

1438

NINA Rapport

Villaksyngel i konkurranse med avkom fra rømt oppdrettslaks

Vekst og overlevelse ved ulik næringstilgang

Grethe Robertsen, Tonje Aronsen, Line Elisabeth Sundt-Hansen, Donald Reid, Sten Karlsson, Eli Kvingedal, Ola Ugedal og Kjetil Hindar



NINAs publikasjoner

NINA Rapport

Dette er en 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.

Villaksyngel i konkurranse med avkom fra rømt oppdrettslaks

Vekst og overlevelse ved ulik næringstilgang

Grethe Robertsen
Tonje Aronsen
Line Elisabeth Sundt-Hansen
Donald Reid
Sten Karlsson
Eli Kvingedal
Ola Ugedal
Kjetil Hindar

Robertson, G., Aronsen, T., Sundt-Hansen, L.E., Reid, D., Karlsson, S., Kvingedal, E., Ugedal O., & Hindar, K. (2017). Villaksyngel i konkurranse med avkom fra rømt oppdrettslaks. Vekst og overlevelse ved ulike næringsstilgang. NINA Rapport 1438. Norsk institutt for naturforskning.

Trondheim, desember 2017

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-3168-8

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

REDAKSJON

Norunn Sæther Myklebust

KVALITETSSIKRET AV

Ingrid Solberg

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningsjef Tor F. Næsje (sign.)

OPPDRAKSGIVER(E)/BIDRAGSYTER(E)

Miljødirektoratet, Norges forskningsråd

OPPDRAKSGIVERS REFERANSE

Miljødirektoratet referanse 2014/527, og Norges forskningsråd ved QuantEscape (prosjektnummer 216105) og NINAs strategiske instituttsatsing (SIS) "Interaksjoner mellom havbruk og vill laksefisk".

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER/BIDRAGSYTER

Heidi Hansen (Miljødirektoratet), Kjell Emil Naas, Elin Vikane og Jonas Enge (Norges forskningsråd).

FORSIDEBILDE

Line Elisabeth Sundt-Hansen

NØKKEWORD

- Konkurranse
- Laks
- Norge
- Oppdrettslaks
- Overlevelse
- Vekst
- *Salmo salar*
- Villaks

KONTAKTOPPLYSNINGER

NINA hovedkontor

Postboks 5685 Torgarden
7485 Trondheim
Telefon: 73 80 14 00

NINA Oslo

Gaustadalléen 21
0349 Oslo
Telefon: 73 80 14 00

NINA Tromsø

Framsenteret
9296 Tromsø
Telefon: 77 75 04 00

NINA Lillehammer

Fakkeldgården
2624 Lillehammer
Telefon: 73 80 14 00

www.nina.no

Sammendrag

Robertsen, G., Aronsen, T., Sundt-Hansen, L.E., Reid, D., Karlsson, S., Kvingedal, E., Ugedal O., & Hindar, K. (2017). Villaksyngel i konkurranse med avkom fra rømt oppdrettslaks. Vekst og overlevelse ved ulik næringstilgang. NINA Rapport 1438. Norsk institutt for naturforskning.

Rømt oppdrettslaks gyter med villaks i naturen, noe som medfører innkrysning av oppdrettslaks i villaksbestander. Graden av genetisk innkrysning varierer imidlertid mye mellom villaksbestander, selv om en kontrollerer for at innslaget av rømt oppdrettslaks er forskjellig i elvene. I litteraturen er det også påvist ulikheter med hensyn på hvor godt oppdrettslaks gjør det under naturlige forhold, og på hvordan deres tilstedeværelse påvirker villaks. Dette indikerer at miljøforhold som varierer mellom elver og studier har innvirkning på hvor godt oppdrettslaksen gjør det. Det vil si at under noen miljøforhold vil oppdrettslaks kunne ha bedre overlevelse enn under andre. Dermed vil graden av genetisk innkrysning i en laksebestand kunne avhenge av disse miljøforholdene. Videre kan man forvente at oppdrettslaks vil kunne fungere som en sterkere konkurrent overfor villaks under enkelte miljøbetingelser.

Næringstilgang er en miljøfaktor som varierer vesentlig både mellom og innad i elver. Denne miljøfaktoren framstår som potensielt viktig når det gjelder oppdrettslaksens påvirkning på vill-laksbestander. Oppdrettslaks har vært utsatt for kunstig seleksjon for rask vekst under stabilt høy næringstilgang i fangenskap siden 70-tallet, og har i dag et høyere vekstpotensial og kan være mer aggressive enn villaksen.

Vår hypotese er at avkom av oppdrettslaks både gjør det bedre enn, og i større grad utkonkurrerer villaksen under næringsrike forhold, mens de energetiske kostnadene forbundet med høy vekst og aggressiv adferd er en ulempe ved mindre tilgang til næring. I dette studiet tester vi dette under tilnærmet naturlige forhold ved å sammenlikne overlevelsen hos villaksyngel og hybrider ved høy og lav næringstilgang. Vi undersøker også om tilstedeværelse av hybrider påvirker overlevelsen til villaksyngelen, og om næringstilgangen har betydning for konkurransen mellom dem. Forsøket ble gjennomført i 40 kunstige renner i ukene umiddelbart etter at yngelen svømmer opp av grusen. Dette er en periode hvor dødeligheten er høy og forskjeller i individenes egenskaper kan ha stor betydning.

Vi fant ingen signifikante forskjeller i overlevelsen til vill lakseyngel og hybrider mellom oppdrettslaks og villaks, hverken ved høy eller lav næringstilgang. Villaksyngelen hadde lavere overlevelse når de var sammen med hybrider, men dette var ikke avhengig av næringstilgangen. Den reduserte overlevelsen hos villaks i konkurranse med hybrider var gjeldende uavhengig av om den ville yngelen konkurrerte med halvsøsken som hadde ville mødre og oppdrettsfedre, eller oppdrettsmødre og ville fedre. Dette tyder på at den observerte effekten i alle fall delvis var genetisk basert.

Resultater fra dette studiet indikerer at tilstedeværelse av lakseyngel med innslag av oppdrettsgener kan føre til lavere overlevelse av vill laksyngel i naturen. Vi finner imidlertid ikke støtte for at forskjeller i næringstilgang på yngelstadiet kan medvirke til forskjeller i genetisk innkrysning mellom ulike villaksbestander.

Grethe Robertsen, Tonje Aronsen, Line Elisabeth Sundt-Hansen, Sten Karlsson, Eli Kvingedal, Ola Ugedal, Kjetil Hindar, NINA, Postboks 5685 Torgarden, 7485 Trondheim.

E-post: Grethe.Robertsen@nina.no, Tonje.Aronsen@nina.no, Line.Sundt-Hansen@nina.no, Sten.Karlsson@nina.no, Eli.Kvingedal@nina.no, Ola.Ugedal@nina.no, Kjetil.Hindar@nina.no

Donald Reid, School of Life Sciences, College of Medical, Veterinary and Life Sciences, University of Glasgow, Glasgow, Scotland, UK, G12 8QQ.

