

Sårbarhetsvurdering av ville laksebestander overfor rømt oppdrettslaks

Kjetil Hindar
Ola Diserud



NINAs publikasjoner

NINA Rapport

Dette er en ny, elektronisk serie fra 2005 som erstatter de tidligere seriene NINA Fagrapport, NINA Oppdragsmelding og NINA Project Report. Normalt er dette NINAs rapportering til oppdragsgiver etter gjennomført forsknings-, overvåkings- eller utredningsarbeid. I tillegg vil serien favne mye av instituttets øvrige rapportering, for eksempel fra seminarer og konferanser, resultater av eget forsknings- og utredningsarbeid og litteraturstudier. NINA Rapport kan også utgis på annet språk når det er hensiktsmessig.

NINA Temahefte

Som navnet angir behandler temaheftene spesielle emner. Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. NINA Temahefte gis vanligvis en populærvitenskapelig form med mer vekt på illustrasjoner enn NINA Rapport.

NINA Fakta

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. De sendes til presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivå, politikere og andre spesielt interesserte. Faktaarkene gir en kort framstilling av noen av våre viktigste forskningstema.

Annen publisering

I tillegg til rapporteringen i NINAs egne serier publiserer instituttets ansatte en stor del av sine vitenskapelige resultater i internasjonale journaler, populærfaglige bøker og tidsskrifter.

Norsk institutt for naturforskning

Sårbarhetsvurdering av ville laksebestander overfor rømt oppdrettslaks

Kjetil Hindar
Ola Diserud

Hindar, K. & Diserud, O. 2007 Sårbarhetsvurdering av ville laksebestander overfor rømt oppdrettslaks. - NINA Rapport 244. 45 s.

Trondheim, april 2007

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-1804-7

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

REDAKSJON

Norunn S. Myklebust

KVALITETSSIKRET AV

Torbjørn Forseth

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningssjef Odd Terje Sandlund (sign.)

OPPDRAGSGIVER(E)

Direktoratet for naturforvaltning (DN)

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER

Raoul Bierach

FORSIDEBILDE

Rømt oppdrettslaks (foto: Anders Lamberg)

NØKKEWORD

laks, akvakultur, konkurranse, fiskeforvaltning, genstrøm, tilpasninger, produktivitet, levedyktighetsanalyse, *Salmo salar*

KEY WORDS

Atlantic salmon, aquaculture, competition, fisheries management, gene flow, adaptation, productivity, population viability analysis, *Salmo salar*.

KONTAKTOPPLYSNINGER

NINA hovedkontor

7485 Trondheim
Telefon: 73 80 14 00
Telefaks: 73 80 14 01

NINA Oslo

Gaustadalléen 21
0349 Oslo
Telefon: 73 80 14 00
Telefaks: 22 60 04 24

NINA Tromsø

Polarmiljøsentret
9296 Tromsø
Telefon: 77 75 04 00
Telefaks: 77 75 04 01

NINA Lillehammer

Fakkeltgården
2624 Lillehammer
Telefon: 73 80 14 00
Telefaks: 61 22 22 15

www.nina.no

Sammendrag

Hindar, K. & Diserud, O. 2007 Sårbarhetsvurdering av ville laksebestander overfor rømt oppdrettslaks. - NINA Rapport 244. 45 s.

Denne rapporten beskriver effekter av rømt oppdrettslaks (*Salmo salar*) på villaks, og fokuserer på sårbarheten til de ville bestandene overfor rømt oppdrettslaks. Oppdrettslaks har vært selektert for økt veksthastighet og andre økonomisk viktige egenskaper i mer enn 30 år, og er genetisk forskjellige fra villaks både i molekylærgenetiske markører og økologiske egenskaper. Rømt oppdrettslaks gyter i naturen med begrenset suksess. Avkommet deres vokser fortere enn villaks, men har også lavere overlevelse. Kontrollerte eksperimenter under naturlige forhold i Norge og Irland viser at suksessen til oppdrettslaks er lavere enn suksessen til villaks målt over en hel generasjon i naturen. Basert på data fra disse eksperimentene modellerer vi framtiden til ville laksebestander som mottar rømt oppdrettslaks. Simuleringer i datamaskin med 20 % innslag av rømt oppdrettslaks ved gyting (nær gjennomsnittet i Norge de siste femten årene) viser at det vil skje betydelige endringer i villaksbestanden i løpet av ti laksegenerasjoner (omkring 40 år). I elver med lavt innslag av rømt oppdrettslaks i gytebestanden ser det ikke ut til at oppdrettslaks etablerer seg, mens det i elver med høyt innslag av rømt oppdrettslaks ser ut til at bestanden etter hvert domineres av avkom av oppdrettslaks og kryssninger med villaks. Selv etter mange tiår uten ny rømming, kan det hende at slike bestander fortsatt domineres av etterkommere av rømt oppdrettslaks. Vurderinger av ulike scenarier for rømming antyder at det gjennomsnittlige innslaget av rømt oppdrettslaks i gytebestanden bør ligge under 5 %. En alternativ grenseverdi kan være at genstrømmen fra rømt oppdrettslaks til villaks bør være mindre enn den som typisk finnes mellom ville laksebestander. Uansett er det påkrevd at tiltak som sterkt reduserer antallet rømt oppdrettslaks og deres gyting i naturen må iverksettes umiddelbart.

Kjetil Hindar & Ola Diserud, Norsk institutt for naturforskning (NINA), Tungasletta 2, 7485 Trondheim. Epost: kjetil.hindar@nina.no; ola.diserud@nina.no

Abstract

Hindar, K. & Diserud, O. 2007 Vulnerability analysis of wild salmon populations towards escaped farm salmon. - NINA Report 244. 45 pp.

This report describes effects of escaped farm Atlantic salmon (*Salmo salar*) on wild salmon, and focuses on the vulnerability of wild populations towards intrusion of farm escapes. Farm salmon have been under artificial selection for growth and other economically important traits for 30 years, and are genetically different from their origin at the molecular and quantitative genetic levels. Escaped farm salmon spawn in the wild with limited success. Their offspring outgrow those of wild origin, but suffer higher mortality. Whole-river experiments in Ireland and Norway have shown that the lifetime success of farm salmon is reduced relative to wild salmon. Based on data from common garden experiments, we model the future of wild salmon populations experiencing invasions of escaped farm salmon. Simulations with a fixed intrusion rate of 20 % escaped farm salmon at spawning (i.e. near the national average during 15 years of registrations) suggest that substantial changes take place in wild salmon populations within ten salmon generations (~40 years). Low-invasion scenarios suggest that farm offspring are unlikely to establish in the population, whereas high-invasion scenarios suggest that populations are eventually composed of hybrid and farm descendants. Recovery of the wild population is not likely under all circumstances, even after many decades of no further intrusions. Evaluation of the long-term effects of escaped farm salmon in spawning populations suggests that the average intrusion rate should not exceed 5 % escaped farm salmon at spawning, or alternatively, that the gene flow from escaped farm salmon to wild salmon should be less than the gene flow commonly found among natural salmon populations. In either case, measures that result in strong reductions in the escapes of farm salmon and their spawning in the wild need to be implemented now.

Kjetil Hindar & Ola Diserud, Norwegian Institute for Nature Research (NINA), Tungasletta 2, N-7485 Trondheim, Norway. Email: kjetil.hindar@nina.no; ola.diserud@nina.no

Innhold

Sammendrag	3
Abstract	4
Innhold	5
Forord	6
1 Innledning	7
2 Bakgrunn	8
2.1 Genetisk variasjon hos villaks og oppdrettslaks.....	8
2.2 Oppdrettslaks i naturen.....	9
2.3 Den rømte oppdrettslaksens atferd.....	10
3 Eksperimentelle studier av oppdrettslaks i naturen	11
3.1 Imsa-eksperimentet.....	11
3.2 Burrishoole-eksperimentet.....	12
4 Andre effektstudier	14
4.1 Molekylærgenetiske endringer.....	14
4.2 Erfaringer fra utsettinger.....	14
4.3 Indirekte genetiske effekter av oppdrett.....	14
5 Modeller for vurdering av sårbarhet	16
5.1 Modell for endring av bestandssammensetning.....	16
5.1.1 Tidsserier fra norske vassdrag.....	17
5.1.2 Effekt av variasjon i gytesuksessen til rømt oppdrettslaks.....	20
5.1.3 Effekt av kjønnsmodne småhanner.....	20
5.1.4 Effekt av variasjon i avkommets overlevelse i naturen.....	21
5.1.5 Effekt av varierende livshistorie og kroppsstørrelse ved kjønnsmodning.....	22
5.1.6 Effekt av varierende innslag av rømt oppdrettslaks.....	24
5.1.7 Effekt av variasjon i gjennomsnittlig andel rømt oppdrettslaks.....	28
5.2 Modell for endringer i produktivitet/populasjonsdynamikk.....	30
5.3 Kvantitativ-genetisk og økologisk modell.....	30
5.4 Modell for hvordan genstrøm påvirker effektiv bestandsstørrelse.....	31
6 Diskusjon	32
6.1 Begrensninger i data og modell.....	32
6.1.1 Data.....	33
6.1.2 Modell.....	33
6.2 Kan modellen forutsi molekylærgenetiske endringer i naturen?.....	34
6.3 Grenseverdier for immigrasjon av rømt oppdrettslaks.....	35
6.3.1 Grense basert på andelen immigranter.....	35
6.3.2 Grense basert på antallet immigranter.....	35
6.3.3 Langsiktig vurderinger av grenseverdier.....	36
6.4 Betydningen av forvaltningstiltak.....	36
7 Litteratur	38
8 Appendiks	42

Forord

Denne rapporten er skrevet på oppdrag fra Direktoratet for naturforvaltning (DN) som ønsket en gjennomgang av kriterier for å vurdere laksebestanders sårbarhet overfor rømt oppdrettslaks.

I rapporten beskriver vi hvordan modeller kan brukes til å vurdere langsiktig sårbarhet ut fra resultater av kontrollerte forsøk med villaks og rømt oppdrettslaks i naturlige elvemiljø. Modelleringsarbeidet ble initiert ved utarbeidelsen av et foredrag og en publikasjon til det internasjonale møtet om interaksjoner mellom lakseoppdrett og ville laksebestander i Bergen, oktober 2005. I denne rapporten er resultatene av dette modelleringsarbeidet presentert på en mer populær måte, og dessuten noe utvidet for å dekke oppdraget for rapporten.

Vi takker DN for finansiering av arbeidet med denne rapporten, Ian A. Fleming og Phil McGinny for godt samarbeid om den engelske artikkelen som denne rapporten bygger på, Peder Fiske for opplysninger om rømt laks, og Jarle Tufto for nyttig diskusjon.

Trondheim, 4. mars 2007

Kjetil Hindar
Prosjektleder

1 Innledning

Laks (*Salmo salar*) har hatt betydning for mennesker så lenge det har bodd folk i Norge. Vi finner laks i flere tusen år gamle hellemalinger og helleristninger, i vår tidligste lovgivning, i stedsnavn, lokalhistorie og i økonomien til mange bygdesamfunn på laksens vandringsvei langs kysten og elvene. Lakseoppdrett har de siste 25 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). Den 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 menneskeskapte faktorer, hvorav effekter av rømt oppdrettslaks på ville bestander var én. Norge har fortsatt mange levedyktige laksebestander, og det er viktig å vurdere deres sårbarhet overfor de faktorene som truer dem i dag. I denne rapporten fokuserer vi på lakseoppdrett og rømt oppdrettslaks som trusselfaktorer, og vurderer spesielt konsekvensene av innslag av rømt oppdrettslaks i ville gytebestander.

De siste årene er det gjennomført flere forsøk som kvantifiserer suksessen til rømt oppdrettslaks i naturen, enten på ett livsstadium eller også gjennom hele livssyklusen i vassdrag der all opp- og nedvandrende fisk kontrolleres i fiskefeller. Det generelle resultatet fra disse forsøkene er at rømt oppdrettslaks gjør det dårligere enn vill laks i naturen, men også at rømt oppdrettslaks – når de er mange nok – påvirker ville bestander negativt.

I denne rapporten bruker vi resultater fra disse forsøkene til å vurdere hvor sårbar en vill laksebestand er overfor rømt oppdrettslaks. Vi benytter data på forekomsten av oppdrettslaks i gytebestander og deres gytesuksess i forhold til vill laks. Videre benytter vi data på overlevelsen til ulike avkomsgrupper etter oppdrettslaks og vill laks, og etter ulike kryssninger mellom dem. Ut fra disse opplysningene kan vi modellere utviklingen til en bestand over mange laksegenerasjoner, og lage prediksjoner om i hvilken grad de er sårbare overfor rømt oppdrettslaks. Dette er kun gjort i begrenset omfang tidligere, og da basert på et spinklere kunnskapsgrunnlag (Hutchings 1991).

En del resultater fra vår modellering ble presentert på et ICES/NASCO-møte i Bergen i oktober 2005 (Hindar m. fl. 2006). Her presenterer vi noen flere resultater og henter også inn andre opplysninger som kan hjelpe oss å vurdere sårbarheten til ville laksebestander overfor rømt oppdrettslaks. Vi diskuterer også hvilke begrensninger som ligger i dataene og modellen vi har brukt for å lage prediksjoner, og hvilke muligheter som fins for å validere modellen og gjøre modellen og vår prediksjonsevne bedre.

Først presenterer vi noe bakgrunnsinformasjon om villaks og oppdrettslaks.

2 Bakgrunn

2.1 Genetisk variasjon hos villaks og oppdrettslaks

Ville laksebestander er genetisk forskjellige. De største forskjellene finner vi mellom laks fra Nord-Amerika og Europa, dernest mellom laks fra Østersjøen og atlantehavskysten av Europa. Vi finner mindre, men fortsatt statistisk signifikante, genetiske forskjeller mellom laks fra ulike vassdrag i Norge (Ståhl 1987; Skaala m. fl. 1998; Rengmark m. fl. 2006). I de større vassdragene er det også genetiske forskjeller mellom laks fra ulike steder innen vassdraget (Ståhl & Hindar 1988). Disse genetiske forskjellene er forholdsvis stabile over tid; dvs. at de lokale forskjellene er større enn variasjonen over tid i samme bestand. Både studier av genetisk variasjon i genprodukter (ofte enzymer) og studier i selve arvematerialet (DNA), viser dette. Tolkningen av de genetiske resultatene er at genstrømmen mellom naturlige laksebestander er begrenset. Dette støttes av merkeforsøk, som viser at kun noen få prosent av laksen feilvandrer på vei tilbake til gyteplassen i ferskvann (Stabell 1984).

Noen av de genetiske forskjellene reflekterer tilpasning til ulikt miljø i de ulike vassdragene (Taylor 1991). Ett eksempel er kroppsstørrelse ved kjønnsmodning som ser ut til å være tilpasset et vassdrags størrelse (Jonsson m. fl. 1991). Et annet eksempel er forskjellene mellom norske laksestammer og østersjølaks i mottagelighet overfor *Gyrodactylus salaris* og vibriose. Et tredje eksempel er tidspunkt for viktige hendelser i livssyklus, som gyting og vandring til og fra elvene. Vi vet lite om selve genene som er viktige for laksens tilpasninger. Men i alle de egenskapene der en har testet om stammeforskjellene er betinget av arv eller miljø, har svaret vært «begge deler». Det gjør at vi som utgangspunkt skal forvente at en lokal laksestamme har genetiske tilpasninger som gjør den bedre egnet til sitt miljø enn andre stammer.

Oppdrettslaks er i utgangspunktet hentet fra rundt 40 norske laksestammer, og er nå selektert i 8-9 generasjoner for tilpasning til et liv i oppdrett (Gjøen & Bentsen 1997). Oppdrettslaksen blir derfor mer og mer genetisk forskjellig fra vill laks. Midt på 1980-tallet ble det gjort en vurdering av hvilke villaksstammer som dominerte i oppdrettsstammene. Namsenlaks utgjorde da mer enn 70% av arvematerialet i én av de fire oppdrettsstammene i NLA-systemet (Norsk LakseAvl), mens Gaula og Nidelva utgjorde rundt 90% av arvematerialet i en annen (Gjedrem m. fl. 1991). Genetiske sammenlikninger mellom vill Namsenlaks og dagens oppdrettslaks viser at det har skjedd genetiske endringer hos oppdrettslaksen, både i enkeltgener og i egenskaper som vi tror er viktige for laks i naturen. Blant annet er det dokumentert tap av genvarianter hos oppdrettslaks i forhold til vill laks, betydelige endringer i frekvensen av andre genvarianter, og endringer i vekst- og atferdsegenskaper (Fleming & Einum 1997; Mjølnerød m. fl. 1997; Skaala m. fl. 2004, 2005).

De ulike oppdrettsstammene har vært isolert fra hverandre i flere generasjoner, og utviser i dag større genetiske forskjeller seg imellom, enn det er vanlig å finne mellom villaksstammer i genetiske markører (Skaala m. fl. 2004, 2005). Dette gjør det mulig – i hvert fall i noen situasjoner – å kjenne igjen rømt laks og deres avkom med molekylære metoder. I en studie av genuttrykk hos vill og oppdrettet laks fra Canada og Norge, er det vist at det skjer parallelle endringer hos oppdrettslaks på de to kontinentene (Roberge m. fl. 2006).

Fra og med høsten 2005 er flere av de ulike oppdrettsstammene i Norge slått sammen til én avlspopulasjon.

2.2 Oppdrettslaks i naturen

Antall rømt oppdrettslaks i forhold til antall villaks

Den offentlige statistikken inneholder informasjon om mengden rømt oppdrettslaks i Norge http://www.fiskeridirektoratet.no/fiskeridir/kystzone_og_havbruk/statistikk/statistikk_for_oppdret/t/tap_svinn_laks_og_oerret. I årene 1993-2006 varierte det rapporterte antallet rømt oppdrettslaks mellom 250 000 og 750 000 pr år, med de to høyeste tallene knyttet til store rømmingsepisoder i 2005 og 2006. Til sammenlikning ble det årlige innsiget av vill laks til kysten av Norge i de samme årene beregnet til mellom 4-500 000 og 1 million (Hansen m. fl. 2006).

En antar at rømmingsstatistikken er rimelig god med hensyn til fisk som rømmer i store havarier fra enkelte anlegg, men at den er dårligere på fisk som rømmer i små antall ved daglig røking av anleggene eller også på livsstadier der de er vanskelige å telle presist (for eksempel ved smoltutsett). Fiskeridirektoratets statistikk inneholder også tall (uforklarlig tap) som kan antyde mengden fisk som er mulige rømminger, siden det er et misforhold mellom antall fisk som er satt ut i merdene og det antallet som er telt opp.

