

Genetiske effekter av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander: utforming av indikatorer

Kevin A. Glover^{*1}, Kjetil Hindar², Sten Karlsson², Øystein Skaala¹ og Terje Svåsand¹

¹Havforskningsinstituttet, ²Norsk institutt for naturforskning

**Forfatterne har hatt likeverdige bidrag til rapporten*



Denne rapporten utgis også som NINA-rapport 726-2011
ISBN 978-82-426-2313-3

Genetiske effekter av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander: utforming av indikatorer

Kevin A. Glover*¹, Kjetil Hindar², Sten Karlsson², Øystein Skaala¹ og Terje Svåsand¹
¹ Havforskningsinstituttet, ² Norsk institutt for naturforskning

Forfatterrekkefølgen er alfabetisk og forfatterne har gitt likeverdige bidrag til rapporten

Bergen/Trondheim, mai 2011

Sammendrag og anbefalinger

Havforskningsinstituttet og Norsk institutt for naturforskning (NINA) har etter oppdrag fra Fiskeridirektoratet og Direktoratet for naturforvaltning (DN) gjennomført en utredning av indikatorer for genetisk påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander. Oppdraget er gitt som en oppfølging av regjeringens strategi for en miljømessig bærekraftig havbruksnæring. Rapporten gjennomgår aktuell faglitteratur og munner ut i konkrete anbefalinger.

Ville laksebestander er mer eller mindre reproduktivt isolerte og viser genetiske forskjeller mellom bestander og tilpasninger til sitt lokale miljø. Dette kan forklares ved at laks i stor grad vandrer tilbake til den elven den ble født i for å gyte. Norsk oppdrettslaks har sitt opphav i mange forskjellige ville laksebestander fra Norge. Flere, delvis isolerte oppdrettsbestander ble dannet på 1970-tallet og har i dag gjennomgått målrettet avl i ca. ti laksegenerasjoner. Lav effektiv bestandsstørrelse og begrenset tilførsel av nytt genetisk materiale har ført til tap av genetisk variasjon i forhold til de ville bestandene, og en høyere grad av genetisk differensiering mellom oppdrettsbestander enn det er mellom ville laksebestander. Målrettet avl har ført til en forbedring i kommersielt viktige egenskaper hos oppdrettslaks. I naturen er imidlertid disse egenskapene forbundet med dårlig overlevelse og redusert levedyktighet. En uttalt bekymring for ville laksebestander i en situasjon der oppdrettslaks rømmer og vandrer opp i lakseelver, er at rømt oppdrettslaks krysser seg med villaks og dermed forandrer den genetiske strukturen hos villaks i form av tap av genetisk variasjon, forandring i populasjonsstruktur og en reduksjon i produktivitet, levedyktighet og tilpasningsevne.

En kort situasjonsbeskrivelse (se figuren under) er at det rømmer et stort antall oppdrettslaks hvert år, og noen tusen av disse blir gjenfanget i elvene der villaksen gyter. Andelen rømt laks overvåkes i sportsfisket om sommeren og før gytetiden i mange elver. Det er dokumentert at rømt oppdrettslaks kan gyte og etterlate seg avkom i naturen. Med unntak av enkelte elver og noen eksperimentelle studier, er det fortsatt tilnærmet ukjent i hvilken grad rømt oppdrettslaks har krysset seg inn i de ville laksebestandene (steg 1 i figur). Erfaringer fra utsetting av fisk antyder at de biologiske konsekvensene av slik innkryssing generelt er negative. For å forstå konsekvenser som er spesifikke for påvirkningen av rømt oppdrettslaks på villaks, må det gjennomføres studier som måler effekten på tilpasninger og levedyktighet av at rømt oppdrettslaks krysser seg inn i ville laksebestander (steg 2).

Målsettingen med denne rapporten er å foreslå egnede indikatorer for genetisk påvirkning fra rømt oppdrettsfisk på ville bestander. Basert på dagens tilgjengelige metoder for å kvantifisere genetiske endringer i ville laksebestander, som resultat av interaksjon med rømt oppdrettslaks, foreslår vi anvendelse av følgende molekylærgenetiske markører:

- Et sett med SNP-markører utviklet for å skille mellom villaks og oppdrettslaks, uavhengig av opprinnelse.

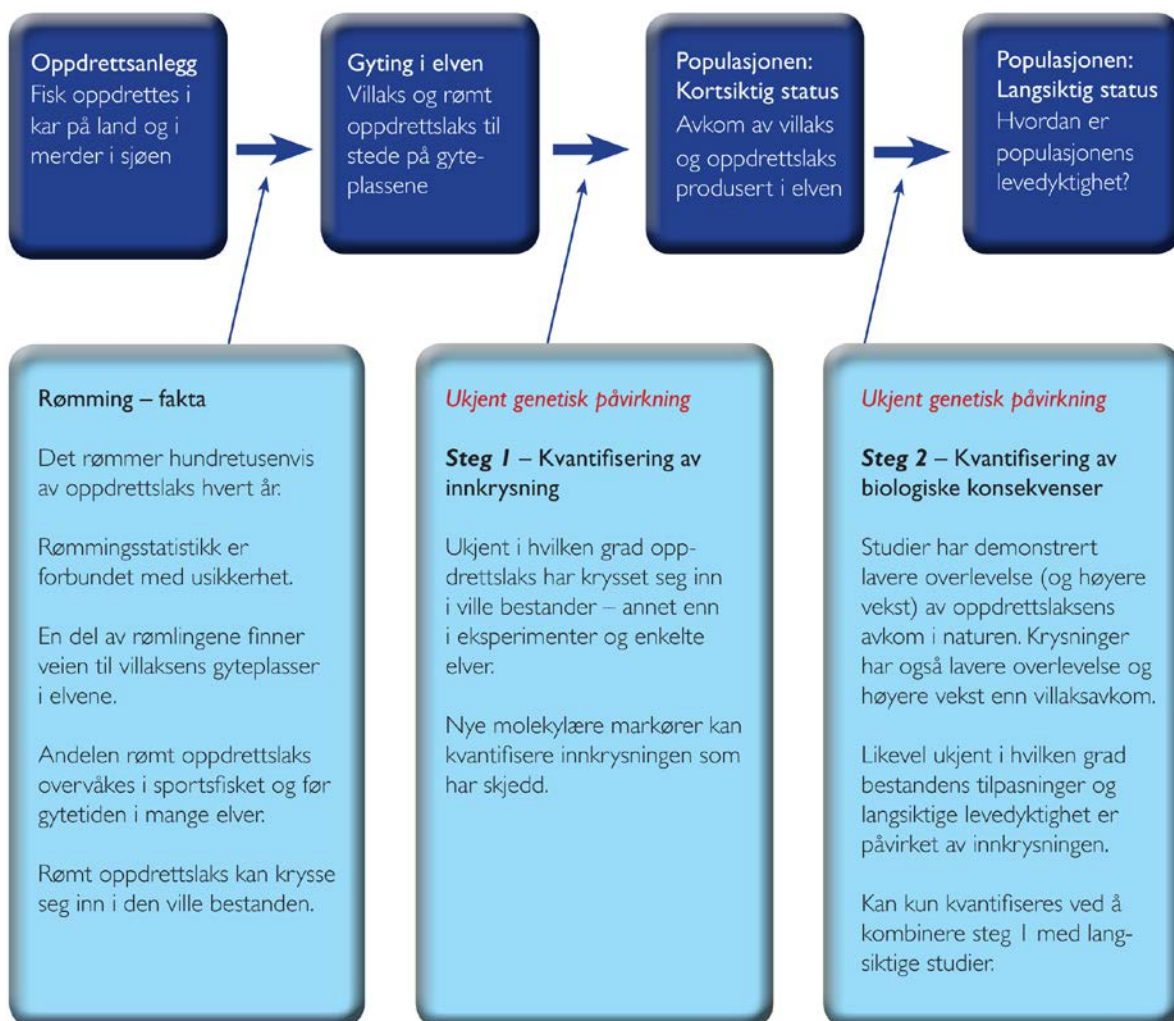
- Et sett med mikrosatellittmarkører som blir brukt i populasjonsgenetiske studier av laks fra hele utbredelsesområdet, og som nå er gjenstand for storskala studier i europeisk sammenheng.

Som steg 1 foreslår vi å bruke disse markørene til å overvåke et stort antall elver for å kvantifisere innkryssingen som har skjedd. Deretter kan en undersøke sammenhengen mellom antall/andel rømt fisk i ulike lakseelver og påvisbar genetisk endring, og analysere hvordan dette forholdet varierer med egenskaper ved elvene og elvenes laksebestander. I rapporten presenterer vi et forslag til genetisk overvåking med kostnader.

Som et påfølgende steg 2 vil målet være å kvantifisere de biologiske konsekvensene.

En vil kun komme til et økt kunnskapsnivå (steg 2) ved å kombinere steg 1 med langsiktige økologiske studier i utvalgte vassdrag. Dette betyr at en genetisk basert overvåking må følges opp med forskningsprosjekter.

Denne rapporten har fokus på steg 1, og skisserer kun veien mot kvantifisering av de biologiske konsekvensene (steg 2), uten at dette er kostnadsberegnet.



FORORD

Denne rapporten er skrevet på oppdrag fra Fiskeridirektoratet og Direktoratet for naturforvaltning (DN), som ønsket at Havforskningsinstituttet og Norsk institutt for naturforvaltning (NINA) skulle samarbeide om å utforme forslag til indikatorer for påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander.

Likelydende oppdrag ble gitt til Havforskningsinstituttet og NINA, som organiserte arbeidet med hvert sitt prosjekt og felles rapportering. Vi leverte en foreløpig rapport i desember 2010 og leverer med dette vår sluttrapport. Vi takker Fiskeridirektoratet og DN for oppdraget og fire nasjonale eksperter som har gått gjennom og kommentert dokumentet.

Trondheim og Bergen, mai 2011

Kjetil Hindar
prosjektleder NINA

Terje Svåsand
prosjektleder
Havforskningsinstituttet

Innhold

1. Innledning	7
1.1 Begrespsavklaring	8
1.2 Organisering	9
2. Bakgrunn: genetisk struktur hos villaks og oppdrettslaks	8
2.1 Genetisk struktur hos villaks	8
2.2 Genetisk struktur hos oppdrettslaks.....	10
2.3 Økologiske konsekvenser av innkryssing av oppdrettslaks i en vill bestand	12
3. Indikatorer for genetisk endring.....	13
3.1 Genetisk endring.....	14
3.2 Rømming fra oppdrettsanlegg	14
3.3 Måling av andel oppdrettslaks i elver	16
3.4 Bruk av genetiske markører for å måle faktisk innkryssing.....	19
3.5 Bruk av eksperimenter og modeller.....	25
3.6 Grenseverdier – muligheter og begrensninger.....	26
4. Foreløpig forslag til indikator	28
4.1 Ekstensiv overvåking i mange elver.....	29
4.2 Intensiv overvåking i utvalgte elver.....	29
4.3 Kostnader.....	29
5. Referanser	31
6. Vedlegg 1. Referat fra videomøtet mellom DN, NINA, Havforskningsinstituttet og Fiskeridirektoratet 12.10.10	39

1. Innledning

Havforskningsinstituttet og Norsk institutt for naturforskning (NINA) fikk i brev av 23.07.10 fra Direktoratet for naturforvaltning (DN) og Fiskeridirektoratet i oppdrag å foreta en felles utredning som oppfølging av regjeringens strategi for en miljømessig bærekraftig havbruksnæring. Oppdraget gikk ut på å gjennomgå aktuell faglitteratur som er relevant for utforming av en eller flere effektindikatorer (bærekraftindikatorer) som karakteriserer effekt av rømt laks fra oppdrett på bestander av vill laks. Oppdraget skulle munne ut i en felles rapport med råd om indikator(er) for genetiske effekter av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander. Oppdraget ble nærmere spesifisert på et oppstartsmøte 12.10.10, der representanter fra Havforskningsinstituttet, NINA og oppdragsgiverne (Fiskeridirektoratet og DN) var til stede (Vedlegg 1). På møtet ble det enighet om å dele leveransene i to faser – en foreløpig utgave innen 15.12.10 og en endelig og mer omfattende rapport innen 01.05.11.

Arbeidet med utvikling av en effektindikator bygger på ”Strategi for en miljømessig bærekraftig havbruksnæring” (Fiskeri- og kystdepartementet 2009): *”Genetisk påvirkning og rømming: Havbruk bidrar ikke til varige endringer i de genetiske egenskapene til villfiskbestandene”*. Et annet relevant dokument er St.prp. nr. 32 (2006-07) om vern av villaksen, der det heter at *”Regjeringen har som mål å bevare og gjenoppbygge laksebestander av en størrelse og sammensetning som sikrer mangfold innen arten og utnytter dens produksjonsmuligheter.”*

I rapporten vår oppsummerer vi kort kunnskapen om genetiske effekter av rømt oppdrettslaks på vill laksefisk, og presenterer og diskuterer mulige effektindikatorer på genetiske endringer som kan anvendes av forvaltningen. Bruken av effektindikatorer må følges opp med forskning.

Fiskeridirektoratet understreket på oppstartsmøtet den 12.10.10 at det er viktig å komme i gang med å måle på de mest relevante parameterne så snart som råd. Grenseverdiene for genetisk påvirkning vil en kunne fastsette senere når en har fått inn tidsserier med målte verdier.

1.1 Begrepsavklaring

I oppdraget som vi har fått, brukes både *effektindikator* og *bærekraftindikator*. I litteraturen om bærekraftig utvikling tilhører disse begrepene ulike nivåer, der en effektindikator for genetiske endringer representerer én av flere miljøindikatorer (Høyer & Aall 2002). En bærekraftindikator representerer et høyere nivå, der både miljøindikatorer, sosiale indikatorer og utviklingsindikatorer inngår. I den videre behandlingen bruker vi derfor kun *effektindikator*.

En indikator har tre hovedfunksjoner: forenkling, kvantifisering og kommunikasjon (Høyer & Aall 2002). Vi har brukt dette som en rettesnor når vi diskuterer mulige effektindikatorer for genetiske endringer som skyldes innkryssing av rømt oppdrettslaks i ville laksebestander.