E-post: Donald.Reid@glasgow.ac.uk

Innhold

Sammendrag	3
Innhold	4
Forord	5
1 Innledning	6
2 Materiale og metode	8
2.1 Fiskemateriale.....	8
2.2 Kunstige bekker.....	8
2.3 Genotyping og tilordning til foreldrepar.....	9
2.4 Statistiske analyser.....	10
3 Resultater	11
3.1 Overlevelse av villaks og hybrider i allopatri og sympatri.....	11
3.2 Effekter av konkurranse og næringstilgang på overlevelse.....	12
3.3 Vekst.....	14
4 Diskusjon	15
5 Referanser	17

Forord

Denne rapporten beskriver et forsøk som ble gjennomført i forbindelse med det forskningsråds-finansierte prosjektet “QuantEscape” og NINAs Strategiske instituttsatsning (SIS) “Interaksjoner mellom havbruk og vill laksefisk”. Miljødirektoratet bidro med økonomisk støtte til å genotype all fisk som inngikk i forsøket.

Her rapporterer vi resultater fra et forsøk som ble gjennomført i 40 kunstige og naturlige bekker på NINA Forskningsstasjon Ims. Vi testet om yngel som er hybrider mellom oppdrettslaks og villaks gjør det like godt som deres ville halvsøsken, og om deres tilstedeværelse har betydning for hvor godt deres ville halvsøsken gjør det. Vi undersøkte også om næringstilgangen i elva kan være avgjørende for hvor godt hybrider gjør det, og for hvordan de påvirker vill yngel.

Vi vil takke Norges forskningsråd og Miljødirektoratet for finansiering, og staben ved NINA Forskningsstasjon Ims for verdifulle råd og hjelp til å gjennomføre forsøket. Sigurd Einum ved NTNU og Ian A. Fleming ved Memorial University i Canada har vært uvurderlige diskusjonspartnere i alle faser av prosjektet. Vi vil også takke Martina Galciotto for hennes hjelp til den praktiske gjennomføringen av forsøket, Nina Santi for nyttige kommentarer på et utkast av rapporten og AquaGen AS for at de bidro med rognen og melken som ble brukt til å lage fisken som inngikk i studiet.

Trondheim, desember 2017

Grethe Robertsen
Postdoc/forsker

Kjetil Hindar
Forskningsjef

1 Innledning

Norske villaksbestander har de siste tiårene blitt betraktelig svekket, og rømt oppdrettslaks har blitt pekt ut som en av de største truslene (Anon. 2016). Grunnen til dette er at rømt oppdrettslaks som vandrer opp i elvene for å gyte kan påvirke ville laksebestander på flere måter. Først har vi den genetiske påvirkningen som er et resultat av genetisk innkrysning av oppdrettslaks i ville bestander (Skaala mfl. 2006; Diserud mfl. 2017; Glover mfl. 2017). I tillegg kan tilstedeværelsen av oppdrettslaks i elva i seg selv representere en kostnad for villaksen ved at de kan fungere som sterke konkurrenter i kampen om begrensede ressurser.

Den genetiske påvirkningen er problematisk siden villaksen over århundrer har utviklet lokale tilpasninger (Garcia de Leaniz mfl. 2007; O'Toole mfl. 2015), og genetisk innkrysning av oppdrettslaks kan føre til en forvitring av disse tilpasningene, og medføre endringer i viktige egenskaper hos villaksen (Bolstad mfl. 2017). I forsøk som har blitt gjennomført i naturlige elver har det også blitt vist at oppdrettslaks og deres etterkommere, kan ha lavere fitness enn villaksen (Fleming mfl. 2000; McGinnity mfl. 2003; Skaala mfl. 2012). Det er derfor mulig at genetisk innkrysning av oppdrettslaks medfører en midlertidig eller permanent nedgang i fitness hos påvirkede ville bestander.

Ifølge resultater fra tidligere gjennomførte studier, kan tilstedeværelsen av avkom av oppdrettslaks medføre økt dødelighet hos vill yngel og nedgang i produksjonen av vill laksesmolt i vassdrag (Fleming mfl. 2000; McGinnity mfl. 2003; Sundt-Hansen mfl. 2015). En mulig forklaring på dette er at avkom av oppdrettslaks har egenskaper som gjør at de kan utkonkurrere eller fortrengte avkom av villaks (Fleming mfl. 2000). Blant annet har det blitt vist at oppdrettslaks er mer aggressive, mer dominante og mindre sky enn villaks (Einum og Fleming, 1997; Mork, Bjerkeng og Rye, 1999; Houde, Fraser og Hutchings, 2010). Slike karaktertrekk kan medføre en fordel i konkurransen om territorier (Einum, Robertsen og Fleming, 2008), noe som igjen kan resultere i at avkom av oppdrettslaks oppnår høyere overlevelse på bekostning av den til villaks i den kritiske tidlige livsfasen. Den fortsatt pågående oppvandringen av rømt oppdrettslaks i mange vassdrag representerer dermed en risiko for ytterligere reduksjon i, og tap av, ville bestander (Anon. 2016; Forseth mfl. 2017; Glover mfl. 2017).

Det er imidlertid ikke gitt at yngel med genpåvirkning fra oppdrettslaks alltid vil gjøre det dårligere enn villaks under naturlige forhold. For eksempel vokser oppdrettslaks ofte bedre enn villaks i naturen (McGinnity mfl. 1997; Skaala mfl. 2012). Men dette er ikke alltid tilfelle da det også har blitt rapportert lik vekst hos oppdrettslaks og villaks under nær naturlige forhold (eks. Solberg mfl. 2013). Og selv om avkom av oppdrettslaks kan være i stand til å utkonkurrere vill yngel (McGinnity mfl. 1997; Fleming mfl. 2000; Sundt-Hansen mfl. 2015), så er ikke dette alltid tilfelle heller. For eksempel dominerte villaksparr over oppdrettslaks i en studie av Fleming og Einum (1997). Denne variasjonen kan tyde på at miljøfaktorer kan være avgjørende for hvilken effekt genetisk innkrysning har for laksens fitness i naturen, og for hvilke konsekvenser tilstedeværelse av oppdrettslaksavkom har for overlevelsen til villaksunger. Dermed kan konsekvensene av genetisk så vel som økologisk påvirkning av rømt oppdrettslaks på levedyktigheten til ville bestander variere mellom elver avhengig av miljøforhold.

Næringstilgang er en miljøfaktor som peker seg ut som potensielt spesielt viktig, både for hvor godt avkom av oppdrettslaks gjør det i naturen og for utfallet av konkurransen mellom avkom av oppdrettslaks og villaks. Bakgrunnen for at vi forventer dette er at oppdrettslaks siden 70-tallet har vært utsatt for seleksjon for rask vekst under næringsrike forhold i anlegg, og dermed bortfall av naturlig seleksjon i elva. I tillegg avviker oppdrettslaks fra villaks med hensyn til en rekke atferdstrekk (som aggressivitet og sosial dominans: Einum og Fleming, 1997; Mork, Bjerkeng og Rye, 1999; Houde mfl. 2010). Vi fremsetter derfor en hypotese om at avkom av oppdrettslaks både vil gjøre det bedre og vil kunne utkonkurrere villaks i næringsrike elver grunnet høyt vekstpotensiale og høy konkurransevne, mens de energetiske kostnadene forbundet med disse trekkene kan være en ulempe i elver med mindre tilgang på næring (Millidine mfl. 2009; Sundt-Hansen mfl. 2012).

Vi gjennomførte et eksperiment under nær naturlige forhold for å undersøke biologiske konsekvenser av vellykket gyting av oppdrettslaks i naturen. Siden omfanget av genflyt fra oppdrettslaks til ville bestander, så vel som de økologiske konsekvensene av slik innkrysning i stor grad avhenger av hvor godt oppdrettsavkommet gjør det i naturen, sammenlignet vi overlevelsen og veksten til hybrider mellom oppdrettslaks og villaks med den til avkom av ren villaks. Vi fokuserte på den tidligste livsfasen, umiddelbart etter at yngelen har brukt opp plommesekken sin og svømmer opp fra grusen for å etablere territorier. Det er mulig at villfisken er spesielt sårbar overfor tilstedeværelse av yngel med innkrysning av oppdrettslaks i denne perioden siden den er karakterisert av sterk konkurranse og høy dødelighet (Einum, Nislow & Sundt-Hansen, 2006).