En beregning for årene 1998-2004 antyder at det faktiske antallet rømt oppdrettslaks i disse årene var i gjennomsnitt 2,4 millioner (Sægrov & Urdal 2006), hvorav mellom 71 og 88 % var urapportert. Tidligere er det beregnet en underrapportering på 50 % (Lund 1998). Det er naturlig nok knyttet stor usikkerhet til disse beregningene. En annen indikasjon på underrapportering, er at Fiske m. fl. (2006) fant en bedre korrelasjon mellom mengden oppdrettslaks i merdene og andelen rømt oppdrettslaks i elver i samme fylke, enn det var mellom rapportert rømming og innslaget i lokale bestander. Den mest sannsynlige årsaken til dette er dårlig rapportering av rømminger som ikke skyldes store havarier.

Andelen rømt laks i ulike fiskerier

NINA har gjennomført årlige beregninger av andelen rømt oppdrettslaks i kystfisket (kilenøter, krokarn) og elvefisket i Norge siden 1989 (Fiske m. fl. 2001). Registreringene baserer seg på identifisering av oppdrettslaks og villaks basert på morfologiske karakterer, hvorav kroppsform, pigmentering, og finne- og gjellelokkslitasje er de vanligste. Sammenvekninger i bukhuken som følge av stikkvaksinering er også en mulig oppdrettskarakter. Det samles også inn skjellprøver av fisken, som på en mer presis måte identifiserer de ulike gruppene basert på vekstmønster i skjellene, andelen erstatningsskjell og tilbakeberegnet lengde ved smoltutvandring eller -utsett. Metoden kan ikke skille en smolt som rømmer fra en smolt som settes ut.

Registreringene i ytre kyststrøk ga et gjennomsnittlig innslag fra åtte stasjoner på mellom 31 % og 47 % for årene 1993-2000 (Fiske m. fl. 2001). Tilsvarende registreringer i fjorder ga et gjennomsnitt fra fem stasjoner på mellom 16 % og 32 % for de samme årene. Dataene ble innsamlet på kyststrekningen fra Rogaland til Finnmark. De reflekterer mengden rømt oppdrettslaks i kystnære områder i juni og juli (fisketid for kilenøter og krokarn). Dette vil først og fremst være oppdrettslaks som er på vei til elvene for å gyte (så sant det ikke er nyrømt fisk i nærheten). I noen områder er det gjort tilsvarende registreringer i et rettet vinterfiske etter oppdrettslaks og regnbueørret (Skilbrei & Wennevik 2006).

Det er også gjort registreringer av andelen rømt oppdrettslaks i fisket i åpent hav. Færøfisket ga grunnlag for registreringer mellom 1989 og 1996 og viste da at 20-40 % av laksen som ble fanget i åpent hav var rømt oppdrettslaks (Hansen m. fl. 1999). I de siste årene er det bare forsøksfiske som har kunnet registrere rømt oppdrettslaks i åpent hav.

Registreringene i sportsfiskefangstene i elvene om sommeren ga i årene 1989-2000 en gjennomsnittlig andel rømt oppdrettslaks på mellom 4 % og 9 % (Fiske m. fl. 2001). Dette er uveide gjennomsnitt som reflekterer mengden rømt oppdrettslaks i mellom 18 og 39 elver i juni, juli og august (som er vanlig fisketid i de fleste elvene; i enkelte elver starter fisket i mai og i andre elver kan det fortsette til midten eller slutten av september). Siden det er vanlig at rømt oppdrettslaks søker senere opp i elvene enn vill laks, vil en typisk observasjon være forholdsvis

lave andeler rømt laks i sportsfisket i elvene sammenliknet med registreringer i ytre kyststrøk og om høsten i elvene.

Andelen rømt oppdrettslaks i gytebestanden

Det fins beregninger av andelen rømt oppdrettslaks i gytebestander av villaks siden 1987, da DNs innsamling av laksemelke til genbanken tok til (Gausen & Moen 1991). Fra og med 1989 ble dette arbeidet tatt over av NINA sammen med registreringer av rømt oppdrettslaks i fiskeriene (se Fiske m. fl. 2001, 2006). Andelen rømt oppdrettslaks i elvene om høsten (september – desember) var i årene 1989-2000 i gjennomsnitt mellom 11 % og 35 %. Det er variasjon i hvilke elver som er undersøkt pr år (19-35 elver) og de årlige gjennomsnittene er uveide.

Fiske m. fl. (2006) videreførte analysen til og med 2004, og regnet også ut gjennomsnittlig andel rømt oppdrettslaks som veide gjennomsnitt (som med ett unntak lå under de uveide gjennomsnittene). For tidsrommet 1989-2004 var det en nedadgående trend i innslaget av rømt oppdrettslaks i gytebestandene, mens det var en svakt oppadgående trend i innslaget av rømt oppdrettslaks i sportsfiskefangstene. Noe av variasjonen mellom år kan skyldes endringer i perioden det er lov å fange laks med sportsfiskeredskap.

Antallet rømt oppdrettslaks i villaksfangstene

Beregninger av antallet rømt oppdrettslaks i fangster av villaks tyder på at mengden rømt oppdrettslaks økte fram mot år 2002, og at de avtok for årene 2003-2005 (Hansen m. fl. 2006). Store rømmingsepisoder høsten 2005 og i løpet av 2006 gjør det sannsynlig at antallet rømt oppdrettslaks i fangster av villaks vil øke igjen.

2.3 Den rømte oppdrettslaksens atferd

Atferden og levedyktigheten til rømt laks i naturen ser ut til å være avhengig av når i livssyklus de rømmer (Hansen m. fl. 1987; Hansen 2006). De som rømmer på forsommeren, ser ut til å utføre de samme vandringene som villaksen til oppvekstområdene i Nord-Atlanteren. Når de blir kjønnsmodne, «hjemvandrer» de til det området de rømte fra, men derfra er de hjemløse. De går opp i elver i nærheten av rømmingsstedet, ofte betydelig senere enn det villaksen gjør. Laks som rømmer senhøstes og midtvinters ser ut til å ha langt dårligere overlevelse og også til å ha mistet evnen til å orientere seg. De som søker tilbake til ferskvann kan gjøre det så mye som 1000 km fra rømmingsstedet. Det betyr at vi knapt kan regne et eneste norsk vassdrag som fritt for rømt oppdrettslaks.

Rømt laks er i stand til å gyte i naturen og å etterlate seg avkom (Lura & Sægvog 1991). Rømt laks har tildels betydelig dårligere gytesuksess enn vill laks. Dette gjelder spesielt for hannene og spesielt for fisk som rømmer sent i livssyklus (Fleming m. fl. 1996, 1997). Sannsynligvis avtar gytesuksessen også med antall generasjoner i oppdrett. Reduksjonen i gytesuksess er ennå ikke større enn at i elver med stort innslag av rømt oppdrettslaks, vil en betydelig andel av laksungene være avkom av oppdrettslaks (først og fremst krysningsavkom av ville hanner og oppdrettshunner). Dette er vist både i kontrollerte bassengforsøk og i utsettingsforsøk med genetisk merket oppdrettslaks i naturen (Fleming m. fl. 2000).

Avkom av oppdrettslaks er mer aggressive enn avkom av villaks, har tildels høyere veksthastighet, og er mer villige til å ta risiko (Einum & Fleming 1997; Fleming & Einum 1997). Den høyere veksthastigheten (som de er selektert for i oppdrett) tar de med seg til naturen, der både norske og irske eksperimenter har vist at oppdrettsavkom og krysningsavkom vokser raskere enn villaksunger. Dette betyr at avkom av oppdrettslaks og krysningsavkom i deler av livet i elva kan fortrenge villaksavkom, selv om de kan være utsatt for høyere naturlig dødelighet.

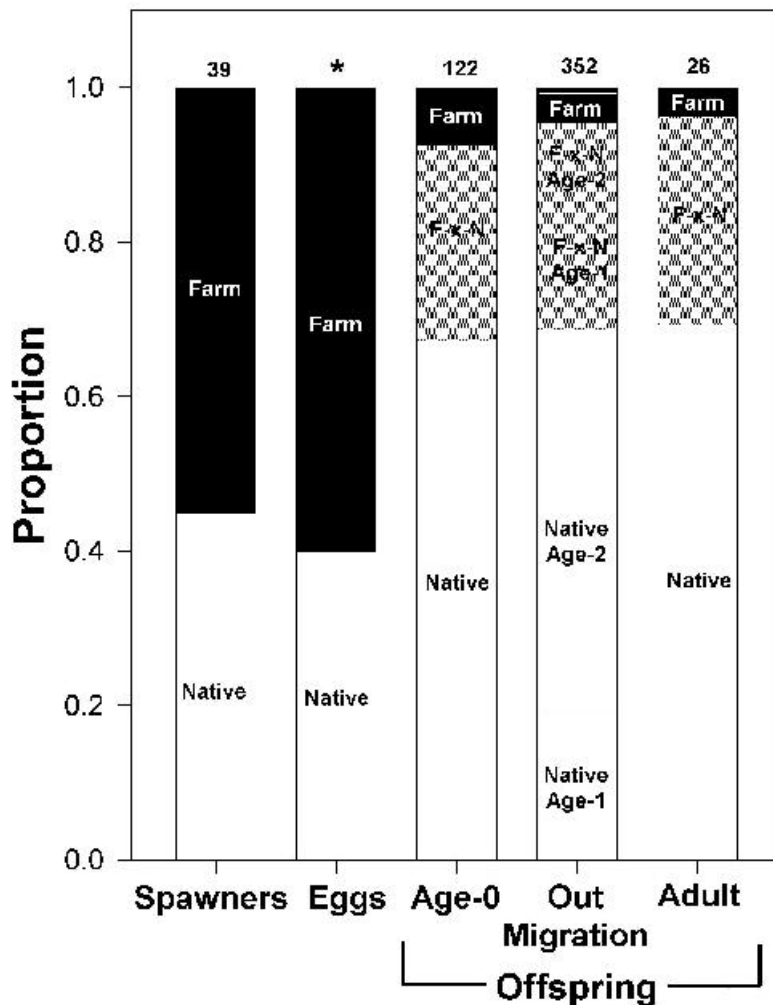
3 Eksperimentelle studier av oppdrettslaks i naturen

To eksperimenter er utført som kvantifiserer effekten av rømt oppdrettslaks i naturlige elve-system. 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) 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. andre generasjons krysninger, og tilbakekrysninger til hhv oppdrettslaks og vill laks) sammenliknet fra utplanting som øyerogn til de kom tilbake som voksne.

3.1 Imsa-eksperimentet

Et eksperiment som kan sammenlikne oppdretts- og villaksavkom gjennom hele livssyklus i naturen, er gjennomført i Imsa i Rogaland (Fleming m. fl. 2000). I dette eksperimentet, som startet med utsetting av kjønnsmoden Imsalaks og oppdrettslaks ovenfor en fiskefelle, ble oppdrettslaksens reproduksjonssuksess målt til ca 16 % av villaksens – målt over én generasjon. Flaskehalsen for oppdrettslaksen så ut til å være under selve gytingen og i de tidligste yngelstadiene (**figur 1**). Senere ble det ikke påvist signifikante forskjeller i overlevelse til tross for forskjeller i livshistorie. Oppdrettslaksavkom og krysninger hadde raskere veksthastighet enn villfisk som parr i første leveår, og hadde en lavere alder ved smoltifisering. I sjøfasen var det ikke forskjell i livshistorie (men antallet fisk var lavt).

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 bestand-rekrutteringsmodell for Imsa (jfr Jonsson m. fl. 1998). Det lave smolttallet gjaldt også for rene Imsalaksavkom, og ser ut til å skyldes negative interaksjoner mellom oppdretts- og villfisk, i tillegg til at oppdrettslaksen produserte dårligere enn villfisk.



Figur 1. 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)

3.2 Burrishoole-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 Burrishoole-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. 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 1**). Villaksavkom ble fortrenget 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. I andregenerasjons-hybridene var det en økt dødelighet på eggstadiet (i klekkeriet) som kan være et resultat av utavlsdepressjon. Konklusjonen var at interaksjonene mellom oppdretts- og villaks resulterte i redusert overlevelse for den ville bestanden og at denne reduksjonen var kumulativ over generasjoner.

Tabell 1. Sammenlikning av suksess gjennom livssyklus 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, 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 oppdrettsmor; F₂Hy = andregenerasjonshybrid; BC₁V = tilbakekrysning til villaks; BC₁O = tilbakekrysning til oppdrettslaks; i.a. = ikke analysert.

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	i.a.	(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 fortrenget ut av studieområdet har samme overlevelse som samme parrgruppe som ble igjen i studieområdet, dvs. at tettheten antas å være lavere enn bærekapasiteten til elva.

^b Antar at parr som ble fortrenget ut av studieområdet ikke overlever, dvs. at tettheten antas å være ved bærekapasiteten til elva.

4 Andre effektstudier

4.1 Molekylærgenetiske endringer

Kunnskap om sjeldne genvarianter i enzymkodende gener er brukt til å vise gyting av oppdrettsfisk i en nord-irsk elv (Crozier 1993, 2000). 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 studie viste Clifford m. fl. (1998b) at oppdrettslaks som rømte til en elv på ungestadiet, gjennomførte livs-syklus i naturen og returnerte til elva for å gyte.

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.

4.2 Erfaringer fra utsettinger

En måte å se inn i framtiden på, kan være å se bakover i tid på effekten av de utsettingene av fremmed stamme som er foretatt med flere arter av laksefisk i de siste 100 årene. Erfaringer fra disse utsettingene av ikke-stedegne eller kultiverte bestander av laksefisk viser at konsekvensene for den lokale bestanden alltid er negative i de tilfellene en effekt kan påvises (Hindar m. fl. 1991). Dette tyder på at villfisken er lokalt tilpasset, og at vi reduserer disse tilpassningene og bestandenes produktivitet når vi introduserer ikke-stedegen fisk. En annen erfaring fra dette oversiktsarbeidet var at de molekylærgenetiske endringene etter introduksjon av ikke-stedegen fisk var svært variable: de varierte fra ingen påviselig endring til fullstendig samavling eller fortrenging av den opprinnelige bestanden.

4.3 Indirekte genetiske effekter av oppdrett

Avkom av oppdrettslaks vokste fortere enn villaksavkom både i Imsa- og i Burrishoole-eksperimentet, og så ut til å fortrenge villfisken i deler av ungestadiet i Burrishoole (McGinnity m. fl. 2003). Samme mekanisme kan være gjeldende i Imsa, der produktiviteten var lav både for oppdretts- og villaksavkom (Fleming m. fl. 2000). Dette tilsier at redusert bestandsstørrelse kan være én konsekvens av at rømt oppdrettslaks gyter i naturen. Videre får villaksen nye konkurrenter om partnere på gyteplassen og om mat og plass i elva som ungfisk. Både redusert bestandsstørrelse og endrete seleksjonsregimer som følge av nye konkurrenter, har genetiske effekter på den ville bestanden. Waples (1991) kalte disse effektene for *indirekte genetiske effekter*, siden de ikke er avhengige av at den rømte oppdrettslaksen krysser seg med villaksen (som gir *direkte genetiske effekter*).

Selv i tilfeller der oppdrettslaksen har null gytessuksess, kan den virke negativt på ville laksestammer. Oppgraving av villaksens gytegroper og sykdomsspredning fra rømt til vill laks, er eksempler på dette. Oppgraving av villaksens gytegroper er vist i naturen (Lura & Sægrov 1991), og vil sannsynligvis kunne ha størst effekt der tidlig rømte oppdrettshunnlaks gyter se-

ner enn lokale hunnlaks – noe som vil variere geografisk ettersom det er stor variasjon mellom elver i villaksens gytetid. Sykdomsspredning fra rømt til vill laks (og vice versa) er vanskelig å studere siden vår kunnskap om fiskesykdommer først og fremst gjelder fisk i fangenskap. Utbruddet av furunkulose i mange laksebestander – i enkelte tilfeller forbundet med synlig fiskefødelighet – etter import av syk oppdrettssmolt fra Skottland i 1985, er et eksempel på at fiskeoppdrett har et stort potensial i å spre en bakteriell fiskesykdom i ville bestander (Johnsen & Jensen 1994). Det antatt største presset på ville bestander av laks og sjøørret kommer av økt produksjon av lakselus som følge av økt oppdrett (Heuch m. fl. 2005). Med en antatt dødelighetsgrense på 10 lakselus pr infisert laksesmolt, beregnet de at lakselus har påført den ville laksesmolten en dødelighet fra 0 til mer enn 90 % i enkelte områder langs norskekysten de siste årene. Lakselusa kan komme både fra oppdrettslaks i anleggene, fra rømt oppdrettslaks og fra ville laksefisk. Bidraget fra hver av dem kan modelleres (Heuch & Mo 2001). To resultater fra Heuch & Mo sin modell er at det både er viktig å redusere antallet lus pr fisk i oppdrettsanleggene til et minimum, og å redusere antallet rømt oppdrettslaks som i enkelte tilfeller kan være et større reservoar av lakselus enn oppdrettslaksen i merdene. Det beregnede bidraget av lakselus fra ville laksefisk er lite i forhold til bidragene fra oppdrettsfisk.

Det er også vist at hyppigheten av artskrysninger mellom laks og ørret kan øke som følge av rømt oppdrettslaks (Youngson m. fl. 1993; Hindar & Balstad 1994). Siden artshybrider mellom ørret og laks konkurrerer om mat og plass i elva med laks- og ørretunger, mens de i svært liten grad kan produsere levedyktig avkom, vil effekten av økt hybridisering først og fremst være en redusert produktivitet av laks og ørret – spesielt for den arten som er mor i krysningene. Oppdrettslaksen kan derfor ha genetiske (i tillegg til økologiske) konsekvenser ikke bare for vill laks, men også for vill ørret. Effekter av akvakultur med laks er også vist på molekylærgenetisk nivå hos samlevende ørret. I en irsk bestand av sjøørret er det vist genetiske endringer i immunresponsgener (MHC I) etter oppbyggingen av lokal akvakultur med laks (Coughlan m. fl. 2006).