1.2 Organisering

Oppdraget gjennomføres som et felles oppdrag, organisert som egne prosjekter ved henholdsvis Havforskningsinstituttet og NINA:

Havforskningsinstituttet: Bærekraftindikatorer for genetiske effekter fra rømt laks – utredning prosjekt (prosjekt 13483-01), prosjektleder: Terje Svåsand

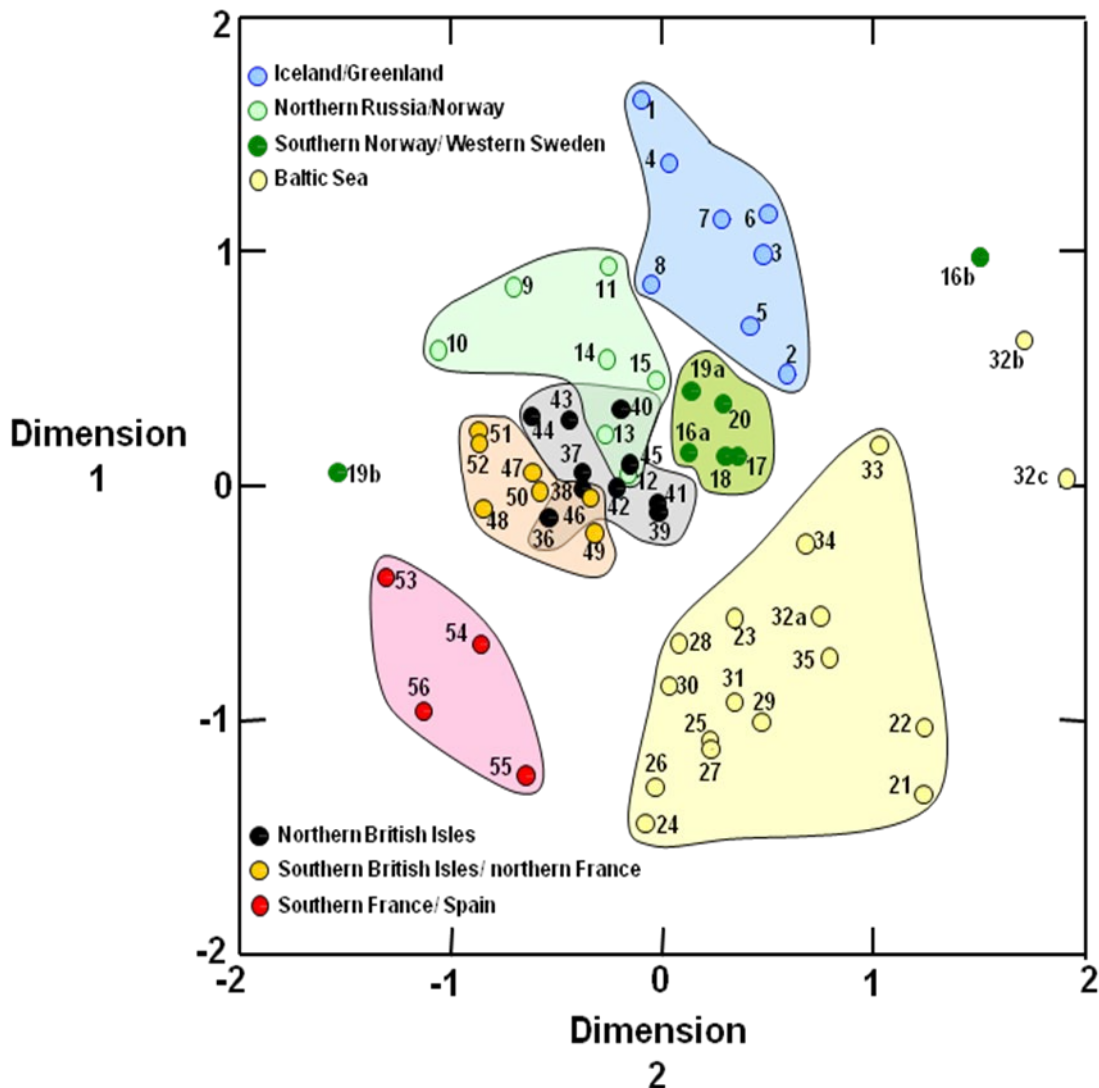
NINA: Bærekraftindikator – oppdrag for Fiskeridirektoratet og DN (prosjekt 16422000), prosjektleder: Kjetil Hindar

Prosjektene leverte en felles, foreløpig rapport 16.12.10, og leverer med dette en felles sluttrapport.

2. Bakgrunn: genetisk struktur hos villaks og oppdrettslaks

2.1 Genetisk struktur hos villaks

Ville laksebestander er genetisk forskjellige. De største forskjellene finner vi mellom laks fra Nord-Amerika og Europa, dernest mellom laks fra Østersjøen og Europas atlantehavskyst (figur 2.1.1; fra Verspoor m.fl. 2005). Vi finner mindre, men fortsatt statistisk signifikante, genetiske forskjeller mellom laks fra ulike vassdrag i Norge (Ståhl 1987; Skaala m.fl. 1998; Rengmark m.fl. 2006). I de større vassdragene er det også genetiske forskjeller mellom laks fra ulike steder innen vassdraget – i Tanavassdraget er variasjonen mellom ulike steder i hovedelva og sideelvene særlig stor (Ståhl & Hindar 1988; Vähä m.fl. 2008). Disse genetiske forskjellene er stabile over tid i den forstand at de lokale forskjellene er større enn variasjonen over tid i samme bestand. Både studier av genetisk variasjon i proteiner og studier av selve arvematerialet (DNA), viser dette. Tolkningen av de genetiske resultatene er at genstrømmen mellom naturlige laksebestander er begrenset. Dette støttes av merkeforsøk som viser at kun noen få prosent av laksen feilvandrer på vei tilbake til gyteplassen i ferskvann (Stabell 1984). Studier av laks og ørret i slekten *Salmo* og flere arter av stillehavslaks i slekten *Oncorhynchus* viser generelt at det er en sammenheng mellom feilvandringensrate til en art og den genetiske differensieringen mellom bestander av arten (Altukhov & Salmenkova 1994).



Figur 2.1.1. Todimensjonal framstilling av slektskapsforhold mellom ulike villaksbestander i Europa. Tallene angir lokaliteter og fargene ulike regionale grupper innen Europa. Figuren er basert på en analyse av genetisk distanse mellom par av bestander, målt med proteinkodende gener. Figuren er fra Verspoor m.fl. (2005).

Noen av de genetiske forskjellene reflekterer potensial for tilpasning til ulikt miljø i de ulike vassdragene (Taylor 1991; García de Leániz m.fl. 2007). Ett eksempel er kroppsstørrelse ved kjønnsmodning som ser ut til å være tilpasset et vassdrags størrelse (Jonsson m.fl. 1991). Andre eksempler er forskjellene mellom norske laksestammer og østersjølaks i mottagelighet overfor *Gyrodactylus salaris* og vibriose, tidspunkt for gyting og vandringer, og respons til ulike temperaturregimer og islegging (Anon. 2009). Vi vet lite om hvilke gener og genvarianter som er viktige for laksens tilpasninger, men i alle de egenskapene der en har testet om stammeforskjellene er betinget av arv eller miljø, har svaret vært «begge deler». Det gjør at vi som utgangspunkt skal forvente at en lokal laksebestand har genetiske tilpasninger som gjør den bedre egnet i sitt miljø enn andre stammer.

Hvor raskt tilpasninger oppstår, og hvor lokale de er, varierer sannsynligvis betydelig mellom laksebestander avhengig av bestandsstørrelsen, graden av feilvandring mellom bestander, hvor sterkt den naturlige seleksjonen virker, og hvordan seleksjonskreftene varierer over rom og tid. Små bestander antas å ha mindre mulighet til å utvikle lokale tilpasninger enn store bestander, da tilfeldig genetisk drift er sterk i små bestander og kan motvirke effekten av naturlig seleksjon. Høye andeler feilvandrerer i bestanden vil også kunne motvirke effekten av naturlig seleksjon. Siden den naturlige seleksjonen ikke har noe mål, og kan drive en bestand i én retning i én generasjon og i motsatt retning i den neste, må vi anta at det først og fremst er i lokaliteter med særegne miljøforhold, og som er stabilt forskjellige fra andre lokaliteter, at vi finner lokale tilpasninger (Waples 1991, García de Leániz m.fl. 2007).

Det råder stor optimisme omkring mulighetene til å forstå koblingen mellom gener og deres funksjonelle betydning gjennom sekvensering og kartlegging av genomet (det totale arvematerialet) til laks og nærstående arter (<http://web.uvic.ca/grasp/>). Informasjon fra kunnskap om genomet vil kunne øke forståelsen av lokale tilpasninger og hvordan de påvirkes av ulike naturlige og menneskeskaptede faktorer (Allendorf m.fl. 2010).

2.2 Genetisk struktur hos oppdrettslaks

I Norge har vi domestisert laksen gjennom 40 år med målrettet avl (Gjedrem m.fl. 1991; GjØen & Bentsen 1997) for å endre egenskaper som tilvekst, kjønnsmodning, fettfordeling og sykdomsresistens. Seleksjon for en mer produktiv oppdrettslaks foregår i avlsprogram som er basert på vill laks fanget i en rekke norske elver i første halvdel av 1970-tallet (Gjedrem m.fl. 1991; GjØen & Bentsen 1997), og enkelte samtidige oppdrettsstammer fra Vest- og Midt-Norge. Avlsarbeidet drives av flere selskaper som kan ha flere, til dels isolerte avlslinjer. Under kontrollerte forhold blir de beste familier og individer selektert basert på produksjonskriterier, og disse individene blir benyttet til å føre hver avlslinje videre. På denne måten oppnår man en gradvis genetisk forandring av oppdrettslaksen med hensyn til ønskede egenskaper. Egenskapen veksthastighet er doblet etter fem generasjoner med kunstig seleksjon (Thodesen m.fl. 1999), noe som viser hvor raskt genetiske forandringer kan skje gjennom avl. Oppdrettslaksen blir også endret gjennom tilpasning ved naturlig seleksjon til oppdrettsmiljøet. For eksempel har en egenskap som fluktrespons endret seg genetisk hos oppdrettslaks (Einum & Fleming 1997), selv om denne egenskapen ikke er et mål for noe avlsprogram. Genetisk differensiering mellom vill-, og oppdrettslaks kan også oppstå gjennom prosesser som genetisk drift, det vil si tilfeldige genetiske forandringer på grunn av begrenset bestandsstørrelse.

Oppdrettslaks og vill laks har vært sammenlignet i en rekke arbeider, som omfatter studier av genetisk variasjon med molekylære markører, eksperimentelle studier hvor en har sammenlignet atferd, morfologi og fysiologi, og studier av overlevelse og vekst i et naturlig miljø.

De tidligste studiene av genetiske forskjeller mellom oppdrettslaks og villaks var basert på analyser av proteinkodende gener (Verspoor 1988; Cross & Challanain 1991; Youngson m.fl. 1991; Mjølnerød m.fl. 1997; Skaala m.fl. 2005). De viste genetisk differensiering mellom oppdrettslaks og ville laksebestander de var basert på, og redusert nivå av genetisk variasjon. Disse studiene viste også større genetiske forskjeller mellom oppdrettsstammer enn mellom ville laksebestander. Seinere har DNA-markører blitt brukt til å sammenligne oppdrettslinjer og vill laks, for eksempel med såkalte minisatellitt- og mikrosatellittmarkører (Mjølnerød m.fl. 1997; Clifford m.fl. 1998a,b; Norris m.fl. 1999; Skaala m.fl. 2004), mitokondrieDNA (mtDNA) (Karlsson m.fl. 2010) og SNP-markører (Rengmark m.fl. 2006, Karlsson m.fl. 2011).

Resultatene fra DNA-studiene støtter opp om tidligere analyser basert på proteinkodende gener, og viser redusert genetisk variasjon hos oppdrettslinjene sammenlignet med de ville laksebestandene, særlig i genetiske markører med mange varianter av samme gen, og større genetisk forskjell mellom oppdrettsstammer enn mellom villaksbestander. Dette kan hovedsakelig forklares med genetisk drift i oppdrettslinjer med begrenset effektiv bestandsstørrelse. Den effektive bestandsstørrelsen er beregnet til 33–125 individer (Mork m.fl. 1999) i ulike oppdrettslinjer. I mitokondrienes DNA er det funnet større variasjon i flere oppdrettslinjer enn hos ville bestander, sannsynligvis som følge av at genetisk ulike villaksstammer ble krysset med hverandre da disse oppdrettslinjene ble dannet, og at den økte variasjonen er beholdt gjennom avlsprogrammet (Karlsson m.fl. 2010).

Vill- og oppdrettslaks er også sammenliknet i "common garden"-forsøk. Her fjernes miljøvariasjonen ved at ulike grupper (i dette tilfelle oppdrett, vill og hybrid) studeres under samme miljøbetingelser. Utvikling av mikrosatellittmarkører på 1990-tallet gjorde det mulig å identifisere fisk tilbake til foreldre og dermed forsøksgruppe. Dette er en forutsetning for å sette sammen ulike grupper i samme kar, og spesielt for tidlige livsstadier hvor man tidligere manglet egnede merkemethoder.

Oppdrettslaks vokser bedre enn villaks i et oppdrettsmiljø (Einum & Fleming 1997; Thodesen m.fl. 1999; Fleming m.fl. 2002; Glover m.fl. 2009a) og i naturlige miljø (Johnsson & Björnsson 1994; Einum & Fleming 1997; McGinnity m.fl. 1997, 2003; Fleming m.fl. 2000; Skaala m.fl., under arbeid). Mange egenskaper som ikke er direkte inkludert i avlsarbeidet, som aggresjon, stress- og temperaturtoleranse (Fleming 1995), kan også bli endret hos oppdrettslaksen gjennom domestiseringsprosessen. Årsaken er at målrettet seleksjon for blant annet tilvekst påvirker både denne egenskapen og andre, for eksempel hormonregulering og atferd. I en studie der syvende generasjons oppdrettslaks ble sammenlignet med villaksen som var det dominerende utgangspunktet for denne avlslinjen, ble det påvist signifikant høyere konsentrasjon av veksthormon hos oppdrettslaksen (Fleming m.fl. 2002). I eksperimentelle studier er det vist at tilførsel av veksthormon øker appetitt (Johnsson & Björnsson 1994; Jönsson m.fl. 1996), aggresjon og aktivitet (Jönsson m.fl. 1998). Dette er atferd som er knyttet til overleving i naturen (Johnsson m.fl. 1996; Jönsson m.fl. 1996; Martin-Smith m.fl. 2004). Det er derfor ikke overraskende at oppdrettslaks er ulik villaks i flere egenskaper som påvirker overleving i naturen, som tilvekst, aggresjon, dominans og fluktrespons (Einum &

Fleming 1997; Fleming & Einum 1997; Johnsson m.fl. 2001, Fleming m.fl. 2002; Houde m.fl. 2010). I tillegg er det avdekket genetiske forskjeller mellom villaks og oppdrettslaks i egenskaper som kjøttfarge, kjønnsmodning og fettinnhold (Glover m.fl. 2009a), reaksjonsnormer (Darwish & Hutchings 2009) og morfologi (Solem m.fl. 2006), men ikke i sykdomstoleranse (Glover & Skaala 2006; Glover m.fl. 2006 a, b) eller forekomsten av deformiteter (Fjellidal m.fl. 2009).

Utvikling av genetiske verktøy har muliggjort studier av genuttrykkprofiler hos laks i kontrollerte studier. Roberge m.fl. (2006, 2008) har dokumentert genetiske forskjeller i genuttrykk mellom villaks og oppdrettslaks. Hybridene hadde i noen tilfeller genuttrykkverdier over verdiene for vill- og oppdrettsfisk. Normandeau m.fl. (2009) viste at respons i genuttrykkprofiler hos hybrider av vill- og oppdrettslaks er avhengig av hvilke ville populasjoner som krysses. Innkryssing av oppdrettsfisk i ville bestander kan således gi uventede effekter på genuttrykk. Til tross for at genetiske forskjeller i genuttrykk mellom oppdrettslaks og villaks antyder funksjonelle forskjeller, er det uklart hvilken kobling disse genuttrykkene har til "fitness" hos oppdrettslaks i forhold til villaks i naturlige miljøer.

En oppsummering av data fra litteraturen 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. Det er grunn til å tro at de genetiske forskjellene kommer til å øke for hver generasjon med målrettet avl.

