

1835

NINA Rapport

Genetiske analyser av Nidelva (Arendalsvassdraget) og omkringliggende vassdrag

Ingerid Julie Hagen og Sten Karlsson



NINAs publikasjoner

NINA Rapport

Dette er NINAs ordinære 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 engelsk, som NINA Report.

NINA Temahefte

Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. Heftene har vanligvis en populærvitenskapelig form med vekt på illustrasjoner. NINA Temahefte kan også utgis på engelsk, som NINA Special Report.

NINA Fakta

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. 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 forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler og i populærfaglige bøker og tidsskrifter.

Genetiske analyser av Nidelva (Arendalsvassdraget) og omkringliggende vassdrag

Ingerid Julie Hagen
Sten Karlsson

Hagen, I.J. & Karlsson, S. 2020. Genetiske analyser av Nidelva (Arendalsvassdraget) og omkringliggende vassdrag. NINA Rapport 1835. Norsk institutt for naturforskning.

Trondheim, mai 2020

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-4595-1

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

KVALITETSSIKRET AV

Kjetil Hindar

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningsjef Ingeborg Palm Helland (sign.)

OPPDRAGSGIVER(E)/BIDRAGSYTER(E)

Fylkesmannen i Aust-Agder og Vest-Agder

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER/BIDRAGSYTER

Frode Kroglund

FORSIDEBILDE

Nidelva © Frode Kroglund

NØKKELORD

Villaks

Reetablering

Nidelva

Genetikk

Laksebestand

Innkrysning

KONTAKTOPPLYSNINGER

NINA hovedkontor
Postboks 5685 Torgarden
7485 Trondheim
Tlf: 73 80 14 00

NINA Oslo
Gaustadalléen 21
0349 Oslo
Tlf: 73 80 14 00

NINA Tromsø
Postboks 6606 Langnes
9296 Tromsø
Tlf: 77 75 04 00

NINA Lillehammer
Vormstuguvegen 40
2624 Lillehammer
Tlf: 73 80 14 00

NINA Bergen
Thormøhlens gate 55
5006 Bergen
Tlf: 73 80 14 00

www.nina.no

Sammendrag

Hagen, I.J. & Karlsson, S. 2020. Genetiske analyser av Nidelva (Arendalsvassdraget) og omkringliggende vassdrag. NINA Rapport 1835. Norsk institutt for naturforskning.

Den opprinnelige laksebestanden i Arendalsvassdraget (heretter Nidelva) i Agder gikk tapt som følge av forsurening av vassdraget over en lang periode på 1900-tallet. I løpet av 1990-tallet førte kalking og mindre sur nedbør til at laks igjen kunne etablere seg i vassdraget. Re-etablering av laks i Nidelva har hovedsakelig skjedd ved at vassdraget har mottatt individer fra andre omkringliggende bestander. Videre har noe øyerogn av laks fanget i Storelva (Vegårsvassdraget) blitt plantet i Nidelva.

I denne rapporten har vi kartlagt bestandsstrukturen til laksen i 11 bestander på Sørlandet og Østlandet. Ved hjelp av denne informasjonen har vi forsøkt å identifisere hvilke bestander som bidrar til re-etablering av bestanden i Nidelva. Videre har vi estimert graden av innkrysning av rømt oppdrettslaks i Nidelva og omkringliggende vassdrag. Vi har benyttet til sammen 177 nøytrale og funksjonelle genetiske markører til å kartlegge genetiske likheter og forskjeller mellom bestandene, beregne slektskap ut i fra stikkprøvene og til å estimere grad av innkrysning både på individnivå og bestandsnivå.

Resultatene som er presentert i rapporten tilsier at Nidelva sannsynligvis har blitt re-etablert av individer med opphav i vassdrag som ligger i geografisk nærhet til Nidelva. Storelva, Mandalselva, Otra og til en viss grad Tovdalselva har små genetiske forskjeller mot Nidelva på nøytrale markører og tilsvarende allelfrekvens på markører i to gener som har vist stor grad av lokal tilpasning. Dette tilsier at disse bestandene sannsynligvis har bidratt til re-etableringen av Nidelva. Videre tilsier resultatene på at Nidelva ikke er utsatt for noen stor grad av innkrysning av rømt oppdrettslaks, eller at den mottar mye villaks som har opphav i rømt oppdrettslaks fra andre vassdrag. Kvina var den eneste av bestandene inkludert i rapporten hvor det ble funnet signifikant innkrysning.

Ingerid Julie Hagen Arnesen, NINA, Postboks 5685 Torgarden, 7485 Trondheim;
ingerid.arnesen@nina.no

Sten Karlsson, NINA, Postboks 5685 Torgarden, 7485 Trondheim; sten.karlsson@nina.no

Innhold

Sammendrag	3
Innhold	4
Forord	5
1 Innledning	6
1.1 Betydning av utveksling av individer mellom bestander	6
1.2 Innkrysning av rømt oppdrettslaks	6
1.3 Nidelva (Arendalsvassdraget)	7
1.4 Prosjektets delmål	7
2 Metode	8
2.1 Tilgjengelig materiale.....	8
2.2 Analyser av genetisk struktur	9
2.3 Forskjeller i allelfrekvens på funksjonelle markører	9
2.4 Beregning av slektskap innad i bestandene.....	9
2.5 Beregning av genetisk innkrysning av oppdrettslaks	10
3 Resultater	11
3.1 Genetisk struktur.....	11
3.1.1 Genetisk struktur basert på nøytrale markører.....	11
3.1.2 Genetisk struktur basert på funksjonelle markører	12
3.1.3 Genetisk struktur basert på mitokondriell haplotype	14
3.2 Slektskap innen bestander	16
3.3 Innkrysning av rømt oppdrettslaks	17
4 Diskusjon	18
5 Referanser	20

Forord

Under en lang periode på 1900-tallet ble laksebestandene på Sørlandet negativt påvirket av sur nedbør og nesten alle bestander ble utryddet eller sterkt redusert. Etter et omfattende kalkingsarbeid har vannkvaliteten blitt forbedret og laksen har kommet tilbake til vassdragene. Bestandene har blitt reetablert både ved utsettinger og ved feilvandring av laks fra omkringliggende vassdrag. Den generelle forståelsen fra tidligere genetiske analyser er at mange av de opprinnelige bestandene har gått tapt og at elvene er blitt reetablert av laks fra mange forskjellige omkringliggende vassdrag. Den naturlige genetiske strukturen kan derfor ha blitt utvasket. Et viktig spørsmål for å forstå den videre rekrutteringen i de forskjellige vassdragene er hvorvidt denne også fremover er avhengig av gytefisk fra andre elver eller om de forskjellige vassdragene etter reetablering utvikler egne, selvrekrutterende bestander. Dette prosjektet gir en oppdatert status over den populasjonsgenetiske strukturen hos laks på Sørlandet med spesielt fokus på å forsøke å identifisere opprinnelsen til laksen som gyter i Nidelva. Vi gir også en oppdatert status på innkrysning av rømt oppdrettslaks i de forskjellige elvene.

Vi vil takke Frode Kroglund (Fiskeforvalter hos Fylkesmannen i Agder) for oppdraget og nyttige diskusjoner i forkant av dette prosjektet. Vi vil også takke labingeniørene på NINA-Genlab for DNA ekstraksjon og genotyping.

Juni 2020, Ingerid Julie Hagen og Sten Karlsson

1 Innledning

Under hele 1900-tallet var laksebestandene på Sørlandet sterkt negativt påvirket av forsuring og på 70-tallet hadde nesten alle bestander dødd ut (Hesthagen mfl. 2010). Etter omfattende kalking har man lyktes å forbedre vannkvaliteten og laksen er nå tilbake i vassdragene. For kvalitetsmålet «gytebestandsmål og høstningspotensial» i kvalitetsnormen (Anon 2016) har to elver svært god status (Otra og Audna), én god status (Mandalselva), én moderat status (Lygna), én dårlig status (Kvina) og tre svært dårlig status (Nidelva, Tovdalselva og Søgneelva). I forhold til andre norske laksebestander har de fleste bestandene, unntatt Kvina, på Sørlandet liten grad av genetisk innkrysning med rømt oppdrettslaks (Diserud mfl. 2019). Tidligere genetiske analyser danner et bilde av at den naturlige genetiske strukturen før bestandene kollapset er borte og at bestandene blitt reetablert av laks fra mange forskjellige nærliggende vassdrag (Kroglund mfl. 2008, Hindar & Balstad 2010). Etter hvert som de ulike elvene blir reetablert og oppnår sitt produksjonspotensial er det nærliggende å tro at det vil utvikle seg selvrekutterende bestander med distinkte genetiske forskjeller. I hvilken grad bestandene er selvrekutterende er et sentralt spørsmål for å vurdere status og videre utvikling av bestandene. I dette prosjektet gir vi en oppdatert status på genetisk struktur av laks på Sørlandet med spesielt fokus på spørsmålet om i hvilken grad laksen i Nidelva er selvrekutterende og hvor feilvandrende gytelaks kommer fra.

