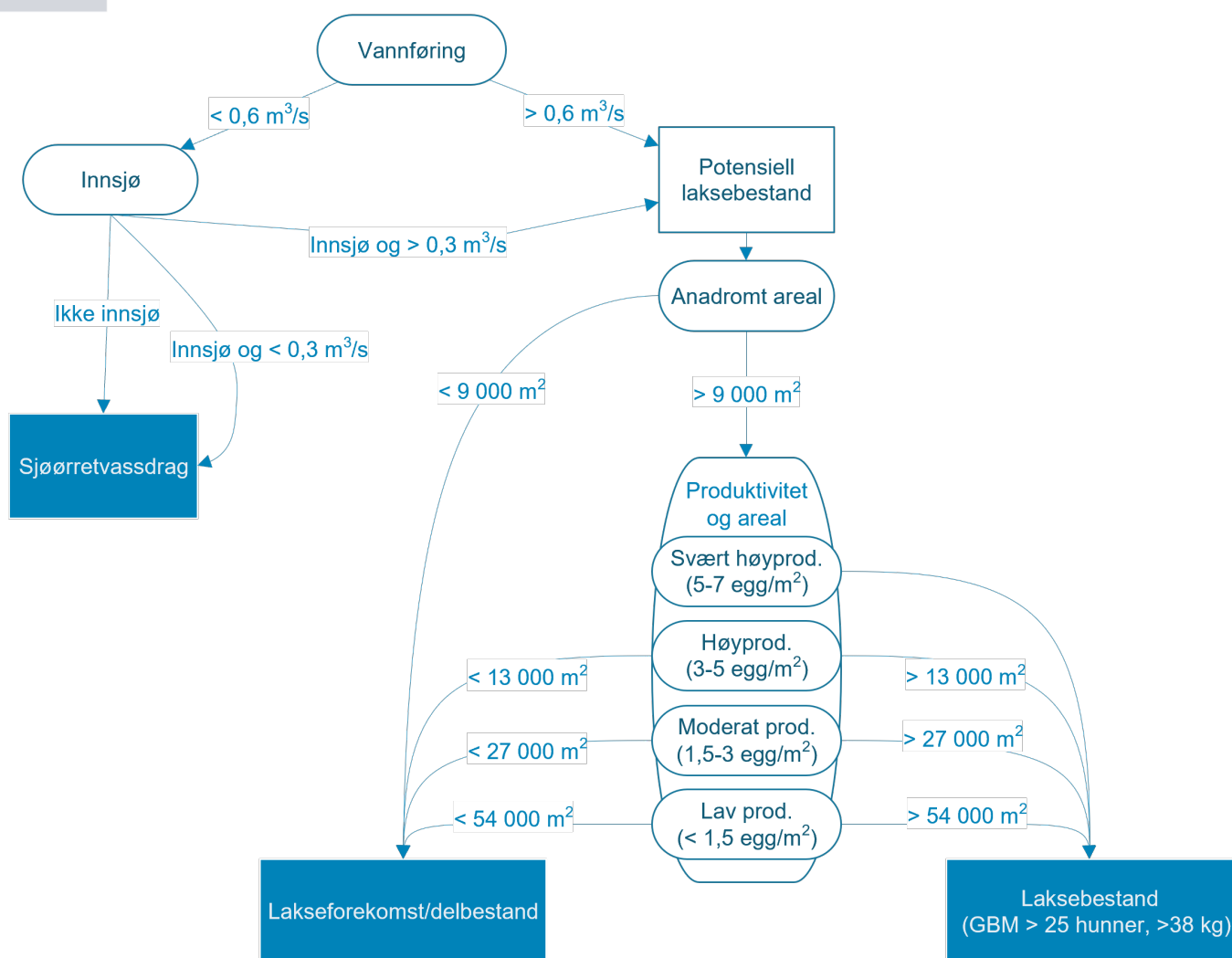


Forslag til definisjon av laksebestander

Sten Karlsson, Ola H. Diserud, Peder Fiske, Torbjørn Forseth, Ingerid J. Hagen, Kjetil Hindar, Astrid Raunsgard, Øystein Skaala, Helge Skoglund og Harald Sægrov



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.

Forslag til definisjon av laksebestander

Sten Karlsson, Ola H. Diserud, Peder Fiske, Torbjørn Forseth,
Ingerid J. Hagen, Kjetil Hindar, Astrid Raunsgard, Øystein Skaala, Helge
Skoglund og Harald Sægrov

Karlsson, S., Diserud O. H., Fiske, P., Forseth, T., Hagen, I.J., Hindar K., Raunsgard, A., Skaala, Ø., Skoglund, H. & Sægrov, H. 2023. Forslag til definisjon av laksebestander. NINA Rapport 2266. Norsk institutt for naturforskning.

Trondheim, juli, 2023

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-5063-4

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

KVALITETSSIKRET AV

Ola Ugedal

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningsjef Ingeborg Palm Helland (sign.)

OPPDRAUGSGIVER(E)/BIDRAGSYTER(E)

Miljødirektoratet

OPPDRAUGSGIVERS REFERANSE

M-2582|2023

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER/BIDRAGSYTER

Atle Kambestad

FORSIDEBILDE

Beslutningstre for kategorisering av laksebestander © Astrid Raunsgard

NØKKEWORD

Norge

Laks

Salmo salar

Forvaltning

Bestander

Overvåkning

KONTAKTOPPLYSNINGER

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

NINA Oslo
Sognsveien 68
0855 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

Karlsson, S., Diserud, O. H., Fiske, P., Forseth, T., Hagen, I. J., Hindar, K., Raunsgard, A., Skaala, Ø., Skoglund, H. & Sægrov, H. 2023. Forslag til definisjon av laksebestander. NINA Rapport 2266. Norsk institutt for naturforskning.

Med utgangspunkt i Naturmangfoldloven og Lakse- og innlandsfiskeoven har forvaltningen som mål å ivareta artenes genetiske mangfold og opprettholde levedyktige bestander med naturgitt produktivitet. Den viktigste måleparameteren for hvorvidt dette forvaltningsmålet er nådd for laks er «Kvalitetsnorm for ville bestander av laks (*Salmo salar*)» som i hovedsak måler hvorvidt bestander har oppnådd gytebestandsmålet og har et høstbart overskudd, samt i hvilken grad bestandenes genetiske integritet er bevart. Forvaltningen skiller mellom vassdrag med laksebestander og vassdrag med forekomst av laks. Inndelingen i laksebestander og lakseforekomster har en direkte praktisk betydning, der de som blir klassifisert som bestand skal ha fiskereguleringer, skal vurderes i henhold til kvalitetsnormen, er gjenstand for utfisking av rømt oppdrettslaks, og kan bli prioritert for habitatforbedrende tiltak. Grensen for hva som er en laksebestand, og hva som er en forekomst, er i dag usikker og i liten grad definert utfra bevaringsbiologiske kriterier.

I dette prosjektet har en ekspertgruppe på oppdrag fra Miljødirektoratet benyttet kunnskap og data for å foreslå en grense for å skille mellom en bestand og en forekomst og hvordan elvespesifikke egenskaper i form av vannføring, areal og produktivitet kan benyttes til klassifiseringen. Ekspertgruppen har lagt til grunn teoretiske forventninger omkring tap av genetisk variasjon og stokastiske populasjonsmodeller og foreslår en nedre grense for en laksebestand på 50 anadrome gytefisk. Data på forekomst og tetthet av laks i forhold til vannføring og areal har så blitt benyttet for å anslå hvilke vassdrag som potensielt kan ha en lakseproduksjon på et nivå tilsvarende grensen på antall gytefisk. Ekspertgruppen har utarbeidet et beslutningstre der det først skilles mellom vassdrag med en årsmiddelvannføring mindre eller større enn 0,6 m³/s, der vassdrag med en vannføring > 0,6 m³/s blir kategorisert som en potensiell laksebestand. Vassdrag med lavere vannføring kan kategoriseres som en potensiell laksebestand dersom det finnes en innsjø på lakseførende strekning og vannføringen er > 0,3 m³/s. Vassdrag som ikke møter disse kriteriene blir kategorisert som sjørretvassdrag.

For en videre kategorisering foreslår ekspertgruppen å knytte grensene til et gytebestandsmål. Kategorisering tar da utgangspunkt i at det er like mange hunner som hanner (25) og at gjennomsnittsstørrelsen på hunnfisken er 1,5 kg. Under disse forutsetningene blir definisjonsgrensen på 50 gytefisk for en laksebestand oversatt til et gytebestandsmål på 38 kg hunnlaks. Ut fra kombinasjoner av lakseførende areal og produktivitet (eggtetthetsklasse) har vi beregnet hvilke vassdrag som oppfyller dette gytebestandsmålet. En nedre grense på anadromt areal for en laksebestand blir da satt til 9 000 m² dersom produktiviteten er svært høy (5-7 egg/m²), 13 000 m² ved høy produktivitet (3-5 egg/m²), 27 000 m² ved moderat produktivitet (1,5-3 egg/m²), og 54 000 m² ved lav produktivitet (< 1,5 egg/m²). I henhold til oppdraget har ekspertgruppen forsøkt å oppnå en definisjon som er bevaringsbiologisk forankret, samtidig som den er pragmatisk og praktisk.

Sten Karlsson, Ola H. Diserud, Peder Fiske, Torbjørn Forseth, Ingerid J. Hagen, Kjetil Hindar, Astrid Raunsgard, NINA, Postboks 5685 Torgarden, 7485 Trondheim.

Epost: sten.karlsson@nina.no; ola.diserud@nina.no; peder.fiske@nina.no; torbjorn.forseth@nina.no; ingerid.hagen@nina.no; kjetil.hindar@nina.no; astrid.raunsgard@nina.no.

Øystein Skaala, Havforskningsinstituttet, Postboks 1870 Nordnes, 5817 Bergen.

Epost: oystein.skaala@hi.no

Helge Skoglund, NORCE Klima og Miljø, LFI, Nygårdsgaten 112, 5008 Bergen.

Epost: hesk@norceresearch.no

Harald Sægrov, Rådgivende Biologer AS, Edvard Griegs vei 3, 5059 Bergen.

Epost: harald.saegrov@radgivende-biologer.no

Innhold

Sammendrag	3
Innhold	4
Forord	5
1 Innledning	6
2 Genetisk definisjon av en laksebestand	8
2.1 Hvordan studere reprodutiv isolasjon?.....	8
2.2 Hvordan avgjøre evolusjonær betydning av populasjonsforskjeller?.....	9
2.3 Genetisk variasjon og faktorer som styrer den.....	9
2.4 Effektiv populasjonsstørrelse.....	10
2.5 Feilvandring hos naturlig og utsatt smolt.....	11
2.6 Store og små populasjoner som utveksler feilvandrere.....	11
3 Demografisk definisjon av en laksebestand	14
4 Definisjon av laksebestand – en samlet vurdering	19
5 Forekomst av laks i små vassdrag	20
6 Beslutningstre for klassifisering av laksebestander og lakseforekomster	23
7 Referanser	26

Forord

Skillet mellom forekomster og bestander av laks har viktige forvaltningsmessige og juridiske implikasjoner ved at det kan påvirke prioriteringer og fokus når det gjelder fiskereguleringer, biotiltak, kalking, utfisking av rømt oppdrettslaks, osv. Miljødirektoratet har behov for en oppdatert definisjon og grensesetting for gruppering til laksebestand og lakseforekomst, som er bevaringsbiologisk forsvarlig samtidig som den er gjennomførbar i praktisk forvaltning. Høsten 2022 ble det opprettet en ekspertgruppe som fikk i oppdrag å benytte eksisterende kunnskap og data for å foreslå et sett med kriterier og grenseverdier for å skille mellom laksebestander og lakseforekomster. Ekspertgruppen ble også bedt om å vurdere hvorvidt det finnes lakseforekomster som er mer bevaringsverdige enn andre, og i så fall hva som ligger til grunn for en slik vurdering. Den utpekte ekspertgruppen besto av følgende forskere innen populasjonsgenetikk og lakseøkologi.