2.3 Økologiske konsekvenser av innkryssing av oppdrettslaks i en vill bestand

Det er gjennomført tre eksperimentelle studier der tilvekst, atferd og overleving er målt hos definerte familiegrupper av oppdrettslaks, villaks og hybrider i naturlige miljø. Dette inkluderer utplanting av lakserogn fra DNA-identifiserbare familier av oppdrettslaks, villaks og hybrider (McGinnity m.fl. 1997; 2003), og utsetting av kjønnsmodne individ med kjent genetisk profil (Fleming m.fl. 2000) i naturlig elvemiljø, der alle avkom i ulike livsstadier fra rogn til kjønnsmodning i ettertid kan identifiseres genetisk.

Det mest omfattende og detaljerte prosjektet som er gjennomført på dette feltet, ble utført i Burrishoole, Irland (McGinnity m.fl. 1997, 2003; Ferguson m.fl. 2002). I dette prosjektet ble tilvekst, overleving og bestandsdynamikk hos villaks, oppdrettslaks og hybrider undersøkt gjennom to generasjoner. Tre årsklasser med mange familier av villaks, oppdrettslaks, første- og andregenerasjons hybrider mellom dem, og tilbakekryssinger av hybrider til villaks og oppdrettslaks, ble plantet ut som egg ovenfor en fiskefelle i Burrishoole. Tilsvarende grupper ble satt ut som smolt. I alle tre årsklassene hadde oppdrettslaksen signifikant lavere overlevelse enn villaksen i første vekstsesong. Ikke overraskende viste det seg at oppdrettslaksen vokste bedre enn villaksen, og at de større oppdrettslaksungene fortrenget ville laksunger nedover elva gjennom konkurranse. Selv om oppdrettslaksen vokste bedre og fortrenget en del av villaksen, 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 oppdrettslaksen og 8 % for villaksen. Hybridene viste seg ofte å ha prestasjoner mellom villaks og oppdrettslaks.

Et liknende prosjekt ble gjennomført i Imsa (Fleming m.fl. 2000). I dette prosjektet ble det satt ut kjønnsmodne villaks og oppdrettslaks ovenfor en fiskefelle i Imsa i Rogaland. De to gruppene hadde lignende vandringsmønster og valgte de samme gyteplassene i elven. Vill hannlaks var mer aktive i kurtisering av hunnlaksen enn oppdretthannene var. Gytesuksessen var lavere hos oppdrettslaksen både for hanner (24 %) og hunner (32 %) sammenlignet med villaksen, og målt over hele livssyklus var deres relative reproduksjonssuksess (fitness) 16 % av villfiskens. Den totale smoltproduksjonen var 28 % lavere enn forventet ut fra en bestand-rekrutteringskurve for villaks i Imsa med samme antall egg gytt (Jonsson m.fl. 1998). Oppdrettslaksen smoltifiserte og vandret ut tidligere og ved lavere alder enn villaksen. I motsetning til resultatene fra Burrishoole-prosjektet, fant en i Imsa-prosjektet ingen forskjell mellom gruppene i sjøoverlevelse (men senere utsetninger viste lavere sjøoverlevelse hos oppdrettslaks enn villaks; Hindar m.fl. 2006). Det er bare gjennomført et fåtall slike undersøkelser av effekten av innkryssing fra oppdrettslaks til villaks i naturen. Derfor har vi fremdeles et relativt tynt grunnlag å generalisere på.

Ved Havforskningsinstituttets feltlaboratorium i Guddalselven i Hardangerfjorden har en studert overlevelsen hos 69 familier av oppdrettslaks, villaks og kryssninger i et naturlig miljø (Skaala m.fl., under arbeid), og funnet lignende resultater som i Imsa og Burrishoole. I Canada er det nylig gjennomført en molekylærgenetisk analyse av en truet, vill laksebestand over 20 år. Analysen konkluderer med at introgresjon av genetisk materiale fra rømt oppdrettslaks til villaks har endret den genetiske integriteten til villaksebestanden og antakelig medført tap av lokale tilpasninger (Bourret m.fl. 2011).

De effektene av innkryssing av oppdrettslaks i villaksstammer som en har sett i disse eksperimentene, finner paralleller i erfaringer fra 100 år med utsetting av laksefisk av ulike stammer (inkludert kultivert) i naturen. Disse utsettingene har gitt negative resultater sammenliknet med den ville bestanden i alle de tilfeller der en endring i overlevelse eller andre økologiske egenskaper ble påvist (Hindar m.fl. 1991). Et nylig publisert review som oppsummerer erfaringer etter utsetting av flere fiskearter, finner negative genetiske effekter hos anleggsproduert fisk (Araki & Schmid 2010). Araki m.fl. (2009) viser at de negative effektene er tydelige også i generasjonen etter utsetting, dvs. blant fisk født i naturen.

3. Indikatorer for genetisk endring

I denne rapporten vurderer vi indikatorer for genetisk endring på ulike nivåer fra antallet fisk som rømmer fra oppdrett til dokumenterte genetiske endringer etter gyting av rømt oppdrettslaks i ville laksebestander. Mye av informasjonen som det redegjøres for her, stammer fra internasjonale symposier som omhandler interaksjoner mellom oppdrettsfisk og villfisk, hvorav de tidligste fokuserte på interaksjoner mellom utsatt og vill fisk (Billingsley 1981; Ryman 1981), mens senere symposier og bøker om laks har fokusert mer på rømt oppdrettsfisk (Hansen m.fl. 1991; Hutchinson 1997; 2006; Ferguson m.fl. 2007). Det er videre laget flere "review"-artikler og gjennomført internasjonale prosjekter som henter informasjon om interaksjoner mellom kultivert og vill fisk fra en rekke ulike fiskearter (Hindar m.fl. 1991;

Waples 1991; Naylor m.fl. 2005; Bekkevold m.fl. 2006; Bert 2007; Svåsand m.fl. 2007; Araki & Schmid 2010).

I det følgende legger vi mest vekt på kunnskap om rømt oppdrettslaks i Norge, men bruker også informasjon fra Irland og Canada.

3.1 Genetisk endring

Fiskeri- og kystdepartementets strategi for en miljømessig bærekraftig havbruksnæring formulerer målsettingen ”*Havbruk bidrar ikke til varige endringer i de genetiske egenskapene til villfiskbestandene*”. Med genetiske endringer i villfiskbestandene forstår vi i denne sammenhengen at følgende er uønsket:

- tap av genetisk basert levedyktighet, eller ”fitness”
- tap av genetisk variasjon
- endring av genetisk struktur – dvs. hvordan den genetiske variasjonen er fordelt innen og mellom bestander

Vi vet så langt svært lite om betydningen av genetiske forskjeller i enkeltgener. Endringer i genetisk (baserte) egenskaper kan måles i eksperimenter, selv om vi ikke vet hvilke gener som er involvert. Levedyktighet/fitness er svært komplisert å måle, siden det beskriver relativ suksess gjennom en hel livssyklus i naturen. Levedyktighet kan også vurderes som en genetisk basert egenskap som er satt sammen av effektene av mange gener (i det aktuelle miljøet), og kan som sådan vurderes uten kunnskap om det enkelte gen. Høy levedyktighet/fitness i det aktuelle miljøet, er imidlertid ingen garanti for høy levedyktighet i framtidige miljø. Det beste forvaltningsrådet er derfor å bevare så mye som mulig av den underliggende genetiske variasjonen, både innen og mellom bestander (Ryman 1991; Anon. 2011). Den genetiske variasjonen innen og mellom bestander kan måles med molekylærgenetiske metoder.

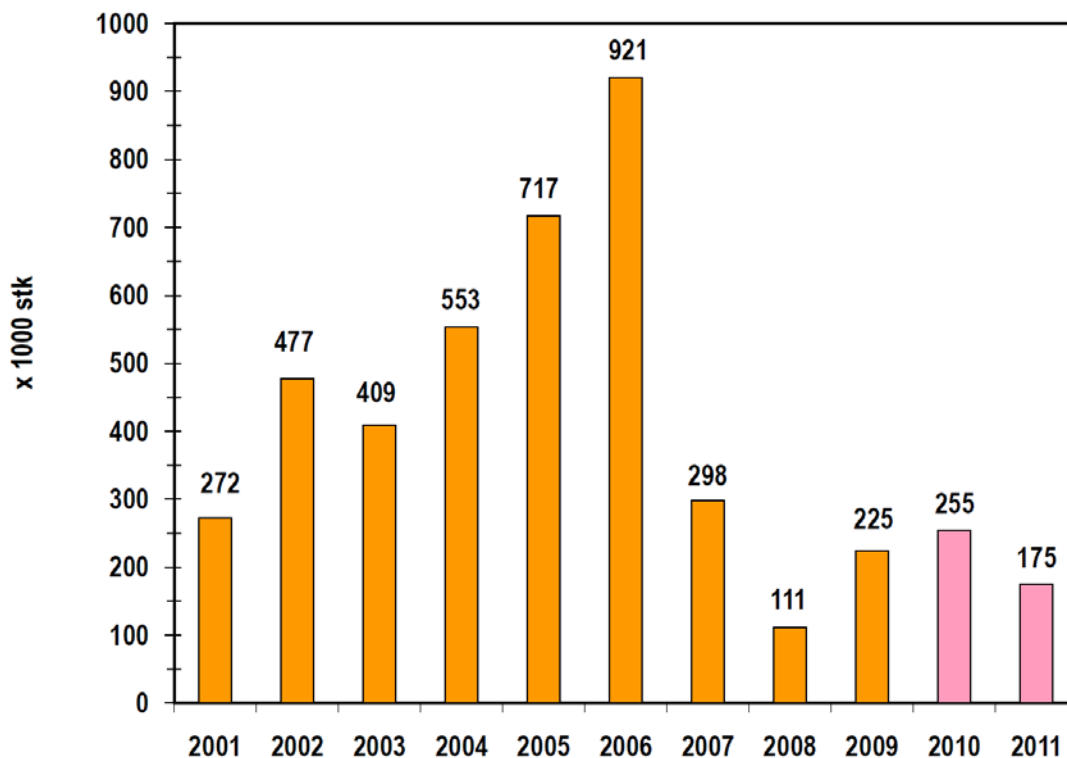
Genetiske endringer og tap av genetisk variasjon som følge av lakseoppdrett og rømming kan skje både gjennom tilfeldigheter og seleksjon (*indirekte* genetiske effekter; Waples 1991), og gjennom kryssing mellom genetisk ulike bestander (*direkte* genetiske effekter; Waples 1991). Vi forstår bærekraftmeldingen dit hen at fokus er å unngå varige genetiske endringer som skyldes innkryssing av oppdrettslaks i ville bestander, og altså de direkte genetiske effektene. Vi er altså ute etter å finne en effektindikator som kan måle at det har skjedd genetiske endringer som følge av innkryssing av rømt oppdrettslaks, og ikke som følge av redusert bestandsstørrelse eller endret seleksjonsregime som følge av sykdomsintroduksjon eller konkurranse med rømt oppdrettslaks. Vi vurderer flere mulige effektindikatorer for direkte genetiske effekter under.

3.2 Rømming fra oppdrettsanlegg

Rømmingsstatistikk ligger utenfor vårt mandat, men blir likevel kort vurdert. En presis rømmingsstatistikk kan være en mulig indikator på omfanget av påvirkning, særlig hvis det

føres statistikk over antallet oppdrettslaks som rømmer kombinert med kunnskap om når de rømmer, hvorfra de rømmer, og hvilket livsstadium de er i.

Rømmingsstatistikk (figur 2.2.1) og store rømmingshendelser registreres i Fiskeridirektoratet og oppdateres jevnlig på www.fiskeridir.no. Dette gir grunnlag for å anslå hvor mange oppdrettslaks som rømmer og årsakene til rømming – særlig i forbindelse med store rømmingsepisoder (www.rommingskommisjonen.no).



Figur 3.2.1. Oppdretternes innmeldte rømmingstall 2001–2010 per 01.03.11. (Kilde: www.fiskeridir.no)

De største kjente rømmingsepisodene er fra merder i sjøen (Jensen m.fl. 2010). Rømming av ungfisk til elver skjer også (Lund & Heggberget 1990; Stokesbury & Lacroix 1997; Clifford m.fl. 1998b). Omfanget av rømming av smolt fra settefiskanlegg og tidlig i sjøfasen er lite dokumentert, blant annet fordi smolt og postsmolt er lite fangbare og vandrer hurtig mot åpent hav (Skilbrei 2010).

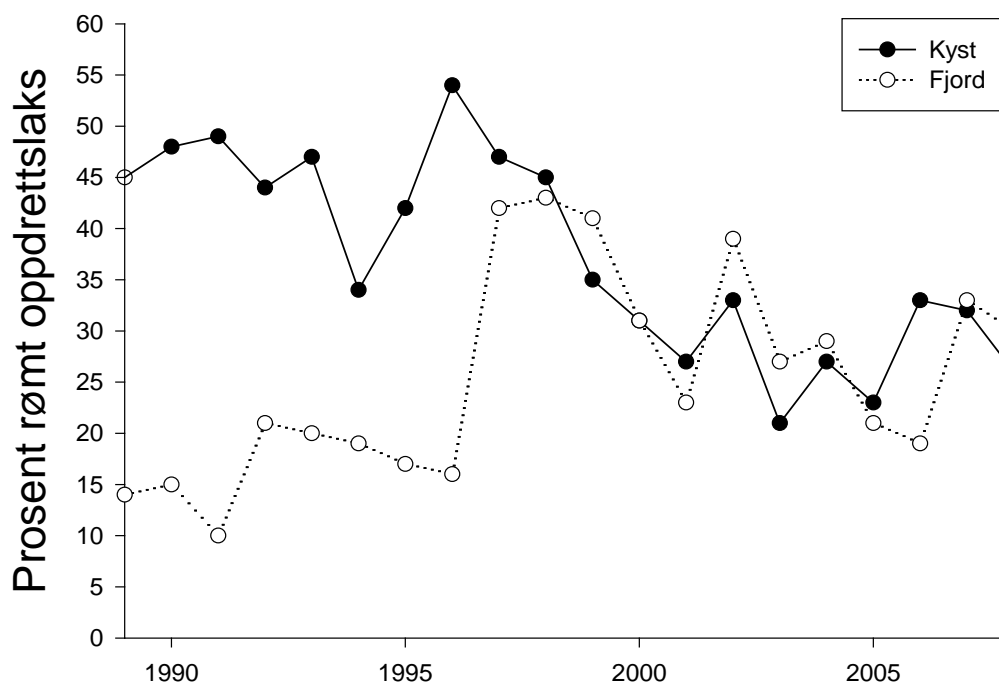
Atferden og levedyktigheten til rømt laks i naturen ser ut til å være avhengig av når i livssyklusen de rømmer (Hansen m.fl. 1987; Hansen 2006a,b). Smolt som rømmer kan i mange tilfeller vandre opp i elver i nærheten av det stedet de rømte fra etter at de kommer tilbake fra havet som voksne. De fleste spres imidlertid til elver over store geografiske avstander (Skilbrei 2011). Oppdrettslaks som rømmer sent i livet (og spesielt om høsten/vinteren) oppholder seg betydelig lenger i nærområdet eller i fjorden og kan i mye større grad gjenfanges der (Skilbrei m.fl. 2010; Skilbrei & Jørgensen, 2010; Skilbrei 2010).