For å holde kontroll på genetiske og maternale effekter brukte vi et oppsett hvor hybridene enten hadde samme ville mor eller ville far som de rene ville familiene. Vi testet også om tilstedeværelse av hybrider har en tilsvarende negativ effekt på overlevelse av vill yngel som den Sundt-Hansen mfl. (2015) fant for tilstedeværelse av ren oppdrettsyngel. Oppsettet vårt har større økologisk relevans enn Sundt-Hansen mfl. (2015) siden det er mer sannsynlig at en rømt oppdrettslaks i naturen møter og gyter med en villaks enn at den gjør det med en annen rømt oppdrettslaks (Fleming mfl. 1996, 2000; Weir mfl. 2004, 2005). Siden næringstilgang er en faktor som er veldig forskjellig under oppdrettsforhold og i naturen, undersøkte vi også hvordan den påvirker veksten og overlevelsen til avkom av oppdrettslaks og villaks, samt om næringstilgangen er avgjørende for hvorvidt tilstedeværelse av oppdrettsavkom har en effekt på overlevelsen og veksten til villaks.

2 Materiale og metode

2.1 Fiskemateriale

I 2013 ble gameter samlet inn fra 22 voksne laks (11 fra hvert kjønn) som ble fanget i en fiskefelle på vei opp til gytegrunnene i Imsa, og fra 22 oppdrettslaks (11 fra hvert kjønn) som ble strøket på AquaGens avdeling på Tingvold. AquaGens bestand ble i 1971-1974 grunnlagt basert på laks fra 41 ville, norske laksebestander, og har siden vært utsatt for domestisering og utvelgelse av trekk som er fordelaktige for oppdrettsindustrien i 11 generasjoner.

Tabell 1. Antall voksne laks av hvert kjønn som ble brukt til å lage krysningene som inngikk i forsøket, sammen med gjennomsnittlig masse og lengde. Den gjennomsnittlige eggvekten til hunnene er også gitt. Standardavvik er gitt i parentes.

Bestand	Kjønn	n	Masse (kg)	Lengde (cm)	Eggvekt (g)
Imsa	Hunn	11	3,0 (1,1)	63,0 (21,6)	0,102 (0,015)
	Hann	11	1,8 (0,6)	63,5 (6,4)	
AquaGen	Hunn	11	12,1 (1,2)	103,5 (2,8)	0,152 (0,015)
	Hann	11	8,6 (0,7)	94,2 (4,0)	

Etter stryking ble alle gameter oppbevart på is i plastbeholdere som var tilsatt ekstra oksygen for transport og lagring fram til krysningene ble gjennomført på NINA Forskningsstasjon Ims. Alle krysningene ble gjort i løpet av to dager. Egg fra samtlige ville og oppdrettede hunner ble befruktet med sperm fra en vill hann og en oppdrettshann, slik at hver ville familie var halvøsken med to hybridfamilier hvorav en med oppdrettsmor og en med oppdrettsfar. Dette ga til sammen 33 helsøskenfamilier. De tre forskjellige typene krysning (vill x vill, ww; vill hunn x oppdrettshann, wf; oppdrettshunn x vill hann, fw) blir heretter omtalt som «typer». Alle krysningene ble inkubert på Ims. På grunn av lav befruktningssuksess eller høy dødelighet på egg eller plommesekkkyngelstadiet var ikke alle de opprinnelige familiene representert i eksperimentet.

2.2 Kunstige bekker

Forsøket ble gjennomført 5. mai – 10. juni 2014 i 40 kunstige bekker som var 4,5 m lange, 24 cm brede med en vannstand på 10-15 cm og grusdekket bunn (se Sundt-Hansen mfl. 2015 for mer detaljert beskrivelse av de kunstige bekkene). Næringstilgangen ble manipulert ved at vi lot 20 av de kunstige bekkene tørke i fem uker før oppstart av forsøket, mens vann rant i de andre 20 slik at de ble kolonisert av bunndyr. For å sikre tilstrekkelig forskjell mellom behandlingene med ubegrenset og begrenset næringstilgang tilsatte vi fjærmygglarver tilsvarende 50 % av «maintenance» matinntak (nødvendig matinntak for å opprettholde vekt og energiinnhold i yngelen) i bekkene med begrenset mattilgang mens vi tilsatte fjærmygglarver tilsvarende 100 % maksimalt matinntak i bekkene med ubegrenset mattilgang (beregnet ved bruk av ligninger i Elliott, 1976). Halvtinede terninger med mygglarver (på omtrent 0,3 cm³) ble sluppet ned i hver av de kunstige bekkene. Mygglarvene ble spredt av vannstrømmen slik at mat var tilgjengelig over hele lengden av samtlige bekker.

Plommeseekkyngel fra 18 familier (6 familier av hver type) ble satt ut i de kunstige bekkene 5 mai (se Tabell 2), noen dager før predikert median tidspunkt for at de skulle komme opp av grusen for å begynne med aktivt næringssøk (Crisp 1981, 1988). Totalt ble 36 individer satt ut i hver bekk. Fordelingen av plommeseekkyngel i bekkene var slik at villfisk, hybrider med oppdrettsmor og vill far, og hybrider med vill mor og oppdrettsfar, enten var alene (allopatri) eller at villfisk var sammen med enten hybrider med oppdrettsmor og vill far eller hybrider med vill mor og oppdrettsfar (sympatri) (Tabell 2). Samtlige overlevende individer ble gjenfanget med akvariehåver den 10. juni 2014, og senere tilordnet deres respektive familier ved hjelp av SNP-analyser (se beskrivelse under). Beklageligvis utgikk 8 bekker (Tabell 2), hvorav samtlige hadde behandlingen med begrenset næringstilgang, på grunn av at vi fant hull i nettingen ved vanninntaket eller ved utløpet da vi avsluttet eksperimentet. I tillegg hadde et individ kommet seg inn i nabobekken (identifisert ved hjelp av genetiske analyser) i seks replikater. Disse seks individene ble utelukket fra analysene, men replikatene de ble funnet i ble beholdt siden et individ mer eller mindre i en kunstig bekk vil ha begrenset effekt på overlevelse og vekst.

Tabell 2. Antall kunstige bekker hvor vill yngel og hybrider ble satt ut med enten ubegrenset næringstilgang (UN) eller begrenset næringstilgang (BN) og i allopatri eller sympatri. Antall kunstige bekker som ble utelatt fra analysene på grunn av hull i nettingen er oppgitt i parentes. Antallet familier og individer per familie som ble brukt i de ulike behandlingene er også oppgitt.

Typer	UN	BN	Ant. familier	Ind. per familie
<i>Allopatri</i>				
Vill	4	4 (2)	6	6
Hybrider med vill mor	4	4 (1)	6	6
Hybrider med oppdrettsmor	4	4 (1)	6	6
<i>Sympatri</i>				
Vill og hybrider med vill mor	4	4 (2)	12	3
Vill og hybrider med oppdrettsmor	4	4 (2)	12	3

2.3 Genotyping og tilordning til foreldrepar

Ved hjelp av DNEASY kit fra Qiagen (Hombrechtikon, Switzerland) ble DNA ekstrahert fra samtlige av de 44 stamfiskene som ble brukt til å lage krysningene til dette forsøket, og fra 942 gjenværende avkom fra de kunstige bekkene. Nittiseks SNP-er (Bourret mfl. 2013) ble genotypet med en EP1™ 96.96 Dynamic array IFCs (Fluidigm, San Francisco, CA, USA). Femten av SNP-ene var lokalisert i det mitokondrielle genomet (mtDNA) (Karlsson mfl. 2010).