5 Modeller for vurdering av sårbarhet

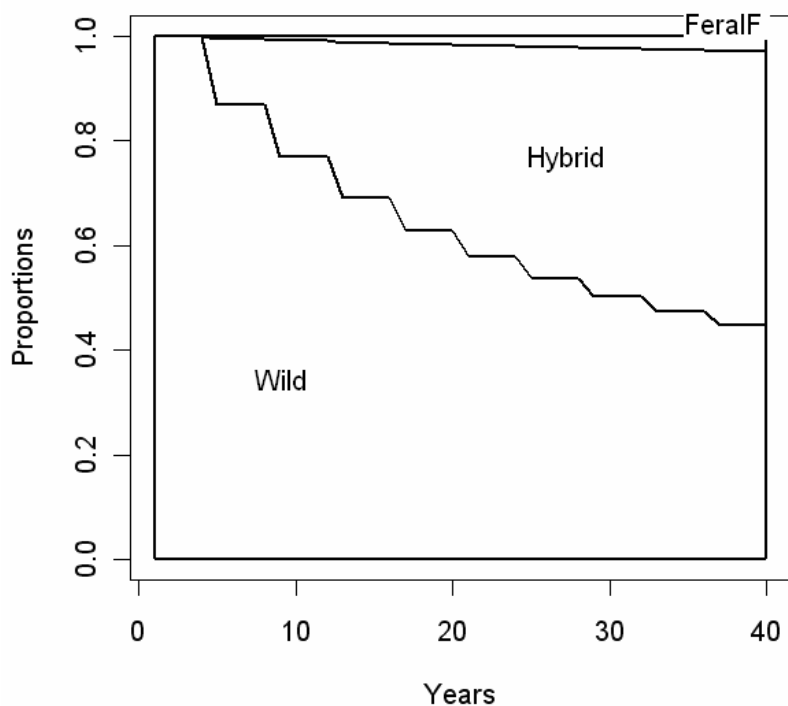
5.1 Modell for endring av bestandssammensetning

Med bakgrunn i registreringer av rømt oppdrettslaks i gytebestander, og resultater fra eksperimenter i Norge og Irland som kvantifiserer relativ gytesuksess og overlevelse til oppdrettslaks og deres avkom, har vi konstruert modeller for hvordan den genetiske sammensetningen til en villaksbestand vil utvikle seg. Flere av resultatene fra modellen ble presentert på et internasjonalt møte om interaksjoner mellom oppdrettslaks og villaks i Bergen, høsten 2005 (Hindar m. fl. 2006). I denne rapporten har vi utvidet bruken av modellen til også å analysere andre situasjoner, og vurdere effekten av variasjon i flere parametere.

I vår modell antas det at halvparten av den rømte oppdrettslaksen rømte tidlig i sjøfasen, og resten sent i livet (Lura & Økland 1994). Den første gruppen antas å ha samme gytesuksess som laks utsatt som smolt (Fleming m. fl. 1997), mens den andre antas å ha en gytesuksess som fisk som ble tatt rett fra en oppdrettsmerd (Fleming m. fl. 1996). Det fins også noe informasjon om oppdrettshunners gytesuksess i naturen, både fra eksperimentet i Imsa (Fleming m. fl. 2000) og fra oppgraving av gytegroper der oppdrettshunnenes egg og plommeseekyngel kunne gjenkjennes biokjemisk (Lura 1995).

Overlevelsen til avkom av villaks, oppdrettslaks og deres krysninger antas 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).

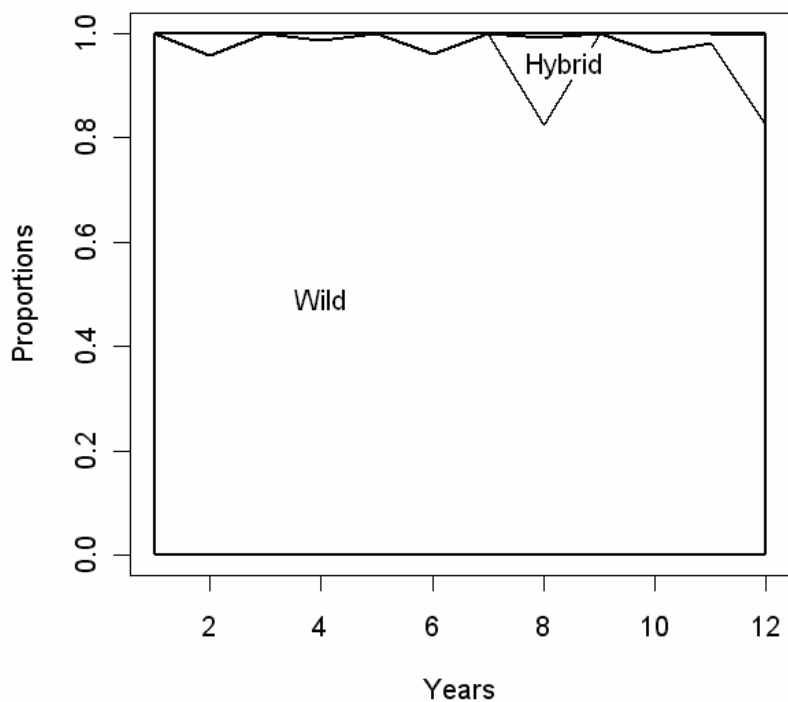
Under disse betingelsene vil en bestand som mottar 20 % rømt oppdrettslaks i hver gyting endre sammensetning betydelig i løpet av 40 år (eller 10 generasjoner med generasjonstid 4 år; **figur 2**). Andelen fisk med villaksbakgrunn ('Wild') reduseres fra 1 til 0,45 i løpet av 10 generasjoner, og andelene med oppdrettsbakgrunn ('FeralF') og krysninger ('Hybrid') øker til henholdsvis 0,03 og 0,52. Sammensetningen er beregnet i bestanden av tilbakevandrende gytelaks, før årets innslag av rømt oppdrettslaks. Derfor vises det ingen endring i løpet av de første fire årene (dvs. den første generasjonen). Dersom villaksbestanden mottar i gjennomsnitt 20 % rømt oppdrettslaks med variasjon rundt dette gjennomsnittet, vil andelen fisk med villaksbakgrunn reduseres raskere enn i **figur 2**, fordi år med høyt innslag vil virke sterkere på sluttresultatet enn år med lavt innslag.



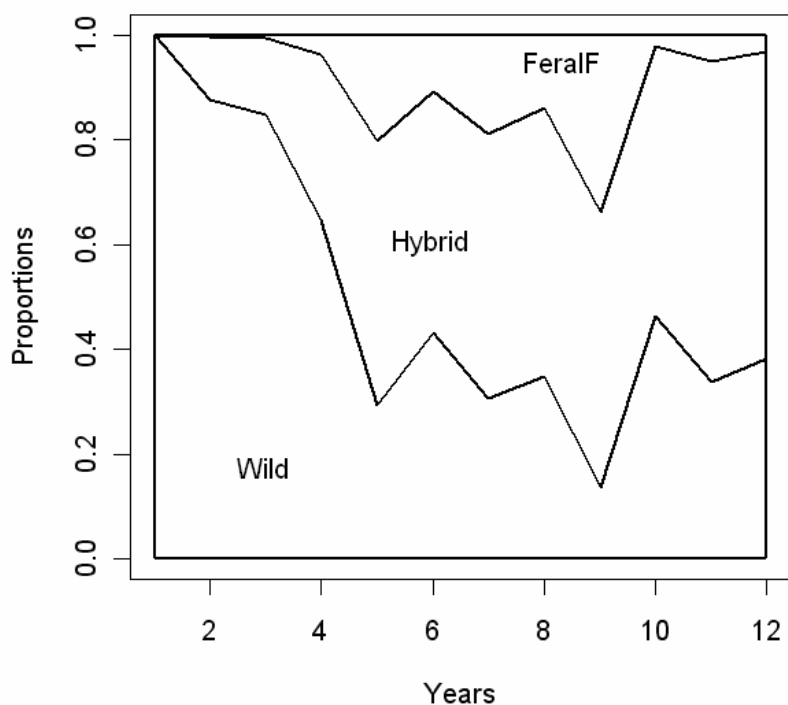
Figur 2. Endringer i sammensetning av en villaksbestand som mottar 20 % rømt laks ved hver gyting. Wild = vill; Hybrid = krysning mellom vill og oppdrett; FeralF= forvillet oppdrett (oppdrettslaks født i naturen). Tilbakekryssninger mellom en hybrid og en villaks antas å havne med halvparten i hybrid- og halvparten i villaksgruppen. Tilsvarende antas tilbakekryssninger mellom en hybrid og en forvillet laks å havne med halvparten i hybrid- og halvparten i forvillet-gruppen.

5.1.1 Tidsserier fra norske vassdrag

Tidsserier av andelen rømt oppdrettslaks i norske laksevassdrag gir grunnlag for å vurdere effekten på en mer detaljert skala (Fiske m. fl. 2001). Vi viser to ulike tidsrekker her, én fra Stjørdalselva og den andre fra Vosso, i årene 1989-2000 (**figur 3**).



Figur 3a. Forventet endring i sammensetning av laksebestanden i Stjørdalselva, basert på registreringer av andelen rømt laks i gytebestanden i årene 1989-2000 (fra Fiske m. fl. 2001). I år uten registreringer, eller med liten prøvestørrelse, ble andelen satt til 0 % (understreket). Tidsrekken for Stjørdalselva (i %) blir da vektoren [0, 7, 0, 2, 0, 0, 0, 25, 0, 0, 3, 3]. Data på gytesuksess og overlevelse er de samme som brukt i Figur 2, mens tidsbildet er forskjøvet fire år fram i tid siden den første generasjonen (fire år uten endring) ikke er vist.



Figur 3b. Forventet endring i sammensetning av laksebestanden i Vosso, basert på registreringer av andelen rømt laks i gytebestanden i årene 1989-2000 (fra Fiske m. fl. 2001). I år uten registreringer, eller med liten prøvestørrelse, ble andelen satt til 0 % (understreket). Tidsrekken for Vosso (i %) blir da vektoren [0, 19, 23, 46, 75, 61, 71, 59, 65, 0, 0, 0]. Data på gytesuksess og overlevelse er de samme som brukt i Figur 2, mens tidsbildet er forskjøvet fire år fram i tid siden den første generasjonen (fire år uten endring) ikke er vist.

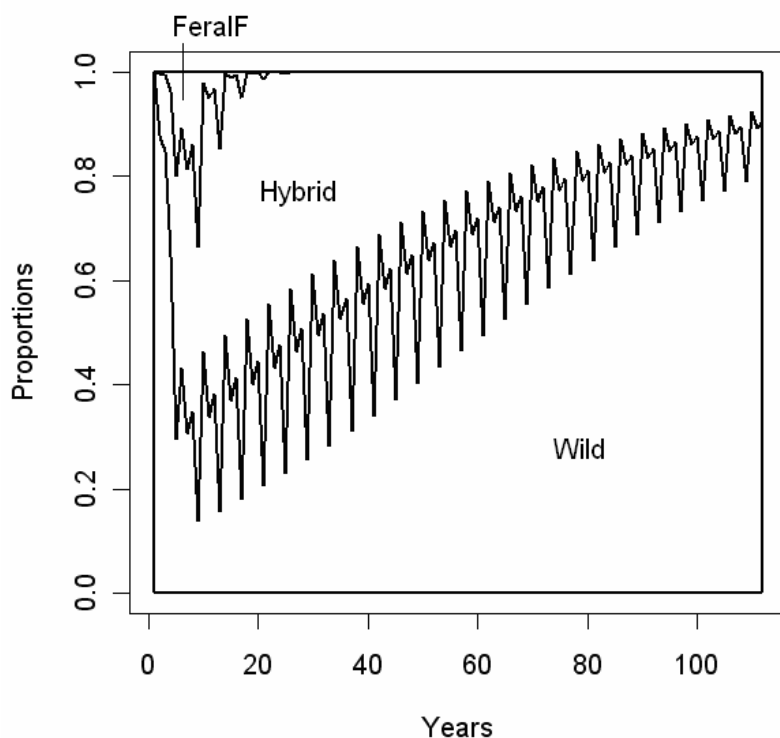
Vi ser av **figur 3a** og **b** at de to elvene har en helt ulik forventet utvikling i bestandssammensetningen, siden innslaget av rømt oppdrettslaks er betydelig høyere i Vosso enn i Stjørdalselva. I Stjørdalselva er det kun ett år med høy andel av rømt laks (25 %), og dette sees i gytebestanden som kommer tilbake til elva fire år etter som et høyt innslag 'hybrider' i bestanden. Fire år deretter er også innslaget av hybrider høyt; det skyldes andre avkomsgenerasjon etter året med 25 % rømt laks i gytebestanden. Forekomsten av forvillet laks i bestanden er hele tiden svært lav.

I kontrast til Stjørdalselva står utviklingen i Vosso, der både hybrider og forvillet laks forventes å utgjøre betydelige andeler i bestanden – selv om de tre siste årene i tidsserien er angitt med 0 % rømt laks i gytebestanden. Den virkelige andelen var sannsynligvis mer enn 50 % i alle de tre årene, men dette anslaget er basert på lave prøvestørrelser. Figuren antyder at i elver med høye innslag av rømt oppdrettslaks i gytebestanden, vil det kun gå få generasjoner før bestanden består av forvillet oppdrettslaks og kryssninger mellom rømt oppdrettslaks og villaks. Når vi oversetter dette til antall år, er tidsskalaen urealistisk kort både for Vossos og Stjørdalselvas vedkommende, siden en laksegenerasjon i begge elvene er nærmere 6-7 år enn 4 år som vi har brukt i simuleringene.

Hvordan vil en bestand som har mottatt høye andeler rømt laks i noen få år, utvikle seg dersom andelen rømlinger i framtiden er null? I **figur 4a** har vi modellert samme bestand som i **figur 3b** ved å legge til 25 generasjoner uten nye innslag av rømt oppdrettslaks. Figuren antyder at bestanden vil returnere til en situasjon der den domineres av den lokale villaksbestanden, men først etter et stort antall år med svingninger generert av variasjonen i de første 12 årene. Slike svingninger har vært vist i tidligere simuleringer av endringer i allelfrekvensene til en bestand som mottar input fra en genetisk ulik stamme (Ryman 1997).

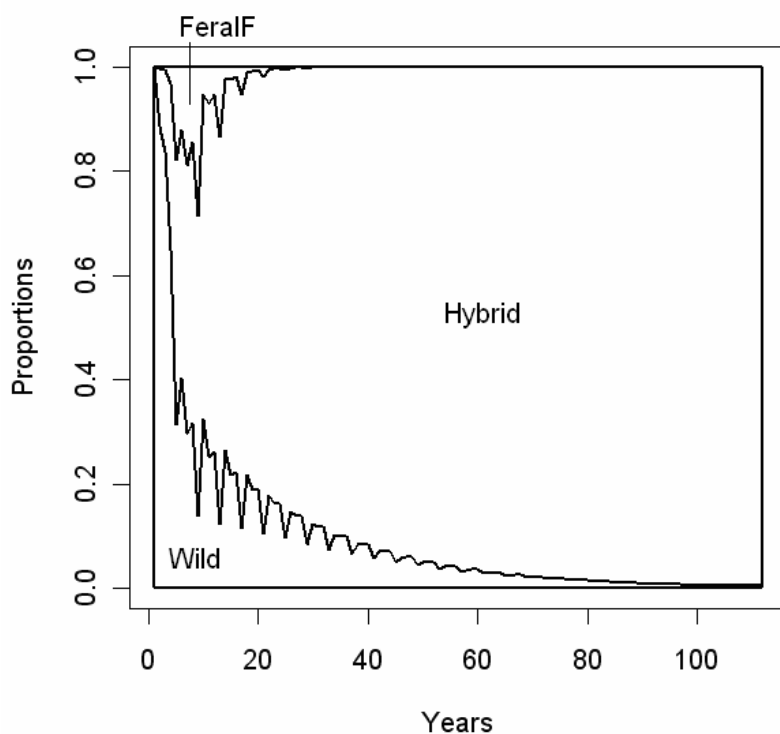
Dersom vi innfører andre parametre og parameterverdier, for eksempel ved å inkludere gyting av kjønnsmodne parrhanner (se under) og sette et høyere eggantall hos forvillet laks enn hos villaks og hybrider (siden forvillet laks er større enn lokal villaks i mange elver), vil bildet se totalt annerledes ut (**figur 4b**). Her domineres bestanden etter hvert av hybrider, og selv om den kan tilpasse seg elva igjen gjennom naturlig seleksjon, har den mistet sitt opprinnelige, lokale utgangspunkt for disse tilpasningene.

a



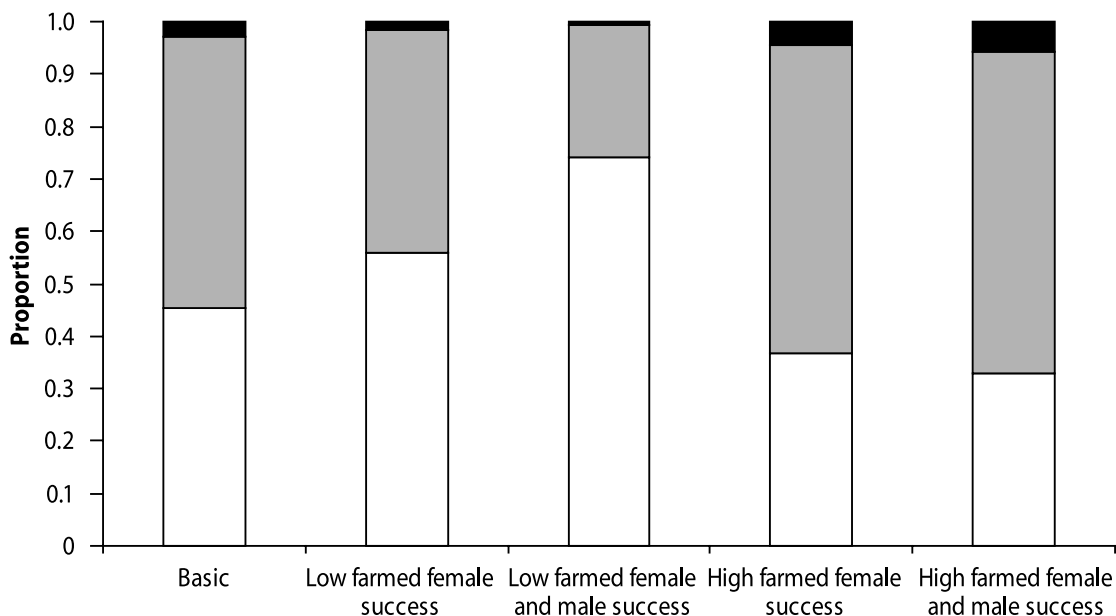
Figur 4. Langtidsutvikling av en laksebestand som mottar rømt oppdrettslaks etter tidsserien i figur 3b i 12 år, og deretter ingen nye rømte laks i de neste 100 år. I figur 4a er de samme dataene for gytesuksess brukt som i figur 3b, mens i figur 4b er gyting av kjønnsmodne parrhanner inkludert og forvillet laks og hybrider er gitt høyere eggantall enn villaks.

b



5.1.2 Effekt av variasjon i gytesuksessen til rømt oppdrettslaks

Dersom gytesuksessen til oppdrettslaksen er lavere enn gjennomsnittet fra forsøkene vi kjenner til, vil andelen fisk med villaksbakgrunn ikke reduseres like raskt som i **figur 2** (Hindar m. fl. 2006). Tilsvarende, dersom den rømte laksen har høyere gytesuksess enn gjennomsnittet, vil bestanden forandre seg raskere. Dette er illustrert i **figur 5**.