Eldre fisk som rømmer ser imidlertid ut til å ha dårligere overlevelse over tid (Hansen m.fl. 2006; Skilbrei m.fl. 2010), og flertallet ser ut til å ende opp i elver nord for stedet de rømte fra (Hansen 2006; Hansen & Youngson 2010). Kjønnsmodnende oppdrettslaks kan umiddelbart vandre opp i ferskvann etter rømming, men har betydelig dårligere gytesuksess (spesielt hannene) enn fisk som rømmer tidligere i livet (Fleming m.fl. 1996).

Det er gjort beregninger av hvor mange oppdrettslaks som rømmer på bakgrunn av beregninger av antallet rømt oppdrettslaks i fangstene og kunnskap om overlevelsen fra smolt til voksen laks (Sægrov & Urdal 2006). Disse beregningene antyder at det faktiske antallet laks som rømmer er betydelig høyere enn det registrerte antallet. Det er derfor viktig å gjøre undersøkelser som med større presisjon kan estimere antallet oppdrettslaks som rømmer.

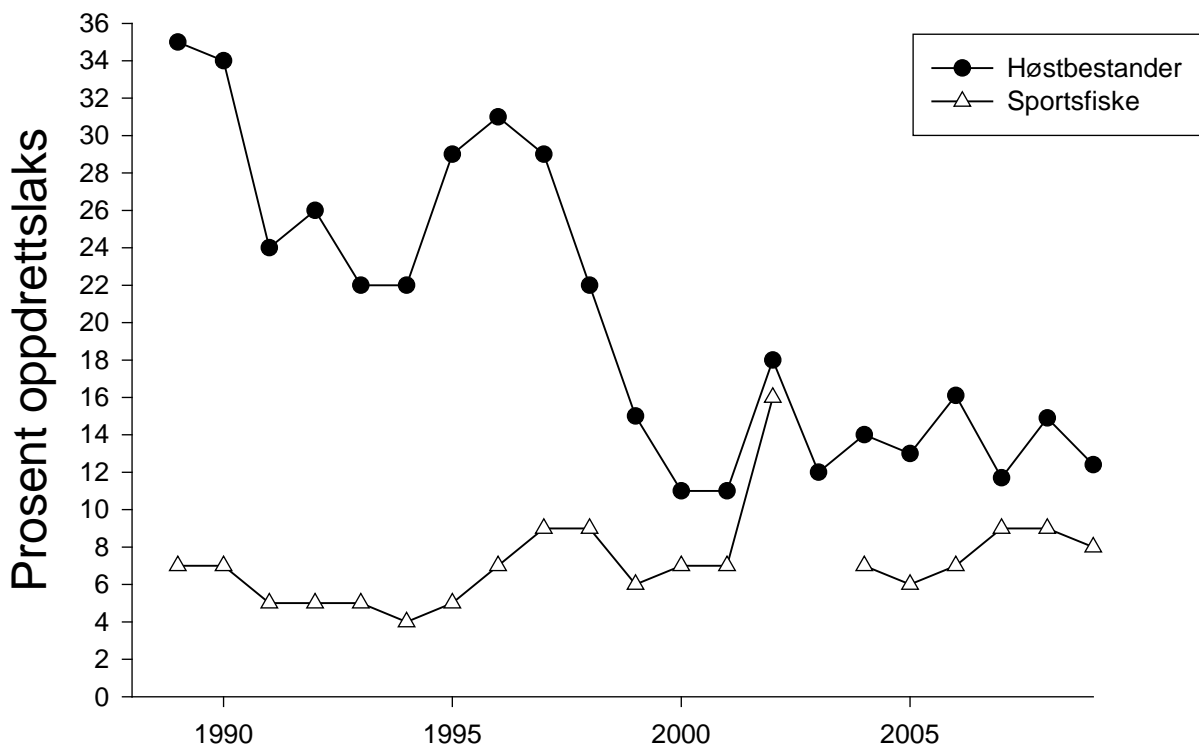
3.3 Måling av andel oppdrettslaks i elver

Det fins registreringer av rømt oppdrettslaks i elver fra og med 1986 (Gausen & Moen 1991). Siden 1989 har NINA ledet et overvåkingsprogram for å anslå andelen rømt oppdrettslaks i sjø og elv ved årlige undersøkelser (Fiske m.fl. 2001; 2006). Undersøkelsene er basert på identifisering av rømt oppdrettslaks på bakgrunn av ytre morfologi og skjellkarakterer (Lund m.fl. 1989). Generelt har andelen (%) av rømt oppdrettslaks vært lavest i sportsfisket i elvene, høyere i stikkprøver om høsten før gyting, og høyest i stikkprøver fra garn- og kilenotfiske i fjorder og i ytre kyststrøk (figur 3.3.1).



Figur 3.3.1. Gjennomsnittlig prosentandel oppdrettslaks (uveid gjennomsnitt over lokaliteter) i sjøfisket i fjorder og i ytre kyststrøk i perioden 1989–2008 (etter Anon. 2010).

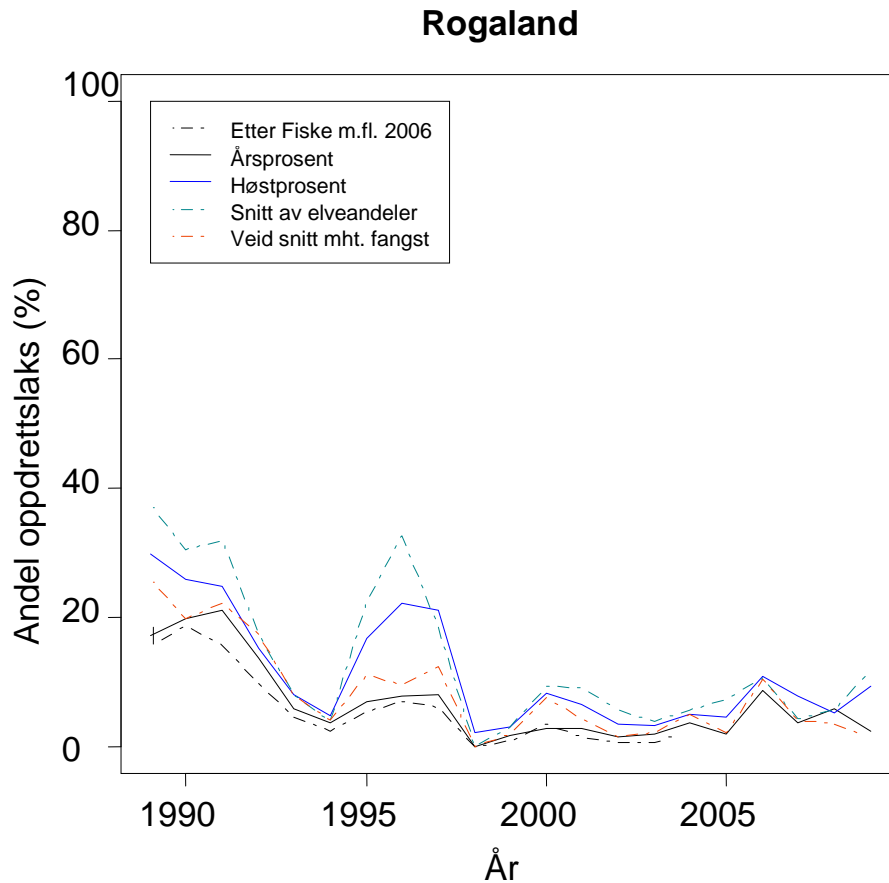
Andelen av oppdrettslaks som blir fanget i sportsfisket i elvene ligger i gjennomsnitt under 10 % de fleste år (figur 3.3.2). Lavere andeler rømt oppdrettslaks i sportsfisket i elvene enn i sjøfisket skyldes at oppdrettslaksen i hovedsak går opp i elva seinere enn villaksen og dermed ikke blir utsatt for fangst i et like langt tidsrom som villaksen. Som en følge av dette er andelen rømt oppdrettslaks i prøvene fra høsten før gyting høyere enn andelen rømt oppdrettslaks i sportsfisket om sommeren. De siste ti årene har det uveide gjennomsnittet av rømt oppdrettslaks i elvene om høsten ligget rundt 15 %, mens det lå over 20 % i alle årene fra 1989 til og med 1998.



Figur 3.3.2. Beregnet prosentandel for innslaget av rømt oppdrettslaks i prøver fra sportsfiske og i prøver fra høsten før gyting (høstbestander) i perioden 1989–2009. Prosentandelene er uveide gjennomsnitt av prøver fra ca. 80 elver om sommeren og ca. 40 elver om høsten. I 2003 ble undersøkelsene ikke finansiert og det er derfor ikke mulig å beregne prosentandel rømt oppdrettslaks i sportsfisket (etter Anon. 2010).

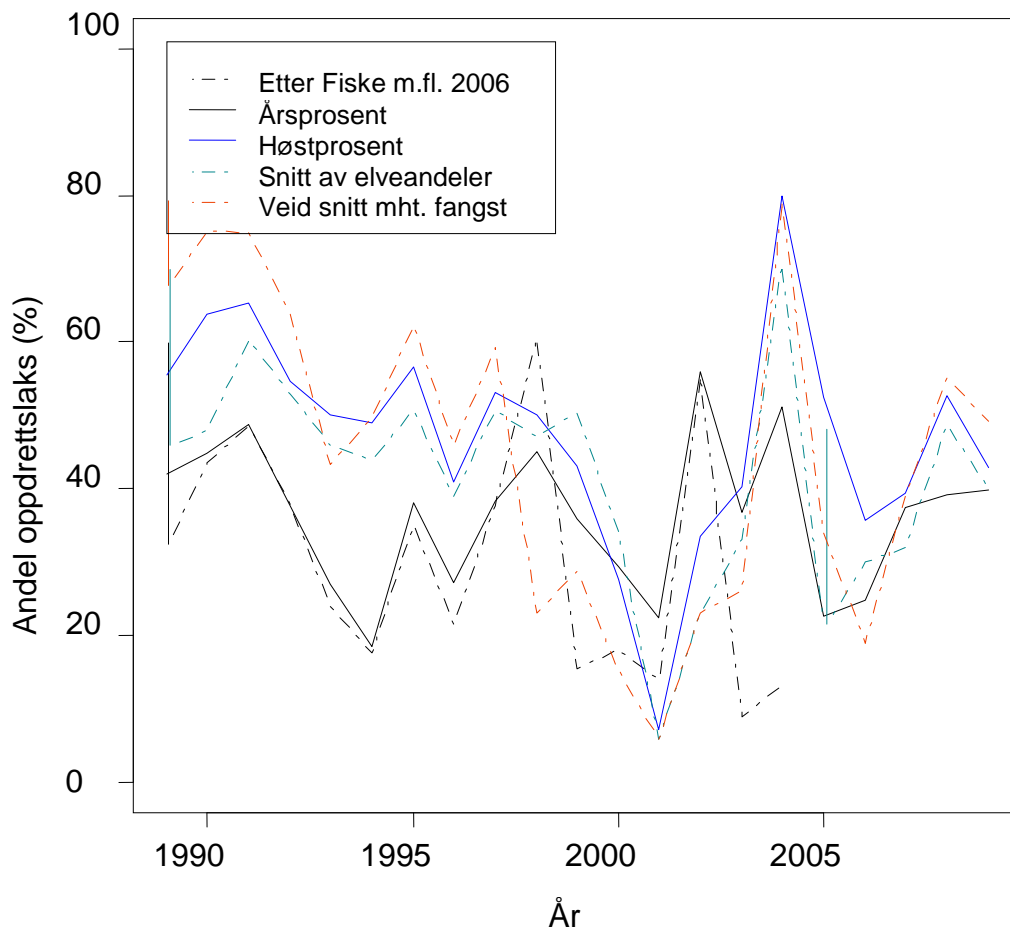
Det er stor geografisk og temporal variasjon i andelen rømt oppdrettslaks i elver. Andelen målt i enkeltvassdrag kan variere fra under 2 % til mer enn 80 % rømt oppdrettslaks (Fiske m.fl. 2001), og selv når andelene beregnes for større områder (regioner eller fylker) viser de stor geografisk variasjon. Regionale gjennomsnittsprosenter er nylig beregnet for ti regioner i Norge for årene 1989–2009 (Fiske m.fl. 2006; Diserud m.fl. 2010). De viser stor geografisk variasjon og betydelig variasjon over tid, som vist for de to fylkene Rogaland og Hordaland (figur 3.3.3 og 3.3.4).

Rogaland har i gjennomsnitt lavere andeler rømt oppdrettslaks enn Hordaland, og andelen rømt oppdrettslaks viser en tydelig nedadgående trend over tid. I Hordaland er det høy andel rømt oppdrettslaks gjennom hele perioden 1989–2009.



Figur 3.3.3. Gjennomsnittlig andel rømt oppdrettslaks i gytebestanden av laks i Rogaland i perioden 1989–2009, beregnet med ulike metoder. Årsprosent er gjennomsnittet av andelen rømt oppdrettslaks i sportsfisket om sommeren og i stikkprøvene om høsten, og er vektet med fangsten i elvene det er tatt prøver fra. Høstprosent er antallet rømt oppdrettslaks i om høsten i elver i fylket, delt på antall fisk i prøvene (etter Diserud m.fl. 2010).

Hordaland



Figur 3.3.4. Gjennomsnittlig andel rømt oppdrettslaks i gytebestanden av laks i Hordaland i perioden 1989–2009, beregnet med ulike metoder. Årsprosent er gjennomsnittet av andelen rømt oppdrettslaks i sportsfiske om sommeren og i stikkprøvene om høsten, og er vektet med fangsten i elvene det er tatt prøver fra. Høstprosent er antallet rømt oppdrettslaks i om høsten i elver i fylket, delt på antall fisk i prøvene (etter Diserud m.fl. 2010).

3.4 Bruk av genetiske markører for å måle faktisk innkryssing

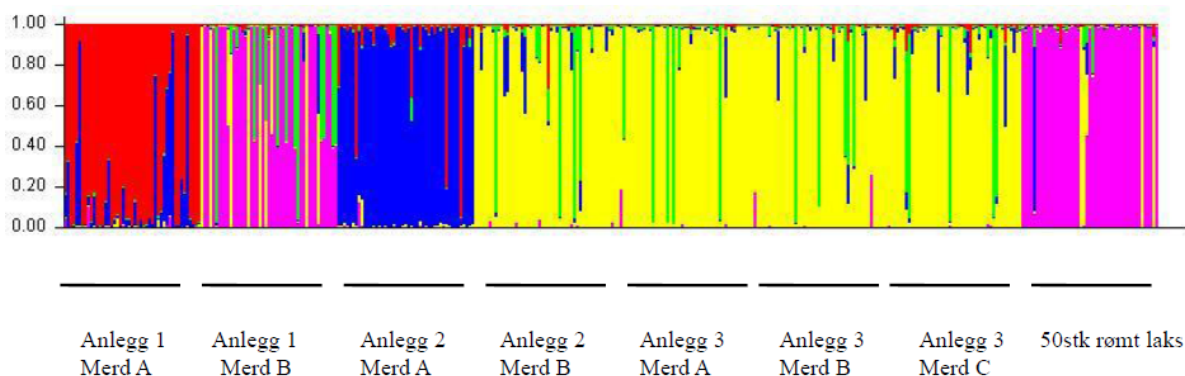
Et viktig steg i å kartlegge genetisk påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville bestander er å kvantifisere innkryssing (genflyt) fra rømt oppdrettslaks til villaks. Andel rømt laks som fanges under sportsfiske om sommeren og andel rømt oppdrettslaks på gyteplassene om høsten er dokumentert gjennom overvåking (Anon. 2010). Det er dokumentert at rømt oppdrettslaks gyter og produserer levedyktig avkom (Lura & Sægrov 1991; Sægrov m.fl. 1997) i naturen. Det er vist under kontrollerte, naturlige forhold at det er seleksjon mot oppdrettslaks både under gyting (Fleming m.fl. 1996, 1997) og blant avkommet i to generasjoner etter gyting (Fleming m.fl. 2000, McGinnity m.fl. 2003). Det fins svært få målinger av den reelle genflyten fra oppdrettslaks til ville bestander. Andel rømt oppdrettslaks i gytebestandene kan sammen med de kontrollerte forsøkene i Imsa og Burrishoole brukes til

å modellere potensialet for genflyt (for eksempel, Hindar m.fl. 2006). Det er likevel nødvendig å kunne dokumentere genflyt fra rømt oppdrettslaks til villaks i naturen.