Leder: Sten Karlsson, NINA

Sekretær: Ingerid Julie Hagen, NINA

Medlemmer: Kjetil Hindar, Torbjørn Forseth og Peder Fiske, NINA; Helge Skoglund, NORCE; Øystein Skaala, HI & Harald Sæggrov, Rådgivende Biologer

I en tidlig fase så ekspertgruppen behov for kompetanse innen statistikk og modellering for en demografisk definisjon av en laksebestand og Ola Diserud (NINA) ble derfor engasjert i oppdraget. I tillegg ble Astrid Raunsgard (NINA) engasjert som en ekstra sekretær.

Oppstartmøte ble avholdt 19. oktober 2022 etterfulgt av jevnlige møter frem til våren 2023, der bevaringsbiologiske hensyn og forvaltningspraktiske hensyn ble gjennomgått og diskutert. Ved samtlige møter deltok Atle Kambestad som observatør fra Miljødirektoratet. Vi takker Miljødirektoratet for oppdraget og kolleger utenfor ekspertgruppen for nyttige innspill og diskusjoner.

Trondheim, juli 2023

Sten Karlsson, Ola H. Diserud, Peder Fiske, Torbjørn Forseth, Ingerid J. Hagen, Kjetil Hindar, Astrid Raunsgard, Øystein Skaala, Helge Skoglund & Harald Sæggrov

1 Innledning

Det er et internasjonalt anerkjent prinsipp at laksefisk må forvaltes på bestandsnivå. Motivasjonen for dette prinsippet er erkjennelsen av at laksefisk viser stor variasjon mellom bestander i morfologiske, økologiske og genetiske karakterer. Bevaring av de genetiske ressursene er en livsforsikring: genetisk variasjon sikrer både den kortsiktige og langsiktige levedyktigheten til bestander og arter – både deres økologiske tilpasning og evolusjonære potensiale. Genressursene har også direkte nytteverdi i form av de naturlige bestandene og oppdrettsstammene som gir oss mat. Sist, men ikke minst, er det den nytteverdien som er vanskeligst å kvantifisere, men som alle verdsetter - rekreasjonsverdien ved å oppleve de naturlige fiskebestandene med all deres variasjon.

Mange laksebestander er sterkt redusert eller har gått tapt som følge av vassdragsreguleringer, forsuring og annen forurensing, og parasitten *Gyrodactylus salaris*. De største truslene i dag er lakselus og rømt oppdrettslaks fra akvakultur. Lakselus reduserer bestandsstørrelsen gjennom økt dødelighet på utvandrende laksesmolt. Rømt oppdrettslaks forandrer bestandenes genetiske egenskaper, reduserer tilpasningene til det lokale miljøet og reduserer overlevelsesevnen, gjennom kryssing med villaks (Bolstad et al. 2017; McGinnity et al. 1997, 2003; Fleming et al. 2000; Skaala et al. 2012, 2019; Wacker et al. 2021). Dette setter med få unntak alle norske laksebestander i risiko for å tape sin økologiske og genetiske egenart.

Forvaltning på bestandsnivå krever at vi kjenner artens genetiske populasjonsstruktur, og at vi tar hensyn til denne i all forvaltning – både den kortsiktige (fiskereguleringer, kultivering) og langsiktige (bevaring). Det er nesten umulig å formulere presise bevaringstiltak for en art eller en bestand uten å kjenne dens avgrensninger til nærstående arter eller bestander. For laks og andre anadrome laksefisk er artens biologi en hjelper til å avgrense en laksebestand forvaltningsmessig fra andre bestander. Disse artene har stor grad av hjemvandring til elven de ble klekket i når de selv skal gyte. Det betyr: 1) å regne én elv som ferskvannshabitatet til én bestand, er et godt biologisk utgangspunkt, 2) måloppnåelse av bestandsstørrelse gjennom fiskereguleringer i elva er i prinsippet enkelt, og 3) flytting av fisk mellom elver, eller også utsetting av avkom fra stamfisk i én elv til en annen, bryter ned bestandsstrukturen. Dette er forhold som det er tatt hensyn til i norsk forvaltning gjennom endringer i forskrift siden 1986 og i lakseloven fra 1992. Fra da av ble det forbudt å sette ut laks i andre elver enn der stamfisken ble fanget.

Antall gytelaks er kjent fra et økende antall norske lakseelver. Etter at Miljødirektoratet gjennomførte en vurdering av fiskereguleringer ut fra måloppnåelsen av gytebestandsmålet, er flere og flere elver blitt gjenstand for telling eller merke-gjenfangst-studier for å beregne antall gytelaks.

I klare elver som Lærdalselva og Aurlandselva er antallet gytelaks telt fra elvebredden om høsten under eller etter gyting og om våren før utvandring i årene fra rundt 1960 og framover (Rosseland 1979; Sættem 1995). I senere år er det blitt mer og mer vanlig at antallet gytelaks telles av et tellekorps av dykkere som lar seg drive ned elva (Skoglund et al. 2019). I småelver kan sterkt lys og håv være en metode for telling av gytefisk (Anonym 2015). I andre elver er laksebestanden kontrollert med fiskefeller (Berg 1977; Jonsson et al. 1998; Harvey et al. 2022), telling i fiske-trapper (Jamtfall & Kanstad-Hanssen 2022), eller også beregnet med merking-gjenfangst som i Drammenselva (Sandhaugen & Hansen 2001).

Fiskefelledata fra Vardneselva på Senja viser at småelver kan ha så lite som 26 anadrome gytelaks (Berg 1977), foruten et større antall kjønnsmodne parrhanner som gyter før de vandrer ut i sjøen. Om vi antar omtrent 50 % fangstrate i elv, slik at antallet anadrome laks i gytebestanden er lik antallet som tas i elva om sommeren, kan vi bruke laksestatistikken til å gjøre en beregning av antall gytelaks for alle elvene i Norge. En slik beregning av antall gytelaks tilsier at norske lakselver har mellom 0 og 25 000 gytelaks årlig, med 10-100 som de vanligste verdiene (Hindar et al. 2011).

Naturmangfoldlovens forvaltningsmål for arter sier at: «*Målet er at artene og deres genetiske mangfold ivaretas på lang sikt og at artene forekommer i levedyktige bestander i sine naturlige utbredelsesområder*», og lakse- og innlandsfiskeoven sier at: «*Lovens formål er å sikre at naturlige bestander av anadrome laksefisk, innlandsfisk og deres leveområder samt andre ferskvannsorganismer forvaltes i samsvar med naturmangfoldloven og slik at naturens mangfold og produktivitet bevares*». Det viktigste for å bevare laksefiskenes genetiske mangfold og levedyktighet er å ivareta leveområdene. Dette innebærer å sikre at alle vannforekomster for laksefisk har en god og naturlig tilstand. I utgangspunktet er derfor alle naturlige miljøer for laksefisk bevaringsverdige og viktige for å sikre fremtidige livskraftige bestander av laks, også de små vannforekomstene der det kun sporadisk vil kunne forekomme gyting. Forvaltningen har imidlertid ikke ubegrensede ressurser til å overvåke og forvalte alle disse forekomstene og har derfor behov for å gjøre noen prioriteringer. Denne prioriteringen tar utgangspunkt i størrelsen og egenarten til laksebestander, der bestander av en viss størrelse og som kan sies å være selvreproduserende i overskuelig fremtid får en prioritet med tanke på overvåkning, fiskereguleringer, biotopiltak, uttak av rømt oppdrettslaks, osv. Bestander som ikke gis denne prioriteringen blir kalt lakseforekomster og er typisk mindre vassdrag med sporadiske forekomster eller med en liten produksjon.

I tillegg til en gjennomgang av bestandsbegrepet, har vi på oppdrag fra Miljødirektoratet i dette prosjektet benyttet eksisterende data og kunnskap for å foreslå definisjoner og grenseverdier for å skille mellom laksebestander og lakseforekomster. Ekspertgruppen har tatt utgangspunkt i både genetisk og demografisk stabilitet for å definere og sette grenseverdier for å skille mellom laksebestander og lakseforekomster. Et viktig kriterium for utarbeidelsen av en definisjon og grenseverdier har vært at det skal være mulig å klassifisere et hvilket som helst vassdrag basert på eksisterende kunnskap om vannføring, areal og produktivitet. Et annet viktig kriterium ved valg av grenseverdier har vært at de skal være enkle å skjønne, målbare og pragmatiske i den forstand at det også skal være mulig å omklassifisere en forekomst eller bestand dersom den har spesielle egenskaper som ligger utenfor gjennomsnittlige sammenhenger.

2 Genetisk definisjon av en laksebestand

Kunnskap om genetisk variasjon blir i økende grad tatt i bruk når det formuleres strategier for forvaltningen av naturlige og kultiverte fiskebestander (Ryman & Utter 1987). I USA har truede arter og "karakteristiske populasjoner" innen arter vært beskyttet av 'Endangered Species Act' fra 1973, men det har lenge hersket tvil om hvordan denne loven skal brukes med tanke på å bevare naturlige populasjoner og underarter (O'Brien & Mayr 1991).

Waples (1991) foreslo begrepet «evolusjonært viktige enheter» og at en bestand (populasjon) måtte oppfylle to kriterier for å få status som en evolusjonært viktig enhet:

1. Den må være reproduktivt atskilt fra andre slike enheter av samme art, og
2. Den må representere en viktig del av artens evolusjonære beholdning.

2.1 Hvordan studere reproduktiv isolasjon?

I Waples' (1991) forklaring heter det at den reproduktive isolasjonen ikke trenger være fullstendig, men den må være sterk nok til å tillate at evolusjonært viktige forskjeller tiltar mellom populasjoner.

Reproduktiv isolasjon kan studeres ved både økologiske og genetiske metoder. De viktigste av disse er merkestudier, rekoloniseringsstudier av "tomme" habitater, direkte måling av genetiske forskjeller mellom populasjoner, og vurderinger basert på naturlige barrierer mellom leveområdene til arten.

1. Merkestudier. Ved gjenfangst av merkede individer kan vi studere fiskens vandring, inkludert graden av hjemvandring og feilvandring til andre vassdrag (eller andre deler av samme vassdrag). Med slike metoder får vi imidlertid ikke kunnskap om den genetiske effekten av feilvandring, i form av utveksling av genetisk materiale.
2. Rekolonisering. Studier av hvordan tomme vassdrag rekoloniseres kan også gi oss verdifull informasjon om spredning. Det er mulig at denne metoden ikke gir det samme svaret som studier av hvordan fisk beveger seg mellom "fulle" habitater. Fravær av artsfrender kan delvis gi et underestimert av spredning, fordi lukt fra artsfrender kan være viktige ledetråder til å finne et vassdrag. Fravær av artsfrender kan imidlertid også gi et overestimert av spredningen, fordi det kan være vanskelig å kolonisere vassdrag med mange konkurrenter. Heller ikke denne metoden sier noe om den genetiske effekten av denne prosessen.
3. Genetiske studier. Ved hjelp av molekylærgenetiske metoder kan vi måle graden av genetisk likhet mellom populasjoner innen en art. Slike studier sier noe om genflyt mellom populasjoner over et historisk (evolusjonært) tidsrom, under forutsetning av at de genetiske markørene vi studerer ikke er utsatt for seleksjon og at genflyten er i balanse med tilfeldigheter i reproduksjonen som følge av begrenset populasjonsstørrelse. En hake ved slike studier er at fravær av genetiske forskjeller ikke er et entydig bevis for at populasjonene er like.
4. Naturlige barrierer. Disse kan avgjøre grensene for en populasjons geografiske utbredelse, men de sier ikke noe om de biologiske egenskapene som denne populasjonen har i forhold til andre.

Den beste vurderingen av i hvilken grad to populasjoner er reproduktivt isolerte får man om man kan kombinere data fra punkt 3 med data fra én eller flere av de andre metodene.

2.2 Hvordan avgjøre evolusjonær betydning av populasjonsforskjeller?

Kriteriet om evolusjonær betydning er oppfylt hvis populasjonen bidrar signifikant til artens økologiske/genetiske mangfold. Svarene på følgende spørsmål kan være viktige ledetråder for å avgjøre hvorvidt en populasjon representerer et viktig bidrag til artens økologiske/genetiske mangfold:

- Er populasjonen genetisk forskjellig fra andre populasjoner?
- Fins populasjonen i et særegent miljø (habitat)?
- Viser populasjonen særegne tilpasninger til sitt miljø?
- Dersom populasjonen ble utryddet, ville det representere et signifikant tap av økologisk/genetisk mangfold hos arten?

