos oppdrettslaks mot 0.94 % overlevelse hos villaks).

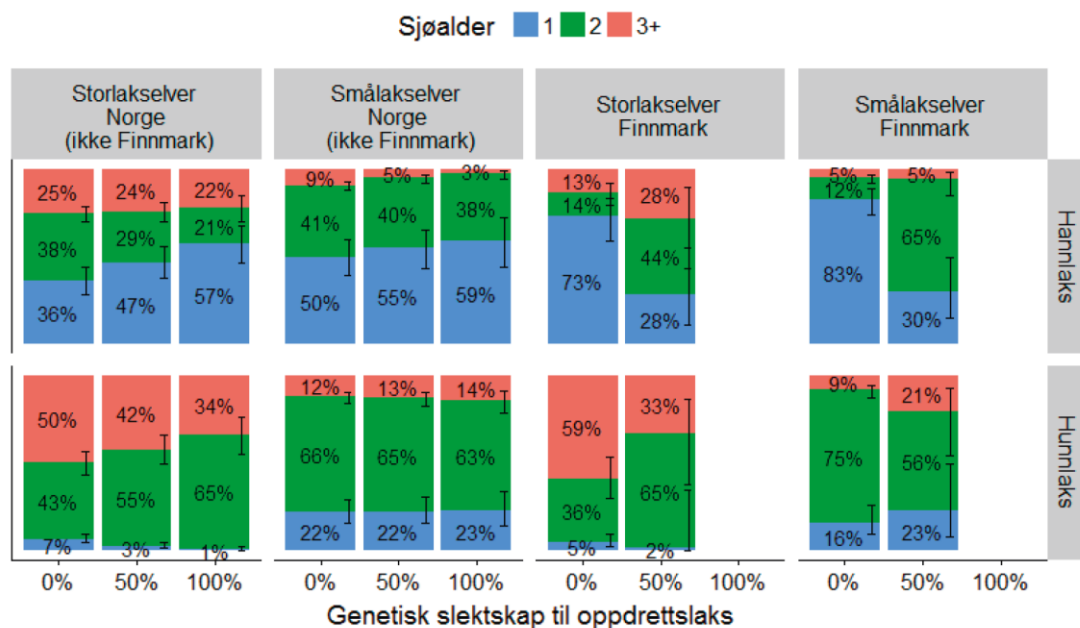
Når avkom fra oppdrettslaks, villaks og hybridene konkurrerer om de samme byttedyrene i elven, vil innkryssing av oppdrettslaks kunne redusere den naturlige produksjonen av villsmolt på grunn av konkurranse. Når vi samtidig ser at avkom av oppdrettslaks også har lavere sjøoverlevelse, vil det i sum også kunne redusere antall laks som kommer tilbake til elven.

Utviklingen innenfor genomforskningen de siste årene gir stadig bedre muligheter for å vurdere de biologiske konsekvenser av innkryssing av oppdrettslaks i ville bestander på genomnivå. Man vil kunne identifisere hvilke gener som er involvert i de biologiske forskjellene man observerer mellom oppdretts- og villaks. En relativt ny studie identifiserte områder i genomet/arvestoffet som var knyttet til overlevelse i naturen, selv om det er uvisst hvilke gener som var involvert (Besnier mfl. 2015). Det er forventet at nye resultater fra QuantEscapell-prosjektet (NFR-prosjekt 2016-2020) vil bidra til å kartlegge hvordan endringer i genomet oppstår som følge av innkryssing, og hvilke biologiske konsekvenser dette kan få for ville bestander.

Inntil nylig forelå det ikke dokumentasjon av forandringer i livshistorietrekk og demografi i villaksbestander som konsekvens av genetisk innkryssing. Dette kan skyldes at en ikke har hatt tilstrekkelig gode verktøy til å studere slike endringer, i tillegg til at det er først relativt nylig at man har klart å dokumentere og kvantifisere innkryssing av rømt oppdrettslaks i bestander med bruk av genetiske markører. En annen årsak er at varierende forhold i havet kan påvirke både livshistorie og demografiske parametere – noe som gjør at gradvise forandringer i bestander kan være krevende å kvantifisere

på kort sikt. Likevel er det nylig publisert et arbeid som for første gang dokumenterer forandringer i livshistorietrekk hos villaks i et stort antall bestander som følge av genetisk innkryssing av rømt oppdrettslaks (Bolstad mfl. 2017).

Bolstad mfl. (2017) studerte 62 ville laksebestander med individer av ulik grad av genetisk slektskap til oppdrettslaks. Det genetiske slektskapet ble målt ved bruk av molekylærgenetiske metoder (Karls-son mfl. 2011, 2014). Studien viser at individer med høy grad av genetisk slektskap til oppdrettslaks har endret sjøalder (figur 2.1) og størrelse ved kjønnsmodning. Disse endringene var forskjellige mellom kjønn og for ulike typer laksestammer. I storlakselver (elver med overvekt av flersjøvinterlaks) ble det observert en økning i antall hunnlaks som returnerer fra havet etter to vintre (tosjøvinterlaks), og en nedgang i antall som returnerer etter en og tre vintre, med økende grad av genetisk slektskap til oppdrettslaks. For hannlaks i de samme elvene var det en økning i ensjøvinterlaks og en tilsvarende nedgang i to- og tresjøvinterlaks. I smålakselver (elver dominert av ensjøvinterlaks) ble det ikke observert slike endringer. Derimot ble det observert en større økning i aldersbestemt størrelse for laksen i smålakselvene enn for laksen i storlakselvene med økende grad av slektskap til oppdrettslaks. I smålakselvene økte vekten med 19 % fra 0 til 100 % genetisk slektskap til oppdrettslaks.



Figur 2.1 Sjøalderfordeling (%) ved kjønnsmodning ved ulik grad av genetisk slektskap til oppdrettslaks for begge kjønn i ulike typer elver. Sjøalder er oppgitt som ensjøvinter (blå), tosjøvinter (grønn) og tresjøvinter eller eldre (rosa). Vertikal strek representerer +/- en standardfeil (symmetrisk på logitskala). Det ble ikke observert laks med 100 % genetisk slektskap til oppdrettslaks i Finnmark. Fra Bolstad mfl. (2017).

Studien undersøkte også effekten på laks i Finnmark (Bolstad mfl. 2017). Laksen i Finnmark er mer i slekt med laksen på Kolahalvøya i Russland enn med resten av den norske laksen. På grunn av lavere utvalgsstørrelse var resultatene for Finnmark mindre sikre enn for resten av landet, men det kan med sikkerhet fastslås at det er ulik effekt av genetisk slektskap til oppdrettslaks i de to regionene. Spesielt

ble det observert en kraftig effekt på antall vintre i sjøen for hannlaks i smålakselvene i Finnmark, som i økende grad ble kjønnsmodne etter to vintre i istedenfor etter en (figur 2.1). Det ble også observert en dramatisk økning i aldersbestemt størrelse i smålakselvene i denne regionen, med 24 % vektøkning fra 0 til 50 % genetisk slektskap til oppdrettslaks. Det er viktig å påpeke at de målte endringene i denne studien er underestimert (se Bolstad mfl. 2017 for utdypende forklaring).

2.2.4 Modellering

Modellering av konsekvenser av innkryssing av rømt oppdrettslaks gir en mulighet til å estimere tidsforløp og omfang av genetisk forandringer i ville laksebestander. Her gjennomgås to publiserte modelleringsarbeid. Det første arbeidet av Hindar mfl. (2006) var basert på best tilgjengelig kunnskap om fitness-forskjeller mellom rømt oppdrettslaks, villaks og deres første- og andregenerasjons avkom midt på 2000-tallet, og estimerte andelen av en villaksbestand som er genetisk innkrysset med rømt oppdrettslaks. Dette ble studert ved forskjellige nivå av rømming. Arbeidet viste at ved 20 % innslag av rømt oppdrettslaks på gyteplassene, fikk en store forskjeller i sammensetningen av bestanden i løpet av 10 laksegenerasjoner (ca. 40 år). Forfatterne viste også at desto mer rømt oppdrettslaks i gytebestanden, desto større andel av den ville bestanden ble genetisk påvirket av rømt oppdrettslaks over tid. Modellen ble senere videreutviklet med en populasjonsdynamisk modell for bestandsstørrelse og en økonomisk modell for verdien av fiske etter laks (Liu mfl. 2013). Modellen hadde ingen fitness-funksjon på den ville bestanden og kunne ikke predikere økologiske konsekvenser av innkryssing annet enn i bestandsstørrelse.

En ny modell (IBSEM – Individual based eco-genetic model) for å studere genetisk innkryssing av rømt oppdrettslaks i villaksbestander er publisert av Castellani mfl. (2015). Modellen ble basert på best tilgjengelig kunnskap om fitnessforskjeller mellom avkom av oppdrettslaks og villaks midt på 2010-tallet. IBSEM er en individbasert modell, og inneholder en realistisk genetisk komponent. Den kan gi et estimat på ev. forandringer i ville bestander over tid for parametere som antall yngel, parr, smolt og voksen laks i bestanden, individuell vekst i de forskjellige livsstadier og kjønnsmodning. Ved bruk av modellen har vi dermed en mulighet til å estimere «biologiske» forandringer i ville bestander over tid som følge av forekomst av rømt oppdrettslaks på gyteplassene.

Analyser utført med IBSEM (Castellani mfl. 2018) viste først og fremst at jo flere rømt oppdrettslaks i gytebestanden, jo større genetisk innkryssing, og jo større genetiske forandringer i den ville bestanden (slik modellen til Hindar mfl. 2006 også viste). Modellen viste imidlertid at ved lav til moderat innslag av rømt oppdrettslaks er forandringen i den ville bestanden relativt liten og dermed vanskelig å kvantifisere på kort sikt. For eksempel, ved 5–10 % innslag av rømt oppdrettslaks på gyteplassene, viste de fleste fenotypiske og livshistorietrekk kun svake forandringer i en villaksbestand etter 50 år med genetisk innkryssing. Kun når innslag av rømt oppdrettslaks på gyteplassene ble økt til 30–50 % ble genetiske forandringer i bestandens fenotypiske og livshistorietrekk tydelige etter 50 år. Forfatterne konkluderte med at dette skyldes at (1) rømt oppdrettslaks har en lavere gytesuksess enn villaks i naturen (Fleming mfl. 1996, 2000), (2) fordi det er en sterk seleksjon mot avkom av oppdrettslaks i naturen (dvs., de har høyere dødelighet enn villaks og påvirker dermed bestandens «karakteristikk» mindre enn dersom de hadde overlevd i større grad), og (3) fordi mange livshistorietrekk i ville bestander er svært plastiske, og tetthetsavhengige. For eksempel, det er godt dokumentert at til tross for at oppdrettslaks vokser langt hurtigere enn vill laks under oppdrettsforhold (Glover mfl. 2017), er det kun funnet svake eller moderate forskjeller i vekst mellom disse gruppene i naturen (McGinnity mfl.

1999; Skaala mfl. 2014; Reed mfl. 2015; Jonsson & Jonsson 2017; Glover mfl. 2018). Det er dermed kanskje ikke overraskende at modellen indikerer at moderat innslag av rømt oppdrettslaks på gyteplassene kun fører til svake eller moderate forandringer i mange fenotypiske trekk.

