

NINA Kortrapport 54

Risikovurdering av import av delvis skotsk laks fra Skottland til akvakultur i Norge

Sten Karlsson 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 Kortrapport

Dette er en enklere og ofte kortere rapportform til oppdragsgiver, gjerne for prosjekt med mindre arbeidsomfang enn det som ligger til grunn for NINA Rapport. Det er ikke krav om sammendrag på engelsk. Rapportserien kan også benyttes til framdriftsrapporter eller foreløpige meldinger til oppdragsgiver.

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.

Risikovurdering av import av delvis skotsk laks fra Skottland til akvakultur i Norge

Sten Karlsson
Kjetil Hindar

Karlsson, S. & Hindar, K. 2017. Risikovurdering av import av delvis skotsk laks fra Skottland til akvakultur i Norge. – NINA Kortrapport 54. 24 s.

Trondheim, januar 2017

ISSN: 2464-2797

ISBN: 978-82-426-3012-4

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

KVALITETSSIKRET AV

Line E. Sundt-Hansen

ANSVARLIG SIGNATUR

Administrerende direktør Norunn S. Myklebust (sign.)

OPPDRAKSGIVER(E)/BIDRAGSYTER(E)

Klima- og miljødepartementet og Miljødirektoratet

OPPDRAKSGIVERS REFERANSE

13/3163

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER/BIDRAGSYTER

Torbjørn Lange og Raoul Bierach

NØKKEWORD

- Norge og Skottland
- *Salmo salar*
- villaks
- oppdrettslaks
- fylogeografi
- genetikk
- økologi
- enkelt nukleotidpolymorfisme SNP
- konsekvensutredning
- bærekraftig akvakultur

KEY WORDS

- Norway and Scotland
- wild Atlantic salmon
- farmed Atlantic salmon
- phylogeography
- genetics
- ecology
- single nucleotide polymorphism SNP
- environmental impact assessment
- sustainable aquaculture

KONTAKTOPPLYSINGAR

NINA hovedkontor

Postboks 5685
Sluppen
7485 Trondheim
Telefon: 73 80 14 00
www.nina.no

NINA Bergen

Thormøhlensgate 55
5006 Bergen
Telefon: 73 80 14 00

NINA Lillehammer

Fakkeltgården
2624 Lillehammer
Telefon: 73 80 14 00

NINA Oslo

Gaustadalléen 21
0349 Oslo
Telefon: 73 80 14 00

NINA Tromsø

Framsenteret
Postboks 6606 Langnes
9296 Tromsø
Telefon: 77 75 04 00

Sammendrag

Karlsson, S. & Hindar, K. 2017. Risikovurdering av import av delvis skotsk laks fra Skottland til akvakultur i Norge. – NINA Kortrapport 54. 24 s.

- Norsk villaks består av to adskilte genetiske grupper. Skotsk villaks danner i sammenlikning med disse en egen genetisk gruppe som har blitt formet uavhengig av norsk villaks.
- Innkrysning av rømt oppdrettslaks med delvis skotsk opphav i Norge vil innebære en introduksjon av genetisk materiale av et annet genetisk opphav og genetisk sammensetning enn det som finnes naturlig i Norge.
- Effekten av innkrysning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander er forskjellig avhengig av om oppdrettslaksen og villaksen har likt eller ulikt genetisk opphav.
- Økt genetisk avstand mellom utsatt/rømt laks og villaks har vist større negativ genetisk og økologisk effekt i både eksperimentelle og empiriske studier.
- Utfra dokumentert genetisk avstand og at skotsk villaks er en egen genetisk gruppe forskjellig fra det som finnes i Norge, vurderes oppdrettslaks med delvis skotsk opphav å gi en økt negativ effekt på ville laksebestander i Norge.

Sten Karlsson, Norsk institutt for naturforskning (NINA), Pb 5685 Sluppen, 7485 Trondheim
sten.karlsson@nina.no

Kjetil Hindar, Norsk institutt for naturforskning (NINA), Pb 5685 Sluppen, 7485 Trondheim
kjetil.hindar@nina.no

Innhold

Sammendrag	3
Innhold	4
Forord	5
1 Oppdraget.....	6
2 SNP-baserte undersøkelser av ville og oppdrettede stammer av samme art	7
2.1 SNP-basert sporing av innkrysning av rømt oppdrettslaks	7
2.2 Funksjonelle genetiske markører knyttet til avl	9
2.3 Betydningen av genetisk opphav	10
3 Sammenstilling av eksisterende kunnskap om genetiske forskjeller mellom skotsk og norsk villaks og oppdrettslaks	11
3.1 Analyser av oppdrettsstammer	13
4 Vurdering av genetisk og økologisk risiko.....	15
5 Referanser	22

Forord

Klima- og miljødepartementet (KLD) ba høsten 2016 NINA om å gjennomføre en risikovurdering av import av oppdrettslaks fra Skottland til Norge, der oppdrettslaksen som skulle importeres er av delvis skotsk opphav. Samtidig ble NINA bedt om å oppdatere kunnskapen som ble sammenfattet i NINA Minirapport 381 (Robertsen & Hindar 2012) med ny kunnskap om genetiske og økologiske konsekvenser av import av laksefisk og effekter av rømt oppdrettslaks på villaks.

Vi takker herved for oppdraget.

Trondheim, januar 2017

Sten Karlsson
Prosjektleder

1 Oppdraget

I epost av 18. november 2016 fikk NINA i oppdrag fra Klima- og miljødepartementet å utføre en risikovurdering av import av delvis skotsk laks fra Skottland til akvakultur i Norge. Oppdraget skal gjennomføres etter en projektskisse utarbeidet av miljømyndighetene med kommentarer fra NINA av 16. november 2016, der følgende punkter skal gjennomgås:

1. En kortfattet beskrivelse av hvordan genetiske forskjeller mellom ville og oppdrettede stammer av samme art kan undersøkes med SNP-baserte metoder, og konkret hvordan det er gjort av NINA og andre i nye publikasjoner for vurdering av risiko knyttet til blanding av oppdrettslaks og villaks fra samme og fra geografisk ulike områder. Vi anslår dette arbeidet til å kreve 1 ukesverk av forsker.
2. NINA sammenstiller eksisterende kunnskap/data om genetiske forskjeller mellom skotsk villaks, norsk villaks og norsk oppdrettslaks og basert på tilsendt informasjon om stamtavlen til det omsøkte materialet vurderer den genetiske sammensetningen av denne i forhold til skotsk og norsk villaks og norsk oppdrettslaks. Sammenlikningen skal inneholde en visuell fremstilling av resultatene fra sammenlikningen, i form av et genetisk "tre" eller liknende. Sammenlikningen vil kreve 2 ukesverk av forsker.
3. NINA gjennomfører en konkret risikovurdering av import av det omsøkte materialet til akvakultur der momentene nevnt under skal inngå. Risikovurderinger skal også inneholde en sammenlikning av risikoen ved det omsøkte materialet med risikoen ved norsk oppdrettslaks. Vi anslår at risikovurderingen vil kreve 2 ukesverk for forsker.

Her følger NINA sin gjennomgang av punktene i oppdraget. Gjennomgangen munner ut i en konkret risikovurdering av den omsøkte importen av delvis skotsk laks fra Skottland til akvakultur i Norge.

2 SNP-baserte undersøkelser av ville og oppdrettede stammer av samme art

SYNTESE:

- *SNP-markører blir benyttet for å spore og kvantifisere innkrysning av rømt oppdrettslaks i villaksbestander.*
- *Det genetiske opphavet til oppdrettslaksen har betydning for hvilken effekt innkrysning har på villaksbestander.*

SNP (Engelsk: single nucleotide polymorphism, norsk: enkelt nukleotidpolymorfisme) beskriver genetisk variasjon på enkelt nukleotidnivå, dvs en forskjell i de minste byggeklossene i arvematerialet (DNA). SNP-er brukt som genetiske markører er i prinsippet ikke vesentlig forskjellig fra andre genetiske markører, som for eksempel allozymer og mikrosatellitter. Genetiske markører har tradisjonelt blitt brukt til analyser av slektskap på ulike nivåer; slektskap mellom individer, mellom populasjoner, mellom grupper av populasjoner og mellom arter. Hovedgrunnen til at SNP-er blir foretrukket er at de er forholdsvis enkle å bruke, lette å automatisere analysen av og ikke minst at de er de vanligste genetiske polymorfismene i arvestoffet. Det siste gjør det mulig å kartlegge genetisk variasjon i hele arvematerialet, herunder genvarianter med funksjonelt viktige egenskaper.