Figur 5. Effekten av å variere gytesuksessen til oppdrettslaks innenfor de verdiene som er målt i eksperimenter. Figuren viser bestandssammensetningen etter 10 laksegenerasjoner (40 år), der kolonnen 'Basic' er resultatet etter 40 år i figur 2, mens de andre kolonnene viser utfallet når rømte oppdrettshunner – eller begge kjønn – har henholdsvis lav eller høy gytesuksess. Tegnforklaring: □ = vill; ■ = hybrid; ■ = forvillet (oppdrettslaks født i naturen).

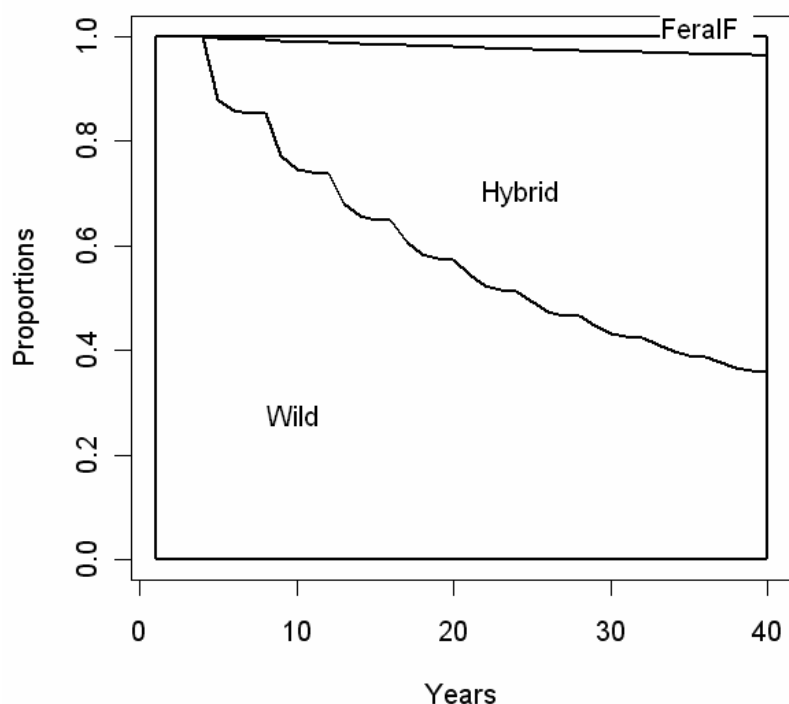
Figuren antyder at innenfor de verdiene som er målt i naturen (Lura 1995; Fleming m. fl. 2000), og i eksperimenter i semi-naturlige gytebassenger (Fleming m. fl. 1996; 1997; 2000), kan variasjonen i gytesuksessen til rømt oppdrettslaks påvirke resultatet i betydelig grad. I forhold til simuleringen i **figur 2**, ser vi at relativt lav gytesuksess hos oppdrettslaks av begge kjønn øker villaksandelen etter 10 generasjoner fra ca 0,45 til over 0,7, mens relativt høy gytesuksess hos oppdrettslaks av begge kjønn reduserer villaksandelen etter 10 generasjoner til ca 0,3. Ved høy gytesuksess av oppdrettslaks av begge kjønn, ser vi også at andelen forvillet laks i bestanden øker til mer enn 0,05 etter 10 generasjoner.

5.1.3 Effekt av kjønnsmodne småhanner

Økt økologisk realisme i modellen kan oppnås ved å ta hensyn til gyting av kjønnsmodne parrhanner. Etter ett år som ungfisk antas en andel av hver gruppe å produsere kjønnsmodne parrhanner som samlet befrukter 23-24 % av eggene og har en gytesuksess som varierer med deres opprinnelse (Garant m. fl. 2003; Weir m. fl. 2005). Tallene vi har brukt for andelen kjønnsmodne parrhanner, er basert på innsamling av ungfisk av de tre gruppene (vill, hybrid, og forvillet) om høsten i første leveår i Imsa-eksperimentet. I Burrishoole-eksperimentet ble andelen kjønnsmodne parrhanner målt etter to år i elva og med noe høyere andel enn det vi fant etter ett år i Imsa. Den relative gytesuksessen til parrhanner av de tre gruppene er hentet fra

eksperimentene til Garant m. fl. (2003) og Weir m. fl. (2005), der den totale andelen egg befruktet av småhanner var i gjennomsnitt 23,5 %.

Under disse betingelsene vil en bestand som mottar 20 % rømt oppdrettslaks i hver gyting endre sammensetning betydelig i løpet av 40 år (eller 10 generasjoner med generasjonstid 4 år; **figur 6**).



Figur 6. Endringer i sammensetning av en villaksbestand som mottar 20 % rømt laks ved hver gyting, inklusive effekten av gyting av småhanner (kjønnsmodne parr). Dataene i modellen er ellers de samme som brukt i figur 2.

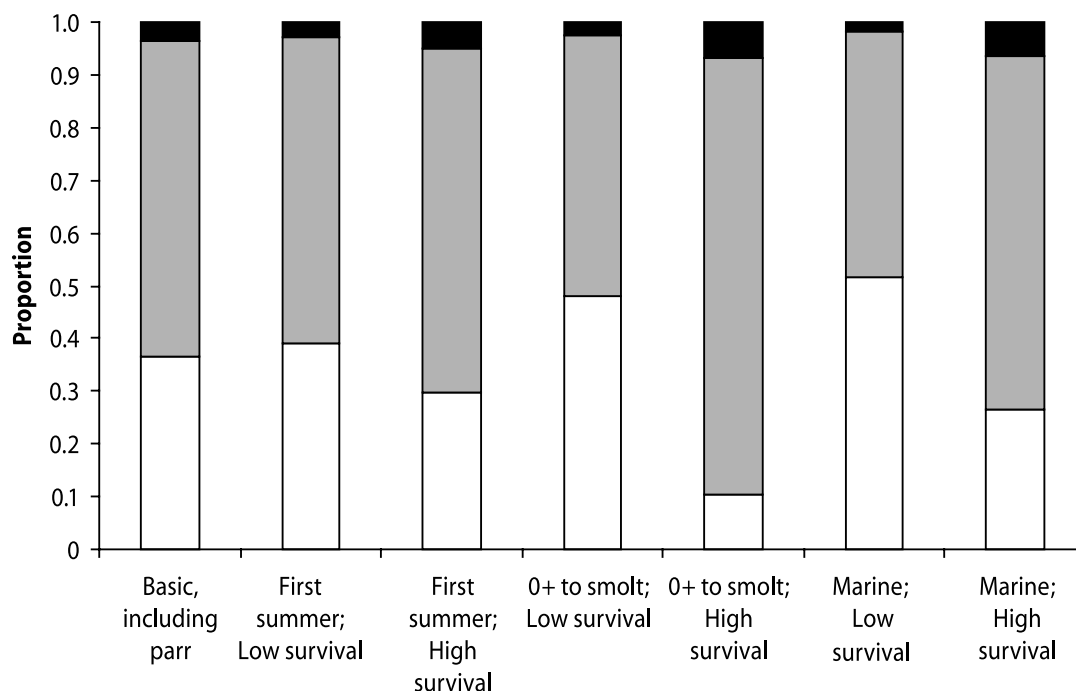
Resultatet av å inkludere småhanner, er at andelen fisk med villaksbakgrunn i bestanden reduseres raskere enn om vi kun inkluderer anadrom laks i simuleringene. Dette kan sees ved å sammenlikne resultatene i **figur 6** (villaksandel 0,37) med **figur 2** (villaksandel 0,45).

5.1.4 Effekt av variasjon i avkommets overlevelse i naturen

For å sammenlikne eksperimentene i Imsa og Burrishoole, ble overlevelsen for hver avkomsgruppe av laks beregnet for de samme livsstadiene. Vi beregnet overlevelsen fra øyerogn (eggstadiet der øynene til fiskefosteret blir synlige) til slutten av første vekstsesong (0+), fra 0+ til smolt, og fra smolt til voksne. I begge elvene hadde rent villaksavkom den beste livslange overlevelsen (som er satt til 1 for hvert livsstadium hos villfisken). I Imsa var forskjellene mellom avkomsgrupper fra slutten av første leveår (0+) og i sjøen ikke signifikante. Senere er det gjort studier i Imsa med større grupper av fisk (avkom av oppdrettslaks, villaks og krysninger) utsatt som smolt, som viste signifikant dårligere sjøoverlevelse hos avkom av oppdrettslaks. I Burrishoole ble det gjort i alt tre eksperimenter, der de to første inkluderte de samme gruppene som i Imsa, mens det siste også inkluderte andregenerasjonsavkom, slik som tilbakekrysninger mellom førstegenerasjonshybrider og villaks og mellom førstegenerasjonshybrider og oppdrettslaks, og også avkom av to førstegenerasjonshybrider krysset med hverandre (F₂-hybrider).

Eksperimentene i Burrishoole gir grunnlag for å beregne de ulike avkomsgruppenes relative overlevelse fra 0+ til smolt på to måter. Årsaken er at det i løpet av første vinter utvandret en

del laksunger fra eksperimentdelen av elva. Disse var i større grad ville laksunger med mindre kroppsstørrelse enn de ulike gruppene av oppdrettsavkom (McGinnity m. fl. 2003). Dette kan tolkes som at de ble fortrent fra studieområdet, og at de ville omkommet om de ikke fant territorier nedstrøms fiskefella (eller også om fiskefella markerte elvas utløp i havet). Alternativt kan nedvandringen tolkes som at de søkte andre områder av elva, og hadde samme overlevelse der som tilsvarende avkomsgruppe oppstrøms fiskefella. De ulike overlevelsene er gjengitt i **appendiks 1**; i alle simuleringene har vi regnet med at de nedvandrende laksungene hadde samme overlevelse som fisk av samme gruppe ovenfor fella, men i **figur 7** har vi også sett på effekten av å regne de nedvandrende laksungene som fisk som ikke overlevde til smolt.



Figur 7. Effekt av å variere overlevelsen til avkom av oppdrettslaks i ulike faser av livet, basert på data fra eksperimentene i Imsa og Burrishoole. Figuren viser bestandssammensetningen etter 10 laksegenerasjoner (40 år), der kolonnen 'Basic' er resultatet etter 40 år i figur 6, mens de andre kolonnene viser utfallet når oppdrettsavkom har henholdsvis lav eller høy overlevelse i forhold til villaks. Tegnforklaring: = vill; = hybrid; = forvillet (oppdrettslaks født i naturen).

Livsstadiet fra 0+ til smolt ser ut til å ha den største effekten på utfallet etter 10 laksegenerasjoner, men vi ser også at variasjonen i marin overlevelse (fra smolt til voksen) har en betydelig effekt på resultatet. Det yngste livsstadiet fra øyerogn til 0+ ser ut til å ha mindre effekt på utfallet (dvs. at Imsa- og Burrishoole-eksperimentene ga ganske like resultat), men en skal huske på at antallet eksperimenter er begrenset.

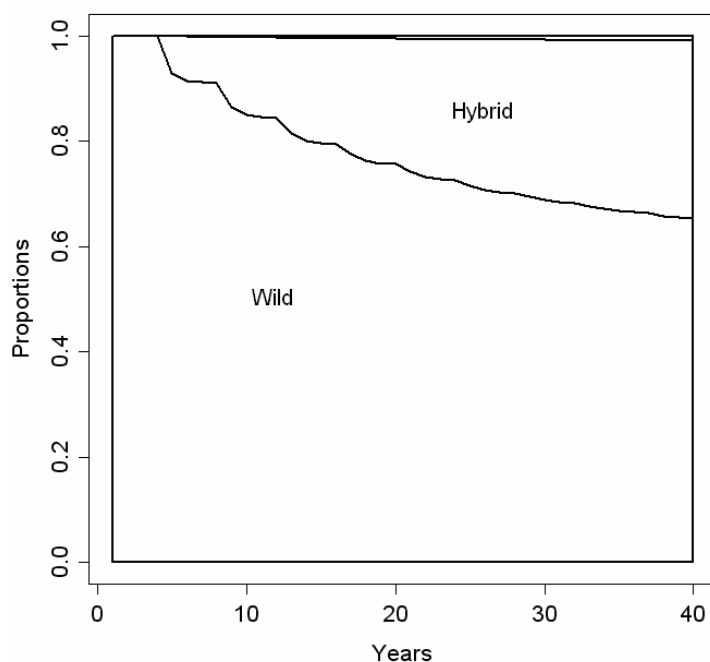
5.1.5 Effekt av varierende livshistorie og kroppsstørrelse ved kjønnsmodning

Både i Imsa og i Burrishoole hadde oppdrettsavkom en livshistorie som var forskjellig fra livshistorien til den lokale villaksen. I Imsa hadde rene oppdrettsavkom og hybrider en lavere alder ved smoltifisering enn villaks (forvillet oppdrettslaks: 1,1 år, hybrid: 1,3 år og villaks: 1,7 år), mens det ikke var forskjeller i sjøalder ved kjønnsmodning. I Burrishoole hadde alle gruppene den samme smoltalderen (ca. 2 år), mens forvillet oppdrettslaks hadde høyere sjøalder ved kjønnsmodning enn villaksen (2 vs 1 år, med de andre gruppene i en mellomstilling). Som en konsekvens hadde hybrider og forvillet oppdrettslaks en generasjonstid som var ca 0,8 år

kortere enn villaksen i Imsa, mens forvillet oppdrettslaks hadde en ca 0,9 år lengre generasjonstid enn villaksen i Burrishoole.

Vi har ennå ikke inkludert effekten av ulik generasjonstid i våre modeller. Effekten vil sannsynligvis være at innkrysningsraten i Imsa går raskere enn i Burrishoole, dersom andre parameterverdier er de samme. Vi vet imidlertid at den lengre generasjonstiden (høyere sjøalder ved kjønnsmodning) i Burrishoole både er forbundet med en høyere fekunditet hos den forvillete oppdrettslaksen, som har et dobbelt så høyt eggantall som vill hunnlaks, og med en betydelig høyere dødelighet i havet. I Imsa, derimot, var både sjøalder ved kjønnsmodning og overlevelse i havet, mer lik mellom de ulike gruppene. Dersom vi gjør simuleringer med overlevelsesverdier fra enten Imsa eller Burrishoole, og inkluderer det høyere eggantallet i rømt og forvillet oppdrettslaks i Burrishoole, får vi en utvikling i de to vassdragene som ikke skiller seg mye fra hverandre (Hindar m. fl. 2006).

Vi har også konstruert et tilfelle der villaksen har en større kroppsstørrelse ved kjønnsmodning enn alle andre grupper, – noe vi kan forvente i en typisk storlaksbestand. Dersom vi simulerer utviklingen med et eggantall hos både rømt laks og forvillet laks som er halvparten av den ville hunnlaksens (dvs. at deres kroppsvikt også er nær halvparten av villaksens), mens førstegegenerasjonshybrider er midt imellom, får vi en utvikling som vist i **figur 8**.



Figur 8. Endring i en bestand der rømt oppdrettslaks og forvillet oppdrettslaks har en kroppsstørrelse (og eggantall) som er halvparten av den lokale hunnlaksens. Parameterverdiene er ellers som i figur 6, inklusive 20 % rømt oppdrettslaks ved hver gyting.

Vi ser av **figur 8** at effekten på villaksbestanden er mindre enn om vi valgte parameterverdier der forvillet oppdrettslaks har samme kroppsstørrelse som villaks. Det er imidlertid en mulighet for at simuleringen gir et for godt inntrykk av andelen fisk med villaksbakgrunn i bestanden (0,65 etter 10 generasjoner), siden større kroppsstørrelse hos villaksen vil være et resultat av at de har et lengre sjøopphold bak seg og sannsynligvis lavere overlevelse fra smolt til voksen enn fisk med kortere sjøopphold.

5.1.6 Effekt av varierende innslag av rømt oppdrettslaks

Et gjennomsnittlig innslag av rømt oppdrettslaks på 20 % kan framkomme på ulike måter, som ikke nødvendigvis har samme effekt på villaksbestanden. For å illustrere dette bruker vi de samme parameterverdiene som i figur 6, der effekten av kjønnsmodne småhanner er tatt med, og simulerer resultatet av variasjon i andelen rømt oppdrettslaks rundt et gjennomsnitt på 20 %.