En rekke ulike datasett kan benyttes for å studere disse spørsmålene. Blant disse er:

1. Morfologiske og økologiske karakterer. De ytre egenskaper som tradisjonelt anvendes for å karakterisere enkeltfisk eller fiskebestander egner seg sjelden for studier av mengde og fordeling av genetisk variasjon. Kvantitative karakterer som for eksempel vekst og størrelse bestemmes ofte av et ukjent antall gener, og slike egenskaper er dessuten ofte utsatt for miljøpåvirkning.

2. Genetiske studier. I de senere årene er det funnet at nær 40 % av variasjonen i alder og størrelse ved kjønnsmodning hos laks er bestemt av ett gen, vgll3 (Barson et al. 2015). Dette genet viser også betydelig større variasjon mellom elver enn antatt selektivt nøytrale gener.

3. Habitatforskjeller som antyder muligheten for lokale tilpasninger. Sammenhengen mellom habitat og alder og størrelse ved kjønnsmodning er et eksempel på dette. Vassdrag med liten gjennomsnittlig vannføring er typisk smålaksvassdrag, mens vassdrag med vannføring over 40 m³/s er typisk mellom- og storlaksvassdrag (Jonsson et al. 1991). Når vannføringen reduseres ved fraføring av vann, går kroppsstørrelsen og alder ved kjønnsmodning ned, slik som i Eira (Jensen et al. 2022). I det samme studiet ble det vist at genfrekvenser i to gener som påvirker kroppsstørrelse hos gytetisk, også endret seg.

Dette rammeverket gir en mulighet for å avgjøre bevaringsverdien av en fiskebestand eller en gruppe av bestander. Selv om vår genetiske og økologiske kunnskap stadig gjør framskritt er det rimelig å anta at det fins viktige genetiske forskjeller mellom bestander som vi ikke har kunnskap om.

2.3 Genetisk variasjon og faktorer som styrer den

Analyser av tusenvis av laks fra stikkprøver i hele utbredelsesområdet i Europa og Nord-Amerika viser at laksen er inndelt i en rekke genetisk forskjellige og mer eller mindre reproduktivt isolerte populasjoner innen og mellom vassdrag (Ståhl 1987; Bourret et al. 2013; Gilbey et al. 2018). Laksepulasjoner kan genetisk inndeles i fire regionale hovedgrupper: 1) laks fra landene rundt Østersjøen, 2) laks fra elver som drenerer til Barentshavet og Kvitsjøen, 3) laks fra vassdrag som drenerer til den østlige (europæiske) delen av Atlanterhavet, og 4) laks fra vassdrag som drenerer til den vestlige (nordamerikanske) delen av Atlanterhavet. De fleste norske laksepulasjoner hører til den tredje gruppen, sammen med laks fra blant annet Island, Storbritannia, Irland og vestkysten av Sverige. Laks fra midtre Troms og nordøstover tilhører Barents-Kvitsjøgruppen (Wennevik et al. 2019).

Det fins også geografisk definerte undergrupper av hver av disse fire hovedgruppene (Gilbey et al. 2018). I Norge er det vanskelig å skille ut enkeltbestander med molekylærgenetiske metoder, kanskje fordi den norske kystlinjen har et meget stort antall elver med forholdsvis små bestander. I det store Tanavassdraget er det derimot funnet rundt 30 genetisk forskjellige grupper i deler av hovedelva og sideelvene (Vähä et al. 2018).

Den største genetiske forskjellen mellom de til nå analyserte laksepopulasjonene fra Norge foreligger mellom anadrom laks og to ferskvannsstasjonære laksepopulasjoner i Norge: Bleke i Byglandsfjorden og Småblanken i Øvre Namsen (Bourret et al. 2013). Mengden genetisk variasjon, beregnet som den gjennomsnittlige heterozygositeten i genene, som er analysert i både anadrome og ferskvannsstasjonære laksepopulasjoner, er lavest nettopp i de stikkprøvene som representerer den ferskvannsstasjonære laksen. Disse populasjonene er gjennom sin fullstendige reproduktive isolering utsatt for en større innavl (genetisk drift) og tap av genetisk variasjon enn øvrige laksepopulasjoner.

Når vi skal planlegge og gjennomføre tiltak i forvaltningen av en fiskeart, kreves det kunnskap om de underliggende mekanismene for utviklingen av artens genetiske struktur. De mekanismene som leder til forandringer i den genetiske sammensetningen til en populasjon er genetisk drift, migrasjon, mutasjon og seleksjon (Crow & Kimura 1970). Genetisk drift er tilfeldige genetiske forandringer som skyldes begrenset populasjonsstørrelse. Genetisk drift fører til at mer eller mindre reproduktivt isolerte populasjoner mister genetisk variasjon gjennom innavl og det akkumuleres genetiske forskjeller mellom populasjoner. Størrelsen på den genetiske driften bestemmes av den såkalte genetisk effektive populasjonsstørrelsen i bestanden. Migrasjon (genflyt) er utveksling av gener mellom populasjoner, og medvirker til at populasjonenes genetiske sammensetning blir mer lik hverandre. Mutasjoner er sjeldne, spontane forandringer i arveanleggene. De er neppe viktige for utviklingen av en arts genetiske struktur over korte tidsrom (som for laks i Norge etter istiden), men er i det lange løp selve råmaterialet for all utvikling (evolusjon). Seleksjon fører til genetiske forandringer som skyldes at noen individer i en populasjon har arvelige egenskaper som gjør at de bidrar mer (dvs. med flere etterkommere) til neste generasjon enn andre individer. Det er gjennom seleksjon at levende organismer naturlig tilpasser seg miljøet, og dermed øker sine overlevelsessjanser. Seleksjon anses å være den mest fundamentale prosessen i evolusjonen av ulike organismer. Det er også gjennom seleksjon at vi genetisk tilpasser ville dyrearter til produksjonsdyr, men i dette tilfellet bestemmer mennesket seleksjonskriteriene.

2.4 Effektiv populasjonsstørrelse

Effektiv populasjonsstørrelse N_e kan defineres som 'størrelsen på en idealisert populasjon som ville miste genetisk variasjon med samme hastighet som den aktuelle populasjonen' (Wright 1931), og er et standardisert mål på antall individer som vil føre sine gener videre til neste generasjon.

For at den effektive populasjonsstørrelsen skal være like stor som summen av antall hanner og hunner, må kjønnsforholdet være 1:1 og familiestørrelsen tilfeldig fordelt. Som regel er ikke familiestørrelse tilfeldig fordelt, på grunn av at det ofte er betydelig variasjon i antall avkom, og dette vil kraftig kunne redusere effektiv populasjonsstørrelsen. Skjev kjønnsfordeling vil også redusere den effektive populasjonsstørrelsen (Crow & Kimura 1970). Sammenlikninger av faktisk antall gytefisk og effektivt antall gytefisk antyder at den effektive populasjonsstørrelsen er ca. 20 % av den faktiske bestandsstørrelsen hos laks. For arter med overlappende generasjoner slik som laksen vil den totale effektive populasjonsstørrelsen være omtrent produktet av effektivt antall gytefisk i én gytesesong og generasjonstiden. Ut fra dette og en generasjonstid for laks på fem år foreslo Hindar et al. (2004) en tommelfingerregel at effektivt antall gytefisk per generasjon er omtrent det samme som antall gytefisk per gytesesong, fordi effektivt antall gytefisk er en femtedel av faktisk antall gytefisk mens den totale effektive bestandsstørrelsen per generasjon

er fem ganger større (på grunn av overlappende generasjoner og en generasjonstid på fem år) enn effektivt antall gytefisk per gytesesong.

2.5 Feilvandring hos naturlig og utsatt smolt

En oversiktsartikkel utarbeidet av Stabell (1984) fant at feilvandringsraten var gjennomsnittlig 4,1 % i ni forsøk med naturlig produsert smolt merket på utvandring, og 11,5 % i 19 forsøk med oppdrettet smolt utsatt i elv. I elven Imsa fant Jonsson et al. (2003) en feilvandringsrate på 6 % for villaks og 15 % for klekkerismolt i perioden 1976-1999.

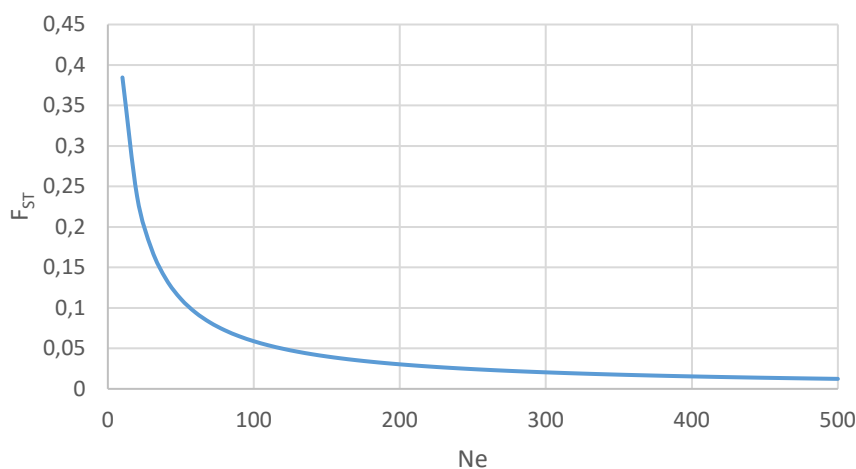
2.6 Store og små populasjoner som utveksler feilvandrerere

Det fins en enkel sammenheng mellom graden av genetisk variasjon mellom populasjoner, F_{ST} , og antallet effektive migranter som disse populasjonene utveksler mellom seg, $Ne*m$ (Wright 1965), gitt ved:

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

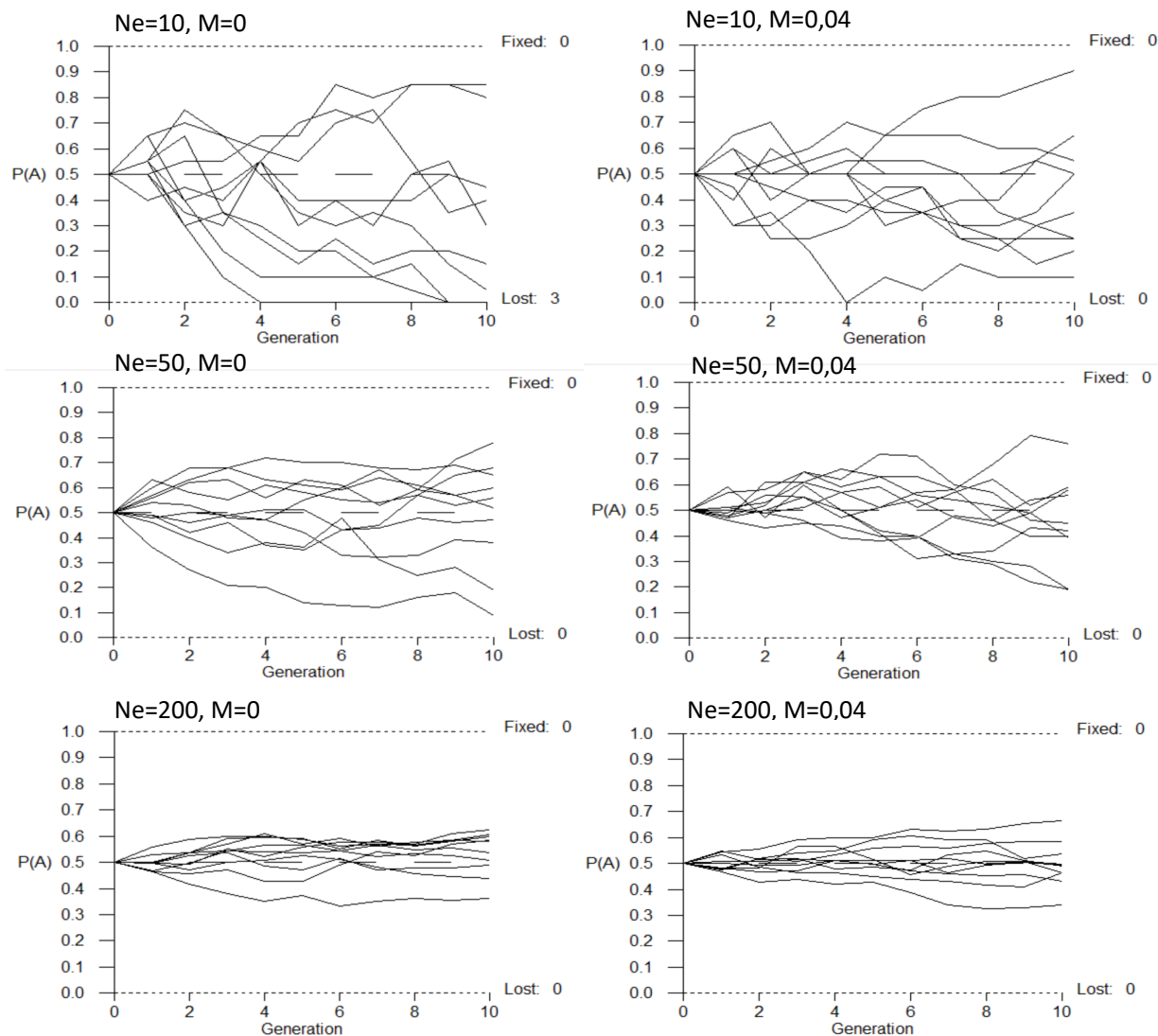
Formelen gjelder ved genetisk likevekt mellom like store populasjoner som utveksler migranter (feilvandrerere) mellom seg i en «øymodell» der alle populasjonene sender et antall migranter til en felles 'pool' av feilvandrerere, og mottar det samme antallet immigranter fra denne. Dersom disse betingelsene er oppfylt, vil graden av genetisk variasjon mellom populasjoner være kjent gjennom produktet $Ne*m$. Dette genetisk effektive antallet migranter er altså et produkt av effektiv populasjonsstørrelse Ne og andelen migranter, og kan utledes selv om verken Ne eller m er kjent.