De første eksemplene på genetiske forandringer i ville laksebestander som følge av innblanding av rømt laks ble avdekket i studier gjennomført i Irland og Nord-Irland på 1990-tallet (Clifford m.fl. 1998a, 1998b; Crozier 1993, 2000). I disse studiene undersøkte forfatterne distinkte og større rømminger av oppdrettslaks fra et enkelt anlegg gjenfanget i en nærliggende elv. Ved å sammenligne frekvensen av ulike genvarianter før og etter rømning og ved å kartlegge den genetiske profilen hos den rømte oppdrettslaksen, ble det mulig å dokumentere at det hadde skjedd en genetisk innblanding. Dette var mulig fordi (1) den rømte laksen kom fra et kjent anlegg hvor den genetiske profilen kunne kartlegges, og (2) denne var ulik den genetiske profilen til villaksen.

Å kvantifisere genetisk innblanding av rømt oppdrettslaks i ville norsk bestander over tid, er imidlertid atskillig mer komplisert enn i de irske enkeltstudiene. Dette skyldes at oppdrettslaks som brukes i Norge har sitt opphav i mange ulike avlslinjer med stor genetisk variasjon mellom disse ulike linjene (Skaala m.fl. 2004, 2005), hvilket skyldes ulike opphav fra forskjellige norske ville laksebestander (Gjedrem m.fl. 1991; Gjøyen & Bentsen 1997) og at avlslinjene endrer seg over tid fra sitt opphav (Mjølnerød m.fl. 1997; Mork m.fl. 1999).

Den store genetiske variasjonen mellom avlslinjer gjenspeiles også i genetiske forskjeller mellom grupper av oppdrettslaks som står i anleggene (Glover m.fl. 2008, 2009b, 2010). Denne variasjonen har blitt benyttet til å spore rømt laks tilbake til anlegg i tilfelle av urapporterte rømminger (figur 3.4.1, Glover m.fl. 2008, 2010), og har blant annet ført til politianmeldelse og bøter for overtredelse av regelverket (Glover 2010).



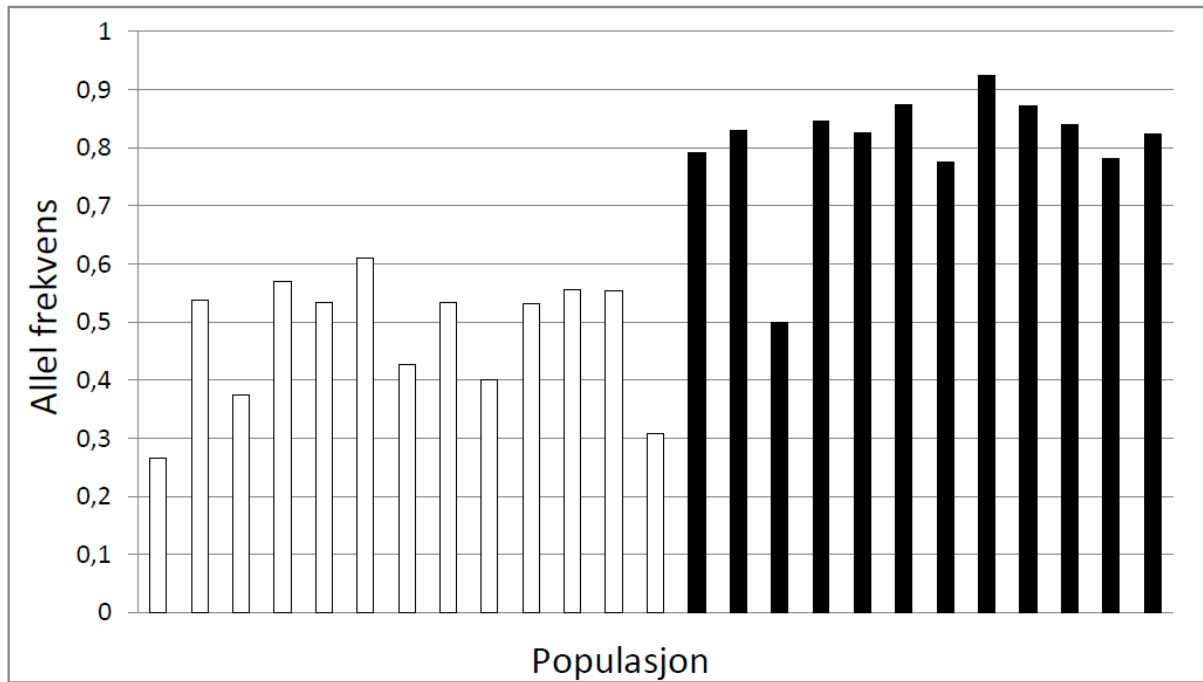
Figur 3.4.1. Sporing av rømt laks tilbake til anlegg. Figuren viser genetisk relasjon mellom 50 rømte laks (gjenfanget i sjøen), og prøver av laks fra tre aktuelle anlegg (det er tatt prøver fra flere merder per anlegg) fiskene kan ha rømt fra (rømmingskilde). Hver farge i figuren representerer en genetisk gruppe, og hvert individ (representert med en vertikal linje) kan være av blandet opphav (for eksempel et individ som er krysset mellom en grønn og blå linje ville vært 50/50 rød/blå i søylen sin). Data viser at det er minst fire tydelige genetiske grupper representert i dette studiet (rød, rosa, blå og gule), og at de rømte fiskene hører til den gruppe som kommer fra anlegg 1 Merd B (rosa). Anlegg 1 Merd B er sannsynligvis opphavet til de rømte fiskene. Dette er en grafisk forenkling av avansert rettsmedisinsk statistikk som er benyttet for å avdekke kilden til den rømte oppdrettslaksen.

I en studie av Skaala m.fl. (2006) ble historiske (skjell samlet fra sportsfiske) og nye genetiske prøver av laks fra syv forskjellige norske elver undersøkt. I tre av disse elvene, som har hatt store mengder rømt oppdrettslaks, ble det avdekket signifikante genetiske forandringer. I en referanseelv med svært lite observert oppdrettslaks, ble det ikke påvist genetiske endringer. Signifikante genetiske forandringer ble heller ikke påvist i to andre elver hvor en hadde observert høye andeler rømt oppdrettslaks. Selv om dette kan indikere at de rømte fiskene har hatt begrenset reproduksjonssuksess i disse elvene, kan en annen forklaring være en kansellerings-effekt som oppstår når fisk fra genetisk ulike oppdrettslinjer krysses inn i de ville bestandene. En slik kansellerings-effekt er modellert med reelle genetiske data (Besnier m.fl., innsendt manuskript), og det ble demonstrert at i noen tilfeller kan det være vanskelig eller umulig å påvise innkryssing av oppdrettslaks i ville bestander selv ved relativt høye nivåer av innkryssing.

En ny studie av laksebestandene i Osterfjord-systemet (Skaala m.fl., under arbeid) der DNA-profiler basert på historisk skjellmateriale og nyinnsamlet materiale er sammenlignet, viser signifikante genetiske forandringer over tid i flere bestander. Det ble også påvist en signifikant reduksjon av de genetiske forskjellene mellom bestandene over tid, noe som samsvarer med tidligere modelleringsarbeider (Mork 1994).

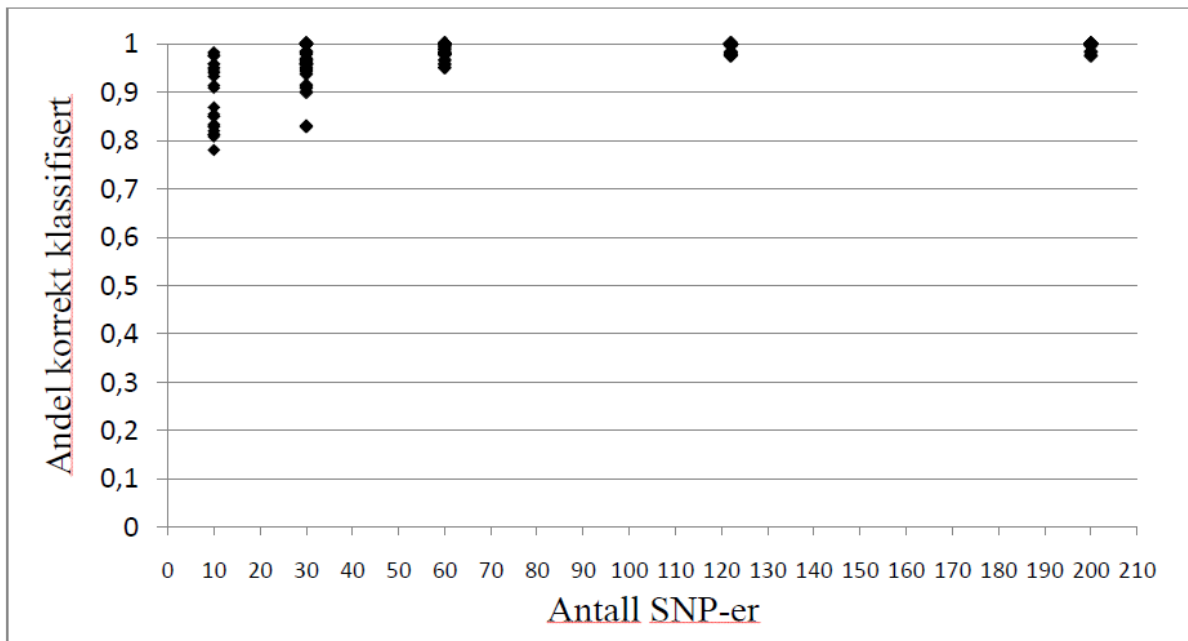
Den ultimate genetiske markøren for å skille mellom villaks og all oppdrettslaks har ulike fikserte genvarianter (alleler) i villaks og oppdrettslaks. For eksempel at all villaks har genvarianten "A" og at denne varianten mangler hos oppdrettslaks som i stedet har

genvarianten ”B”. Siden all norsk oppdrettslaks har sitt opphav fra norsk villaks, kan en ikke vente å finne en slik genetisk markør som har diagnostisk kraft alene. De ulike og delvis isolerte avlslinjene har imidlertid alle vært gjenstand for domestisering og retningsbestemt seleksjon i ca. ti generasjoner mot samme avlsmål. Det er derfor rimelig å anta at genetiske markører som er koblet til egenskaper i disse felles avlsmålene er utviklet i samme retning i de forskjellige avlslinjene, bort fra deres ville opprinnelse. Et eksempel på tilsynelatende retningsbestemt endring i allelfrekvens hos mange oppdrettslinjer i en genetisk markør, er gitt i figur 3.4.2.



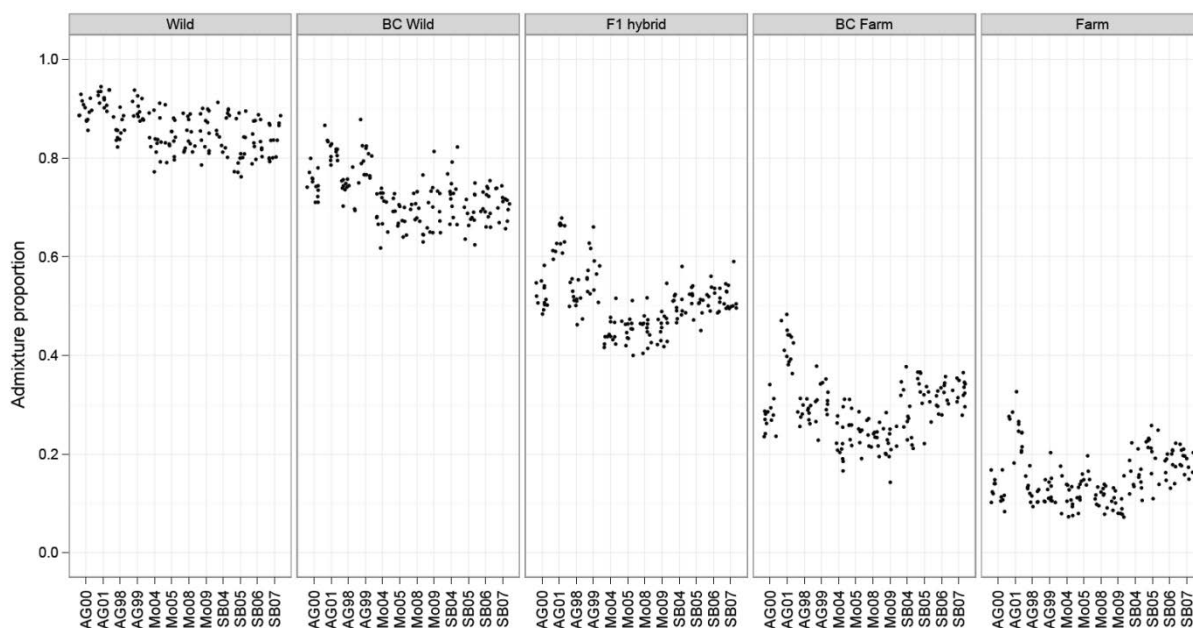
Figur 3.4.2. Allel-(genvariant-)frekvenser i 13 ville (hvite søyler) og 12 oppdrettsbestander (sorte søyler) for én genetisk markør (SNP). Bortsett fra én oppdrettspopulasjon har samtlige et allelfrekvensnivå høyere enn samtlige ville bestander (Karlsson m.fl., upublisert).

Et stort sett med genetiske markører (4514 enkelt nukleotidpolymorfismer, SNP-er) ble undersøkt for å finne et sett med markører lik den i figur 3.4.2, som til sammen kan skille mellom oppdrettslaks og villaks uavhengig av opphav. Et slikt markørsett ble identifisert (Karlsson m.fl. 2011). I alt ble det undersøkt 553 historiske prøver av villaks fra 13 forskjellige elver og 756 oppdrettslaks fra tre avlsselskap, hver med fire atskilte avlslinjer. Blant de 4514 SNP-ene ble det identifisert et sett med 60 SNP-er som til sammen skiller mellom oppdrettslaks og villaks med høy presisjon (figur 3.4.3).



Figur 3.4.3. Individuell klassifisering av villaks og oppdrettslaks for ulike antall SNP-er. Figuren viser gjennomsnittlig andel fisk korrekt karakterisert som vill eller oppdrett fra de forskjellige oppdretts- og ville bestandene. Ved 60 SNP-er ble det oppnådd tilnærmet 100 % riktig klassifisering for samtlige bestander (etter Karlsson m.fl. 2011).

