

Evaluering (review) av faktagrunnlaget om påvirkning fra oppdrettslaks på villaks: Lakselus og genetikk

Del 2: Prosjekt rømming og genetikk

Bakgrunn for evalueringen

NINA fikk i epost av 15. november 2010 tilbud fra fagsjef FoU havbruk Kjell Maroni om å gjøre en evaluering for Fiskeri- og havbruksnæringens forskningsfond (FHF) av dokumentet ”*Prosjekt lakselus*” med vedlegget ”*Vedlegg til prosjekt lakselus. Statistikk*” og dokumentet ”*Prosjekt rømming*”. NINA ved forskningssjef Kjetil Hindar ga tilbud på begge evalueringsoppgaver i epost med vedlegg av 6. desember 2010 og fikk den 6. januar 2011 tilsagn fra FHF om å gjennomføre evalueringsprosjektet.

I dette notatet evaluerer vi dokumentet ”*Prosjekt rømming*”. Hovedspørsmålet i dette dokumentet, som vi heretter refererer til som Gjøvik (2010 c), er om det kan dokumenteres, eller i det minste sannsynliggjøres, at frisk, rømt oppdrettslaks har påvirket, og/eller vil kunne påvirke bestandsutviklingen til villaks på en negativ måte, på de tre geografiske nivåene nasjonalt, regionalt og lokalt.

Vi har i et eget **Vedlegg** til Del 1: Prosjekt lakselus gått nærmere inn på fangststatistikken for laks, og status og utviklingstrender i laksebestander i Norge. Der viser vi at nedgangen i laksebestandene i Norge er sterkest på Vestlandet, og særlig i Hordaland, til tross for strenge fangstregulerende tiltak. I tråd med Vitenskapelig råd for lakseforvaltning (Anon. 2010) og internasjonal forskning (Ford & Myers 2008; Vøllestad m.fl. 2009) konkluderer vi med at nedgangen i villaksbestandene på Vestlandet med stor sannsynlighet er knyttet til negative bestandseffekter av rømt oppdrettslaks og/eller lakselus.

Her gjennomgår vi kunnskapen om rømt oppdrettslaks og dens effekter på vill laksefisk. Vi sammenlikner oppdrettslaks og villaks genetisk, beskriver atferden til oppdrettslaks etter rømming, og viser at rømt oppdrettslaks påvirker villaks negativt i kontrollerte forsøk i elv og etter all sannsynlighet over større områder. Vi gjør bruk av informasjon fra laks spesielt og laksefisk generelt, og informasjon framkommet ved bruk av teori, modeller, eksperimenter og feltstudier.

For ordens skyld gjør vi oppmerksom på at mye av litteraturen vi gjennomgår, er ”egenprodusert”, dvs. litteratur der NINA-ansatte er blant forfatterne eller er representert i rådet som har avgitt uttalelse. Dette gjelder spesielt rapporter fra overvåkningen av rømt oppdrettslaks i sjøen og i elvene, som ble initiert av NINA i 1989, publikasjoner og rapporter fra NINAs forskere om effektstudier av rømt oppdrettslaks og fiskeutsettinger, og rapportene fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning, VRL (www.vitenskapsradet.no), der rådets leder, sekretær og flere rådsmedlemmer er NINA-ansatte. Vi finner imidlertid mange av de samme vurderingene og konklusjonene igjen i annen litteratur som er utarbeidet av forskere ved andre institusjoner som arbeider med rømt oppdrettslaks i Norge, bl.a. Havforskningsinstituttet, Rådgivende

Biologer, UNI Miljø, universitetsmiljøene i Oslo, samt i internasjonal litteratur fra andre land med lakseoppdrett eller også betydelige fiskeutsetninger, spesielt Irland, Skottland, Canada, USA, Sverige, Danmark, Finland, England, Mellom- og Sør-Europa, Russland og Japan.

Innledning

Oppdrett av laks (*Salmo salar*) har de siste 30 årene generert store økonomiske verdier i kystsamfunn langs norskekysten fra Agder i sør til Finnmark i nord, men har også representert en kilde til konflikt gjennom effektene oppdrett har på ville bestander av laksefisk. Laks er den første ville arten i Norge med egen offentlig utredning (NOU 1999:9). Utredningen slo fast at laksen har vært på tilbakegang i Norge gjennom flere tiår, og at denne tilbakegangen skyldes en kombinasjon av flere naturlige og menneskeskapt faktorer, hvorav effekter av rømt oppdrettslaks på ville bestander er én. Vitenskapelig råd for lakseforvaltning rangerer rømt oppdrettslaks og lakselus som de viktigste ikke-kontrollerte truslene mot ville laksebestander (Anon. 2010), og i et eget vedlegg om Laksestatistikk viser vi at bestandssituasjonen for villaks er spesielt kritisk i oppdrettsintensive deler av Vestlandet. Mekanismene bak dette er ikke fullt ut forstått eller kvantifisert, men er etter all sannsynlighet forbundet med lakseoppdrett (se også Ford & Myers 2008; Vøllestad m.fl. 2009).

Et viktig forvaltningsråd i en ny bok om laksens genetik (Verspoor m.fl. 2007) er at laks må forvaltes på bestandsnivå. Dette er ingen ny konklusjon siden Stortingskomitéen allerede på midten av 1800-tallet uttalte at laksen "[...] alltid søker tilbake i den samme elv der den selv har fått sin tilblivelse. Denne egenskap synes å oppfordre til å behandle disse fiskerier med en særdeles omhyggelighet." Utsetninger av laks basert på kunstig klekking var i lang tid ikke forbundet med krav om bestandsrettet forvaltning. På slutten av 1970-tallet utviklet kunnskapen om fiskeutsetninger seg slik at forvaltningen måtte endre linje. For det første viste genetisk kunnskap at bestander av laks og andre laksefisk var genetisk forskjellige, og at utsetninger av fisk av ikke-stedegen stamme hadde negative effekter. Denne kunnskapen, med anbefalinger for forvaltningen, ble oppsummert i to internasjonale symposier i 1980 (Billingsley 1981; Ryman 1981). For det andre viste det seg at parasitten *Gyrodactylus salaris*, som medførte stor fiskedød i flere og flere vassdrag, var blitt innført til Norge med transport av levende rogn/fisk fra svenske elver som drenerer til Østersjøen og spredt til mange vassdrag med fiskeutsetninger (Johnsen & Jensen 1991). Gjennom lakseloven som kom i 1992, og i forskrift før dette (1986), ble det bestemt at det er forbudt å sette ut fisk i vassdrag. Det kan gis tillatelse dersom foreldrene er fra samme elv som det ble satt ut på.

Parallelt med at utsetting av ikke-stedegen laks ble bragt under kontroll av naturforvaltningen, vokste det fram et nytt problem mot villaksens bestandsstruktur: rømming av oppdrettslaks. Fra siste halvdel av 1980-tallet ble det registrert høye innslag av rømt oppdrettslaks i gytebestander av villaks (Gausen & Moen 1991) og dette har vedvart siden (Diserud m.fl. 2010).

Rømt oppdrettslaks er ikke i prinsippet noe nytt i forhold til utsetting av ikke-stedegen stamme. Men omfanget er dramatisk mye større og vedvarer til tross for at det er anerkjent som et problem. De genetiske konsekvensene av at det gytet rømt oppdrettslaks i naturen er blant annet:

- Tap av genetisk basert relativ reproduksjonssuksess, eller 'fitness'.
- Tap av genetisk variasjon.
- Tap av genetisk struktur – dvs. hvordan den genetiske variasjonen er fordelt innen og mellom bestander.

Genetisk variasjon og genetisk struktur kan måles med molekylærgenetiske metoder. Vi vet så langt svært lite om betydningen av genetiske forskjeller i de enkelte genene. Endringer i genetisk (baserte) egenskaper kan måles i eksperimenter, selv om vi ikke vet hvilke gener som er involvert. 'Fitness' er svært komplisert å måle, siden det beskriver relativ suksess gjennom en hel livssyklus i naturen. Fitness 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 '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).

Krysninger mellom rømt oppdrettslaks og villaks innebærer at genetisk forskjellige bestander krysses. De genetiske forskjellene er delvis knyttet til ulikt (historisk-geografisk) opphav, særlig for bestander i Nord-Norge som i liten grad har vært kilde til oppdrettsstammene, og delvis knyttet til kunstig og naturlig seleksjon i oppdrett siden avlsprogrammene tok til på 1970-tallet (Gjedrem m.fl. 1991). I oppdrett endres egenskapene til laksen gjennom et seleksjonsprogram der små endringer i en rekke gener etter hvert gir en laks som har egenskaper langt fra egenskaper som er vanlige i naturen (Bentsen 1994).

Konsekvensene av krysninger mellom genetisk forskjellige bestander kan illustreres på følgende måte (Allendorf m.fl. 2001). Allendorf og medforfattere bruker som eksempel to bestander som skiller seg i frekvensene av to ulike genvarianter (eller alleler, A og a), slik at i den ene bestanden er frekvensen av A-allelet 0,7 og i den andre er den 0,3. Da er den såkalte fikseringsindeksen i dette genet $F_{st} = 0,16$, som i størrelsesorden er det samme som mellom en villaksbestand og en oppdrettslaksbestand (Skaala m.fl. 2004, 2005). Fordelingen av genotyper i ett gen er forholdsvis lik mellom de to bestandene: for eksempel er frekvensen av genotypene AA+Aa lik 0,91 i den ene bestanden og 0,51 i den andre, og det vil være vanskelig å skille ut krysningsavkom mellom bestandene. Men om man ser på 5 gener med samme fordeling, er frekvensen av AA+Aa i alle genene hhv. 0,62 og 0,03 og med 10 gener er frekvensen av AA+Aa i alle genene hhv. 0,39 og < 0,01 (Allendorf m.fl. 2001). Dersom man ser på tilpasninger i egenskaper som bestemt av mange gener med disse allelfrekvensene, er det helt klart at lokale tilpasninger kan tapes i en hybridisert bestand.

For å vurdere konsekvensene av rømming av oppdrettslaks og krysning mellom oppdrettslaks og villaks, gjør vi i dette skrevet bruk av informasjon fra laks spesielt og laksefisk generelt, og informasjon framkommet ved bruk av teori, modeller, eksperimenter og feltstudier. Det fins nå teoretisk, eksperimentelt og empirisk grunnlag for å fastslå at rømming av oppdrettslaks er negativt for ville bestander av laks. Det fins også parallell informasjon fra en rekke andre arter av laksefisk og andre fiskearter.

Genetisk sammenlikning av oppdrettslaks og villaks

Oppdrettslaks

Norsk oppdrettslaks er basert på et sett med ville laksestammer og tidlige oppdrettsstammer som ble sammenliknet under oppdrettsbetingelser i første halvdel av 1970-tallet. Individuer fra de beste familiene i de beste laksestammene ble brukt videre i et seleksjonsprogram (Gjedrem m.fl. 1991, Gjøn & Bentsen 1997). Norsk oppdrettslaks er derfor kun basert på genvarianter som en kan finne i vill laks fra Norge. Retningsbestemt seleksjon for økt ytelse i egenskaper som er viktige i oppdrett har vært utført i rundt ti laksegenerasjoner. I løpet av denne tiden har det skjedd store genetiske endringer i disse egenskapene, for eksempel viste en sammenlikning at

veksthastigheten doblet seg i løpet av de første fem generasjonene i oppdrett (Gjedrem 2010, og referanser i denne; Thodesen m.fl. 1999).

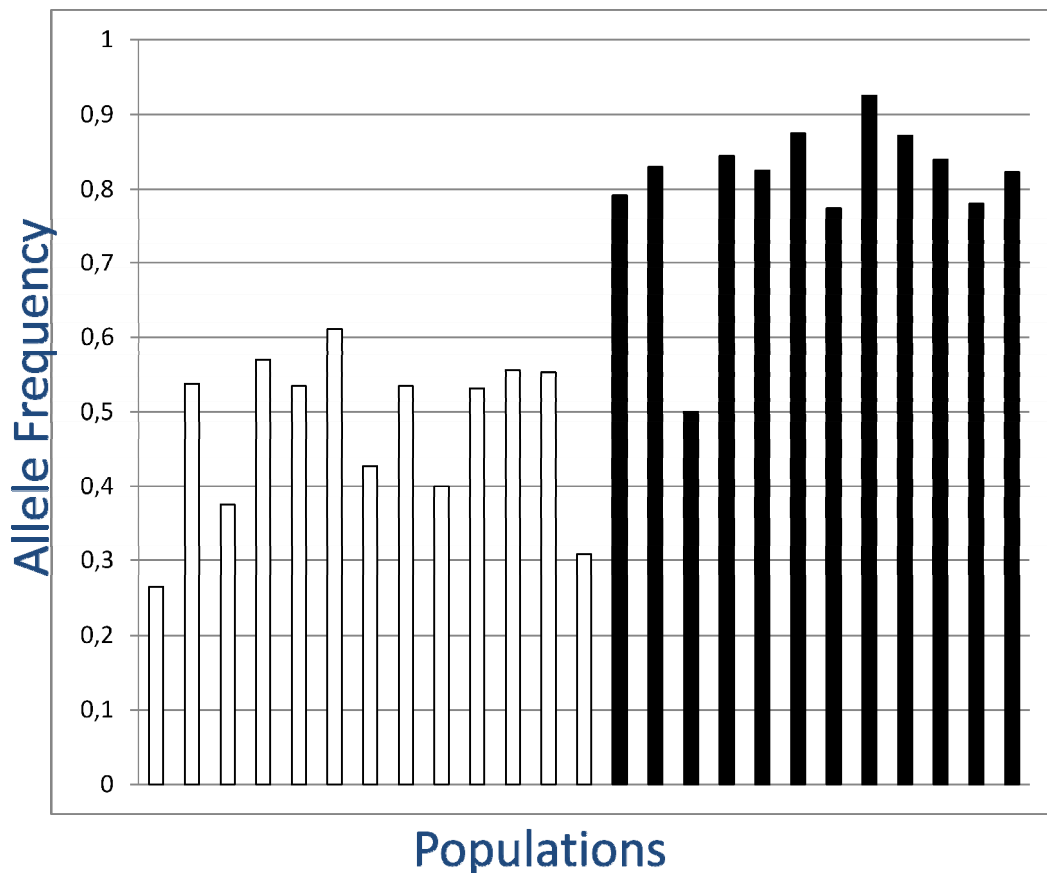
De viktigste avlsmålene i seleksjonsprogrammet er veksthastighet, alder ved kjønnsmodning, sykdomsresistens, kjøttfarge og ulike typer filet kvalitet (Gjedrem 1983, 2010). Seleksjonsregimet er velkjent og kontrollert, og i så måte annerledes enn for naturlig seleksjon der seleksjonsmålene ikke er definert og konstant i endring, og først bestemmes retrospektivt (i neste generasjon). I de fleste egenskapene i en vill bestand virker naturlig seleksjon til å balansere uttrykket av en egenskap rundt et optimum. Dette optimumet er bestemt av ulike avveininger (trade-offs) mellom egenskaper slik at den samlede, relative reproduksjonssuksessen ('fitness') til et individ maksimeres under skiftende miljøforhold. I et avlsprogram er målet å endre bestandsgjennomsnittet i én bestemt retning for en egenskap som er viktig i oppdrett, mens andre egenskaper beholder sitt balanserte uttrykk. For de aller fleste egenskapene kjenner vi ikke den genetiske bakgrunnen. Det er vanlig å anta at komplekse egenskaper, som veksthastighet, er bestemt av mange gener og at mange ulike kombinasjoner av genvarianter i disse genene kan gi omtrent samme uttrykk (samme veksthastighet, eller samme alder ved kjønnsmodning). I tillegg kan genotypen i ett gen modifisere uttrykket av et annet gen, slik at det er nesten umulig å etablere en entydig kobling mellom genotype og fenotype. For slike, såkalte polygene, egenskaper er det ikke forventet at retningsbestemt seleksjon leder til tap av genetisk variasjon (Bentsen 1994). For egenskaper som er bestemt av ett eller noen få gener, slik det nylig er funnet for motstandsdyktighet overfor en virussykdom hos laks, IPN (Houston m.fl. 2008, Moen m.fl. 2009), er det derimot sannsynlig at avl kan medføre tap av genetisk variasjon.

Genetisk drift, som beskriver tilfeldige endringer i frekvensen av ulike genvarianter på grunn av begrenset bestandsstørrelse, er sannsynligvis den viktigste årsaken til tap av genetisk variasjon hos oppdrettslaks. Den effektive bestandsstørrelsen i oppdrettslaks er beregnet til 33-125 individer pr generasjon (Mork m.fl. 1999, Karlsson m.fl. 2010). Ved så lave effektive bestandsstørrelser, er det forventet at det skjer et forholdsvis raskt tap av genetisk variasjon (Mork m.fl. 1999). En rekke studier har vist at dette er tilfellet for ulike genetiske markører hos oppdrettslaks sammenliknet med villaks (for eksempel Mjølnerød m.fl. 1997, Norris m.fl. 1999, Skaala m.fl. 2004, 2005, Karlsson m.fl. 2010; oppsummert i Ferguson m.fl. 2007). Når oppdrettslaksen består av mange (helt eller delvis) isolerte oppdrettslinjer, vil denne prosessen forsinkes når oppdrettslaks ses samlet. Det er derfor uheldig at de fire oppdrettslinjene til det største avlsselskapet ble slått sammen til én oppdrettslinje fra og med 2005.

Nylig er 13 villaksbestander fra hele Norge sammenliknet genetisk med 12 oppdrettsstammer, fordelt på tre avlsprogram med fire ulike avlslinjer, i et stort antall genetiske markører, såkalte SNP'er (fra engelsk: single nucleotide polymorphisms, SNPs). I alt 4514 SNP'er er testet for å måle relative genetiske forskjeller mellom oppdrettslaks og villaks (Karlsson m.fl. 2011). De fleste av disse viser liten genetisk forskjell mellom oppdrettslaks (som gruppe) og villaks (som gruppe), mens 200 av dem – fordelt over de fleste av kromosomene – viser betydelig genetisk forskjell mellom gruppene. Dette viser at omfattende genetiske endringer har skjedd på molekylært nivå hos oppdrettslaks gjennom et fåtall generasjoner i avlsprogrammet.

Et eksempel på en SNP som viser betydelig genetisk forskjell mellom oppdrettslaks og villaks, og også betydelig forskjell mellom ulike ville bestander og mellom avlslinjer, er vist i **figur 1**. Der har alle oppdrettspopulasjonene, så nær som én, høyere frekvens av det ene allelet (genvarianten) enn alle villaksbestandene. Bestander til denne studien ble valgt slik at de ville bestandene som i størst grad ligger til grunn for oppdrettslinjene (Gjedrem m.fl. 1991), ble inkludert i studien til Karlsson m.fl. (2011). Altså ser det ut til at oppdrettslaksen i dag viser en retningsbestemt endring i allelfrekvens (**Figur 1**). Vi kjenner ikke den presise årsaken til dette, men det er rimelig

å anta at de felles avlsmålene i de ulike oppdrettslinjene gjør at genetiske markører som er koblet til egenskaper i avlsmålene, er utviklet i samme retning i de forskjellige oppdrettslinjene.