Denne sammenhengen er visualisert i **figur 2.1**, med en antagelse om en migrasjonsrate på 4 %. Målte genetiske distanser (F_{ST}) mellom laksebestander i Norge er som regel mellom 0,01 og 0,04 (Bourret et al. 2013; Karlsson et al. 2011) hvilket tilsvarer effektive bestandsstørrelser i området mellom 150 og 500. I små bestander vil genetisk drift være så sterk at en forventer til dels veldig store tilfeldige genetiske forskjeller.



Figur 2.1. Sammenhengen mellom genetisk distanse (F_{ST}) og effektiv populasjonsstørrelse (Ne) ved en migrasjonsrate på 4 %, i henhold til en øymodell ($F_{ST} = 1/(1 + 4 Ne*m)$).

Enkle simuleringer av genetisk drift og migrasjon (genflyt) ved ulike effektive populasjonsstørrelser gir en god visualisering av betydningen av disse to evolusjonære kreftene (**figur 2.2**). I små populasjoner forventes en rask endring i allelfrekvenser og tap av genetiske variasjon og som følge av denne tilfeldige endringen forventes populasjonen også å bli dårligere tilpasset. Genflyt vil føre til at det tilføres genetisk variasjon og at forskjellen mellom populasjonene blir mindre. På den ene siden vil dette kunne motvirke negative effekter av genetisk drift ved tap av genetisk variasjon og mulighet for genetisk tilpasning, men på den andre siden også motvirke lokal genetisk tilpasning dersom det er store genetiske forskjeller mellom populasjonene.



Figur 2.2. Simulering av genetisk drift og genflyt over ti generasjoner og 10 populasjoner med en effektiv populasjonsstørrelse (N_e) på 10 og migrasjonsrate (m) på 0 og 4 % (to øverste figurene), med en effektiv populasjonsstørrelse på 50 og migrasjonsrate på 0 og 4 % (to midterste figurene) og en effektiv populasjonsstørrelse på 200 og migrasjonsrate på 0 og 4 % (to nederste figurene). Simuleringene viser én av mange mulige utfall i variasjon av allelfrekvens med en start-allelfrekvens $P(A)$ på 0,5. Endepunktene Fixed og Lost viser til tilstander der allelet (genvarianten) A er henholdsvis fiksert eller tapt i populasjonen. Simuleringene er gjort ved hjelp av programmet PopG (Copyright 1993-2016. University of Washington and Joseph Felsenstein).

Norske laksebestander varierer i antallet gytefisk fra under 10 til mer enn 25 000. Det betyr at en liten andel feilvandring fra en stor bestand helt kan dominere små laksebestander i nærheten. Effekten av dette er studert teoretisk av Tufto & Hindar (2003) og eksemplifisert med beregninger av hvordan totalbestanden av store og små bestander (metapopulasjonen) i Sognefjorden kan ivareta genetisk variasjon (Hindar et al. 2004). Størrelsen på den store bestanden i Lærdalselva er det som driver denne metapopulasjonens evne til å ta vare på genetisk variasjon. Men fisk-for-fisk er det de små og geografisk isolerte elvene som er viktigst. Dette regnestykket blir mer komplekst dersom man legger på kunnskap om ulik seleksjon til miljøforholdene i de ulike vassdragene.

Ut fra populasjonsgenetisk teori og observasjoner av genetisk struktur hos laks er det klart at arten er oppdelt i mange ulike populasjoner som helt eller delvis er genetisk isolerte og som må kunne sies å tilfredsstille de foreslåtte kriteriene for å kalle en bestand for viktige evolusjonære enheter (Waples 1991). Små bestander eller forekomster av laks vil imidlertid ikke kunne sies å være egne viktige evolusjonære enheter, da disse på grunn av sterk genetisk drift og genflyt fra andre større bestander ikke vil kunne opprettholde selvstendige bestander med særegne genetiske tilpasninger. Det er likevel viktig å bevare disse små bestandene, eller forekomstene, da de til sammen representerer et mangfold av genetisk variasjon både ved at tilfeldig genetisk drift vil gjøre dem forskjellige, og ved at de representerer et mangfold av ulike elvemiljø med forskjellig naturlig seleksjon.

3 Demografisk definisjon av en laksebestand

Naturlig små bestander eller forekomster av villaks vil være karakterisert ved en så lav bærekapasitet for vassdraget at stokastiske (tilfeldige) fluktasjoner i miljø eller demografi (størrelse, aldersfordeling, kjønnsfordeling, overlevelse og reproduksjon) kan føre til at det noen år ikke forekommer gyting. Men siden det allikevel kan være ungfisk i elva eller laks på vandring i havet vil sannsynligheten for at populasjonen dør helt ut være liten, så lenge den ugunstige miljøsituationen ikke vedvarer over tid. Naturlig små populasjoners dynamikk må ikke forveksles med bestander som i utgangspunktet forventes å ha en større bærekapasitet, men som holdes nede av menneskelige påvirkningsfaktorer og hvor bestanden vil kunne vokse igjen hvis påvirkningsfaktorene fjernes. Den siste typen bestander er som regel temaet for levedyktighetsanalyser. Vi vil i dette kapittelet se bort fra eventuelle ytre, menneskelige påvirkningsfaktorer og bare studere hvilke egenskaper ved den naturlige dynamikken for små populasjoner som kan hjelpe oss til å definere hva som er en laksebestand og hva som er en forekomst.

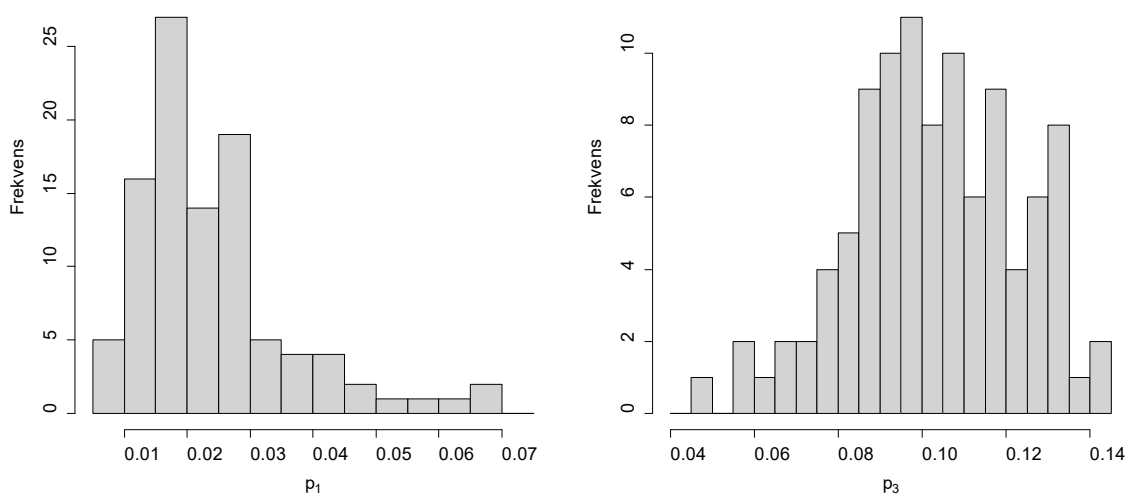
For å vurdere de egenskapene ved den naturlige dynamikken som er avgjørende for om en populasjon kan bli kritisk truet setter vi opp en aldersstrukturert modell hvor demografiske parametere kan variere med alder og mellom år. Endringen i populasjonsstørrelse over tid vil da ikke bare være en funksjon av antallet gyteklar hunnlaks det foregående året, men vil også avhenge av aldersfordelingen til populasjonen. Parameterne i modellen er overlevelsesratene mellom hvert aldersstadium og reproduktiv verdi (fekunditet) for den returnerende gytefisk. Demografisk stokastisitet introduseres i modellen ved at det mellom hver alder trekkes tilfeldig om et individ overlever eller ikke, kjønn tilordnes tilfeldig og ved at vekten (fekunditeten) til individuelle, voksne hunnfisk kan variere rundt en gitt forventningsverdi. I store populasjoner vil effekten av den demografiske stokastisiteten «midles bort» men for små populasjoner kan tilfeldigheter, som for eksempel en skjev kjønnsfordeling, få stor betydning for dynamikken. Miljøstokastisiteten modelleres ved at de forventede overlevelsesratene og forventet størrelse for returnerende voksenfisk kan variere mellom år.