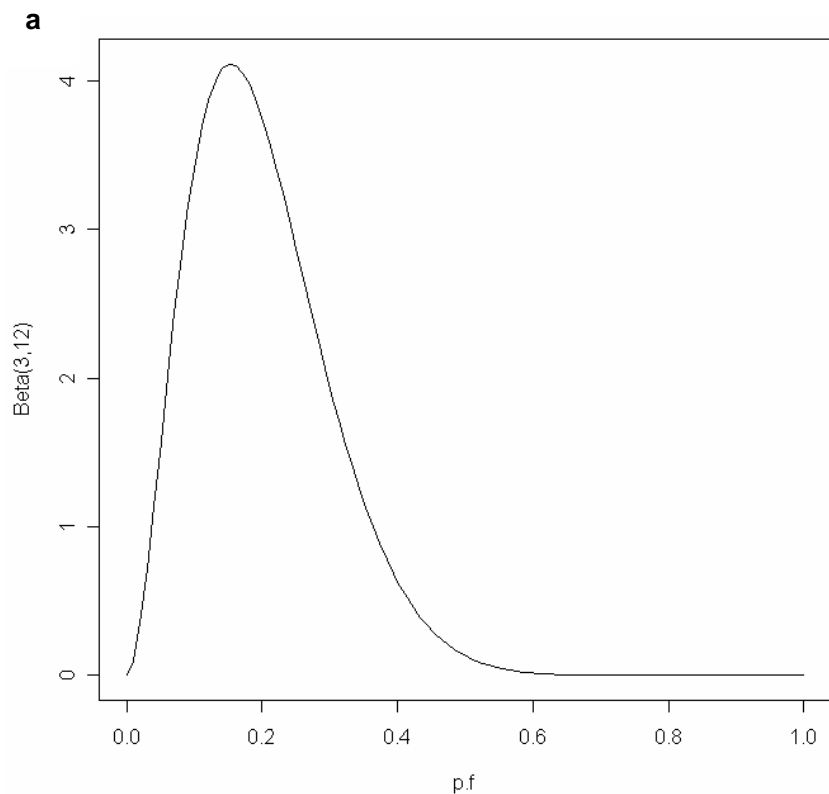
Tilfeldig variasjon rundt et gjennomsnitt

Dersom villaksbestanden mottar i gjennomsnitt 20 % med tilfeldig variasjon rundt dette gjennomsnittet (med et standardavvik lik halvparten av gjennomsnittet; **figur 9a**), kan vi få et resultat som i simuleringen vist i **figur 9b**. Her ser det ut til at andelen fisk med villaksbakgrunn ender opp litt lavere enn i **figur 6** (som hadde 20 % innslag av rømt oppdrettslaks hvert år), men om vi gjør tilsvarende simuleringer 10 ganger, ender vi opp med et gjennomsnitt som ligger svært nær simuleringen i **figur 6** – villfiskandelen etter 10 generasjoner blir 0,37 i begge. Dette er noe ulikt tilsvarende variasjon rundt dataene i **figur 2**, og skyldes sannsynligvis at kjønnsmodne småhanner har en dempende effekt på svingninger i innslaget av rømt oppdrettslaks. For eksempel vil effekten av et år med økt andel rømt oppdrettslaks i gytebestanden bli dempet av kjønnsmodne småhanner, som i større grad vil ha villfiskbakgrunn (fra gytingen året før). Alternativt, om andelen rømt oppdrettslaks går ned fra ett år til det neste, vil også effekten bli dempet ved at kjønnsmodne småhanner i større grad består av hybrider og forvillet oppdrettslaks fra gytingen året før.

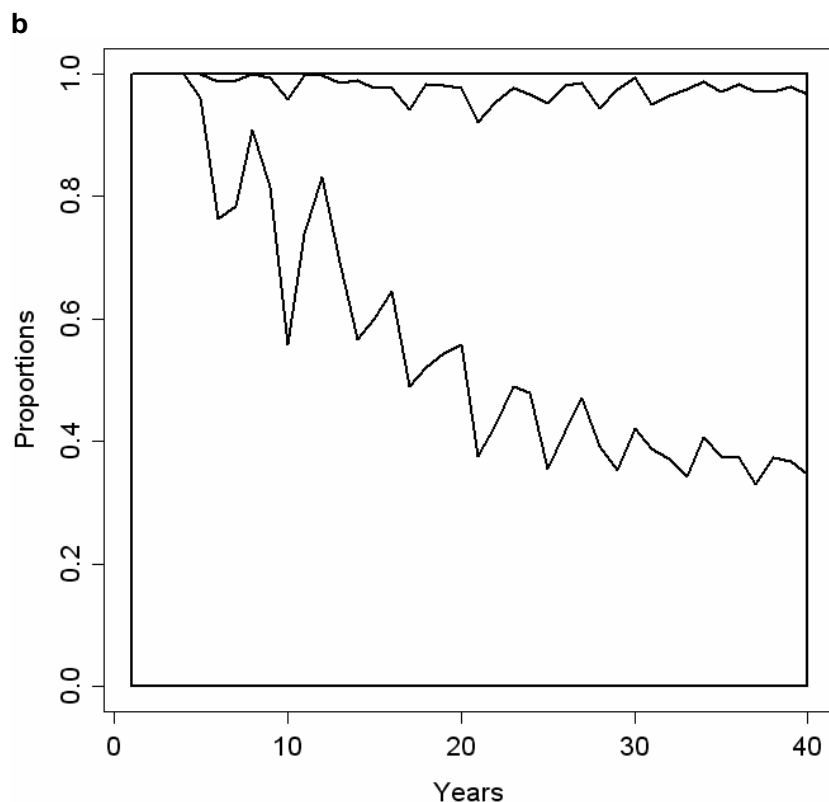
Episodisk rømming

Vi undersøkte også effekten av at det langsiktige gjennomsnittet på 20 % kun skyldes episodisk rømming. Vi kan for eksempel tenke oss at rømt oppdrettslaks utgjør 50 % innslag i bestanden med sannsynlighet 0,4, og at det ikke kommer rømt oppdrettslaks til bestanden med sannsynlighet 0,6. Dette kan illustrere en situasjon i en elv som vanligvis ikke mottar rømt oppdrettslaks, men som er utsatt for (større innslag) rømt oppdrettslaks fra havarier. I dette tilfellet er det mulig at oppdrettsfisken utgjøres enten av tidlig rømt laks eller av sent rømt laks, snarene enn at den er en lik blanding av de to. Vi har lagt inn at de har rømt som smolt eller som voksne med sannsynlighet 0,5.

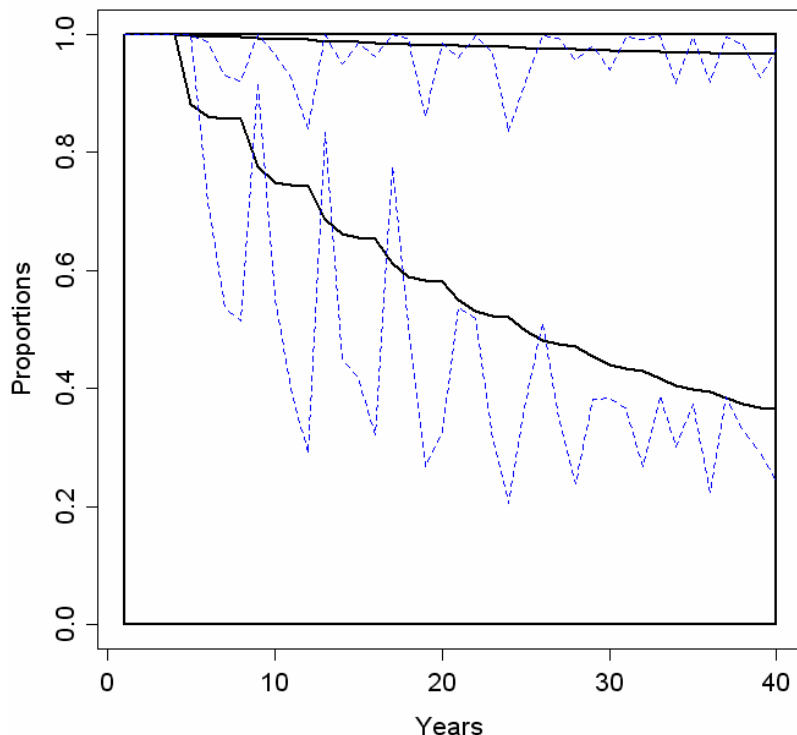
I **figur 10** har vi sammenliknet effekten av episodisk rømming (50 % rømt oppdrettslaks med sannsynlighet 0,4) med det vi finner når innslaget av rømt oppdrettslaks holdes konstant på 20 %. Figuren viser tydelig hvilke år effekten av rømt oppdrettslaks slår inn på sammensetningen av bestanden. I denne simuleringen ender vi opp med en andel fisk med villfiskbakgrunn på 0,24. Gjennomsnittlig andel fisk med villfiskbakgrunn for 10 simuleringer er 0,33.



Figur 9. Endring i sammensetning av en villaksbestand som mottar i gjennomsnitt 20 % rømt laks ved hver gyting. Parameterverdier samme som i figur 6, med unntak av tilfeldig variasjon rundt gjennomsnittet på 20 %. Det årlige innslaget av rømt oppdrettslaks er trukket fra en sannsynlighetsfordeling (9a), og ett utfall av simuleringene er vist i 9b.



I **figur 10** har vi sammenliknet effekten av episodisk rømming (50 % rømt oppdrettslaks med sannsynlighet 0,4) med det vi finner når innslaget av rømt oppdrettslaks holdes konstant på 20 %. Figuren viser tydelig hvilke år effekten av rømt oppdrettslaks slår inn på sammensetningen av bestanden. I denne simuleringen ender vi opp med en andel fisk med villfiskbakgrunn på 0,24. Gjennomsnittlig andel fisk med villfiskbakgrunn for 10 simuleringer er 0,33.

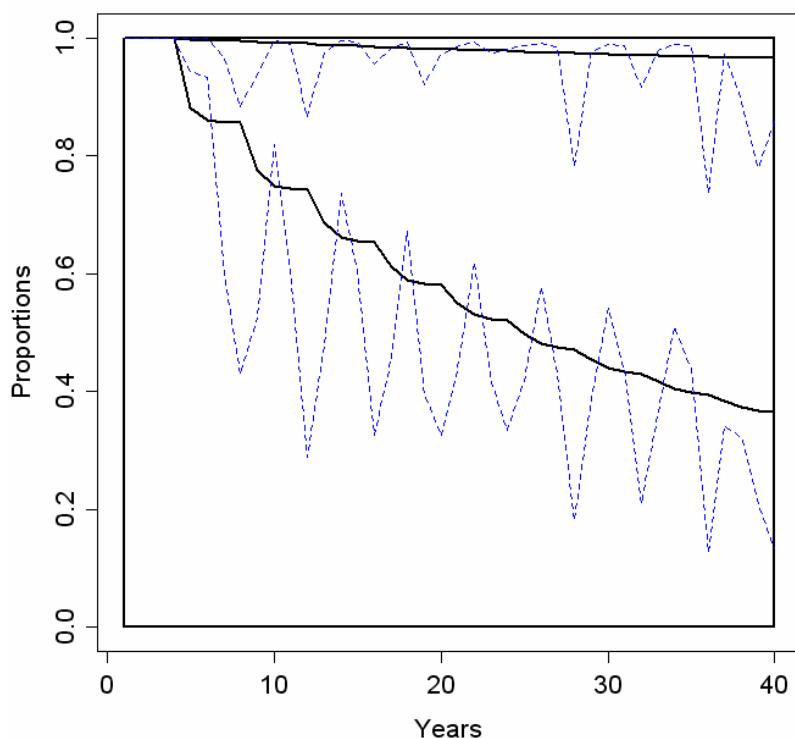


Figur 10. Endring i sammensetning av en villaksbestand som mottar 50 % rømt oppdrettslaks med sannsynlighet 0,4 (og 0 % med sannsynlighet 0,6). De episodiske innslagene består av kun oppdrettslaks rømt som smolt, eller kun oppdrettslaks rømt sent i livet (hver med sannsynlighet 0,5). Andre parameterverdier er de samme som i figur 6.

Jevnt innslag av rømt laks i tillegg til større episoder

Et mer realistisk rømnings-scenarie er at det fins et jevnt innslag av rømt oppdrettslaks i bestanden, og at det i tillegg forekommer større rømninger med lavere hyppighet. I eksempelet under har vi vist en simulering av effekten av et jevnt, årlig innslag på 10 % rømt oppdrettslaks, og så i tillegg lagt på 50 % rømt oppdrettslaks (enten rømt som smolt eller sent i livet) med sannsynlighet 0,20 (**figur 11**), noe som gir et gjennomsnitt på 20 % rømt oppdrettslaks over en lengre tidsperiode.

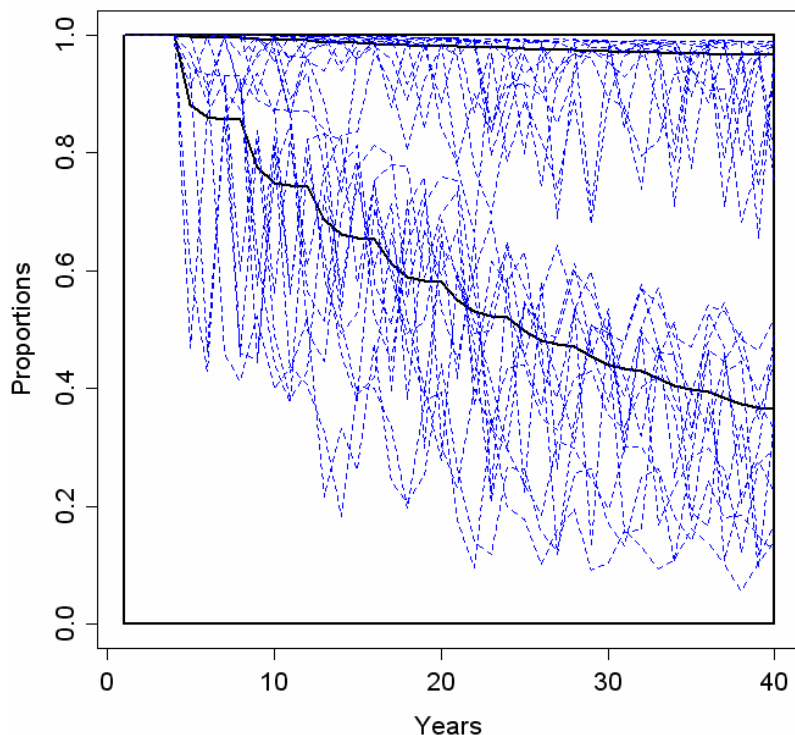
Til forskjell fra **figur 10**, ser denne bestanden ikke ut til å hente seg like godt inn igjen som den bestanden der 50 % rømt oppdrettslaks forekom oftere, avbrutt av år uten rømt oppdrettslaks i gytebestanden. Resultatet etter 40 år er svært avhengig av tidspunktet for siste høye innslag av rømt oppdrettslaks, og også av svingningene generert av første tidspunkt for et høyt innslag (jfr. Ryman 1997).



Figur 11. Endring i sammensetning av en villaksbestand som mottar 10 % rømt oppdrettslaks ved hver gyting, og i tillegg mottar 50 % rømt oppdrettslaks med sannsynlighet 0,2. De episodiske innslagene består av kun oppdrettslaks rømt som smolt, eller kun oppdrettslaks rømt sent i livet (hver med sannsynlighet 0,5). Det jevne innslaget består av like store grupper av de to typene rømt oppdrettslaks. Parameterverdier er ellers de samme som i figur 6, og de heltrukne linjene viser resultatet fra figur 6 til sammenlikning (20 % hvert år).

I alle **figurene 9-11** er det betydelige forskjeller i utfall av ulike simuleringer, alt etter hvilken tidsrekke (% rømt oppdrettslaks) som trekkes fra fordelingene. Vi har lagt 10 simuleringer av situasjonen i **figur 11** oppå hverandre i **figur 12** for å illustrere denne variasjonen.

Gjennomsnittlig andel villfisk etter 10 generasjoner for de 10 simuleringene i **figur 12** er på 0,32, med variasjonsbredde fra 0,12 til 0,52. Til sammenlikning var resultatet for 20 % rømt oppdrettslaks i hver gyting en villfiskandel på 0,37 etter 10 generasjoner, og vi ser at hovedtyngden i simuleringene med rømningsepisoder oppå et jevnt innslag ligger under linjene fra **figur 6**. Hvordan andelen blir etter 40 år avhenger både av hvor lenge det er siden siste høye innslag av rømt oppdrettslaks, og også av svingninger generert etter første høye innslag av rømt oppdrettslaks.

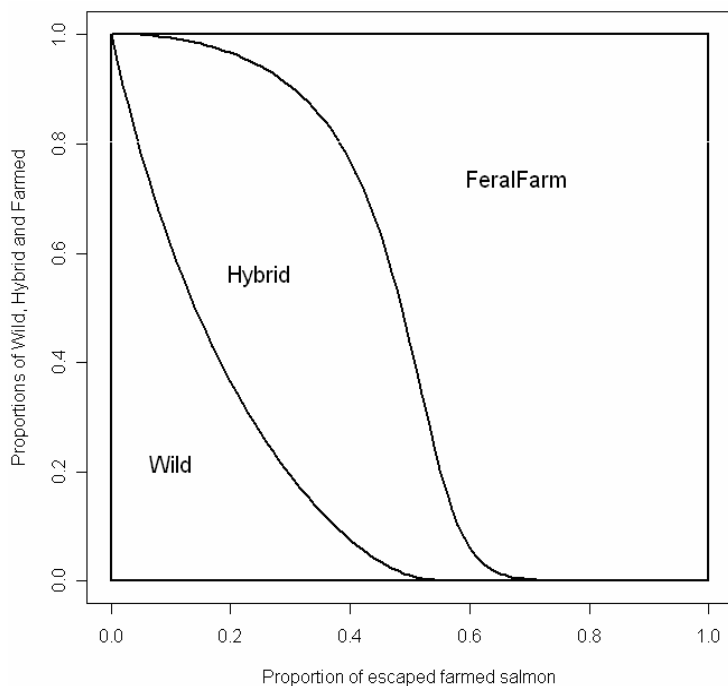


Figur 12. Ti simuleringer av parameterverdiene som er brukt i figur 11, dvs et jevnt innslag av 10 % rømt oppdrettslaks oppå episoder med 50 % rømt oppdrettslaks. De heltrukne linjene viser resultatet fra figur 6 til sammenlikning (20 % hvert år).

Vi understreker at variasjonen i **figurene 9-12** kun er generert ved å variere innslaget av rømt oppdrettslaks fra år til år, mens det langsiktige gjennomsnittet er det samme. I eksemplene med episodiske rømninger, har vi også lagt inn at store rømmingsepisoder ofte skjer med fisk av samme årsklasse (dvs. at de enten har rømt etter utsett i sjøen eller har rømt et år senere).