1.1 Betydning av utveksling av individer mellom bestander

Molekylærgenetiske metoder kan gi informasjon om opphav, størrelse og grad av isolasjon til en bestand. Grad og fordeling av genetisk variasjon innen og mellom bestander styres av tilfeldig genetisk drift, gjensidig utveksling av individer med andre bestander (genflyt) og naturlig seleksjon. Store bestander har liten tilfeldig genetisk drift og dermed et lite tap av genetisk variasjon og har som regel mer genetisk variasjon enn mindre bestander (Wright, 1931; Frankham, 1996). Bestander som er gjenstand for genflyt fra andre bestander vil ha mer genetisk variasjon og være genetisk mer like enn isolerte bestander (Wright, 1943). Genetisk drift innebærer at frekvensen av ulike genvarianter (alleler) endrer seg innen bestanden som følge av tilfeldigheter. Dette fører til genetiske forskjeller mellom bestander. Genetiske forskjeller mellom bestander motvirkes ved utveksling av gener mellom bestandene (genflyt). Graden av parvis genetisk isolasjon mellom bestander kan måles ved en fikseringsindeks, såkalt F_{ST} -verdi (Wright, 1943).

Laks er oppdelt i genetisk adskilte bestander med en liten grad av feilvandring (genflyt) mellom bestandene (Bourret mfl. 2013, Ozerov mfl. 2017). Begrenset genflyt mellom laksebestander og store forskjeller i elvemiljø gjør at laksen ved naturlig seleksjon også er genetisk tilpasset de ulike vassdragene (Garcia de Leaniz mfl. 2007, Barson mfl. 2015). Den genetiske strukturen og de lokale genetiske tilpasningene vil gå tapt dersom bestandene blir kraftig redusert eller forsvinner, slik som laksebestandene på Sørlandet (Hindar & Balstad 2010). Den lokale genetiske integriteten og tilpasningen vil også bli nedbrutt av genflyt av laks fra fremmede bestander. Et ekstremt tilfelle av slik genflyt er innkrysning av rømt oppdrettslaks (Karlsson mfl. 2016a, Diserud mfl. 2019). På grunn av kollapsen av rekruttering har laksebestandene på Sørlandet mistet sin naturlige genetiske tilpasning til de ulike vassdragene, men er forholdsvis lite påvirket av innkrysning med rømt oppdrettslaks (Diserud mfl. 2019).

1.2 Innkrysning av rømt oppdrettslaks

Kunstig seleksjon for økonomisk viktige trekk og genetisk drift i oppdrettslinjene (Gjedrem & Baranski 2009) har medført at oppdrettslaks er svært forskjellig fra villaks (Debes & Hutchings 2014, Einum & Fleming 1997, Fraser mfl. 2010, Solberg mfl. 2013, Thodesen mfl. 1999, Yates mfl. 2015, Glover mfl. 2017). Oppdrettslaksen er av den grunn dårligere tilpasset livet i naturen. Innkrysning av oppdrettslaks i ville bestander medfører negative konsekvenser for villaksen (Fleming mfl. 2000, McGinnity mfl. 2003). Dette inkluderer endringer i viktige livshistorieegenskaper

som alder ved kjønnsmodning og vekst (Bolstad mfl. 2017). Vi har utviklet et sett med genetiske markører som uavhengig av villakspopulasjon eller oppdrettslaksstamme skiller mellom villaks og oppdrettslaks (Karlsson mfl. 2011). På bakgrunn av dette verktøyet har vi også utviklet en standardisert metode for å beregne sannsynligheten for at et individ har oppdrettsgenetisk opphav (Karlsson mfl. 2014). Ved hjelp av denne metoden kan innkrysning beregnes både på individnivå og på bestandsnivå. Innkrysning er per i dag estimert for 225 ville bestander i Norge (Diserud mfl. 2019).

1.3 Nidelva (Arendalsvassdraget)

Nidelva er sterkt regulert og laksebestanden i vassdraget har vært i dårlig forfatning som følge av reguleringseffekter og forsurening (Ugedal mfl. 2001). På 1900-tallet gjennomgikk vassdraget flere episoder med pH under 5,0 og påfølgende høye verdier av labilt aluminium (Hindar mfl. 1997). Dette førte til at Nidelva mistet sin tidligere store laksebestand, som i ettertid har blitt re-etablert av laks fra flere forskjellige villaksbestander. Dette har hovedsakelig skjedd ved naturlig spredning fra omkringliggende elver til Nidelva (feilvandring fra andre bestander), og ved planting av 100 000 øyerogn med opphav i laks fra Storelva (Barlaup mfl. 2006). Videre har merkestudier av utvandrende smolt og gjenfangst av voksenfisk indikert at antallet oppvandrende laks ikke alene kan være rekruttert fra Nidelva, men må være supplert av laks fra andre vassdrag (Frode Kroglund pers. medd). Tidligere genetiske analyser av laksen i Nidelva som har basert seg på historiske prøver fra 1922, 1936 og 1947, samt prøver fra 1990-tallet og 2000-tallet har vist at laksen i Nidelva har endret seg genetisk og at Nidelvlaksen i dag har et annet opphav enn den opprinnelige stammen (Hindar mfl. upubliserte data). En sentral problemstilling er å forstå hvilke omkringliggende elver som bidrar med gytefisk til Nidelva i reetableringsfasen. Det er også av betydning å forstå i hvilken grad rømt oppdrettslaks eller individer med opphav i rømt oppdrettslaks bidrar i re-etableringen av bestanden. I Skienselva og Numedalslågen har det blitt registrert signifikant moderat innkrysning av oppdrettslaks, mens det i Kvina har blitt registrert store signifikante genetiske endringer. Ingen genetiske endringer er registrert i de undersøkte bestandene som geografisk sett ligger nærmest Nidelva (Tovdalselva og Otra) (Diserud mfl. 2019). Prøvematerialet som ble benyttet i Kvalitetsnormen (Diserud mfl. 2019) for Storelva var lite. I denne rapporten suppleres enkelte bestander på Sørlandet med ytterligere prøver som kan gi mer informasjon om graden av innkrysning.

1.4 Prosjektets delmål

Følgende delmål har blitt definert for prosjektet:

- 1) Kartlegge bestandsstrukturen til laksen i 11 laksebestander på Sørlandet og Østlandet.
- 2) Identifisere opprinnelsen til laksen som gyter i Nidelva.
- 3) Vurdere om laksen i Nidelva er på vei til å bli mer genetisk forskjellig fra andre omkringliggende bestander og dermed utvikle et eget genetisk særpreg.
- 4) Måle innkrysning av rømt oppdrettslaks i Nidelva og omkringliggende elver og vurdere om laks med oppdrettsopphav sprer seg til Nidelva fra omkringliggende elver.

2 Metode

2.1 Tilgjengelig materiale

Genetiske analyser av laks fra Nidelva og 10 omkringliggende elver er basert på prøvemateriale listet i **tabell 1**. De til sammen 11 vassdragene som det er brukt materiale fra er indikert på kartet i **figur 1**.



Figur 1: Geografisk plassering av de 11 bestandene som er inkludert i rapporten.