Som en illustrasjon vil vi her modellere en populasjon med to- eller tre-årig smolt og énsjøvinter gytefisk, tilsvarende forventningen for en smålakspopulasjon fra et mindre vassdrag. Populasjonen vil dermed bestå av 5 aldersstadier $N_t = [n_1, n_2, n_3, n_4, n_5]$ hvor n_1 er 0+ yngel rett etter klekking, n_2 er 1+ parr, n_3 er 2+ parr, n_4 er postsmolt i havet og n_5 er returnerende énsjøvinter gytefisk. Merk at første aldersstadium er på våren mens resten er om høsten. Dette er gjort for å kunne inkludere tetthetsreguleringen i overlevelsesraten mellom første og andre stadium. Populasjonene vil bli simulert med forventet antall gytelaks fra 10 til 50 i den stokastiske modellen. Parametere og estimater i modellen er som følger:

- Overlevelsesraten fra klekking til 1+ parr p_1 . Denne raten er basert på en sammenheng mellom gytebestand og rekruttering der overlevelsen avtar med økende tetthet. Vi har implementert en Beverton-Holt modell (Prevost & Chaput, 2001) som gir en asymptotisk kurve for rekrutteringen, hvor overlevelsen for svært lave tettheter settes lik 0,2 og så avtar etter hvert som forventet rekruttering nærmer seg bærekapasiteten for 1+ (bestemmes av valgt populasjonsstørrelse for simuleringen). Effekten av miljøvariasjon modelleres ved at p_1 trekkes fra en normalfordeling med forventningsverdi bestemt fra bestand-rekrutteringssammenhengen og standardavvik som en andel av forventningsverdien. **Figur 3.1** (venstre panel) viser p_1 for en simulering over 100 år, med bærekapasitet for 1+ på 850 individer (tilsvarer ca. 20 gytefisk) og standardavvik på $\frac{1}{4}$ av forventningen. Merk at vi hele veien ligger godt under den tetthetsuavhengige overlevelsen på 0,2, som vi skal for tettheter rundt bærekapasiteten.
- Overlevelsesraten i elv fra 1+ til 2+ parr p_2 settes konstant lik 0,5. Vi kan eventuelt også legge på miljøvariasjon her, men den vil trolig være liten i forhold til variasjonen i overlevelse for forrige og neste stadier. Det at overlevelsen modelleres som et binomisk

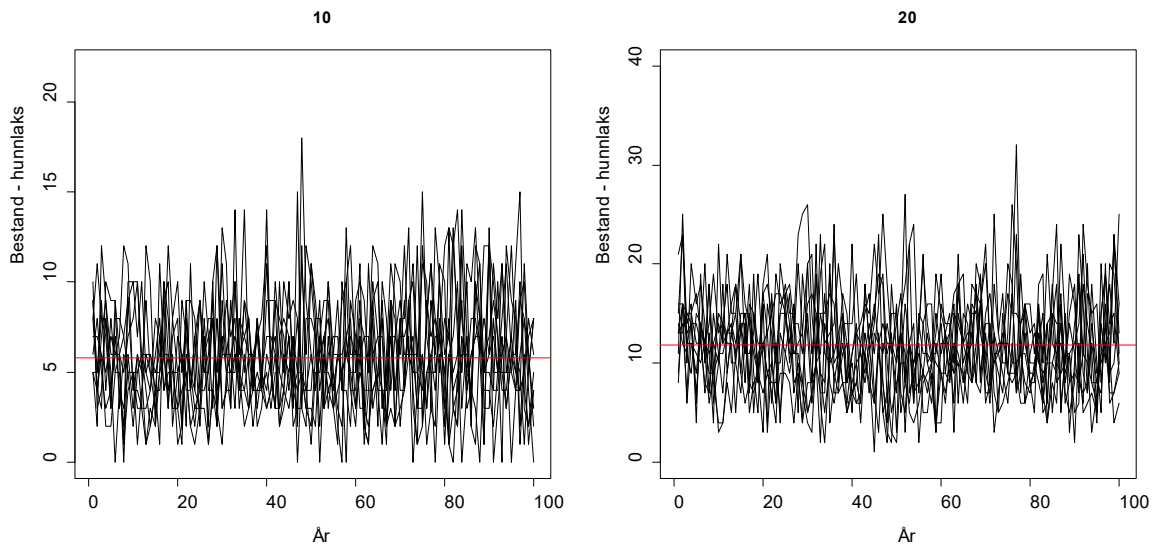
eksperiment medfører uansett at simulert andel overlevende kan avvike en del fra forventet for små populasjoner.

- Smoltifiseringssannsynlighet for to-åringer ss_2 . For å få en smoltaldersfordeling for to- og tre-åringer på $(sa_2 \ sa_3)$ må smoltifiseringssannsynligheten for to-åringene være $ss_2 = sa_1 p_2 / (1 - sa_1 (1 - p_2))$. Med smoltaldersfordeling (0,3, 0,7), dvs. 30% to-årig og 70% tre-årig smolt, blir smoltifiseringssannsynligheten for to-åringer 0,176. Vi antar at smoltifiseringssannsynligheten for tre-åringer er lik 1, dvs. all ungfisk som ikke smoltifiserte som to-åringer gjør det som tre-åringer.
- Overlevelsesraten fra 1+ (to-årig) eller 2+ (tre-årig) smolt til post-smolt i sjø om høsten p_3 . Denne fasen inkluderer smoltutvandring og første periode i sjø og kjennetegnes ved lav overlevelse og stor miljøstokastisitet som kan gi en betydelig år-til-år variasjon i post-smolt overlevelse og årsklassestyrke for post-smolten. Overlevelsen antas her normalfordelt med forventning 0,1 og standardavvik 0,02 (**figur 3.1**, høyre panel).
- Overlevelsesraten fra post-smolt til returnerende gytefisk p_4 . p_4 antas konstant og settes til 0,5. Vi antar at vi ikke har flergangsgytere, dvs. at all gytefisken dør etter gyting.
- f_5 fekunditeten til gytefisken. Som en del av den demografiske stokastisiteten tilordnes hver smolt kjønn med hunnlaksandel lik 0,6 (Ola Ugedal, NINA, pers.medd.). Realisert andel hunner kan dermed bli en viktig faktor for dynamikken for små populasjoner. Gjennomsnittsvekta for en årsklasse med énsjøvinter gytere antas normalfordelt med forventning 1,75 kg og standardavvik $0,5 / \sqrt{n_5}$. Vi antar videre at en kg hunnfisk gir 1450 egg (Hindar et al. 2007). Årlig eggdeponering blir da *antall hunnlaks x vekt x 1450*.



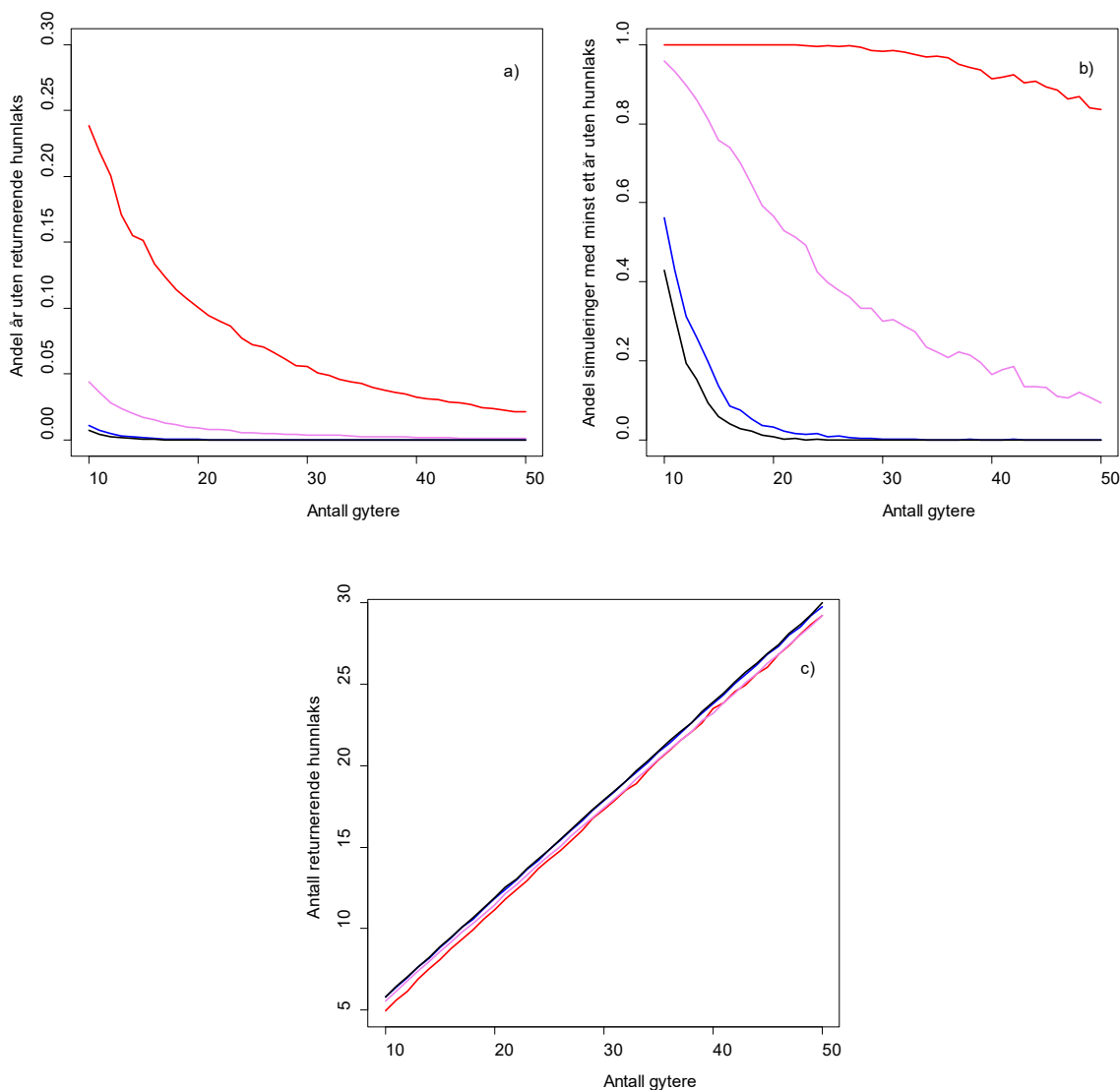
Figur 3.1. Simulerte årlige overlevelsesrater p_1 (venstre panel) og p_3 (høyre panel) for en simulering på 100 år med forventet antall gytefisk 20 og modellparametere som beskrevet over.

I simuleringene fra modellen spesifiserer vi forventet antall returnerende gytelaks (begge kjønn), men det er hunnlaksen blant disse som er viktigst for populasjonsdynamikken. I de videre resultatpresentasjonene (figurer) fokuserer vi derfor på årlig antall hunnfisk. En indikator for om villaksen i et vassdrag kan defineres som en bestand eller en forekomst kan være hyppigheten av år uten gyting, dvs. hvor det ikke er noen returnerende hunnfisk. I **figur 3.2** vises ti simuleringer av returnerende antall hunnlaks for forventet 10 gytefisk (begge kjønn, venstre panel) og for forventet 20 gytefisk (høyre panel). Rød horisontal linje angir gjennomsnittlig antall hunnlaks for de to simuleringrundene, hhv. 6 og 12. Vi ser at selv for simuleringer med kun ti forventede gytelaks og relativt stor stokastisitet er det ikke mange år uten gyting.



Figur 3.2. Ti simuleringer over 100 år med forventet antall returnerende hunnlaks på hhv. 6 (venstre panel) og 12 (høyre panel); totalt hhv. 10 og 20 gytefisk av begge kjønn.

Figur 3.3a viser utviklingen i gjennomsnittlig andel år uten gyting (ingen returnerende voksne hunnlaks) for hver simulering over 100 år når vi lar forventet antall returnerende gytere (begge kjønn) gå fra 10 til 50, og **figur 3.3b** viser utviklingen i andel simuleringer med minst ett år uten gyting. **Figur 3.3c** viser gjennomsnittlig antall hunnfisk blant gyterne. De fire fargede kurvene angir ulike nivåer av stokastisitet for post-smolt overlevelsen (p_3); rød kurve har standardavvik 0,1, lilla kurve 0,04, blå kurve 0,02 og svart kurve standardavvik 0,01. For hver verdi for forventet antall gytere har vi simulert 1000 simuleringer som hver går i 100 år. Sannsynligheten for år med ingen gyting avtar med økende forventet gytebestand, og sannsynligheten øker med økende stokastisitet (variasjon i overlevelse). Forventet antall returnerende gytehanter avtar med økende variasjon i overlevelse.



Figur 3.3. Populasjonsdynamikkens respons på økende forventet antall gytere og ulik grad av miljøvariasjon for post-smolt overlevelsen (p_3). a) viser andel av de simulerte årene som ikke har noen gyting, b) andel simuleringer med minst ett år uten gyting, og c) antall returnerende hunnlaks (gjennomsnitt over 1000 simuleringer). Rød kurve viser simuleringene med standardavvik 0,1 for post-smoltoverlevelsen, lilla kurve standardavvik 0,04, blå kurve standardavvik 0,02 og svart kurve standardavvik 0,01.