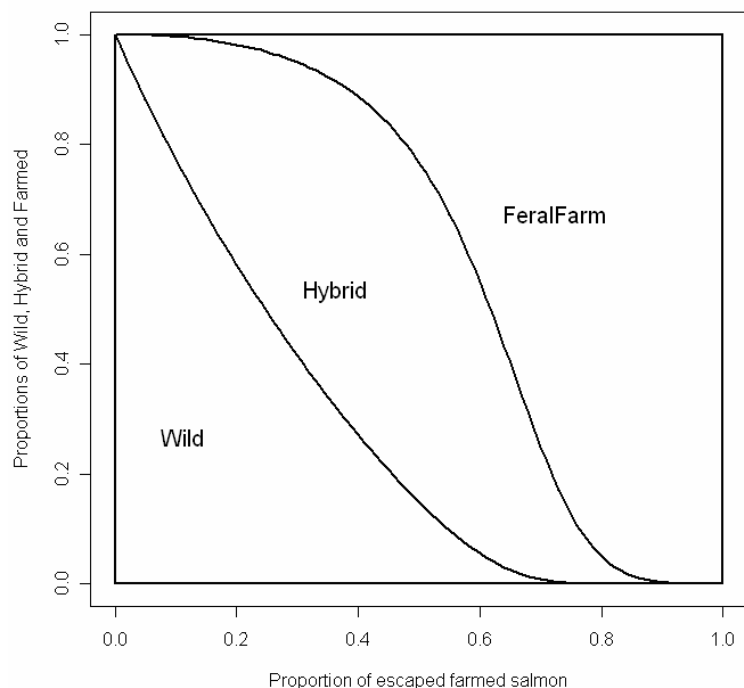
5.1.7 Effekt av variasjon i gjennomsnittlig andel rømt oppdrettslaks

Den enkeltfaktoren som har størst effekt på utfallet, innenfor de målte parameterverdiene, er andelen rømt oppdrettslaks i gytebestanden som i norske elver varierte fra under 2 % til mer enn 70 % i løpet av 1990-årene (Fiske m. fl. 2001). I **figur 13** er det vist hvordan variasjonen i gjennomsnittlig andel rømt laks påvirker sammensetningen av villaksbestanden etter 40 år (eller 10 laksegenerasjoner). Vi ser at andelen hybrider blir betydelig for gjennomsnittsverdier over 5-10 % rømt oppdrettslaks ved hver gyting, og at forvillet laks blir den dominerende gruppen ved gjennomsnittsverdier over 50 % rømt oppdrettslaks i gytebestanden.



Figur 13. Effekt av andelen rømt oppdrettslaks ved hver gyting på sammensetningen av en villaksbestand etter 40 år (10 generasjoner). Wild = vill; Hybrid = krysning mellom vill og oppdrett; FeralF= forvillet oppdrett (oppdrettslaks født i naturen).

Dersom vi halverer tidsbildet vårt til fem laksegenerasjoner (eller 20 år), ser vi fortsatt at det er en betydelig effekt på bestandssammensetningen ved mer enn 10 % innslag av rømt oppdrettslaks ved hver gyting (**figur 14**). Den største forskjellen fra situasjonen etter 40 år er at forvillet oppdrettslaks ikke er den dominerende gruppen før det gjennomsnittlige innslaget av rømt oppdrettslaks i bestanden er mer enn 65-70 %.



Figur 14. Effekt av andelen rømt oppdrettslaks på sammensetningen av en villaksbestand etter 20 år (5 generasjoner). Wild = vill; Hybrid = krysning mellom vill og oppdrett; FeralF= forvillet oppdrett (oppdrettslaks født i naturen).

5.2 Modell for endringer i produktivitet/populasjonsdynamikk

Endringer i bestandens produktivitet ble vist både i Imsa-eksperimentet og i Burrishoole-eksperimentene med lokal villaks og oppdrettslaks i samme elv. I begge lokaliteter var den livslange overlevelsen til villaks høyere enn overlevelsen til forvillet oppdrettslaks og ulike kryssninger mellom villaks og oppdrettslaks. I modellen som er gjennomgått over, har vi brukt dette til å beregne hvordan bestandssammensetningen endrer seg over tid i bestander som mottar rømt oppdrettslaks (Hindar m. fl. 2006). Vi har imidlertid ikke modellert hvordan rømt oppdrettslaks kan påvirke den totale bestandsstørrelsen.

I Imsa-eksperimentet ble det funnet en negativ effekt på produktiviteten til bestanden, siden det antallet smolt som ble produsert fra gytingen der 55 % av gytelaksen var rømt oppdrettslaks, var ca 30 % lavere enn forventet fra det totale antallet egg gytt. Også når villaksegg ble vurdert for seg, var antallet smolt redusert med ca 30 % i forhold til forventning (Fleming m. fl. 2000). Forventningen er i dette tilfellet det gjennomsnittlige antallet smolt som produseres i henhold til en bestand-rekrutteringsmodell (SR-modell) for laksebestanden i Imsa (Jonsson m. fl. 1998). SR-modeller beregner sammenhengen mellom gytebestandens størrelse ('Stock': for eksempel antall egg gytt) og antallet rekrutter i påfølgende generasjon ('Recruits': for eksempel antall utvandrende smolt). Datapunktene som knytter antallet egg gytt til antallet smolt produsert er høyt variable i alle bestander, og ett datapunkt i Imsa gir ikke grunnlag for å generalisere om effekten av rømt oppdrettslaks på SR-sammenhenger. Andre undersøkelser gir imidlertid grunn til å tro at rømt oppdrettslaks har en negativ effekt på bestandens produktivitet.

Den mest omfattende undersøkelsen er gjort av Chilcote (2003), som utviklet SR-sammenhenger for bestander av 'steelhead trout' (anadrom regnbueørret *Oncorhynchus mykiss*) med ulike innslag av settefisk i bestanden. Basert på mangeårige studier i 12 bestander fra Oregon i USA fant Chilcote (2003) at økende andel settefisk i gytebestanden hadde en negativ effekt på bestandenes produktivitet. Ved 50 % settefisk i gytebestanden ble bestandenes gjennomsnittlige produktivitet (målt som antall rekrutter per gytefisk) redusert med 63 % i forhold til en tilsvarende gytebestand uten settefisk. Ved lavere innslag av settefisk i gytebestanden på henholdsvis 20 % og 5 % ble bestandenes gjennomsnittlige produktivitet redusert med henholdsvis 33 % og 10 % i forhold til en gytebestand uten settefisk (Chilcote 2003).

Undersøkelser er også satt i gang i Irland for å beregne effekten av havbeitelaks (dvs. laks utsatt som smolt) på SR-sammenhenger i den ville laksebestanden i Burrishoole (McGinnity, abstract 2006). Foreløpige resultater tyder også her på at økende andel havbeitelaks i gytebestanden har en negativ effekt på produktiviteten til bestanden.

I Canada er det igangsatt et arbeid som prøver å kvantifisere det totale "presset" som fiskeoppdrett påfører nærliggende ville bestander i form av endret populasjonsdynamikk. Metoden som brukes er en såkalt meta-analyse, der langtidsendringer i sjøoverlevelse hos ulike bestander av laksefisk søkes korrelert til produksjon av oppdrettslaks ved å sammenlikne populasjonsdynamikken i elver nær oppdrettsanlegg med elver fjernt fra oppdrettsanlegg (Ford & Myers, abstract 2006).

5.3 Kvantitativ-genetisk og økologisk modell

For egenskaper som er utsatt for seleksjon, vil de genetiske endringene ta lengre tid enn i modellen over, avhengig av styrken på seleksjonen mot uttrykk som avviker fra det lokale "optimum" og av hvor mange gener som kontrollerer den selekterte egenskapen. Genetisk teori for den samtidige effekten av seleksjon og genstrøm på en egenskap er svært komplisert, og kun godt forstått for helt enkle situasjoner.

Tufto (2001) har utviklet en kvantitativ-genetisk modell som betrakter introduksjon av ikke-tilpassete individer i en vill bestand der tetthetsavhengig bestandsregulering og lokal, stabilise-

rende seleksjon virker. Ett resultat fra modellen var at ved små forskjeller mellom immigrantene og villfiskbestanden, ville immigrantene bidra til å øke bestandsstørrelsen. På den andre siden ville immigranter som avvek mer enn 2,8 genetiske standardavvik fra det lokale "optimum", bidra til å redusere den totale bestandstørrelsen når immigrasjonsraten var over en terskelverdi. Denne terskelverdien tilsvarte et innslag av immigranter på ca. 1,6 % i bestanden. En sammenlikning av modellen med oppdrettslaks og villaks i Norge, tilsier at dette scenariet er oppfylt for mange elver når en vurderer en sterkt selektert egenskap som veksthastighet (Tufto 2001).

5.4 Modell for hvordan genstrøm påvirker effektiv bestandsstørrelse

Genstrøm mellom bestander påvirker i hvor stor grad de er i stand til å ta vare på genetisk variasjon. Denne evnen uttrykkes som bestandens 'effektive populasjonsstørrelse' som er definert som størrelsen på en ideell bestand som taper genetisk variasjon like raskt som den aktuelle bestanden (Wright 1969). Den effektive bestandsstørrelsen er betydelig lavere enn den aktuelle dersom kjønnsforholdet er skjevt og det er stor variasjon i familiestørrelse, noe som er sannsynlig i laksebestander der noen få hanner kan dominere gytingen.

En tommelfingerregel kan være at den effektive populasjonsstørrelsen i en laksebestand er rundt 20 % av den egentlige gytebestanden (antall gytefisk). Siden laksebestander utveksler feilvandrerere, er det imidlertid ikke nok å se på hver bestand for seg. Dersom to bestander utveksler en lav andel migranter, vil deres totale effektive bestandsstørrelsen bli større enn om de utvekslet migranter fritt. Forklaringen er at delvis isolasjon vil tendere til å øke frekvensen av ulike genvarianter i de to bestandene, slik at flere genvarianter opprettholdes enn om de samvirket som én bestand. Asymmetri i migrasjonsratene vil tendere til å redusere den totale effektive bestandsstørrelsen, og med enveis genstrøm vil den totale effektive bestandsstørrelsen til slutt bli den samme som i donor-bestanden (Tufto & Hindar 2003). I tilfellet med enveis genstrøm av oppdrettslaks inn i villaksbestanden, vil dette ta anslagsvis 10-15 laksegenerasjoner med dagens nivå for enveis genstrøm.

Oppdrettslaksen har lavere effektiv bestandsstørrelse enn villaksbestanden siden avlslinjene ble basert på et fåtall individer i første generasjon, og siden de er gjenstand for sterk seleksjon (Mork m. fl. 1999). Det er sannsynlig at villaksbestanden får redusert evne til å tilpasse seg miljøendringer når de etter hvert får redusert effektiv bestandsstørrelse (Lande & Shannon 1996). I hvilken grad dette vil redusere deres levedyktighet, er vanskelig å kvantifisere.

6 Diskusjon

Vi har modellert utviklingen i villaksbestander som mottar rømt oppdrettslaks, basert på opplysninger om innslag av rømt oppdrettslaks på gyteplassen i norske lakseelver og kontrollerte eksperimenter som kvantifiserer suksessen til rømt oppdrettslaks under naturlige betingelser.

Hovedresultatene er:

- Innslaget av rømt oppdrettslaks på gyteplassen kan brukes i beregninger av hvilke effekter rømt oppdrettslaks har på ville bestander.
- Betydelige endringer i bestandssammensetning må forventes i en vill laksebestand som har et årlig innslag på 20 % rømt oppdrettslaks i gytebestanden i 10 laksegenerasjoner.
- Endringene vil være større når den rømte oppdrettslaksens gytesuksess øker og når deres avkom har høy overlevelse i forhold til villaksavkom på ett eller flere livsstadier.
- Endringene vil sannsynligvis være mindre i bestander der villaksen blir kjønnsmodne ved en større kroppsstørrelse enn det som er vanlig hos rømt oppdrettslaks.
- Høyt innslag av rømt oppdrettslaks i enkeltår (som etter havarier av oppdrettsanlegg) kan ha betydning i flere generasjoner framover, spesielt når dette skjer oppå et jevnt tilsig av rømt oppdrettslaks.
- Den enkeltfaktoren som betyr mest for endringer i bestandssammensetning, er andelen rømt oppdrettslaks på gyteplassen.
- Bestander som har mottatt svært høye andeler rømt oppdrettslaks i noen få generasjoner, vil neppe returnere til sin opprinnelige tilstand om rømmingen opphører – selv om bestanden vil kunne tilpasse seg elva på nytt.
- Negative endringer i bestandens produktivitet må også forventes ved høye innslag av rømt oppdrettslaks. Data som tyder på dette er kjent fra atlantisk laks som mottar rømt oppdrettslaks eller havbeitelaks, og bedre dokumentert for interaksjoner mellom vill og kultivert regnbueørret.
- Effektene av ulik tetthet av villaks er foreløpig dårlig kjent og ikke modellert i dette studiet: Noen resultater tyder på at tette villaksbestander har en større motstandskraft overfor rømt oppdrettslaks enn tynne villaksbestander.

Disse hovedresultatene understreker nødvendigheten av å redusere rømmingsproblemet i oppdrett, noe som ikke er overraskende. Erfaringer med 100 års utsetting av laksefisk av fremmed stamme (inkludert kultivert) i naturen, har gitt negative resultater sammenliknet med den ville bestanden i alle de tilfeller der en endring i overlevelse eller også andre økologiske egenskaper ble påvist (Hindar m. fl. 1991). Disse erfaringene har gitt grunnlag for bekymring om effektene av utsettinger av laksefisk på ville bestander på internasjonale symposier siden 1980-tallet (Billingsley 1981; Ryman 1981), og har gitt grunnlag for fornyet bekymring etter hvert som erfaringer med lakseoppdrett og rømt oppdrettslaks i naturen har vist seg (Hansen m. fl. 1991; Hutchinson 1997; Ferguson m. fl. 2007).

I det følgende diskuterer vi noen begrensninger i datagrunnlag og modeller for hvordan villaksbestander påvirkes av rømt oppdrettslaks. Deretter diskuterer vi hvordan resultatene kan brukes til å vurdere sårbarhet til villaks overfor rømt oppdrettslaks, spesielt med tanke på å foreslå grenseverdier for rømt oppdrettslaks i naturen.

6.1 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 kryssninger med oppdrettslaks. Det er imid-

lertid 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. Vi har lagt vekt på å bruke hele spennvidden av observasjoner i modelleringene, i stedet for å prøve å forklare forskjellene mellom de enkelte eksperimentene.

6.1.1 Data

Et innslag på 20 % rømt oppdrettslaks i gytebestanden er nær gjennomsnittet for det som er funnet i norske laksebestander siden slutten av 1980-tallet (Fiske m. fl. 2001; 2006). Dette (uveide) gjennomsnittet er basert på et stort antall fisk. I de tilfellene der vi simulerer tidsrekker fra årlige beregninger av prosentvis andel rømt oppdrettslaks i gytebestanden i enkeltelver, er det imidlertid verdt å nevne at det kan være betydelig usikkerhet heftet ved hver observasjon. Om vi for eksempel velger presisjonsnivået 10 %-poeng – 5 %-poeng i hver retning – trenger vi en prøvestørrelse på minst 73 individer når den reelle andelen rømt oppdrettslaks er 5 % og på minst 380 individer når den er 50 % (gitt at beregningen gjøres i en stor laksebestand). Selv om vi reduserer kravet til presisjon når det reelle innslaget er høyt – for eksempel til et presisjonsnivå på 20 %-poeng når det reelle innslaget er 50 % – ville vi trengt en prøvestørrelse på oppunder 100 individer. I mindre tallrike laksebestander vil man etter hvert nærme seg den sanne andelen rømt oppdrettslaks når et stort antall fisk undersøkes. Siden dette ville innebære fangst av en meget stor andel av gytebestanden, er det neppe tilrådelig å etterstrebe presise mål for det årlige innslaget av rømt oppdrettslaks i alle bestander. Beregningene kan i stedet kombinere informasjon fra høstfisket med informasjon om innslaget av rømt oppdrettslaks i sportsfisket om sommeren. Fiske m. fl. (2006) har basert enkelte av sine utregninger på sammenhenger mellom innslaget av rømt oppdrettslaks om sommeren og rømt oppdrettslaks om høsten i samme elv.

Imsa- og Burrishoole-eksperimentene er gjennomført i forholdsvis like miljøer og med ville laksebestander som har forholdsvis lik livshistorie. De representerer kun en liten del av variasjonen i livshistorie som er observert for laks (e.g. Schaffer & Elson 1975; Metcalfe & Thorpe 1990; Hutchings & Jones 1998). De eksperimentelle dataene trenger derfor ikke være representative for interaksjonene mellom rømt og vill laks i alle deler av laksens utbredelsesområde. Vi har ikke studert interaksjoner med ville laksebestander i Nord-Amerika, som skiller seg betydelig genetisk fra laks i Europa (Ståhl 1987; King m. fl. 2001). Vi har heller ikke studert interaksjoner i typiske storlaksbestander, eller i bestander der oppdrettslaksen gyter senere enn den ville laksebestanden (som kan medføre oppgraving av villaksens gytegroper; Lura & Sægrø, 1991). På den annen side så representerer forsøksbetingelsene og oppdrettsbestandene typiske kombinasjoner av (norsk) oppdrettslaks og (vest-europeisk) villaks, siden norsk oppdrettslaks dekker en stor del av verdensmarkedet (Gjøen & Bentsen 1997) og siden det først og fremst er i Vest-Europa de største rømmingsproblemene fins (Gausen & Moen 1991; Fiske m. fl. 2001; 2006; Clifford m. fl. 1998a; b).

6.1.2 Modell

Selv om modellen er basert på mye informasjon fra eksperimenter i naturen eller seminaturlige innhegninger, er den fortsatt urealistisk på flere områder. Blant disse er antagelsen om at sammensetningen av bestanden ikke påvirkes av bestandens tetthet. Videre kommer naturlig seleksjon til uttrykk i modellen ved at de ulike gruppene har ulik livslang, gjennomsnittlig "fitness", mens vi ikke har med variasjon i "fitness" mellom familier innenfor hver gruppe.

Fravær av tetthetsavhengighet og bestandsregulering er sannsynligvis den største begrensningen med modellen vår i dag. Tetthetsavhengig gytesuksess er vist for havbeitehanner av Fleming m. fl. (1997) og er antydning for rømte hunnlaks i studiene til Lura (1995). I begge tilfeller medførte en høyere tetthet av villaks at oppdrettslaksen fikk lavere gytesuksess. Tetthetsavhengighet er også viktig i ungfiskstadiet. SR-sammenhenger i Imsa antyder tetthetsavhengig overlevelse i parrstadiet, og tetthetsuavhengig overlevelse i sjøen (Jonsson m. fl. 1998). Nylig er det også vist at tetthetsavhengig dødelighet kan være svært viktig tidlig etter at yngelen

kommer opp av grusen (Einum & Nislow 2005). Resultater fra både Burrishoole- og Imsa-eksperimentene tyder også på en effekt av tetthet; for eksempel varierte den relative overlevelsen til avkom av oppdrettslaks med en faktor på to, avhengig av om laksungene som forlot eksperiment-delen av elva ble regnet som tapt for bestanden eller som fisk som søkte territorier nedenfor fella (**tabell 1**). I dette tilfellet var det imidlertid villfiskavkom som så ut til å bli fortrengt i størst grad (McGinnity m. fl. 2003). Dette betyr at vi ikke alltid kan forvente at høy tetthet gir en fordel for villaksen.