IBSEM indikerer likevel at den største målbare effekten av innkryssing av rømt oppdrettslaks er at det kommer færre fisk tilbake fra havet (se også Hutchings 1991 og Liu mfl. 2013). En mulig forklaring er tetthetsavhengig dødelighet, og at en del av elvens produksjonskapasitet brukes til å produsere avkom av rømt og genetisk-påvirket laks, med høyere dødelighet i havet, og dermed reduseres antall laks som vandrer tilbake til elven. Det er likevel viktig å påpeke at modellen, under ulike scenarioer, viser at vedvarende innkryssing av rømt oppdrettslaks vil på sikt føre til en svekket bestand med redusert produksjon av laks av vill avstamning (Castellani mfl. 2018; Sylvester mfl. 2019; Bradbury mfl. 2020). Dette er forenlig med all tilgjengelig kunnskap om dette temaet (Glover mfl. 2017).

2.3 Faktorer inkludert i risikovurderingen

En årlig risikovurdering av miljøproblemer knyttet til norsk fiskeoppdrett har vært gjennomført av Havforskningsinstituttet siden 2011 (Taranger mfl. 2015). Fram til 2018 ble risiko for genetiske endringer i ville laksebestander som følge av innkryssing av rømt oppdrettslaks vurdert basert på observerte innslag av rømt oppdrettslaks i elvene. Informasjon om andel rømt oppdrettslaks i elvene ble hentet fra den årlige rapporten fra det nasjonale overvåkingsprogrammet for rømt oppdrettslaks i vassdrag (se Glover mfl. 2019).

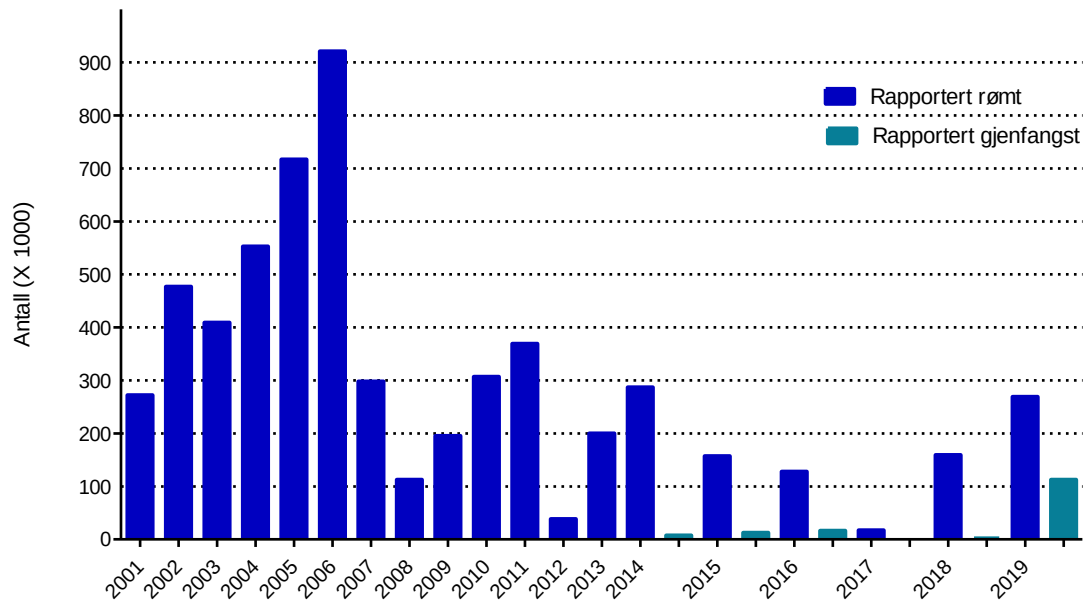
I 2019 ble det opprettet en ny tilnærming til risikovurderingen av norsk fiskeoppdrett (Grefsrud mfl. 2019). For utfordringen knyttet til rømming og genetisk påvirkning, ble den nye risikovurderingen designet for å vurdere den fremtidige risikoen for innkryssing av rømt oppdrettslaks i ville bestander. Ettersom mange ville bestander i Norge allerede er innkrysset med rømt oppdrettslaks (Glover mfl. 2013; Karlsson mfl. 2016; Diserud mfl. 2019b), ble vurderingen av risiko for innkryssing definert som risikoen for ytterligere genetisk endring hos villaks som følge av rømt oppdrettslaks. Risiko er beregnet per produksjonsområde og er basert på følgende faktorer; andel rømt oppdrettslaks på gyteplassene (rømming, andel rømt oppdrettslaks i elv og utfisking/ fjerning av rømt oppdrettslaks fra elv) og bestandenes robusthet for ny innkryssing (bestandsstatus og genetisk status). Her presenterer vi en utvidet beskrivelse av disse faktorene, samt drøfter ulike biologiske faktorer som på nåværende tidspunkt ikke er inkludert i risikovurderingen. For resultater fra risikovurdering for ytterligere genetisk endring hos villaks som følge av rømt oppdrettslaks, se Grefsrud mfl. 2019 og Glover mfl. 2020.

2.3.1 Rømt oppdrettslaks på gyteplassene

2.3.1.1 Rømming

De offisielle innrapporterte rømmingstallene for laks (www.fiskeridir.no) viser at det siden 2001 årlig har rømt flere hundre tusen oppdrettslaks de fleste år (figur 2.2). I 2017 var det kun rapportert 17 000 rømt fisk som er det laveste nivået i hele perioden. Det høyeste rapporterte tallet var i 2006 da 921 000 fisk rømte. Disse tallene er minimumsestimater og de faktiske rømmingstallene er sannsynligvis høyere enn det som rapporteres. Havforskningsinstituttets DNA-identifisering av urapportert rømt oppdrettslaks (Glover 2010; Zhang mfl. 2013), og en større studie med utsetting av merket laks og modellering viste at de faktiske rømmingstallene for perioden 2005–2011 sannsynligvis var 2–4 ganger høyere enn den offisielle statistikken (Skilbrei mfl. 2015a). Det er ikke gjort tilsvarende studier

for seinere år. Selv om det er usikkerhet i de offisielle rømmingstallene, er risikovurderingen basert på årlig gjennomsnittlig rapportert rømming per produksjonsområde i perioden 2014–2018 (Appendiks 1, tabell 1.1). I dette tidsrommet ble det meldt om totalt 747 931* rømte oppdrettslaks.



Figur 2.2 Antall rømt oppdrettslaks rapportert årlig til Fiskeridirektoratet i perioden 2001–2020 og rapportert gjenfangst i perioden 2014–2019 (per 02.05.2020). Kilde: www.fiskeridir.no.

Biologisk status ved rømming påvirker oppdrettslaksens evne til å overleve i naturen, vandre opp i vassdragene og gyte sammen med villaks. Dette omfatter for eksempel livsfase, kjønn, kjønnsmodning, tidspunkt for rømming, lysregime på anlegget før rømming, sykdomsstatus, størrelse, alder og tidsforløp i det fri. Disse faktorene diskuteres her, men er på nåværende tidspunkt ikke inkludert i risikovurderingen da det finnes lite kunnskap om hvordan oppdrettslaksens biologiske status varierer mellom produksjonsområder.

Det er stor variasjon i spredning og overleving hos rømt oppdrettslaks, og rømt oppdrettslaks kan spre seg over store områder (Hansen mfl. 1993; Hansen 2006a, b; Jensen mfl. 2013; Quintela mfl. 2016). Årstid, rømmingslokalitet (eks. fjord vs. kyst), størrelse og alder ved rømming ser ut til å være avgjørende for hvor den rømte fisken svømmer og i hvilken grad de overlever.

Villaks legger ut på lange vandringer, fra elven til storhavet som liten smolt og tilbake som kjønnsmoden laks. Vandringene er synkronisert med årstidene, der smolt vandrer ut til havet i perioden april-juli, mens kjønnsmoden laks vandrer tilbake til elvene fra sent om våren til utpå høsten.

* I selve risikovurderingen står det at 730 179 laks rømte i tidsrommet 2014–2018. Dette skyldes i hovedsak at all data ble hentet ut fra Fiskeridirektoratet sine nettsider i desember 2018, og at rømmingstall for 2018 i etterkant ble noe oppjustert i 2019.

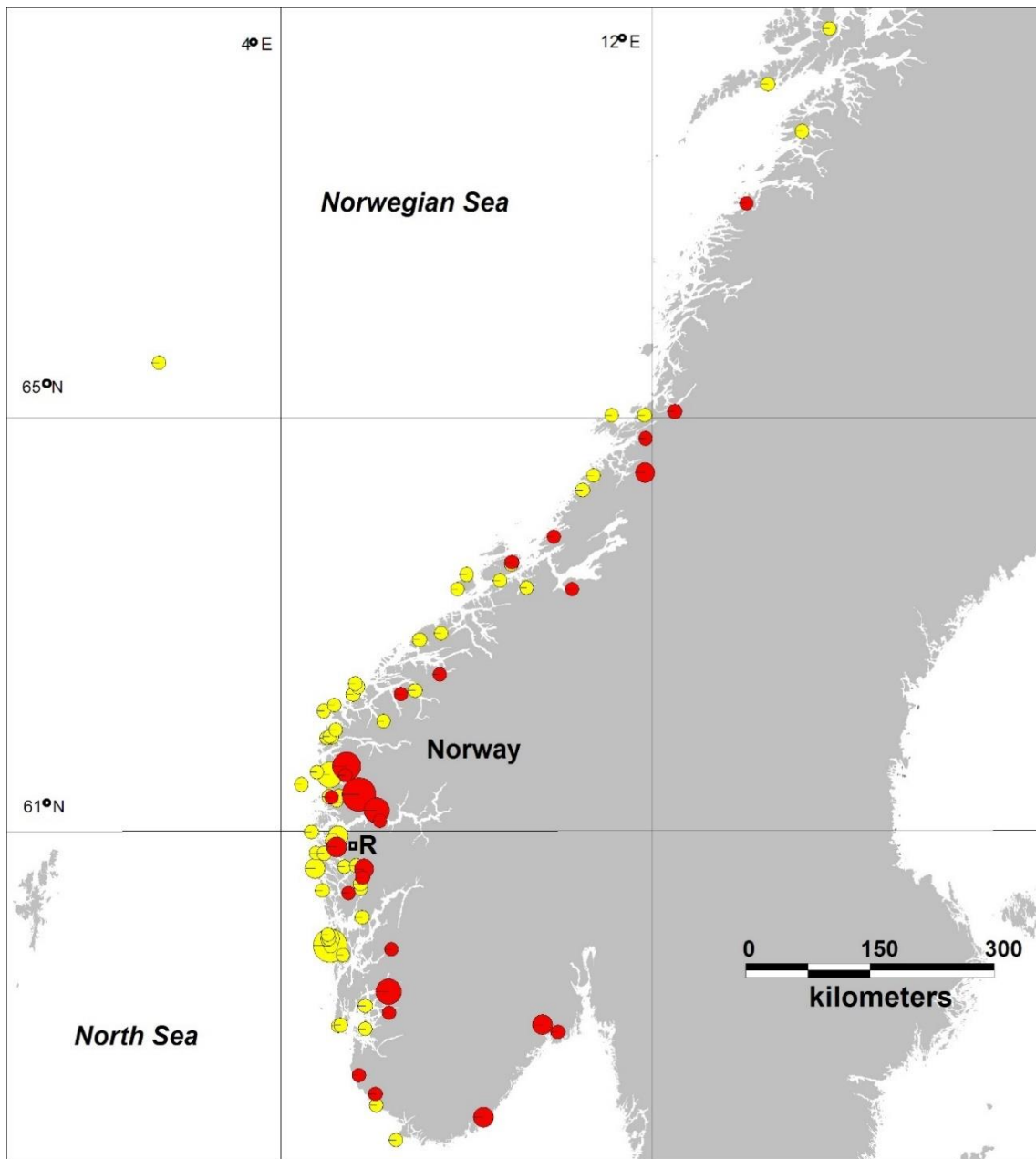
Også laks i oppdrett har disse vandringsinstinktene, men både årstid, størrelse og kjønnsmodningsstatus til fisken når den rømmer, har betydning for hvilken atferd den får i frihet. I noen tilfeller vil rømt oppdrettslaks spre seg hurtig og være lite fangbar, mens den under andre forhold vil holde seg lenge i området og kanskje søke opp i nærliggende elver.