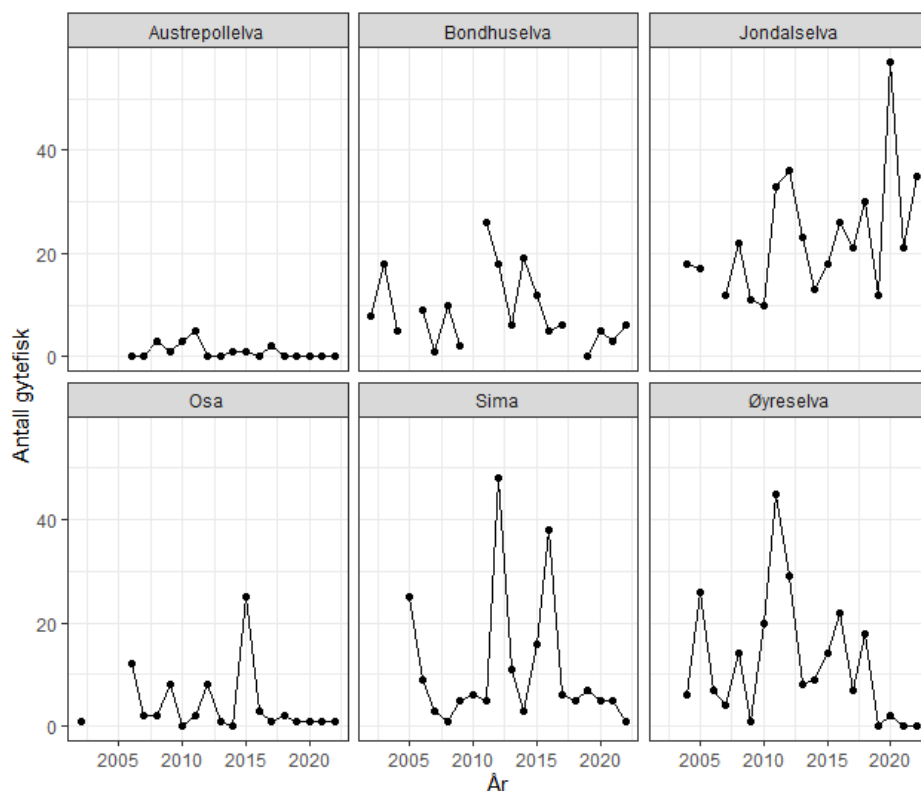
Som vist i **figur 3.2** skal det svært mye til for at en populasjon dør helt ut, på grunn av flere samtidige årsklasser i ulike miljøer. Et år uten gyting kan etterfølges av sterkere årsklasser og med muligheten for smoltifisering ved flere aldre vil denne årsklassen kunne bli «retablert». Parameterne i modellen er krevende å estimere presist for små populasjoner så modelleringen er primært ment for å vise hvilke faktorer som må tas med i en vurdering av definisjonen for en laksebestand.

Vi har her brukt gjennomsnittlig andel år uten returnerende hunnlaks, andel simuleringer over 100 år med minst et år uten gyting, og gjennomsnittlig årlig antall returnerende hunnlaks som respons for simuleringene. Andre egenskaper ved dynamikken kan også benyttes for å indikere om vi har en bestand eller en forekomst. Modellsimuleringene viser at en populasjon på 20-30 gytere, med forventning 12-18 hunnlaks, gir en liten sannsynlighet for år uten gyting, så lenge miljøvariasjonen ikke er for stor (**figur 3.3**). Jo større miljøstokastisitet, desto mer sårbar blir

populasjonen. Effekten av demografisk stokastisitet er sterkere i mindre populasjoner og trekker vekstraten ned for små populasjonsstørrelser (Lande et al. 2003). Det finnes en rekke små vassdrag i Norge som har gytebestander i denne størrelsesordenen (**figur 3.4**).

Immigrasjon fra nabopopulasjoner (feilvandring) er ikke eksplisitt modellert her, men kan være en viktig faktor for dynamikken til små populasjoner, spesielt i en kritisk fase med lave antall returnerende gytefisk. Temporært autokorrelert miljøvariasjon er en annen mulig egenskap ved populasjonsdynamikken (Lande et al. 2003) som ikke er tatt med i modellen og som kan ha stor betydning for sannsynligheten for utdøying. For eksempel vil flere etterfølgende år med lave overlevelsesheter, eller ugunstige miljøforhold i ferskvann som påvirker overlevelsen til flere årsklasser samtidig, kunne øke sannsynligheten for utdøying dramatisk. Vi har heller ikke inkludert stokastisitet i alle modellparameterne, og det kan være andre modellkomponenter, som for eksempel sjøaldersfordeling eller flergangsgytere, som ikke er implementert. Vi mener imidlertid at vi har tatt med de faktorene som har størst betydning for populasjonsdynamikken.

Variasjonen i livshistorie kan være stor mellom vassdrag, avhengig av vekstforhold, aldersfordelinger, omfanget av miljøstokastisitet osv. Denne livshistorievariasjonen kan evalueres ved å se på simuleringenes sensitivitet til forutsetninger og valg av parameterestimer. **Figur 3.3** viser for eksempel hvordan dynamikken responderer på ulike nivåer av miljøvariasjon i post-smolt overlevelsen. Vi har også kjørt en simulering med strengt 3-årig smolt, dvs. ingen smoltaldersfordeling, noe som mer enn 3-doblet andel år uten returnerende hunnlaks.



Figur 3.4. Eksempler på seks små vassdrag i Hardangerfjorden som over flere år har hatt regelmessig gyting med et fåtall av gytefisk. Dataene er basert på årlige drivtellingene (Skoglund et al. 2022).

De demografiske simuleringene viser at det er kun ved meget få antall gytefisk som det er en forholdsvis høy sannsynlighet for år uten gyting og at der det i gjennomsnitt er 20-30 gytefisk (begge kjønn) forventes å være regelmessig gyting.

4 Definisjon av laksebestand – en samlet vurdering

De enkle demografiske simuleringene viser at vassdrag med størrelsesorden 20-30 gytefisk (begge kjønn) har lav sannsynlighet for at det blir år uten gytefisk, selv med moderat til stor stokastisk miljøvariasjon. Sannsynligheten for at to eller flere etterfølgende år har ingen gytefisk og at bestanden blir utryddet er svært lav. På den annen side viser de genetiske betraktningene og enkle simuleringene at det kreves høyere bestandsstørrelser enn 20-30 om en bestand skal kunne være genetisk stabil over generasjoner slik at de beholder sin genetiske særegenhet, gitt genetisk drift og genflyt fra andre bestander.

Basert på disse betraktningene, faglig skjønn og ut fra et bevaringsbiologisk perspektiv om heller å vurdere et vassdrag for mye til å ha egen laksebestand enn ett for lite, foreslår vi en grense for en laksebestand på et gytebestandsmål på 25 hunner. Dette antallet tilsvarer 38 kg hunnfisk i en bestand med en gjennomsnittsstørrelse på 1,5 kg blant hunnfisken. Grensen tilsier at minst 50 gytefisk bidrar i gytingen hvert år (gitt at kjønnsforholdet er 1:1).

De genetiske betraktningene om effektiv bestandsstørrelse på 50 per generasjon er ikke nødvendigvis enkle å måle. I praktisk forvaltning kan vi imidlertid bruke en tommelfingerregel om at den effektive bestandsstørrelsen per generasjon er omtrent likt antall gytefisk i én sesong (Hindar et al. 2004). Ut fra denne tommelfingerregelen kan vi oversette grensen på en effektiv bestandsstørrelse på 50 per generasjon til 50 gytefisk per sesong.

Denne definisjonen er kvantitativ og forutsetter at laksebestanden består av laks med rent vill-laksopphav. Innkrysning av rømt oppdrettlaks i ville laksebestander er omfattende (Diserud et al. 2020) og det er også vist at forholdsvis store tettheter av laks i sjørretbekker kan ha opphav i rømt oppdrettlaks (Pulg et al. 2020). Ved klassifisering til laksebestand er det derfor viktig å undersøke laksens genetiske sammensetning og da spesielt i små vassdrag der man har mistanke om at det forekommer rømt oppdrettlaks og der det nylig har blitt etablert laks der sjørret og/eller sjørøye tidligere dominerte.

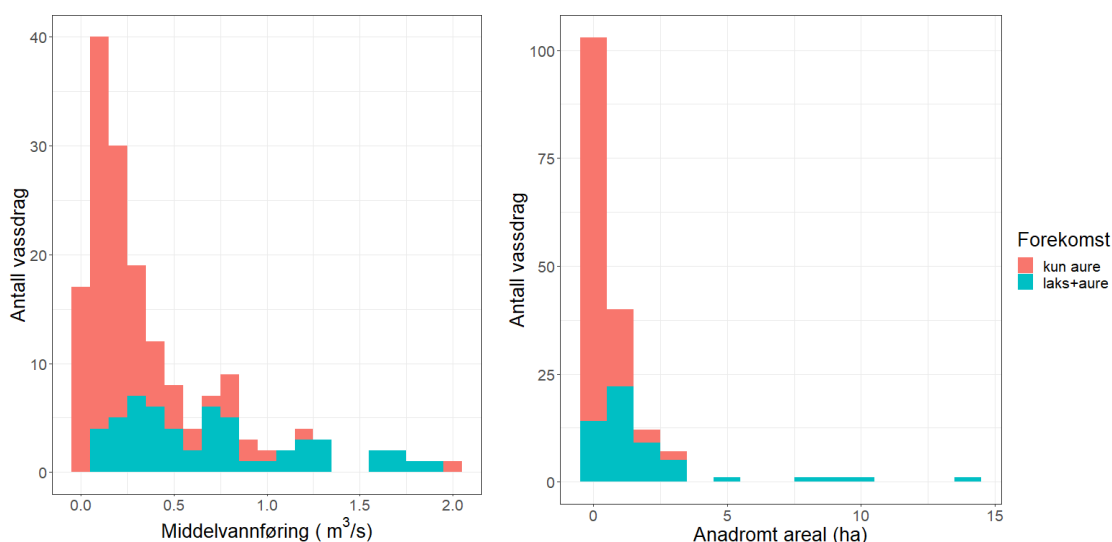
5 Forekomst av laks i små vassdrag

For å undersøke sammenhengen mellom forekomst av laks og vassdragsstørrelse ble det tatt utgangspunkt i fiskeundersøkelser utført av Rådgivende Biologer AS og NORCE LFI i forbindelse med kartlegging av ulike «sjøaurevassdrag» i fylkene Vestland og Rogaland i de senere årene (Gabrielsen et al. 2013, 2019, 2021; Pulg et al. 2019, 2020; Kambestad et al. 2020; Espedal & Postler 2021a, b; Hellen et al. 2021a, b, c; Irgens et al. 2021a, b; Hulbak et al. 2022a, b; Skoglund et al. 2022). Vi har her tatt utgangspunkt i små vassdrag med gjennomsnittsvannføring lavere enn 2 m³/s. Totalt inkluderer datasettet 167 vassdrag hvor det foreligger data fra ungfisktettheter fra elektrisk fiske. Middelvannføring er hentet fra <https://nevina.nve.no/>. For 101 av vassdragene var det beregnet et anadromt elveareal ut ifra kartgrunnlag. For de øvrige elvene ble anadromt areal beregnet ut fra kartlagt anadrom lengde og ved å beregne gjennomsnittlig bredde på elven basert på sammenhengen mellom areal/lengde fra de 101 vassdragene hvor det forelå en sammenheng, basert på formelen:

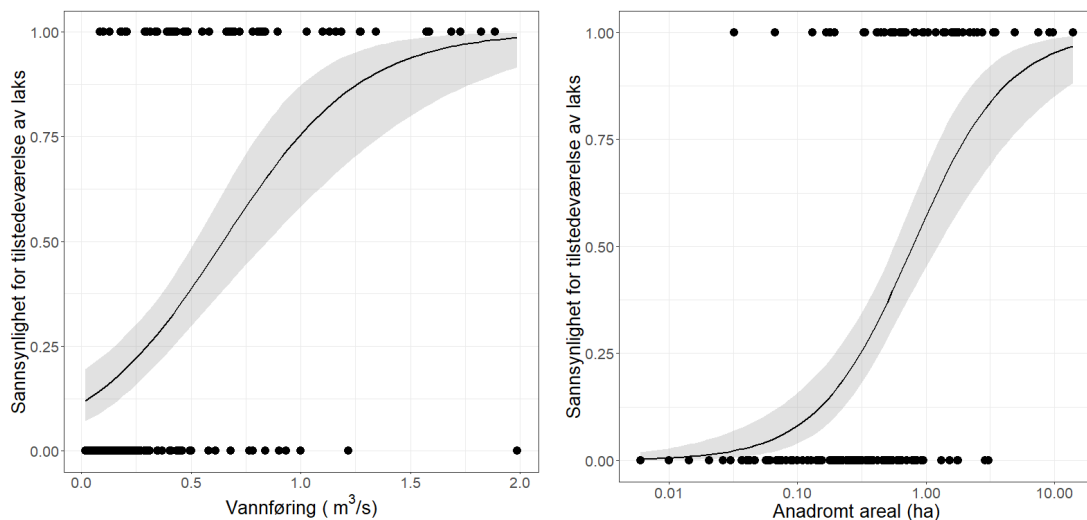
$$\text{Elvebredde} = 5.2096 \times \text{Middelvannføring}^{0.4091}.$$

Datasettet omfatter en overvekt av forholdvis små vassdrag med vannføring lavere enn 0,5 m³/s og anadromt areal mindre enn 2 hektar (**figur 5.1**).