Individer fra disse vassdragene har blitt genotypet for 177 SNP-markører (Single Nucleotide Polymorphisms) som gir informasjon om slektskap, genetisk likhet og sannsynlighet for oppdrettsopphav. Av de genetiske markørene er 164 nøytrale, hvilket betyr at de ligger i områder av genomet som ikke koder for gener og som dermed ikke (i vesentlig grad) er utsatt for naturlig seleksjon. Genetiske forskjeller i disse markørene reflekterer dermed nøytrale prosesser som genflyt (utveksling) og genetisk drift. Blant de 164 nøytrale SNP-markørene er 149 lokalisert i kjerne-DNA og 15 i det mitokondrielle arvestoffet. Til forskjell fra kjerne-DNA som nedarves fra både mor og far, nedarves det mitokondrielle arvestoffet kun fra mor. De funksjonelle markørene omfatter blant annet to gener som er kjent for å være under naturlig seleksjon: Vgll3 og Six6. Disse genene forklarer en stor grad av alder ved kjønnsmodning hos laks (Barson mfl. 2015), hvilket er en egenskap som ofte viser elvespesifikk (og dermed bestandsspesifikk) tilpasning. Totalt ble 485 individer genotypet. Et fåtall (10) individer hadde en genotypingsrate under 80 % og ble derfor fjernet fra videre genetiske analyser. Videre hadde fem individer fra Audna en genotypingsrate over 80 %, men ble ikke tilordnet en P(wild) verdi da nødvendige markører manglet for disse individene. En full oversikt over antall prøver fra hver bestand og genotypingsrate finnes i **tabell 1**.

Tabell 1: Bestander inkludert i prosjektet, prøvenes innsamlingsår, totalt antall individer samlet inn, antall individer med genotyperate $\geq 80\%$ og antall individer med $P(\text{wild}) < 0,71$ (se seksjon 2.5 for informasjon om $P(\text{wild})$ -enheten).

Bestand	Innsamlingsår	Antall individer	Genotyperate $\geq 80\%$	Individer med $P(\text{wild}) < 0,71$
Drammenselva	2019	40	40	2
Numedalslågen	2019	43	43	0
Skienselva	2018 og 2019	40	40	2
Storelva	2008 og 2009	40	40	4
Nidelva	2015	50	50	3
Tovdalselva	2015	18	18	2
Otra	2014	56	56	7
Mandalselva	2017 og 2018	60	54	4
Audna	2006 og 2011	39	35	2
Lygna historisk	1909	30	21	1*
Lygna	2015	40	40	6
Kvina	2015	29	27	6

* Ett individ i de historiske prøvene fra Lygna hadde en $P(\text{wild})$ verdi på 0,698. Dette er marginalt under grensen (0,71) for å forkaste stamfisk. I henhold til Karlsson mfl. (2014) forventes det at et fåtall ville individer uten oppdrettsopphav kommer under terskelverdien på grunn av usikkerhet i estimatet.

Genotyperate var høy for de fleste bestander (**tabell 1**). Den laveste genotyperaten var for de historiske prøvene fra Lygna, som var samlet inn i 1909.

2.2 Analyser av genetisk struktur

Analyser av parvis genetisk avstand (F_{ST}) mellom grupper av individer fra ulike bestander ble gjort i R-pakken Adegenet (Jombart 2008, Jombart & Ahmed 2011). Analysen gir et estimat på graden av genetisk avstand mellom de forskjellige gruppene av individer. Videre gjennomførte vi en Principal Component Analyse (PCA), som gir en visuell presentasjon av genetisk avstand mellom grupper av individer. PCA ble utført i programmet GenAlEx 6.4 (Peakall & Smouse 2006). Disse analysene ble gjennomført separat for nøytrale og funksjonelle markører. En Mantel-test for å undersøke sammenhengen mellom genetisk og geografisk avstand ble gjennomført i GenAlEx. En slik test kan avdekke «distanseisolasjon» dersom genetiske forskjeller kan forklares ved geografisk avstand. GPS-lokalitet for elvemunningene (i henhold til plassering i **figur 1**) ble brukt som geografisk plassering. Videre ble frekvensen av ulike mitokondrielle haplotyper telt opp for hver bestand.

2.3 Forskjeller i allelfrekvens på funksjonelle markører

Beregning av allelfrekvenser for to markører i de funksjonelle genene Vgll3 og Six6 ble gjort i GenAlEx (Peakall & Smouse 2006). Vi har da vurdert forskjeller i allelfrekvenser på disse markørene mellom prøver fra Nidelva og prøver fra andre omkringliggende elver.

2.4 Beregning av slektskap innad i bestandene

For de fleste bestander som er inkludert i dette prosjektet er prøvene innhentet innen samme fangstår eller i to påfølgende fangstår. Dette gir oss muligheten til vurdere graden av slektskap mellom individer fanget i samme bestand. For å vurdere graden av slektskap innen en bestand analyserte vi såkalt «relatedness» ved hjelp av programmet COANCESTRY 1.0.1.8 (Wang

2011). Metoden baserer seg på en forventning om «identity by descent», altså at like gener i individer innen samme populasjon skyldes nedarving fra en felles slektning. Dette betyr at slektskapet estimeres ut fra hvor mange gener som er felles mellom par av individer, vektet med frekvensen av de undersøkte genene i bestanden. Individer som med relativt stor sannsynlighet hadde helt eller delvis opphav i oppdrettslaks ($P(\text{wild})$ under 0,71, se beskrivelse nedenfor) ble fjernet før analysen. Der slektskap innad i to grupper ble sammenliknet ble det brukt en bootstrap-analyse med 1000 repetisjoner, der par av individer med tilhørende slektskapsestimat ble tilfeldig plassert i en av to grupper og gjennomsnittlig forskjell mellom gruppene ble estimert for hver repetisjon og til slutt sammenliknet med den observerte forskjellen mellom gruppene. Der som den observerte forskjellen var utenfor 95 % av de tilfeldig genererte forskjellene, anså vi gruppene for å ha signifikant forskjellig gjennomsnittlig grad av slektskap.

2.5 Beregning av genetisk innkrysning av oppdrettslaks

Analyser av genetisk innkrysning av oppdrettslaks ble utført med et sett genetiske markører identifisert som gode til å skille mellom villaks og rømt oppdrettslaks (Karlsson mfl. 2011). Genotyper fra disse markørene ble analysert i henhold til en metode utviklet av Karlsson mfl. (2014). I praksis betyr dette at genetisk innkrysning med oppdrettslaks ble vurdert individuelt og presentert som en $P(\text{Wild})$ -verdi mellom 0 og 1 i henhold til Karlsson mfl. (2014, 2016a). Individer med rent villaksopphav får generelt $P(\text{wild})$ -verdier nær 1, mens individer med rent oppdrettsopphav får generelt $P(\text{wild})$ -verdier nær 0. For å skille ut individer med sannsynlig oppdrettsopphav har vi benyttet en $P(\text{wild})$ -grenseverdi på 0,71, hvilket er den samme som brukes som terskelverdi for å godkjenne stamfisk i stamlakskontrollen (Karlsson mfl. 2020).

3 Resultater

3.1 Genetisk struktur

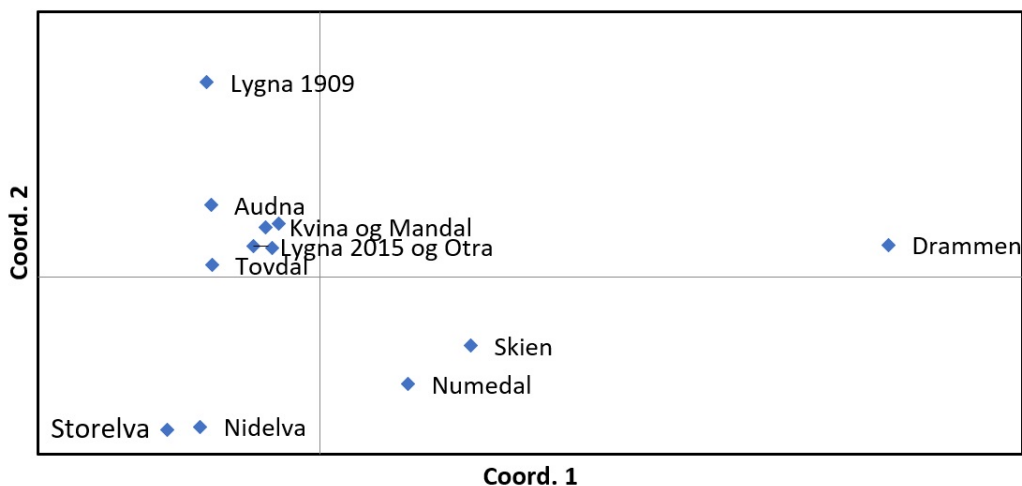
3.1.1 Genetisk struktur basert på nøytrale markører

Parvis genetisk avstand uttrykt som F_{ST} -verdier basert på nøytrale markører tilsier at det finnes noe genetisk struktur mellom de ulike laksebestandene i Sør-Norge (**tabell 2**). De fleste F_{ST} -verdiene over 0,015 er for de historiske prøvene i Lygna (innsamlet i 1909), mens de nyere prøvene fra Lygna (innsamlet i 2015) har lavere F_{ST} -verdier mot andre bestander. Dette tilsier at bestanden i Lygna har blitt mer genetisk lik de omkringliggende bestandene i moderne tid. Nidelva har generelt lave og ikke signifikante F_{ST} -verdier mot andre bestander i henhold til et signifikansnivå på 0,05 (Bonferronikorrigert for antall tester).