Figur 1. Allel-(genvariant-)frekvenser i 13 ville (hvite søyler) og 12 oppdretts-populasjoner (sorte søyler) for én genetisk markør (SNP). Bortsett fra én oppdrettspopulasjon har samtlige oppdrettspopulasjoner et allelfrekvensnivå høyere en samtlige ville populasjoner.

Oppdrettslaks endres også genetisk gjennom naturlig seleksjon til livet i oppdrett. Egenskaper som ikke er direkte inkludert i avlsmålene, som aggresjon og stresstoleranse, kan også bli endret hos oppdrettslaksen gjennom domestiseringsprosessen. Årsaken er sannsynligvis at målrettet seleksjon for blant annet tilvekst påvirker både aggresjon og andre egenskaper, for eksempel komponenter i hormonregulering og atferd. 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 vist genetiske forskjeller mellom villaks og oppdrettslaks i reaksjonsnormer (Darwish & Hutchings 2009) og morfologi (Solem m.fl. 2006).

Studier av genuttrykkprofiler hos laks under kontrollerte betingelser har dokumentert genetiske forskjeller i genuttrykk mellom villaks og oppdrettslaks (Roberge m.fl. 2006; 2008). Hybridene hadde i noen tilfeller genuttrykkverdier over verdiene for vill- og oppdrettsfisk, og betyr at innkryssing av oppdrettsfisk i ville bestander i noen tilfeller kan gi uventede effekter.

Vill laks

Villaks i Norge er (som andre steder) oppdelt i en rekke bestander som er mer eller mindre genetisk forskjellige fra hverandre (Ståhl 1987, Ståhl & Hindar 1988, Fontain m.fl. 1997, Verspoor 1997, Wennevik m.fl. 2004, Verspoor m.fl. 2005, Dillane m.fl. 2008, Narum m.fl. 2008, Kuparinen m.fl. 2010). Disse studiene er utført med en rekke ulike genetiske markører som neppe er utsatt for seleksjon (såkalt nøytrale markører). Genetisk forskjellige bestander er derfor et uttrykk for at disse har en begrenset utveksling av gener, som skyldes en ganske presis hjemvandring. Feilvandringensraten hos naturlige bestander av laks er vanligvis 2-6 % (Stabell 1984; García de Leániz m.fl. 2007, med referanser). Lav feilvandring og lokale genetiske forskjeller kan også finnes mellom sideelver i større vassdrag, som i Tana (Vähä m.fl. 2008).

Det er også funnet genetiske forskjeller mellom laksebestander som vi må anta reflekterer 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 (referanser i Anon. 2009). Vi vet lite om hvilke gener og genvarianter som er viktige for tilpasninger hos laksfisk. Men i alle de egenskapene der en har testet om stammeforskjellene er betinget av arv eller miljø, har svaret vært «begge deler» (Ricker 1972). Det gjør at vi som utgangspunkt skal forvente at en lokal laksestamme har genetiske tilpasninger som gjør den bedre egnet i sitt miljø enn andre stammer.

Forskjeller mellom laksebestander i effektiv bestandsstørrelse, feilvandringensmønster og lokale miljøforhold, gjør det vanskelig å generalisere med hensyn til genetisk integritet, evolusjonært potensiale, og bevaringsverdi. Noen få anadrome laksebestander ser ut til å være ganske isolert fra andre bestander, mens de fleste anadrome bestandene utveksler feilvandrere med hverandre. Enkelte store bestander kan tjene som et reservoar av genetisk variasjon og sannsynligvis dominere små bestander i nærområdet, siden en lav andel feilvandrere i den store bestanden kan dominere gytebestanden hos små nabobestander. Lærdalselva og noen av de mindre elvene i indre del av Sognefjorden kan være et eksempel på dette (Hindar m.fl. 2004). Her ser det ut til at Lærdalselva helt dominerer den genetiske variasjonen i området, selv om de små bestandene kan bety mer pr fisk for å opprettholde variasjonen. Disse vurderingene er basert på regnestykker med selektivt nøytrale gener, og det er mulig at de vil se annerledes ut for egenskaper som er utsatt for seleksjon. Nærliggende elver med (tildels ekstreme) storlaks- og smålaksbestander kan tyde på at selv der man vil forvente betydelig genstrøm mellom lokale bestander, kan disse være genetisk tilpasset hver sin elv.

Feilvandring gjør at lakseelver som av en eller annen grunn har tapt sin laksebestand, kan rekoloniseres med vill laks (Vasemägi m.fl. 2001, Perrier m.fl. 2010). Dette skjer også på Sørlandet etter kalking av tidligere sure vassdrag (Hesthagen m.fl. 2011). Utsettinger har her ført til at de rekoloniserte vassdragene i noen grad også bidrar til å ta vare på genetisk variasjon i nærmeste vassdrag som ikke mistet sin laksebestand.

Teoretisk er en begrenset grad av feilvandring en sikkerhet i forhold til å ta vare på genetisk variasjon i et sett av bestander. Det kan vises at symmetrisk, begrenset genstrøm øker den effektive bestandsstørrelsen i totalbestanden utover summen av de enkelte bestandene (Tufto & Hindar 2003). Asymmetrisk genstrøm, eller også sterk asymmetri i bestandsstørrelse, medvirker til å redusere den effektive bestandsstørrelsen i totalbestanden. I det ekstreme tilfellet, én-veis genstrøm, er det etter hvert den genetiske variasjonen hos donorbestanden som bestemmer den genetiske variasjonen hos mottagerbestanden (Tufto & Hindar 2003).

I bevaringssammenheng er det derfor viktig å ta vare på genetisk variasjon hos mange bestander, og viktig å ta vare på variasjonen innen så vel som mellom bestander. Denne strategien er rett, uavhengig av graden av genetisk baserte, lokale tilpasninger (som vi vet lite om). Genetisk variasjon som kan gå tapt i en liten bestand, er tilgjengelig via feilvandring fra bestander i nærheten. Dette sikrer bestandene mot innavl samtidig som det ikke kompromitterer lokale (eller regionale) tilpasninger. Storskala innvandring av genetisk mistilpasset fisk, vil på den annen side medvirke til at kostnaden ved seleksjon kan bli så stor at bestanden må “betale” med redusert bestandsstørrelse. Under enkle betingelser kan det for eksempel beregnes en grense for hva en narulig laksebestand tåler av rømt oppdrettslaks når disse er genetisk forskjellig fra villaks i en viktig egenskap (Tufto 2001). Det er urealistisk å tro at tilsvarende regnestykker og grenseverdier kan formuleres for mange egenskaper i mange villaksbestander som er utsatt for skiftende miljøforhold.

Rømt oppdrettslaks: atferd, spredning og overlevelse

Oppdrettslaks kan rømme ved ulike livsstadier og til ulike tider på året. Spredning og overlevelse etter rømming vil blant annet variere mellom livsstadier, tider på året og lokaliteter. Det er tidligere gjort en del undersøkelser av spredning og overlevelse til førstegenerasjons kultivert laks (dvs. klekkeriproduisert laks som har villaks som foreldre). Resultater fra disse undersøkelsene kan være relevante for rømt oppdrettslaks, men dette er fisk som er mer genetisk lik villaks enn oppdrettslaks, og som har opplevd andre kultiveringsprosedyrer. De mest relevante resultatene er derfor fra undersøkelser med simulerte rømminger av oppdrettslaks. Noen slike undersøkelser er gjennomført de senere årene.

Her oppsummeres resultater fra undersøkelser basert på både førstegenerasjons kultivert laks og simulerte rømminger av oppdrettslaks. De fleste undersøkelsene er basert på gjenfangster av merket fisk, og gir dermed informasjon om spredning og relativ overlevelse mellom grupper, men ikke direkte informasjon om absolutt overlevelse. Noen undersøkelser har i tillegg benyttet akustiske sendere for å kunne registrere fiskens atferd etter rømming mer detaljert.

Resultater fra undersøkelser basert på førstegenerasjons kultivert laks

Kultivert smolt som slippes fra marine lokaliteter returnerer gjerne til stedet de ble sluppet som voksne, og vandrer deretter opp i nærliggende vassdrag senere i sesongen, før gytingen (Carlin 1969, Sutterlin m.fl. 1982, Gunnerød m.fl. 1988, Eriksson & Eriksson 1991, Hansen & Jonsson 1991, Heggberget m.fl. 1991, oppsummert av Jonsson 1997). Overlevelse og hvor presist de returnerer til slippstedet synes avhengig av tiden på året de blir sluppet. Smolt som ble holdt i sjøvann og sluppet i puljer gjennom året, hadde lav overlevelse når de ble sluppet sent på sommeren og høsten, og vandret i mindre grad tilbake til slippstedet når de ble sluppet om vinteren (Hansen & Jonsson 1989, 1991). I en undersøkelse hvor laks ble holdt i sjøvann i klekkeriet i ett år etter smoltifisering, og deretter holdt i en merd i sjøen i ett år før de ble sluppet, var spredningen av laksen mye større enn for laks som ble sluppet som smolt (Hansen m.fl. 1987). Dette gjaldt uansett om de ble sluppet tidlig på sommeren, høsten, eller om vinteren.

Spredning kan også være forskjellig mellom lokaliteter, hvor avstand til kysten og sterke kyststrømmer kan påvirke spredningsmønsteret. Laks som ble sluppet på en lokalitet på Vestlandet og to lokaliteter i Nord-Norge hadde ulike spredningsmønstre (Skilbrei m.fl. 1998). Fisken som ble sluppet på Vestlandet i åpen sjø nær sterke kyststrømmer, hadde større spredning enn fisk som ble sluppet i Nord-Norge i områder med mindre sterke vannstrømmer.

Resultater fra undersøkelser basert på simulerte rømminger av oppdrettslaks

Smolt og postsmolt

En undersøkelse med simulerte rømminger av oppdrettssmolt i mai, samt postsmolt annenhver uke fram til august, ble gjennomført i Masfjorden i Hordaland (Skilbrei 2010a). Fisken var 17-21 cm lange og veide 55-93 g i gjennomsnitt. Overlevelsen var lavest for smolt som ble sluppet i mai. Overlevelsen var noe høyere for postsmolten, men var ikke forskjellig mellom postsmolt sluppet tidlig og sent på sommeren. Den rømte fisken ble gjenfanget som ensjøvinterlaks (57 % av gjenfangstene), tosjøvinterlaks (25 %) eller tresjøvinterlaks (18 %) langs kysten og i elver fra Nordland til Telemark. Litt over halvparten av gjenfangstene var i nærheten av slippstedet. Undersøkelsen viste altså at smolt og postsmolt som rømmer om våren og sommeren kan oppholde seg og vokse i sjøen i ett til tre år, og deretter returnerer til elvene ved kjønnsmodning, på samme måte som en villaks. Undersøkelsen viste også at mer enn halvparten av smolten og postsmolten var preget på slippstedet og returnerte dit, men samtidig at det var en stor spredning blant de øvrige, med gjenfangster opp til flere hundre kilometer unna.

Skilbrei (2010b) gjennomførte senere en lignende undersøkelse på samme sted, med simulerte rømminger av smolt og postsmolt i grupper fra mai til oktober (gjennomsnittlig kroppsstørrelse 24-47 cm, 0,15-1,56 kg). Undersøkelsen inkluderte merking med akustiske sendere for mer detaljerte atferdsstudier. Fra smolten ble satt ut i sjømerder i mai og gjennom de neste seks ukene, viste rømt fisk en klar vandringsatferd ved at de vandret ut den 21 km lange fjorden i løpet av noen få dager, på samme måte som vill laksesmolt vandrer ut fra elvene. For laks som rømte i august var denne vandringsatferden mindre tydelig, og i oktober var motivasjonen for utvandring fraværende og postsmolten ble stående i fjorden i flere måneder etter rømming. De som ble stående i fjorden spiste lite de første ukene (80 % av gjenfanget fisk hadde tomme mager), mens etter 12 uker hadde de fleste (80-90 % av de som ble gjenfanget) begynt å spise overskuddspellet fra oppdrettsanlegg, men i liten grad naturlig føde (Olsen & Skilbrei 2010).

Større laks

Skilbrei & Jørgensen (2010) undersøkte atferd til voksen laks (gjennomsnittlig kroppsstørrelse 49-76 cm, 1,6-5,5 kg) etter simulert rømming i Hardangerfjorden i september, basert på en kombinasjon av gjenfangster av merket fisk og peiling av fisk med akustiske sendere. Fisken oppholdt seg i fjorden i flere uker, og 90 % av gjenfangstene ble gjort innen 40 km fra rømmingsstedet i løpet av de første fire ukene etter rømming. I en lignende undersøkelse i Hardangerfjorden med simulerte rømminger spredt gjennom hele året (gjennomsnittlig kroppsstørrelse 54-72 cm, 2,8-4,3 kg, Skilbrei m.fl. 2010), spredte laksen seg raskt i fjorden, uavhengig av tid på året. Laksen var spredt gjennomsnittlig 5-7 km fra slippstedet etter én dag og 9-12 km etter to dager. Etter ei uke var de spredt over et areal på 500 km². Etter tre uker var 40 % av fisken fortsatt i fjorden, mens etter 7 uker hadde alle vandret ut av fjorden. De akustiske senderne hadde dybdesensorer, og resultatene fra disse viste at fisken dykket til mer enn 15 meters dyp de første timene og dagene etter rømming, ofte ned til 50-80 meters dyp (Skilbrei m.fl. 2009). Senere gikk laksen opp mot overflata igjen og oppholdt seg gjerne i de øverste 0-4 m. Et lignende horisontalt og vertikalt spredningsmønster som i Hardangerfjorden ble også registrert etter simulert rømming av voksen laks i Altafjorden i juni (Chittenden m.fl. 2011).

Hansen (2006a, b) fant at stor oppdrettslaks (gjennomsnittlig 68-74 cm) som rømte om høsten, ett år før kjønnsmodning, hadde lav overlevelse til kjønnsmodning, men at laks som rømte på ettervinteren og våren hadde større overlevelse. Dette tyder på at jo nærmere voksen laks er kjønnsmodning når de rømmer, jo større sannsynlighet er det for at de overlever til gyting. Laksen vandret ikke tilbake til slippstedet, men så ut til å vandre nordover med strømmen og vandret opp i elver i nærheten når de var klare for gyting. De fleste gjenfangster i elver var innen

500 km fra rømmingsstedet, men det var også gjenfangster opp til 2000 km unna ved at laks rømt fra Rogaland ble gjenfanget i den russiske elva Tuloma på Kolahalvøya. (Rømt oppdrettslaks er også registrert i Alaska, opp til 4500 km fra de nærmeste oppdrettsanleggene, McKinnell m.fl. 1997).

Lignende resultater som i de norske undersøkelsene, ble funnet i en undersøkelse hvor voksen laks (gjennomsnittlig lengde 48-51 cm) ble merket med akustiske sendere og sluppet fra et oppdrettsanlegg i Cobscook Bay, Maine i USA, fra januar til mai (Whoriskey m.fl. 2006). Laksen spredte seg mer enn 1 km fra slippstedet innen få timer. Dødeligheten innenfor Cobscook Bay var større for laks sluppet om våren (84 %) enn om vinteren (56 %), og den større dødeligheten om våren ble knyttet til predasjon av sel. Laksen som overlevde vandret ut i Bay of Fundy og fulgte de sterke kyststrømmene nordover. Ingen av de merkede fiskene returnerte til Cobscook Bay eller Bay of Fundy i gytesesongen.

Senere gjennomførte Hansen & Youngson (2010) en undersøkelse med simulert rømming av stor oppdrettslaks om våren (gjennomsnittslengder 51-87 cm, forventet kjønnsmodning samme høst) både i Norge og Skottland. De fleste gjenfangstene av den norske laksen var innenfor 150 kilometer fra slippstedet, og 64 % av gjenfangstene ble gjort av sportsfiskere i elver. Alle gjenfangster ble gjort samme år. Undersøkelsen viser at voksen laks som ble sluppet om våren før kjønnsmodning, holdt seg innenfor et begrenset område og relativt raskt vandret opp i elver i nærheten. Få gjenfangster ble gjort av den skotske oppdrettslaksen, men de tre gjenfangstene som ble gjort, var interessant nok i Norge og på vestkysten av Sverige.

Hvis laks nær kjønnsmodning rømmer om sommeren eller høsten, ser det ut til at en stor andel overlever og vandrer opp i nærliggende vassdrag. Halvparten av laksen som ble sluppet fra et oppdrettsanlegg i Altafjorden 2 km fra munningen av Altaelva i august, og som var nær kjønnsmoden, ble registrert i Altaelva etter bare gjennomsnittlig 106 timer (Heggberget m.fl. 1993).

Rømt oppdrettslaks i havet

Rømt oppdrettslaks er registrert flere steder i oppvekstområder for villaksen nordøst i Atlanterhavet. Langtidsserier fra linefisket etter laks nord for Færøyene viste at det var lave prosentandeler rømt oppdrettslaks i fangstene fram til 1989 (< 5 %). Deretter økte andelen til rundt 40 % i 1989-1991, etterfulgt av en reduksjon til 20-25 % midt på 1990-tallet (Hansen m.fl. 1993, Hansen & Jacobsen 1998, Hansen m.fl. 1999). Dette var trolig hovedsakelig rømt laks fra norske oppdrettsanlegg (Hansen & Jacobsen 1998). Rømt oppdrettslaks fanget og merket ved Færøyene har blitt gjenfanget i Norge (Hansen & Jacobsen 1998, 2003). Vest for Grønland i 1991 og 1992 var innslaget av rømt laks mye lavere enn ved Færøyene (< 2 %, Hansen m.fl. 1997).

Rømt oppdrettslaks i havet ser ut til å spise det samme som villaksen. Villaks og rømt oppdrettslaks fanget ved Færøyene hadde samme kondisjonsfaktor, noe som tyder på at den rømte oppdrettslaksen hadde vent seg til livet i naturen (Jacobsen & Hansen 2001). Det var heller ingen forskjeller mellom villaks og rømt oppdrettslaks i sammensetning og mengde av byttedyr i magen. Faktisk var det en større andel av villaks enn oppdrettslaks som hadde tomme mager. Rømt oppdrettslaks fanget i skotske kystfarvann hadde også spist naturlige byttedyr (Hislop & Webb 1992).

Oppvandring og fordeling innen elver

Rømt oppdrettslaks vandrer generelt opp i elvene senere i sesongen enn villaksen, og andelen rømt oppdrettslaks i elvene i gyteperioden om høsten er derfor større enn i sportsfiskesesongen om sommeren (Thorstad m.fl. 1998, Anon. 2010).

Rømt oppdrettslaks har like rask oppvandring innen elver som villaks, og oppdrettslaksen fordeler seg gjerne høyt opp i elvene, i alle fall i elver uten store fosser som vanskeliggjør oppvandringen (Thorstad m.fl. 1998, Heggberget m.fl. 1993, 1996, Butler m.fl. 2005). Det kan synes som rømt oppdrettslaks har større problemer med å passere store fosser enn villaks (Johnsen m.fl. 1998). At rømt oppdrettslaks gjerne vandrer langt opp i elvene kan skyldes at de ikke tidligere har vært i elva, og dermed ikke blitt preget på et oppvekststed på samme måte som villaksen, slik at de mangler et "stopp-signal" på et kjent sted i elva (Thorstad m.fl. 1998, Heggberget m.fl. 1996). Rømt oppdrettslaks har et mer urolig vandringmønster i elva enn villaksen, med flere og større opp- og nedstrøms forflytninger i gyteperioden (Thorstad m.fl. 1998, Økland m.fl. 1995).