6.2 Kan modellen forutsi molekylærgenetiske endringer i naturen?

I hvilken grad modellen kan forutsi de genetiske endringene som har funnet sted i norske laksebestander, er ikke kjent. Det vil bli gjort et forsøk på å se hvorvidt modellen kan forklare både store og små genetiske endringer i bestander med store innslag av rømt oppdrettslaks. Blant annet vil gytesuksess og overlevelse bli variert innenfor de grenseverdiene som er funnet i forsøk, og lokal livshistorie, generasjonstid og andel rømt laks år for år vil bli satt inn i modellen. Noen vurderinger kan imidlertid gjøres basert på de molekylærgenetiske studiene til Skaala m. fl. (2006).

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 ut fra modellen. 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 (mens lokale oppdrettere brukte Namsenlaks i oppdrett) og at de vanligste oppdrettsstammene har betydelige genetiske bidrag fra Namsenlaks (Gjedrem m. fl. 1991). Det vil også være betydelig usikkerhet forbundet med å samle materiale fra et så stort vassdrag på en representativ måte – noe som for øvrig ikke bare gjelder laks født i naturen men også gjelder for det årlige innslaget av rømt oppdrettslaks i gytebestanden.

Vi har i noen grad brukt modellen og eksperimentene den bygger på, til å beregne genstrømmen fra rømt oppdrettslaks til vill laks. Effekten av t generasjoner med enveis genstrøm fra oppdrettslaks på allelfrekvensen (q_t) i en villaksbestand, kan uttrykkes som

$$q_t = (1-m)^t q_0 + [1 - (1-m)^t] q_m$$

der q_0 er allelfrekvensen i villaksbestanden før immigrasjonen av rømt oppdrettslaks, q_1 er allelfrekvensen i villaksbestanden etter immigrasjonen, m er genstrømmen, og q_m er allelfrekvensen til immigrantene (Hedrick 1983).

Denne likningen kan brukes til å beregne halveringstiden for den genetiske forskjellen mellom oppdrettslaks og villaks, som blir $t_{0,5} = \ln(0,5) / \ln(1-m)$ generasjoner. Formlene antar at den genetiske driften (dvs tilfeldige genetiske forandringer) er liten relativt til genstrømmen, og at allelfrekvensene til immigrantene er stabile. I Imsa-eksperimentet, der 55 % av gytebestanden var oppdrettslaks, målte vi en enveis genstrøm i løpet av én generasjon (fra gyting til avkomets gyting) på $m = 0,19$. Dette tilsvarer en halveringstid for forskjellen mellom oppdrettslaks og den lokale villaksen på 3,3 generasjoner. I modellen vår, som også tar hensyn til seleksjon mot oppdrettslaks i andre avkomsgenerasjon, beregnet vi en effektiv genstrøm på $m = 0,045$ ved 20 % innslag av rømt oppdrettslaks og gjennomsnittlige verdier fra eksperimentene i Imsa og Burrishoole. Dette tilsvarer en halveringstid for forskjellen mellom oppdrettslaks og den lokale villaksen på 15 laksegenerasjoner.

6.3 Grenseverdier for immigrasjon av rømt oppdrettslaks

Analyser av sårbarhet står sentralt i bevaringsbiologisk litteratur. Fokus har vært på risiko for utdøing av arter og bestander, og beregning av deres levedyktighet. Levedyktigheten påvirkes av mange faktorer, både naturlige og menneskeskapt, og beregnes i forhold til demografiske parametere som bestandsstørrelse og bestandsvekst ved lave bestandsstørrelser. Beregninger av levedyktigheten til ville laksebestander i forhold til rømt oppdrettslaks gjelder ikke først og fremst en vurdering av bestandsstørrelser, men snarere en vurdering av bestandssammensetning, endring i genetisk baserte tilpasninger og tilpasningsevne. Dette er vurderinger som i liten grad har vært behandlet i bevaringsbiologisk litteratur, og da med laksefisk som modellorganisme (Ryman m. fl. 1995; Grant 1997).

6.3.1 Grense basert på andelen immigranter

En grense basert på andelen rømt oppdrettslaks i den ville gytebestanden er attraktiv av flere grunner. Andelen rømt oppdrettslaks kan beregnes med forholdsvis enkle metoder, den kan "oversettes" til endringer i bestandssammensetning ut fra modellene vist her (Hindar m. fl. 2006), og videre brukes til å anslå endringer i bestandsstørrelse basert på Chilcote's (2003) studier av anadrom regnbueørret. Det er også mulig å bruke andelen rømt oppdrettslaks til å gjøre beregninger av genstrømmen fra oppdrettslaks til villaks, en parameter som er viktig i populasjonsgenetiske vurderinger sammen med måling av den genetiske forskjellen mellom oppdrettslaks og villaks. Andelen rømt oppdrettslaks er også en parameter det er enkelt å forholde seg til – jo høyere prosentvis innslag, dess mer grunn til bekymring.

I modellene for genstrøm ovenfor, er sluttresultatet alltid det samme – at villaksbestanden etter kortere eller lengre tid blir lik oppdrettslaksen. Hastigheten på hvor lang tid det tar å nå dette resultatet, bestemmes av genstrømmen fra oppdrettslaks til villaks. Det kan derfor være uklokt å basere seg på at immigrasjonen kun skal begrenses i forhold til en prosentvis andel rømt oppdrettslaks i gytebestanden. Uansett må en slik grenseverdi være knyttet til tidsrom. Om vi tenker oss at vi vil unngå at forvillet oppdrettslaks utgjør noen særlig andel av bestanden etter 10 laksegenerasjoner, antyder **figur 13** at vi bør ned på et sted under 10 % årlig innslag av rømt oppdrettslaks i bestanden. Om vi vil vurdere endringer over enda lengre tidsrom (100 år er vanlig i bevaringsbiologisk litteratur; jfr. Allendorf & Ryman 2002) må denne andelen ytterligere ned.

En alternativ betraktingsmåte for en øvre grense for andelen rømt oppdrettslaks, kunne være å se på naturlige feilvandringssrater mellom laksebestander. Denne er vist å ligge nær 4 % (Stabell 1984) med betydelig variasjon mellom elver. Store elver med store laksebestander ser ut til å produsere en lavere andel feilvandrer enn små elver med færre laks, men feilvandrer fra de store bestandene kan likevel utgjøre en betydelig andel av gytebestanden i nærliggende, små bestander. Siden oppdrettslaks blir tilpasset et liv i fangenskap, og dessuten har et annet genetisk opphav enn lokale feilvandrer, bør anbefalinger om grenseverdier for oppdrettslaks i villaksbestander uansett ligge langt lavere enn andelen ville feilvandrer i bestanden.

6.3.2 Grense basert på antallet immigranter

Ryman (1991) har utviklet en annen modell, som beregner hvilket nivå for migrasjon som beholder en viss grad av genetisk variasjon mellom bestandene som utveksler migranter. Om vi tar et genetisk mål for forskjeller mellom bestander, Wright's fikseringsindeks (F_{ST} , som er andelen genetisk variasjon som skyldes forskjeller mellom bestander), kan denne relateres til antallet genetisk effektive migranter ($N_e m$) i en øy-modell ved

$$F_{ST} = 1/(4 N_e m + 1)$$

der N_e er den effektive populasjonsstørrelsen og m er migrasjonsraten. Likningen uttrykker en likevektstilstand der den homogeniserende effekten av migrasjon balanserer den differensierende effekten av genetisk drift. Ryman foreslo å bruke F_{ST} – beregnet på bakgrunn av gene-

tisk variasjon mellom bestander – som et uttrykk for hvor mange migranter som kunne tillates mellom dem.

Mellom vassdrag på samme kontinent ligger verdien av $N_e m$ vanligvis mellom 2 og 12 effektive migranter i samme generasjon (Ståhl 1987; Bourke m. fl. 1997), noe som indikerer små til moderate nivåer for genstrøm. Høyere nivåer er vanlig mellom lokaliteter innenfor samme vassdrag, for eksempel $N_e m > 20$ på en ~ 10 km skala i River Conne (Beacham & Dempson 1998). I de største vassdragene, som for eksempel Tana på grensen mellom Norge og Finland, er det beregnet at $N_e m \sim 4$ på en ~ 100 - 1000 km skala (Ståhl & Hindar 1988; Elo m. fl. 1994).

Ryman foreslo at disse verdiene for nivåer for genstrøm mellom ville laksebestander kunne gi en første retningslinje for hvor stor genstrøm som kunne tillates mellom oppdrettslaks og villaks. Beregningene er attraktive fordi det verken er nødvendig å kjenne den effektive populasjonsstørrelsen eller migrasjonsraten, kun deres produkt som kan utledes av måling av genetiske forskjeller mellom bestander. Om vi anvender beregningene på en genetisk studie av én oppdrettsstamme og villaks fra Tana og Numedalslågen (Mjølnerød m. fl. 1997), beregner vi en $N_e m$ på mellom 1,4 og 2 effektive migranter per generasjon. Tilsvarende lave grenseverdier antydes av beregninger av genetiske forskjeller mellom fem oppdrettsstammer og fire villaksstammer (Skaala m. fl. 2005).

6.3.3 Langsiktig vurderinger av grenseverdier

I Burrishoole-eksperimentet konkluderte McGinnity m. fl. (2003) med at bestanden ble mindre produktiv ved høyt innslag av oppdrettslaks, og at dette kunne sende den inn i en utdøingsspirale ved vedvarende innkrysning av oppdrettslaks. Tilsvarende fant Fleming m. fl. (2000) at Im-salaksen ble mindre produktiv ved høyt innslag av rømt oppdrettslaks. Det er mulig at data fra disse eksperimentene kan brukes til å beregne reduksjonen i vitale bestandsparametre ved ulike innslag av rømt oppdrettslaks, og at dette igjen kan brukes til å beregne endring i langsiktig levedyktighet med metoder fra bevaringsbiologisk litteratur (Allendorf & Ryman 2002).

På lang sikt må vi tro at flere forhold spiller en rolle for interaksjonene mellom rømt og villaks. På den ene siden vil ytterligere kunstig og naturlig seleksjon til et liv i oppdrett gjøre rømlingene dårligere tilpasset et liv i naturen. På den andre siden er de ville bestandene utsatt for skiftende miljøforhold, både naturlige og menneskeskapte, som gjør dem sårbare i kortere eller lengre perioder. Oppdrettslaksen, derimot, har et refugium i anleggene og vil kunne ha en stor påvirkningskraft som gruppe (dersom de rømmer) selv om de ikke er særlig konkurransedyktige som individer. Effekten av rømt oppdrettslaks kan bli særlig stor i år der de ville bestandene er presset av andre årsaker – for eksempel dårlig overlevelse i havet som følge av høyt påslag av lakselus. Disse vurderingene tilsier at den langsiktige tålegrensen for innslag av rømt oppdrettslaks i ville bestander er svært lav.

6.4 Betydningen av forvaltningstiltak

Basert på de ovennevnte vurderingene er det ytterst viktig å redusere antallet oppdrettslaks som rømmer. Dersom rømming skjer, er det viktig å gjøre tiltak som reduserer deres sannsynlighet for å nå gyteplassene i elvene, eller også å basere oppdrettet på steril laks (Hindar 1992). På lang sikt er det vanskelig å se noen framtid for levedyktige villaksebestander uten at det gjøres effektive tiltak for å hindre kontakt mellom oppdrettslaks og villaks.

Naturforvaltningen rår over to tiltak som med stor sannsynlighet har en effekt på levedyktigheten til villaks: verneområder for ville bestander av laksefisk (nasjonale laksefjorder) og regulering av fangsttrykket på vill og rømt laks. Stor geografisk avstand mellom konsentrasjoner av akvakulturanlegg og lakseelver er vist å redusere andelen rømt laks i elvene, og er et effektivt tiltak for å sikre viktige laksebestander (Fiske m. fl. 2006). Om verneområdene er store nok, er det sannsynlig at de beskytter mot effekten av havarier og ekstremt høye antall rømt opp-

drettslaks, mens det er mindre sannsynlig at de beskytter mot det jevne innsiget av rømt laks fra (mange) oppdrettsanlegg langt unna.

Regulering av fangsttrykket ved å fiske selektivt på rømt oppdrettslaks, vil være et effektivt tiltak for å redusere de genetiske effektene av rømt oppdrettslaks på villaks (Tufto & Hindar 2003). De simuleringene vi har vist i denne rapporten, viser at et rettet fiske har en betydelig verdi dersom det reduserer andelen rømt oppdrettslaks i bestanden. Det er viktig at dette fisket utføres slik at det ikke øker fisketrykket på vill laks eller andre verdifulle fiskeslag, men det bør være et betydelig potensial i å utføre et rettet fiske basert på atferdsforskjeller mellom rømt oppdrettslaks og villaks i "timing" og oppførsel under oppvandring i elvene.

Man kan også spørre seg om redusert fisketrykk alene kan være et middel for å beskytte villaksbestander. Dette betyr at gytebestanden vil øke uten at andelen rømt oppdrettslaks påvirkes. Her er det mer vanskelig å gi råd, siden noen resultater tyder på at høy tetthet av gytelaks har en beskyttende effekt (via redusert gytesuksess hos rømt laks), mens andre resultater antyder en økende effekt av forvillet oppdrettslaks ved høy tetthet (via fortrenging av villaksavkom med liten kroppsstørrelse). Inntil det foreligger flere eksperimentelle resultater eller også flere resultater av modelleringer som tar hensyn til tetthet, vil den klareste anbefalingen være å fiske selektivt på rømt oppdrettslaks.

7 Litteratur

- Allendorf, F. W. & Ryman, N. 2002. The role of genetics in population viability analysis. I: Beisinger, S. R. & McCullough, D. R. (red.) *Population Viability Analysis*, s. 50-85. University of Chicago Press, Chicago.
- Beacham, T. D. & Dempson, J. B. 1998. Population structure of Atlantic salmon from the Conne River, Newfoundland as determined from microsatellite DNA. *J. Fish Biol.*, 52: 665-676.
- Billingsley, L. W. (red.) 1981. Proceedings of the stock concept international symposium. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1457-1921.
- Bourke, E. A., J. Coughlan, H. Jansson, P. Galvin & T. F. Cross. 1997. Allozyme variation in populations of Atlantic salmon located throughout Europe: diversity that could be compromised by introductions of reared fish. *ICES J. Mar. Sci.*, 54: 974-985.
- 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*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 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. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 358-363.
- Clifford, S.L., McGinnity, P. & Ferguson, A. 1998b. Genetic changes in an Atlantic salmon population resulting from escaped juvenile farm salmon. *J. Fish Biol.*, 52: 118-127.
- Coughlan, J., P. McGinnity, B. O'Farrell, E. Dillane, O. Diserud, E. de Eyto, K. Farrell, K. Whelan, R. J. M. Stet & T. F. Cross. 2006. Temporal variation in an immune response gene (MHC I) in anadromous *Salmo trutta* in an Irish river before and during aquaculture activities. *ICES J. Mar. Sci.*, 63: 1248-1255.
- 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. *Fish. Manage. Ecol.*, 7: 437-446.
- Einum, S. & Fleming, I. A. 1997. Genetic divergence and interactions in the wild among native, farmed and hybrid Atlantic salmon. *J. Fish Biol.*, 50: 634-651.
- Einum, S. & Nislow, K. H. 2005. Local-scale density-dependent survival of mobile organisms in continuous habitats: an experimental test using Atlantic salmon. *Oecologia*, 143: 203-210.
- Elo, K., Vuorinen, J. A. & Niemelä, E. 1994. Genetic resources of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Teno and Näätämö rivers, northernmost Europe. *Hereditas*, 120: 19-28.
- Ferguson, A., Fleming, I., Hindar, K., Skaala, Ø., McGinnity, P., Cross, T. & Prodöhl, P. 2007. Farm escapes. / E. Verspoor, L. Stradmeyer & J. Nielsen (red.) *The Atlantic Salmon: Genetics, Conservation and Management*. Chapter 12. Blackwell, Oxford. (In press)
- Fiske, P., Lund, R. A. & Hansen, L. P. 2006. Relationships between the frequency of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L, in wild salmon populations and fish farming activity in Norway, 1989 – 2004. *ICES J. Mar. Sci.*, 63: 1182-1189.
- Fiske, P., Lund, R. A., Østborg, G. M. & Fløystad, L. 2001. Escapees of reared salmon in coastal and riverine fisheries in the period 1989-2000. *NINA Oppdragsmelding*, 704: 1-26. (In Norwegian, English summary)
- Fleming, I. A. & Einum, S. 1997. Experimental tests of genetic divergence of farmed from wild Atlantic salmon due to domestication. *ICES J. Mar. Sci.*, 54: 1051-1063.
- Fleming, I. A., Hindar, K., Mjølnerød, I. B., Jonsson, B., Balstad, T. & Lamberg, A. 2000. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B*, 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*). *J. Appl. Ecol.*, 33: 893-905.
- Fleming, I. A., Lamberg, A. & Jonsson, B. 1997. Effects of early experience on reproductive performance of Atlantic salmon. *Behav. Ecol.*, 8: 470-480.
- Ford, J. & Myers, R. 2006. (Abstract) Estimating impacts of salmon farming on salmonid survival in the wild: a meta-analytic approach using population dynamics data, s. 31-32 / L. P. Hansen & M. Windsor (red.). *Interactions between Aquaculture and Wild Stocks of Atlantic Salmon and other Diadromous Fish Species: Science and Management, Challenges and Solutions. Conveners' Report*. NINA Special Report 34.