Tabell 2: Parvise F_{ST} -verdier mellom forskjellige bestander. Verdier over diagonalen er p -verdier for de respektive F_{ST} -verdiene (under diagonalen). F_{ST} -verdier for Nidelva er markert med gult. Røde ruter representerer p -verdier under 0,05. Grønne ruter representerer F_{ST} -verdier over 0.015.

	Drammen	Numedal	Skien	Storelva	Nidelva	Tovdal	Otra	Mandal	Audna	Lygna 2015	Lygna 1909	Kvina
Drammen		1.000	1.000	1.000	1.000	0.837	0.255	0.049	0.008	0.299	0.312	0.942
Numedal	0.0000		1.000	0.013	0.362	0.030	0.264	0.324	0.016	0.556	0.027	0.728
Skien	0.0000	0.0037		0.935	1.000	0.002	0.054	0.071	0.001	0.042	0.001	0.031
Storelva	0.0013	0.0121	0.0051		0.361	1.000	1.000	1.000	0.975	1.000	1.000	1.000
Nidelva	0.0000	0.0072	0.0001	0.0073		1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
Tovdal	0.0056	0.0111	0.0178	0.0000	0.0000		0.193	0.317	0.009	0.036	0.001	0.032
Otra	0.0081	0.0078	0.0107	0.0007	0.0000	0.0089		1.000	0.486	0.926	0.086	0.754
Mandal	0.0107	0.0075	0.0104	0.0013	0.0000	0.0080	0.0039		0.523	0.969	0.099	0.807
Audna	0.0151	0.0128	0.0180	0.0048	0.0004	0.0142	0.0073	0.0072		0.648	0.002	0.139
Lygna 2015	0.0083	0.0069	0.0121	0.0001	0.0000	0.0128	0.0054	0.0051	0.0071		0.045	0.597
Lygna 1909	0.0086	0.0122	0.0198	0.0026	0.0011	0.0203	0.0116	0.0110	0.0190	0.0139		0.002
Kvina	0.0054	0.0070	0.0144	0.0000	0.0000	0.0148	0.0071	0.0067	0.0119	0.0083	0.0186	

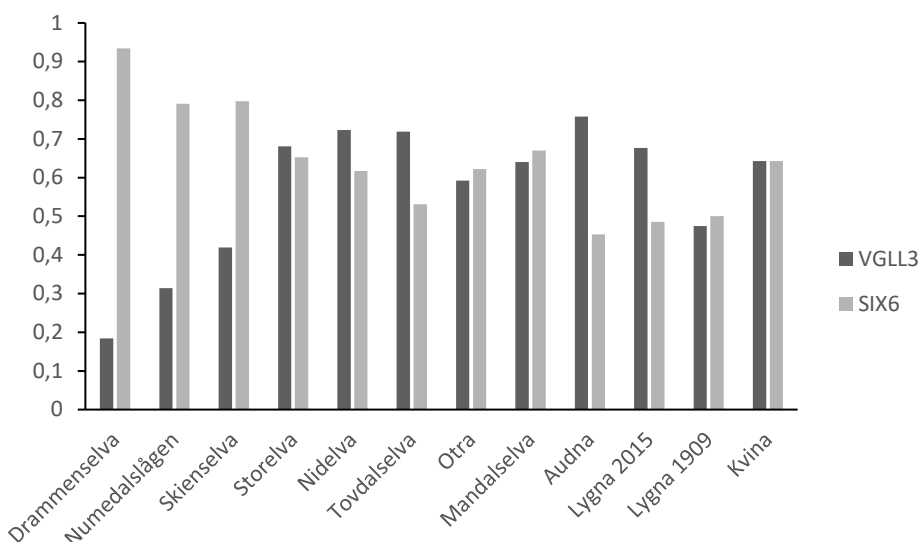
Resultatene av PCA analyse (**figur 2**) viste tydelige forskjeller mellom bestandene. Drammenselva skilte seg ut som mest genetisk forskjellig fra andre bestander. Dette er også den bestanden som ligger lengst unna de andre og har utløp i et stort fjordsystem. Videre er det også interessant å merke seg at de historiske prøvene fra Lygna (samlet inn i 1909) ligger et stykke unna prøvene som er samlet inn i 2015, hvilket igjen tilsier at Lygna har endret seg genetisk over tid. Nyere prøver fra Lygna grupperer seg sammen med prøver fra Mandalselva, Otra, Tovdalselva og Kvina. Nidelva grupperer seg sammen med Storelva. En Mantel test som korrelerer geografisk og genetisk avstand viste ingen sterk sammenheng mellom genetisk og geografisk avstand ($r^2 = 0,03$) for de 11 bestandene. Historiske prøver fra Lygna ble ikke tatt med i denne analysen.



Figur 2: Principal Coordinate Analysis (PCA) basert på 164 nøytrale markører for 11 laksebestander i Sør-Norge. Hver bestand er representert med ett punkt.

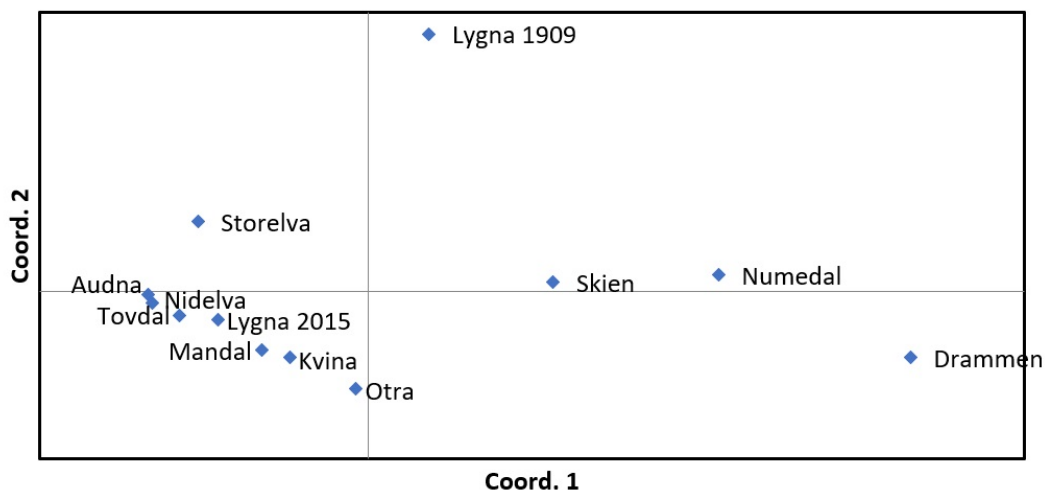
3.1.2 Genetisk struktur basert på funksjonelle markører

Frekvensen av alleler i markører som ligger i funksjonelle gener kan gi informasjon om seleksjonstrykk i forskjellige vassdrag. Dersom allelfrekvenser varierer mye mellom bestander kan dette tilsi at bestandene er tilpasset forskjellige økologiske forhold. Genene Vgll3 og Six6 har betydning for alder ved kjønnsmodning (sjøalder). For individer fanget i Nidelva lå allelfrekvensen for markører i disse genene nært frekvensen som ble funnet i Storelva, Mandalselva, Otra og til en viss grad Tovdalselva (**figur 3**). Disse vassdragene er også de som ligger geografisk nærmest Nidelva (**figur 1**). Drammenselva skilte seg mest ut ved å ha en svært høy frekvens av det vanligste allelet i Six6 og svært lav frekvens av det allelet som i de andre bestandene er vanligst for Vgll3.