Samtlige stamfisk ble genotypet for 81 SNP-er som ligger i kjerne-DNA-et, og samtlige av SNP-ene fra mtDNA. Nihundre og tjuett avkom ble genotypet for mer enn 95 % av de 81 kjerne-SNP-ene, og 16 avkom for 59-76 av disse SNP-ene. Fem individer hadde lav genotypings-suksess og ble utelukket fra videre analyser. Så nær som fire av 937 gjenværende avkom som ble tilordnet foreldre, ble genotypet for samtlige 15 mtDNA SNP-er.

Tilordning av yngel til foreldre ble gjennomført ved en ekskluderende genotype-tilnærming som tillater feiltildning (Vandeputte mfl. 2006) og krysninger mellom stamfisken uavhengig av kjønn og kunnskap om krysningene som faktisk ble gjort (Karlsson mfl. 2008). Sistnevnte ble gjort for å teste tilordningsstyrken. Siden mtDNA nedarves fra mor til avkom, brukte vi de 15 mitokondrielle SNP-ene til å sammenligne haplotypen til avkommet med den til deres tilordnede mødre for å kontrollere at det ikke hadde blitt gjort feil i tilordningen.

All yngel ble utvetydig tilordnet ett foreldrepar, og de tilordnede foreldrepårene stemte overens med de faktiske krysningene. Vi identifiserte fem ulike haplotyper i mtDNA, og de samme haplotypene ble funnet i mødrene og deres tilordnede avkom.

2.4 Statistiske analyser

Alle statistiske analyser ble gjennomført i R. v.3.2.3. For å undersøke effekten av konkurransebehandlingene og næringstilgangen brukte vi lineære miksede modeller (LMM) og generaliserte lineære miksede modeller (GLMM) fra lme4-pakken (Bates mfl. 2015). Vi tok utgangspunkt i modeller som inkluderte alle forklaringsvariablene (fullstendig modell). Disse ble tilpasset med maksimal sannsynlighet (ML), og vi fjernet deretter forklaringsvariabler sekvensielt for å finne den beste modellen. De forenklete modellene ble sammenlignet med de foregående mer komplekse modellene ved bruk av Aikakes informasjonskriterium (AIC). Forklaringsvariabler ble utelatt en etter en fram til utelatelse medførte en økning i $\Delta AIC \geq 2$. En økning i AIC ved fjerning av en variabel vil indikere at modellen får dårligere forklaringsverdi dersom denne variabelen utelates.

Yngeloverlevelse ble modellert på to ulike måter. Først testet vi hvorvidt det var forskjeller i overlevelse *mellom* de tre typene (ww, fw og wf) ved ubegrenset og begrenset næringstilgang *innen* hver av konkurransebehandlingene (allopatri og sympatri). Om slike forskjeller avdekkes kan det indikere at innkrysning i en bestand kan ha konsekvenser for den ville bestanden ved at individer med avstamning fra oppdrettslaks kan ha lavere suksess enn genetisk ville individer i naturen. Dette ble gjort ved å modellere overlevelsen (*O*) til yngel av de ulike typene i allopatri og i sympatri i to ulike binomiale GLMM-er som inkluderte hovedeffekten av type (*T*), næringstilgang (*NT*) og interaksjonen mellom disse (*T:NT*). Skjæringspunktet for familie (*fam*) og bekk (*b*) ble lagt til som tilfeldige faktorer. Ved å inkludere familie og bekk som tilfeldige faktorer tar man hensyn til mulige blokkeffekter forårsaket av at individer innen hver bekk (replikat) ikke er uavhengige av hverandre, og at hver familie var representert av flere individer. Strukturen til modellene vi tok utgangspunkt i kan presenteres slik:

$$\text{logit}(O) = T + NT + T:NT + \text{fam} + b$$

Vi testet også om konkurransebehandlingene og næringstilgangen hadde en effekt på overlevelse *innen* hver type. Dersom slike forskjeller blir avdekket kan det si noe om hvorvidt innkrysning av oppdrettsgener kan påvirke en vill bestand ved at individer med innkrysning av oppdrettslaks fungerer som konkurrenter overfor genetisk ville individer (eventuelt at villfisken utkonkurrerer yngel med innkrysning av oppdrettslaks). Vi gjorde dette ved å modellere effekten som konkurranse og næringstilgang hadde for overlevelsen (*O*) til avkom av villaks og begge typene hybrider i tre separate binomiale GLMM-er, en for hver type. Alle de fullstendige modellene inkluderte hovedeffektene av næringstilgang (*NT*), konkurranse (*K*, mellom fw hybrider og vill yngel i sympatri, wf hybrider og vill yngel i sympatri, og innen hver av typene i allopatri) og interaksjonen mellom disse (*NT:K*), så vel som tilfeldige skjæringspunkter for familie (*fam*) og bekk (*b*). Uttrykt på samme måte som ovenfor gir dette:

$$\text{logit}(O) = NT + K + NT:K + \text{fam} + b$$

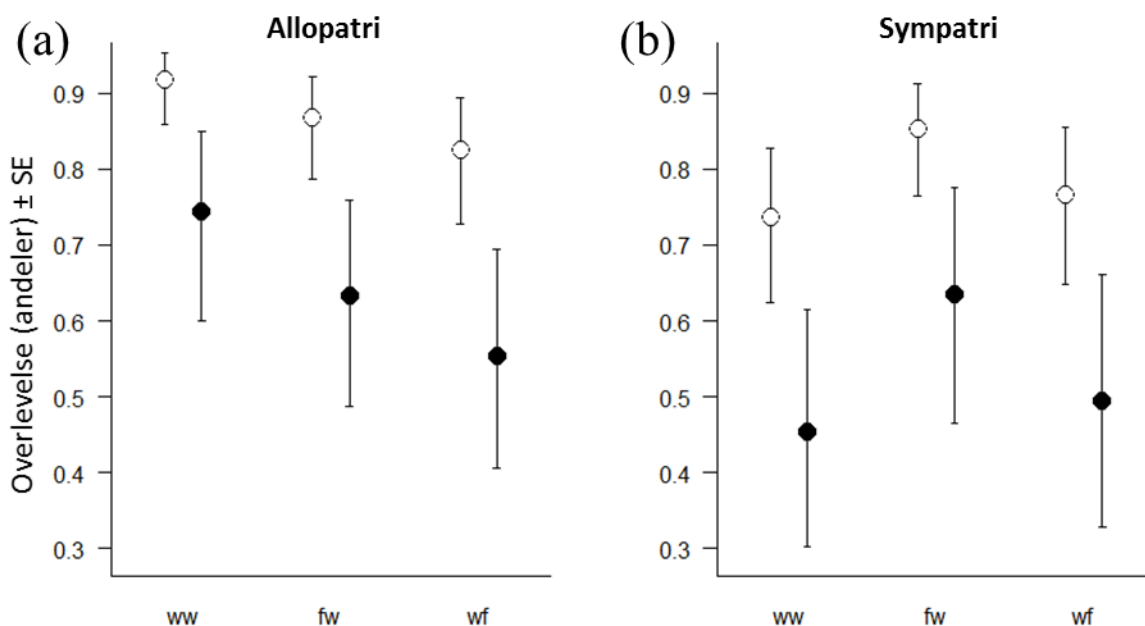
Veksten til de ulike typene yngel ble modellert i en LMM hvor individuell vekt (*g*) ved forsøkets avslutning (*MA*, ln-transformert) var responsvariabelen. Den familiespesifikke gjennomsnittsvekten til egg (*g*) (*ME*, ln-transformert) ble inkludert som forklaringsvariabel for å ta hensyn til at den gjennomsnittlige startvekten til yngelen varierte mellom de ulike familiene. I tillegg inkluderte vi hovedeffekten av type (*T*, ww, wf og fw), næringstilgang (*NT*, begrenset eller ubegrenset) og antall overlevende yngel i hver bekk ved forsøkets slutt (*N*), så vel som interaksjonseffekten mellom type og næringstilgang (*T:NT*), og mellom type og antall overlevende (*T:N*) i hver bekk ved forsøkets slutt. På samme måte som for analysene av overlevelse ble bekk (*b*) og familie (*fam*) lagt til som tilfeldige skjæringspunkter. Dermed kan LMM-modellen for individuell vekt ved forsøkets avslutning (*MA*) som det ble tatt utgangspunkt i beskrives slik:

$$\ln(MA) = \ln(ME) + T + NT + N + T:NT + T:N + \text{fam} + b$$

3 Resultater

3.1 Overlevelse av villaks og hybrider i allopatri og sympatri

Da vi testet forskjeller i overlevelse mellom de tre typene innenfor hver av konkurransebehandlingene (allopatri og sympatri), kom vi fram til følgende resultater: Ifølge modell-seleksjonen hadde kun næringstilgang en signifikant effekt på overlevelsen i allopatri (ΔAIC ved utelatelse av interaksjonen mellom type og næringstilgang = -3,86; ΔAIC ved utelatelse av type = -2,87; ΔAIC ved utelatelse av næringstilgang = 4,83). I denne modellen var det signifikant lavere overlevelse i behandlingen med begrenset næringstilgang enn i behandlingen med ubegrenset næringstilgang (parameterestimat \pm SE: $-1,34 \pm 0,47$, $z = -2,85$, $P = 0,004$). Vi fant altså ingen signifikant forskjell i overlevelsen til villfisk, hybrider med oppdrettsmor eller hybrider med vill mor i allopatri. Overlevelsen var generelt lavere ved begrenset næringstilgang enn ved ubegrenset næringstilgang (Figur 1a). Ingen av forklaringsvariablene var inkludert i den beste modellen for overlevelse i sympatri (ΔAIC ved utelatelse av interaksjonen mellom type og næringstilgang = -3,60; ΔAIC ved utelatelse av type = -2,40; ΔAIC ved utelatelse av næringstilgang = 0,99). Dermed var det ingen signifikant forskjell mellom de ulike typene eller mellom de to næringsbehandlingene når typene var i sympatri. Selv om det ifølge modellseleksjonen ikke var signifikant forskjell i overlevelse ved begrenset og ubegrenset næringstilgang i sympatri var trenden lik den vi fant i allopatri, med generelt lavere overlevelse ved begrenset næringstilgang (Figur 1b).



Figur 1. Overlevelse av vill lakseyngel (ww), hybrider med oppdrettsmor og vill far (fw) og hybrider med vill mor og oppdrettsfar (wf) i kunstige bekker ved ubegrenset (åpne sirkler) og begrenset (lukkede sirkler) næringstilgang, og i (a) allopatri og (b) sympatri med andre typer lakseyngel. Verdiene er tilbaketransformerte estimater fra to binomiale GLMM-er. Merk at verdiene som er presentert her ikke er hentet fra de to modellene som ifølge modellseleksjonen var best, og at den eneste statistisk signifikante forskjellen er at alle typene lakseyngel hadde lavere overlevelse ved lav næringstilgang enn ved høy næringstilgang i allopatri ($P = 0,004$).

3.2 Effekter av konkurranse og næringstilgang på overlevelse

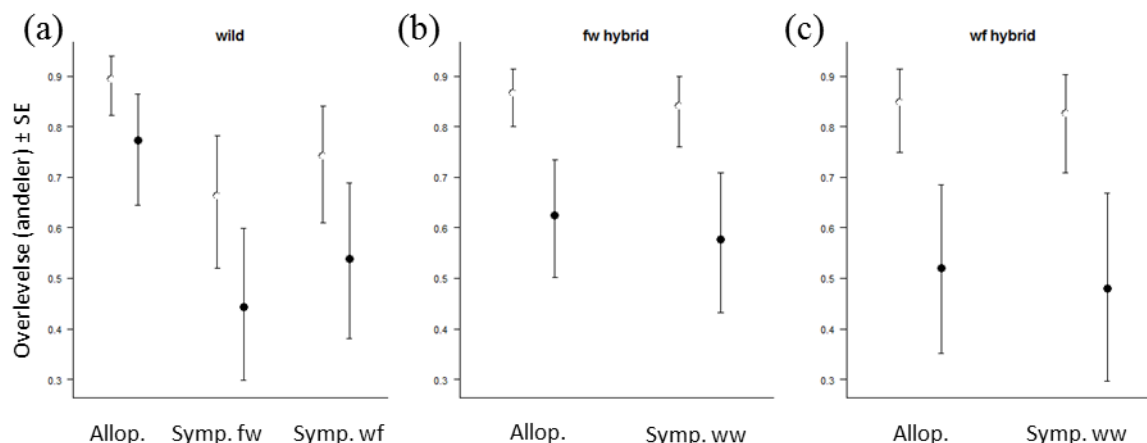
Da vi testet for forskjeller i overlevelse *innen* hver av typene *mellom* konkurransebehandlingene (allopatri og sympatri), fikk vi følgende resultater: Modellen som best beskrev overlevelsen til vill yngel inkluderte hovedeffektene av næringstilgang og konkurranse, men ikke interaksjonen mellom dem (Tabell 3). De tilsvarende beste modellene for hybridene (både dem med oppdrettsmor og vill far, og dem med vill mor og oppdrettsfar) inneholdt bare hovedeffekten av næringstilgang (Tabell 3).

Tabell 3. Oppsummering av faste forklaringsvariabler og ΔAIC -verdier som ble brukt for å utelukke eller beholde dem i tre GLMM-er som ble brukt til å analysere hvorvidt overlevelsen til lakseyngel i kunstige bekker ble påvirket av næringstilgang og konkurranse. «Næringstilgang» er enten ubegrenset eller begrenset. «Konkurranse» refererer til hvorvidt typene var i allopati eller sympatri.

Forklaringsvariabler	ΔAIC
<i>Vill (ww)</i>	
Næringstilgang x konkurranse	-3,81
Konkurranse	4,73
Næringstilgang	2,93
<i>Hybrid med oppdrettsmor (fw)</i>	
Næringstilgang x konkurranse	-1,98
Konkurranse	-1,88
Næringstilgang	2,84
<i>Hybrid med vill mor (wf)</i>	
Næringstilgang x konkurranse	-1,93
Konkurranse	-1,97
Næringstilgang	3,76

Vill yngel hadde lavere overlevelse da det var hybrider mellom oppdrettslaks og villaks tilstede, enn da det bare var villaks tilstede (Figur 2, Tabell 4). Overlevelsen til hybridene (både med oppdrettsmor og vill mor) i dette forsøket ble imidlertid ikke påvirket signifikant av tilstedeværelsen av vill yngel, Tabell 3).