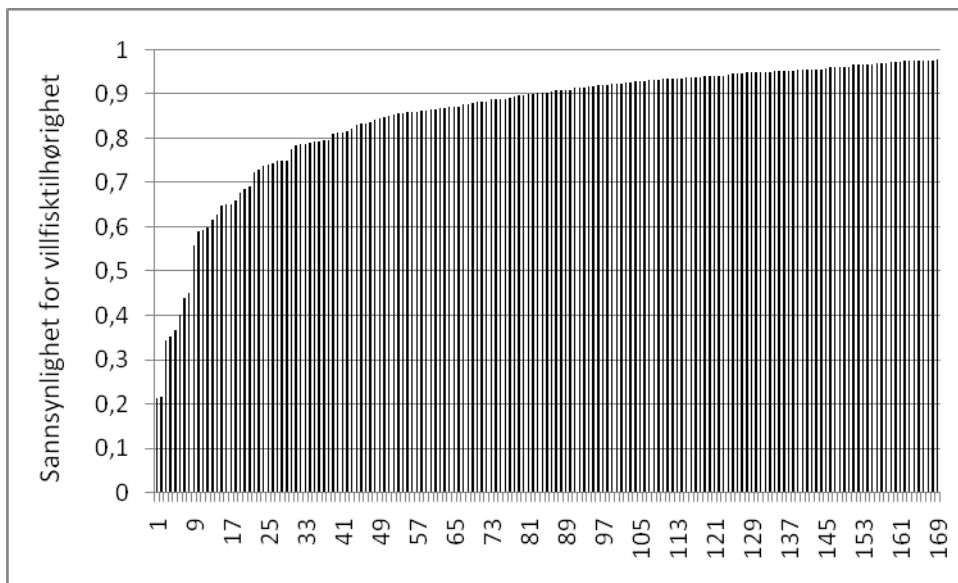
Dette settet med markører kan dermed benyttes til å detektere og kvantifisere genetiske endringer i ville bestander som en følge av innkryssing av oppdrettslaks, uavhengig av hvilke og hvor mange forskjellige oppdrettsbestander som krysses inn (figur 3.4.4). Det må imidlertid understrekes at dette markørsettet er utviklet ved å sammenlikne et begrenset sett med villaksbestander (fra en periode uten eller med få rømte oppdrettslaks) med en stort sett (men ikke alle) av dagens oppdrettslinjer. Feil i klassifiseringen kan oppstå om det er laks fra ukjente oppdrettsstammer som har blandet seg med villaks (Karlsson m.fl. 2011). Derfor er det viktig at denne forskningen følges opp med studier av et komplett sett med oppdrettslinjer, at sammenlikningen gjentas med jevne mellomrom, at det undersøkes oppdrettslaks fra de første generasjonene av avlsprogrammene for å se i hvilken grad de kan atskilles genetisk fra villaks.



Figur 3.4.4. Sannsynlighet for villfiskopphev i alle mulige parvise sammenlikninger av 13 forskjellige ville bestander (Wild) og 12 forskjellige oppdrettsbestander (Farm). Hvert punkt representerer et gjennomsnitt av beregninger der alle individer fra én villaksbestand er sammenliknet med én oppdrettslaksbestand. Videre beregninger av sannsynlighet for villaksopphev blant førstegenerasjons-hybrider (F1) og tilbakekryssinger till villfisk (BC Wild) eller til oppdrettsfisk (BC Farm) er beregnet ved å lage de ulike kryssingene i et dataprogram (etter Karlsson m.fl. 2011, upublisert).

I pågående arbeider av NINA, Nofima Marin, AquaGen, CIGENE og Havforskningsinstituttet brukes dette markørsettet til å kvantifisere innslaget av oppdrettslaks i et stort antall ville laksebestander. Arbeidet er ennå ikke kommet så langt at vi kan forskuttere hvor godt dette markørsettet vil kunne dokumentere varige endringer i villfiskbestandenes genetiske egenskaper. I figur 3.4.5 vises et tenkt eksempel på hvordan dette kan gjøres. Figuren viser 170 individer av laksunger fra naturen, der en ved hjelp av de 60 SNP-ene beregner sannsynligheten for villfisktilhørighet (med tynne søyler) for hvert av individene.

Estimater av sannsynlighet for villfisktilhørighet, slik de er framstilt i figur 3.4.5, vil i stor grad representere de senere års innkryssing. Dette vil derfor representere et minimumsestimat av total introgresjon (inkorporering av genetisk materiale) av oppdrettslaks i ville bestander.



Figur 3.4.5. Beregnet sannsynlighet for villfisktilhørighet for enkeltindivider av laksunger, basert på kunnskap om genetiske forskjeller mellom oppdrettslaks og villaks i 60 SNP-er (etter Karlsson m.fl., upublisert).

For å oppnå så høy presisjon som mulig i estimatene over mulige oppdrettsinnslag i de ville bestandene, har vi i det pågående prosjektet inkludert både nye og gamle prøver av laks fra de forskjellige elvene. Disse er fra skjellanalyser klassifisert som oppdrettslaks eller villaks, og både voksenfisk som ungfisk analyseres. Prosjektet har også som mål å kople de ulike estimatene av genetisk oppdrettslaksinnslag i de forskjellige elvene til kjente egenskaper til elvene og deres laksebestander, samt estimerte andeler rømt oppdrettslaks i elvene. Dette for å bedre forstå hvilke mekanismer som påvirker genetisk innkryssing av oppdrettslaks i villaksbestander.

3.5 Bruk av eksperimenter og modeller

Det er gjennomført omfattende studier i både Norge, Irland og Canada på hvilken reproduksjonssuksess og overlevelse rømt oppdrettslaks og deres avkom har i naturen (McGinnity m.fl. 1997; 2003; Fleming m.fl. 2000; Fraser m.fl. 2010; Skaala m.fl., under arbeid). På bakgrunn av disse eksperimentene er det i noen grad mulig å finne assosiasjoner mellom innkryssing av rømt oppdrettslaks og endringer i bestandens egenskaper og produktivitet (Fleming m.fl. 2000; McGinnity m.fl. 2003). Hvert eksperiment er unikt med hensyn til hvilken kombinasjon av laksestammer (vill og oppdrett) som er brukt og hvilke betingelser eksperimentet er gjort under (for eksempel naturlige eller kunstige miljøforhold, andel av de ulike stammene/avkomsgroppene og tetthet). Selv om disse eksperimentene er svært tidkrevende og omfattende (én til to laksegenerasjoner, tilsvarende 4–10 år) representerer de et begrenset antall datapunkter. En gjennomgang av litteraturen på målt genetisk effekt av utsettinger av genetisk fremmede (inkl. kultiverte) stammer av laksefisk i naturen, viste da også at de målte effektene var uforutsigbare (Hindar m.fl. 1991) og varierte fra ingen påvist effekt til fullstendig introgresjon (samavling) eller fortrenning av den lokale bestanden.

Ved å kombinere data fra eksperimenter og feltstudier med modeller, er det mulig å forutsi endringer i sammensetningen av villfiskbestander samt endringer i genetisk variasjon, viktige egenskaper og gjennomsnittlig "fitness" (Hutchings 1991; Tufto 2001; Tufto & Hindar 2003; Hindar m.fl. 2006; Gilbey m.fl. i Svåsand 2007). En fordel ved bruk av modeller er at det er mulig å gjøre et mye større antall "eksperimenter" enn det som er mulig å gjennomføre i naturen. Modellene kan for eksempel brukes til å vurdere betydningen av tetthet og kroppsstørrelse i villaksbestander for gytesuksessen til rømt oppdrettslaks, samt betydningen av genetiske forandringer i avlslinjene på de genetiske effektene i ville bestander. Modellene bygger på forenklinger og forutsetninger som påvirker konklusjonene, og disse må forstås og etterprøves før det kan trekkes slutninger fra dem.

Modellering vil bli et viktig redskap for å forstå betydningen av egenskaper ved elvemiljø og villaksbestander på suksessen til rømt oppdrettslaks i naturen, særlig når prediksjoner fra modellene kan testes mot empiriske studier med genetiske markører som kan påvise genetiske endringer i villaksbestandene.

3.6 Grenseverdier – muligheter og begrensninger

Grenseverdier for akseptabel genetisk påvirkning fra rømt oppdrettslaks er av flere grunner komplisert å fastsette, som diskutert i kap. 3.1.

Direkte genetisk påvirkning i en gitt bestand forutsetter at den rømte oppdrettsfisken reproducerer. Flere studier har vist at gytesuksessen hos rømt oppdrettsfisk varierer svært mye, avhengig av kjønn, tetthet av vill gytefisk, vannhastighet og topografi i vassdraget og av egenskaper hos den rømte fisken. Også overlevelsen av avkom vil variere mye, blant annet avhengig av egenskaper hos foreldrefisken og tetthet av ungfisk i habitatet.

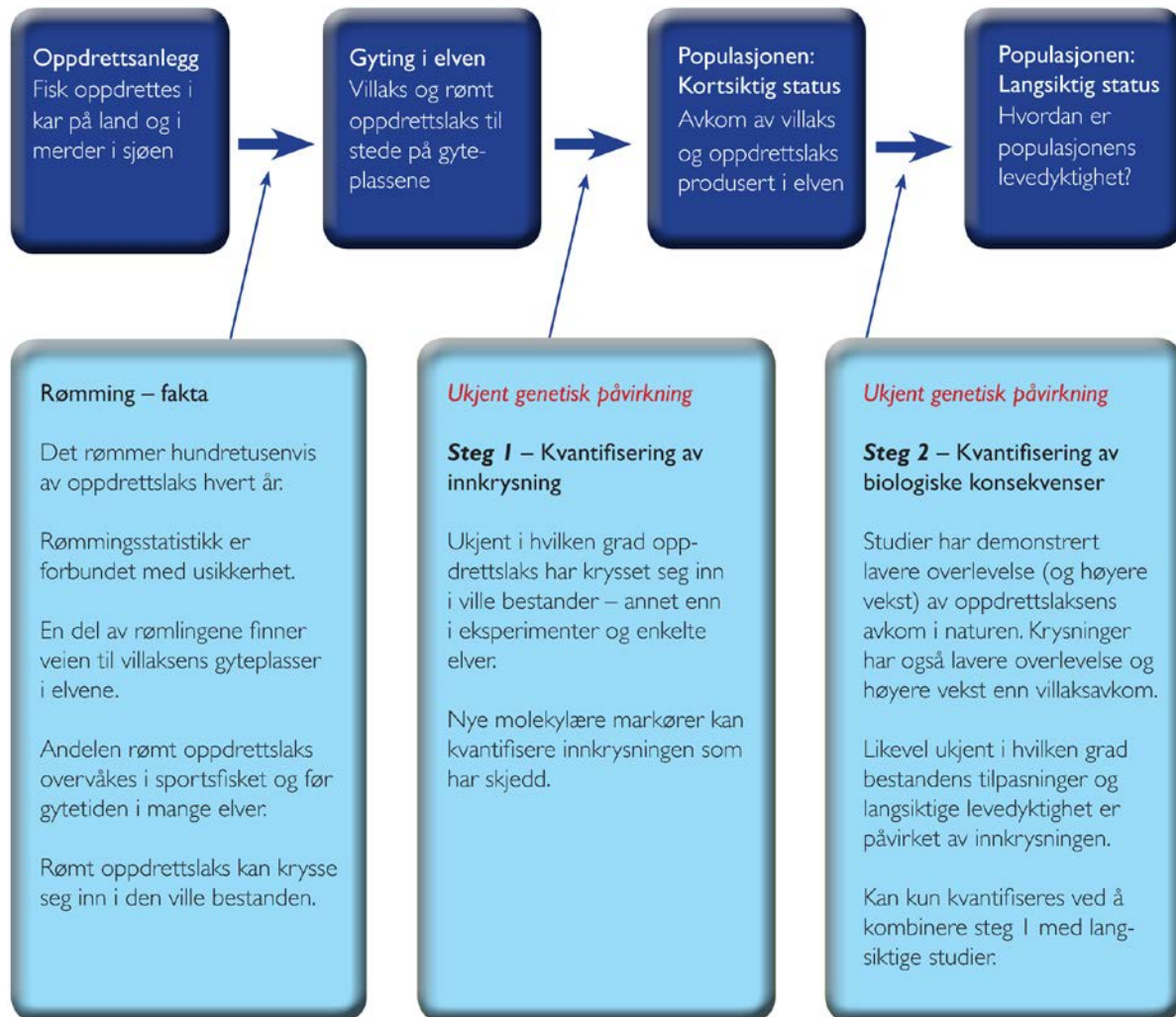
Forslag til å tilnærme seg grenseverdier har vært diskutert av flere (Hindar og Diserud 2007; Anon 2011; Taranger m.fl. 2011).

Vi foreslår at man utvikler grenseverdier for genetisk påvirkning fra rømt oppdrettslaks gjennom følgende to trinn:

1. Grense basert på målbare genetiske endringer i bestandene og/eller i deres genetiske struktur
2. Grense basert på kvantifiserbare endringer i tilpasninger og/eller levedyktighet

Grensene ovenfor er begge hver for seg svært viktige, men stiller ulike krav til datagrunnlag og metoder. Det vil være mulig å kvantifisere grense 1 på forholdsvis kort sikt ved å analysere prøver fra overvåking av lakseelver med genetiske markører som foreslått i neste kapittel, mens grense 2 er adskillig mer komplisert og kommer ikke til å kunne dokumenteres empirisk før etter studier over minst én laksegenerasjon. Grunnen til dette er at til tross for at eksperimentelle studier viser at innkryssing av rømt laks i ville bestander er negativt, kjenner en ikke til hvordan mekanismer som for eksempel lokal tilpasning og seleksjon vil påvirke den rømte oppdrettsfiskens "fitness" i ulike elveøkosystemer. Hva som er en akseptabel grense for genetiske endringer kan variere betydelig mellom bestander, avhengig av hvilke

egenskaper som er viktige for levedyktighet i de ulike elvene og av hvordan elvemiljøet utvikler seg over tid. Grenseverdiene må imidlertid settes lavt, siden genetiske effekter av innkryssing kan være vanskelig å påvise, mens de dokumenterte effektene generelt er negative (Hindar m.fl. 1991, Araki & Schmid 2010, Bourret m.fl. 2011). Grense 2 er delvis avhengig av at grense 1 er kjent (og prosessene rundt grense 1 forstått), og krever langsiktige og kompliserte studier, siden fitness er et mål på relativ suksess over minst én generasjon.



Figur 3.6.1. Skjematisk oversikt over kunnskapsgrunnlag knyttet til rømming og genetisk påvirkning.

Grense 1 viser til steg 1 i figur 3.6.1 og henviser til ukjent genetisk påvirkning i form av faktisk innkryssing i de ville bestandene. Offentlig statistikk viser at det er rømt oppdrettslaks på gyteplassene (og overvekt av rømt oppdrettslaks i noen elver i noen år). Man vet også at rømt oppdrettslaks har redusert gytesuksess i forhold til vill laks, men den faktiske graden av innkryssing og hybridisering mellom oppdrettslaks og vill laks i disse bestander er nærmest ukjent. For å kunne diskutere genetisk påvirkning må en starte med å kvantifisere sammenhengen mellom andel rømt oppdrettslaks og målbare genetiske endringer, og deretter beregne størrelsen på disse endringene.