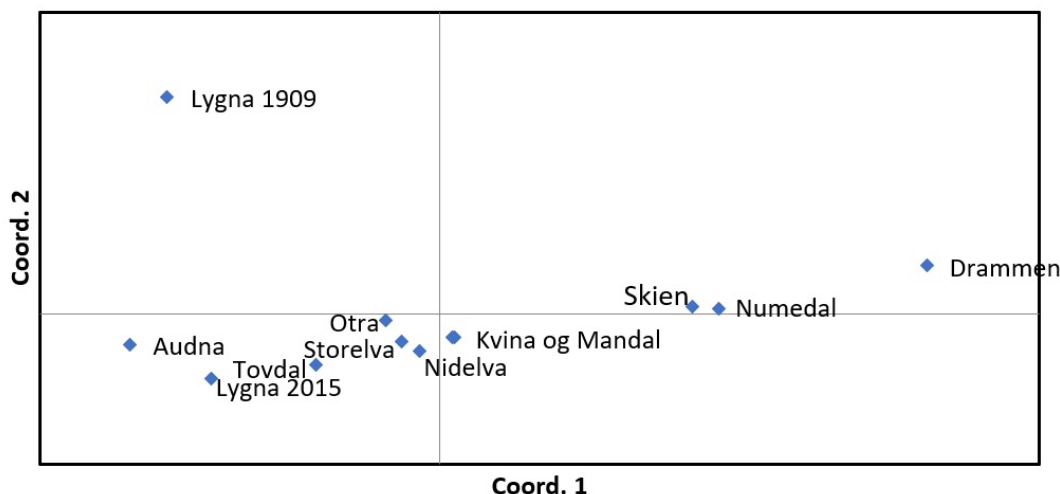


Figur 3: Frekvens av det mest vanlige allelet («major allele frequency») for SNP-markører i to funksjonelle gener: Vgll3 og Six6, som har betydning for sjøalder og størrelse ved kjønnsmodning.

Resultatene av PCA analyse med markørene i Vgll3 (**figur 4**) og Six6 (**figur 5**) viste en tydelig spredning mellom de forskjellige bestandene, men at Nidelva, Storelva og Mandalselva lå nære hverandre og er dermed genetisk like for disse to genene. De genetiske forskjellene som er illustrert i **figur 4** og **5** tilsier at enkelte av bestandene er utsatt for et seleksjonstrykk og en påfølgende tilpasning til sitt elvespesifikke miljø. Videre lå de historiske prøvene fra Lygna langt fra prøver både fra andre bestander og fra de nyere prøvene fra samme bestand; hvilket igjen tilsier at Lygna har endret seg genetisk over tid.



Figur 4: Principal Coordinate Analysis (PCA) basert på markører i Vgll3 for 11 laksebestander i Sør-Norge. Hver bestand er representert med ett punkt. Nidelva befinner seg i en gruppe som omfatter Audna, Tovdalselva, Lygna (nyere prøver), Mandalselva og Kvina.



Figur 5: Principal Coordinate Analysis (PCA) basert på markører i Six6 for 11 laksebestander i Sør-Norge. Hver bestand er representert med ett punkt. Nidelva befinner seg i en gruppe som omfatter Otra, Storelva, Mandalselva, Kvina og Tovdalselva.

F_{ST} -verdier for Vgll3 (**tabell 3**) og Six6 (**tabell 4**) tilsier at Drammenselva skilte seg sterkest ut, mens Nidelva hadde blant de laveste parvise F_{ST} -verdiene mot andre bestander med en gjennomsnittlig F_{ST} -verdi på 0,058 for Vgll3 og 0,025 for Six6. Genetiske avstander mellom bestandene var generelt noe større for Vgll3 (gjennomsnittlig F_{ST} -verdi på 0,063) enn for Six6 (gjennomsnittlig F_{ST} -verdi på 0,049).

Tabell 3: Parvise F_{ST} -verdier mellom forskjellige bestander basert på markør i Vgll3. Verdier over diagonalen er p-verdier for de respektive F_{ST} -verdiene (under diagonalen). Røde ruter representerer p-verdier under 0,05. Grønne ruter representer F_{ST} -verdier over 0.015.

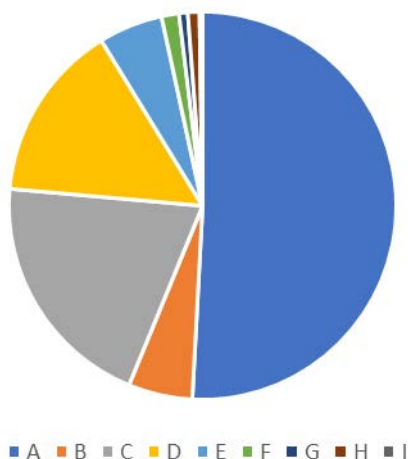
	Drammen	Numedal	Skien	Storelva	Nidelva	Tovdal	Otra	Mandal	Audna	Lygna 2015	Lygna 1909	Kvina
Drammen		0.094	0.006	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
Numedal	0.0242		0.198	0.001	0.001	0.002	0.004	0.002	0.001	0.002	0.057	0.004
Skien	0.0656	0.0109		0.003	0.001	0.002	0.061	0.011	0.001	0.010	0.328	0.042
Storelva	0.2519	0.1283	0.0692		0.544	0.655	0.299	0.754	0.409	0.984	0.071	0.729
Nidelva	0.2916	0.1640	0.0968	0.0029		0.976	0.076	0.360	0.748	0.599	0.034	0.406
Tovdal	0.2645	0.1277	0.0758	0.0016	0.0001		0.187	0.490	0.736	0.677	0.018	0.407
Otra	0.1660	0.0717	0.0282	0.0089	0.0214	0.0134		0.438	0.083	0.302	0.447	0.615
Mandal	0.2182	0.1092	0.0544	0.0010	0.0064	0.0036	0.0046		0.271	0.786	0.171	0.939
Audna	0.3189	0.1775	0.1102	0.0060	0.0010	0.0013	0.0272	0.0107		0.426	0.020	0.258
Lygna 2015	0.2531	0.1280	0.0694	0.0000	0.0026	0.0015	0.0090	0.0009	0.0059		0.080	0.717
Lygna 1909	0.1095	0.0327	0.0083	0.0271	0.0422	0.0439	0.0057	0.0170	0.0579	0.0278		0.169
Kvina	0.2127	0.0935	0.0463	0.0016	0.0072	0.0065	0.0026	0.0002	0.0133	0.0016	0.0182	

Tabell 4: Parvise F_{ST} -verdier mellom forskjellige bestander basert på markører i Six6. Verdier over diagonalen er p-verdier for de respektive F_{ST} -verdiene (under diagonalen). Røde ruter representerer p-verdier under 0,05. Grønne ruter representer F_{ST} -verdier over 0.015.