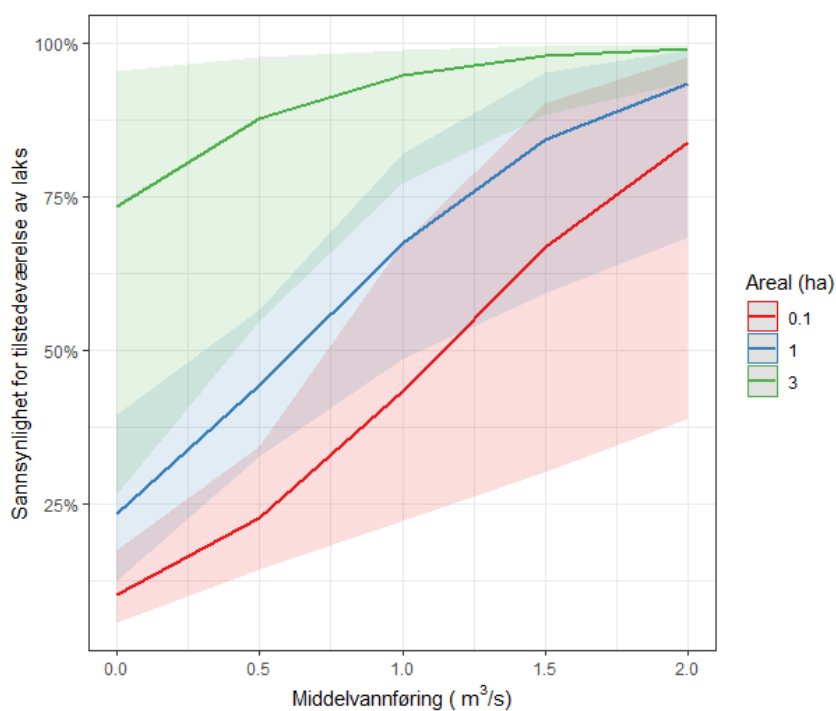
Det ble registrert ungfisk av aure i alle de undersøkte vassdragene, mens det ble registrert ungfisk av laks i 55 av de 167 (33 %) vassdragene. I de minste vassdragene ble det fortrinnsvis bare funnet ungfisk av aure, mens sannsynligheten for forekomst av laks økte med både vannføring og økende anadromt areal (**figur 5.2**). For vannføring ble det funnet at sannsynligheten for forekomst av laks var høyere enn 50 % når gjennomsnittlig vannføring var over om lag 0,7 m³/s, og når anadromt elveareal oversteg om lag 1 hektar. Det minste vassdraget hvor det ble registrert laks var i Loneelva i Jøssingfjorden, Sokndal kommune, som har en middelvannføring på 0,085 m³/s, en anadrom lengde på om lag 350 m og et anadromt elveareal på 0,07 hektar. Selv om vannføring og anadromt areal ofte er korrelerte, kan forekomst av laks best forklares som en kombinasjon av de to, der sannsynligheten for at det forekommer laks i vassdrag med lav vannføring er høyere dersom vassdraget har et stort anadromt areal (**figur 5.3**).



Figur 5.1. Antall vassdrag med forekomst av laks og aure, samt kun aure i forhold til middelvannføring (t.v.) og anadromt elveareal (t.h.).

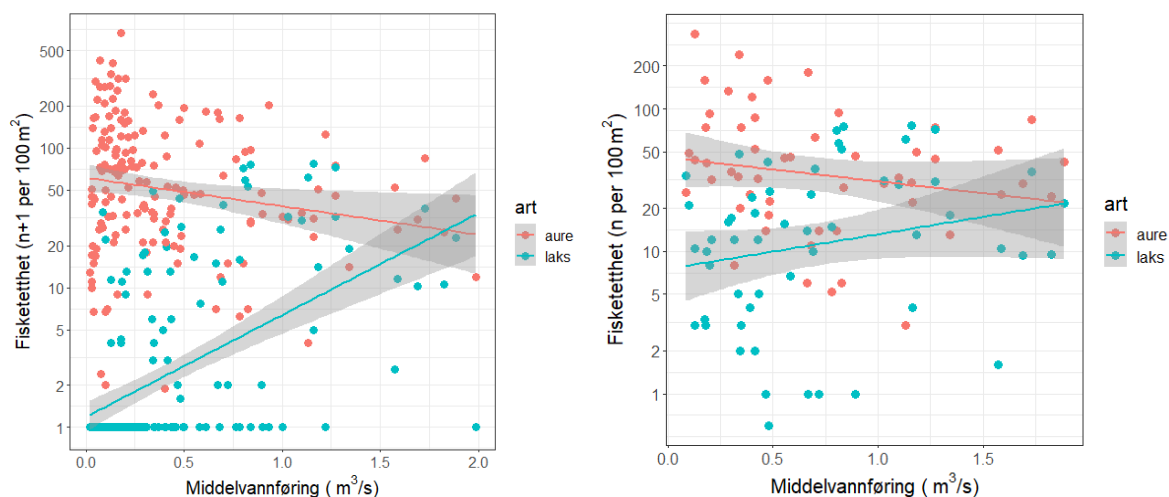


Figur 5.2. Sammenheng mellom tilstedeværelse av laks i vassdraget og middelvannføring (til venstre) og anadromt areal (t.h.). Linjene viser sannsynligheten for forekomst av laks basert på tilpassete binomiale generaliserte lineære modeller. Merk at x-aksen for anadromt areal er logaritmisk.



Figur 5.3. Predikerte sannsynligheter for forekomst av laks i forhold til vannføring (Q) og ulike størrelse på anadromt areal basert på en binomial generalisert lineær modell (glm: vannføring: $z = 3,1$, $P = 0,002$, areal: $z = 2,9$, $P = 0,003$). De tre linjene viser forventet sammenheng for vassdrag med anadrom areal på henholdsvis 0,1, 1 og 3 hektar.

Ungfisktettheten av aure viser en negativ trend med økende middelvannføring i vassdragene, mens tettheten av laks øker med økende vannføring i det aktuelle vannføringsintervallet (**figur 5.4**). For laks blir sammenhengen i stor grad drevet av 0-verdier ved lave vannføringer. Sammenhengen holder seg imidlertid for begge artene dersom en bare inkluderer vassdrag med tilstedeværelse av laks (**figur 5.4** til høyre).



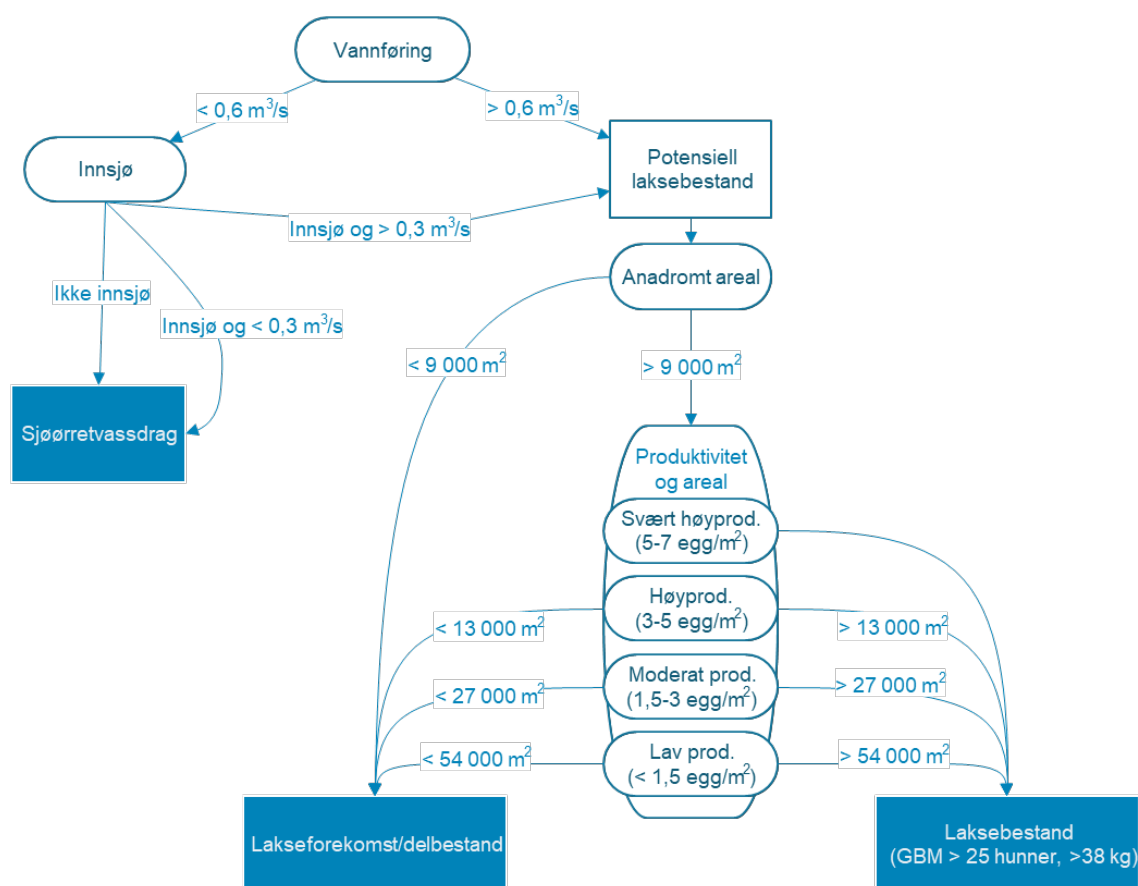
Figur 5.4. Ungfisktetthet av aure og laks i forhold til middelvannføring i vassdrag mindre enn $2 \text{ m}^3/\text{s}$. Figuren til venstre viser sammenhengen for alle vassdragene, mens figuren til høyre viser sammenhengen for vassdragene med tilstedeværelse av laks (dvs. uten 0-verdier). Merk at y-aksen er logaritmisk. Fisketettheten viser samlet tettet for både årsyngel og eldre ungfisk.

Samlet sett viser analysen at det regelmessig forekommer laks i små vassdrag, og i enkelte tilfeller i vassdrag med middelvannføring lavere $0,1 \text{ m}^3/\text{s}$, og anadromt areal mindre enn 1 hektar. Sannsynligheten for at det forekommer laks øker imidlertid med økende vassdragsstørrelse, og den er størst i vassdrag med middelvannføringer høyere enn $0,7 \text{ m}^3/\text{s}$ og anadromt elveareal større enn 1 hektar. Aure forekommer i langt større grad enn laks i små vassdrag, og tettheten synes i motsetning til laks å være høyest i små vassdrag og synke med økende vassdragsstørrelse i dette begrensede intervallet.

6 Beslutningstre for klassifisering av laksebestander og lakseforekomster

Basert på litteraturgjennomgangen og analysene i denne rapporten foreslår vi et beslutningstre (figur 6.1) som et hjelpemiddel for å sortere anadrome vassdrag i Norge til følgende grupper for å identifisere laksebestander:

- **Vassdrag med laksebestand** – vassdrag som er store nok til at de kan ha en selvreproduserende og levedyktig laksebestand.
- **Vassdrag med regulær forekomst av laks (lakseforekomst) eller delbestand** – vassdrag som er for små til å kunne ha en selvreproduserende og levedyktig laksebestand, men hvor det regulært forekommer laks som enten inngår som en delbestand i en nærliggende laksebestand eller som regulært har gyting av innvandret laks fra andre lakse-vassdrag.
- **Sjøørretvassdrag** – vassdrag som er for små til å ha egen laksebestand og som er dominert av sjøørret. Det kan være sporadisk forekomst av laks også i disse vassdragene, men vassdragene bør forvaltes som sjøørretvassdrag. I Nord-Norge kan slike vassdrag ha sjørøye.