Havforskningsinstituttet har gjennomført en serie med eksperimentelle slipp av oppdrettslaks for å studere ulike atferdsmønstre. Resultatene fra disse forsøkene er satt sammen med kunnskap fra andre kilder som også beskriver slipp av merket oppdrettslaks (Hansen 2006a, b; Chittenden mfl. 2011). Smolt og postsmolt som rømmer den første sommeren etter at de er satt ut i merder i sjøen, vil normalt vandre hurtig mot havet (Skilbrei 2010; Skilbrei mfl. 2015a). Dette innebærer at gjenfangst blir nærmest umulig. Denne fisken vokser opp i de åpne havområdene sammen med villaksen, og en liten andel (0,4 % gjenfangst fra våre utslipp) kommer tilbake til kysten ett til tre år senere som kjønnsmoden fisk. Våre undersøkelser viser at en høy andel av disse vil søke tilbake mot ferskvannskilder i området de rømte fra som smolt, men mange vandrer likevel opp i elver spredd over et område på flere hundre kilometer (Skilbrei mfl. 2015a; figur 2.3).

Vandringsviljen til postsmolt som rømmer om høsten reduseres i takt med at dagene blir kortere. Derfor øker også den lokale gjenfangsten av postsmolt som rømmer utover høsten (13 % gjenfangst fra våre utslipp), blant annet fordi de er blitt store nok til å bli fanget i garn og av sportsfiskere (Skilbrei mfl. 2015a).

Dersom fisk rømmer kort tid etter at de har blitt flyttet fra kar på et settefiskanlegg til merd i sjøen, blir vandringsmotivasjonen påvirket av lysregimet fisken var utsatt for på settefiskanlegget. Kontinuerlig belysning svekker vandringsviljen og kan få stor settefisk til å holde seg i fjorden uvanlig lenge, selv om de rømmer om sommeren (Skilbrei mfl. 2014). I produksjon av høstsmolt kan bruk av kunstig økt daglengde på settefiskanlegget få laksen til å legge ut på vandring mot havet selv om den rømmer fra merden seint om høsten. Sjansen for at disse overlever vinteren i havet er imidlertid lav (Skilbrei 2013), da slipp av høstsmolt ga lavere gjenfangst som voksen (0,004 %) en slipp av vårsnolt (0,17 %). Det er dermed lavere sannsynlighet for at fisk fra denne type rømming overlever fram til kjønnsmodning og vandrer opp i elv.

Gjenfangst av voksen laks avhenger av rømmingsområdet. Slipp av voksen laks fra anlegg på kysten har gitt lavere gjenfangst (4–7 %) enn slipp i fjorder der fisken oppholder seg lenger og er mer eksponert for fiskeredskaper (7–33 %). Slipp fra anlegg helt ute i havgapet har ikke gitt gjenfangster (Skilbrei mfl. 2015a). Flesteparten av gjenfanget voksen laks ble fanget i månedene etter at de ble satt ut, i nærheten av utslippsområdet. Kun 0,09 % ble gjenfanget 1–2 år etter utslippet (Skilbrei mfl. 2015a). En medvirkende årsak til dette er muligens at voksen laks som rømmer har vansker med å lære seg å fange naturlig føde. Undersøkelser av mageinnhold til voksen rømt oppdrettslaks fanget nær norskekysten viser vanligvis at de aller fleste er tomme (Olsen & Skilbrei 2010). Rømt oppdrettslaks fanget under fisket ved Færøyene har derimot samme diett som villaksen der (Jacobsen & Hansen 2001).



Figur 2.3 Gjenfangst av voksen laks i sjø (gule sirkler) og elv (rød) fra slipp av smolt fra forskningsstasjonen Matre (R) i 2005–2010. Fisk gjenfanget < 6 km fra utsettingsstedet (49 % av rapportert gjenfangst) er ikke vist. Størrelsen på sirklene angir antall fisk fra 1 til 5 individer.

Rømminger om høsten, uavhengig av alder på laksen, kjennetegnes ofte av at mange fisk søker mot ferskvannskilder, både elver og kraftverk som slipper ut turbinvann. Dette er som ventet når det gjelder kjønnsmodnende fisk, men det har vist seg at mange umodne laks også søker inn mot elveosene og at noen også går opp i nedre del av elven (Madhun mfl. 2015). Det er kjent at umodne laks kan gå opp i ferskvann (Webb mfl. 2007), men denne atferden er ikke godt kartlagt. Det er mulig at noen av de umodne fiskene svømmer ut av elven igjen etter en stund, mens andre kan stå i elven til de blir kjønnsmodne.

Som nevnt over har merkestudiene vist at smolt og postmolt som rømmer kan komme tilbake som gyteklars laks etter 1–3 år i havet, og at voksen rømt oppdrettslaks som gjenfanges som oftest blir gjenfanget i løpet av det året de rømte (Skilbrei mfl. 2015a). Undersøkelser av et pigment i kjøtt som reflekterer ulik diett mellom oppdrettsmiljøet og naturen, viste tidlig på 90-tallet at om lag halvparten av den undersøkte rømte oppdrettslaksen fanget i elv hadde rømt nylig mens den resterende halvparten hadde tilbrakt mer enn ett år i naturen (Lura & Sægrov 1994). Senere har fettsyreanalyser av voksen rømt oppdrettslaks i elv vist at flertallet nylig hadde rømt, dette basert på at de hadde fettsyreprofiler som var svært lik oppdrettsfôret. En mindre andel på rundt 10–30 % av den voksne rømte oppdrettslaksen hadde fettsyreprofiler som tydet på at den hadde beitet i havet i lang tid og dermed sannsynligvis hadde rømt som smolt eller postmolt. Det var færre observasjoner av voksen laks som hadde spist begge typer mat; som hadde rømt som relativt stor laks og deretter klart å finne ville byttedyr (Skilbrei mfl. 2015b; Anon. 2018). Dette støtter antakelsen fra merkestudiene om at en stor del av den umodne voksne oppdrettslaksen som rømmer sannsynligvis ikke overlever fram til den blir kjønnsmoden.

Tilgjengelige data tyder på at sannsynligheten for at en rømt oppdrettslaks overlever fram til kjønnsmodning og vandrer opp i elv er størst hvis fisken rømmer som smolt om sommeren, eller det samme året den blir kjønnsmoden. Sannsynligheten er minst for smolt som rømmer om høsten, og umoden laks som ikke blir kjønnsmoden før tidligst neste år.

2.3.1.2 Andel rømt oppdrettslaks i elv

Siden oppstarten av lakseoppdrett i Norge har flere millioner oppdrettslaks rømt fra en rekke anlegg langs norskekysten. De fleste av disse fiskene «blir borte» i det marine miljøet uten videre spor, men noen vil vandre opp i lakseelver. Det nasjonale overvåkingsprogrammet for rømt oppdrettslaks i vassdrag, som ble utformet og etablert på oppdrag fra Fiskeridirektoratet etter føringer fra Nærings- og fiskeridepartementet i 2014, beregnet innslag av rømt oppdrettslaks i henholdsvis 140 vassdrag i 2014 (Anon. 2015a) og 165 vassdrag i 2015 (Anon. 2016a). Overvåkingen ble videre utvidet til å beregne innslag av rømt oppdrettslaks i 196 vassdrag i 2016 (Anon. 2017a), 197 vassdrag i 2017 (Anon. 2018) og 205 vassdrag i 2018 (Anon. 2019a).

Vassdragene som er overvåket er valgt ut fra en rekke kriterier; god geografisk spredning, inkludering av de nasjonale laksevassdragene, representasjon av vassdrag av ulike størrelse samt å bygge videre på vassdrag med tidsserier og med gode lokale nettverk, som er etablert i ulike prosjekter finansiert av Norges forskningsråd og miljømyndighetene siden 1989 (Fiske mfl. 2006; Diserud mfl. 2019a). Data blir samlet inn fra sportsfiske om sommeren, høstfiske, stamfiske og drivtelling om høsten. De tre førstnevnte metodene er i hovedsak basert på stangfiske og skiller mellom rømt oppdrettslaks og villaks ved å undersøke fiskens skjell, som gir et bilde av fiskens vekstbetingelser gjennom livet. Drivtelling innebærer at snorklere foretar en visuell inspeksjon av fisk i elven, teller opp og karakteriserer vill og rømt oppdrettet laks på basis av utseende og atferd. I mange av elvene som blir undersøkt blir mer enn én metode benyttet. Innsamlete data går gjennom en kvalitetssikringsprosess og blitt enkeltvis vurdert i henhold til en rekke kriterier for å få en total vurdering av dataenes representativitet. Innslaget av rømt oppdrettslaks for hver elv presenteres i en årlig rapport fra overvåkingsprogrammet som prosentandelene registrert ved de ulike metodene, samt som en årsprosent som beregnes fra andel oppdrettslaks i sportsfiske og/eller høstfiske/stamfiske (Fiske mfl. 2006). Årsprosenten tar hensyn til at sportsfisket sannsynligvis gir et for lavt, og høstfisket sannsynligvis et for høyt estimat av