	Drammen	Numedal	Skien	Storelva	Nidelva	Tovdal	Otra	Mandal	Audna	Lygna 2015	Lygna 1909	Kvina
Drammen		0.015	0.025	0.002	0.001	0.001	0.001	0.003	0.001	0.001	0.001	0.002
Numedal	0.0421		0.925	0.084	0.034	0.003	0.029	0.113	0.001	0.002	0.004	0.108
Skien	0.0405	0.0001		0.067	0.031	0.005	0.028	0.115	0.001	0.002	0.003	0.075
Storelva	0.1224	0.0238	0.0262		0.677	0.181	0.700	0.824	0.024	0.067	0.116	0.914
Nidelva	0.1359	0.0358	0.0379	0.0014		0.390	0.955	0.505	0.071	0.153	0.253	0.809
Tovdal	0.2244	0.0660	0.0735	0.0133	0.0058		0.331	0.148	0.377	0.629	0.722	0.245
Otra	0.1306	0.0336	0.0355	0.0010	0.0000	0.0064		0.564	0.054	0.120	0.222	0.858
Mandal	0.1012	0.0182	0.0198	0.0003	0.0031	0.0153	0.0025		0.022	0.029	0.085	0.767
Audna	0.2814	0.1220	0.1275	0.0403	0.0262	0.0054	0.0278	0.0461		0.723	0.669	0.068
Lygna 2015	0.2504	0.1019	0.1065	0.0286	0.0172	0.0018	0.0185	0.0341	0.0010		0.887	0.120
Lygna 1909	0.2521	0.0858	0.0937	0.0220	0.0116	0.0010	0.0125	0.0246	0.0021	0.0002		0.172
Kvina	0.1382	0.0252	0.0287	0.0001	0.0006	0.0127	0.0004	0.0007	0.0346	0.0236	0.0208	

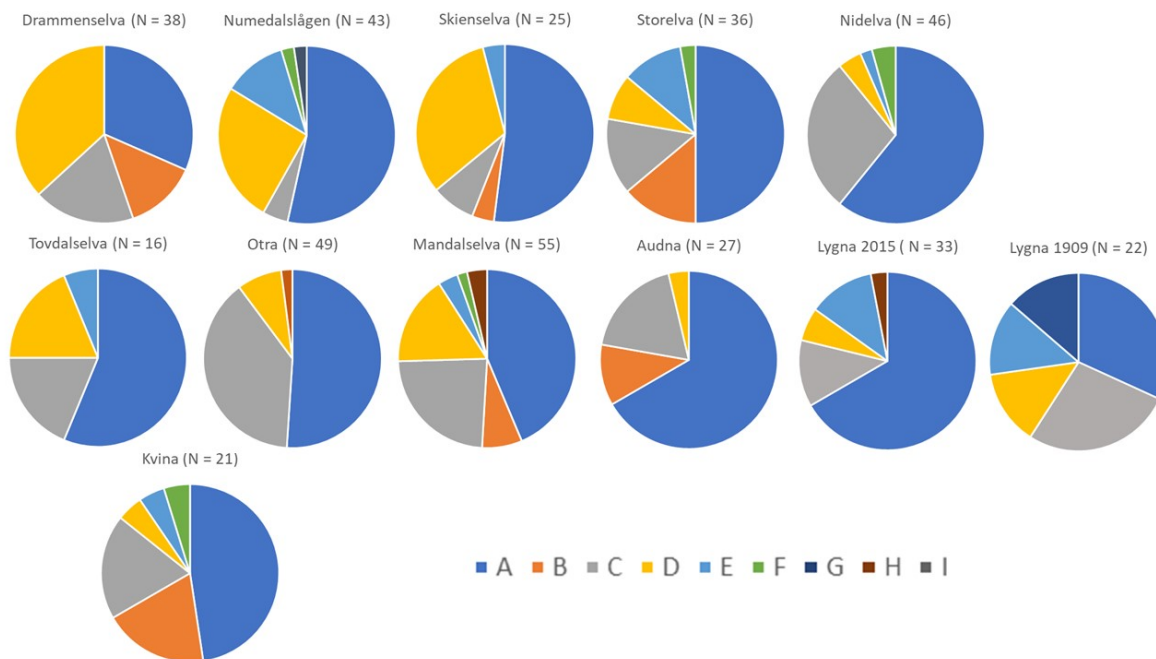
3.1.3 Genetisk struktur basert på mitokondriell haplotype

Til sammen ble det funnet ni haplotyper blant individer med en P(wild) over 0,71 (figur 6).



Figur 6: Mitokondrielle haplotyper i 11 undersøkte bestander på Østlandet og Sørlandet. De forskjellige haplotypene er illustrert med ulike farger.

I de fleste bestander ble det funnet i gjennomsnitt fem haplotyper. Mandalselva hadde flest haplotyper (sju). Haplotypen A var den mest vanlige i alle bestandene. Denne dominerte også i de nyere prøvene fra Lygna, mens den i de historiske prøvene fra Lygna var mindre vanlig. I bestandene på Østlandet (Drammenselva, Skienselva og Numedalslågen) var haplotype C vanligere enn i resten av bestandene (**figur 7**). Haplotype B ble funnet i Storelva og i Mandalselva, men ikke i Nidelva. I Tovdalselva ble det ikke registrert haplotype F, som ble funnet i henholdsvis ett individ i Storelva og to individer i Nidelva. Tovdalselva hadde det laveste prøveantallet og det er dermed forventet å finne færre haplotyper i denne bestanden.



Figur 7: Mitokondrielle haplotyper i de 11 undersøkte bestandene på Østlandet og Sørlandet. For hver bestand er det angitt (N) hvor mange individer som ble tilordnet en haplotype. De forskjellige haplotypene er illustrert med ulike farger.

3.2 Slektskap innen bestander

Beregning av slektskap mellom individer innen de ulike bestandene tilsier at enkelte av bestandene har et relativt høyt slektskap (**tabell 4**). Bortsett fra de historiske prøvene fra Lygna, har Drammenselva de høyeste slektskapet blant bestandene som sammenliknes. Dette kan være påvirket av fiskeutsettinger, da kultivering kan bidra til høyere slektskap i mottakerbestanden dersom et lite antall stamfisk får et stort bidrag i bestanden (Karlsson mfl. 2016b; Hagen mfl. 2019). Videre er det interessant å merke seg at slektskapet innen Lygna i de historiske prøvene som ble samlet inn i 1909 var betydelig og signifikant høyere (p -verdi = $< 0,01$) enn slektskapet innen de nyere prøvene som ble samlet inn i 2015. Vi har per i dag ikke kjennskap til individdata rundt de historiske prøvene fra Lygna. Individuelle parvise slektskap innen disse prøvene tilsier at prøvematerialet inneholder mange nære slektninger som helsøsken og foreldre-avkom. Slike nære slektskap fant vi ikke blant prøvene fra de øvrige vassdragene i dette prosjektet. Negative slektskapsverdier (som for Otra og Lygna 2015) tilsier at individene er mindre beslektet enn det forventede gjennomsnittet.

Tabell 4: Slektskap innad i de respektive bestandene estimert ut fra 164 nøytrale markører.

Bestand	Slektskap
Drammenselva	0,077
Numedalslågen	0,056
Skienselva	0,003
Storelva	0,018
Nidelva	0,024
Tovdalselva	0,050
Otra	-0,019
Mandalselva	0,009
Audna	0,048
Lygna 1909	0,117
Lygna 2015	-0,021
Kvina	0,042

3.3 Innkrysning av rømt oppdrettslaks

I **tabell 5** er en oppsummering av estimert innkrysning av rømt oppdrettslaks. Disse estimatene sammenfaller med, og er for noen bestander basert på det samme materialet som Diserud mfl. (2019), og for noen bestander har vi i flere og nyere prøver. Den reetablerte bestanden i Nidelva er ikke utsatt for sterk innkrysning av oppdrettslaks. Det eneste vassdraget med signifikant innkrysning basert på prøvene som ble analysert var Kvina.

Tabell 5: Oversikt over undersøkte vassdrag, årstallet individene ble samlet inn, antall individer, gjennomsnittlig $P(\text{wild})$ for de analyserte prøvene i hver bestand, graden av estimert innkrysning i de respektive bestandene og signifikansnivå for estimatet (ensidig test om estimert innkrysning er > 0).

Vassdrag	År	Antall	P(wild)	Est. innkr.	P-verdi
Drammenselva	2019	40	0,917	0	0,698
Numedalslågen	2019	43	0,953	0	0,642
Skienelva	2018	13	0,912	0	0,861
Skienelva	2019	27	0,904	0	0,454
Storelva	2008	17	0,880	0,022	0,433
Storelva	2009	23	0,917	0	0,706
Nidelva	2015	50	0,914	0	0,571
Tovdalselva	2015	18	0,903	0	0,631
Otra	2014	56	0,875	0,028	0,403
Mandalselva	2017	32	0,867	0,038	0,277
Mandalselva	2018	23	0,902	0	0,411
Audna	2006	23	0,932	0	0,757
Audna	2011	8	0,816	0,103	0,144
Lygna	1909	28	0,932	0	0,682
Lygna	2015	40	0,881	0,021	0,513
Kvina	2015	29	0,795	0,130	0,034

4 Diskusjon

I denne rapporten har vi kartlagt bestandsstrukturen til laksen i 11 laksebestander på Østlandet og Sørlandet. Basert på informasjon om genetisk likhet på både nøytrale og funksjonelle markører har vi gjort en vurdering av hvilke bestander som sannsynligvis bidrar til re-etableringen av Nidelva. Videre har vi estimert graden av innkryssing av rømt oppdrettslaks i Nidelva og de 10 andre omkringliggende vassdragene som omfattes av denne rapporten for å kunne vurdere hvorvidt laks med oppdrettsopphav bidrar i re-etableringen av Nidelva.