Oppsummering: når oppdrettslaks rømmer

Oppdrettssmolt som rømmer om våren, ser ut til å kunne vandre til havs på samme måte som en villaks-smolt, og returnerer til vassdragene for å gyte etter én eller flere vintre i sjøen. Mange preges på stedet de rømte fra, og vil dermed vandre tilbake dit og gjenfanges i vassdrag i nærheten. Samtidig er det en stor andel av fisken som sprer seg over større områder og gjenfanges i elver i andre landsdeler. Postsmolt som rømmer om sommeren, ser ut til å ha relativt lik overlevelse og atferd med smolt som rømmer om våren. Postsmolt som rømmer om høsten, derimot, ser ut til å ha mistet motivasjonen sin for utvandring, og kan bli værende i området ved rømmingsstedet utover høsten og vinteren.

Når større laks rømmer, ser det ut til at de sprer seg bort fra rømmingsstedet i løpet av noen få dager eller uker. Ved simulerte rømminger i en stor fjord som Hardangerfjorden, oppholdt mange laks seg i fjorden de første fire ukene etter rømming, men forlot deretter gradvis fjorden. Dette gjaldt uansett tid på året de rømte. Voksen laks kan ha relativt lav overlevelse etter rømming om høsten, mens overlevelsen ser ut til å være større jo nærmere laksen er kjønnsmodning når de rømmer, slik at overlevelsen øker ved rømminger utover etterjulsvinteren. Voksen laks som rømmer om høsten og vinteren ser ut til å spre seg over store områder, gjerne påvirket av vannstrømmer. De ser ikke ut til å ha et hominginstinkt, og kan dermed vandre opp i elver hundrevis av kilometer unna, i stedet for å returnere til rømmingsstedet.

Når voksen laks nær kjønnsmodning (dvs. forventet kjønnsmodning om høsten) rømmer om våren, sommeren eller høsten, kan de ha relativt høy overlevelse. De holder seg gjerne innenfor et begrenset område og vandrer opp i elver i nærheten før gyteperioden.

Det er vanskelig å sammenligne overlevelse mellom undersøkelser basert på gjenfangster, fordi ulike merker er benyttet, resultater er ulikt presentert i publikasjonene, og undersøkelsene er gjennomført i ulike geografiske områder med forskjellig sannsynlighet for gjenfangst (se sammenstilling av resultater fra ulike undersøkelser i **tabell 1**). Det er derfor vanskelig å vurdere om det er smolt, postsmolt eller voksen laks som i størst grad overlever etter rømming og vandrer opp i elvene når de kjønnsmodnes. Undersøkelsene kan imidlertid tyde på at voksen laks som kjønnsmodnes samme høst, og som rømmer om våren, sommeren og høsten, er blant de gruppene som har størst sannsynlighet for å overleve og vandre opp i vassdragene som gytefisk

(basert på Heggberget m.fl. 1993, Hansen 2006 a, b, Hansen & Youngson 2010, Skilbrei 2010a, c, Chittenden m.fl. 2011, se **tabell 1**).

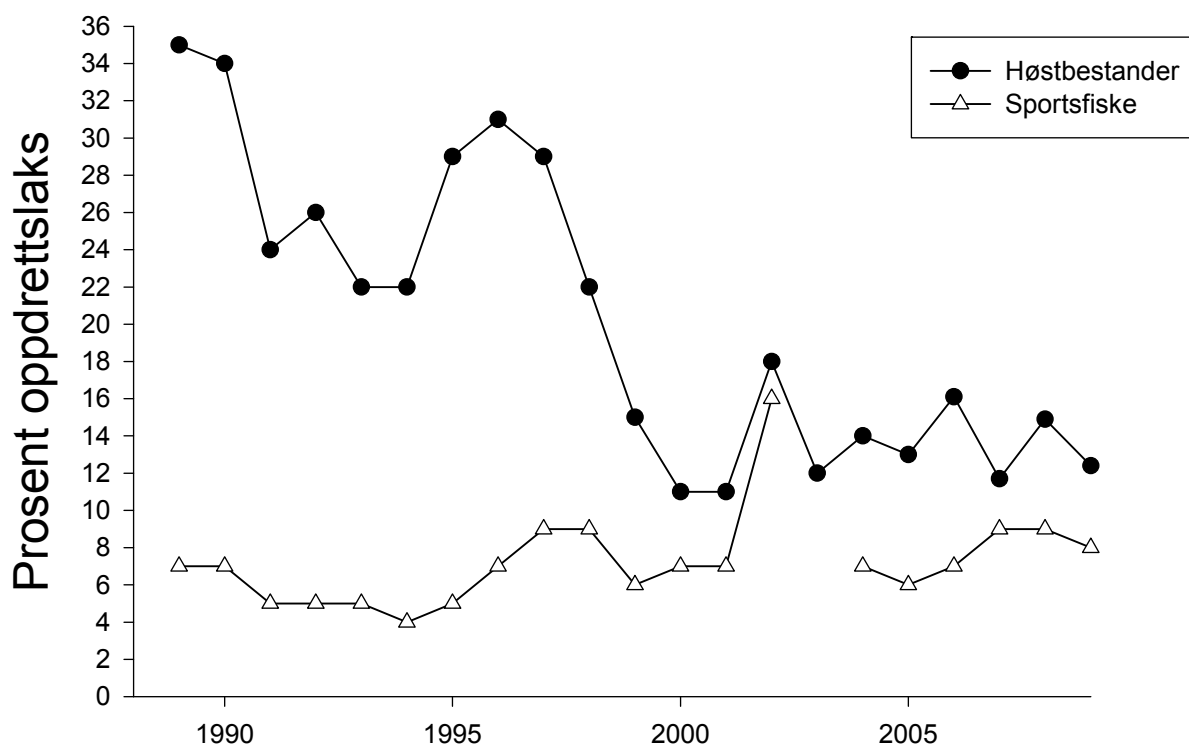
Disse konklusjonene er basert på et relativt begrenset antall undersøkelser, slik at det er behov for flere undersøkelser på ulike lokaliteter for mer presist å kunne forutsi overlevelse og spredning av rømt oppdrettslaks som rømmer ved ulike livsstadier, ulike lokaliteter og til ulike tider på året.

Tabell 1. Sammenstilling av gjenfangstrater i undersøkelser basert på simulerte rømminger av oppdrettslaks.

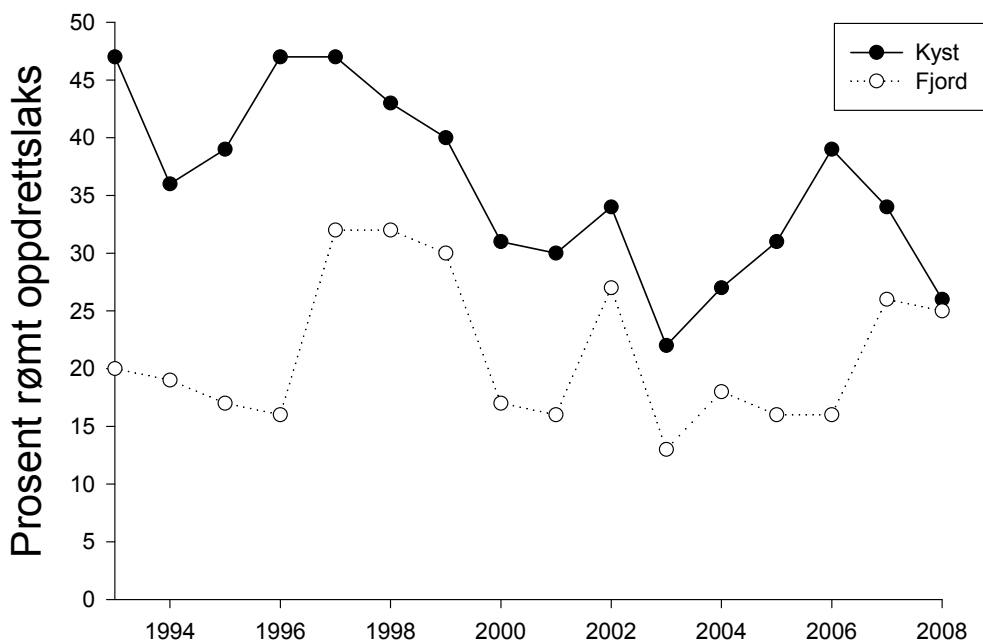
Livsstadium og tid på året	Prosentandel (%) gjenfanget i elv	Prosentandel (%) gjenfanget i elv og sjø totalt	Anmerkninger	Referanse
Smolt om våren (mai) og post-smolt om sommeren (juni-august)	0,05-0,25	0,85-1,05		Skilbrei (2010a)
Smolt om våren (mai) og post-smolt om sommeren og høsten (juni-oktober)	Ikke oppgitt	0,0 (mai), 0,2 (juni), 14,5 (august), 35,1 (september), 29,2 (oktober)	De store gjenfangstene i august-oktober skyldes hovedsakelig gjenfangster i sjøen i nærheten av rømmingsstedet i løpet av de første ukene etter rømming under fiske rettet mot rømt oppdrettslaks.	Skilbrei (2010b)
Voksen laks om høsten (september)	2,0	40	90 % av gjenfangstene ble gjort i sjøen i nærheten av rømmingsstedet under fiske rettet mot rømt oppdrettslaks i de første fire ukene etter rømming	Skilbrei & Jørgensen (2010)
Voksen laks om vinteren og våren (november-april)	0,5 (alle måneder samlet, data ikke oppgitt per måned)	3,6 (november), 1,6 (desember), 5,5 (februar), 7,2 (mars), 5,8 (april)	Noen gjenfangster ble gjort i sjøen de to første månedene etter rømming. Totale gjenfangstandeler etter de to første månedene viser et tydeligere mønster med lav gjenfangst fisk rømt i november (0,2) og deretter økte gjenfangster for fisk rømt i desember (1,1), februar (1,5), mars (4,5) og april (2,8).	Hansen (2006a)
Voksen laks om våren (april) i Norge	4,5	7		Hansen & Youngson (2010)
Voksen laks om våren (april) i Skottland	0,1	0,6		Hansen & Youngson (2010)
Voksen laks nær kjønnsmodning om sommeren (juni)	10	79	En stor andel av gjenfangstene ble gjort i kilenotfisket i sjøen i løpet av sommeren etter rømming.	Chittenden m.fl. (2011)
Voksen laks nær kjønnsmodning om sommeren (august)	50		Gjenfangstene er basert på registrering av radiomerket laks, og kan derfor ikke sammenlignes direkte med gjenfangster i fiskerier.	Heggberget m.fl. (1993)

Rømt oppdrettslaks: innslag i villaksbestander

Innslaget av rømt oppdrettslaks i fangstene fra fisket i sjø og elv har blitt systematisk undersøkt årlig i perioden 1989 og fram til nå (Fiske mfl. 2001, Anon. 2010a, Anon. 2010b, Diserud mfl. 2010). Undersøkelsene har basert seg på identifisering av rømt oppdrettslaks på bakgrunn av ytre morfologi og skjellkarakterer (Lund mfl. 1989, Lund & Hansen 1991). Generelt har innslaget av rømt oppdrettslaks vært lavest i sportsfisket i elvene, høyere i prøvefiske og stamfiske om høsten like før gyting, og høyest i sjøfisket (**Figur 2, Figur 3**). Det er regionale forskjeller i innslaget av rømt oppdrettslaks (Fiske mfl. 2006, Diserud mfl. 2010), hvor innslagene er høyest i de mest oppdrettsintensive fylkene, og da spesielt i Hordaland. Dette fylket har også lave bestander av vill laks, og dette er noe av forklaringen på at innslaget målt som prosent oppdrettslaks i fangstene blir høyt.



Figur 2. Beregnet prosentandel for innslaget av rømt oppdrettslaks i prøver fra sportsfiske og i prøver fra prøvefiske/ stamfiske like før gyting om høsten i perioden 1989-2009. I 2003 ble undersøkelsene ikke finansiert og det er ikke mulig å beregne prosentandel rømt oppdrettslaks i sportsfisket. Figuren er hentet fra Anon. 2010a.



Figur 3. Gjennomsnittlig prosent oppdrettslaks (uveid gjennomsnitt over lokaliteter) i sjøfisket i perioden 1993-2008. Fangstene er delt inn i kystnære områder og fjorder. I disse beregningene er de samme lokalitetene brukt hvert år. I 2009 ble for få stasjoner undersøkt til å gjøre beregninger. Figuren er hentet fra Anon. 2010a.

Regional variasjon i innslaget av rømt oppdrettslaks

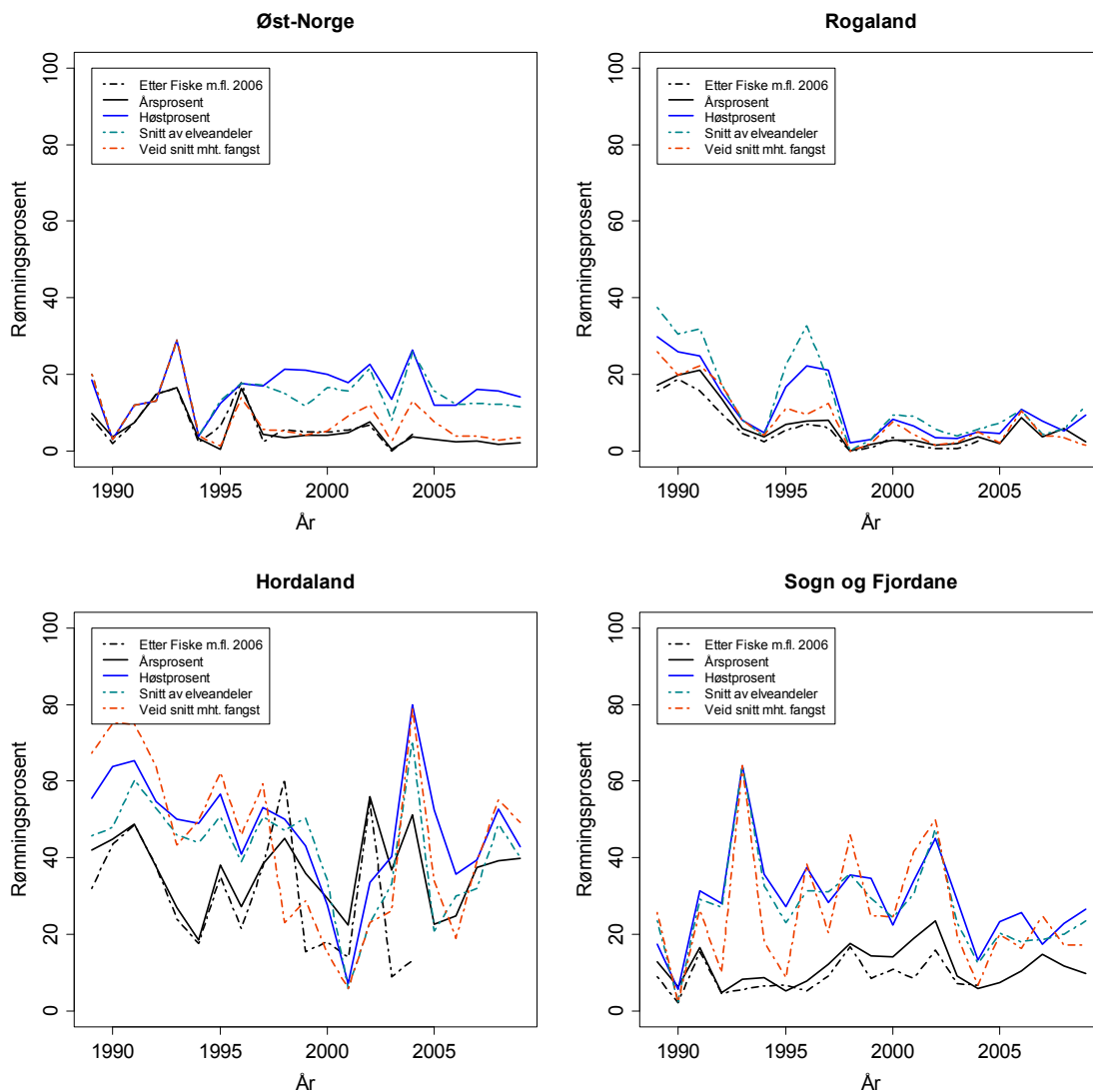
Det er nylig beregnet regionvise gjennomsnitt av andelen rømt oppdrettslaks i laksebestandene etter to metoder (Diserud m.fl. 2010), basert på undersøkelser fra 1989. Motivasjonen for dette er at det er til dels betydelig variasjon mellom den andelen rømt oppdrettslaks som registreres i elvefisket om sommeren og den andelen som registreres i prøvefisket om høsten (**Figur 2**). Videre er det variasjon over tid i hvilke elver/årstider som er med i datasettet fra én region (Fiske m.fl. 2001). Stikkprøvene fra sommeren dekker flere elver og er basert på undersøkelse av flere fisk enn stikkprøvene fra høsten, men underrepresenterer innslaget av rømt oppdrettslaks i gytebestanden siden rømt oppdrettslaks søker opp i elvene senere enn villaksen. Stikkprøvene fra høsten representerer ideelt sett andelen oppdrettslaks i gytebestanden, men kan også gi usikre beregninger om stikkprøven er liten og dersom vill og rømt laks har ulik sannsynlighet for å bli registrert i høstprøvene.