Vill yngel og begge hybridtypene hadde alle signifikant lavere overlevelse i behandlingen med begrenset næringstilgang enn i behandlingen med ubegrenset næringstilgang (Figur 2, Tabell 4).



Figur 2. Overlevelse av (a) vill lakseyngel, (b) hybrider med oppdrettsmor og vill far (fw) og (c) hybrider med vill mor og oppdrettsfar (wf) i kunstige bekker med ubegrenset (åpne sirkler) og begrenset (lukkede sirkler) næringstilgang, og i allopatri eller sympatri med andre typer lakseyngel. Verdiene er tilbaketransformerte estimater fra de tre binomiale GLMM-ene som var best ifølge modellseleksjonen.

Tabell 4. Parameterestimer fra tre binomiale GLMM-er som forklarer variasjon i overlevelse av vill lakseyngel ($n = 108$, antall bekker = 18) og hybrider med oppdrettsmor ($n = 78$, antall bekker = 13) og vill mor ($n = 78$, antall bekker = 13) i allopatri og sympatri i kunstige bekker. Verdiene er gitt på logit-skala og som kontraster til skjæringspunktet.

	Estimat \pm SE	Z	P
<i>Vill (ww)</i>			
Skjæringspunkt (allopatri, ubegrenset næringstilgang)	2,13 \pm 0,60	3,54	< 0,001*
Sympatri, fw	-1,45 \pm 0,44	-3,29	0,001*
Sympatri, wf	-1,07 \pm 0,44	-2,41	0,02*
Begrenset næringstilgang	-0,91 \pm 0,38	-2,38	0,02*
<i>Hybrid med oppdrettsmor (fw)</i>			
Skjæringspunkt (ubegrenset næringstilgang)	1,78 \pm 0,41	4,31	< 0,001*
Begrenset næringstilgang	-1,35 \pm 0,58	-2,33	0,02*
<i>Hybrid med vill mor (wf)</i>			
Skjæringspunkt (ubegrenset næringstilgang)	1,65 \pm 0,52	3,18	0,002*
Begrenset næringstilgang	-1,63 \pm 0,80	-2,03	0,04*

3.3 Vekst

I henhold til modell-seleksjonen var kun hovedeffektene av eggvekt (g) (ln-transformert) og det gjenværende antallet overlevende fisk i hver bekk inkludert i modellen som best forklarte vekten (g) til yngel i de kunstige bekkene ved forsøkets avslutning (ΔAIC for å utelukke de ekskluderte termene $\leq 0,79$; ΔAIC for å utelukke hovedeffekten av eggvekt = 11,17; ΔAIC for å utelukke hovedeffekten av gjenværende antall yngel i hver bekk = 2,28). Næringstilgangen var altså mindre viktig for vekten til gjenværende yngel ved forsøkets avslutning enn både eggvekt og antall overlevende yngel i hver bekk. Vi fant ingen signifikant effekt av konkurransebehandlingene og ingen signifikante forskjeller i vekst mellom de ulike typene.

Tabell 5. Parameterestimer fra LMM-modellen som best forklarte variasjon i vekt (g) (ln-transformert) av lakseyngel i de kunstige bekkene ved forsøkets avslutning ($n = 799$, antall bekker = 32, antall familier = 18).

	Estimat \pm SE	DF	T	P
Skjæringspunkt	1,03 \pm 0,36	22,5	2,86	< 0,009*
ln(eggvekt)	0,72 \pm 0,16	19,4	4,5	0,0002*
Ant. overlevende yngel	-0,01 \pm 0,004	33,1	-3,80	0,0006*

Det var et positivt forhold mellom eggvekt og sluttvekt og et negativt forhold mellom det endelige antallet overlevende yngel i hver bekk og sluttvekt (Tabell 5).

4 Diskusjon

Våre resultater føyer seg inn i rekken av studier som viser at forvillede domestiserte dyr kan påvirke ville bestander negativt. I dette studiet medførte tilstedeværelse av hybrider mellom oppdrettslaks og villaks en nedgang i den tidlige overlevelsen til deres ville halvsøsken under kontrollerte, men naturlige forhold. Effekten som tilstedeværelsen av hybrider hadde på overlevelsen til vill yngel vedvarte uavhengig av om den ville yngelen konkurrerte med halvsøsken med ville eller oppdrettede mødre. Konsekvensene for villfisken var altså uavhengig av maternale effekter forårsaket av eksempelvis forskjeller i egg-størrelser hos de ville og oppdrettede hunnene som ble brukt i studiet. Dette tyder på at den observerte effekten i alle fall er delvis genetisk fundert, selv om vi ikke kan utelukke epigenetiske effekter forårsaket av at stamfisken fra AquaGen og Imsa hadde opplevd ulike miljøforhold (jfr. Burton & Metcalfe, 2014; Christie mfl. 2015). Sammen med resultater fra tidligere studier (Fleming mfl. 2000; Sundt-Hansen mfl. 2015) peker dette på at innkrysning av oppdrettslaks i ville bestander kan representere en direkte kostnad for de påvirkede bestandene i og med at det kan forårsake økt dødelighet av genetisk stedegen villaks-yngel.

I motsetning til flere andre publiserte studier (eks. Fleming mfl. 2000; McGinnity mfl. 1997, 2003; Skaala mfl. 2012; Reed mfl. 2015) hadde hybridene i dette studiet ikke lavere overlevelse enn deres ville halvsøsken. Dette var tilfelle både når hybridene og villfisken var hver for seg (allopatri) og når de konkurrerte med hverandre (sympatri) under naturlige forhold. Selv om dette resultatet avviker fra det som har vært rapportert i flere andre studier, så stemmer det overens med resultatene i Sundt-Hansen mfl. (2015). I Sundt-Hansen mfl. (2015) hadde yngel med to oppdrettsforeldre til og med høyere overlevelse enn yngel med to ville foreldre. Uoverensstemmelsen mellom resultatene fra disse to studiene og andre publiserte studier kan muligens tilskrives at de to førstnevnte omhandler tidligere livsstadier enn de andre gjør. Dermed kan det hende at en eventuell økt dødelighet hos avkom av oppdrettslaks sammenlignet med villfisk manifesterer seg senere i vekstsesongen eller på et senere livsstadium enn det vi testet her. Det er altså mulig at avkom av oppdrettslaks generelt sett ikke gjør det dårligere enn villaksen under naturlige forhold på yngelstadiet, men at de gjør det mindre bra på et senere tidspunkt. Denne forklaringen, som blant annet har blitt foreslått av Fleming mfl. (2000), blir understøttet av at Aronsen mfl. (2017) fant avtagende genetisk innkrysning i laksunger i Alta fra 0+ til 1+ og fra 1+ til 2+. Det er mulig å teste dette ved å gjenta vårt studie, men over et lengre tidsrom og med jevnlig innsamling og utsetting av fisken for å registrere dødelighet.