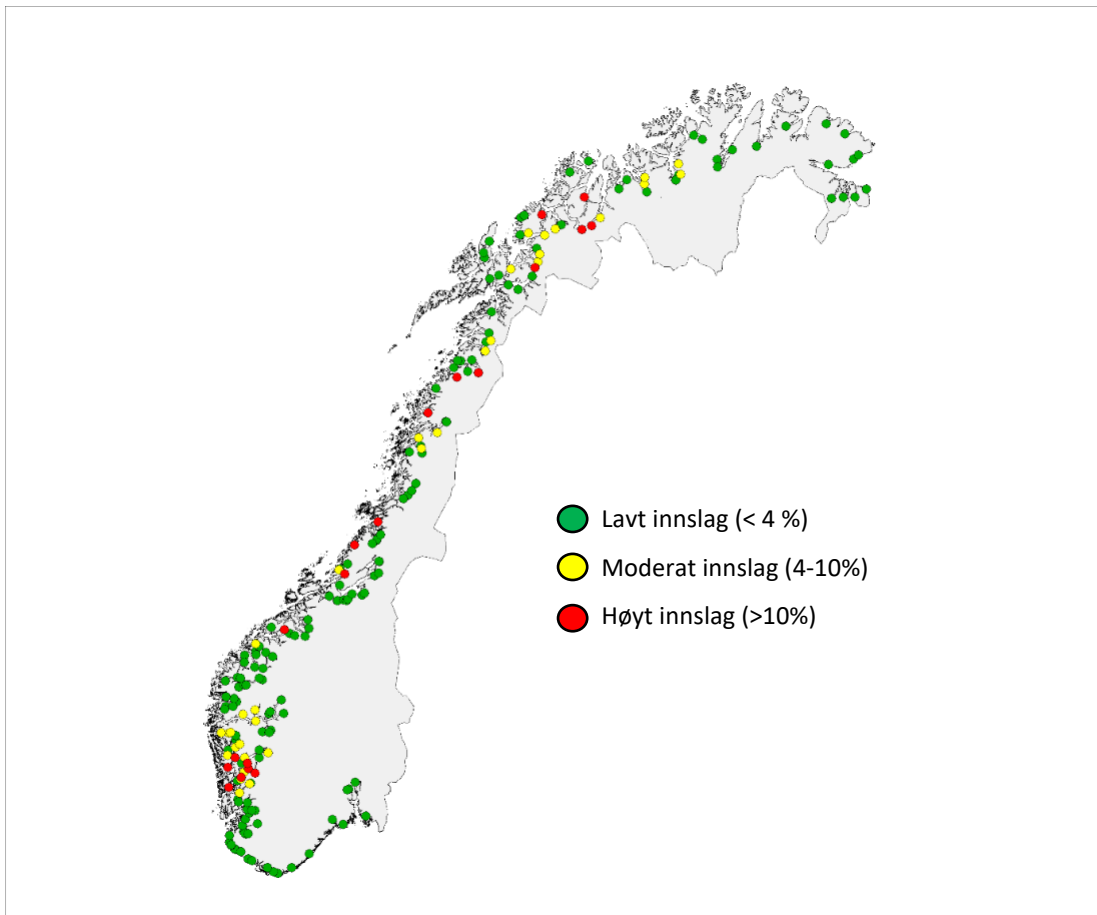
innslaget av rømt oppdrettslaks. De ulike metodene som blir benyttet i de forskjellige elvene har sine styrker og svakheter, både i forhold til prøvestørrelsene og sikker identifikasjon av rømt oppdrettslaks. At innslaget av rømt oppdrettslaks i vassdragene kan endre seg i løpet av sesongen og at rømt oppdrettslaks til dels har en annen atferd enn villaks, gjør det krevende både å innhente gode data og å sammenligne data innhentet med de ulike metodene. Ved utregning av et estimat for prosentvis andel oppdrettslaks i elven, kommer det i tillegg en statistisk usikkerhet på anslaget som avhenger av prøvestørrelsen og innslaget av rømt oppdrettslaks. Ulike kilder til usikkerhet i dataene fra overvåkingsprogrammet blir diskutert i rapporten (Anon. 2019a).

Elver blir klassifisert i kategoriene <4, 4–10 og >10 %-, tilsvarende systemet foreslått av Taranger mfl. (2012). Klassifiseringen følger ikke årsprosent slavisk, men er basert på en samlet vurdering av alle datakildene:

- **Lavt innslag:** innslag av rømt oppdrettslaks er estimert til under 4 %.
- **Moderat innslag:** innslag av rømt oppdrettslaks er estimert til mellom 4 % og 10 %.
- **Høyt innslag:** innslag av rømt oppdrettslaks er estimert til over 10 %.

Resultatene fra overvåkingsprogrammet er presentert på to nivåer. Hovedrapporten representerer en oppsummering av hovedresultatene, og viser hvilke metoder som er lagt til grunn (Anon. 2019a) og er publisert elektronisk sammen med vedleggsdokumenter som viser detaljerte resultater for hvert vassdrag. Disse vedleggsdokumentene er organisert fylkesvis og omfatter mer enn 800 sider til sammen (<https://www.hi.no/hi/nettrapporter/fisken-og-havet-2019-4>). I risikovurderingen har vi brukt klassifiseringene overvåkingsprogrammet har gjort for de enkelte vassdrag i perioden 2014–2017 innenfor hvert av produksjonsområdene og vurdert disse samlet for å kategorisere tilstanden innenfor hvert produksjonsområde (se Appendiks 1, tabell 1.2).

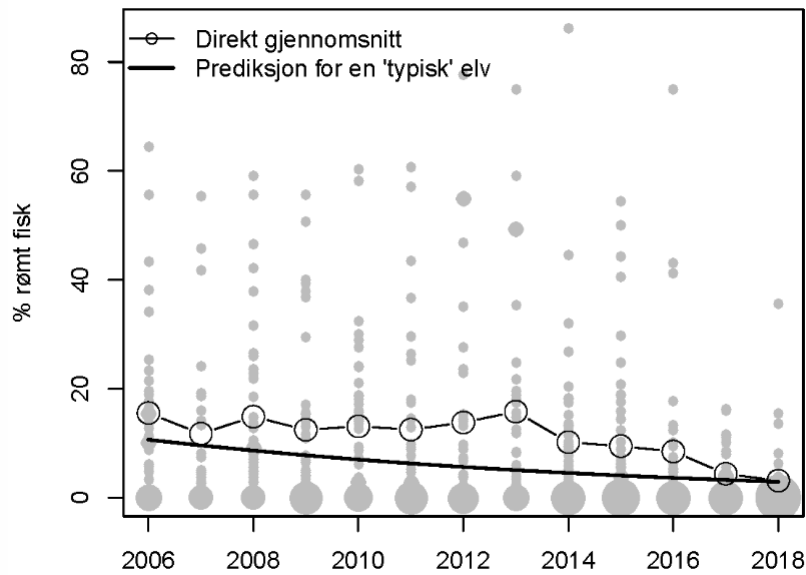
Det ble i 2018 beregnet årsprosent for 123 elver, og det presenteres i rapporten fra overvåkingsprogrammet data fra drivtellingene fra 122 elver. Resultater fra overvåkingsprogrammet for 2018 viste at til sammen 153 elver (75 %) ble vurdert til å ha lavt innslag av rømt oppdrettslaks (mindre enn 4 % innslag), 33 vassdrag (16 %) ble vurdert til å ha moderat innslag (mellom 4 og 10 % innslag), mens 19 (9 %) vassdrag ble vurdert til å ha et høyt innslag av rømt oppdrettslaks (over 10 %). Det var en økning i både antall og andel elver med høyt innslag i 2018 sammenlignet med 2017 (15 vassdrag, 8 %). Innslaget av rømt oppdrettslaks varierte langs norskekysten. I Hardangerfjorden hadde mange av vassdragene høyt innslag av rømt oppdrettslaks, som i tidligere år. Det var også vassdrag med høyt innslag av rømt oppdrettslaks i Møre og Romsdal, Trøndelag, Nordland og Troms. Tilstanden var derimot god, med lave innslag av rømt oppdrettslaks, på hele strekningen fra Østfold til Rogaland (figur 2.4).



Figur 2.4 Lokalisering av elvene der innslaget av rømt oppdrettslaks i 2018 er vurdert av overvåkingsprogrammet til å være lavt (< 4 %, grønne sirkler), moderat (4 – 10 %, gule sirkler), eller høyt (>10 %, røde sirkler). Se teksten for nærmere forklaring av de tre kategoriene. Fra Anon. (2019a).

Andelen rømt oppdrettslaks i elvene har endret seg mellom år, og det har vært en synkende tendens i registreringene gjennom de siste årene. Gjennomsnittlig innslag av rømt oppdrettslaks for de undersøkte elvene har variert mellom 3 og 16 % (tilsvarer en beregnet årsprosent mellom 3 og 10 %), med en synkende trend som er signifikant over tid (figur 2.5). Nivået av rømt oppdrettslaks nådde i 2018 det laveste nivået siden 2006. Størstedelen av nedgangen har skjedd etter 2013 og er betydelig, med midlere innslag i 2018 på kun en fjerdedel av det som var typisk opp til 2013.

Se Diserud mfl. (2019a) for en oppsummering av resultatene fra overvåkingen før 2014, og Glover mfl. (2019) for en beskrivelse av det nåværende overvåkingsprogrammets aktiviteter og resultater.



Figur 2.5 Gjennomsnittlig % rømt oppdrettslaks (o) i høstundersøkelsene for årene 2006–2018 for totalt 69 elver (Fiske 2013, Fiske mfl. 2014; Anon. 2015a, 2016a, 2017a, 2018, 2019a), vist for hele Norge. Prediksjoner basert på modell er vist med tykk linje (signifikant nedgående trend). Se Anon. (2019a), for mer detaljer.

2.3.1.3 Utfisking/fjerning av rømt oppdrettslaks fra elv

Data fra det nasjonale overvåkingsprogrammet kommer til direkte anvendelse gjennom utfiskingsforskriften som Nærings- og fiskeridepartementet vedtok i 2015 (*Forskrift om fellesansvar for utfisking mv. av rømt oppdrettsfisk*), der oppdrettsnæringens sammenslutning for utfisking av rømt oppdrettsfisk (OURO) er hjemlet. Her er det fastsatt at det skal gjøres tiltak for å redusere mengde rømt oppdrettslaks i elver med mer enn 10 % innslag av oppdrettslaks, dokumentert gjennom overvåkingsprogrammet. Utføring av pålagte oppgaver fra forskriften ble satt i verk av OURO i 2016. Det ble gjennomført tiltak i 37 elver i 2016, 52 elver i 2017, 63 elver i 2018 og 37 elver i 2019. Det gjennomføres således utfisking i flere elver enn de som er vurdert til å ha > 10 % innslag av rømt oppdrettslaks. I tillegg til utfiskingstiltak organisert gjennom OURO, organiserer også Fiskeridirektoratet uttaksfiske som avbøtende tiltak ved akutte rømmingsepisoder og i vassdrag hvor mye oppdrettslaks blir observert. For nærmere informasjon om utfiskingstiltakene og gjennomføring i de ulike vassdragene se også rapporter fra aktører som har deltatt i fisket på OURO sine nettsider (www.utfisking.no).

Antall rømt oppdrettslaks fjernet fra elver av OURO i hvert produksjonsområde i perioden 2016–2017 utgjør datagrunnlaget for vurdering av denne faktoren i risikovurderingen (se Appendiks 1, tabell 1.3).

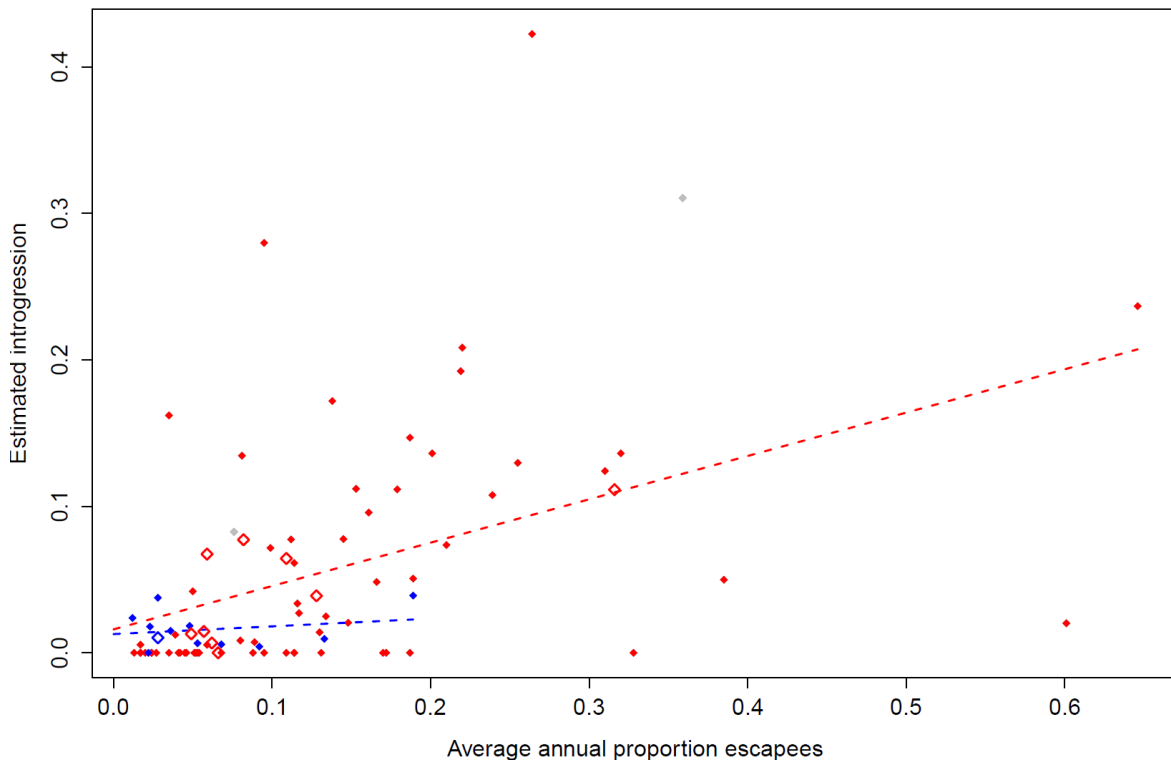
2.3.2 Bestandenens robusthet for ny innkryssing

Det er mange biologiske faktorer (bestandens størrelse, tetthet, livshistoriekarakteristikk og timing av kritiske hendelser som gyting) og fysiske faktorer (elvegradient og lengde, temperaturforhold, substrat, vandringshinder) som, i tillegg til forekomst av rømt oppdrettslaks, vil påvirke graden av genetisk innkryssing og konsekvensene for den ville bestanden. Pågående arbeid, blant annet i QuantEscape II (NFR-prosjekt 2016–2020), vil gi en bedre forståelse for risikofaktorer knyttet til sannsynligheten for genetisk innkryssing.