De lave og ikke signifikante parvise F_{ST} -verdiene for Nidelva mot andre bestander er forventet ettersom Nidelva er under reetablering og mottar individer fra andre bestander, hvilket fører til liten genetisk forskjell. De bestandene som ut i fra genetisk likhet på nøytrale og funksjonelle markører ser ut til å bidra i størst grad til reetablering er også de som ligger geografisk nærmest Nidelva. Dette inkluderer Storelva, Mandalselva, Otra og til en viss grad Tovdalselva, som har små genetiske forskjeller mot Nidelva på nøytrale markører og tilnærmet lik allelfrekvens på markører i Vgll3 og Six6, gener som har vist stor grad av lokal tilpasning. For mitokondrielle markører var fordelingen av ulike haplotyper relativt lik i Nidelva, Storelva og Tovdalselva (**figur 7**). Unntakene her var haplotype B, som var funnet i Storelva og Tovdalselva, men ikke i Nidelva og haplotype F, som ble funnet i et fåtall individer i Nidelva og Storelva, men ikke i Tovdalselva. Mitokondriell haplotype følger maternal linje. Dette betyr at hvis hanner feilvandrer mer enn hunner, kan ulike haplotypefrekvenser i mitokondriet opprettholdes i forskjellige bestander også når det foregår utveksling mellom bestander.

Otra, Mandalselva og Tovdalselva har i likhet med Nidelva også mistet sine opprinnelige laksestammer. I Mandalselva og Tovdalselva har reetableringen blitt fasilitert av rognutsettinger (begge vassdrag) og ungfisk (Tovdalselva). Bruk av stedegen stamfisk var ikke mulig. I Mandalselva ble det derfor benyttet laks fra Bjerkreimselva, og i Tovdalselva ble det brukt stamlaks fra Storelva (DN-utredning 7-2010). Genetiske analyser av bestandene i Mandalselva og Tovdalselva tilsier at disse bestandene kort tid etter reetablering bestod av både naturlig koloniserende og utsatt fisk med forskjellig genetisk opphav, og har etter hvert blitt selvreproduserende laksestammer med kun små genetiske endringer over tid (Hindar & Balstad, 2010). Laksen i Otra har blitt reetablert som følge av naturlig spredning fra andre vassdrag. Genetiske analyser tilsier at voksen laks i Otra, Mandalselva og Tovdalselva var mer like hverandre på 2000-tallet enn ungfisk i Tovdalselva og Mandalselva var sent på 1990-tallet (Kroglund mfl. 2008). Dette tilsier at laks i Otra, Mandalselva og Tovdalselva i stor grad rekoloniseres av individer av samme opphav. Skjellanalyser viste at laks i Otra, Mandalselva og Tovdalselva har relativt lik smoltalder og sjøalder (Kroglund mfl. 2008). Dette sammenfaller med analyser av markører i Vgll3 og Six6 (**figur 7**), som har stor betydning for alder ved kjønnsmodning, der Otra, Mandalselva og Tovdalselva, samt Nidelva, har tilnærmet lik allelfrekvens.

Det er registrert større genetisk likhet mellom enkelte av bestandene på Sørlandet nå enn det som har vært tilfelle før de stedegne laksebestandene gikk tapt (Kroglund mfl. 2008; Hindar & Balstad, 2010). For Nidelva er det tidligere benyttet både prøver fra 2000-tallet og historiske prøver som går tilbake til 1922. Genetiske sammenlikninger av dette materialet tilsier at den opprinnelige genetiske laksestammen i Nidelva må ansees som tapt og at den reetablerte laksen er mer lik laks de omkringliggende vassdragene (Hindar og Balstad, upubliserte data). Dette sammenfaller med resultatene presentert i denne rapporten, som viste liten grad av genetiske forskjeller mellom Nidelva og de andre bestandene på Sørlandet. Videre er det interessant at de historiske prøvene fra Lygna er genetisk forskjellig fra nyere prøver fra samme bestand, også på funksjonelle markører (**tabell 3** og **4**). Med mindre elvemiljøet og dermed seleksjonstrykket i Lygna har endret seg over tid, hvilket kan være tilfellet ved endret vannføring, kan dette tilsa at den reetablerte bestanden i Lygna per i dag ikke har oppnådd den samme tilpasningen som den opprinnelige bestanden. Ettersom voksen laks vender tilbake til sin oppvekstelv for å gyte, så vil tilfeldig genetisk drift og naturlig seleksjon føre til at hver bestand etterhvert blir genetisk forskjellig fra andre bestander. En høy grad av feilvandring vil føre til at denne prosessen går saktere. Resultatene i denne rapporten tilsier at det ikke har passert mange nok generasjoner etter

reetablering til at laksen i Nidelva og omkringliggende elver har utviklet stedegne genetisk særpregede bestander. Selv om laksen i Nidelva, Otra, Mandalselva og Tovdalselva fortsatt er genetisk like hverandre, består laksen i disse elvene av bestander som sannsynligvis er adferdsmessig preget til å vandre tilbake til sine oppvekstelter for å gyte.

Slektskapet som er registrert innen de undersøkte bestandene på Sørlandet er for enkelte bestander høyere enn det vi tidligere har registrert for andre analyserte bestander (Eira, Bævrå, Surna, Flekkeelva og Årøyelva). I nevnte bestander er høyeste gjennomsnittlig slektskap 0,02 for voksne individer fanget under sportsfiske samme gyteår (Hagen mfl. under utarbeidelse). Dette er lavere enn det som er registrert for Drammenselva, Numedalslågen, Nidelva, Tovdalselva, Audna og Kvina. Videre ble det i Hagen mfl. (2019) funnet at stamfisk brukt et gitt gyteår kan ha et høyere innbyrdes slektskap enn individer fanget under sportsfiske i samme vassdrag under det tilsvarende fangståret. Dette tilsier at stamfisk ofte ikke er et tilfeldig utvalg av bestanden. Prøvematerialet til flere av bestandene som er undersøkt i denne rapporten består av stamfisk (Drammenselva, Numedalslågen og Skienselva) og vi kan dermed ikke utelukke at det høye slektskapet i Drammenselva og Numedalslågen er på grunn av et ikke-tilfeldig utvalg av stamfisk og at dette ikke representerer slektskap i elvebestanden som sådan. Dersom stamfisken i Drammenselva og Numedalslågen derimot er et tilfeldig utvalg av elvebestanden, tilsier det høye slektskapet innen stikkprøven at mange av individene i bestanden er beslektet i noen grad, hvilket igjen tilsier at antall foreldre er mindre enn i bestander med lavt slektskap. Slektskapet i Drammenselva var det høyeste som ble registrert blant bestandene hvor det ble brukt prøvemateriale fra nyere tid. Dette kan ha sammenheng med fiskeutsettinger der et lite antall stamfisk får et stort bidrag til bestanden og at et stort antall ungfisk går tapt på grunn av lakseparasitten *G. salaris*. Videre ble det funnet et uvanlig høyt slektskap innen de historiske prøvene fra Lygna som ble samlet inn i 1909.

Resultatene i denne rapporten tilsier at Nidelva ikke er utsatt for noen stor grad av innkrysning av rømt oppdrettslaks, eller at den mottar mye villaks som har opphav i rømt oppdrettslaks fra andre vassdrag. Kvina var den eneste bestanden hvor det ble funnet signifikant innkrysning i denne rapporten. Kvina ligger geografisk nærmere områder med stor oppdrettsintensitet og generelt høyere innkrysning i omkringliggende vassdrag (Diserud mfl. 2019). Videre er det i henhold til kvalitetsnormen av 2019 blitt registrert svake genetiske endringer i Mandalselva, mens moderate genetiske endringer er blitt registrert i Skienselva og Numedalslågen. For prøvene innsamlet i 2017 ble det funnet svak men ikke signifikant innkrysning i Mandalselva, og ingen innkrysning (men resultater var ikke signifikante) i Skienselva og Numedalslågen (**tabell 5**).