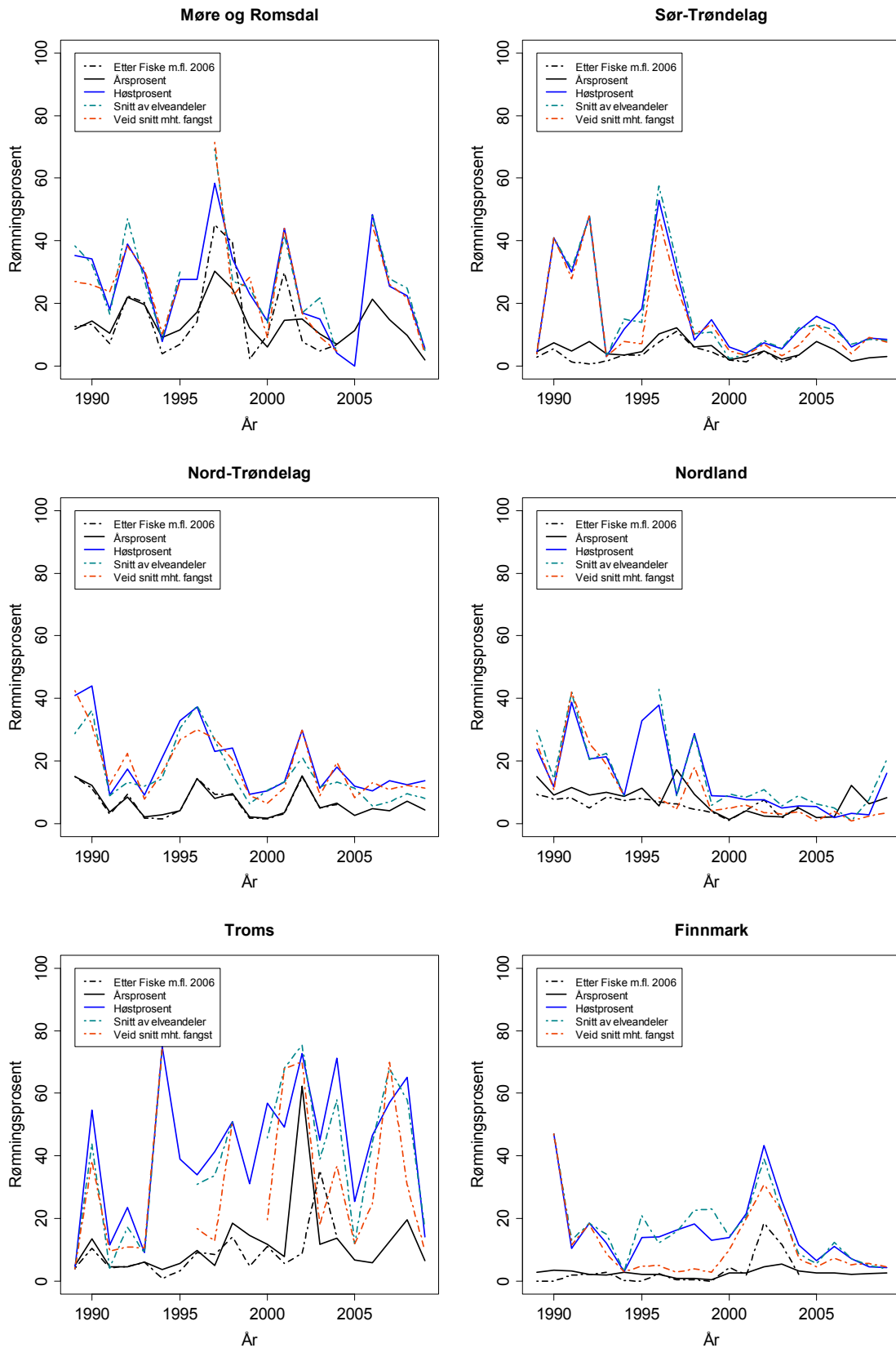
En metode som utnytter informasjon fra både sommerfisket og høstfisket i ett mål, er utarbeidet av Fiske m.fl. (2006). De kalte dette målet for 'incidence' og vi kaller det "årsprosent". En annen metode som kun bruker informasjon fra høstfisket, kalte Diserud m.fl. (2010) "høstprosent". For regionale utregninger kan man spørre seg hvorvidt det er riktig å veie observasjonene fra hver elv med laksebestandens størrelse, eller også om det er riktig å regne uveide gjennomsnitt. Det kan føres argumenter for begge tilnærminger. Veide gjennomsnitt lar tilstanden i de største laksebestandene telle mest og Diserud m.fl. (2010) benyttet dette i beregningene av *regional årsprosent*. Uveide gjennomsnitt lar hver bestand telle like mye og Diserud m.fl. (2010) benyttet en variant av dette når de regnet ut *regional høstprosent*.

I **figur 4** har vi sammenliknet ulike regionale gjennomsnitt av rømt oppdrettslaks i 10 regioner (Øst-Norge, som vi kaller kystfylkene fra Østfold til Vest-Agder, samt de 9 fylkene fra og med Rogaland til og med Finnmark; alle figurer fra Diserud m.fl. 2010). Vi ser at det er stor variasjon

mellom regioner, fra Hordaland og andre fylker på Vestlandet (unntatt Rogaland) med svært høye innslag av rømt oppdrettslaks, til Finnmark og Sør-Trøndelag med mer beskjedne innslag av rømt oppdrettslaks. Tidvis er det imidlertid høye innslag av rømt oppdrettslaks også i disse fylkene, spesielt om vi ser på regional høstprosent. Vi ser også en nedadgående trend i andelen rømt oppdrettslaks over tid i mange regioner, og sterkest i Rogaland. Hordaland har vedvarende høye innslag gjennom hele perioden og ingen tydelig nedadgående trend, og i Troms kan det se ut som om andelen rømt oppdrettslaks er økende.

Det er til dels stor forskjell mellom de ulike måtene å regne regionale gjennomsnitt på. Den regionale årsprosenten (som både midler innslaget av rømt oppdrettslaks over sommer- og høstprøver, og som også vekter med hensyn til bestandsstørrelse) ligger gjennomgående lavere enn den regionale høstprosenten (som lar elvene med høstprøver telle likt). Siden antallet elver det fins stikkprøver fra er lavere om høsten, er det også større tilfeldig variasjon i dette målet enn i de regionale årsprosentene.





Figur 4. Andel rømt oppdrettslaks i gytebestanden av laks i 10 regioner i Norge i perioden 1989-2009. Øst-Norge = fylkene langs kysten fra og med Østfold til og med Vest-Agder). Andelenes er regnet ut på ulike metoder, hvorav regional årsprosent er heltrukken svart, regional høstprosent er mørkeblått (Fra Diserud m.fl. 2010).

Variasjonen i andelen rømt oppdrettslaks er større mellom elver enn mellom regioner. I en oversikt over elver som i perioden 1989-2005 var representert med 5 eller flere år med observasjoner fra høstprøver, lå Salangselva i Troms, og Oselven og Etneelven i Hordaland høyest med hhv. 77 %, 62 % og 61 % i gjennomsnittlig andel rømt oppdrettslaks (Jonsson m.fl. 2006, tabell 3.1, side 27). I den andre enden av skalaen lå Bjerkreimselva i Rogaland, Årgårdsvassdraget og Verdalselva i Nord-Trøndelag og Lærdalselva i Sogn og Fjordane med hhv. 4 %, 4 %, 2 % og 1 % rømt oppdrettslaks om høsten.

Blant de seks vassdragene med høyest beregnet gytebestandsmål (antatt antall kg hunnfisk som er nok for å fullrekruttere vassdraget; Hindar m.fl. 2007) lå Namsen i Nord-Trøndelag høyest med 29 % i gjennomsnitt for observasjonene i høstprøvene i perioden 1989-2005, mens Orkla i Sør-Trøndelag hadde 13 % og Altaelva i Finnmark, Gaula i Sør-Trøndelag og Numedalslågen i Vestfold hadde hhv. 8 %, 6 % og 5 % (Jonsson m.fl. 2006, Tabell 3.1 side 27). Tanavassdraget var kun representert med tre år i oversikten fra 2005, alle med 0 % i høstprøver innsamlet for lagring av nedfrosset melke 1997-1999. Nylig ble det publisert en analyse av et stort skjellmateriale fra Tanavassdraget for perioden 1985-2008 (Erkinaro m.fl. 2010). Der ble 191 av 84 600 laks (0,2 %) fra fisket om sommeren registrert som rømt oppdrettslaks mens 16 av 365 laks (4 %) fanget om høsten var rømt oppdrettslaks. I én av stikkprøvene, tatt med drivgarn i nedre del av Tana i slutten av september 1990, var 9 av 19 laks (47 %) rømt oppdrettslaks (Erkinaro m.fl. 2010).

Hvor mange oppdrettslaks rømmer fra fiskeoppdrettsanleggene?

I 2010 ble det rapportert om 255 000 rømte oppdrettslaks (<http://www.fiskeridir.no/statistikk/>) fra norske oppdrettsanlegg. Offisiell rømmingsstatistikk fins fra og med 1993. Siden den gang har de rapporterte rømmingene variert mellom 111 000 (i 2008) og 921 000 (i 2006) med et gjennomsnitt på 423 000 pr år. For årene 1989-1992 anslo et interdepartementalt utvalg at det rømte 1,6 millioner oppdrettslaks årlig.

Det er antatt at den offisielle rømmingsstatistikken er beheftet med betydelig usikkerhet og at den representerer et underestimat. Andelen urapporterte rømminger er vurdert ved to anledninger. I 1998 beregnet Lund (1998) at urapportert rømming utgjorde 50 % av det faktiske antallet som rømmer. For årene 1998-2004 beregnet Sægrov & Urdal (2006) at 71-88 % av antallet oppdrettslaks som rømmer, var urapportert, og at det faktiske rømmingsantallet for disse årene var 1,2-3,6 millioner smolt/postsmolt årlig i denne perioden. Deres regnestykke var basert på beregning av antallet rømt oppdrettslaks i fangstene av laks, og på ulike antakelser om overlevelse fra rømming som smolt/postsmolt til gjenfangst som voksen laks.

Vi antar at mer presise og oppdaterte beregninger kan utføres med bakgrunn i flere nylig publiserte studier av spredning, overlevelse og gjenfangst av oppdrettslaks etter rømming (kf. **tabell 1**). NINA arbeider med en slik analyse men det må understrekes at så lenge oppdrettslaksen ikke er utstyrt med et eget merke som kan registreres ved gjenfangst, vil slike beregninger være beheftet med stor usikkerhet.

Interaksjoner mellom rømt oppdrettslaks og villaks

Gyting

Oppdrettslaksens påvirkning på villaks kan skje direkte ved overføring av gener ved deltagelse i gyting, men også indirekte ved sykdomsoverføring eller konkurranse som kan virke negativt inn på en villaksbestand (Waples 1991). Her vurderer vi kun de direkte genetiske effektene.

I studier ved NINAs forskningsstasjon på Ims er gytesuksessen til oppdrettslaks undersøkt både ved utsetting i elv (Imsa), og i eksperimentelle gyteforsøk i bassenger med naturlig gytesubstrat. I alle disse forsøkene er det observert en skjevhet mellom kjønn når det gjelder gyteadfærd og befruktningsevne hos rømt oppdrettslaks (Fleming & Einum 1997; Fleming m.fl. 2000). Oppdrettshanner deltar lengre i aggressive handlinger mot annen laks og blir i større grad skadet og har også en høyere dødelighet enn ville hanner. De har en lavere deltagelse i gyting og lavere reproduksjonssuksess enn ville hanner; fra 1-24 % av de ville hannenes gytesuksess (Fleming m.fl. 1996; 2000). Oppdrettshunner gyter vanligvis tidligere enn ville hunner og både ville hanner og oppdrettshanner kurtiserer hunnen. Den første interaksjonen mellom rømte oppdrettslaks og villaks vil derfor ofte være i form av oppdrettshunner som blir befruktet av ville hanner (Fleming m.fl. 1996; Fleming m.fl. 2000). Dette er et resultat av villaksens parringssystem der det er overskudd av hanner (i de fleste naturlige miljø) og dermed stor konkurranse om gyteklare hunnlaks. Selv om oppdrettshunnen har større suksess enn oppdrettshannen er de mindre produktive enn villakshunner. Oppdrettshunner lager færre gytegroper og har en større andel av ubefruktede egg. De ødelegger i større grad eksisterende gytegroper og har høyere eggdødelighet enn villakshunner. De har også en dårligere eggoverlevelse. Oppsummert viser forsøkene at oppdrettshunner har 32 % av ville hunners gytesuksess (Fleming m.fl. 1996).

Gytesuksessen er større for fisk som rømmer tidlig i livet. Om vi antar at utsatt, anleggsprodusert smolt av Imsastamme kan være en modell for oppdrettslaks som rømmer på smoltstadiet, er deres gytesuksess relativt til fisk som har levd hele livet i naturen, 51 % for hanner og nær 100 % for hunner (Fleming m.fl. 1997). For hannene avtok gytesuksessen fra 71 % ved lav tetthet til 29 % ved høy tetthet, mens det ikke ble funnet tilsvarende hos hunnene i disse eksperimentene. I studier av pigmenter i rogn og plommeseckkyngel fra gytegroper i flere elver på Vestlandet fant imidlertid Lura (1995) tegn på at oppdrettshunnenes gytesuksess avtok når tettheten av ville hunner økte.

I den første generasjonen med hybrider vil den initiale skjevheten mellom kjønn (oppdrett hunner har større suksess) forandres, da kjønnsmodne hanner i ungestadiet (parr) er en viktig del av parringssystemet hos laks. Det er store forskjeller mellom elver når det gjelder andel kjønnsmodne parr (hanner), og de kan befrukte en betydelig andel av eggene (Taggart m.fl. 2001). Gyteforsøk viser at kjønnsmoden oppdretts- og hybridparr har en større befruktningssuksess enn vill kjønnsmoden parr (Garant m.fl. 2003) og dette kan forklares ut fra adferdsforskjeller som aggressivitet som er genetisk betinget (Garant m.fl. 2003). Lignende resultater med større gytesuksess hos hybridparr fant også Weir mfl. (2005), der årsak til større gytesuksess blant hybridene ble forklart med lengre utholdenhet i gyteforsøkene. Disse resultatene viser at kjønnsmoden hybridparr kan ha en stor innflytelse på villaksbestanden ved genetisk introgresjon, dvs. inkorporering av genetisk materiale fra oppdrettslaks til villaks.

Ungfisk i ferskvann

Generelt sett viser de fleste studier at eggoverlevelse hos oppdrettslaks er dårligere enn hos villaks (McGinnity m.fl. 1997; Fleming m.fl. 2000; McGinnity m.fl. 2003) og at hybridene har en overlevelse som ligger mellom disse to. Avkom fra oppdrettslaks hadde 70 % av overlevelsen til ville avkom (Fleming m.fl. 2000, McGinnity m.fl. 1997). Årsaken til at oppdretts- og hybridavkom har en lavere tidlig overlevelse kan skyldes at oppdrettshunner har mindre eggstørrelse enn vill hunnlaks og at dette har en direkte effekt på overlevelse etter at yngelen kommer opp av grusen (Einum & Fleming 2000a). En annen årsak kan være ulik fluktprespons (se under).

Andre generasjonshybrider (F₂) i et eksperiment i Irland (Burrishoole; McGinnity m.fl. 2003) hadde høyere eggdødelighet enn både villaks og oppdrettsavkom, noe som kan være et tegn på utavlsdepresjon (mellom genetisk ulik villaks fra Irland og oppdrettslaks basert på norske villaksstammer). Redusert eggoverlevelse ved krysning av hybrider ble også funnet av Fraser mfl. (2010a) der de fant høyere eggdødelighet hos andre generasjonshybrider enn førstegenerasjonshybrider, villaks og oppdrettslaks. Her ble derimot årsaken til redusert overlevelse forklart av forskjeller mellom individer av hunnlaks og ikke selve krysningen. Utavlsdepresjon er ellers funnet ved krysning av en relik (ferskvannsstationær) og en anadrom laksestamme i Canada, der hybridene hadde lavere overlevelse på tidlige livsstadier og morforlogiske abnormaliteter (Sutterlin, Holder & Benfey 1987).

Et av de viktigste stadiene er ved ”swim-up”, når plommesekken er fortært og lakseyngelen må opp av grusen for å få tak i næring. Det er på dette stadiet at seleksjonstrykket er antatt sterkest. Denne fasen er forbundet med stor dødelighet fordi lakseungene tåler sult dårlig og må få i seg næring innen kort tid, og dette kan igjen gjøre dem utsatt for predasjon. Det er svært viktig for lakseungene å finne skjul og konkurransevnen vil avgjøre om de overlever (Brännäs 1995; Einum & Fleming 2000a; Einum & Fleming 2000b; Nislow, Einum & Folt 2004; Einum, Sundt-Hansen & Nislow 2006). Det finnes lite forskning på swim-up stadiet når det gjelder konkurranse mellom hybrid- og villaksunger. På bakgrunn av det vi vet om eldre laksunger, og siden hybrider har en raskere vekst og en mer aggressiv adferd, er det sannsynlig at villaksyngel kan tape i konkurranse om skjul og næring.

Vekst og overlevelse hos parr er sterkt tetthetsavhengig og konkurransen om skjulmuligheter øker ved høye tettheter (Nislow, Einum & Folt 2004; Einum, Sundt-Hansen & Nislow 2006). Bærekapasiteten i et område bestemmes av tilgjengelige skjulmuligheter for ungfisken (Finstad m.fl. 2007) og ved et høyt konkurransenivå vil derfor ville laksunger (på grunn av mindre størrelse enn hybrider) ofte bli fortrent, noe som innebærer en forflytning nedstrøms (McGinnity m.fl. 2003). En slik forflytning innebærer en stor predasjonsrisiko i tillegg til at det er høyst usikkert om områder nedstrøms har tilgjengelige skjulmuligheter. Hybrider kan derfor i tillegg til å medvirke til genetiske forandringer i villaksbestander også føre til konkurransesituasjoner med villaks som reduserer bestandsstørrelsen til den ville bestanden.

Forsøk i Canada (Fraser m.fl. 2010a; Houde, Fraser & Hutchings 2010) har sammenlignet anti-predatorrespons hos laks, ved å bruke to villaksstammer, én oppdrettsstamme og deres hybrider. Antipredatorrespons ble målt under like miljøbetingelser ved å simulere angrep på 0+parr av en naturlig predator (fiskespisende fugl; kingfisher (*Ceryle alcyon*)). Resultatene viste at oppdrettslaks hadde redusert antipredatorrespons, ved at de raskere kommer ut av skjulet sitt etter angrep fra predator. Hybridene hadde en responstid som lå midt mellom oppdrettslaks og villaks. Den reduserte responstiden kan forklare hvorfor hybrider har dårligere overlevelse i naturen, i tillegg til å vise at adferden har en genetisk basis. Lignende resultat finnes også i studier gjort i Norge,

der oppdrettslaks og hybrider viste redusert antipredatorrespons sammenlignet med villaks (Einum & Fleming 1997; Fleming & Einum 1997). Selv om hybrider har lavere overlevelse på ungfiskstadiet vil de kunne ha en konkurransefordel siden de vokser raskere og er større enn villaksunger og har mer aggressiv adferd (Einum & Fleming 1997).

Smoltifisering, vandring og sjøoverlevelse

I Imsa-eksperimentet, der avkom ble fulgt i en hel generasjon etter naturlig gyting av villaks og oppdrettslaks i elva (Fleming m.fl. 2000), hadde smolt av oppdrettsforeldre vandring nedstrøms tidligere på våren og ved yngre alder enn villaks. Utvandringstidspunkt og -alder hos hybridene lå midt imellom oppdretts- og villakssmolt (Fleming m.fl. 2000). I studiet i Burrishoole fant McGinnity m.fl. (2003) ingen forskjell i utvandringstidspunkt mellom vill- og oppdrettssmolt og heller ingen forskjell i smoltalder.

I det sistnevnte studiet returnerte ville hunner oftest som 1-sjøvinter, noe som er vanlig for Burrishoole-stammen, der bare 2,5 % returnerer som 2-sjøvinter. Oppdrettslaks og hybrider dominerte gruppen av 2-sjøvinter laks som returnerte, noe som antageligvis skyldes at oppdrettslaksen er selektert for senere kjønnsmodning (McGinnity m.fl. 2003). I Imsaforsøket til Fleming m.fl. (2000) ble det ikke funnet forskjeller i sjøoverlevelse eller alder ved kjønnsmodning mellom villaks, hybrider og oppdrettslaks. Senere eksperimenter på Ims har vist signifikant dårligere sjøoverlevelse hos oppdrettslaks enn villaks (jf. Hindar m.fl. 2006), men ikke signifikant forskjell mellom hybrider og villaks i sjøoverlevelse eller alder ved kjønnsmodning. Generasjonstiden (dvs gjennomsnittlig tid fra gyting til gyting hos avkommet) var lavere for oppdrettslaks enn for villaks i Imsaeksperimentet, mens det motsatte var tilfellet i Burrishoole (Hindar m.fl. 2006).