Noen faktorer har allerede vært undersøkt i forbindelse med 5 og 10-årsevalueringen av ordningen med nasjonale laksevassdrag, og -fjorder, hvor en bl.a. har sett på hvilke typer elver som tiltrekker seg rømt fisk (Fiske mfl. 2013; Hindar mfl. 2018). Studiene viser at økt vannføring, større laksebestand og økt oppdrettsintensitet i regionen, øker antallet rømt oppdrettslaks i elven. Andelen rømt oppdrettslaks øker også med økt vannføring og oppdrettsintensitet i regionen, men avtar med økende bestandsstørrelse av villaks. At antall/andel rømt oppdrettslaks i et vassdrag har en sammenheng med nærhet til og omfanget av oppdrett i nærheten sammenfaller med tidligere analyser (Fiske mfl. 2006) og er også dokumentert i andre land (Keyser mfl. 2018). Høy vannføring (og stor laksebestand) ansees å være viktig fordi det tiltrekker rømt oppdrettslaks.

Hvor stor gytesuksess voksen rømt oppdrettslaks har på gyteplassene er avhengig av hvor mange ville konkurrenter de har. Rømt oppdrettslaks har generelt sett en lavere gytesuksess enn villaks (Fleming mfl. 1996, 2000), og et gitt innslag av rømt oppdrettslaks på gyteplassene vil derfor ikke automatisk føre til en tilsvarende prosentvis genetisk innkryssing. Det er derimot grunn til å tro at oppdrettslaksens gytesuksess vil variere i tid og rom, avhengig av blant annet hvor lenge den har vært i havet (Fleming mfl. 1996, 1997) og konkurransen den møter på gyteplassen med vill fisk (Glover mfl. 2012). Derfor vil også genetisk innkryssing kunne variere i tid og mellom bestander i ulike vassdrag. Likevel er det dokumentert en viss sammenheng mellom observert andel rømt oppdrettslaks og beregnet genetisk innkryssing på vassdragsnivå. I et arbeid med 20 vassdrag, fant Glover mfl. (2013) en sammenheng mellom beregnet forekomst av rømt oppdrettslaks over tid og beregnet innkryssing. De fant at 47 % av variansen i genetisk innkryssing ble forklart av andel rømt oppdrettslaks observert ($R^2 = 0,47$). Dette ble bekreftet i en mer omfattende analyse av det samme datagrunnlaget av Heino mfl. (2015) som også tok hensyn til bestandsstørrelse ($R^2 = 0,51$).

I 2016 publiserte Karlsson mfl. (2016) et arbeid som viste at forekomst av rømt oppdrettslaks i perioden 1989–2012 (gjennomsnittlig årsprosent, etter Diserud mfl. 2013) forklarte 24 % av variansen i genetisk innkryssing i 77 undersøkte vassdrag. Da forfatterne utførte analysen på et regionalt nivå, økte forklaringsstyrken til 56 %. Oppsummert viser disse analysene at selv om det er en sammenheng mellom andel rømt oppdrettslaks i bestanden og genetisk innkryssing (figur 2.6), så er det også andre faktorer i elven som har betydning.



Figur 2.6 Forholdet mellom gjennomsnittlig årsprosent (andel) av rømt oppdrettslaks i perioden 1989–2012 og beregnet genetisk innkryssing av rømt oppdrettslaks i 77 villaksbestander. Røde diamanter er elver i Sør-Norge (fra Østfold til Sør-Troms), blå er elver i Finnmark, grå er i «overgangssonen» mellom de to regionene, og åpne symboler er regionsvise gjennomsnitt. De stiplede linjene er regresjonslinjen for henholdsvis Sør-Norge (rød) og Finnmark (blå). Figuren er fra Karlsson mfl. (2016).

2.3.2.1 Villaksens bestandsstatus

Antall gytelaks som trengs for å utnytte elvens produksjonspotensial kalles gytebestandsmål (Hindar mfl. 2007). Bestander som både når gytebestandsmålet og har et høyt produksjonspotensial er trolig mer robuste mot innkryssing av rømt oppdrettslaks enn bestander som har lite produksjonspotensial og/eller som ikke når gytebestandsmålet.

Oppnåelse av gytebestandsmål og høstingspotensial til bestandene beregnes årlig av Vitenskapelig råd for lakseforvaltning (VRL), og brukes her som en indikator for villaksbestandens robusthet for ny innkryssing av rømt oppdrettslaks. I «Kvalitetsnorm for ville bestander av laks (*Salmo salar*)», delnorm *gytebestandsmål* og *høstingspotensial*, blir bestandene av VRL delt inn i kategoriene: «svært god», «god», «moderat», «dårlig» og «svær dårlig» kvalitet (Anon. 2019b).

Dersom bestandene når sine gytebestandsmål, har de mange nok ville gytelaks på gyteplassene til å kunne utnytte elvas produksjonspotensial. Konkurransen på gyteplassen blir enda sterkere dersom flere villaks enn gytebestandsmålet er til stede på gyteplassen. Bestander med høyt høstingspotensial (vesentlig flere voksenlaks kommer tilbake enn det som er nødvendig for å nå gytebestandsmålet) har

også større sannsynlighet for å nå gytebestandsmålet i årene som kommer, selv om overlevelsen i havet skulle bli redusert. Konkurransen mellom ungfiskene i elven vil også være større hvis det er mange fisk som gyter i vassdraget, og avkom av rømt oppdrettslaks vil gjøre det relativt sett dårligere hvis det er mange ville ungfisk å konkurrere med (Skaala *et al.* 2012). Det antas derfor at bestander som både når gytebestandsmålet og har et høyt produksjonspotensial er mer robuste mot innkryssing av rømt oppdrettslaks enn bestander som har lite produksjonspotensial og/eller som ikke når gytebestandsmålet.

I risikovurderingen er vurderingen av villaksens bestandsstatus i produksjonsområdene basert på beregninger av måloppnåelse for *gytebestandsmål* og *høstingspotensial* (Anon. 2014b, 2015b, 2016b, 2017b) for den enkelte villaksbestand i perioden 2014–2017 (se Appendiks, tabell 1.4).

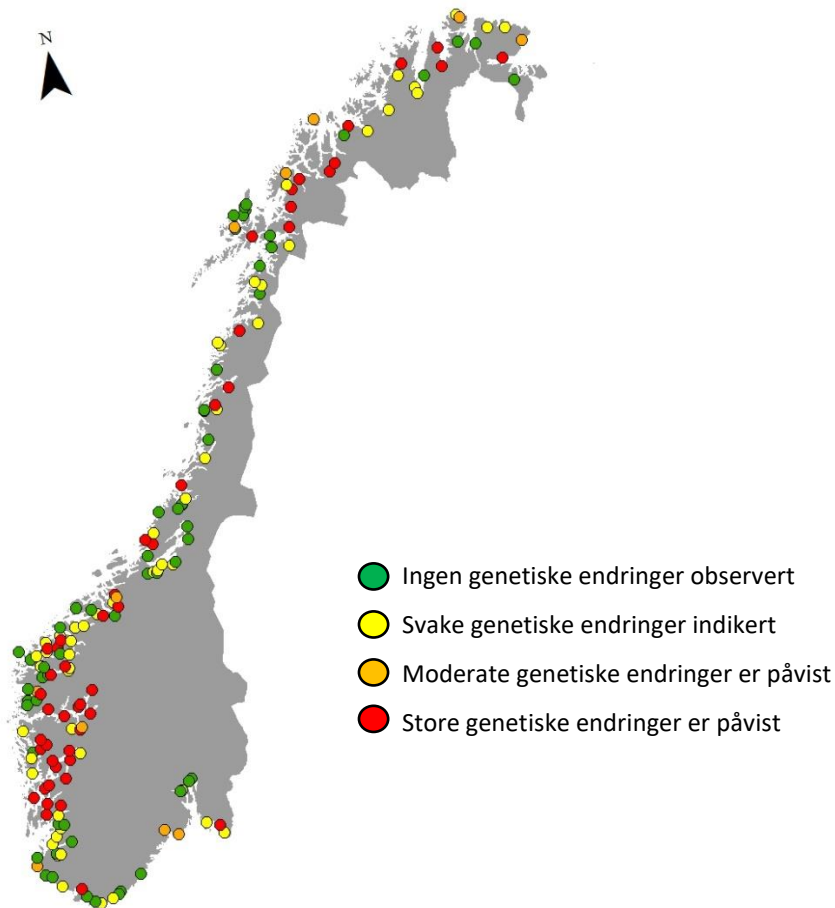
2.3.2.2 Villaksens genetiske status

Rømt oppdrettslaks og deres avkom har antakeligvis større suksess i konkurranse med innkryssede individer enn med ikke-innkrysset villaks. Det er derfor sannsynlig at høy innkryssing av oppdrettslaks i bestandene vil gjøre dem mindre robuste for innkryssing av rømt oppdrettslaks i framtiden enn bestander som har liten grad av innkryssing.

NINA og Havforskningsinstituttet har i samarbeid produsert et omfattende sett med estimer for tidligere genetisk innkryssing av rømt oppdrettslaks i 225 bestander (Diserud mfl. 2019b), som representerer om lag 94 % av villaksressursene i Norge (beregnet som andel av det totale gytebestandsmålet). Resultatene viser at oppdrettslaks er krysset inn i et stort antall elver: store genetiske forandringer er påvist i 67 vassdrag (> 10 % endring), moderate genetiske forandringer er påvist i 16 vassdrag (4-10 % endring), svake genetiske forandringer er indikert i 67 vassdrag (1-4 % endring) og ingen genetiske forandringer er observert i 75 vassdrag (< 1 % endring) (figur 2.7). Dette viser at genetisk innkryssing forekommer i en stor del av elvene i Norge da 2/3 deler av bestandene er plassert i kategoriene svake genetisk forandringer indikert til store genetisk forandringer dokumentert.