Tidligere studier basert på allozymer, mini- og mikrosatellitter har vist at avlslinjer av oppdrettslaks har lavere genetisk variasjon enn villakspopulasjoner (Mjølnerød et al. 1997, Norris et al. 1999; Skaala et al. 2004, 2005, Karlsson et al. 2010). Dette er i samsvar med at oppdrettspopulasjonene har sitt opphav i et begrenset utvalg av villaks (såkalt 'founder effect'), at oppdrettspopulasjonene har en relativt liten effektiv populasjonsstørrelse (Mork et al. 1999, Karlsson et al. 2010) og derved et raskt tap av genetisk variasjon som følge av tilfeldig genetisk drift, og at oppdrettspopulasjonene har begrenset innkrysning av laks fra andre populasjoner (Gjedrem et al. 1991, Gjølén & Bentsen 1997).

2.1 SNP-basert sporing av innkrysning av rømt oppdrettslaks

I 2011 (Karlsson et al. 2011) ble det identifisert et sett med genetiske markører (SNP-er) som skiller mellom norsk oppdrettslaks og villaks uavhengig av hvilken oppdrettslakspopulasjon eller villakspopulasjon som sammenliknes. Disse markørene ble identifisert ved å sammenlikne genetisk variasjon i avlslinjene fra AquaGen, SalmoBreed og Mowi og i 13 villaksstammer samlet inn i tiden før de kunne ha blitt påvirket av rømt oppdrettslaks. Blant 4514 SNP-er ble et sett på 60 SNP-er funnet å være nær diagnostiske for å skille mellom oppdrettslaks og villaks, mens et tilfeldig utvalg av genetiske markører kun kan skille mellom spesifikke par av oppdrettslaks- og villaksbestander. Disse markørene gjorde det derved mulig å spore innkrysning av rømt oppdrettslaks i alle bestander av norsk villaks uten å kjenne til hvilken oppdrettspopulasjon den rømte oppdrettslaksen kommer fra.

Et sub-sett av markørene identifisert av Karlsson et al. (2011) ble forsøkt benyttet for å skille mellom villaks og oppdrettslaks i Skottland (Coulson 2013). Disse markørene viste som ventet stor genetisk forskjell mellom norsk villaks og oppdrettslaks mens forskjellen mellom skotsk

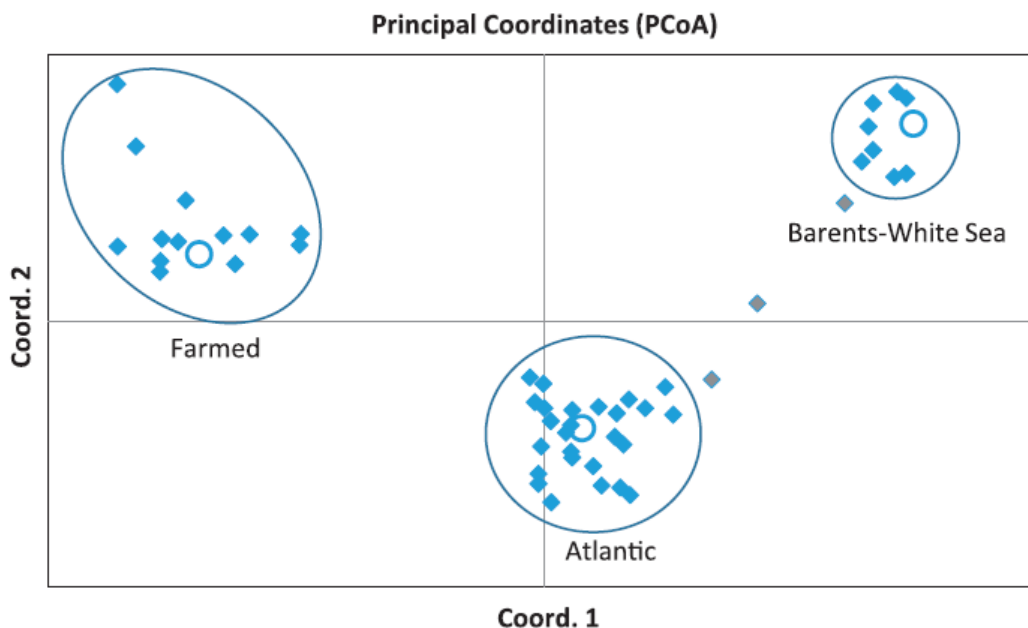
villaks og skotsk oppdrettslaks i noen tilfeller var små. I studien ble det derfor konkludert med at markører spesifikt utviklet for skotske forhold var nødvendige.

Markørene utviklet av Karlsson et al. (2011) ble også brukt av Glover et al. (2013) for å estimere innkrysning av rømt oppdrettslaks i 20 norske villaksbestander. Dette ble gjort ved å måle genetisk forandring over tid for elver med historiske og nye data og simulere innkrysning tilsvarende den observerte genetiske forandringen. I dette arbeidet ble det konkludert med at innkrysning av rømt oppdrettslaks var en bedre forklaring på den genetiske forandringen enn utveksling av individer mellom nærliggende villaksbestander.

En standardisert måte for å estimere genetisk innkrysning ble siden utviklet av Karlsson et al. (2014). Denne metoden kan brukes uavhengig av om det finnes et historisk materiale av villaksbestanden eller ikke. I 2016 ble denne metoden brukt til å beregne genetisk introgresjon (innkrysning) i 109 norske villaksbestander som var representert med et materiale av voksen laks (Karlsson et al. 2016), dvs. av laks som hadde klekket i naturen og gjennomført en hel livssyklus der. Graden av genetisk introgresjon varierte mellom 0 % (ingen innkrysning) og 42,2 % med en signifikant innkrysning i nær halvparten (47 %) av bestandene.

En forutsetning for at denne type analyse kan brukes til overvåkning, er muligheten for å kunne skille mellom oppdrettslaks og villaks på generelt grunnlag (uavhengig av spesifikk oppdrettspopulasjon og villakspopulasjon). Takket være de nye mulighetene til å analysere et stort antall genetiske markører ble dette mulig til tross for at de ulike oppdrettspopulasjonene har forskjellig opphav, og at de har forandret seg i ulike retninger bort fra det ville opphavet ved tilfeldig genetisk drift og isolasjon.

Norsk oppdrettslaks er utviklet fra norske villaksstammer som i hovedsak kommer fra Vest-Norge og Midt-Norge (Gjedrem et al. 1991). Forskjellen mellom norsk oppdrettslaks og villaks fra Finnmark er større enn forskjellen mellom norsk oppdrettslaks og villaks fra resten av Norge (**Figur 1**). Dette gjør at estimering av genetisk innkrysning av oppdrettslaks i villaks må analyseres separat for villaks fra Finnmark og villaks fra resten av Norge (ikke-Finnmark). Ved å innføre nye oppdrettspopulasjoner til Norge med annet opphav enn norsk oppdrettslaks, forventes sporing og overvåkning av genetisk innkrysning å bli vanskeligere enn det er i dag. Det er heller ikke sikkert at man lykkes med å finne et nytt sett av genetiske markører som med like høy presisjon skiller mellom oppdrettslaks og villaks. Høy presisjon er avhengig av at alle oppdrettsstammene er godt karakterisert genetisk.



Figur 1. Parvise genetiske distanser (F_{ST}) mellom oppdrettslaks fra de ulike avlslinjene fra AquaGen, SalmoBreed og Mowi og villaks fra Finnmark (Barents-White Sea) og fra resten av Norge (Atlantic) visualisert i et prinsipalkoordinatanalyse-plot (PcoA-plot). Barents-White Sea og Atlantic representerer ulike fylogenetiske grupper av laks i Norge (Bourret et al. 2013). De parvise genetiske distansene er beregnet med 48 SNP-genetiske markører som tilsammen kan skille mellom oppdrettslaks og villaks. Figur fra Karlsson et al. (2016).