Feilvandringssraten til oppdrettssmolt satt ut i elven Imsa i Rogaland (1985-1997) har vært over 50 % for de oppdrettsstammene som er utprøvd (Jonsson m.fl. 2003). Dette er betydelig høyere enn både for vill Imsasmolt (6 %) og for anleggsprodusert smolt av Imsastamme utsatt i de samme årene (15,5 %). Den geografiske spredningen av feilvandrerne er omtrent lik mellom gruppene, med en markert nedgang i antallet feilvandrere som går opp i elver lenger vekk enn 60 km fra Imsa. Forfatterne foreslår derfor 60 km fra elveutløpet som en mulig avgrensning av oppdrettsfrie soner rundt viktige lakseelver.

Effekt av rømt oppdrettslaks på ville bestander

Tap av adaptiv genetisk variasjon

Repeterte interaksjoner mellom villaks og oppdretts laks over tid kan føre til redusert adaptiv genetisk variasjon hos villaksstammer. Dette er spesielt i tilfeller der en villaksstamme allerede er svekket (McGinnity m.fl. 2003). Adaptiv genetisk variasjon kan gå tapt hvis hybrider bærer mistilpassede genkombinasjoner fra kunstig selekterte foreldre og dermed får redusert fitness i naturen (Fraser m.fl. 2008). Et forsøk utført i Canada fant ingen klare indikasjoner på at hybrider hadde dårligere adaptiv genetisk variasjon (i forhold til lav pH) enn ville laksunger, selv om oppdrettslaksunger hadde dårligere overlevelse (Fraser m.fl. 2008). Et annet studie av Fraser m.fl. (2010b) fant at utviklingen hos hybrider i noen tilfeller ble forsinket slik at den ikke "matchet" miljøforholdene og dermed ville ha ført til en større dødelighet i naturen (Fraser m.fl. 2010b). Oppdrettslaksen hadde senere utviklingstid enn villaksen i området og deres hybrider fikk etter hvert senere utviklingstid. I dette området av Canada skjer det årlige rømminger, noe som kan forskyve utviklingstiden til hybridene slik at de får dårligere overlevelse (Fraser m.fl. 2010b).

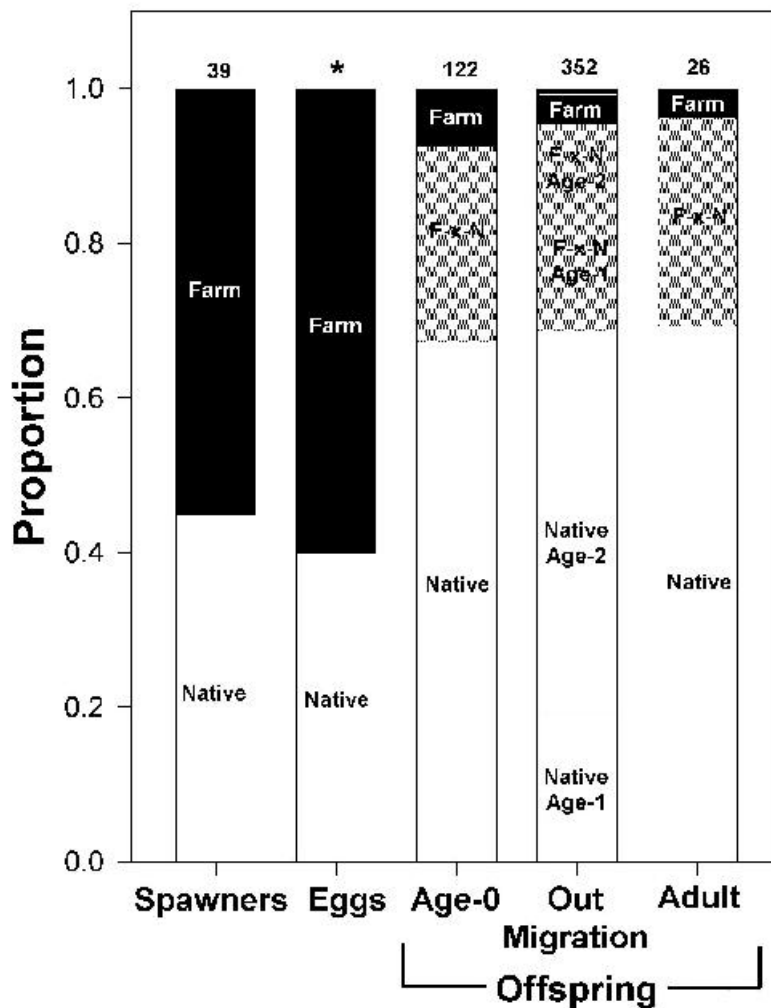
Beregning av fitness i naturen

To eksperimenter er utført som kvantifiserer effekten av rømt oppdrettslaks i naturlige elvesystem. I det ene eksperimentet, utført i elva Imsa i Rogaland, ble vill laks og oppdrettslaks sammenliknet fra utsetting som gyteklare individer til avkommet (F_1 -generasjonen; villaksavkom, førstegenerasjonshybrider og oppdrettslaksavkom) ble gjenfanget i elva én generasjon senere (Fleming m. fl. 2000). I det andre eksperimentet, utført i Burrishoole i Irland, ble både F_1 -generasjonen og F_2 -generasjonen (dvs. andregenerasjonshybrider og tilbakekryssninger til hhv oppdrettslaks og vill laks) sammenliknet fra utplanting som øyerogn til de kom tilbake som voksne (McGinnity m.fl. 1997; 2003).

Imsa-eksperimentet

I dette eksperimentet, som startet med utsetting ovenfor en fiskefelle av kjønnsmoden Imsalaks og oppdrettslaks, ble oppdrettslaksens reproduksjonssuksess målt til ca 16% av villaksens – målt over én generasjon (Fleming m.fl. 2000). Flaskehalsen for oppdrettslaksen så ut til å være under selve gytingen og i de tidligste yngelstadiene (**Figur 5**). Senere ble det ikke påvist signifikante forskjeller i overlevelse til tross for forskjeller i livshistorie.

Et annet resultat fra Imsa-eksperimentet var lav smoltproduksjon, til tross for at elva ikke hadde hatt gyting de siste to årene før eksperimentet. Dette skulle tilsi svært lav konkurranse fra eldre laksunger, noe som erfaringsmessig gir høy overlevelse og høy smoltproduksjon. Likevel var smoltproduksjonen ca 30 % lavere enn det en skulle forvente ut fra en 'stock-recruitment'-modell for Imsa (kfr Jonsson m.fl. 1998). Det lave smolttallet gjaldt også for rene Imsalaksavkom, og ser ut til å skyldes negative interaksjoner mellom oppdretts- og villfisk (se over), i tillegg til at oppdrettslaksen produserte dårligere enn villfisken.



Figur 5. Suksessen gjennom én laksegenerasjon til rømt oppdrettslaks (F, Farm) og stedegen villaks i Imsa (N, Native) fra gyting (Spawners) til avkommet (Offspring) har levd ett år i elva (Age-0), vandret ut som smolt (Out Migration) og kommet tilbake for å gyte (Adult). Antallet over hver søyle viser antallet individer ved hvert livsstadium (* = beregnet antall egg, 19443 fra villaks og 29388 fra oppdrettslaks). F-x-N = krysninger mellom oppdrettslaks og villaks. (figur fra Fleming m. fl. 2000).

Burrisboole-eksperimentet

Første- og andregenerasjons avkom av vill laks og oppdrettslaks ble studert ved sammenlikning av tre årsklasser som ble satt ut som øyerogn ovenfor en fiskefelle i Burrisboole-systemet i Irland. Flere familier av hver av syv grupper av fisk ble studert: lokal villaks (1993-, 1994- og 1998-årsklassene), norsk oppdrettslaks (samme årsklasser), F₁ hybrid vill x oppdrett (i begge retninger, 1993-94), BC₁W tilbakekrysning til vill (1998), BC₁F tilbakekrysning til oppdrett (1998), og F₂ hybrid vill x oppdrett (1998). Alle krysningene ble laget eksperimentelt og gruppene identifisert ved DNA-profiler (McGinnity m.fl. 1997; 2003).

Hovedresultatet var at alle gruppene som var avkom av oppdrettslaks og ”hybrider” (F₁ og F₂ hybrider, samt BC₁ tilbakekrysninger) hadde redusert overlevelse i naturen, men de vokste raskere enn villaks og fortrenget disse i deler av ungestadiet. Målt i forhold til lokal villaks, varierte overlevelsen fra egg til voksne fra 2 % hos rene oppdrettsavkom til 89 % hos BC₁

tilbakekrysning til vill, med de andre gruppene mellom disse (**Tabell 2**). Villaksavkom ble fortrent ut av studieområdet i større grad enn de andre gruppene, og ville – dersom de ikke hadde funnet leveområder nedenfor – fått betydelig redusert overlevelse. Oppdrettsavkom og krysninger kom tilbake til elva ved en høyere sjøalder enn villaks. Deres økte eggantall (som følge av større kroppsstørrelse) kompenserte ikke for redusert overlevelse. Konklusjonen til McGinnity m.fl. (2003) var at interaksjonene mellom oppdretts- og villaks resulterte i redusert overlevelse for den ville bestanden og at denne reduksjonen var kumulativ over generasjoner.

Tabell 2. Sammenlikning av suksess gjennom livsytklus fra befruktning til kjønnsmodning hos vill laks, oppdrettslaks og 'hybrider' i Burrishoole i Irland. Resultatene er gjennomsnittet av flere årsklasser for noen av gruppene. Overlevelsen til villaksen er satt til 1,0 (eller 100%), og overlevelsen til de andre gruppene er gitt relativt til denne (eller satt til 1,0 der de ikke var signifikant forskjellige fra villaks). Data for marin overlevelse til F₂ hybrider er ikke tilgjengelige og ble satt til 1,0 i beregning av livslang suksess (fra McGinnity m. fl. 2003). F₁HyV = førstegenerasjonshybrid med vill mor; F₁HyO = førstegenerasjonshybrid med oppdretts-mor; F₂Hy = andregenerasjonshybrid; BC₁V = tilbakekrysning til villaks; BC₁O = tilbakekrysning til oppdrettslaks.

Gruppe	Befruktning til øyerogn	Øyerogn til smolt ^a	Øyerogn til smolt ^b	Smolt til voksen	Livslang suksess ^a	Livslang suksess ^b
Vill	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
BC ₁ V	1,0	0,89	1,0	1,0	0,89	1,0
F ₁ HyV	1,0	0,73	1,0	0,58	0,42	0,58
F ₁ HyO	0,87	0,50	0,63	0,61	0,27	0,33
F ₂ Hy	0,34	1,0	1,84	Ikke data	(0,34)	(0,63)
BC ₁ O	1,0	0,79	1,59	0,39	0,31	0,62
Oppdrett	0,79	0,41	0,76	0,07	0,02	0,04

^a Antar at parr som ble fortrent ut av studieområdet har samme overlevelse som samme parr-gruppe som ble igjen i studieområdet, dvs at tettheten antas å være lavere enn bærekapasiteten til elva. ^b Antar at parr som ble fortrent ut av studieområdet ikke overlever, dvs at tettheten antas å være ved bærekapasiteten til elva.

Modellering av innkrysning basert på rømtandel i norske lakseelver 1989-2009 og relativ fitness fra eksperimenter

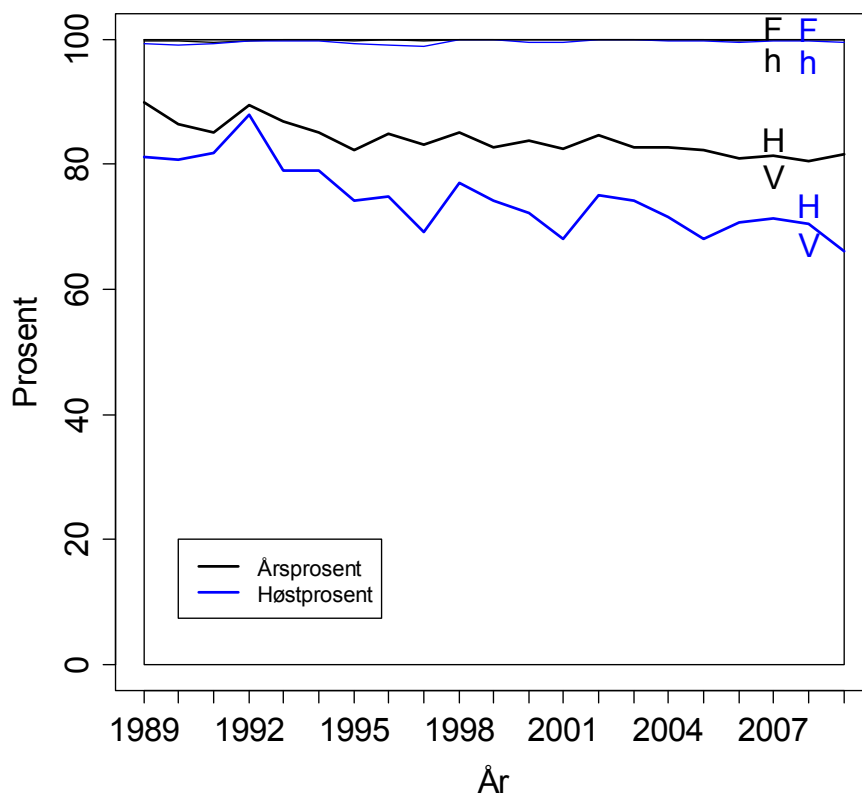
Kontrollerte studier i elv eller elveliknende miljøer viser altså at oppdrettslaks har dårligere gytesuksess enn villaks og at deres avkom (oppdrettslaks og hybridfisk) har lavere overlevelse enn villaks sett over hele livsløpet. Avkommet konkurrerer imidlertid godt med den ville ungfisken i de tidlige livsstadiene pga. hurtigere vekstrate, og ser ut til å kunne fortrenge villaks fra studieområdet i Burrishoole (McGinnity m.fl. 2003) og å redusere smoltproduksjonen i forhold til antall egg gytt i Imsa (Fleming m.fl. 2000).

Med bakgrunn i registreringer av rømt oppdrettslaks i mange norske lakseelver (Fiske m.fl. 2001; Anon. 2010), og resultatene fra nevnte eksperimenter i Norge og Irland som kvantifiserer relativ gytesuksess og overlevelse til oppdrettslaks og deres avkom, konstruerte Hindar m.fl. (2006) en modell for hvordan den genetiske sammensetningen til en villaksbestand vil kunne utvikle seg. I denne modellen ble det antatt at halvparten av den rømte oppdrettslaksen rømte tidlig i sjøfasen, og resten sent i livet. Den første gruppen ble antatt å ha samme gytesuksess som laks utsatt som smolt (Fleming m. fl. 1997), mens den andre har en gytesuksess som fisk som ble tatt rett fra en oppdrettsmerd (Fleming m. fl. 1996; 2000). Overlevelsen til avkom av villaks, oppdrettslaks og

deres krysninger ble antatt å være lik gjennomsnittet av den som ble målt i Imsa-eksperimentet (F_1 -generasjonen) og i Burrishoole-eksperimentene (F_1 - og F_2 -generasjonen).

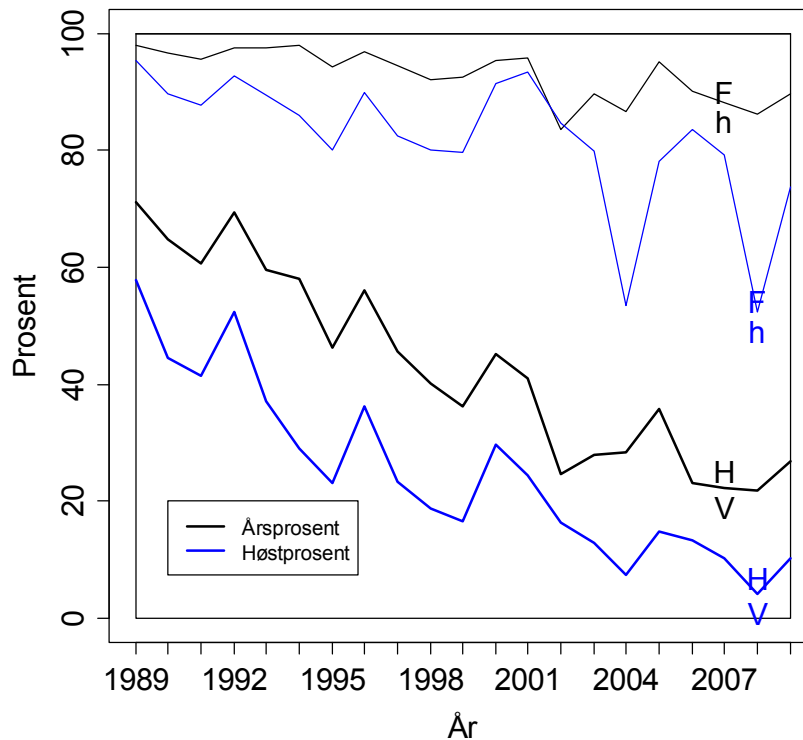
Basert på modellen for bestandens genetiske sammensetning over tid (Hindar m.fl. 2006), og tidsserier for regionale andeler rømt oppdrettslaks i gytebestander (Anon. 2010), beregnet så Diserud m. fl. (2010) forventet regional sammensetning av gytebestanden over perioden med observerte rømtandeler. Tilsvarende beregninger kan gjøres for enkeltelver dersom en har gode nok årlige estimater for andel rømt oppdrettslaks for de aktuelle elvene (Vi holder på med å utarbeide slike beregninger). To forskjellige estimeringsmetoder for andel rømt fisk i bestandene ble brukt; ”årsprosent” som utnytter informasjon fra både sommerfisket og høstfisket, og ”høstprosent” som kun baserer seg på data fra høstfangstene (se **Figur 4** foran).

To regioner med svært forskjellige utviklinger i estimerte årlige rømningsandeler i gytebestandene er Rogaland og Hordaland (Diserud m.fl. 2010). **Figur 6** og **Figur 7** viser beregnet relativ sammensetning i bestandene for hhv. Rogaland og Hordaland etter gyting i årene 1989 – 2009, basert på bruk av modellen til Hindar m.fl. (2006). I Rogaland faller den beregnede relative sammensetningen av laksebestanden ganske raskt ned til ca 80 % villaks og 20 % hybrider pga. de tidlige årene med årlige rømningsandeler opp mot 20 %. Så stabiliserer bestandssammensetningen seg etter at rømningsandelen har lagt seg på et lavere nivå. Det er kun marginale beregnede andeler rene oppdrettsavkom i beregningene for Rogaland (**Figur 6**). I Hordaland går det jevnt nedover med den beregnede andelen villaks gjennom hele perioden, og det er etter hvert også store beregnede andeler oppdrettsavkom blant tilsynelatende vill fisk i bestanden (**Figur 7**).