Det er utarbeidet kvalitative og kvantitative kriterier for hver av de fire tilstandsklassene, og i alt er det undersøkt om lag 40 000 villaks for å beskrive genetisk innkryssing i ville laksebestander. Beskrivelsen av genetisk status utgjør delnorm genetisk integritet til «Kvalitetsnorm for ville bestander av laks (*Salmo salar*)» og første statusrapport ble publisert for 125 elver i 2016 (Diserud mfl. 2016).

Over tid vil innkryssing av rømt oppdrettslaks kunne forandre egenskapene til de ville laksebestandene, redusere antall villaks som produseres og svekke bestandenes evne til å tilpasse seg endringer i miljøet. Innkryssing av rømt oppdrettslaks vil derfor både kunne svekke bestandene, og dermed gjøre dem mindre robuste mot framtidig innkryssing av rømt oppdrettslaks. I risikovurderingen blir den genetiske påvirkningen av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander oppsummert per produksjonsområde (Appendiks 1, tabell 1.5).



Figur 2.7 Genetisk status i 225 laksebestander i forhold til kvalitetselementet genetisk integritet. Ingen genetisk endring ble observert i 75 bestander, svake genetiske endringer ble indikert i 67 bestander, moderate genetiske endringer ble påvist i 16 bestander, mens store genetiske endringer ble påvist i 67 bestander. For mer utfyllende forklaring av de fire kategoriene se Diserud mfl. (2019b) der figuren er hentet fra.

Til tross for at det nå er beregnet innkryssingsnivå av rømt oppdrettslaks i 225 vassdrag i Norge, er det i liten grad publisert tilsvarende estimer i andre land med lakseoppdrett. I nyere tid er det derimot publisert flere studier fra Canada (Sylvester 2018, 2019; Wringe 2018) og det pågår arbeid i andre land. Norge fremstår dermed som et globalt kunnskapssenter på denne problemstillingen, da en slik omfattende oversikt ikke foreligger i andre land.

2.4 Referanser

- Abrantes KG, Lyle JM, Nichols PD, Semmens JM. 2011. Do exotic salmonids feed on native fauna after escaping from aquaculture cages in Tasmania, Australia? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68, 1539–51.
- Anon. 2015a. Rømt oppdrettslaks i vassdrag. Rapport fra det nasjonale overvåkingsprogrammet 2014. Fisken og havet, særn. 2b–2015.
- Anon. 2016a. Rømt oppdrettslaks i vassdrag. Rapport fra det nasjonale overvåkingsprogrammet 2015. Fisken og havet, særn. 2b–2016.
- Anon. 2017a. Rømt oppdrettslaks i vassdrag. Rapport fra det nasjonale overvåkingsprogrammet 2016. Fisken og havet, særn. 2b–2017.
- Anon. 2018. Rømt oppdrettslaks i vassdrag. Rapport fra det nasjonale overvåkingsprogrammet 2017. Fisken og havet, særn. 2–2018.
- Anon. 2019a. Rømt oppdrettslaks i vassdrag. Rapport fra det nasjonale overvåkingsprogrammet 2018. Fisken og havet, nr. 2019–4.
- Anon. 2014b. Status for norske laksebestander i 2014. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr. 6, 225 s.
- Anon. 2015b. Status for norske laksebestander i 2015. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr. 8, 300 s.
- Anon. 2016b. Status for norske laksebestander i 2016. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr. 9, 190 s.
- Anon. 2017b. Status for norske laksebestander i 2017. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr. 10, 152 s.
- Araki H, Schmid C. 2010. Is hatchery stocking a help or harm? Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys. *Aquaculture*, 38 (Supp. 1): 2–11.
- Besnier F, Glover KA, Skaala Ø. 2011. Investigating genetic changes in wild populations: modelling gene-flow from farm escapees. *Aquaculture Environment Interactions* 2: 75–86.
- Besnier F, Glover KA, Lien S, Kent M, Hansen MM, Shen X, Skaala Ø. 2015. Identification of quantitative genetic components of fitness variation in farmed, hybrid and native salmon in the wild. *Heredity* 00:1–9.
- Besnier F, Solberg MF, Harvey AC, Carvalho GR, Bekkevold D, Taylor MI, Creer S, Nielsen EE, Skaala Ø, Ayllon F, Dahle G & Glover KA (2020) Epistatic regulation of growth in Atlantic salmon revealed: a QTL study performed on the domesticated-wild interface. *BMC Genetics* 21.
- Bicskei B, Bron J, Glover KA, Taggart J B. 2014. A comparison of gene transcription profiles of domesticated and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) at different life stages, reared under controlled conditions. *BMC Genomics* 15:884.
- Bicskei B, Taggart JB, Glover KA, Bron JE. 2016. Comparing the transcriptomes of embryos from domesticated and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) stocks and examining factors that influence heritability of gene expression. *Genetics Selection Evolution*, 48(1):1–16.
- Bolstad GH, Hindar K, Robertsen G, Jonsson B, Sægvog H, Diserud OH, Fiske P, Jensen AJ, Urdal K, Næsje TF. 2017. Gene flow from domesticated escapees alters the life history of wild Atlantic salmon. *Nature Ecology & Evolution*, 1: 0124.
- Bourke EA, Coughlan J, Jansson H, Galvin P, Cross TF. 1997. Allozyme variation in populations of Atlantic salmon located throughout Europe: diversity that could be compromised by introductions of reared fish. *ICES Journal of Marine Science* 54: 974–985.

- Bourret V, Kent MP, Primmer CR, Vasemägi A, Karlsson S, Hindar K, McGinnity P, Verspoor E, Bernatchez L, Lien S. 2013. SNP-array reveals genome-wide patterns of geographical and potential adaptive divergence across the natural range of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Molecular Ecology* 22: 532–551.
- Bradbury IR, Duffy S, Lehnert SJ, Johannsson R, Fridriksson JH, Castellani M, Burgetz I, Sylvester E, Messmer A, Layton K, Kelly N, Dempson JB & Fleming I.A. (2020) Model-based evaluation of the genetic impacts of farm-escaped Atlantic salmon on wild populations. *Aquaculture Environment Interactions* 12, 45–59.
- Castellani M, Heino M, Gilbey J, Araki H, Svåsand T, Glover KA. 2015. IBSEM: An individual-based Atlantic salmon population model. *PLOS One* 10(9): e0138444.
- Castellani M, Heino M, Gilbey J, Araki H, Svåsand T & Glover K (2018) Modeling fitness changes in wild Atlantic salmon populations faced by spawning intrusion of domesticated escapees. *Evolutionary Applications*, 1–16.
- Chittenden CM, Rikardsen AH, Skilbrei OT, Davidsen JG, Halttunen E, Skardhamar J, McKinley RS. 2011. An effective method for the recapture of escaped farmed salmon. *Aquaculture Environ Interact* 2011, 1(3):215-224.
- Clifford SL, McGinnity P, Ferguson A. 1998a. Genetic changes in Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations of northwest Irish rivers resulting from escapes of adult farm salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 358–363.
- Clifford SL, McGinnity P, Ferguson A. 1998b. Genetic changes in an Atlantic salmon population resulting from escaped juvenile farm salmon. *Journal of Fish Biology* 52: 118–127.
- Cross TF, Challanain DN. 1991. Genetic characterisation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) lines farmed in Ireland. *Aquaculture* 98: 209–216.
- Crozier WW. 1993. Evidence of genetic interaction between escaped farmed salmon and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L) in a Northern Irish river. *Aquaculture* 113(1-2):19-29.
- Crozier WW. 2000. Escaped farmed salmon, *Salmo salar* L., in the Glenarm River, Northern Ireland: genetic status of the wild population 7 years on. *Fisheries Management and Ecology*, 7: 437–446.
- Darwish TL, Hutchings JA. 2009. Genetic variability in reaction norms between farmed and wild backcrosses of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66: 83–90.
- Debes PV, Hutchings JA. 2014. Effects of domestication on parr maturity, growth, and vulnerability to predation in Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71, 1371–84.
- Diserud OH, Fiske P, Hindar K. 2013. Forslag til kategorisering av laksebestander som er påvirket av rømt oppdrettslaks – Oppdatering for perioden 1989–2012. – NINA Rapport 976. 22 s.
- Diserud OH, Hindar K, Karlsson S, Glover K, Skaala Ø. 2016. Genetisk påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander. Vedlegg Notat NINA/HI, s. 53–85 i Anon. 2016. Klassifisering av 104 laksebestander etter kvalitetsnorm for villaks. Temarapport nr. 4. Vitenskapelig råd for lakseforvaltning.
- Diserud, OH, Hindar, K, Karlsson, S, Glover, KA, Skaala, Ø. 2017. Genetisk påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander – status 2017. NINA Rapport 1337. 55 s.
- Diserud OH, Fiske P, Sægrov H, Urdal K, Aronsen T, Lo H, Barlaup BT, Niemela E, Orell P, Erkinaro J, Lund RA, Økland F, Østborg GM, Hansen LP, Hindar K. 2019a Frequency of escapees in Norwegian rivers 1989–2013. *Ices Journal of Marine Science* 76, 1140–50.
- Diserud OH, Hindar K, Karlsson S, Glover KA, Skaala Ø. 2019b. Genetisk påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander – oppdatert status 2019. NINA Rapport 1659. 72 s.

- Einum S, Fleming IA. 1997. Genetic divergence and interactions in the wild among native, farmed and hybrid Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 50: 634–651.
- Ferguson A, McGinnity P, Baker N, Cotter D, Hynes R, O'Hara B, O'Maoileidigh N, Prodöhl P, Rogan G. 2002A two-generation experiment comparing the fitness and life-history traits of native, ranched, non-native, farmed, and hybrid Atlantic salmon under natural conditions. *ICES CM* 2002/T:04.
- Fiske P, Lund, R A, Hansen, LP. 2006. Relationships between the frequency of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in wild salmon populations and fish farming activity in Norway 1989–2004. *ICES J Mar Sci* 63: 1182–1189.
- Fiske P, Diserud, OH, Robertsen G, Foldvik A, Skilbrei OT, Heino M, Helland IP, Hindar K. 2013. Midtveisvurdering av nasjonale laksevassdrag og nasjonale laksefjorder. Rømt oppdrettslaks og bestandsstatus. NINA Minirapport, 470: 1–24.
- Fiske P. 2013. Overvåking av rømt oppdrettslaks i elv om høsten 2010–2012. NINA Rapport 989.
- Fiske P, Aronsen T, Hindar K. 2014. Overvåking av rømt oppdrettslaks i elver om høsten 2013. NINA rapport 1063. 44 s.
- Fjellidal PG, Glover KA, Skaala Ø, Imsland A, Hansen TJ. 2009. Vertebral body mineralization and deformities in cultured Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): Effects of genetics and off-season smolt production. *Aquaculture* 296: 36–44.
- Fleming IA, Jonsson B, Gross MR, Lamberg A. 1996. An experimental study of the reproductive behaviour and success of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J Appl Ecol* 33:893–905.
- Fleming IA, Lamberg A, Jonsson B. 1997. Effects of early experience on the reproductive performance of Atlantic salmon. *Behav Ecol* 8:470–480.
- Fleming IA, Einum S. 1997. Experimental tests of genetic divergence of farmed from wild Atlantic salmon due to domestication. *ICES Journal of Marine Science* 54: 1051–1063.
- Fleming I, Hindar K, Mjølnerød IB, Jonsson B, Balstad T, Lamberg A. 2000. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 267: 1517–1523.
- Fleming IA, Agustsson T, Finstad B, Johnsson JI, Björnsson BTh. 2002. Effects of domestication on growth physiology and endocrinology of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59:1323–1330.
- Forskrift om fellesansvar for utfisking mv. av rømt oppdrettsfisk. 2015. Lovdata: FOR-2015-02-05-89. Hentet fra: <https://lovdata.no/dokument/SF/forskrift/2015-02-05-89>.
- Fraser DJ, Weir LK, Bernatchez L, Hansen MM, Taylor EB. 2011. Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis. *Heredity* 106: 404–420.
- Fraser DJ, Houde ALS, Debes PV, O'Reilly P, Eddington JD, Hutchings JA. 2010. Consequences of farmed-wild hybridization across divergent wild populations and multiple traits in salmon. *Ecological Applications* 20: 935–953.
- Gjedrem T, Gjølén HM, Gjerde B. 1991. Genetic origin of Norwegian farmed salmon. *Aquaculture* 98: 41–50.
- Gjedrem T. 2010. The first family-based breeding program in aquaculture. *Reviews in Aquaculture* 2, 2–15.
- Gjølén HM, Bentsen HB. 1997. Past, present, and future of genetic improvement in salmon aquaculture. *ICES Journal of Marine Science* 54: 1009–1014.
- Glover KA, Skaala, Ø. 2006. Temporal stability of sea louse *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer populations on Atlantic salmon *Salmo salar* L. of wild, farm and hybrid parentage. *Journal of Fish Biology* 68: 1795–1807.