2.2 Funksjonelle genetiske markører knyttet til avl

Den atlantiske laksens genom er kartlagt (Lien et al. 2016) og det er utarbeidet verktøy for å studere mange tusen genetiske markører (Lien et al. 2011, Houston et al. 2014, Barson et al. 2015). Dette gjør det mulig å undersøke koblingen mellom genetisk variasjon og funksjonelle egenskaper i ville bestander (Barson et al. 2015) og i oppdrettslaks (Reid et al. 2005, Baranski et al. 2010, Gutierrez et al. 2012). Foreløpig finnes det ikke studier som på en direkte måte har undersøkt genetiske forandringer i villaksbestander som følge av rømt-innkrysning i spesifikke gener med funksjonell betydning. Dette er imidlertid en av flere relevante arbeidspakker i prosjektet QuantEscape og QuantEscape2 (NFR nr. 216105 og 254852), der NINA, Havforskningsinstituttet, Nofima og NMBU deltar.

En indirekte metode er å gjøre bruk av muligheten til å beregne graden av genetisk innkrysning av oppdrettslaks i enkeltindivider av villaks (Karlsson et al. 2014) og undersøke om målte livshistorietrekk henger sammen med grad av innkrysning. En kan spørre seg: Hva betyr det for laksens vekst og livshistorie i naturen at den har oppdrettslaks i stamtavlen? Dette spørsmålet blir nå besvart ved å undersøke om det er en sammenheng mellom graden av genetisk innkrysning av oppdrettslaks i villaks og villaksens kroppslengde, vekt og sjøalder ved kjønnsmodning (Geir Bolstad, NINA, pers. medd.). Analysene tyder på at genetisk innkrysning av rømt oppdrettslaks fører til forandringer i disse viktige egenskapene hos villaksen (Geir Bolstad, pers. medd.).

2.3 Betydningen av genetisk opphav

Rettet seleksjon for viktige kommersielle egenskaper skjer med utgangspunkt i den genetiske sammensetningen til opphavsbestandene. Det er derfor forventet at forskjeller i genetiske egenskaper hos oppdrettslaks og villaks, og i interaksjonene mellom dem, vil kunne variere både med genetisk opphav og med ulike genetiske tilpasninger hos villaksen. Dette støttes av at norsk oppdrettslaks har lavere relativ fitness i et irsk vassdrag (McGinnity et al. 2003) enn det som er funnet i tilsvarende eksperimenter med norsk oppdrettslaks i to norske vassdrag (Fleming et al. 2000, Skaala et al. 2012).

I en sammenstilling av genetisk introgresjon av rømt oppdrettslaks i 109 ville norske laksebestander (Karlsson et al. 2016) ble det vist en ikke-signifikant lavere grad av genetisk introgresjon i forhold til andel rømt oppdrettslaks i elver fra Finnmark, enn i elver fra resten av landet. Laksen i Finnmark tilhører en annen fylogenetisk gruppe enn laksen i resten av landet (Bourret et al. 2013), og laks fra Finnmark ble tidlig luket ut av avlslinjene som ga opphav til norsk oppdrettslaks (Gjedrem et al. 1991). Analysen til Karlsson et al. (2016) antyder derfor at den relative fitnessen til oppdrettslaks i elver som tilhører samme fylogenetiske gruppe villaks (Atlantisk) er større enn i elver med et annet genetisk opphav (Barentshav-Kvitsjøen) (Bourret et al. 2013).

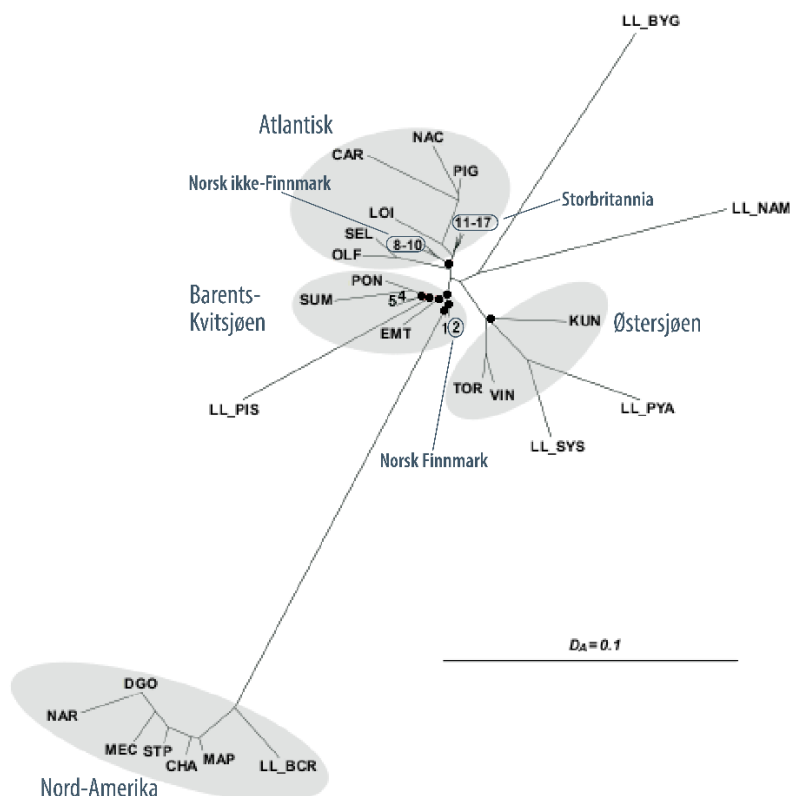
Resultater presentert i et innsendt manuskript tyder på at effekten av samme prosentvise innkrysning av rømt oppdrettslaks i villaksbestander fra Finnmark er forskjellig fra effekten av innkrysning av rømt oppdrettslaks i villaksbestander fra resten av Norge (Geir Bolstad, pers. medd.). Denne analysen er basert på et stort datamateriale av laks karakterisert som vill fra skjellanalyser, og der genetisk introgresjon fra rømt oppdrettslaks er estimert for hvert individ med SNP-markører (Karlsson et al. 2011, 2014, 2016). Forskjellene i effekt av genetisk introgresjon gjelder både veksthastighet og sjøalder ved kjønnsmodning.

3 Sammenstilling av eksisterende kunnskap om genetiske forskjeller mellom skotsk og norsk villaks og oppdrettslaks

SYNTESE:

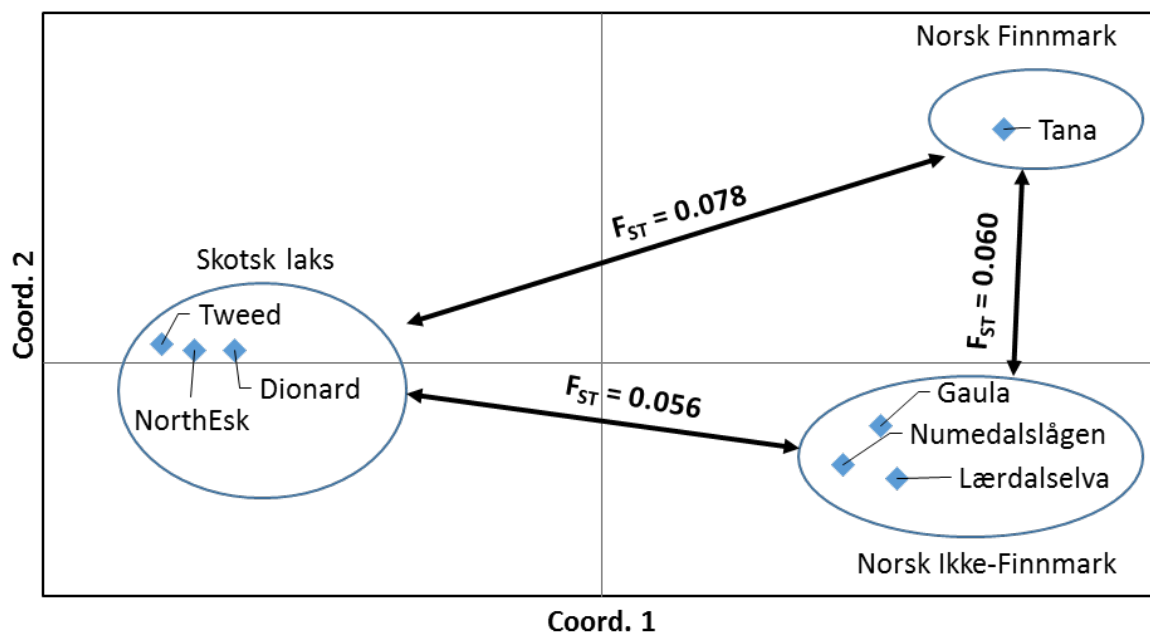
- *Genetiske slektskapsanalyser viser at skotsk villaks er forskjellig fra norsk villaks. Den genetiske sammensetningen av skotsk og norsk laks har blitt formet uavhengig av hverandre.*
- *Innkrysning av rømt oppdrettslaks med delvis skotsk opphav i Norge vil innebære en introduksjon av genetisk materiale av et annet genetisk opphav og genetisk sammensetning enn det som finnes naturlig i Norge.*
- *Norsk villaks består av to genetiske grupper og norsk oppdrettslaks har opphav i en av disse. Skotsk laks er en egen genetisk gruppe som er forskjellig fra de to norske genetiske gruppene. Observerte genetiske forskjeller mellom norsk og skotsk villaks skyldes i hovedsak ulike genfrekvenser (dvs frekvensen av ulike varianter av samme gen) slik at kombinasjoner av gener er forskjellig mellom norsk og skotsk laks.*
- *Hvilken effekt villaksopphavet til ulike oppdrettsstammer vil kunne ha må fortrinnsvis vurderes ved å analysere slektskapet mellom de ville opphavspopulasjonene siden stikkprøver fra de ulike oppdrettsstammene i liten grad vil gjenspeile opphavet. Dette skyldes at oppdrettsstammene har opphav i flere forskjellige villakspopulasjoner og at de ved tilfeldigheter vil kunne avvike i ulike retninger bort fra den opprinnelige genetiske sammensetningen.*

Atlantisk laks fra hele utbredelsesområdet grupperes genetisk til: Nord-Amerikansk, Atlantisk, Barents-Kvitsjøen og Baltisk (**Figur 2**).



Figur 2. Fylogenetisk gruppering av Atlantisk laks fra hele utbredelsesområdet, basert på 6176 SNP-er. Figuren er omarbeidet fra Bourret et al. (2013) og viser plasseringen i slektskapstreet av villaks fra Finnmark (Tana), norske laksestammer fra ikke-Finnmark (Numedalslågen, Lærdalselva og Gaula i Sør-Trøndelag) og laksestammer fra Storbritannia.

I **figur 2** ser man at norsk og skotsk laks tilhører samme fylogenetiske gruppe, men studerer man hvordan de ulike elvene grupperes innad den Atlantiske gruppen, ser man også at laks fra Storbritannia (nr. 11-17) danner en egen gruppe forskjellig fra Numedalslågen, Gaula og Lærdalselva (nr. 8-10). I vedleggstabell S3 i Bourret et al. (2013) finnes estimer av parvise genetiske distanser. Ved å se på parvise distanser mellom laks fra Skottland (Tweed, North Esk og Dionard) og de fra Norge (Numedalslågen, Gaula, Lærdalselva og Tana) og visualisere dette i et prinsipalkoordinatanalyse-plot, blir det tydelig at skotsk laks danner en egen genetisk gruppe som er forskjellig fra den norske (**Figur 3**), og videre, at gjennomsnittlig parvis F_{ST} mellom skotsk og norsk laks fra den Atlantiske fylogenetiske gruppen er nesten like stor (0,056) som F_{ST} mellom norsk laks fra den Atlantiske gruppen og laks fra Barents-Kvitsjøengruppen, representert av Tana (0,06).



Figur 3. Genetiske forskjeller mellom norsk og skotsk villaks basert på parvise F_{ST} -estimer fra genetisk variasjon i 6176 SNPer. Data er hentet fra Bourret et al. (2013, tabell S3). F_{ST} -verdier på pilene er gjennomsnittlige parvise estimer mellom populasjoner fra de ulike genetiske gruppene.

Genetiske forskjeller mellom norsk og skotsk villaks er også tidligere vist av Verspoor et al. (2005) med hjelp av allozym-markører, der europeisk laks danner følgende grupper: Island/-Grønland, Russland/Nord-Norge, Sør-Norge/vestkysten av Sverige, Baltikum, Nord-Britiske øyer, Sør-Britiske øyer/Nord-Frankrike, og Sør-Frankrike/Spania.

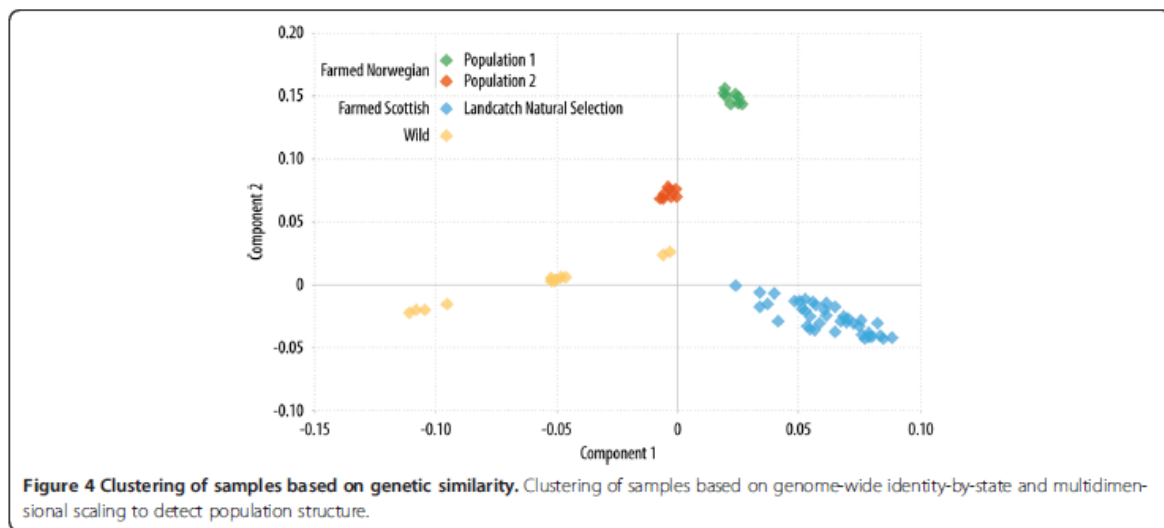
3.1 Analyser av oppdrettsstammer

Det foreligger ikke noe tilsvarende datasett som inkluderer både villaks fra ulike geografiske områder og oppdrettslaks av norsk og skotsk opprinnelse. Prøver av oppdrettslaks er imidlertid ikke gode representanter for å avdekke genetisk opprinnelse, siden de kan være blandinger av villaks fra forskjellige elver eller fra forskjellige fylogenetiske grupper. I tillegg oppviser oppdrettspopulasjoner en betydelig grad av tilfeldig genetisk variasjon som følge av at de ble etablert av et begrenset antall individer (såkalt 'founder effect') og har hatt påfølgende tilfeldig genetisk drift på grunn av lav effektiv bestandsstørrelse (Karlsson et al. 2010). Det siste er tydelig fra estimat av genetisk variasjon mellom norske oppdrettspopulasjoner ($F_{ST}=0,095$) som er betydelig større enn tilsvarende estimat mellom villaksbestander ($F_{ST}=0,038$) (Karlsson et al. 2011).