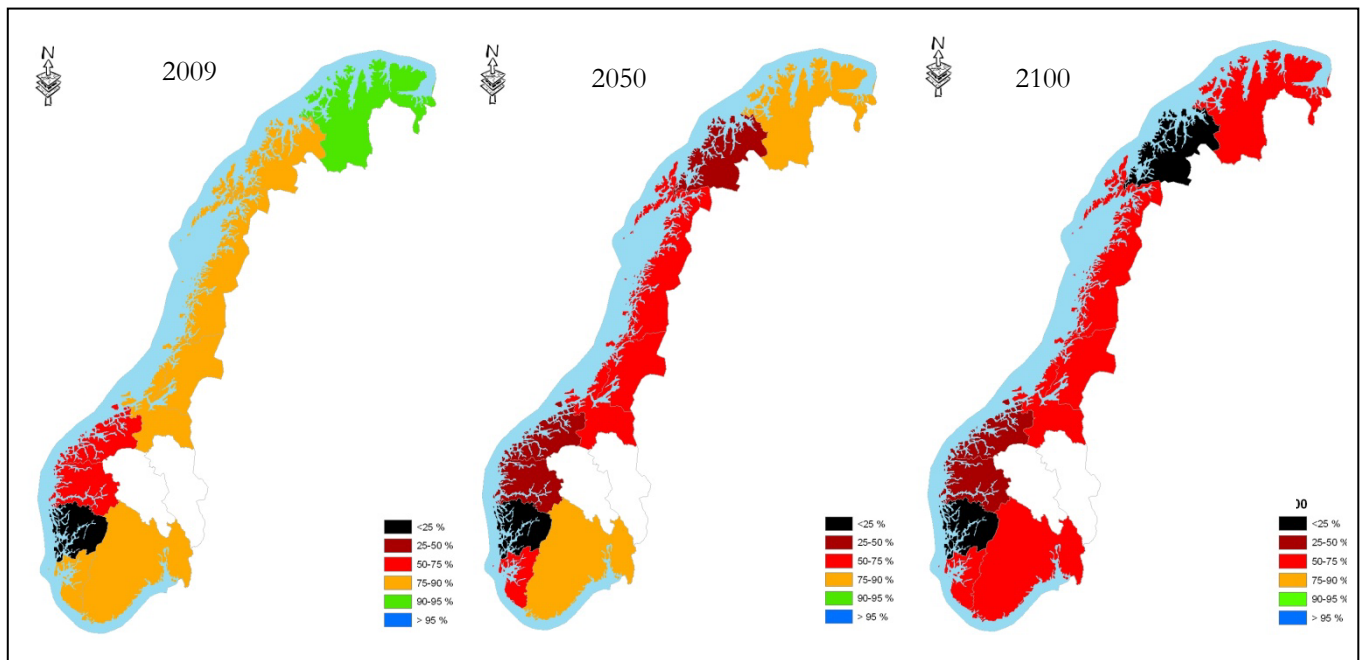
Figur 6. Beregnet sammensetning av gytebestanden som kommer tilbake til elver i Rogaland etter gyting i hvert av de 21 årene 1989-2009, gitt gjennomsnittsverdier for relative fitnessparametre. De nederste svarte og blå linjene i høyre panel angir prosent villaks i bestanden når hhv. Årsprosent eller Høstprosent er benyttet i

beregningene. Differansen mellom linjene merket H-V og linjene merket F-h gir prosentandelen hybrider, mens Differansen fra F-h linjene og opp til 100 % gir andel rent avkom etter rømt oppdrettslaks. Figuren er hentet fra Diserud m.fl. (2010).



Figur 7. Andel rømt oppdrettsfisk i gytebestanden av laks (venstre panel). Beregnet sammensetning av gytebestanden som kommer tilbake til elver i Hordaland etter gyting i hvert av årene 1989-2009, gitt gjennomsnittsverdier for relative fitnessparametre. Figuren er hentet fra Diserud m.fl. (2010).

Tilsvarende beregninger er gjort ti regioner i Norge av Diserud m.fl. (2010). Der er den beregnete sammensetningen vist for 2009, og – under forutsetning av at rømtandelene framover er som de siste ti årene i hver region – for 2050 og 2100 (**Figur 8**). Med regionale høstprosenten istedenfor regionale årsprosenten som inngangsverdier for andelen rømt oppdrettslaks i gytebestandene blir utviklingen betydelig mer dramatisk (se Vedleggsfigur 1 i Diserud m.fl. 2010).

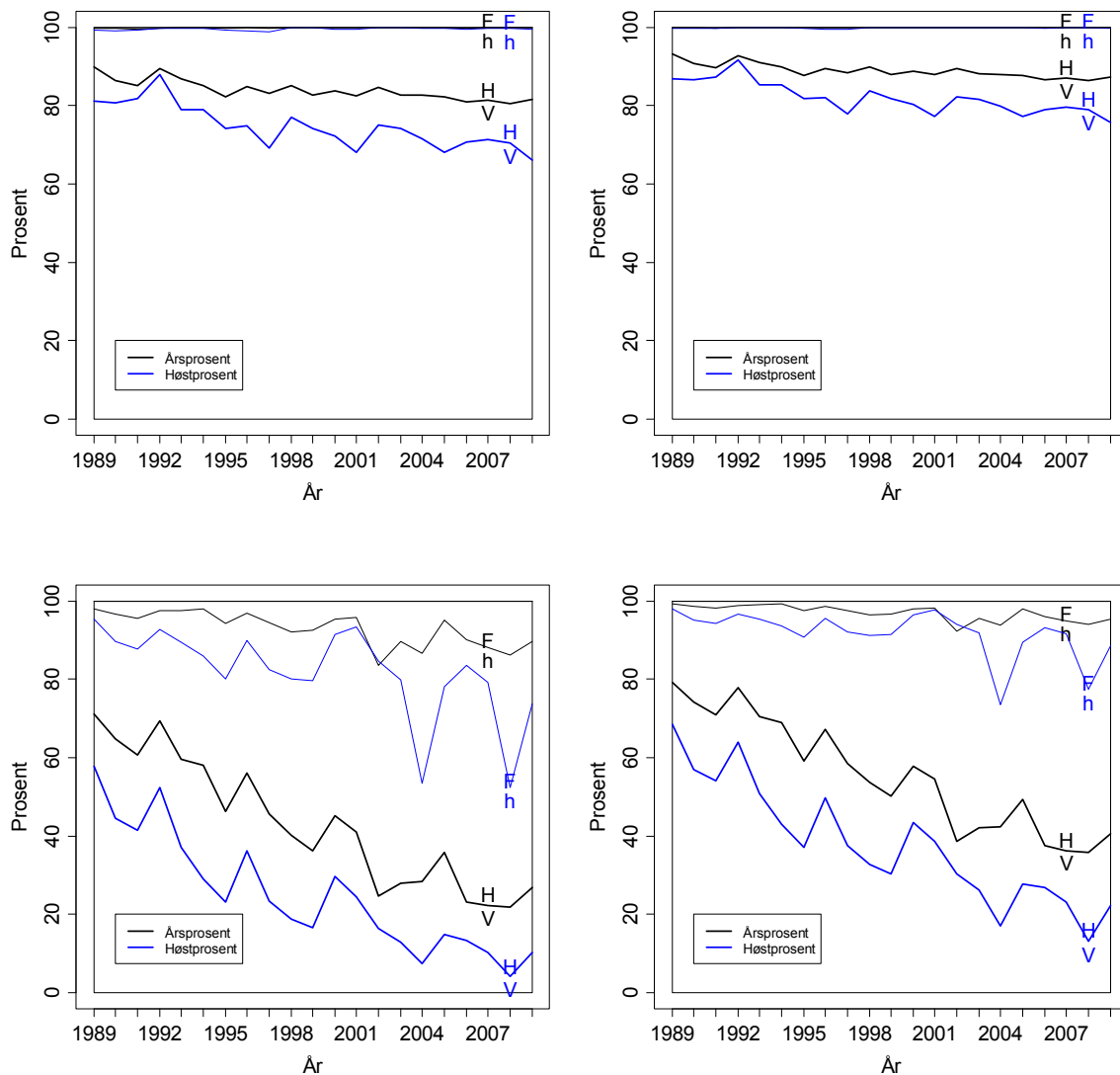


Figur 8. Modellering av den regionvise gytebestanden av laks i Norge etter gyting i 2009, basert på regionale årsprosenten for årene 1989-2009, og framskriving av trender ved å trekke tilfeldig fra observasjonene i siste tiårsperiode for årene fram til 2050 og 2100. Fargeskalaen angir beregnet %-andel gytefisk med villaksbakgrunn. Fylkene Hedmark og Oppland har ikke anadrome laksebestander (Hedmark hadde i sin tid en ferskevannslaks som vandret opp i Trysilelva fra Vänern). Fra Diserud m.fl. (2010).

Begrensninger i data og modell

Ekspérimentene som har gitt de fleste grunnlagsdataene for modelleringene, er hentet fra én generasjon med en norsk oppdrettsstamme i Imsa i Rogaland og to generasjoner med en annen stamme av norsk oppdrettslaks i et irsk vassdrag, Burrishoole. De viser et felles hovedresultat: at levedyktigheten til den lokale villaksstammen er høyere enn for alle andre første- og andregenerasjonsavkom av rømt oppdrettslaks og kryssinger med oppdrettslaks. Det er imidlertid forskjeller i detaljene i resultatene fra Imsa og Burrishoole, og også variasjon mellom tre ulike eksperimenter i Burrishoole (McGinnity m. fl. 1997; 2003). Noe av denne variasjonen kan forklares med at norsk oppdrettslaks har høyere alder ved kjønnsmodning enn villaksen i Irland, mens dette ikke var tilfellet i Norge.

Noe av spennvidden i dataene er illustrert ved å se på hvordan høy og lav gytesuksess hos rømt oppdrettslaks, eller også høy og lav overlevelse av deres avkom i ferskvann og i sjøen, påvirker sluttresultatet i modellen. Gjennomsnittsverdiene av relativ gytesuksess fra observasjoner i naturen og i semi-naturlige eksperimenter, var for hunnlaks rømt som smolt 0,91 og for hunnlaks rømt som voksen 0,44 (Hindar m.fl. 2006; Hindar & Diserud 2010). For hannlaksen var de relative gytesuksessene hhv. 0,51 og 0,13. Hvis man derimot antok at gytesuksessene for rømt oppdrettsfisk ble lavere i villaksbestander med høy tetthet på gyteplassen kunne de laveste observerte verdiene for gytesuksess benyttes i modellen, hhv. 0,82 og 0,20 for hunnlaks og 0,29 og 0,01 for hannlaks. **Figur 9** viser beregnet sammensetning for Rogaland ved bruk av gjennomsnittlig gytesuksess (øvre venstre panel) og ved bruk av laveste observerte gytesuksessverdier (øvre høyre panel). Tilsvarende beregninger er også vist for Hordaland (nedre paneler).



Figur 9. Forventet utvikling for bestandssammensetningen for Rogaland og Hordaland med gjennomsnittlige verdier for gytesuksess for bunner og banner (venstre paneler) og med laveste verdier for gytesuksess (høyre paneler).

I modellen kan en også beregne effekten av variasjon i relativ overlevelse mellom de ulike gruppene. Dette er også diskutert av Hindar & Diserud (2007) som viser at variasjonen i beregnet overlevelse mellom de ulike eksperimentene kan ha vel så stor effekt som variasjonen i gytesuksess, og større effekt i ferskvannsfasen (overlevelse fra egg til smolt) enn i sjøen (overlevelse fra smolt til voksen).

Det er et begrenset antall eksperimenter som er gjennomført, og fortsatt mange områder hvor vi vet lite om effekten av rømt oppdrettsfisk på ville bestander (Hindar m.fl. 2006; Weir & Fleming 2006). Effekten vil sannsynligvis variere mye mellom elver pga. forskjeller i den rømte fiskens genetiske opphav og oppvekstvilkår, størrelse, tidspunkt og hyppighet for rømningene, samt den ville bestandens status (Einum & Fleming 1997; Weir m. fl. 2004; Hutchings 1991). Noen av disse begrensningene i bruk av modellen er diskutert av Hindar m.fl. (2006), Hindar & Diserud (2007) og Diserud m. fl. (2010).

Effekt på bestandsstørrelse: stock-recruitment

Fleming m.fl. (2000) fant en negativ effekt av rømt oppdrettslaks på bestandens produktivitet, siden antallet smolt som ble produsert var ca 30 % lavere enn forventet fra antallet egg som ble gytt. Selv om en bare vurderte egg fra den ville bestanden fant de fortsatt at smoltantallet var 30 % lavere. Den forventede smoltproduksjonen ble beregnet fra en etablert SR-modell for Imsa (Jonsson m.fl. 1998). Andre studier støtter konklusjonen om at rømt oppdrettslaks har en negativ effekt på produktiviteten. I eksperimenter i Burrishoole-systemet, Irland, fant McGinnity m.fl. (2003) at avkom etter rømt oppdrettsfisk var mindre produktive enn villaks, samtidig som villaksavkom kunne bli fortrenget fra studieområdet av det raskere voksende oppdrettslaksavkommet. Houde m.fl. (2009) fant i et eksperiment med sommergamle laksunger økt dødelighet for villaksunger når 30 % eller mer av bestanden var hybrider, men fant ingen signifikant økning i dødeligheten når andelen hybrider i populasjonen kom under 15 %. Ford & Myers (2008) fant redusert overlevelse fra smolt til voksen (eller også redusert forekomst) for bestander av laksefisk nær akvakulturanlegg, men tok ikke stilling til hvilken mekanisme som kunne være årsak til den negative påvirkningen av akvakultur. På samme måte fant Vøllestad m.fl. (2009) at Vestlandet i Norge og den skotske vestkysten skilte seg negativt ut fra andre regioner i Norge og Skottland i langtidsanalyser av trender i villaksforekomst. Deres vurdering var at negativ påvirkning fra akvakultur kunne være en medvirkende årsak.

Studier av hvordan ungfiskproduksjonen påvirkes av ulike innslag av settefisk i bestander av ”steelhead trout” (anadrom regnbueørret) (Chilcote, 2003) gir lignende konklusjoner. Chilcote (2003) fant, for 12 populasjoner i Oregon, USA, at en økende andel settefisk i bestanden hadde en negativ effekt på produksjonen. Med 50 % settefisk i populasjonen ble gjennomsnittlig produktivitet (målt som antall rekrutter per gytefisk) redusert med 63 % sammenlignet med en bestand uten settefisk. Ved lavere andeler settefisk (20 % og 5 %) ble gjennomsnittlig produktivitet redusert med henholdsvis 33 % og 10 %.

Tilsvarende detaljerte undersøkelser er ikke gjort for laks. McGinnity m.fl. (2009) viste i en studie hvor villaks og havbeitelaks gytt sammen i naturen, at innblanding av laks oppfostret i fangenskap kan redusere rekrutteringen i laksebestanden. Havbeitelaksen i Burrishoole er opprinnelig fra lokal bestand, men det har ikke vært tatt inn ville individer som stamfisk til havbeitestammen siden 1975. McGinnity m.fl. (2009) fant en signifikant negativ sammenheng mellom egg-til-smolt-overlevelse og andel egg fra havbeitefisk ved å bruke en lineær regresjonsmodell. NINA har initiert et samarbeid med McGinnity og kolleger for å analysere det samme datamaterialet ved hjelp av stock-recruitment-modeller. Tilsvarende ønsker vi også å modellere stock-recruitment i Imsa (Jonsson m.fl. 1998) i forhold til innslaget av førstegenerasjonsavkom i gytebestanden av laks i Imsa.

Molekylærgenetiske effekter av interaksjoner mellom rømt og vill laks

Genstrøm fra oppdrettslaks til villaks

Et begrenset antall studier har vist introgresjon (inkorporering i genomet) av gener fra oppdrettslaks til villaks i naturen. I det kontrollerte Imsaeksperimentet beregnet Fleming m.fl. (2000) en genstrøm fra oppdrettslaks til villaks på 19 % over én generasjon i naturen når 55 % av gytebestanden bestod av oppdrettslaks. I gener der genstrømmen er sterkere enn genetisk drift og seleksjon, betyr dette en ”halveringstid” for den genetiske forskjellen mellom oppdrettslaks og Imsalaks på 3,3 generasjoner, gitt at det er samme oppdrettslaks som kommer inn i bestanden i hver generasjon. For mer realistiske rømtlaksandeler i gytebestanden (20 %), tilsvarer resultatene

fra Imsaeksperimentet en genstrøm på 7 % og en genetisk halveringstid på i størrelsesorden 10 generasjoner (Fleming m.fl. 2000). Modellering som tar hensyn til data på avkommets gytesuksess som kjønnsmodne småhanner, samt relativ overlevelse hos andregenerasjonsavkom fra eksperimentene i Burrishoole (McGinnity m.fl. 2003), antyder en lavere gjennomsnittlig genstrøm (4,5 %) for 20 % innblanding av oppdrettslaks i gytebestanden (Hindar m.fl. 2006) og en noe høyere genetisk halveringstid (ca 15 generasjoner).

Andre studier har gjort bruk av biokjemiske markører (astaxanthin, som er et fargestoff i egg) til å vise at rømt oppdrettslaks etterlater seg avkom i naturen (Lura & Sægrov 1991; Sægrov m.fl. 1997). Disse studiene er imidlertid begrenset til egg og plommesekestadiet for å påvise avkom av rømt oppdrettslaks i naturen.

Kunnskap om sjeldne genvarianter i enzymkodende gener er brukt til å vise gyting av oppdrettsfisk i en nord-irsk elv (Crozier 1993; 2000), og at økt innslag av den sjeldne varianten kunne påvises flere år senere. I to irske vassdrag brukte Clifford m. fl. (1998a) mitokondrieDNA til å vise at rømt oppdrettslaks etterlot seg avkom. De fant høyt variable resultater innenfor hver elv, med innslag av mtDNA-mønster fra oppdrettshunner inntil 70 % i noen lokaliteter til 0 % i andre. Med kjerneDNA-markører (som nedarves av begge kjønn, i motsetning til mtDNA som nedarves kun via hunner) viste de at det forekom rene oppdrettsavkom i begge elver, og også avkom av oppdrettshanner og ville hunner. I et annet arbeid viste Clifford m. fl. (1998b) at oppdrettslaks som rømte til en elv på ungestadiet, gjennomførte livssyklus i naturen og returnerte til elva for å gyte. Disse genetiske studiene var opportunistiske i den forstand at de gjorde bruk av rømmingsepisoder der det fantes genvarianter med høyt forskjellig frekvens hos den rømte oppdrettslaksen og villaksbestanden de gytte i.