Graden av genetisk innblanding vil kunne måles ved å analysere genetiske markører (mikrosatellitt- og SNP-markører). I første omgang analyseres historiske prøver (før oppdrett) og nåtidige prøver fra ville laksebestander der en har funnet forskjellige andeler rømt oppdrettslaks de siste årene (se for eksempel Diserud m.fl. 2010). En analyse av laksebestandene i mange elver vil deretter kunne gi svar på hvordan ulike laksebestander responderer på ulik grad av rømt oppdrettslaks (Grense 1). Grense 1 sier midlertidig ingenting konkret om grense 2, der langsiktige og til dels kompliserte studier trengs, og der genetiske analyser må kompletteres med studier av økologiske egenskaper og bestandens levedyktighet.

4. Foreløpig forslag til indikator

På bakgrunn av målsettingen i Strategi for en miljømessig bærekraftig havbruksnæring (Fiskeri- og kystdepartementet 2009): ”*Genetisk påvirkning og rømming: Havbruk bidrar ikke til varige endringer i de genetiske egenskapene til villfiskbestandene*” og dagens tilgjengelige metoder for å kvantifisere mulige genetiske endringer i naturen i ville laksebestander, som resultat av interaksjon med rømt oppdrettslaks, foreslår vi anvendelse av følgende molekylærgenetiske markører:

- Et sett med SNP-markører utviklet for å skille mellom vill- og oppdrettet laks, uavhengig av opprinnelse (Karlsson m.fl. 2011).
- Et sett med mikrosatellittmarkører som blir brukt i genetiske studier av laks fra hele utbredelsesområdet, og som nå er gjenstand for storskala studier i europeisk sammenheng (Ellis m.fl. 2011).

Disse to typene av genetiske markører utfyller hverandre med hensyn til genetisk informasjon som kan identifisere og kvantifisere genetisk endring innen og mellom laksebestander på grunn av immigrasjon av rømt oppdrettslaks. SNP-er er egnet for storskala screening av lakseelver for å kvantifisere innslag av oppdrettslaks, mens mikrosatellittmarkører er egnet for påvisning av endringer i genetisk struktur, både i tid og rom. Med disse genetiske markørene kan man nå kvantifisere det genetiske innslaget av rømt oppdrettslaks i ungfiskbestandene og påfølgende tilbakevandrende gytefisk av laks i en rekke elver. Det betyr at steg 1 i flytdiagrammet (figur 3.6.1) kan oppnås realistisk på kort sikt.

Det er også interessant å vurdere i hvilken grad andelen rømt oppdrettslaks som blir registrert i lakseelvene kan brukes som en god indikasjon på genetisk påvirkning. Dette kan undersøkes ved å kombinere overvåking fra mange elver med mer intensive studier i enkelte elver for å se om det er en sammenheng mellom andelen av rømt oppdrettslaks i gytebestandene og genetiske endringer hos avkommet (målt hos årsyngel eller eldre laksunger). Basert på molekylærgenetisk analyse og registrering av andel rømt oppdrettslaks i lakseelver foreslår vi en kombinasjon av ekstensiv og intensiv overvåking.

4.1 Ekstensiv overvåking i mange elver

Målsettingen for den ekstensive overvåkingen er å følge utviklingen i villaksbestander i hele Norge med hensyn til å dokumentere genetiske endringer som kan knyttes til gyting av rømt oppdrettslaks. Denne overvåkingen kan utføres med forholdsvis begrenset innsats i hver elv, men må være landsdekkende, og må også inkludere oppdatert genetisk karakteristikk av de ulike oppdrettsstammene.

Det tas prøver av gytefisk i forbindelse med overvåking av rømt oppdrettslaks (både vill og rømt oppdrettslaks i mange elver). Prøver av gytefisk (helst også ungfisk) tas hvert år, eventuelt med to til flere års mellomrom etter en rullerende plan, og bør fokuseres på vassdrag der en kan sikre referanseprøver fra "før"-situasjonen. Antall individer per stikkprøve bør være rundt 100–150 (gytefisk og ungfisk). For å danne et godt bilde av situasjonen med hensyn til genetiske endringer bør det være ca. hundre vassdrag. Undersøkelser som pågår nå vil kunne brukes til å lage en detaljert liste over hvilke vassdrag som bør studeres.

4.2 Intensiv overvåking i utvalgte elver

Målsettingen for den intensive overvåkingen i utvalgte elver er å forstå sammenhengen mellom genetiske endringer som skyldes innkryssing av oppdrettslaks i villaksbestanden og endringer i bestandens tilpasninger og levedyktighet. Dette innebærer detaljerte økologiske analyser av overlevelse, vekst, smoltifisering og kjønnsmodning (m.m.) på genetisk identifiserbare individer. Detaljerte økologiske undersøkelsene tilhører Steg 2 og er ikke kostnadsberegnet under. Intensiv genetisk overvåking i et utvalg elver er nødvendig for Steg 1 og er tatt med i kostnadsberegningene.

Det tas prøver av gytefisk og deres avkom som årsyngel, eldre laksunger og tilbakevandrende laks i samme kohort (årsklasse) i et utvalg elver som er geografisk representative og hvor undersøkelser er gjennomførbare. Opplegget for hver elv vurderes etter en laksegenerasjon (>4 år). Dette innebærer analyse av flere hundre fisker per elv, men færre elver enn for ekstensiv overvåking, i størrelsesorden 10–15 elver.

4.3 Kostnader

Vi kan beregne kostnader av ekstensiv og intensiv overvåking under visse forutsetninger (spesifisert under). I regi av overvåkingen av nasjonale laksevassdrag og nasjonale laksefjorder (Bjørn m.fl. 2010) foretas det nå beregninger på kostnadene for å ta prøver av fisk fra et utvalg elver (både gytefisk og laksunger). Dette er en betydelig kostnad dersom overvåking skal foregå i anslagsvis 50–100 vassdrag. Vi utfører ikke noen egen beregning her, men viser til utvalget som vurderer dette. Vi har beregnet kostnad for genetisk overvåking basert på premisset at prøvene er samlet inn gjennom et kvalitetssikret system. Kostnadene ligger da i organisering av prøvene, DNA-isolering, genotyping, dataanalyse og kvalitetssikring, samt rapportskrivning. Vi har antatt en forbruksvarekostnad på 20 kr per DNA-isolering, 105 kr for SNP-analyse (99 SNP-er) og 30 kr for mikrosatellittanalyse (ca. 20

mikrosatellitter) i følgende beregninger per individ analysert (dvs. total kjemisk analysekostnad per fisk = 155 kr). Dette er uten arbeidskostnader som kommer i tillegg.

Ekstensiv overvåking (når prøvene foreligger): Vi beregner kostnader basert på antagelsen om at 100 elver analyseres annet hvert år for i gjennomsnitt 150 individer per stikkprøve. Dette blir 7500 individer årlig.

Genotyping av et stort antall individer fra ville laksebestander med det diagnostiske settet med SNP-markører er allerede igangsatt. Dette tar sikte på å presentere en første kvantifisering av genetiske endringer i ville laksebestander. Det er også under analyse et stort antall bestander med vekt på mikrosatellitter. En plan for framtidige analyser bør ta hensyn til de igangsatte analysene.

Intensiv overvåking (når prøvene foreligger): Vi beregner kostnader basert på antagelsen om at 15 elver følges opp i en 5-årsperiode med til sammen 1000 fisk per elv = 15 000 fisk i løpet av fem år (årlig antall = 3000).

Tabell 4.3.1. Tilnærmede årlige kostnader inkludert organisering, genetiske analyser og rapportskrivning for anslagsvis 100 elver med ekstensiv overvåking og 15 elver med intensiv overvåking. Tabellen forutsetter at prøvene er samlet inn av kvalifisert personale, og organisert og levert til instituttene som skal utføre analysejobben. Se tekst for mer utfyllende opplysninger.

Type overvåking	Tilnærmede kostnader (Årlig basis)			
	Organisering, rapportskrivning m.m.	Drift (DNA-analyser)	Arbeid (DNA-analyser)	Totalt
Ekstensiv (7500 fisk)	1 500 000	1 160 000	1 500 000	4 160 000
Intensiv (3000 fisk)	600 000	465 000	600 000	1 665 000
Totalt (10 500 fisk)	2 100 000	1625 000	2 100 000	5 825 000

Utviklingen av genetiske markører hos laks skjer meget raskt. Vi anbefaler å starte overvåkingen basert på (et stort antall) kjente genetiske markører, samtidig som vi har tro på at det i framtiden vil kunne benyttes bedre markørsett til en annen kostnad enn i dag.

5. Referanser

- Allendorf, F.W., P.A. Hohenlohe & G. Luikart. 2010. Genomics and the future of conservation genetics. *Nature Reviews Genetics* 11: 697-709.
- Altukhov, Yu.P. & Salmenkova, E.A. 1994. Straying intensity and genetic differentiation in salmon populations. *Aquaculture and Fisheries Management* 25, Supplement 2: 99-120.
- Anon. 2009. Status for norske laksebestander i 2009 og råd om beskatning. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 1, 230 s.
- Anon. 2010. Status for norske laksebestander i 2010. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 2, 213 s.
- Anon. 2011. Kvalitetsnormer for laks – anbefalinger til system for klassifisering av villaksbestander. Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 1, 105 s.
- Araki, H., & Schmid, C. 2010. Is hatchery stocking a help or harm? Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys. *Aquaculture* 308: S2-S11.
- Araki, H., Cooper, B. & Blouin, M.S. 2009. Carry-over effect of captive breeding reduces reproductive fitness of wild-born descendants in the wild. *Biology Letters* 5: 621-624.
- Bekkevold, D., Hansen, M.M. & Nielsen, E.E. 2006. Genetic impacts of gadoid culture of wild populations: predictions, lessons from salmonids, and possibilities for minimizing adverse effects. *ICES Journal of Marine Science* 63: 198-208.
- Bert, T.M. (red.) 2007. *Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands.
- Billingsley, L.W. (red.) 1981. Proceedings of the stock concept international symposium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38: 1457-1921.
- Bjørn, P.A., Finstad, B., Fiske, P., Skaala, Ø. og Bremset, G. 2010. Program for overvåking av nasjonale laksevassdrag og laksefjorder. Forslag til overvåking med prioriteringer utarbeidet av prosjektgruppe for overvåking i NLV og NLF, 35 sider.
- Bourret, V., O'Reilly, P.T., Carr, J.W., Berg, P.B. & Bernatchez, L. 2011. Temporal change in genetic integrity suggests loss of local adaptation in a wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) population following introgression by farmed escapees. *Heredity* 106: 500-510.
- Clifford, S.L., 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, S.L., 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, T.F., Ni Challanain, D., 1991. Genetic characterisation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) lines farmed in Ireland. *Aquaculture*, 98: 209–216.
- Crozier, W.W. 1993. Evidence of genetic interaction between escaped farmed salmon and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a Northern Irish River. *Aquaculture* 113: 19–29.

- Crozier, W.W. 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, T.L. & Hutchings, J.A. 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.
- Diserud, O.H., Fiske, P. & Hindar, K. 2010. Regionvis påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander i Norge. NINA Rapport 622. 40 s.
- Einum, S. & Fleming, I.A. 1997. Genetic divergence and interactions in the wild among native, farmed and hybrid Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 50, 634–651. Tema: Miljø 343.
- Ellis, J., og 29 medforfattere. 2011. Microsatellite standardization and evaluation of genotyping error in a large multi-partner research programme for conservation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Genetica* 139: 353–367.
- Ferguson, A., Fleming, I.A., Hindar, K., Skaala, Ø., McGinnity, P., Cross, T. & Prodöhl, P. 2007. Farm escapes, pp. 357-398. In E. Verspoor, L. Stradmeyer & J. L. Nielsen (Eds) *The Atlantic Salmon: Genetics, Conservation and Management*. Blackwell, Oxford.
- Ferguson, A., McGinnity, P., Baker, N., Cotter, D., Hynes, R. O'Hara, B., O'Maoileidigh, N., Prodöhl, P., Rogan, G. 2002. A 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, L.P. 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 Journal of Marine Science* 63: 1182-1189.
- Fiske, P., Lund, R.A., Østborg, G.M. & Fløystad, L. 2001. Rømt oppdrettslaks i kyst- og elvefisket i årene 1989-2000. NINA Oppdragsmelding, 704: 1-26.
- Fjelldal, P.G., Glover, K.A., Skaala, O., Imsland, A., Hansen, T.J., 2009. Vertebral body mineralization and deformities in cultured Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): Effects of genetics and off-season smolt production. *Aquaculture* 296, 36-4.
- Fleming, I., Hindar, K., Mjølnerød, I.B., Jonsson, B., Balstad, T., Lamberg & A. 2000. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 267: 1517–1523.
- Fleming, I.A. & 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.A. 1995. Reproductive success and the genetic threat of cultured fish to wild populations. In *Protection of aquatic biodiversity* (Philipp, D.P., Epifanio, J.M., Marsden, J.E. & Claussen, J.E., eds), pp. 117–135. *Proceedings of the World Fisheries Congress, Theme 3*. Oxford and IBH Publishing, New Delhi, India.
- Fleming, I.A., Agustsson, T., Finstad, B., Johnsson, J.I., Björnsson, B.Th. 2002. Effects of domestication on growth physiology and endocrinology of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 1323–1330.
- Fleming, I.A., Jonsson, B., Gross, M.R. & 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, I.A., Lamber, A & Jonsson, B. 1997. Effects of early experience on the reproductive performance of Atlantic salmon. *Behav. Ecol.* 8: 470-480.
- Fraser, D.J., Houde, A.L.S., Debes, P.V., O'Reilly, P., Eddington, J.D. & Hutchings, J.A. 2010. Consequences of farmed-wild hybridization across divergent populations and multiple traits in salmon. *Ecological Applications* 20: 935-953.
- García de Leániz C, Fleming I, Einum S, Verspoor E, Consuegra S, Jordan WC, Aubin-Horth N, Lajus DL, Villanueva B, Ferguson A, Youngson AF, Quinn TP (2007) Local adaptation. I: Verspoor E, Stradmeyer L, Nielsen JL (red.) *The Atlantic salmon; genetics, conservation and management*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, pp 195-235.
- Gausen, D. & Moen, V. 1991. Large-scale escapes of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) into Norwegian rivers threaten natural populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 426-428.
- Gjedrem, T., Gjøen, H.M., & Gjerde, B. 1991. Genetic origin of Norwegian farmed salmon. *Aquaculture* 98: 41-50.
- Gjøen, H.M. & Bentsen, H.B. 1997. Past, present, and future of genetic improvement in salmon aquaculture. *ICES Journal of Marine Science*, 54: 1009-1014.
- Glover, K.A. 2010. Forensic identification of farmed escapees: a review of the Norwegian experience. *Aquaculture Environment Interactions* 1:1-10.
- Glover, K.A., Bergh, O., Rudra, H. & Skaala, O. 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, K.A., Hansen, M.M. & Skaala, Ø. 2009b. Identifying the source of farmed escaped Atlantic salmon: Bayesian clustering analysis increases accuracy of assignment. *Aquaculture* 290: 37-46.
- Glover, K.A., Hansen, M.M., Lien, S., Høyheim, B. & Skaala, Ø. 2010. A comparison of SNPs and microsatellites for delineating population genetic structure and performing individual genetic assignment. *BMC Genetics* 11: 2
- Glover, K.A., Otterå, H., Olsen, R. E., Slinde, E., Skaala, Ø. 2009a. A comparison of farmed, wild and hybrid Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) reared under semi-commercial conditions. *Aquaculture* 286: 203-210.
- Glover, K. A., Otterå, H., Olsen, R. E., Slinde, E., Skaala, Ø. 2009c. A comparison of farmed, wild and hybrid Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) reared under semi-commercial conditions. *Aquaculture* 286: 203-210.
- Glover, K.A., Skaala, Ø. 2006. Temporal stability of sea louse *Lepeophtheirus salmonis* Kroyer populations on Atlantic salmon *Salmo salar* L. of wild, farm and hybrid parentage. *Journal of Fish Biology* 68: 1795-1807.
- Glover, K.A., Skar, C., Christie, K.E., Glette, J., Rudra, H. & Skaala, O. 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, K.A., Skilbrei, O.T. & Skaala, Ø. 2008. Genetic assignment identifies farm of origin for a group of farmed escaped salmon in a Norwegian fjord. *ICES Journal of Marine Science*, 65, 921-920.