Disse analysene er basert på såkalt nøytrale genetiske markører som kun sier noe om slektskap mellom populasjoner eller individer. Dette betyr at oppdrettsstammer ved tilfeldigheter forventes å avvike mye fra det ville opphavet etter kun få generasjoner (**Figur 4**). Genetiske distanser målt med nøytrale genetiske markører sier noe om potensialet for utvikling av forskjellige funksjonelle genetiske egenskaper, men kan ikke benyttes for å kvantifisere nedarvede funksjonelle genetiske forskjeller fra deres opphav eller skapt ved rettet avl. Det beste man kan gjøre for å vurdere funksjonelle forskjeller som følge av ulike opphav, er derfor å undersøke slektskapsforholdet mellom de ville populasjonene som har gitt opphav til de ulike oppdrettspopulasjonene.

Dersom de ulike opphavspopulasjonene oppviser nært slektskap, er det større sannsynlighet for at de også har mere lik genetisk sammensetning for viktige funksjonelle egenskaper enn om de oppviser fjernt slektskap og således har utviklet seg uavhengig av hverandre.

Analyse av oppdrettspopulasjoner som består av individer fra forskjellige fylogenetiske grupper kan bli spesielt misvisende dersom man undersøker den samlede genfrekvensen, siden denne kun vil reflektere et gjennomsnitt av genetisk opprinnelse mens enkeltindivider kan reflektere vidt forskjellige genetiske grupperinger. Dette ser ut til å være illustrert av Houston et al. (2014), som fant større variasjon mellom individer av en skotsk oppdrettsstamme med opphav i både norsk og skotsk villaks, enn i norsk oppdrettslaks (**Figur 4**).



Figur 4. Genetiske forskjeller mellom individer fra to populasjoner av norsk oppdrettslaks (Population 1 og Population 2, hver med 8 individer), villaks (totalt 13 individer) fra Skottland, Irland, Norge og Spania, og skotsk oppdrettslaks (Landcatch med 39 individer). Figur hentet fra Houston et al. (2014), licensee BioMed Central Ltd. (<http://creativecommons.org/licenses/by/2.0>).

Houston et al. (2014) identifiserte 132 033 SNP-er ved sekvensering. Fordelingen av genetisk variasjon i disse ble undersøkt hos to avlspopulasjoner av oppdrettslaks fra Norge (kalt Population 1 og Population 2), skotsk oppdrettslaks fra Landcatch og villaks fra Norge, Skottland, Irland og Spania. For disse gruppene av laks (norsk oppdrettslaks, skotsk oppdrettslaks og villaks) var 88 % av SNP-ene polymorfe for alle tre gruppene, 8 % av SNP-ene var bare polymorfe i skotsk oppdrettslaks, 3 % var bare polymorfe i villaks og 1 % var bare polymorfe i norsk oppdrettslaks. Analysen til Houston et al. (2014) er imidlertid basert på et meget begrenset antall individer (13 europeiske villaks, 16 norske oppdrettslaks og 39 skotske oppdrettslaks) og den tilsynelatende meget store forskjellen mellom disse gruppene av genvarianter (alleler) reflekterer sannsynligvis forskjeller i frekvenser av disse. I tillegg var majoriteten av laks brukt for å identifisere SNP-er fra skotsk oppdrettslaks (Landcatch), slik at man også skulle forvente å finne flere polymorfe SNP-er i denne gruppen (Houston et al. 2014). I kontrast til Houston et al. (2014) viste datasettet til Bourret et al. (2013) at samtlige av de undersøkte SNP-ene (6176) var polymorfe i både norsk og skotsk villaks, men her ble et betydelig større antall individer fra hver gruppe ble analysert (140 og 117 individer).

4 Vurdering av genetisk og økologisk risiko

SYNTESE:

- **Oppdrettslaks med delvis skotsk opprinnelse antas å ha like stor sannsynlighet for rømming som norsk oppdrettslaks.**
- **Rømt oppdrettslaks av delvis skotsk opprinnelse vil med stor sannsynlighet spre seg utenfor anleggenes kontroll og krysse seg inn i ville laksebestander i Norge.**
- **Konsekvensene av innkrysning av denne oppdrettslaksen for ville laksebestander forventes å bli større (mer negative) enn konsekvensene av innkrysning av norsk oppdrettslaks.**
- **Samtidig øker usikkerheten siden det ikke er gjort kontrollerte forsøk med oppdrettslaks av delvis skotsk opprinnelse i Norge.**

I NINA Minirapport 381 ble det konkludert slik: «Import av utenlandsk oppdrettslaks kan tillates dersom det kan dokumenteres at den er av norsk opprinnelse, og at den genetiske variasjonen ikke er betydelig lavere enn den er hos norsk oppdrettslaks. Det er også viktig at oppdrettsbetingelsene er kjent og at fiskens egenskaper ikke avviker vesentlig fra det som er vanlig hos norsk oppdrettslaks. Dersom det ikke kan gis dokumentasjon i henhold til beskrivelsen overfor anbefaler vi at det ikke gis tillatelse til import før slik dokumentasjon foreligger.»

NINA Minirapport 381 tok som utgangspunkt at rømming av oppdrettsfisk med bakgrunn i importert materiale vil skje i samme omfang som rømming av eksisterende oppdrettsfisk i Norge i dag. Ved import av laks for bruk i oppdrett må en derfor ta høyde for at et (til dels) stort antall fisk med opphav i dette materialet kan rømme, men at sannsynligheten for at dette skal skje er lav (Jensen et al. 2010). De rapporterte rømmingene av laks, regnbueørret og torsk for årene 2001-2009 som Jensen et al. (2010) studerte, viste at store rømminger (> 10 000 individer) utgjorde 19 % av rømmingsepisodene men var ansvarlig for 91 % av den rømte fisken. Flesteparten av de rapporterte rømmingene skyldes altså et beskjedent antall episoder. I niårsperioden 2001-2009 var gjennomsnittlig antall rapportert rømt oppdrettslaks 436 000 i året med en nedgang i slutten av denne perioden. I sjuårsperioden siden den gang (2010-2016) er gjennomsnittlig antall rapportert rømt oppdrettslaks 211 000 i året (www.fiskeridir.no).

Det faktiske antallet rømt oppdrettslaks er ikke kjent, men det kan under gitte forutsetninger beregnes fra det rapporterte antallet rømt oppdrettslaks og beregnet gjengefangstsannsynlighet ut fra merkeforsøk med oppdrettslaks (Skilbrei et al. 2014). Med denne metoden beregnet Skilbrei et al. (2014) at for årene 2005-2011 var faktisk antall rømt oppdrettslaks fra to til fire ganger så høyt som det rapporterte antallet. En internasjonal rapport i regi av det internasjonale havforskningsrådet (ICES) skriver at antallet rømt oppdrettslaks må kraftig ned for å hindre ytterligere genetisk påvirkning fra rømt oppdrettslaks på villaks (ICES 2016).

Forskningen på de genetiske effektene av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander ble nylig oppsummert av en Workshop (WKCULEF) i regi av det Internasjonale havforskningsrådet (ICES 2016). I deres Executive summary heter det:

“Genetic effects

- *Each year, large numbers of domesticated salmon escape from commercial fish farms. While many of these are reported, the true number of escapees is likely to be significantly higher.*

Escapees are observed in rivers in all regions where farming occurs, although the numbers of escapees vary both spatially and temporally. It has been noted that in some rivers in some years, the numbers of escapees have approached 50% or more of the spawning population.