- Glover KA, Skar C, Christie KE, Glette J, Rudra H, Skaala Ø. 2006a. Size-dependent susceptibility to infectious salmon anemia virus (ISAV) in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of farm, hybrid and wild parentage. *Aquaculture* 254: 82–91.
- Glover KA, Bergh Ø, Rudra H, Skaala, Ø. 2006b. Juvenile growth and susceptibility to *Aeromonas salmonicida* subsp. *salmonicida* in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) of farmed, hybrid, and wild parentage. *Aquaculture* 254: 72–81.
- Glover KA, Otterå H, Olsen RE, Slinde E, Taranger GL, Skaala Ø. 2009. A comparison of farmed, wild and hybrid Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) reared under farming conditions. *Aquaculture* 286: 203–210.
- Glover KA. 2010. Forensic identification of farmed escapees: a review of the Norwegian experience. *Aquaculture Environment Interactions* 1: 1–10.
- Glover KA, Quintela, M, Wennevik V, Besnier F, Sørvik AGE, Skaala Ø. 2012. Three decades of farmed escapees in the wild: A spatio- temporal analysis of Atlantic salmon population genetic structure throughout Norway. *PloS One* 7: e43129.
- Glover KA, 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.
- Glover KA, Solberg MF, McGinnity P, Hindar K, Verspoor E, Coulson MW, Hansen MM, 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* 1–38.
- Glover KA, Urdal K, Næsje T, Skoglund H, Florø-Larsen B, Otterå H, Fiske P, Heino M, Aronsen T, Sægrov H, Diserud O, Barlaup BT, Hindar K, Bakke G, Solberg I, Lo H, Karlsson S, Skaala Ø, Lamberg A, Kantsad-Hanssen Ø, Muladal R, Skilbrei OT & 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 KA, Wennevik V, Hindar K. Skaala Ø, Fiske P, Solberg MF, Diserud OH, Svåsand T, Karlsson S, Andersen L.B, Grefsrud ES. 2020. The future looks like the past: Introgression of domesticated Atlantic salmon escapees in a risk assessment framework. *Fish and Fisheries* 00:1-15, <https://doi.org/10.1111/faf.12478>.
- Grefsrud ES, Svåsand T, Glover KA, Husa V, Kupka-Hansen P, Samuelsen OB, Sandlund N, Stien LH. 2019. Risikorapport norsk fiskeoppdrett 2019. *Fisken og Havet* 2019–5.
- Hansen LP, Jacobsen JA, Lund RA. 1993. High numbers of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., observed on oceanic waters north of the Faroe Islands. *Aquaculture and Fisheries Management* 24: 777–781.
- Hansen LP. 2006a. Migration and survival of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) released from two Norwegian fish farms. *ICES J Mar Sci* 63, 1211–1217.
- Hansen LP. 2006b. Vandring og spredning av rømt oppdrettslaks. *NINA Rapport* 162: 1–21.
- Harvey A, Glover KA, Taylor MI, Creer S, Carvalho GR. 2016a. A common garden design reveals population-specific variability in potential impacts of hybridization between populations of farmed and wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Applications* 9, 435–49.
- Harvey A, Juleff G, Carvalho G, Taylor M, Solberg MF, Dyrhovden L, Matre IH, Glover KA. 2016b. Does density influence relative growth performance of farm, wild and F1 hybrid Atlantic salmon in semi-natural and hatchery common garden conditions? *Royal Society Open Science* 3:16152.
- Harvey A, Solberg M, Troianou E, Carvalho GR, Taylor M, Creer S, Dyrhovden L, Matre IH, Glover KA. 2016c. Plasticity in growth of farmed and wild Atlantic salmon: is the increased growth rate of

- farmed salmon caused by evolutionary adaptations to the commercial diet? BMC Evolutionary Biology 16:264.
- Heino M, Svåsand T, Wennevik W, Glover KA. 2015. Genetic introgression of farmed salmon in native populations: quantifying the relative influence of population size and frequency of escapees. Aquaculture Environment Interactions 6: 185–190.
- Hindar K, Ryman N, Utter F. 1991. Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48: 945–57.
- Hindar K, Fleming IA, McGinnity P, Diserud O. 2006. Genetic and ecological effects of salmon farming on wild salmon: modelling from experimental results. ICES J. Marine Sci. 63: 1234–1247.
- Hindar K, Diserud OH, Fiske P, Forseth T, Jensen A J, Ugedal O, Jonsson N, Storeid S.-E, Arnekleiv JV, Saltveit SJ, Sægrov H, Sættem LM. 2007. Gytebestandsmål for laksebestander i Norge. NINA Rapport 226. 78 s.
- Hindar K, Diserud OH, Fiske P, Karlsson S, Bolstad GH, Foldvik A, Wennevik V, Bremset G og Rosten C. 2018. Evaluering av nasjonale laksevassdrag og nasjonale laksefjorder: Rømt oppdrettslaks, genetisk innkryssing og bestandsstatus. NINA Rapport 1461. Norsk institutt for naturforskning.
- Houde ALS, Fraser DJ, Hutchings JA. 2010. Reduced anti-predator responses in multigenerational hybrids of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Conservation Genetics 11: 785–794.
- Houston RD, Haley CS, Hamilton A. 2008 Major quantitative trait loci affect resistance to infectious pancreatic necrosis in Atlantic salmon (*Salmo salar*). Genetics 178: 1109–1115.
- Hutchings JA. 1991. The threat of extinction to native populations experiencing spawning intrusions by cultured Atlantic salmon. Aquaculture, 98: 119–132.
- ICES. 2016. Report of the Workshop to address the NASCO request for advice on possible effects of salmonid aquaculture on wild Atlantic salmon populations in the North Atlantic (WKCULEF), 1–3 March, Copenhagen, Denmark. ICES CM 2016/ACOM 42: 44 pp.
- Jacobsen JA, Hansen LP. 2001. Feeding habits of wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Northeast Atlantic. Ices Journal of Marine Science 58, 916–33.
- Jensen AJ, Karlsson S, Fiske P, Hansen LP, Hindar K, Østborg G. 2013. Escaped farmed Atlantic salmon in the Arctic Ocean. Aquaculture Environment Interactions 3: 223–229.
- Johnsson JI, Björnsson BTh. 1994. Growth hormone increases growth rate, appetite and dominance in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. Animal Behaviour 48: 177–186.
- Johnsson JI, Petersson E, Jönsson E, Björnsson BTh, Järvi T. 1996. Domestication and growth hormone alter antipredator behaviour and growth patterns in juvenile brown trout. *Salmo trutta*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53: 1546–1554
- Johnsson JI, Höjesjö J, Fleming IA. 2001. Behavioural and heart rate response to predation risk in wild and domesticated Atlantic salmon. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 788–794.
- Jonsson N, Jonsson B, Hansen LP. 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. Journal of Animal Ecology 67: 751–762.
- Jonsson B, Jonsson N, Hansen LP. 2003. Atlantic salmon straying from the River Imsa. Journal of Fish Biology 62: 641–657.
- Jonsson B, Jonsson N. 2017. Maternal inheritance influences homing and growth of hybrid offspring between wild and farmed Atlantic salmon. Aquaculture Environment Interactions, 9:231–238.
- Jönsson E, Johnsson JI, Björnsson BTh. 1996. Growth hormone increases predation exposure of rainbow trout. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 263: 647–651.

- Jönsson E, Johnsson JI, Björnsson BTh. 1998. Growth hormone increases aggressive behavior in juvenile rainbow trout. *Hormones and Behaviour* 33: 9–15.
- Karlsson S, Moen T, Hindar K. 2010. Contrasting patterns of gene diversity between microsatellites and mitochondrial SNPs in farm and wild Atlantic salmon. *Conservation Genetics* 11: 571–582.
- Karlsson S, Moen T, Lien S, Glover KA, Hindar K. 2011. Generic genetic differences between farmed and wild Atlantic salmon identified from a 7K SNP-chip. *Molecular Ecology Resources* 11: 247–253.
- Karlsson S, Diserud OH, Moen T, Hindar K. 2014. A standardized method for quantifying unidirectional genetic introgression. *Ecology and Evolution* 4, 3256–63.
- 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: 2488–2498.
- Keyser F, Wringe BF, Jeffery NW, Dempson JB, Duffy S & Bradbury IR. 2018. Predicting the impacts of escaped farmed Atlantic salmon on wild salmon populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1–7.
- Koljonen M-L, Tähtinen J, Säisä M, Koskiniemi J. 2002. Maintenance of genetic diversity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) by captive breeding programmes and the geographic distribution of microsatellite variation. *Aquaculture* 212: 69–9.
- Liu YJ, Diserud OH, Hindar K, Skonhøft A. 2013. An ecological-economic model on the effects of interactions between escaped farmed and wild salmon (*Salmo salar*). *Fish and Fisheries* 14, 158–73.
- Lura H, Sægvog H. 1991. Documentation of successful spawning of escaped farmed female Atlantic salmon, *Salmo salar*, in Norwegian rivers. *Aquaculture* 98: 151–159.
- Lura H, Økland F. 1994. Content of synthetic astaxanthin in escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., ascending Norwegian rivers. *Fisheries Management and Ecology*, 1: 205–216.
- Madhun AS, Karlsbakk E, Isachsen CH, Omdal LM, Sørvik AGE, Skaala Ø, Wennevik V, Glover KA. 2015. Potential disease interaction reinforced: Double-virus infected escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., recaptured in a nearby river. *Journal of Fish Diseases* 38: 209–219.
- Martin-Smith KM, Armstrong JD, Johnsson JI, Björnsson BT. 2004. Growth hormone increases growth and dominance of wild juvenile Atlantic salmon with affecting space use. *Journal of Fish Biology* 65, Suppl. A: 156–172.
- McGinnity P, Stone C, Taggart JB, Cooke DD, 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.
- McGinnity P, Prodöhl P, Ferguson A, Hynes R, Ó Maoiléidigh N, Baker N, Cotter D, O’Hea B, Cooke D, Rogan G, Taggart J, Cross T. 2003. Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proceedings of the Royal Society, London, Series B*, 270: 2443–2450.
- Mjølnerød IB, Refseth UH, Karlsen E, Balstad T, Jakobsen KS, Hindar K. 1997. Genetic differences between two wild and one farmed population of Atlantic salmon (*Salmo salar*) revealed by three classes of genetic markers. *Hereditas* 127: 239–248.
- Moen T, Baranski M, Sonesson A K, Kjøglum S. 2009. Confirmation and fine-mapping of a major QTL for resistance to infectious pancreatic necrosis in Atlantic salmon (*Salmo salar*): population-level associations between markers and trait. *BMC Genomics* 10: 368.
- Mork J. 1991. One-generation effects of farmed fish immigration on the genetic differentiation of wild Atlantic salmon in Norway. *Aquaculture* 98: 267–276.