- Hansen, L.P., Håstein, T., Nævdal, G., Saunders, R.L. & Thorpe, J.E. (red) 1991. Interactions between cultured and wild Atlantic salmon. *Aquaculture* 98: 1-324.
- Hansen, L.P. & Youngson, A.F. 2010. Dispersal of large farmed Atlantic salmon, *Salmo salar*, from simulated escapes at fish farms in Norway and Scotland. *Fisheries Management and Ecology* 17, 28-32.
- Hansen, L.P. 2006a. Migration and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) released from two Norwegian fish farms. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1211-1217.
- Hansen, L.P. 2006b. Vandring og spredning av rømt oppdrettslaks. NINA Rapport 162: 1-21.
- Hansen, L.P. Døving, K.B & Jonsson B. 1987. Migration of farmed adult Atlantic salmon with and without olfactory sense, released on the Norwegian coast. *J. Fish Biol.* 30: 713-721.
- Hindar, K., & Diserud, O. 2007. Sårbarhetsvurdering av ville laksebestander ovenfor rømt oppdrettslaks. NINA Rapport 244. 45 s.
- Hindar, K., Fleming, I.A., McGinnity, P. & Diserud, O. 2006. Genetic and ecological effects of salmon farming on wild salmon: modelling from experimental results. *ICES J. Mar. Sci.* 63: 1234-1247.
- Hindar, K., Ryman, N. & Utter, F. 1991. Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 945-957.
- Houde, A.L.S., Fraser, D.J. & Hutchings, J.A. 2010. Reduced anti-predator responses in multi-generational hybrids of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Conservation Genetics*, 11, 785-794.
- Høyer, K.G. & Aall, C. 2002. Lokale indikatorer for bærekraftig utvikling. Bærekraftsindikatorenes teori og historie – men med hvilken framtid? I: Aall, C., Høyer, K.G. & Lafferty, W. (red.) *Fra miljøvern til bærekraftig utvikling i kommunene. Lokale agendaer, tiltak og utfordringer.* Gyldendal, Oslo.
- Hutchings, J.A. 1991. The threat of extinction to native populations experiencing spawning intrusions by cultured Atlantic salmon. *Aquaculture* 98: 119-132.
- Hutchinson, P. (red.) 1997. Interactions between salmon culture and wild stocks of Atlantic salmon: The scientific and management issues. *ICES Journal of Marine Science* 54: 963-1225.
- Hutchinson, P. (red.) 2006. Interactions between aquaculture and wild stocks of Atlantic salmon and other diadromous fish species: Science and management, challenges and solutions. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1159-1371.
- Jensen O., Dempster, T., Thorstad E.B., Uglem I. & Fredheim A. 2010. Escapes of fishes from Norwegian sea-cage aquaculture: causes, consequences and prevention. *Aquaculture Environmental Interactions* 1:71-83.
- Johnsson, J.I., Björnsson, B.Th. 1994. Growth hormone increases growth rate, appetite and dominance in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Animal Behaviour*, 48, 177–186.
- Johnsson, J.I., Höjesjö, J. & Fleming, I.A. 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.

- Johnsson, J.I., Petersson, E., Jönsson, E., Björnsson, B.Th. & 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.
- Jönsson E., Johnsson J.I. & Björnsson, B.Th. (1996) Growth hormone increases predation exposure of rainbow trout. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 263, 647–651.
- Jonsson, N., Hansen, L. P. & Jonsson, B. 1991. Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. Journal of Animal Ecology 60: 937-947.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 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.
- Karlsson, S., T. Moen & K. Hindar. 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, K. & Hindar, K. 2011. Generic genetic differences between farmed and wild Atlantic salmon identified from a 7K SNP-chip. Molecular Ecology Resources 11 (Suppl. 1): 247-253.
- Lund R.A. & Heggberget T.G. 1990. Fjordvandring av laksunger, *Salmo salar* L.; Mulig spredningsvei for *Gyrodactylus salaris*. NINA Forskningsrapport 5: 1-10.
- Lund, R.A., Hansen, L.P. & Järvi, T. 1989. Identifisering av oppdrettslaks og vill-laks ved ytre morfologi, finnestørrelse og skjellkarakterer. NINA Forskningsrapport 1: 1-54. Lura, H. & Sægrov, H. 1991. Documentation of successful spawning of escaped farmed female Atlantic salmon, *Salmo salar*, in Norwegian rivers. Aquaculture 98: 151-159.
- Martin-Smith, K.M., Armstrong, J.D., Johnsson, J.I. & Björnsson, B.Th. 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., 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 of London, Series B. 270: 2443-2450.
- McGinnity, P., Stone, C., Taggart, J.B., Cooke, D.D., Cotter, D., Hynes, R., McCamley, C., Cross, T. & Ferguson, A. 1997. Genetic impact of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on native populations: use of DNA profiling to assess freshwater performance of wild, farmed, and hybrid progeny in a natural river environment. ICES Journal of Marine Science 54: 998–1008.
- Mjølnærød, I.B., Refseth, U.H., Karlsten, E. Balstad, T., Jakobsen, K.S. & 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.
- Mork, J. 1994. Straying and population genetic structure. Aquaculture and Fisheries Management 25, Supplement 2: 93-98.
- Mork, J., Bentsen, H.B., Hindar, K. & Skaala, Ø. 1999. Genetiske interaksjoner mellom oppdrettslaks og vill laks, s. 181-200 i Til laks åt alle kan ingen gjera? Norges offentlige utredninger 1999:9, Statens forvaltningstjeneste, Oslo.

- Naylor, R., Hindar, K., Fleming, I.A., Goldberg, R., Williams, S., Volpe, J., Whoriskey, F., Eagle, J., Kelso, D. & Mangel, M. 2005. Fugitive salmon: assessing risks of escaped fish from aquaculture. *BioScience* 55: 427-437.
- Normandeau, E., Hutchings, J.A., Fraser, D.J., Bernatchez, L., 2009. Population-specific gene expression responses to hybridization between farm and wild Atlantic salmon. *Evolutionary Applications* 2, 489-503.
- Norris, A.T., Bradley, D.G. and Cunningham, E.P. 1999. Microsatellite genetic variation between and within farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Aquaculture* 180: 247-264.
- Rengmark, A.H., 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.
- Ryman, N. (red.) 1981. Fish Gene Pools. Preservation of Genetic Resources in Relation to Wild Fish Stocks. *Ecological Bulletins (Stockholm)* 34: 1-111.
- Ryman, N. 1991. Conservation genetics considerations in fishery management. *Journal of Fish Biology* 39 (Suppl. A): 211-224.
- Sægrov, H. & Urdal, K. 2006. Rømt oppdrettslaks i sjø og elv; mengd og opphav. Rådgivende Biologer Rapport 947: 21 s.
- 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.
- Skaala, Ø., Høyheim, B., Glover, K.A., 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., Makhrov, A.A., Karlsen, T., Jørstad, K.E., Altukhov, Y.P., Politov, D.V., Kuzishin, K.V. & Novikov, G.G. 1998. Genetic comparison of salmon from the White Sea and north-western Atlantic Ocean. *Journal of Fish Biology* 53, 569-580.
- Skaala, Ø., Taggart, J.B. & Gunnes, K., 2005. Genetic differences between five major domesticated strains of Atlantic salmon and wild salmon. *Journal of Fish Biology. Suppl. A.* 67: 118-128.
- Skaala, Ø., Wennevik, V., Glover, K.A. 2006. Evidence of temporal genetic change in wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations affected by farmed escapees. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1224-1233.
- Skilbrei, O.T. 2010. Reduced migratory performance of farmed Atlantic salmon post-smolts from a simulated escape during autumn. *Aquaculture Environment Interactions* 1: 117–125.
- Skilbrei, O.T. 2011. Adult recaptures of farmed Atlantic salmon post-smolts allowed to escape during summer. *Aquaculture Environment Interactions* 1: 147-153.

- Skilbrei, O.T., Holst, J.C., Asplin, L. & Mortensen, S. 2010. Horizontal movements of simulated escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a western Norwegian fjord. *ICES Journal of Marine Science* 67: 1206-1215.
- Skilbrei, O.T., Jørgensen, T. 2010. Recapture of cultured salmon following a large-scale escape experiment *Aquaculture Environment Interactions* 1: 107 – 115.
- Solem, O., Berg, O.K. & Kjosnes, A.J. 2006. Inter- and intra-population morphological differences between wild and farmed Atlantic salmon juveniles. *Journal of Fish Biology*, 69, 1466-1481.
- Stabell, O. B. 1984. Homing and olfaction in salmonids: a critical review with special reference to the Atlantic salmon. *Biol. Rev.* 59: 333-388.
- Ståhl, G. & K. Hindar. 1988. Genetisk struktur hos norsk laks: status og perspektiver. Rapp. 1-1988, Fiskeforskningen, Direktoratet for naturforvaltning, Trondheim, 57 s.
- Ståhl, G. 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon, s. 121-140 i N. Ryman & F. Utter (red.). *Population Genetics and Fishery Management*. University of Washington Press, Seattle, WA.
- Stokesbury, M.J. & Lacroix, G.L. 1997. High incidence of hatchery origin Atlantic salmon in the smolt output of a Canadian river. *ICES Journal of Marine Science* 54: 1074-1081.
- Svåsand T., Crosetti D., García-Vázquez E., Verspoor E. (red.). 2007. Genetic impact of aquaculture activities on native populations. *Genimpact final scientific report (EU contract RICA-CT-2005-022802)*. 176 pp. <http://genimpact.imr.no/>
- Taranger, G.L.T, Boxaspen K.K., Madhun A.S. & Svåsand, T. (redaktører) 2011. Risikovurdering av norsk fiskeoppdrett, *Fisken og havet*, særnummer 3-2010.
- Taylor, E. B. 1991. A review of local adaptation in Salmonidae, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture* 98: 185-207.
- Thodesen, J., Grisdale-Helland, B., Helland, S.J. & Gjerde, B. 1999. Feed intake, growth and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 180: 237–246.
- Tufto, J. & Hindar, K. 2003. Effective size in management and conservation of subdivided populations. *Journal of Theoretical Biology* 222: 273-281.
- Tufto, J. 2001. Effects of releasing maladapted individuals: A demographic-evolutionary model. *American Naturalist* 158: 331-340.
- Vähä, J.-P., Erkinaro, J., Niemelä, E. & Primmer, C.R. 2008. Temporally stable genetic structure and low migration in an Atlantic salmon population complex: implications for conservation and management. *Evolutionary Applications* 1: 137-154.
- Verspoor, E. 1988. Reduced genetic variability in first-generation hatchery populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 4: 1686–1690.
- Verspoor, E., J.A. Beardmore, S. Consuegra, C. García de Leániz, K. Hindar, W.C. Jordan, M.-L. Koljonen, A.A. Mahkrov, T. Paaver, J.A. Sánchez, Ø. Skaala, S. Titov & T.F. Cross. 2005. Population structure in the Atlantic salmon: insights from 40 years of research into genetic protein variation. *Journal of Fish Biology* 67 (Suppl. A): 3-54.
- Verspoor, E., Stradmeyer, L. & Nielsen, J.L. (eds). 2007 *The Atlantic salmon; Genetics, Conservation and Management*. Blackwell. Oxford. 500 pp.

- Waples, R.S. 1991. Genetic interactions between hatchery and wild salmonids: lessons from the Pacific Northwest. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48 (Suppl. 1): 124-133.
- Youngson, A.F., Martin, S.A.M., Jordan, W.C. & Verspoor, E. 1991. Genetic protein variation in Atlantic salmon in Scotland: comparison of wild and farmed fish. *Aquaculture* 98; 231–242.

6. Vedlegg 1. Referat fra videomøtet mellom DN, NINA, Havforskningsinstituttet og Fiskeridirektoratet 12.10.10

Referat fra videomøtet mellom Direktoratet for naturforvaltning (DN), Norsk institutt for naturforskning (NINA), Havforskningsinstituttet (HI) og Fiskeridirektoratet (Fdir) 12.10.10 om felles oppdrag fra DN og Fdir om utredning av bærekraftsindikatorer for genetisk interaksjon som følge av rømming.

Til stede: Sten Karlsson (NINA), Kjetil Hindar (NINA), Heidi Hansen (DN), Arne Eggereide (DN), Kevin Glover (HI), Terje Svåsand (HI), Jens Chr. Holm (Fdir) og Vidar Baarøy (Fdir).

Bakgrunn: Havforskningsinstituttet og NINA har fått i oppdrag å foreta en felles utredning som oppfølging av regjeringens strategi for en miljømessig bærekraftig havbruksnæring. HI har fått oppdraget i brev av 23.07.10 fra Fdir. DN's oppdrag til NINA vil bli bekreftet i eget brev. Oppdraget gikk ut på å foreta en gjennomgang av aktuell faglitteratur som er relevant for utforming av en eller flere effektindikatorer (bærekraftsindikatorer) som karakteriserer effekt av rømt laks fra oppdrett på bestander av vill laks. Ref. 10/5652. Ifølge oppdraget skal endelig rapport foreligge senest 15.12.10.

Konklusjoner fra møtet

1. HI og NINA mener det er uklokt å forsere levering av endelig rapport til oppsatt frist. Dette forklares med forsinkelser med oppstart og stor arbeidsbyrde ved de to forskningsinstitusjonene.
2. Det ble foreslått at leveransene deles i to faser – en tentativ levering innen 15.12.10 og en endelig rapport innen 01.05.11. Fdir og DN sjekker dette ut med sine respektive departementer.
3. Til 15.12.10 blir resultater fra litteratursøk formidlet og det blir gitt et foreløpig råd om valg av indikator(er) på grunnlag av dette. Innen 01.05.11 blir det gitt et mer utfyllende svar på bakgrunn av resultater fra pågående forskning og en foreslått workshop for å få frem den nyeste kunnskapen på området. Her vil en gå nærmere inn på de påviste genetiske endringene som følge av rømt oppdrettsfisk og gi en vurdering i forhold til miljøtilpasning (fitness).
4. Det er ny og relevant forskning på gang som vil kunne gi gode bidrag til dette feltet i nær fremtid. HI og NINA vil kunne få med dette i en endelig rapport innen 01.05.11.
5. Det ble understreket av Fdir at det er viktig å komme i gang med å måle på de mest relevante parameterne så snart som råd. Grenseverdiene for bærekraft vil en kunne fastsette senere når en har fått inn tidsserier med målte verdier.

6. HI og NINA legger en felles plan for arbeidet som rapporteres til DN og Fdir.