- *The spawning success of escaped farmed salmon is much lower than wild salmon. Despite this, genetic studies have demonstrated that farmed salmon have displayed widespread introgression in a large number of Norwegian populations where this has been investigated. Introgression has also been shown in other countries, but the full extent of introgression remains to be investigated.*
- *Farmed salmon are domesticated and display significant genetic differences to wild salmon in a wide range of fitness-related traits. Whole-river experimental studies have demonstrated that the offspring of farmed and cultured salmon in general, display lower fitness than their wild counterparts in the wild.*
- *Juvenile escapees and the offspring of farmed salmon compete with wild salmon for territory and food. Therefore, their presence in the natural habitat will reduce the total production of wild fish. Studies have also shown this can result in a decreased overall productivity of the population.*
- *Where farmed salmon have successfully interbred with natural populations, it is likely that recipient populations will display changes in life-history traits. These changes are likely to be maladaptive for the wild population.*
- *The long-term consequences of introgression across river stocks can be expected to lead to reduced productivity and decreased resilience to future impacts such as climate change (i.e. less fish and more fragile stocks).*
- *The evidence from studies in the wild, and the extensive literature relating to salmonids in general, demonstrates that the offspring of farmed salmon display reduced fitness in the wild. However, the results of these studies suggest that the relative success of farmed salmon and, likewise, the relative potential negative effect on a native population, is likely to vary in time and space. Wild populations that are already under evolutionary strain from other challenges such as disease pressure, sea lice infection, over exploitation, habitat destruction and poor water quality are more likely to be sensitive to the potential negative effects of genetic introgression and loss of fitness. Therefore, such effects have to be seen in the context of other challenges.*
- *While recognising that there were still uncertainties, WKCULEF considered that the evidence relating to the impacts of escapees / genetic introgression provided a clear indication of impacts on wild salmon populations. A substantial reduction of escaped farmed salmon in the wild, or sterilization of farmed salmon, would be required in order to minimize effects on native populations.*

In reviewing the latest evidence pertaining to sea lice and genetic interactions, WKCULEF considered where there were gaps in current knowledge and identified areas for further investigation.”

En rekke av arbeidene som ligger bak denne oppsummeringen, er gjort med oppdrettslaks og ville laksebestander i Norge. Det gjelder både kontrollerte forsøk for å måle effektene av rømt oppdrettslaks i elv (Fleming et al. 2000, Skaala et al. 2012), studier som søker å avdekke mekanismene bak de observerte effektene (Solberg et al. 2013, Sundt-Hansen et al. 2015), ny

metodikk for å kvantifisere genetisk innkrysning av oppdrettslaks i villaks (Karlsson et al. 2011, 2014), og studier som kvantifiserer genetisk innkrysning av oppdrettslaks i villaksbestander på en stor geografisk skala (Glover et al. 2013, Karlsson et al. 2016).

Internasjonale systemer for risikovurderinger av introduserte organismer er vanligvis formulert i en ordlyd som fokuserer på introduserte arter. Hos laksefisk er det etterhvert akkumulert en stor litteratur som dokumenterer negative effekter av introduksjoner på populasjons- og underarts-nivå. En såkalt meta-analyse av effekter av introduksjoner av laksefisk har funnet større økologiske effekter av innenarts-introduksjoner enn av mellomarts-introduksjoner (Buoro et al. 2016). Dette støtter opp under konklusjonene til ICES (2016), som sier at en kraftig reduksjon av antallet rømt oppdrettslaks, eller bruk av steril oppdrettslaks, er påkrevd for å minimere effektene på ville laksebestander.

Rømt oppdrettslaks med delvis skotsk opphav øker sannsynligheten for negativ effekt på norske villaksbestander utover de negative effektene med norske oppdrettsstammer. Dette underbygges av at effektene er større når innkrysning skjer mellom oppdrettslaks og villaks med ulikt genetisk opphav, enn når det skjer mellom oppdrettslaks og villaks med et mer likt opphav. I kontrollerte forsøk over to laksegenerasjoner i Irland er effektene av innkrysning av norsk oppdrettslaks større enn i kontrollerte forsøk med norsk oppdrettslaks i Imsa og i Guddalselva. I en storskala analyse av effektene av innkrysning av norsk oppdrettslaks på veksthastighet og livshistorie i norske villaksbestander, ser effektene ut til å være annerledes og til dels større i de villaksbestandene som er minst beslektet med de som ga opphav til norsk oppdrettslaks (delvis fordi de tilhører ulike genetiske grupper, og delvis fordi de har tilpasninger til annet miljø). Så vidt vites finnes det ikke tilsvarende tester av oppdrettslaks med delvis skotsk opprinnelse i norske villaksbestander, og dette øker usikkerheten i vurderingene. Forventningen er imidlertid at økt genetisk og geografisk avstand mellom utsettingspopulasjon (av ulike arter av laksefisk) og utsettingsmiljø med sine lokale bestander, gir økt negativ fitness i forhold til den lokale bestanden (Hindar et al. 1991 og referanser i den artikkelen).

Det er mulig å tenke seg at når den genetiske avstanden mellom oppdrettsstamme og lokal villaksbestand blir stor nok, så kan konsekvensene for villaksbestanden bli mindre, for eksempel som følge av reproduktiv inkompatibilitet mellom oppdrettslaks og villaks. Det er imidlertid ingenting som tyder på at dette er tilfellet mellom skotsk og norsk laks, siden det omsøkte materialet har opprinnelse i både skotsk og norsk laks.

Risikovurderingen i henhold til Council Regulation (EC) No 708/2007 av 11. juni 2007 blir etter dette slik:

Trinn 1

Sannsynlighet for etablering og spredning utenfor det tiltenkte introduksjonsområdet

Hendelse	Sannsynlighet (H, M, L) ⁽¹⁾	Sikkerhet (VC, RC, RU, VU) ⁽²⁾	Kommentarer som støtter vurderingen ⁽³⁾
Den introduserte arten, som har rømt eller spredt seg, foretar en vellykket kolonisering og etablerer en bestand i det tiltenkte introduksjonsområdet, men utenfor akvakulturanleggets kontroll.	H	VC	Oppdrettslaks av delvis skotsk opprinnelse antas å rømme i samme omfang som norsk oppdrettslaks. Det faktiske antallet oppdrettslaks som rømmer er beregnet til å være to til fire ganger det rapporterte antallet. Rømt oppdrettslaks av delvis skotsk avstamning vil med stor sannsynlighet reprodusere og etablere seg i naturen utenfor anleggets kontroll. Oppdrettslaks rømmer fra akvakultur i Norge (mest fra åpne anlegg, men også i noen tilfeller fra lukkede anlegg) og gyter med hverandre og med villaks i norske vassdrag. Rømt oppdrettslaks kan etterlate seg avkom som gjennomfører en full livssyklus i norsk natur. Rømt oppdrettslaks kan spre seg raskt etter rømming, og gjenfangsten etter rømming er ofte begrenset. Rømt oppdrettslaks går opp i vassdrag både nært og fjernt fra rømmingsstedet, delvis avhengig av livsstadium og tid på året for rømmingen.
Den introduserte arten, som har rømt eller spredt seg, sprer seg utenfor det tiltenkte introduksjonsområdet.	H	RC	Rømt oppdrettslaks av delvis skotsk avstamning vil med stor sannsynlighet spre seg utenfor det tiltenkte introduksjonsområdet. Akvakulturanlegg finnes langs hele norskekysten, og rømt oppdrettslaks er registrert i flesteparten av undersøkte laksevassdrag i Norge. Eksperimenter med merket oppdrettslaks har vist at de kan spre seg vidt innen Norge og utover Norges grenser, både mot Kolahalvøya og vestkysten av Sverige. Avkom av oppdrettslaks har større feilvandring (når de slippes som smolt fra utløpet av et vassdrag i forsøk) enn avkom av lokal villaks.
Endelig vurdering ⁽⁴⁾	H	RC	

(1) H = Høy, M = Middels, L = Lav.

(2) VC = Meget sikker, RC = Rimelig sikker, RU = Rimelig usikker, VU = Meget usikker.

(3) Retningslinjer for vurderingen finnes i Appendix A och Appendix B till ICES Code of Practice.

(4) Den endelige vurderingen av sannsynlighet for etablering og spredning gis samme verdi som den faktor som har den laveste verdien (eksempel: om sannsynligheten vurderes å være henholdsvis høy og lav, blir den endelige vurderingen lav). Begge faktorene — sannsynligheten for at organismen foretar en vellykket kolonisering og etablerer en bestand i det tiltenkte introduksjonsområdet (det være seg et lukket miljø som et anlegg eller et naturlig levested) og sannsynligheten for at organismen sprer seg utenfor det tiltenkte introduksjonsområdet (som forklart ovenfor) — må altså inntreffe for at arten skal kunne etablere seg utenfor det tiltenkte introduksjonsområdet.

Den endelige vurderingen av sikkerhet gis samme verdi som den faktor som har lavest grad av sikkerhet. I den endelige vurderingen bør skadeligheten av etablering og spredning tas hensyn til.