- Mork OI, Bjerkeng B, Rye M. 1999. Aggressive interactions in pure and mixed groups of juvenile farmed and hatchery-reared wild Atlantic salmon *Salmo salar* L. in relation to tank substrate. *Aquaculture Research* 30: 571–578.
- Normandeau E, Hutchings JA, Fraser DJ, Bernatchez L. 2009. Population-specific gene expression responses to hybridization between farm and wild Atlantic salmon. *Evolutionary Applications* 2, 489–503.
- Norris AT, Bradley DG, Cunningham EP. 1999. Microsatellite genetic variation between and within farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Aquaculture* 180: 247–264.
- Olsen RE, Skilbrei OT. 2010. Feeding preference of recaptured Atlantic salmon *Salmo salar* following simulated escape from fish pens during autumn. *Aquaculture Environment Interactions* 1, 167–74.
- Ozerov M, Vähä J-P, Wennevik V, Svenning M-A, Vasemägi A, Diaz Fernandez R, Unneland L, Haapanen K, Niemelä E, Falkegård M, Prusov S, Lyzhov I, Rysakova K, Kalske T, Christiansen B. 2017. Comprehensive microsatellite baseline for genetic stock identification of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in northernmost Europe. *ICES Journal of Marine Science*, 74(8): 2159–2169.
- Perry WB, Solberg MF, Besnier F, Dyrhovden L, Matre HH, Fjelldal PG, Ayllon F, Creer S, Llewellyn M, Taylors MI, Carvalhol G & Glover KA. 2019. Evolutionary drivers of kype size in Atlantic salmon (*Salmo salar*): domestication, age and genetics. *Royal Society Open Science* 6, 14.
- Quintela M, Wennevik V, Sørvik AGE, Skaala Ø, Skilbrei OT, Urdal K, Barloup BT, Glover KA. 2016. Siblingship tests connect two seemingly independent farmed Atlantic salmon escape events together. *Aquaculture Environment Interactions* 8: 497–509.
- Reed TE, Prodohl P, Hynes R, Cross T, Ferguson A, McGinnity P. 2015. Quantifying heritable variation in fitness-related traits of wild, farmed and hybrid Atlantic salmon families in a wild river environment. *Heredity* 115, 173–84.
- Rengmark AH, Slettan A, Skaala O, Lie O, Lingaas F. 2006. Genetic variability in wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) strains estimated by SNP and microsatellites. *Aquaculture*, 253: 229–237.
- Roberge C, Einum S, Guderley H, Bernatchez L. 2006. Rapid parallel evolutionary changes of gene transcription profiles in farmed Atlantic salmon. *Molecular Ecology* 15: 9–20.
- Roberge C, Normandeau E, Einum S, Guderley H, Bernatchez, L. 2008. Genetic consequences of interbreeding between farmed and wild Atlantic salmon: insights from the transcriptome. *Molecular Ecology* 17: 314–324.
- Robertsen G, Reid D, Einum S, Aronsen T, Fleming I, Sundt-Hansen L, Karlsson S, Kvingedal E, Ugedal O, Hindar K. 2019. Can variation in standard metabolic rate explain contextdependent performance of farmed salmon offspring? *Ecology and Evolution* 9, 212–22.
- Skaala Ø, Høyheim B, Glover KA, Dahle G. 2004. Microsatellite analysis in domesticated and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): allelic diversity and identification of individuals. *Aquaculture* 240: 131–143.
- Skaala Ø, Taggart JB, Gunnes K. 2005. Genetic differences between five major domesticated strains of Atlantic salmon and wild salmon *Journal of Fish Biology* 67: 118–128.
- Skaala Ø, Wennevik V, Glover KA. 2006. Evidence of temporal genetic change in wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations affected by farmed escapees. *ICES J. Marine Science* 63: 1224–1233.
- Skaala Ø, Glover KA, Barlaup BT, Svåsand T, Besnier F, Hansen MM, Borgstrøm, R. 2012. Performance of farmed, hybrid and wild Atlantic salmon families in a natural river environment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 1994–2006.

- Skaala Ø, Glover KA, Barlaup B, Borgstrøm R. 2014. Microsatellite DNA used for parentage identification of partly digested Atlantic salmon (*Salmo salar*) juveniles in a natural river environment. *Marine Biology Research* 10: 323–328.
- Skaala Ø, 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.
- Skilbrei OT. 2010. Reduced migratory performance of simulated escaped Atlantic salmon postsmolts during autumn. *Aquaculture Environment Interactions* 1: 117–125.
- Skilbrei OT. 2013. Migratory behaviour and ocean survival of escaped out-of-season smolts of farmed Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture Environment Interactions* 3:213–221.
- Skilbrei OT, Skulstad OF, Hansen T. 2014. The production regime influences the migratory behavior of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 424–425, 146–150.
- Skilbrei OT, Heino M, Svåsand T. 2015a. Using simulated escape events to assess the annual numbers and destinies of escaped farmed Atlantic salmon of different life stages, from farms sites in Norway. *ICES Journal of Marine Science*, 72: 670–685.
- Skilbrei OT, Normann E, Meier S, Olsen RE. 2015b. Use of fatty acid profiles to monitor the escape history of farmed Atlantic salmon. *Aquaculture Environment Interactions* 7:1–13.
- Solberg MF, Kvamme O, Nilsen F, Glover KA. 2012. Effects of environmental stress on mRNA expression levels of seven genes related to oxidative stress and growth in Atlantic salmon *Salmo salar* L. of farmed, hybrid and wild origin. *BMC Research Notes* 5:672.
- Solberg MF, Skaala Ø, Nilsen F, Glover KA. 2013a. Does domestication cause changes in growth reaction norms? A study of farmed, wild and hybrid Atlantic salmon families exposed to environmental stress. *PLoS ONE* 8(1): e54469.
- Solberg MF, Zhang Z, Nilsen F, Glover KA. 2013b. Growth reaction norms of domesticated, wild and hybrid Atlantic salmon families in response to differing social and physical environments. *BMC Evolutionary Biology* 13:234.
- Solberg MF, Zhang Z, Glover KA. 2015. Are farmed salmon more prone to risk than wild salmon? Susceptibility of juvenile farm, hybrid and wild Atlantic salmon *Salmo salar* L. to an artificial predator. *Applied Animal Behaviour Science* 162: 67–80.
- Solberg MF, Dyrhovden L, Matre IH, Glover KA. 2016. Thermal plasticity in farmed, wild and hybrid Atlantic salmon: no indication of domestication-driven divergence in lower thermal tolerance during early development. *BMC Evolutionary Biology* 16:38.
- Solberg MF, Robertsen G, Sundt-Hansen LE, Hindar K, Glover KA. 2020. Domestication leads to increased predation susceptibility. *Scientific Reports* 10: 1929.
- Sylvester EVA, Wringe BF, Duffy SJ, Hamilton LC, Fleming IA, Bradbury IR. 2018. Migration effort and wild population size influence the prevalence of hybridization between escaped farmed and wild Atlantic salmon. *Aquaculture Environment Interactions* 10, 401–11.
- Sylvester EVA, Wringe BF, Duffy SJ, Hamilton LC, Fleming IA, Castellani M, Bentzen P, Bradbury IR. 2019. Estimating the relative fitness of escaped farmed salmon offspring in the wild and modelling the consequences of invasion for wild populations. *Evolutionary Applications* 12, 705–17.
- Sægrov H, Hindar K, Kålås S, Lura H. 1997. Escaped farmed Atlantic salmon replace the original salmon stock in the River Vosso, western Norway. *ICES Journal of Marine Science* 54: 1166–1172.
- Taranger GL, Svåsand T, Bjørn PA, Jansen PA, Heuch PA, Grøntvedt RN, Asplin L. 2012. Forslag til førs-tegenerasjons målemetode for miljøeffekt (effektindikatorer) med hensyn til genetisk påvirkning

- fra oppdrettslaks til villaks, og påvirkning av lakselus fra oppdrett på viltlevende laksefisk. Fisken og havet, 13-2010, Havforskningsinstituttet; Veterinærinstituttets rapportserie Nr. 7–2012.
- Taranger GL, Karlsen O, Bannister RJ, Glover KA, Husa V, Karlsbakk E, Kvamme BO, Boxaspen KK, Bjørn PA, Finstad B, Madhun AS, Morton HC, Svåsand T. 2015. Risk assessment of the environmental impact of Norwegian Atlantic salmon farming. *Ices Journal of Marine Science* 72, 997–1021.
- Thodesen J, Grisdale-Helland B, Helland SJ, Gjerde B. 1999. Feed intake, growth and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 180:237-246.
- Verspoor E. 1988. Reduced genetic variability in first-generation hatchery populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*). In: Verspoor, E., Stradmeyer, L. & Nielsen J.L. (Eds.) *The Atlantic salmon: genetics, conservation and management*. Blackwell Publishing, Oxford. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1686–1690.
- Verspoor E. 1997. Genetic diversity among Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations. *ICES Journal of Marine Science* 54: 965–973.
- Volpe JP, Taylor EB, Rimmer DW, Glickman BW. 2000. Evidence of natural reproduction of aquaculture escaped Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a coastal British Columbia river. *Conservation Biology* 14: 899–903.
- Wargelius A, Leininger S, Skaftnesmo KO, Kleppe L, Andersson E, Taranger GL, Schulz RW, Edvardsen RB. 2016. Dnd knockout ablates germ cells and demonstrates germ cell independent sex differentiation in Atlantic salmon. *Scientific Reports* 6:21284.
- Webb JH, McLaren IS, Donaghy MJ, Youngson AF. 1993. Spawning of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the second year after their escape. *Aquaculture and Fisheries Management* 24: 557–561.
- Webb JH, Verspoor E, Aubin-Horth N, Romakkaniemi A, Amiro P. 2007. The Atlantic Salmon. Chapter 2. In: *The Atlantic salmon: genetics, conservation and management*. Verspoor E., Stradmeyer, L. & Nielsen J.L. (Eds.). Blackwell Publishing, Oxford, pp. 17–56.
- Wennevik V, Quintela M, Skaala Ø, Verspoor E, Prusov S, Glover KA. 2019. Population genetic analysis reveals a geographically limited transition zone between two genetically distinct Atlantic salmon lineages in Norway. *Ecology and Evolution*
- Wringe BF, Jeffery NW, Stanley RRE, Hamilton LC, Anderson EC, Fleming IA, Grant C, Dempson JB, Veinott G, Duffy SJ, Bradbury IR. 2018. Extensive hybridization following a large escape of domesticated Atlantic salmon in the Northwest Atlantic. *Communications Biology* 1.
- Zhang Z, Glover KA, Wennevik V, Svåsand T, Sørvik AGE, Fiske P, Karlsson S, Skaala Ø. 2013. Genetic analysis of Atlantic salmon captured in a netting station reveals multiple escapement events from commercial fish farms. *Fish Manage Ecol* 20:42-51.