En annen plausibel forklaring på at vi ikke fant lavere overlevelse hos hybridene sammenlignet med vill yngel, er at selv om vi og Sundt-Hansen mfl. (2015) brukte fasiliteter som er naturlige, så er forholdene ikke identiske med dem en finner i naturen. For eksempel var det ingen predatorer tilstede. Dette kan utgjøre en viktig forskjell siden oppdrettsavkom synes å respondere mindre på predatorer enn villaks (Einum og Fleming, 1997; Houde mfl. 2010), noe som kan gjøre etterkommere av oppdrettslaks mer sårbare overfor predasjon enn villfisk. Dermed er det mulig at hybridene ville ha hatt lavere overlevelse enn villfisken dersom det hadde vært predatorer til stede. Lav teststyrke kan også være en mulig forklaring, siden nesten $\frac{1}{4}$ av replikatene våre gikk ut som følge av hull i nettingen ved innløpet eller utløpet til 8 bekker. Videre brukte vi kun materiale fra én vill bestand og én oppdrettsstamme. Dette kan ha vært utslagsgivende siden det kan forventes at det er forskjeller mellom både ville og oppdrettede bestander med hensyn på overlevelse og vekst (Einum og Fleming, 1997; Fraser mfl. 2010; Harvey mfl. 2016). Dersom vi hadde brukt yngel fra en annen vill bestand eller en annen oppdrettslinje kunne vi altså ha fått andre resultater.

Som forventet var overlevelsen til både villfisken og hybridene lavere ved begrenset næringstilgang enn ved ubegrenset næringstilgang. Effekten som tilstedeværelse av hybrider hadde for overlevelsen til vill yngel, var imidlertid ikke påvirket av næringstilgangen. Dette indikerer at etterkommere av oppdrettslaks er sterke konkurrenter overfor vill yngel uavhengig av næringstilgangen. Næringstilgangen påvirket heller ikke hvor godt villaksyngelen og hybridene gjorde det i forhold til hverandre, hverken i allopatri eller sympatri. På tross av at oppdrettslaksen som ble

brukt i dette studiet hadde tilpasset seg høy næringstilgang i over 11 generasjoner, var altså hybridene ikke bare i stand til å gjøre det like bra som villaksen under forhold med lav næringstilgang, de utkonkurrerte dem. Dette kan også muligens knyttes opp mot miljøforholdene i de kunstige bekkene. På tross av at bekkene imiterer naturlige forhold, avviker de med hensyn til forhold som kan være avgjørende for overlevelse ved ulik næringstilgang. Yngel med lav anti-predator-respons (som har blitt vist for oppdrettslaks, eks. Einum og Fleming, 1997; Houde mfl. 2010) kunne i vårt studie gjøre næringssøk uten å risikere å bli spist.

Veksten til hybrider og villaks var ikke forskjellig i dette studiet, noe som er overraskende siden oppdrettsforeldrene til hybridene stammet fra laks som hadde vært under seleksjon for rask vekst (Gjedrem, 2000) i 11 generasjoner. Det synes altså som om hybridene i dette forsøket ikke greide å realisere vekstpotensialet som er forbundet med gener fra oppdrettslaks. Det var heller ingen forskjeller i vekstrate mellom fiskene i bekkene med ubegrenset og begrenset næringstilgang. Årsaken til dette er antageligvis at dødeligheten var høyere i bekkene med begrenset næringstilgang enn i bekkene med ubegrenset næringstilgang. Dermed ble det færre fisk som konkurrerte om maten i bekkene med begrenset næringstilgang slik at mengden mat per fisk endte opp med å være på tilnærmet samme nivå i de to behandlingene. Denne fortolkningen blir støttet av at det gjenværende antallet individer i hver bekk hadde en negativ effekt på kroppsmasse. Mangelen på vekstforskjeller i de to foringsregimene tyder også på at dødeligheten foregikk på et tidlig tidspunkt i forsøket, noe som er i overensstemmelse med at tetthetsavhengig dødelighet hovedsakelig foregår i den første perioden etter at yngelen kommer opp av grusen (Einum, Sundt-Hansen og Nislow, 2006).

Resultatene fra vårt forsøk peker på at tilstedeværelse av lakseyngel med genetisk innkrysning fra oppdrettslaks i elva kan føre til lavere tidlig overlevelse av villaksyngel. Dette støtter opp om konklusjonene fra to tidligere studier om at tilstedeværelse av avkom av oppdrettslaks kan medføre en nedgang i smoltproduksjon i naturlige elvesystemer (Fleming mfl. 2000; McGinnity mfl. 2003). Vi fant imidlertid ingen støtte for at næringstilgangen i elven den første tiden etter at lakseyngelen kommer opp av grusen vil være avgjørende for hvor sårbar en villaksbestand er overfor innslag av oppdrettslaks.

5 Referanser

- Anon. 2016. Klassifisering av 104 laksebestander etter kvalitetsnorm for villaks. Temarapport nr. 4, 85 s.
- Aronsen, T., Karlsson, S., Ugedal, O., Diserud, O.H., Ulvan, E.M., Saksgård, L. & Næsje, T. (2017). Undersøkelser av genetisk innkrysning av rømt oppdrettslaks i villaksbestanden i Altaelva. NINA Rapport 1385, 32 s.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-48.
- Bolstad, G. H., Hindar, K., Robertsen, G., Jonsson, B., Sægrov, H., Diserud, O. H., Fiske, P., Jensen, A. J., Urdal, K., Næsje, T. F., Barlaup, B. T., Florø-Larsen, B., Lo, H., & Niemelä, E. (2017). Gene flow from domesticated escapes alters the life history of wild Atlantic salmon. *Nature Ecology & Evolution*, 10.1038/s41559-017-0124.
- Bourret, V., Kent, M. P., Primmer, C. R., Vasemägi, A., Karlsson, S., Hindar, K., McGinnity, P., Verspoor, E., Bernatchez, L., & Lien, S. (2013). SNP-array reveals genome-wide patterns of geographical and potential adaptive divergence across the natural range of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Molecular Ecology*, 22, 532-551.
- Burton, T., & Metcalfe, N. B. (2014). Can environmental conditions experiences in early life influence future generations? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 281, 20140311.
- Christie, M.R., Marine, M. L., Fox, S. E., French, R. A., & Blouin, M. S. (2015). A single generation of domestication heritability alters the expression of hundreds of genes. *Nature communications*, 7, 10676.
- Crisp, D. T. (1981). A desk study of the relationship between temperature and hatching time for the eggs of 5 species of salmonid fishes. *Freshwater Biology*, 11, 361-368.
- Crisp, D. T. (1988). Prediction, from temperature, of eyeing, hatching and swim-up times for salmonid embryos. *Freshwater Biology*, 19, 41-48.
- Diserud, O. H., Hindar, K., Karlsson, S., Glover, K., & Skaala Ø. (2017). Genetisk påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander – status 2017. NINA Rapport 1337, 55 s.
- Einum, S., & Fleming, I. A. (1997). Genetic divergence and interactions in the wild among native, farmed and hybrid Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 50, 634-651.
- Einum, S., Sundt-Hansen, L., & Nislow, K. H. (2006). The partitioning of density-dependent dispersal, growth and survival throughout ontogeny in a highly fecund organism. *OIKOS*, 113, 489-496.
- Einum, S., Robertsen, G., & Fleming, I. A. (2008). Adaptive landscapes and density-dependent selection in declining salmonid populations: going beyond numerical responses to human disturbance. *Evolutionary Applications*, 1, 239-251.
- Elliott, J. M. (1976). The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. *Journal of Animal Ecology*, 45, 923-948.
- Fleming, I. A., Jonsson, B., Gross, M. R., & Lamberg, A. (1996). An experimental study of the reproductive behaviour and success of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Applied Ecology*, 33, 893-905.
- Fleming, I. A., & Einum, S. (1997). Experimental tests of genetic divergence of farmed from wild Atlantic salmon due to domestication. *ICES Journal of Marine Science*, 54, 1051-1063.
- Fleming, I. A., Hindar, K., Mjølnerød, I. B., Jonsson, B., Balstad, T., & Lamberg, A. (2000). Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267, 1517-1523.
- Forseth, T., Barlaup, B. T., Finstad, B., Fiske, P., Gjøsæter, H., Falkegaard, M., Hindar, A., Mo, T. A., Rikardsen, A. H., Thorstad, E. B., Vøllestad, L. A., & Wennevik, V. (2017). The major threats to Atlantic salmon in Norway. – *ICES Journal of Marine Science*, doi:10.1093/icesjms/fsx020.