Trinn 2**Konsekvenser av etablering og spredning**

Hendelse	Sannsynlighet (H, M, L)	Sikkerhet (VC, RC, RU, VU)	Kommentarer som støtter vurderingen ⁽⁵⁾
Genetisk sammenblanding med lokale populasjoner medfører tap av genetisk mangfold.	H	VC	Genetisk sammenblanding med rømt oppdrettslaks av delvis skotsk opprinnelse vil gi økt tap av genetisk mangfold Det er vist at genetisk sammenblanding av oppdrettslaks med lokale ville laksepopulasjoner reduserer det genetiske mangfoldet <i>mellom</i> populasjoner og <i>innen</i> populasjoner på lang sikt.
Konkurranse (føde, område) med eller predasjon på naturlig forekommende populasjoner, som fører til deres lokale utryddelse.	M	RC	Rømt oppdrettslaks konkurrerer med villaks om gyting. Avkom av rømt oppdrettslaks konkurrerer med ville laksunger om mat og plass i elven. Dette er vist å redusere smoltproduksjonen og også redusere produktiviteten til den lokale laksebestanden. Effekten av konkurranse reduserer bestandens evne til å motstå ytterligere innkrysning, men det er ikke forventet at konkurranse i seg selv fører til lokal utryddelse. Avkom av rømt oppdrettslaks av delvis skotsk opprinnelse har sannsynligvis størst konkurranseevne i de norske vassdragene som likner miljøforholdene i skotske vassdrag (Vi kjenner ikke til forsøk der dette er testet.). I en tid med tiltagende effekter av klimaendringer kan dette gjelde et større antall vassdrag enn i dag.
Andre uønskede hendelser av økologisk art	M	RC	Redusert fitness og levedyktighet etter innkrysning i ville populasjoner, vil redusere disse populasjonenes evne til å motstå effekten av andre faktorer som påvirker laks.
Noen av de ovenfor nevnte hendelsene fortsetter selv etter at den introduserte arten fjernes.	H	VC	Genetisk innkrysning med økologiske effekter skjer også i generasjonen(e) etter at oppdrettslaksen rømmer. Dessuten kan effektene av innkrysning spre seg ved at avkom av rømt oppdrettslaks vandrer til andre elver enn der de klekkes. Selv om rømt oppdrettslaks kan kjennes igjen på ytre kjennetegn og vekstmønster i skjellene, så kan ikke avkom av rømt oppdrettslaks som er klekket i naturen skilles fra lokal villaks på ytre karakterer. Dette vanskeliggjør opprydningsaksjoner etter at innkrysningen er skjedd.
Endelig vurdering (6)	H	RC	

(5) Retningslinjer for vurderingen finnes i Appendix A och Appendix B till ICES Code of Practice.

(6) Den endelige vurderingen av konsekvensene av etablering og spredning gis samme verdi som den faktor som har den høyeste verdien, og den endelige vurderingen av sikkerhet gis samme verdi som den faktor som har lavest grad av sikkerhet.

Trinn 3**Risikopotensiale i forbindelse med fremmede og lokalt fraværende arter (locally absent species)**

En samlet verdi gis på grunnlag av vurderingene i trinn 1 og 2:

Komponent	Risikopotensial (H, M, L)	Sikkerhet (VC, RC, RU, VU)	Kommentarer som støtter vurderingen ⁽⁷⁾
Etablering og spredning (trinn 1)	H	RC	H er valgt fordi rømming av oppdrettslaks skjer årvisst, fordi undersøkelser viser at rømt oppdrettslaks etterlater seg avkom i naturen og påvirker ville laksebestander genetisk og økologisk, og fordi rømt oppdrettslaks og deres avkom kan spre seg over store avstander. RC er valgt fordi kunnskapen over er generell og bl.a. studert med norske oppdrettsstammer i Norge og i Irland, mens det ikke er gjort eksperimenter i Norge med den aktuelle oppdrettsstammen.
Økologiske følger (trinn 2)	H	RC	H er valgt fordi det er vist av norsk oppdrettslaks krysser seg inn i ville populasjoner i ulike regioner av Norge, og i andre land den er spredd til. Dette reduserer det genetiske mangfoldet mellom bestander, og det reduserer produktiviteten og levedyktigheten til de ville laksepopulasjonene som oppdrettslaksen krysser seg inn i. RC er valgt fordi kunnskapen om økologiske effekter er generell og ikke knyttet til eksperimenter med den aktuelle oppdrettsstammen i Norge.
Endelig vurdering av det samlede risikopotensial ⁽⁸⁾	H	RC	

(7) Retningslinjer for vurderingen finnes i Appendix A och Appendix B till ICES Code of Practice.

(8) Den endelige vurderingen av risikopotensialet gis samme verdi som den høyeste av de to sannsynlighetene om det ikke finnes noe sannsynlighetstrinn mellom de to vurderingene (eksempel: om sannsynligheten for etablering og spredning er høy og sannsynligheten for økologiske konsekvenser er middels, blir den endelige vurderingen den høyeste av de to, altså høy). Om det finnes en sannsynlighetstrinn mellom de to vurderingene (dvs. en kombinasjon av høy og lav) blir den endelige vurderingen middels.

Resultatet av vurderingen uttrykkes med følgende risikonivåer:

En introduksjon med høy risiko:

- a) innebærer en høy risiko for å skade biodiversiteten ved spredning og andre økologiske konsekvenser

KOMMENTAR: Oppfylt i eksperimentelle og empiriske studier i Norge og i andre land med lakseoppdrett.

- b) skjer under oppdrettsvilkår som øker risikoen for slik skade

KOMMENTAR: Oppfylt i åpne oppdrettsanlegg i sjøen som gjelder det store flertallet av sjøanlegg i Norge. Innslag av skotsk laks gjør skadepotensialet større, men øker også usikkerheten omkring konsekvensene, siden tilsvarende forsøk ikke er utført. Det er imidlertid vist gjentatte ganger at utsetting/rømming av stammer som har økt geografisk og/eller genetisk avstand til de lokale ville populasjonene, medfører større økologiske effekter av innkrysning.

- c) involverer et akvakulturanlegg som selger levende akvakulturdyr for videre oppdrett eller utsetting

KOMMENTAR: Siden det søkes om import av en ny oppdrettsstamme, regner vi det som sikkert at stammen er ment for spredning i næringen, og ikke kun som matproduksjon av en enkelt import.

- d) Introduksjonen innebærer derfor stor risiko og tillatelse bør avslås (med mindre omfattende risikoreduserende tiltak kan iverksettes - vurderes av KLD).

KOMMENTAR: Vi har ikke vurdert risikoreduserende tiltak. Det må likevel anføres at import av nye oppdrettsstammer medfører reduserte muligheter til å gjennomføre risikoreduserende tiltak, siden noen av tiltakene som brukes i dag (for eksempel en genetisk kontroll av all laks som brukes som stamfisk i pålagte og frivillige utsettinger) vil bli mer vanskelige å gjennomføre dersom det brukes oppdrettsstammer som ikke er godt beskrevet genetisk i forhold til de ville populasjonene de kommer i kontakt med.

En introduksjon med middels risiko:

- a) innebærer en middels risiko for å skade biodiversiteten ved spredning og andre økologiske konsekvenser

- b) skjer under oppdrettsvilkår som ikke nødvendigvis øker risikoen for slik skade, fordi det tas hensyn til artene og inneslutningsforholdene

- c) involverer et akvakulturanlegg som hovedsakelig selger produkter til konsum

- d) Introduksjonen innebærer derfor middels risiko og tillatelse bør avslås (med mindre risikoreduserende tiltak kan iverksettes - vurderes av KLD).

En introduksjon med lav risiko:

- a) innebærer lav risiko for å skade biodiversiteten ved spredning og andre økologiske konsekvenser

- b) skjer under oppdrettsvilkår som ikke øker risikoen for slik skade

- c) involverer en akvakulturanlegg som kun selger produkter til konsum

- d) gir derfor grunnlag for ubetydelig risiko og tillatelse bør gis.