- 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. *Ecol. Letters*, 6: 541-549.
- Gausen, D. & Moen, V. 1991. Large-scale escapes of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) into Norwegian rivers threaten natural populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 426-428.
- Gjedrem, T., Gjøen, H. M. & Gjerde, B. 1991. Genetic origin of Norwegian farmed salmon. *Aquaculture*, 98: 41-50.
- Gjøen, H. M. & Bentsen, H. B. 1997. Past, present, and future of genetic improvement in salmon aquaculture. *ICES J. Mar. Sci.*, 54: 1009-1014.
- 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.
- Hansen, L. P. 2006. Migration and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) released from two Norwegian fish farms. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1211-1217.
- Hansen, L. P., K. B. Døving & B. Jonsson. 1987. Migration of farmed adult Atlantic salmon with and without olfactory sense, released on the Norwegian coast. *J. Fish Biol.*, 30: 713-721.
- Hansen, L. P., Fiske, P., Holm, M., Jensen, A. J. & Sægvog, H. 2006. Bestandsstatus for laks i Norge. Rapport fra arbeidsgruppe. *Utredning for DN 2006-3*: 48 s.
- Hansen, L. P., Håstein, T., Nævdal, G., Saunders, R. L. & Thorpe, J. E. (red.) 1991. Interactions between cultured and wild Atlantic salmon. *Aquaculture*, 98: 1-324.
- Hansen, L. P., Jacobsen, J. A. & Lund, R. A. 1999. The incidence of escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Faroese fishery and estimates of catches of wild salmon. *ICES J. Mar. Sci.*, 56: 200-206.
- Hedrick, P. W. 1983 *Genetics of Populations*. Science Books International, Boston.
- Heuch, P. A., Bjørn, P. A., Finstad, B., Holst, J. C., Asplin, L. & Nilsen, F. 2005. A review of the Norwegian 'National Action Plan Against Salmon Lice on Salmonids': The effect on wild salmonids. *Aquaculture*, 246: 79-92.
- Heuch, P. A. & Mo, T. A. 2001. A model of salmon louse production in Norway: effects of increasing salmon production and public management measures. *Dis. Aquat. Org.*, 45: 145-152.
- Hindar, K., & Balstad, T. 1994. Salmonid culture and interspecific hybridization. *Conserv. Biol.*, 8: 881-882.
- 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. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 945-957.
- Hutchings, J. A. 1991. The threat of extinction to native populations experiencing spawning intrusions by cultured Atlantic salmon. *Aquaculture*, 98: 119-132.
- Hutchings, J. A. & Jones, E. B. 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55 (Suppl. 1): 22-47.
- Hutchinson, P. (red.) 1997. Interactions between salmon culture and wild stocks of Atlantic salmon: The scientific and management issues. *ICES J. Mar. Sci.*, 54: 963-1225.
- Johnsen, B. O. & Jensen, A. J. 1994. The spread of furunculosis in salmonids in Norwegian rivers. *J. Fish Biol.*, 45: 47-55.
- 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*. *J. Anim. Ecol.*, 67: 751-762.
- King, T. L., Kalinowski, S. T., Schill, W. B., Spidle, A. P. & Lubinski, B. A. 2001. Population structure of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): a range-wide perspective from microsatellite DNA variation. *Molec. Ecol.*, 10: 807-821.
- Lande, R. & Shannon, S. 1996. The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. *Evolution*, 50: 434-437.
- Lund, R. A. 1998. Rømt oppdrettslaks i sjø- og elvefisket i årene 1989-1997. *NINA Oppdragsmelding* 556: 1-25.
- 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.

- Lura, H. & Økland, F. 1994. Content of synthetic astaxanthin in escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., ascending Norwegian rivers. *Fish. Manage. Ecol.*, 1: 205-216.
- McGinnity, P. 1997. The biological significance of genetic variation in Atlantic salmon. PhD thesis, The Queen's University of Belfast.
- McGinnity, P. 2006. (Abstract) Measuring the impact on the natural production of Atlantic salmon (*Salmo salar*, L.) of native origin hatchery fish spawning in the wild, s. 43 / L. P. Hansen & M. Windsor (red.). *Interactions between Aquaculture and Wild Stocks of Atlantic Salmon and other Diadromous Fish Species: Science and Management, Challenges and Solutions. Conveners' Report*. NINA Special Report 34.
- McGinnity, P., C. Stone, J.B. Taggart, D. Cooke, D. Cotter, R. Hynes, C. McCamley, T. Cross & A. Ferguson. 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 J. Marine Sci.*, 54: 998-1008.
- McGinnity, P., Prodöhl, P., Ferguson, A., Hynes, R., Ó Maoiléidigh, N., Baker, N., Cotter, D., O'Hea, B., Cooke, D., Rogan, G., Taggart, J. & Cross, T. 2003. Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon *Salmo salar* as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B*, 270: 2443-2450
- Metcalfe, N. B. & Thorpe, J. E. 1990. Determinants of geographical variation in the age of seaward-migrating salmon, *Salmo salar*. *J. Anim. Ecol.*, 59: 135-145.
- Mjølnærød, I. B., U. H. Refseth, E. Karlsen, T. Balstad, K. S. Jakobsen & K. Hindar. 1997. Genetic differences between two wild and one farmed population of Atlantic salmon (*Salmo salar*) revealed by three classes of genetic markers. *Hereditas*, 127: 239-248.
- Mork, J., H. B. Bentsen, K. Hindar & Ø. Skaala. 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.
- NOU, 1999. *Til laks åt alle kan ingen gjera?* Norges offentlige utredninger 1999:9, Statens forvaltningstjeneste, Oslo.
- Rengmark, A. H., A. Slettan, Ø. Skaala, Ø. Lie & F. Lingaas. 2006. Genetic variability in wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) strains estimated by SNP and microsatellites. *Aquaculture*, 253: 229-237.
- Roberge, C., Einum, S., Guderley, H. & Bernatchez, L. 2006. Rapid parallel evolutionary changes of gene transcription profiles in farmed Atlantic salmon. *Molec. Ecol.*, 15: 9-20.
- 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. *J. Fish Biol.*, 39 (Suppl. A): 211-224.
- Ryman, N. 1997. Minimizing adverse effects of fish culture: understanding the genetics of populations with overlapping generations. *ICES J. Mar. Sci.*, 54: 1149-1159.
- Ryman, N., Utter, F. & Hindar, K. 1995. Introgression, supportive breeding, and genetic conservation, s. 341-365. / 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., Hindar, K., Kålås, S. & Lura, H. 1997. Escaped farmed Atlantic salmon replaces the original salmon stock in the River Vosso. *ICES J. Mar. Sci.*, 54: 1166-1172.
- Sægvog, H. & K. Urdal. 2006. Rømt oppdrettslaks i sjø og elv; mengd og opphav. *Rådgivende Biologer Rapport 947*: 21 s.
- Schaffer, W. M., & Elson, P. F. 1975. The adaptive significance of variations in life history among local populations of Atlantic salmon in North America. *Ecology*, 56: 577-590.
- Skaala, Ø. & K. Hindar. 1998. Genetic changes in the River Vosso salmon stock following a collapse in the spawning population and invasion of farmed salmon, s. 29 og s. 63-65. / A. F. Youngson, L. P. Hansen & M. L. Windsor (red.). *Interactions between Salmon Culture and Wild Stocks of Atlantic Salmon: The Scientific and Management Issues*. Report by the conveners of an ICES/NASCO Symposium at Bath, U. K., 18-22 April 1997. Norwegian Institute for Nature Research, Trondheim.
- Skaala, Ø., A. A. Makhrov, T. Karlsen, K. E. Jørstad, Yu. P. Altukhov, D.V. Politov, K. V. Kuzishin & G. G. Novikov. 1998. Genetic comparison of salmon (*Salmo salar* L.) from the White Sea and northwestern Atlantic Ocean. *J. Fish Biol.*, 53: 569-580.

- 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, J.B. & Gunnes, K. 2005. Genetic differences between five major domesticated strains of Atlantic salmon and wild salmon. *J. Fish Biol.*, (Supplement A) 67: 118-128.
- Skaala, Ø., V. Wennevik & K. Glover. 2006. Evidence of temporal genetic change in wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., populations affected by farmed escapes. *ICES J. Mar. Sci.*, 63: 1224-1233.
- Skilbrei, O. T. & V. Wennevik. 2006. The use of catch statistics to monitor the abundance of escaped farmed Atlantic salmon and rainbow trout in the sea. *ICES J. Mar. Sci.*, 63: 1190-1200.
- Stabell, O. B. 1984. Homing and olfaction in salmonids: a critical review with special reference to the Atlantic salmon. *Biol. Rev.*, 59: 333-388.
- Ståhl, G. & K. Hindar. 1988. Genetisk struktur hos norsk laks: status og perspektiver. *Rapp. 1-1988, Fiskeforskningen, Direktoratet for naturforvaltning, Trondheim*, 57 s.
- Ståhl, G. 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon, s. 121-140 i N. Ryman & F. Utter (red.). *Population Genetics and Fishery Management*. University of Washington Press, Seattle, WA.
- Taylor, E. B. 1991. A review of local adaptation in Salmonidae, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture*, 98: 185-207.
- Tufto, J. 2001. Effects of releasing maladapted individuals: A demographic-evolutionary model. *Amer. Natur.*, 158: 331-340.
- Tufto, J., & Hindar, K. 2003. Effective size in management and conservation of subdivided populations. *J. Theoret. Biol.*, 222: 273-281.
- Waples, R. S. 1991. Genetic interactions between hatchery and wild salmonids: lessons from the Pacific Northwest. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48 (Suppl. 1): 124-133.
- 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. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62: 1153-1160.
- Youngson, A. F., Webb, J. H., Thompson, C. E. & Knox, D. 1993. Spawning of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*): hybridisation of females with brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 1986-1990.

8 Appendiks

Appendiks 1. Metodikk og datagrunnlag for modellering av effekten av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander

Metodikk

The model is run for 10 salmon generations or more, using the following algorithm:

1. P_i : Spawning population for year i in proportions for each category, i.e. $P_i = [W_i, H_i, WildF_i, FE_i, FL_i]$ so that $W_i + H_i + WildF_i + FE_i + FL_i = 1$. Population before first escape: $P_0 = [1, 0, 0, 0, 0]$.
2. Add escaped farm fish, so that it makes out $p_f = 0.20$ of the spawning population. If this figure varies between years, let $p_f = [p_{f1}, p_{f2}, \dots, p_{fn}]$ for n years. The ratio early/late escapes can be varied, but with equal proportions, $P_f = [0.8, 0, 0, 0.1, 0.1]$.
3. Since we assume the same sex ratio (does not have to be 50/50) for all categories, this population vector applies for both sexes.
4. For the females, we can now pool all the eggs. If we assume equal number of eggs from spawners of all categories (see above), we can use the same vector for the relative proportions of eggs, but have to include the spawning success (i.e. relative number of live eyed eggs) $FSS = [1, 1, 1, 1, 0.31]$. The female egg pool is then $FP_i = P_i \times FSS \times \text{Normalizing Constant (NC=1/\sum(P_i \times FSS))}$. The unsuccessful eggs are discarded.
5. For the males we have to include the mature parr $p_p = 0.24$, i.e. 24% of all eggs fertilized by parr. First year all are WW parr, later the proportions of WW, FW/WF (=H) and WildF are taken from calculations of early survival. The male population ready to fertilize the eggs is then: $MP_i = [P_i \times (1 - p_p), p_p \times WW_{parr}, p_p \times (WF + FW)_{parr}, p_p \times WildF_{parr}]$
6. Each category of FP_i is then fertilized according to the proportions from MP_i . The fertilized eggs are then distributed according to the male spawning success rates (i.e. assume that each egg is just fertilized by one sperm). $MSS = [1, 1, 1, 0.51, 0.13, \text{Success for WW parr}, \text{Success for H parr}, \text{success for WildF parr}]$. The resulting matrix for the surviving eyed eggs is then normalized.
7. 2nd generation (and later-generation) hybrids and backcrosses are included as follows: all hybrids are assumed to perform like the H category (and are thus put back into that category); half of the backcrosses to wild fish are assumed to perform like WW, the rest like H; and, half of the backcrosses to farm fish are assumed to perform like WildF, the rest like H.
8. First summer survival (from eyed eggs to first autumn) is included for the different categories of fish from Table 2. At this point in time, the number of mature parr in the different categories is calculated and "sent back" to point 5.
9. Late parr survival (from first autumn to smolt) is included from Table 2. Different smolt ages are "included" in the survival rates.
10. Marine survival (smolt to adult) is included from Table 2. Different ages at sexual maturity is considered (for females) by including a fecundity vector that differs between sea ages (i.e. a 2SW female has 2.3 times as many eggs as a 1SW female; McGinnity *m. fl.*, 2003).
11. Return to 1. with new P_i for the next generation.

Data på gytesuksess

Gytesuksess til oppdrettslaks og havbeitelaks (eller oppdrettslaks rømt som smolt) i forhold til vill laks. A. Relativ suksess hos anadrome gytefisk (gjennomsnitt med variasjonsbredde i parentes) er beregnet som antallet levende øyerogn i forhold til verdien 1 for villaks. B. Proporsjonal suksess hos kjønnsmodne parrhanner er vist som prosentvis andel egg befruktet i konkurranse med anadrome hanner, antatt like andeler av parrhanner i de tre gruppene. (Begge tabeller etter Hindar m. fl. 2006)

A. Anadromous individuals

<i>Fisketype</i>	<i>Relativ suksess</i>	<i>Referanse</i>
Havbeitehann*	0,51 (0,29-0,71)	Fleming m. fl. (1997)
Havbeitehunn*	0,91 (0,82-1,00)	Lura (1995); Fleming m. fl. (1997)
Oppdrettshann	0,13 (0,01-0,24)	Fleming m. fl. (1996; 2000)
Oppdrettshunn	0,44 (0,20-0,82)	Lura (1995); Fleming m. fl. (1996; 2000)

*utsatt eller rømt som smolt

B. Kjønnsmodne parrhanner

<i>Fisketype</i>	<i>Proporsjonal suksess</i>	<i>Referanse</i>
Vill X Vill	4,5 (3,0-6,0)	Garant m. fl. (2003); Weir m. fl. (2005)
Vill X oppdrett	10,5 (8,0-13,0)	Garant m. fl. (2003); Weir m. fl. (2005)
Oppdrett X oppdrett	8,5 (4,0-13,0)	Garant m. fl. (2003); Weir m. fl. (2005)

Data på overlevelse

Overlevelse til ulike krysninger mellom villaks og oppdrettslaks i naturlige miljøer, relativt til en overlevelse for vill X vill på 1. Data på gjennomsnittlig overlevelse (med variasjonsbredde i parentes) fra eksperimenter i Imsa og Burrishoole. For tilbakekrysning til vill, tilbakekrysning til oppdrett, samt andregenerasjonshybrider, er det vist to ulike verdier for overlevelse som refererer til ulike antakelser om skjebnen til parr som fortrenses fra observasjonsdelen av elva (jfr. McGinnity m. fl. 2003). Den første verdien antar at fortrenste laksunger har samme overlevelse som de som ble igjen observasjonsområdet (dvs. "parrtetthet under elvas bærekapasitet"). Den andre verdien antar at fortrenste laksunger ikke overlever ("parrtetthet på eller over elvas bærekapasitet"). IA = ikke analysert. (Tabell etter Hindar m. fl. 2006)

<i>Fisketype</i>	<i>Øyeroign til 0+ om høsten</i>	<i>0+ om høsten til smolt</i>	<i>Smolt til voksen</i>	<i>Referanse</i>
Vill X vill	1	1	1	
Oppdrett X vill; Vill X oppdrett	0,67 (0,63-0,71)	0,92 (0,54-1,13)	0,85 (0,43-1,21)	McGinnity (1997); McGinnity m. fl. (2003); Fleming <i>m. fl.</i> (2000)
Oppdrett X oppdrett	0,88 (0,49-1,43)	1,06 (0,61-1,53)	0,33 (0,03-0,83)	McGinnity (1997); McGinnity m. fl. (2003); Fleming <i>m. fl.</i> (2000)
Tilbakekrysn til vill	0,81; 0,80	1,10; 1,43	1,03	McGinnity (1997); McGinnity m. fl. (2003)
Tilbakekrysn til oppdrett	0,71; 0,77	1,12; 2,07	0,32	McGinnity (1997); McGinnity m. fl. (2003)
2.generasjonshybrid	0,75; 0,81	1,30; 2,30	IA	McGinnity (1997); McGinnity m. fl. (2003)

Data på livshistorie

Livshistorie til ulike krysninger mellom oppdrettslaks og villaks i eksperimentene i Imsa og Burrishoole. # = andel kjønnsmodne laksunger blant hanner i aldersgruppe 0+ (dvs. i første leveår), § = andel kjønnsmodne individer blant nedvandrende laksunger i aldersgruppe 1+, *n = 1, IA = ikke analysert. (Tabell etter Hindar m. fl. 2006)

<i>Fisketype</i>	<i>Andel kjønnsmodne parr</i>	<i>Smoltalder (år)</i>	<i>Sjøalder (år)</i>	<i>Elv</i>	<i>Referanse</i>
Vill X vill	0,18 [#]	1,68	1,22	Imsa	Fleming m. fl. (2000)
Oppdrett X vill; vill X oppdrett	0,13 [#]	1,34	1,38	Imsa	Fleming m. fl. (2000)
Oppdrett X oppdrett	0,14 [#]	1,07	1*	Imsa	Fleming m. fl. (2000)
Vill X vill	0,18-0,51 [§]	2	1,02-1,05	Burrishoole	McGinnity (1997); McGinnity m. fl. (2003)
Oppdrett X vill; vill X oppdrett	0,14-0,32 [§]	2	1,63-1,67	Burrishoole	McGinnity (1997); McGinnity m. fl. (2003)
Oppdrett X oppdrett	0,04-0,12 [§]	2	1,86-2,00	Burrishoole	McGinnity (1997); McGinnity m. fl. (2003)
Tilbakekrysn til vill	0,14 [§]	2	1,05	Burrishoole	McGinnity m. fl. (2003)
Tilbakekrysn til oppdrett	0,05 [§]	2	1,24	Burrishoole	McGinnity (1997); McGinnity m. fl. (2003)
2.generasjonshybrid	0,15 [§]	2	IA	Burrishoole	McGinnity (1997); McGinnity m. fl. (2003)

NINA Rapport 244

ISSN:1504-3312

ISBN: 978-82-426-1804-7



Norsk institutt for naturforskning

NINA hovedkontor

Postadresse: 7485 Trondheim

Besøks/leveringsadresse: Tungasletta 2, 7047 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00

Telefaks: 73 80 14 01

Organisasjonsnummer: NO 950 037 687 MVA

www.nina.no