- Fraser, D. J., Minto, C., Calvert, A. M., Eddington, J. D., & Hutchings, J. A. (2010). Potential for domesticated-wild interbreeding to induce maladaptive phenology across multiple populations of wild Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67, 1768-1775.
- Garcia de Leaniz, C., Fleming, I. A., Einum, S., Verspoor, E., Jordan, W. C., Consuegra, S., Aubin-Horth, N., Lajus, D., Letcher, B. H., Youngson, A. F., Webb, J. H., Vøllestad, L. A., Villanueva, B., Ferguson, A., & Quinn, T. P. (2007). A critical review of adaptive genetic variation in Atlantic salmon: implications for conservation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 82, 173-211.
- Gjedrem, T. (2000). Genetic improvement of cold-water fish species. *Aquaculture Research*, 31, 25-33.
- Glover, K. A., Solberg, M., McGinnity, P., Hindar, K., Verspoor, E., Coulson, M. W., Hansen, M. M., Araki, H., Skaala, Ø. & Svåsand, T. (2017). Half a century of genetic interaction between farmed and wild Atlantic salmon: Status of knowledge and unanswered questions. *Fish and Fisheries*, 18, 890-927.
- Harvey, A. C., Glover, K. A., Taylor, M. I., Creer, S., & Carvalho, G. R. (2016). A common garden design reveals population-specific variability in potential impacts of hybridization between populations of farmed and wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Evolutionary Applications*, 9, 435-449.
- Houde, A. L. S., Fraser, D. J. & Hutchings, J. A. (2010). Reduced anti-predator responses in multi-generational hybrids of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Conservation Genetics*, 11, 785-794.
- Karlsson S., Saillant, E., Bumguardner, B. W., Vega, R. R., & Gold, J. R. (2008). Genetic identification of hatchery-released red drum (*Sciaenops ocellatus*) in Texas bays and estuaries. *North American Journal of Fisheries Management*, 28, 1294-1304.
- Karlsson, S., Moen, T., & Hindar, K. (2010). An extended panel of single nucleotide polymorphisms in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) mitochondrial DNA. *Conservation Genetics*, 11, 1171-1175.
- McGinnity, P., Stone, C., Taggart, J. B., Cooke, D., Cotter, D., Hynes, R., McCamley, C., Cross, T., & Ferguson, A. (1997). Genetic impact of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on native populations: use of DNA profiling to assess freshwater performance of wild, farmed, and hybrid progeny in a natural river environment. *ICES Journal of Marine Science*, 54, 998-1008.
- McGinnity, P., Prodöhl, P., Ferguson, A., Hynes, R., Maoiléidigh, N. Ó., Baker, N., Cotter, D., O'Hea, B., Cooke, D., Rogan, G., Taggart, J., & Cross, T. (2003). Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon *Salmo salar* as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 2443-2450.
- Millidine, K. J., Metcalfe, N. B., & Armstrong, J. D. (2009). Juvenile salmon with high standard metabolic rates have higher energy costs but can process meals faster. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 276, 2103-2108.
- Mork, O. I., Bjerkgeng, B., & Rye, M. (1999). Aggressive interactions in pure and mixed groups of juvenile farmed and hatchery-reared wild Atlantic salmon *Salmo salar* L. in relation to tank substrate. *Aquaculture Research*, 30, 571-578.
- O'Toole, C. L., Reed, T. E., Bailie, D., Bradley, C., Cotter, D., Coughlan, J., Cross, T., Dillane, E., McEvoy, S., Maoiléidigh, N. Ó., Prodöhl, P., Rogan, G., & McGinnity, P. (2015). The signature of fine scale local adaptation in Atlantic salmon revealed from common garden experiments in nature. *Evolutionary Applications*, 9, 881-900.
- R Core Team 2015. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reed, T. E., Prodöhl, P., Hynes, R., Cross, T., Ferguson, A., & McGinnity, P. (2015). Quantifying heritable variation in fitness-related traits of wild, farmed and hybrid Atlantic salmon families in a wild river environment. *Heredity*, 115, 173-184.

-
- Skaala, Ø., Wennevik, V., & Glover, K. A. (2006). Evidence of temporal genetic change in wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., populations affected by farm escapees. *ICES Journal of Marine Science*, 63, 1224-1233.
- Skaala, Ø., Glover, K. A., Barlaup, B. T., Svåsand, T., Besnier, F., Hansen, M. M., & Borgstrøm, R. (2012). Performance of farmed, hybrid, and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) families in a natural river environment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69, 1994-2006.
- Solberg, M. F., Skaala, Ø., Nilsen, F., & Glover, K. A. (2013). Does domestication cause changes in growth reaction norms? A study of farmed, wild and hybrid Atlantic salmon families exposed to environmental stress. *PLoS ONE*, 8, e54469.
- Sundt-Hansen, L., Huisman, J., Skoglund, H., & Hindar, K. (2015). Farmed Atlantic salmon *Salmo salar* L. parr may reduce early survival of wild fish. *Journal of Fish Biology*, 86, 1699-1712.
- Sundt-Hansen, L., Einum, S., Neregard, L., Bjornsson, B. T., Johnsson, J. I., Fleming, I. A., Devlin, R. H., & Hindar, K. (2012). Growth hormone reduces growth in free-living Atlantic salmon fry. *Functional Ecology*, 26, 904-911.
- Vandeputte, M., Mauger, S., & Dupont-Nivet, M. (2006). An evaluation of allowing for mismatches as a way to manage genotyping errors in parentage assignment by exclusion. *Molecular Ecology Notes*, 6, 265-267.
- Weir, L. K., Hutchings, J. A., Fleming, I. A., & Einum, S. (2004). Dominance relationships and behavioural correlates of individual spawning success in farmed and wild male Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology*, 73, 1069-1079.
- Weir, L. K., Hutchings, J. A., Fleming, I. A., & Einum, S. (2005). Spawning behaviour and success of mature male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr of farmed and wild origin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 1153-1160.



Norsk institutt for naturforskning (NINA) er et nasjonalt og internasjonalt kompetansesenter innen naturforskning. Vår kompetanse utøves gjennom forskning, utredningsarbeid, overvåking og konsekvensutredninger.

NINAs primære aktivitet er å drive anvendt forskning. Stikkord for forskningen er kvalitet og relevans, samarbeid med andre institusjoner, tverrfaglighet og økosystemtilnærming. Offentlig forvaltning, næringsliv og industri samt Norges forskningsråd og EU er blant NINAs oppdragsgivere og finansieringskilder.

Virksomheten er hovedsakelig rettet mot forskning på natur og samfunn, og NINA leverer et bredt spekter av tjenester gjennom forskningsprosjekter, miljøovervåking, utredninger og rådgiving.

ISSN:1504-3312
ISBN: 978-82-426-3168-8

Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Sluppen, 7485 Trondheim

Besøks/leveringsadresse: Hogskoleringen 9, 7034 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00, Telefaks: 73 80 14 01

E-post: firmapost@nina.no

Organisasjonsnummer 9500 37 687

<http://www.nina.no>

Samarbeid og kunnskap for framtidens miljøløsninger