5 Referanser

- Anon. (2016). Klassifisering av 104 laksebestander etter kvalitetsnorm for villlaks. Temarapport 4, Trondheim, 85 pp. www.vitenskapsradet.no
- Baranski M, Moen T, Våge DI. (2010). Mapping of quantitative trait loci for flesh colour and growth traits in Atlantic salmon (*Salmo salar*). Genet Sel Evol 42: 17.
- Barson N. J., Aykanat T., Hindar K., Baranski M., Bolstad G. H., Fiske P., Jacq C., Jensen A. J., Johnston S. E., Karlsson S., Kent M., Moen T., Niemelä E., Nome T., Næsje T. F., Orell P. Romakaniemi, A., Sæggrov H., Urdal K., Erkinaro J., Lien S., Primmer, C. R. (2015). Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon. Nature 528: 405-408.
- Bourret V, Kent MP, Primmer CR, Vasemägi A, Karlsson S, Hindar K et al. (2013). SNParray reveals genome-wide patterns of geographical and potential adaptive divergence across the natural range of Atlantic salmon (*Salmo salar*). Molecular Ecology 22: 532–551.
- Buoro M, Olden JD, Cucherousset J (2016). Global Salmonidae introductions reveal stronger ecological effects of changing intraspecific compared to interspecific diversity. Ecology Letters 19: 1363-1371. doi: 10.1111/ele. 12673
- Coulson M. (2013). Report on genetic tool development for distinguishing farmed vs. wild fish in Scotland. Managing Interactions Aquaculture Project 2011/12. Managing Interactions – Report on Genetics. 34 pp.
- Fleming IA, Hindar K, Mjølnerød IB, Jonsson B, Balstad T, Lamberg A (2000). Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. Proc R Soc Lond B 267: 1517–1523.
- Gjedrem T, Gjølén HM, Gjerde B (1991). Genetic origin of Norwegian farmed Atlantic salmon. Aquaculture 98: 41–50.
- Gjedrem T, Baranski M (red.) (2009). Selective Breeding in Aquaculture: An Introduction. Springer, London, 221 pp. ISBN: 978-90-481-2773-3.
- Gjølén HM, Bentsen HB (1997). Past, present, and future of genetic improvement in salmon aquaculture. ICES J Mar Sci 54: 1009–1014.
- Glover KA, Quintela M, Wennevik V, Besnier F, Sørvik AG, Skaala Ø (2012). Three decades of farmed escapees in the wild: a spatio-temporal analysis of Atlantic salmon population genetic structure throughout Norway. PLoS One 7: e43129.
- Glover KA, Pertoldi C, Besnier F, Wennevik V, Kent M, Skaala Ø (2013). Atlantic salmon populations invaded by farmed escapees: quantifying genetic introgression with a Bayesian approach and SNPs. BMC Genetics 14: 74.
- Gutierrez AP, Lubieniecki KP, Davidson EA, Lien S, Kent MP, Fukui S, et al. (2012). Genetic mapping of quantitative trait loci (QTL) for body-weight in Atlantic salmon (*Salmo salar*) using a 6.5K SNP array. Aquaculture 358–359: 61–70.
- Hindar K, Ryman N, Utter F (1991). Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48: 945-957.
- Houston RD, Taggart JB, Cézard T, Bekaert M, Lowe NR, Downing A, Talbot R, Bishop SC, Archibald AL, Bron JE, Penman DJ, Davassi A, Brew F, Tinch AE, Gharbi K, Hamilton A (2014). Development and validation of a high density SNP genotyping array for Atlantic salmon (*Salmo salar*). BMC Genomics 15: 90. DOI: 10.1186/1471-2164-15-90
- ICES (2016). Report of the Workshop to address the NASCO request for advice on possible effects of salmonid aquaculture on wild Atlantic salmon populations in the North Atlantic (WKCULEF), 1–3 March, Copenhagen, Denmark. ICES CM 2016/ACOM 42: 44 pp.
- Jensen Ø, Dempster T, Thorstad EB, Uglem I, Fredheim A (2010). Escapes of fishes from Norwegian sea-cage aquaculture: causes, consequences, and prevention. Aquaculture Environment Interactions 1: 71-83.

- Karlsson S, Moen T, Hindar K (2010). Contrasting patterns of gene diversity between microsatellites and mitochondrial SNPs in farm and wild Atlantic salmon. *Conservation Genetics* 11: 571-582.
- Karlsson S, Moen T, Lien S, Glover KA, Hindar K (2011). Generic genetic differences between farmed and wild Atlantic salmon identified from a 7K SNP-chip. *Molecular Ecology Resources* 11 (Suppl. 1): 247-253.
- Karlsson S, Diserud OH, Moen T, Hindar K (2014). A standardized method for quantifying unidirectional genetic introgression. *Ecology and Evolution* 4: 3256-3263.
- Karlsson S, Diserud OH, Fiske P, Hindar K (2016). Widespread genetic introgression of escaped farmed Atlantic salmon in wild salmon populations. *ICES Journal of Marine Science* 73: 2488-2698. doi:10.1093/icesjms/fsw121
- Lien S., et al. (2011). A dense SNP-based linkage map for Atlantic salmon (*Salmo salar*) reveals extended chromosome homeologies and striking differences in sex-specific recombination patterns. *BMC Genomics* 12: 615.
- Lien S, Koop BF, Sandve SR, et al. (2016). The Atlantic salmon genome provides insight into rediploidization. *Nature* 533: 200-205.
- McGinnity P, Prodöhl P, Ferguson A, Hynes R, O'Maoileidigh N, Rogan G, Taggart J, Cross T (2003). Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interaction with escaped farm salmon. *Proc R Soc Lond B* 270: 2443–2520.
- Mjølnerød IB, Refseth UH, Karlsen E, Balstad T, Jakobsen KS, Hindar K (1997). Genetic differences between two wild and one farmed population of Atlantic salmon (*Salmo salar*) revealed by three classes of genetic markers. *Hereditas* 127:239–248.
- Mork J, Bentsen HB, Hindar K, Skaala Ø. (1999). Genetiske interaksjoner mellom oppdrettslaks og vill laks, pp. 181-200 i *Til laks åt alle kan ingen gjera? Norges offentlige utredninger 1999:9*, Statens forvaltningsstjeneste, Oslo.
- Norris AT, Bradley DG, Cunningham EP (1999). Microsatellite genetic variation between and within farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Aquaculture* 180: 247–264.
- Reid DP, Szanto A, Glebe B, Danzmann RG, Ferguson MM. (2005). QTL for body weight and condition factor in Atlantic salmon (*Salmo salar*): comparative analysis with rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Heredity* 94:166–172.
- Robertsen G, Hindar K (2012). Betenkning angående import av laksefisk. NINA Minirapport 381. 15 pp.
- Skaala Ø, Høyheim B, Glover K, Dahle G (2004). Microsatellite analysis in domesticated and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) allelic diversity and identification of individuals. *Aquaculture* 240: 131–143.
- Skaala Ø, Taggart JB, Gunnes K (2005). Genetic differences between five major domesticated strains of Atlantic salmon and wild salmon. *Journal of Fish Biology* 67 (Suppl. A): 118-128.
- Skaala Ø, Glover KA, Barlaup BT, Svåsand T, Besnier F, Hansen MM, 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.
- Skilbrei OT, Heino M, Svåsand T (2014). Using simulated escape events to assess the annual numbers and destinies of escaped farmed Atlantic salmon of different life stages from farm sites in Norway. *ICES Journal of Marine Science* 72: 670-685.
- Solberg MF, Skaala Ø, Nilsen F, Glover KA (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(1): e54469. doi:10.1371/journal.pone.0054469
- 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.
- Verspoor E, Beardmore JA, Consuegra S, García de Leániz C, Hindar K, Jordan WC, Koljonen M-L, Mahkrov AA, Paaver T, Sánchez JA, Skaala Ø, Titov S, Cross TF (2005). Population structure in

the Atlantic salmon: insights from 40 years of research into genetic protein variation. *Journal of Fish Biology* 67 (Suppl A): 3-55.

www.nina.no

ISSN: 2464-2797

ISBN: 978-82-426-3012-4

Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Sluppen, 7485 Trondheim

Besøks-/leveringsadresse: Høgskoleringen 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