5 Referanser

- Anon. 2016. Klassifisering av 104 laksebestander etter kvalitetsnorm for villaks. Temarapport nr 4, 85 s.
- Barlaup, B.T., H Skoglund, S.-E. Gabrielsen, T. Wiers, E Kleiven, & J. Håvardstun. 2006. Utlekking av gytegrus for laks i Nidelva - Undersøkelse av gytegroper og ungfisk 2003-2006. LFI-UNIFOB rapport 135: 39s.
- 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., Romakkaniemi, A., Sægrov, 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.
- Bolstad, G. H., Hindar, K., Robertsen, G., Jonsson, B., Sægrov, H., Diserud, O. H., Fiske, P., et al. 2017. Gene flow from domesticated escapes alters the life history of wild Atlantic salmon. *Nature Ecology & Evolution*, 1: 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.
- Debes, P. V. & Hutchings, J. A. 2014. Effects of domestication on parr maturity, growth, and vulnerability to predation in Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71: 1371-1384.
- Diserud, O. H., Hindar, K., Karlsson, S., Glover, K. A. & Skaala, Ø. 2019. Genetisk påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander – oppdatert status 2019. NINA Rapport 1659.
- Falconer, D. S., and Mackay, T. F. C. 1996. Introduction to quantitative genetics (4th edn), Essex, U.K.
- DN-utredning 7-2010. Trygve Hesthagen, redaktør 2010. Etablering av nye laksestammer på Sørlandet. Erfaringer fra arbeidet i Mandalselva og Tovdalselva etter kalking.
- Einum, S. & Fleming, I. A. 2000. Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution*, 54: 628-639.
- 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.
- Frankham, R. 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetical Research*, 66: 95-107.
- Frankham, R. 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology*, 10: 1500-1508.
- 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* 82: 173-211.
- Gjedrem, T., & Baranski, M. 2009. Selective Breeding in Aquaculture: An Introduction. Springer, London.
- Glover, K.A., Solberg, M.F., 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.
- Hagen, I.J., Jensen, A.J., Bjørn, B., Holthe, E., Florø-Larsen, B., Lo, H., Ugedal, O. & Karlsson, S. 2019. Evaluering av kultivering med molekylærgenetiske metoder. NINA Rapport 1531. Norsk institutt for naturforskning.

- Hagen, I.J., Ugedal, O., Jensen, A.J., Lo, H., Holthe, E., Bjørn, B., Florø-Larsen, B., Sægrov, H., Skoglund, H. & Karlsson, S. Evaluation of genetic effects on wild salmon populations from stock enhancement. Under utarbeidelse.
- Hindar, K. & Balstad, T. 2010 Genetisk bestandsutvikling av laksen i Tovdalselva og Mandalselva. I: "Etablering av nye laksestammer på sørlandet. Erfaringer fra arbeidet i Mandalselva og Tovdalselva etter kalking." DN-utredning 7-2010.
- Hindar, A., Walseng, B., Lindstrøm, E.A., Brandrud, T.E., Larsen, B.M. & Skiple, A. 1997. Arendalsvassdraget. Kalking i vann og vassdrag. Overvåking av større prosjekter 1996. DN-Notat 1997. 1: 28-41.
- Jombart, T. 2008. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24: 1403-1405.
- Jombart, T. & Ahmed, I. 2011. adegenet 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics* 27: 3070-3071.
- Karlsson, S., Bjørn, B., Holthe, E., Lo, H., & Ugedal, O. 2016. Veileder for utsetting av fisk for å ivareta genetisk variasjon og integritet. NINA Rapport 1269. Norsk institutt for naturforskning.
- Karlsson, S., Diserud, O. H., Fiske, P., & Hindar, K. 2016a. Widespread genetic introgression of escaped farmed Atlantic salmon in wild salmon populations. *ICES Journal of Marine Science*, 73: 2488-2498.
- Karlsson, S., Bjørn, B., Holthe, E., Lo, H., & Ugedal, O. 2016b. Veileder for utsetting av fisk for å ivareta genetisk variasjon og integritet. NINA Rapport 1269. Norsk institutt for naturforskning.
- Karlsson, S., Diserud, O. H., Moen, T., & Hindar, K. 2014. A standardized method for quantifying unidirectional genetic introgression. *Ecology and Evolution*, 4: 3256-3263.
- Karlsson, S., Moen, T., Lien, S., Glover, K.A. & Hindar, K. 2011. Generic genetic differences between farmed and wild Atlantic salmon identified from a 7K SNP-chip. *Molecular Ecology Resources* 11: 247-253.
- Karlsson, S., Florø-Larsen, B., Sollien, V.P., Andersskog, I. P. Ø., Brandsegg, H., Eriksen, L. B. & Spets, M. H. 2020. Stamlakskontroll 2019. NINA Rapport 1836. Norsk institutt for naturforskning.
- Kroglund, F., Høgberget, R., Hindar, K., Østborg, G. & Balstad, T., 2008. Laks og vannkvalitet i Otra 1990 – 2006. NIVA Rapport LNR 5531. NINA Rapport 326.
- McGinnity, P., Prodöhl, P., Ferguson, A., Hynes, R., Maoiléidigh, N. O., Baker, N., Cotter, D., et al. 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.
- Nunney, L. 1999. The effective size of a hierarchically structured population. *Evolution*, 53: 1-10.
- Peakall, R., & Smouse, P. E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6: 288-295.
- Ozerov, M., Vähä, J-P., Wennevik, V., Niemelä, E., Svenning, M-A., Prusov, S., Fernandez, R.D., Unneland, L., Vasemägi, A., Falkegård, M., Kalske, T. & Christiansen, B. 2017. Comprehensive microsatellite baseline for genetic stock identification of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in northernmost Europe. *ICES Journal of Marine Science* 74: 2159-2169.
- 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.
- Ugedal, O., Anders, L., Thorstad, E. B., & Johnsen, B. O. 2001. Tiltaksplan for reetablering av laks i Nidelva (Arendalsvassdraget). NINA rapport 681.
- Thodesen, J., Grisdale-Helland, B., Helland, S. J. & Gjerde, B. 1999. Feed intake, growth and feed utilization of offspring from wild and selected Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 180: 237-246.

- Wang, J. 2011. Coancestry: a program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Molecular Ecology Resources* 11: 141-145.
- Waples, R. S., Hindar, K., Karlsson, S., & Hard, J. J. 2016. Evaluating the Ryman–Laikre effect for marine stock enhancement & aquaculture. *Current Zoology*, 62: 617-627.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian Populations. *Genetics*, 16: 98-159.
- Wright, S. 1943. Isolation by Distance. *Genetics*, 28: 114–138.
- Yates, M. C., Debes, P. V., Fraser, D. J. & Hutchings, J. A. 2015. The influence of hybridization with domesticated conspecifics on alternative reproductive phenotypes in male Atlantic salmon in multiple temperature regimes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 72: 1138-1145.

Norsk institutt for naturforskning, NINA, er en uavhengig stiftelse som forsker på natur og samspillet natur–samfunn.

NINA ble etablert i 1988. Hovedkontoret er i Trondheim, med avdelingskontorer i Tromsø, Lillehammer, Bergen og Oslo. I tillegg driver NINA Sæterfjellet avlsstasjon for fjellrev på Oppdal, og forskningsstasjonen for vill laksefisk på lms i Rogaland.

NINAs virksomhet omfatter både forskning og utredning, miljøovervåking, rådgivning og evaluering. NINA har stor bredde i kompetanse og erfaring med både naturvitere og samfunnsvitere i staben. Vi har kunnskap om artene, naturtypene, samfunnets bruk av naturen og sammenhenger med de store drivkreftene i naturen.

ISSN:1504-3312
ISBN: 978-82-426-4595-1

Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Torgarden, 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