I norske elver har Skaala m. fl. (2006) brukt såkalte DNA-mikrosatellitter (høyt variable kjerneDNA-markører) til å vise genetiske endringer over tid i elver med høyt innslag av rømt oppdrettslaks, slik som Vosso, Opo og Eio, mens det ikke ble vist signifikante endringer i to andre elver med høyt innslag av oppdrettslaks (Etne og Namsen). Genetiske endringer over tid kan ha flere forklaringer, særlig i små bestander der tilfeldigheter spille en større rolle enn i store bestander. I Vosso er det imidlertid høyst sannsynlig at de genetiske endringene skyldes gyting av rømt laks, siden dette også er indikert i sammenlikninger av gytelaks og laksunger i elva (Sægrov m. fl. 1997; Skaala & Hindar 1998). I en elv med lavt innslag av rømt oppdrettslaks, Håelva på Jæren, ble det ikke vist endringer over tid.

Påvisning av genetisk endring over tid i Vosso (med høye innslag av rømt oppdrettslaks) og fravær av genetisk endring over tid i Håelva (med forholdsvis lave innslag av rømt oppdrettslaks) er som forventet. Et mer overraskende resultat i den molekylærgenetiske analysen til Skaala m. fl. (2006) er at Etne og Namsen ikke viser noen genetisk endring til tross for betydelig innslag av rømt laks over lang tid. En mulig forklaring i Etne kan være at høy tetthet av villaks reduserer suksessen til (og effekten av) rømt oppdrettslaks (Skaala m. fl. 2006). I Namsen kan det være flere forklaringer, – blant annet at de høyeste innslagene av rømt oppdrettslaks ble funnet tidlig på 1990-tallet og at Namsenlaks i stor grad har bidratt til de vanligste oppdrettsstammene. Det vil også være betydelig usikkerhet med å sample et så stort vassdrag representativt – noe som for øvrig ikke bare gjelder laks født i naturen men også gjelder for det årlige innslaget av rømt oppdrettslaks i gytebestanden. I et 'review'-arbeid over genetiske effekter av utsettinger (av kultivert laksefisk utsatt i samme eller annen elv enn der de kom fra) var en av konklusjonene at de genetiske effektene var uforutsigbare, og varierte fra ingen påviselig effekt til omfattende bestandshybridisering (introgresjon) eller fortrenging av den stedegne bestanden (Hindar m.fl. 1991).

I Canada er det nylig gjennomført en molekylærgenetisk analyse av en truet, vill laksebestand over 20 år med et stort antall genetiske markører. 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).

Et universelt redskap for å påvise genetiske spor av oppdrettslaks i naturen har manglet inntil nylig. Nå er det imidlertid utviklet et sett med genetiske markører som hver for seg ikke er diagnostiske, men som samlet sett kan skille en oppdrettslaks fra en villaks, uavhengig av villaksbestand eller oppdrettslinje (Karlsson m.fl. 2011). Et eksempel på en genetisk markør som viser tydelige, generelle forskjeller mellom villaks og oppdrettslaks, er vist i **figur 1**. Med 60 slike markører, som ble funnet ved å lete blant flere tusen SNPer, har vi et molekylærgenetisk redskap med et godt potensiale for å påvise genetiske endringer i villaksbestander som skyldes gyting av rømt oppdrettslaks (Karlsson m.fl. 2011).

Genetisk variasjon

Lavere genetisk variasjon hos oppdrettslaks enn villaks er funnet i nøytrale genetiske markører i flere studier (se over). Det er også funnet forskjeller mellom oppdrettslaks og villaks i kvantitative egenskaper (Einum & Fleming 1997, McGinnity m.fl. 1997, 2003, Grisdale-Helland & Helland 1998, Thodesen m.fl. 1999, Fleming m.fl. 2000, Handeland m.fl. 2003, Strand m.fl. 2007, Glover m.fl. 2009). Vi kjenner ikke til tester av om variansen i kvantitative egenskaper er mindre hos oppdrettslaks enn hos villaks. I studiene over ser variansen ut til å være omtrent lik hos oppdrettslaks og villaks, mens noen få studier kan tyde på at oppdrettslaksen har mindre variasjon i enkelte egenskaper (kfr McGinnity m.fl. 2007).

Oppdrettslaks i ville populasjoner

De kontrollerte eksperimentene i Imsa og i Burrishoole konkluderte begge med at rømt oppdrettslaks har umiddelbare negative konsekvenser for den ville bestanden, og at disse konsekvensene på lang sikt kan redusere lokale tilpasninger og levedyktigheten til den ville bestanden (Fleming m.fl. 2000; McGinnity m.fl. 2003).

Modellering basert på gjennomsnittlig 'fitness' i disse studiene tyder på at naturlig seleksjon ikke "rydder av veien" spor av rømt oppdrettslaks i løpet av to generasjoner i naturen (Hindar m.fl. 2006, Diserud m.fl. 2010). Modellene studerer da blodsandeler av oppdrettslaks i naturen, men modellerer ikke i hvilken grad ulike etterkommere av oppdrettslaks er mer eller mindre lik villaksen genetisk, og konsekvensene av dette. For å forstå dette problemkomplekset, trenger man både genetiske markører som kan identifisere avkom av oppdrettslaks i naturen, studier av økologiske egenskaper til disse individene, og kvantitative beregninger av overlevelse og produktivitet i disse bestandene. Et sett med genetiske markører er nå etablert (Karlsson m.fl. 2011). Flere studier med ulike grupper avkom av oppdrettslaks utsatt i naturen er også i ferd med å bli gjennomført, blant annet av Havforskningsinstituttet i en elv på Vestlandet og av NINA i små, eksperimentelle bekker.

Omfattende studier er nylig gjennomført i Canada av to generasjoner med én oppdrettsstamme krysset med, og tilbakekrysset til, to ville bestander som har sin opprinnelse i elver med svært ulike miljøforhold (Fraser m.fl. 2010 a). De fant at de kvantitativ-genetiske forskjellene mellom bestander i egenskaper knyttet til atferd, livshistorie og morfologi hadde en additiv basis, og foreslo (basert på sammenlikning av første- og andregenerasjonskryssinger) at tre generasjoner med tilbakekrysning var nødvendig for å gjenopprette den ville bestandens optimum for disse egenskapene. Det betyr at bestander med lave eller sjeldne innslag av rømt oppdrettslaks har større sannsynlighet for å gjenopprette tilpasninger til lokale forhold, enn bestander som opplever høye eller vedvarende innslag av rømt oppdrettslaks. Resultatene reiser også spørsmål

ved levedyktigheten til allerede svekkede bestander i form av den ekstra kostnaden det er å ha ikke-tilpassede individer (kryssninger og tilbakekryssninger) i bestanden (Fraser m.fl. 2010 a).

Erfaringer fra utsetting av (lakse)fisk

Både nasjonalt og internasjonalt blir det i en rekke laksepopulasjoner satt ut fisk som er vokst opp i kultiveringsanlegg. Utsettingene kan ha blitt innført som avbøtende tiltak etter at deres naturlige oppvekstmiljø har blitt ødelagt eller negativt påvirket etter inngrep i populasjonens naturlige habitat, f.eks. ved vannkraftutbygging. Settefisk har også blitt satt ut i rehabiliteringsprosjekt der den naturlige populasjonen har vært kritisk lav eller dødd ut. Eksempler på dette er reetablering av laks og ørret i tidligere forsurede vassdrag (Hesthagen 2008) og laksebestander som er svekket av *Gyrodactylus salaris* med påfølgende rotenonbehandling (Johnsen & Jensen 2003). I tillegg settes også fisk ut i lokal regi, der motivasjonen er å styrke bestanden (Anon. 2010).

I de siste tiårene har det blitt stilt spørsmål om hvorvidt utsettinger av settefisk i naturlige bestander har en positiv effekt eller om slike tiltak kan gjøre mer skade enn gagn (f.eks. Hindar m.fl. 1991, Chilcote 2003). Det har nå kommet flere nye studier som oppsummerer dagens kunnskap på dette området (Atlantisk laks: Cross m.fl. 2007, laksefisk: Fraser 2008, fisk: Araki & Schmid 2010). Fraser (2008) undersøker i sin review om det er støtte for at utsetting av settefisk kan ivareta den naturlige populasjonens genetiske variasjon og fitness. Vi oppsummerer her de viktigste resultatene fra Fraser (2008), og presenterer resultater fra andre relevante studier.

Effekter av utsetting på genetisk variasjon hos vill bestand

Opprettholdelse av genetisk variasjon i en populasjon anses som viktig for at populasjonen skal kunne tilpasse seg endringer i miljøet (bl.a. Ryman m.fl. 1995). Flere studier finner at anleggsproduert fisk i løpet av få generasjoner viser en lavere genetisk variasjon enn naturlige populasjoner og dermed lavere effektiv populasjonsstørrelse (Säisä m.fl. 2003). I hvilken grad dette er tilfelle vil imidlertid avhenge av stamfiskanleggets kryssningsrutiner. Faktorer som få stamfisk, skjev fordeling av antall avkom (dvs. noen individer er opphav til et stort antall avkom, mens andre har få) innen en generasjon, samt bruk av flere-generasjoners anleggfish er faktorer som virker negativt på genetisk mangfold i en bestand av settefisk (Cross m.fl. 2007, Fraser 2008). Ved innføring av nye kryssningsrutiner skal det imidlertid være mulig å opprettholde genetisk variasjon (oppsummert av Fraser 2008). Dette forutsetter imidlertid at det er tilgang på et tilstrekkelig antall stamfisk fra den naturlige populasjonen og at denne har opprettholdt sin genetiske variasjon.

Bruk av for få individer i stamfiskproduksjonen har blitt pekt på som et mulig problem i norsk kultivering (Anon. 2010). For å unngå tap av genetisk mangfold (på kort sikt) er det anslått at effektiv populasjonsstørrelse må være minst 50 i hver generasjon (Frankel & Soulé 1981). Et lite antall stamfisk som gir opphav til et stort antall utsatt fisk, vil kunne redusere effektiv bestandsstørrelse langt under et nivå på 50 (Ryman & Laikre 1991). Pr i dag finnes det imidlertid ikke noe empirisk eller teoretisk svar på hvor mye genetisk variasjon som er nok for å ta vare på en populasjon eller en art (Fraser 2008).

Effekter av utsetting på fitness hos vill bestand

Utsetting av anleggsmiljø kan påvirke den relative reproduksjonssuksessen ('fitness') til den naturlige populasjonen på to ulike måter, enten ved genetisk endring eller ved økt konkurranse (Cross m.fl. 2007). I henhold til optimaliseringsteori vil individene i en populasjon utvikle en optimal fenotype for det miljøet de lever i (Maynard Smith 1978). I tillegg til indre begrensende faktorer, vil imidlertid ytre forhold som genetisk drift (liten populasjon) eller genstrøm fra andre populasjoner gjøre at populasjonens gjennomsnittlige egenskaper avviker fra et teoretisk optimum (Futuyma 1998). Hvis settefisk avviker genetisk fra den opprinnelige populasjonen, enten ved hvilke typer alleler (genvarianter) de har eller fordelingen av alleler, vil dette medføre en endring i populasjonens fitness (Garcia de Leaniz 2007), med mindre forskjellene kun ligger i nøytrale gener.

En rekke studier finner at settefisk har dårligere suksess enn vill laks på ulike stadier i livssyklusen (Araki m.fl. 2008). Dette kan skyldes genotypisk seleksjon i kultiveringsanlegget over en eller flere generasjoner avhengig av avlingsrutinene (f.eks. Fraser 2008). Høy metabolsk rate vil for eksempel kunne gi rask vekst under oppdrett når mattilgangen er nærmest ubegrenset, men kan bli selektert mot under naturlige forhold med dårligere mattilgang (Alvarez & Nicieza 2005). Aggresjon er også en egenskap som kan være fordelaktig i et oppdrettsmiljø, men ugunstig i et naturlig miljø, fordi denne egenskapen er assosiert med høyere risikotaking (Johnsson & Abrahams 1991) og redusert anti-predatoradferd (Berejikian 1995). Dårligere suksess hos settefisk kan imidlertid også skyldes ren miljøpåvirkning uten en genetisk komponent, dvs. at oppvekstmiljøet i kar gir settefisk egenskaper som gjør den mindre i stand til å takle utfordringene i naturen.

Høy tetthet av settefisk kan gi økt konkurranse for den naturlige bestanden når fisken settes ut i elva før smoltstadiet. Flere studier har vist tetthetsavhengig vekst og overlevelse hos yngel og unger av laksefisk som lever i elv (f.eks. Einum & Nislow 2005, Imre m.fl. 2005). En studie i Sverige viser at utsatt ørret, uavhengig av om den er anleggsprodusert eller vill, har en negativ effekt på veksten i den opprinnelige ørretbestanden (Bohlin m.fl. 2002). Økt tetthetsavhengig vekst og dødelighet pga utsettinger kan redusere andelen av fisk med den mest hensiktsmessige fenotypen, noe som er både lite ressurseffektivt (må tilføre flere settefisk for å kompensere for dårligere reprodutiv suksess hos naturlig bestand) og endrer seleksjonen i bestanden (Cross m.fl. 2007). Problemstillingene knyttet til økt konkurranse er imidlertid bare relevante når supplerende utsettinger skjer i en bestand som allerede utnytter det lokale habitatet opp mot bæreevnen. Studier av reetablering av laksebestander i Sør-Norge etter forsuring, tyder f.eks. på at årlige utsettinger gir en raskere reetablering av laks når bestanden er under bæreevne (Hesthagen m.fl. 2011). Den demografiske lagtidseffekten av supplerende utsettinger, f.eks. evne til selvreproduksjon og populasjonens vekstrate, er imidlertid ikke avklart.

Betydningen av lokal stamme

Selv om kompensasjonsutsetting av laks i Norge i dag er basert på lokal stamfisk, så har det tidligere vært brukt settefisk fra andre stammer enn den lokale både nasjonalt og internasjonalt. Araki m.fl. (2008) konkluderer i sitt litteraturstudium at anleggsprodusert laksefisk fra ikke-lokale stammer har dårligere fitness enn lokale stammer. Tilsvarende konkluderte Hindar m.fl. (1991) med at konsekvensene av utsettinger av laksefisk av ikke-stedegen stamme, alltid var negative i forhold til den naturlige bestanden, i de tilfellene en effekt kunne påvises. Disse konklusjonene er i stor grad basert på andre arter enn laks (bl.a. regnbueørret), men den generelle lærdommen er at lokale bestander av laksefisk gjør det bedre enn andre stammer (ikke-stedegne eller

anleggsproduserte) og således gir støtte for påstanden om at bestander av laksefisk er lokalt tilpassete (Taylor 1991; García de Leániz m.fl. 2007; McGinnity m.fl. 2007).

Utsetting av fisk

I en ny oversiktsartikkel stilte Araki & Schmid (2010) spørsmålet ”Is hatchery stocking a help or harm for wild stock and stock enhancement?”. I 23 av 70 studier som sammenlignet anleggsproduserte (“hatchery”) og ville fiskebestander ble det funnet signifikante negative effekter av anleggsproduksjonen på ’fitness’ til den utsatte fisken, og 28 studier viste redusert genetisk variasjon i anleggspopulasjonen. Ingen av disse 70 studiene antydet en positiv genetisk effekt på ’fitness’ til bestanden etter utsetting.

Konklusjoner

Rømt oppdrettslaks forekommer i store antall i mange vassdrag, og har gjort det siden 1980-tallet.

Oppdrettslaksen sprer seg over store geografiske områder, slik at ikke noe vassdrag kan sies å være helt fri for påvirkning av rømt oppdrettslaks om man ser over lang nok tid.

Oppdrettslaks er genetisk endret i forhold til villaks, og har lavere genetisk variasjon.

Oppdrettslaks og deres avkom har lavere fitness i naturen enn villaks, men kan når de opptrer i store nok antall, representere betydelige innslag av genene som videreføres til neste generasjon.

Eksperimenter antyder at det tar mange generasjoner å luke vekk belastningen på en vill bestand av forekomsten av mis-tilpassete individer.

I deler av livet ser det ut til at avkom av oppdrettslaks (under noen betingelser) kan fortrenge villaks.

I oppdrettsintensive områder er villaksbestandene i spesielt dårlig forfatning.

Utsettinger av laksefisk (og andre fiskearter) viser negative konsekvenser for ville bestander, i tråd med de generelt negative erfaringene med rømt oppdrettslaks i villaksbestander.

Referanser

- Allendorf, F. W., R. F. Leary, P. Spruell, and J. K. Wenburg. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 613–622.
- Allendorf, F.W., P.A. Hohenlohe & G. Luikart. 2010. Genomics and the future of conservation genetics. *Nature Reviews Genetics* 11: 697-709.
- Alvarez, D., and Nicieza, A.G. 2005. Is metabolic rate a reliable predictor of growth and survival of brown trout (*Salmo trutta*) in the wild? *Can J Fish Aquat Sci* 62(3): 643-649.
- Anon. 2010a. Status for norske laksebestander i 2010. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning, nr 2: 1-213.
- Anon. 2010b. Vedleggsrapport med vurdering av måloppnåelse og beskatningsråd for de enkelte bestandene. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning, nr 2b: 1-516.
- Anon. 2011. Kvalitetsnormer for laks – anbefalinger til system for klassifisering av villaksbestander. Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr. 1, 105s.
- Aprahamian, M.W., Smith, K.M., McGinnity, P., McKelvey, S., and Taylor, J. 2003. Restocking of salmonids - opportunities and limitations. *Fish Res* 62(2): 211-227.
- 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., Berejikian, B.A., Ford, M.J. og Blouin, M.S. 2008. SYNTHESIS: Fitness of hatchery-reared salmonids in the wild. *Evolutionary Applications* 1: 342-355
- Araki, H., Cooper, B. & Blouin, M.S. 2007. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science* 318: 100-103.
- Bentsen HB (1994) Genetic affects of selection on polygenic traits with examples from Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aqua Fish Manag* 25: 89-102.
- Billingsley, L. W. (Ed.) 1981. Proceedings of the stock concept international symposium. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38: 1457-1921.
- Bohlin, T., Sundström, L.F., Johnsson, J.I., Höjesjö, J., and Pettersson, J. 2002. Density-dependent growth in brown trout: effects of introducing wild and hatchery fish. *J Anim Ecol* 71(4): 683-692.
- 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.
- Brännäs, E. (1995) First access to territorial space and exposure to strong predation pressure - a conflict in early emerging Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Evolutionary Ecology*, 9, 411-420.
- Butler, J.R.A., Cunningham, P.D. & Starr, K. 2005. The prevalence of escaped farmed salmon, *Salmo salar* L., in the River Ewe, western Scotland, with notes on their ages, weights and spawning distribution. *Fisheries Management and Ecology* 12: 149-159.
- Carlin, B. 1969. Migration of salmon. Lectures Series. Atlantic Salmon Association Special Publication, Montreal, s. 14-22.
- Chilcote, M. W. 2003. Relationship between natural productivity and the frequency of wild fish in mixed spawning populations of wild and hatchery steelhead (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60: 1057-1067.
- 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., McGinnity, P., Coughlan, J., Dillane, E., Ferguson, A., Koljonen, M.L., Milner, N., O'Reilly, P., and Vasemägi, A. 2007. Chapter 11 Stocking and Ranching. In: *The Atlantic Salmon: Genetics, Conservation and Management*. Eds: Verspoor E., Stradmeyer, L. , Nielsen, J. Blackwell Publishing Ltd.
- 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.
- Dillane E, McGinnity P, Coughlan JP, Cross MC, De Eyto E, Kenchington E, Prodhöhl P, Cross TF (2008) Demographic and landscape features determine intrariver population structure in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): the case of River Moy in Ireland. *Molec Ecol* 17: 4786-4800
- Diserud, O., Fiske, P., & Hindar, K. 2010. Regionvis påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander i Norge. NINA Rapport, 622: 1-40.
- 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.
- Einum, S. & Fleming, I.A. (2000a) Highly fecund mothers sacrifice offspring survival to maximize fitness. *Nature*, 405, 565-567.
- Einum, S. & Fleming, I.A. (2000b) Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution*, 54, 628-639.
- Einum, S., Sundt-Hansen, L. & Nislow, K.H. (2006) The partitioning of density-dependent dispersal, growth and survival throughout ontogeny in a highly fecund organism. *Oikos*, 113, 489-496.
- Eriksson, T. & Eriksson, L.O. 1991. Spawning migratory behaviour of coastal-released Baltic salmon (*Salmo salar*). Effects on straying frequency and time of river ascent. *Aquaculture* 98: 79-87.
- Erkinaro J, Niemelä E, Vähä J-PK, Primmer CR, Brørs S, Hassinen E, Orell P & Länsman M. 2010. Distribution and biological characteristics of escaped farmed salmon in a major subarctic salmon river, River Teno, (Finland/Norway). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67: 130-142.
- Finstad, A.G., Einum, S., Forseth, T. & Ugedal, O. (2007) Shelter availability affects behaviour, size-dependent and mean growth of juvenile Atlantic salmon. *Freshwater Biology*, 52, 1710-1718.
- Fiske, P., Lund, R. A., Østborg, G. M., & Fløystad, L. 2001. Rømt oppdrettslaks i sjø- og elvefisket i årene 1989-2000. NINA Oppdragsmelding, 704: 1-26.
- Fiske, P., Lund, R., & 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.
- 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. (1996) Reproductive strategies of Atlantic salmon: Ecology and evolution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6, 379-416.
- Fleming, I.A., Hindar, K., Mjølnerod, I.B., Jonsson, B., Balstad, T. & Lamberg, A. (2000) Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 267, 1517-1523.
- 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*). *Journal of Applied Ecology*, 33, 893-905.
- Fontaine P-M, Dodson JJ, Bernatchez L, Slettan A (1997) A genetic test of metapopulation structure in Atlantic salmon (*Salmo salar*) using microsatellites. *Can J Fish Aquat Sci* 54: 2434-2442
- Ford JS, Myers RA (2008) A global assessment of salmon aquaculture impacts on wild salmonids. *Plos Biology* 6: 0411-0417
- Fraser, D.J., Cook, A.M., Eddington, J.D., Bentzen, P. & Hutchings, J.A. (2008) Mixed evidence for reduced local adaptation in wild salmon resulting from interbreeding with escaped farmed salmon: complexities in hybrid fitness. *Evolutionary Applications*, 1, 501-512.
- Fraser, D.J., Houde, A.L.S., Debes, P.V., O'Reilly, P., Eddington, J.D. & Hutchings, J.A. (2010a) Consequences of farmed-wild hybridization across divergent wild populations and multiple traits in salmon. *Ecological Applications*, 20, 935-953.
- Fraser, D.J., Minto, C., Calvert, A.M., Eddington, J.D. & Hutchings, J.A. (2010b) Potential for domesticated-wild interbreeding to induce maladaptive phenology across multiple populations of wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67, 1768-1775.
- Garant, D., Fleming, I.A., Einum, S. & Bernatchez, L. (2003) Alternative male life-history tactics as potential vehicles for speeding introgression of farm salmon traits into wild populations. *Ecology Letters*, 6, 541-549.

- García de Leániz C, Fleming I, Einum S, Verspooer E, Consuegra S, Jordan WC, Aubin-Horth N, Lajus DL, Villanueva B, Ferguson A, Youngson AF, Quinn TP (2007) Local Adaptation. In: Verspooer E, Stradmeyer L, Nielsen JL (eds) *The Atlantic salmon; genetics, conservation and management*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, pp 195-235. ISBN: 978-1-4051-1582-7
- Gjedrem T (1983) Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. *Aquaculture* 33: 51-72.
- Gjedrem T (2010) The first family-based breeding program in aquaculture. *Rev Aquaculture* 2: 2-15
- Gjedrem T, Gjøen HM, Gjerde B (1991) Genetic origin of Norwegian farmed Atlantic salmon. *Aquaculture* 98: 41-50
- Gjøen HM, Bentsen HB (1997) Past, present, and future of genetic improvement in salmon aquaculture. *ICES J Mar Sci* 54: 1009-1014
- Glover K, Otterå H, Olsen RE, Slindre 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
- Grant, W. S. (red.) 1997. Genetic effects of straying of non-native hatchery fish into natural populations: proceedings of the workshop. – U.S. Dep. Commer., NOAA Tech Memo. NMFS-NWFSC-30, 130 s.
- Grisdale-Helland B, Helland SJ (1998) Macronutrient utilization by offspring from wild and selected Atlantic salmon. In: McCracken KJ, Unsworth EF, Wylie ARG (eds) *Energy metabolism of farmed animals*. CAB International, Oxon, UK, pp.221-224
- Gunnerød, T.B., Hvidsten, N.A. & Heggberget, T.G. 1988. Open sea releases of Atlantic salmon smolts, *Salmo salar*, in Central Norway, 1973-83. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1340-1345.
- Handeland SO, Björnsson BTh, Arnesen AM, Stefansson SO (2003) Seawater adaptation and growth of post-smolt Atlantic salmon (*Salmo salar*) of wild and farmed strains. *Aquaculture* 220: 367-384
- Hansen, L.P. 2006a. Migration and survival of farmed Atlantic salmon released from two Norwegian fish farms. *ICES J. Mar. Sci.* 63: 1211-1217.
- Hansen, L.P. 2006b. Vandring og spredning av rømt oppdrettslaks. *NINA Rapport* 162: 1-21.
- Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1989. Salmon ranching experiments in the River Imsa: effect of timing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt migration on survival to adults. *Aquaculture* 82: 367-373.
- Hansen, L.P. & Jonsson, B. 1991. The effect of timing of Atlantic salmon smolt and post-smolt release on the distribution of adult returns. *Aquaculture* 98: 61-67.
- 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., Døving, K.B. & Jonsson, B. 1987. Migration of farmed Atlantic salmon with and without olfactory sense, released on the Norwegian coast. *Journal of Fish Biology* 30: 713-721.
- 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.
- Heggberget, T.G., Hvidsten, N.A., Gunnerød, T.B. & Møkkelgjerd, P.I. 1991. Distribution of adult recaptures from hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts released in and off-shore of the River Surna, western Norway. *Aquaculture* 98: 89-96.
- Heggberget, T.G., Økland, F. & Ugedal, O. 1993. Distribution and migratory behaviour of adult wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) during return migration. *Aquaculture* 118: 73-83.
- Heggberget, T.G., Økland, F. & Ugedal, O. 1996. Prespawning migratory behaviour of wild and farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a north Norwegian river. *Aquaculture Research* 27: 313-322.
- Hindar, K., and Balstad, T. 1994. Salmonid culture and interspecific hybridization. *Conservation Biology*, 8: 881-882.
- Hindar, K. & Diserud, O. 2007. Sårbarhetsvurdering av ville laksebestander overfor rømt oppdrettslaks. – *NINA Rapport* 244: 1-45.
- 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.
- Houston RD, Haley CS, Hamilton A, Guy DR, Tinch AE, Taggard JB, McAndrew BJ, Bishop SC (2008) Major quantitative trait loci affect resistance to infectious pancreatic necrosis in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Genetics* 178:1109-1115.
- 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.
- Johnsen, B. O. & Jensen, A. J. 1991. The *Gyrodactylus* story in Norway. *Aquaculture* 98: 289-302.
- Johnsen, B.O., Jensen, A.J., Økland, F., Lamberg, A. & Thorstad, E.B. 1998. The use of radiotelemetry for identifying migratory behaviour in wild and farmed Atlantic salmon ascending the Suldalslågen River in Southern Norway. In: Fish migration and fish bypasses (Jungwirth, M., Schmutz, S. & Weiss, S., red.), s. 55-68. Fishing News Books, Oxford.
- 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.
- 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.
- 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, B. 1997. A review of ecological and behavioural interactions between cultured and wild Atlantic salmon. *ICES Journal of Marine Science* 54: 1031-1039.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Hansen, L.P. 2003. Salmon straying from the River Imsa. *Journal of Fish Biology* 62: 641-657.
- Jonsson, N., Hansen, L. P. & Jonsson, B. 1991. Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. *J. Anim. Ecol.* 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, Moen T, Hindar K (2010) Contrasting patterns of gene diversity between microsatellite and mitochondrial SNPs in farm and wild Atlantic salmon. *Conserv Genet* 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.
- Kuparinen A, Tufto J, Consuegra S, Hindar K, Merilä J, Garcia de Leaniz C (2010) Effective size of an Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) metapopulation in Northern Spain. *Conserv Genet* 11: 1559-1565.
- Lund, R. A., & Hansen, L. P. 1991. Identification of wild and reared Atlantic salmon, *Salmo salar* L., using scale characters. *Aquaculture and Fisheries Management*, 22: 499-508.
- Lund, R. A., Hansen, L. P., & Järvi, T. 1989. Identifisering av oppdrettslaks og villlaks ved ytre morfologi, finnestørrelse og skjellkarakterer. NINA Forskningsrapport, 001: 1-54.
- Lura, H. 1995. Domesticated female Atlantic salmon in the wild: spawning success and contribution to local populations. Dr. scient. avhandling, Universitetet i Bergen.
- Lura, H., & Sægvog, H. 1991. Documentation of successful spawning of escaped farmed female Atlantic salmon, *Salmo salar*, in Norwegian rivers. *Aquaculture*, 98: 151-159.
- McGinnity P, de Eyto E, Cross TF, Coughlan J, Whelan K, Ferguson A (2007) Population specific smolt development, migration and maturity schedules in Atlantic salmon in a natural river environment. *Aquaculture* 273: 257-268

- McGinnity, P., Jennings, E., deEyto, E. et al. 2009. Impact of naturally spawning captive-bred Atlantic salmon on wild populations: depressed recruitment and increased risk of climate-mediated extinction. *Proc. R. Soc. B* doi: 10.1098/rspb.2009.0799
- McGinnity, P., Prodohl, P., Ferguson, K., Hynes, R., O'Maoileidigh, N., Baker, N., Cotter, D., O'Hea, B., Cooke, D., Rogan, G., Taggart, J. & Cross, T. (2003) Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270, 2443-2450.
- McGinnity, P., Stone, C., Taggart, J.B., Cooke, D., Cotter, D., Hynes, R., McCamley, C., Cross, T. & Ferguson, A. (1997) Genetic impact of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on native populations: use of DNA profiling to assess freshwater performance of wild, farmed, and hybrid progeny in a natural river environment. *ICES Journal of Marine Science*, 54, 998-1008.
- McKinnell, S., Thomson, A.J., Black, E.A., Wing, B.L., Guthrie, C.M., Koerner, J.F. & Helle, J.H. 1997. Atlantic salmon in the North Pacific. *Aquaculture Research* 28: 145-157.
- Mjølnerød IB, Refseth UH, Karlsten 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 AK, Kjøglum S (2009) Confirmation and finemapping 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., 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.
- Myers, R. A., Levin, S. A., Lande, R., James, F. C., Murdoch, W. W., & Paine, R. T. 2004. Hatcheries and endangered salmon. *Science*, 303: 1980.
- Narum SR, Banks M, Beacham TD, Bellinger MR, Campbell MR, Dekoning J, Elz A, Guthrie, III CM, Kozfkay C, Miller KM, Moran P, Phillips R, Seeb LW, Smith CT, Warheit K, Young SF, Garza JC (2008) Differentiating salmon populations at broad and fine geographical scales with microsatellites and single nucleotide polymorphisms. *Molec Ecol* 17: 3464-3477.
- Naylor, R., Hindar, K., Fleming, I.A., Goldburg, 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.
- Nislow, K.H., Einum, S. & Folt, C.L. (2004) Testing predictions of the critical period for survival concept using experiments with stocked Atlantic salmon. pp. 188-200. Blackwell Publishing.
- 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
- NOU, 1999. *Til laks åt alle kan ingen gjera?* Norges offentlige utredninger 1999:9, Statens forvaltningstjeneste, Oslo.
- Økland F., Heggberget T.G. & Jonsson B. 1995. Migratory behaviour of wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) during spawning. *Journal of Fish Biology* 46: 1-7.
- Olsen, R.E. & Skilbrei, O.T. 2010. Feeding preferences of recaptured Atlantic salmon *Salmo salar* following simulated escape from fish pens during autumn. *Aquaculture Environment Interactions* 1: 167-174.
- Perrier C, Evanno G, Belliard J, Guyomard R, Baglinière JL (2010) Natural recolonization of the Seine River by Atlantic salmon (*Salmo salar*) of multiple origins. *Can J Fish Aquat Sci* 67: 1-4.
- Prévost, E., & Chaput, G. (red.). 2001. Stock, recruitment and reference points – Assessment and management of Atlantic salmon. *Hydrobiologie et aquaculture*, INRA, Paris. 223 s.
- 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. 1981. (red.) *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.

- Ryman, N., Utter, F. & Hindar, K. 1995. Introgression, supportive breeding, and genetic conservation, s. 341-365. – I J. D. Ballou, M. Gilpin & T. J. Foose (red.) *Population Management for Survival and Recovery: Analytical Methods and Strategies in Small Population Conservation*. Columbia University Press, New York.
- Sægvog, H. & Urdal, K. 2006. Rømt oppdrettslaks i sjø og elv; mengd og opphav. Rådgivende Biologer Rapport 947: 21 s.
- Sægvog, 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.
- Shepherd, J. G. 1982. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries and construction of sustainable yield curves. *J. Cons. int. Explor. Mer* 40: 65-75.
- Skaala Ø, Høyheim B, Glover K, 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. *J Fish Biol* 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 farm escapees. *ICES J Mar Sci* 63:1224–1233
- Skilbrei, O.T. 2010a. Adult recaptures of farmed Atlantic salmon post-smolts allowed to escape during summer. *Aquaculture Environment Interactions* 1: 147-153.
- Skilbrei, O.T. 2010b. Recapture of cultured salmon following a large-scale escape experiment. *Aquaculture Environment Interactions* 1: 107-115.
- Skilbrei, O.T. 2010c. Reduced migratory performance of farmed Atlantic salmon post-smolts from a simulated escape during autumn. *Aquaculture Environment Interactions* 1: 117-125.
- Skilbrei, O. T., Holst, J. C., Asplin, L., and Holm, M. 2009. Vertical movements of “escaped” farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) - a simulation study in a western Norwegian fjord. *ICES Journal of Marine Science* 66: 278-288.
- Skilbrei, O.T., Holst, J.C., Asplin, L. & Mortensen, S. 2010. Horizontal movements of simulated escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a western Norwegian fjord. *ICES Journal of Marine Science* 67: 1206-1215.
- Skilbrei, O.T., Johnsen, B.O., Heggberget, T.G., Krokan, P.S., Aarset, B., Sagen, T. & Holm, M. 1998. Havbeite med laks - artsrapport. Norges Forskningsråd, 72 s.
- Solem, Ø., O. K. Berg & A. J. Kjosnes. 2006. Inter- and intra-population morphological differences between wild and farmed Atlantic salmon juveniles. *J. Fish Biol.* 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.
- Strand JET, Johnsen HK, Arnesen AM (2007) Comparison of parr-smolt transformation in hatchery reared offspring of one domesticated and two wild populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) *Aquaculture* 273: 250-256
- 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.
- Sutterlin, A.M., Holder, J. & Benfey, T.J. (1987) Early survival rates and subsequent morphological abnormalities in landlocked, anadromous and hybrid (landlocked x anadromous) diploid and triploid Atlantic salmon. *Aquaculture*, 64, 157-164.
- Sutterlin, A.M., Saunders, R.L., Henderson, E.B. & Harmon, P.R. 1982. The homing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) to a marine site. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 1058: 1-6.
- Taggart, J.B., McLaren, I.S., Hay, D.W., Webb, J.H. & Youngson, A.F. (2001) Spawning success in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): a long-term DNA profiling-based study conducted in a natural stream. *Molecular Ecology*, 10, 1047-1060.
- 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.
- Thorstad, E.B., Heggberget, T.G. & Økland, F. 1998. Migratory behaviour of adult wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., before, during and after spawning in a Norwegian river. *Aquaculture Research* 29: 419-428.

- Tufto, J. 2001. Effects of releasing maladapted individuals: A demographic-evolutionary model. *American Naturalist* 158: 331-340.
- Tufto, J., & Hindar, K. 2003. Effective size in management and conservation of subdivided populations. *Journal of Theoretical Biology* 222: 273-281.
- Vasemägi A, Gross R, Paaver T, Kangus M, Nilsson M, Eriksson L-O (2001) Identification of the origin of an Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population in a recently recolonized river in the Baltic Sea. *Molec Ecol* 10: 2877-2882
- Verspoor E (1997) Genetic diversity among Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations. *ICES J Mar Sci* 54: 965-973
- Verspoor E, Beardmore JA, Consuegra S, García de Leániz C, Hindar K et al. (2005) Population structure in the Atlantic salmon: insights from 40 years of research into genetic protein variation. *J Fish Biol Suppl A* 67: 3-54
- Verspoor, E., Stradmeyer, L. & Nielsen, J.L. (eds). 2007 *The Atlantic salmon; Genetics, Conservation and Management*. Blackwell. Oxford. 500 pp.
- 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.
- Walters, C. & Korman, J. 2001. Analysis of stock-recruitment data for deriving escapement reference points. Chapter 2, pp 67-94 i Prévost & Chaput 2001 (red.)
- 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.
- Weir, L. K., Hutchings, J. A., Fleming, I. A., and Einum, S. 2004. Dominance relationships and behavioural correlates of individual spawning success in farmed and wild male Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology*, 73: 1069-1079.
- Weir, L. K., Hutchings, J. A., Fleming, I. A., & Einum, S. 2005. Spawning behaviour and success of mature male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr of farmed and wild origin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62: 1153-1160.
- Weir, L.K & I.A. Fleming. 2006. Behavioural Interactions Between Farm and Wild Salmon: Potential for Effects on Wild Populations. Fisheries and Oceans Canada 2006. A Scientific Review of the Potential Environmental Effects of Aquaculture in Aquatic Ecosystems. Volume V. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2450. <http://www.dfo-mpo.gc.ca/science/enviro/aquaculture/sok-edc/volume5/index-eng.htm>.
- Wennevik V, Skaala Ø, Titov SF, Studyonov I, Nævdal G (2004) Microsatellite variation in populations of Atlantic salmon from North Europe. *Environ Biol Fish* 69: 143-152.
- Whoriskey, F.G., Brooking, P., Doucette, G., Tinker, S. & Carr, J.W. 2006. Movements and survival of sonically tagged farmed Atlantic salmon released in Cobscook Bay, Maine, USA. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1218-1223.
- 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.
- Youngson, A. F., Webb, J. H., Thompson, C. E., and Knox, D. 1993. Spawning of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*): hybridisation of females with brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50: 1986-1990.