Figur 6.1. Beslutningstre for klassifisering av laksebestander. Beslutningstreet tar utgangspunkt i foreslått definisjon og nedre grense for en laksebestand på 50 gytefisk med en antagelse om 1:1 kjønnsfordeling og en gjennomsnittlig vekt på hunnlaks på 1,5 kg.

Hovedkriteriene i beslutningstreet er vassdragets størrelse med årsmiddel vannføring og anadromt areal som måleparametre (**figur 6.1**). Som grunnlag for vannføringskriteriet har vi vist at tettheten av laksunger i små vassdrag ($<2 \text{ m}^3/\text{s}$ årsmiddel vannføring) øker med økende vannføring, mens tettheten av ørretunger avtar (**kapittel 5**). Det er rimelig å anta at mangel eller lav forekomst av laks i de minste vassdragene skyldes at gytefisken er for stor til at den vil vandre opp i vassdraget og bli der fram til gyting. Et lignende mønster er at det er vist at andelen stor laks (flersjøvinter) avtar med avtagende vannføring (Jonsson et al. 1991) i norske laksevassdrag. Det generelle mønstreet er at de minste vassdragene er dominert av ørretunger, mens ørret og laksunger forekommer i lignende tetthet i vassdrag større enn $1,5 \text{ m}^3/\text{s}$. For vassdrag med vannføringer under $1 \text{ m}^3/\text{s}$ er det relativt vanlig at laksunger ikke fanges i det hele tatt. Det er imidlertid ikke et klart skille mellom vassdrag dominert av ørretunger og vassdrag med stor andel laksunger, men basert på faglig skjønn og årsmiddelvannføring i de minste vassdragene med laksebestander, tar vi som utgangspunkt at for at et vassdrag potensielt skal ha en laksebestand må årsmiddelvannføring være høyere enn $0,6 \text{ m}^3/\text{s}$.

Materialet for forekomst av laks- og ørretunger i små vassdrag i denne rapporten kommer fra Rogaland og Vestland, og i disse vassdragene har fisken ikke tilgang til innsjøer. Dersom det er innsjøer på anadrom strekning, kan laks vandre opp på høy vannføring og oppholde seg i innsjøen fram til gyting. Vi gikk derfor gjennom små vassdrag med sikre laksebestander i Lakseregisteret og fant at dersom fisken har tilgang til innsjøer, kan vannføringen være så lav som ned mot $0,3 \text{ m}^3/\text{s}$. Som et sekundært vannføringskriterium antar vi derfor at i vassdrag med innsjøer på anadrom strekning kan det potensielt være en laksebestand dersom vannføringen er høyere enn $0,3 \text{ m}^3/\text{s}$. Vassdrag som ikke oppfyller noen av de to vannføringskriteriene vurderes i utgangspunktet som **sjøørretvassdrag**.

Det andre hovedkriteriet i beslutningstreet er knyttet til anadromt areal og bestandsstørrelse. Vi har tidligere i rapporten vurdert bestandsstørrelser ut fra demografi (**kapittel 3**) og genetikk (**kapittel 2**) og ut fra en samlet vurdering (**kapittel 4**) foreslår vi en nedre grense for laksebestander på 50 gytefisk. Grensen tilsier at minst 50 gytefisk bidrar i gytingen hvert år (gitt at gytebestandsmålet blir nådd og kjønnsforholdet er 1:1) og at den effektive bestandsstørrelsen normalt er høyere enn 50 fisk (gitt at det kommer tilbake flere gytefisk enn gytebestandsmålet). Ved kjønnsforhold 1:1 gyter det altså 25 hunnlaks årlig. Vi knytter dette til gytebestandsmål i småvassdrag, der vi regner med at en gjennomsnittlig hunnlaks er $1,5 \text{ kg}$, på følgende måte:

Bruker vi de fire eggtektethetsklassene som brukes i fastsetting av gytebestandsmål i Norge (Hindar et al. 2007) tilsier grensen på 50 gytelaks (og derav 25 hunnlaks) at vassdrag med et anadromt areal på mindre enn 9000 m^2 ($0,9 \text{ ha}$) blir for små til å ha en egen laksebestand, selv på høyeste eggtektethetsklasse ($6 \text{ egg} \times 9000 \text{ m}^2 = 54\,000 \text{ egg}$, som delt på $1450 \text{ egg per kg} = 38 \text{ kg}$ eller 25 hunner à ca $1,5 \text{ kg}$). Potensielle laksebestander med areal mindre enn 9000 m^2 vurderes derfor i utgangspunktet som **lakseforekomster** eller delbestander.

For de gjenværende potensielle laksebestandene bruker vi en kombinasjon av anadromt areal og produktivitet til å skille mellom laksebestander og lakseforekomster. Måleparameter for produktivitet er eggtektethetsklasse (Hindar et al. 2007) der lavproduktive vassdrag har eggtektethet (per m^2) på 1 egg ($0,5$ til $1,5$), moderat produktive på 2 egg ($1,5$ - 3), høyproduktive på 4 egg (3 - 5) og svært høyproduktive på 6 egg (5 - 7). Svært høyproduktive vassdrag som har anadromt areal større enn 9000 m^2 vil alle bli klassifisert til å ha laksebestander. For vassdrag med lavere produktivitet gir arealgrensene skillet mellom bestander og forekomster, slik at for eksempel i lavproduktive vassdrag ($1 \text{ egg}/\text{m}^2$) så må anadromt areal være større enn $54\,000 \text{ m}^2$ for at vassdraget skal kunne gi grunnlag for en egen laksebestand. Disse grensene tar som utgangspunkt at hunnfisken er $1,5 \text{ kg}$. Større hunnfisk vil heve arealkravet fordi det er kravet til *antall* gytefisk som må oppfylles om et vassdrag blir definert til å ha en egen laksebestand eller ikke.

En enkel første test av beslutningsverktøyet tilsa at i størrelsesorden 90 laksebestander med gytebestandsmål i vassdrag som er registrert som å ha egne laksebestander i dag vil falle ut og

bli klassifisert som forekomst/delbestand. Samtidig kan over 100 vassdrag som i dag er klassifisert som sjøørretvassdrag ende opp som vassdrag med laksebestand, slik at antall laksebestander totalt kan øke noe. Det presiseres at dette bare er foreløpig test for å illustrere hvordan bestemmelsestreet kan slå ut.

I vurderingen av produktivitet bør man i tillegg til habitatkvalitet også vurdere konkurranse fra sjøørret. I mange av de små vassdragene er det sjøørret som dominerer både i fangster og blant ungfisken. Selv om det er et rimelig utgangspunkt at sjøørret vil være en konkurrent til laks, mangler vi kvantitativ kunnskap om hvordan ulike forekomster av sjøørret i et vassdrag påvirker produktiviteten til laks.

Et tilleggskriterium i arbeidet med å skille laksebestander fra lakseforekomster er vanntemperatur. I de kaldeste vassdragene i Norge (breelver) er det svært lite laks, og Skoglund et al. (innsendt) viser at ørret har en konkurransefordel på lave temperaturer. I spesielt kalde vassdrag vil derfor arealkravet til hva som utgjør en laksebestand øke.

7 Referanser

- Anonym 2015. Vannundersøkelse: Visuell registrering av sjøvandrende laksefisk i vassdrag. NS 9456:2015. Standard Norge, Oslo.
- Berg, M. 1977. Tagging of migrating salmon smolts (*Salmo salar* L.) in the Vardnes river, Troms, Northern Norway. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 56: 5-11.
- Bolstad, G. H., Hindar, K., Robertsen, G., Jonsson, B., Sægrov, H., Diserud, O. H., Fiske, P., Jensen, A. J., Urdal, K., Næsje, T., Barlaup, B. T., Florø-Larsen, B., Lo, H., Niemela, E. & Karlsson, S. 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.
- Crow, J. F. & Kimura, M. 1970. *Introduction to Population Genetics Theory*. Harper & Row, New York.
- Crow, J. F. & M. Kimura. 1972. The effective number of a population with overlapping generations: A correction and further discussion. *American Journal of Human Genetics* 24: 1-10.
- Espedal, E. O. & Postler, C. 2021a. Habitatkartlegging av sjøaurebekker i Hjelmeland, Strand og Sandes Kommune, LFI Rapport nr. 402.
- Espedal, E. O. & Postler, C. 2021b. Habitatkartlegging av sjørretbekker langs kysten av Dalane. NORCE LFI Rapport nr. 427.
- Gabrielsen, S-E., Birkeland, I. B., Espedal, E. O., Hansen, E. M., Kambestad, M., Postler, C. & Skår, B. 2021a. Kartlegging av habitatforhold, fisk- og bunndyrundersøkelser og tiltaksanalyse av utvalgte vannforekomster i Nordfjord og Sunnfjord. LFI Rapport nr. 397.
- Gabrielsen, S-E., Birkeland, I. B., Espedal, E. O., Hansen, E. M., Kambestad, M., Postler, C. & Skår, B. 2021b. Kartlegging av habitatforhold, fisk- og bunndyrundersøkelser og tiltaksanalyse av utvalgte vannforekomster i Voss og Osterøy. LFI Rapport nr. 399.
- Gabrielsen, S-E., Espedal, E.O., Helle, T., Lehmann, G. B., Postler, C., & Skår, B. 2019. Kartlegging av habitatforhold, fiskeundersøkelser og tiltaksanalyse av utvalgte vannforekomster i Sogn og Fjordane. LFI-rapport nr. 348.
- Gabrielsen, S-E., Opitz, P. & Skår, B. 2013. Vurdering av kulverter og gyte- og oppvekstforhold i utvalgte bekker og sidevassdrag i Sogn og Fjordane 2012. LFI-rapport nr. 210.
- Gilbey, J., Coughlan, J., Wennevik, V., Prodöhl, P. A., Stevens, J. R., de Leániz, C. G., Ensing, D., Cauwelier, E., Cherbonnel, C., Consuegra, S., Coulson, M. W., Cross, T. F., Crozier, W., Dillane, E., Ellis, J. S., Garcia-Vazquez, E., Griffiths, A. M., Gudjonsson, S., Hindar, K., Karlsson, S., Knox, D., Machado-Schiaffino, G., Meldrup, D., Nielsen, E. E., Ólafsson, K., Primmer, C. R., Prusov, S., Stradmeyer, L., Vähä, J-P., Veselov, A. Je., Webster, L. M. I., McGinnity, P. & Verspoor, E. 2018. A microsatellite baseline for genetic stock identification of European Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *ICES Journal of Marine Science* 75: 662-674.
- Harvey, A. C., Skaala, Ø., Borgstrøm, R., Andersen-Fjeldheim, P. T., Andersen-Fjeldheim, K. C., Utne, K. R., Johnsen, I. A., Fiske, P., Winterthun, S., Knutar, S., Sægrov, H., Urdal, K. & Glover, K. A. 2022. Time series covering up to four decades reveals major changes and drivers of marine growth and proportion of repeat spawners in an Atlantic salmon population. *Ecology and Evolution* 12: e8780.
- Hellen, B. A., Hulbak, M. A., Irgens, C. & Skår, S. 2021a. Habitatkartlegging og forslag til tiltak for sjørret i vassdrag i Vindafjord kommune. Rådgivende Biologer AS, rapport 3306, 218 s.
- Hellen, B. A., Irgens, C. & Kålås, S. 2021b. Habitatkartlegging, ungfiskundersøkelse og forslag til tiltak i anadrom del av Kvasseheimsåna, Hå kommune. Rådgivende Biologer AS, rapport 3279, 52 s.

- Hellen, B. A., Kambestad, M., Johnsen, G. H. & Sikveland, S. E. 2019c. Kartlegging av status og produksjonsforhold for anadrom laksefisk i Varhaugselvene. Rådgivende Biologer AS, rapport 2865, 51 s.
- Hindar, K., Diserud, O. H., Fiske, P., Forseth, T., Jensen, A. J., Ugedal, O., Jonsson, N., Sloreid, S. E., Arnekleiv, J. V., Saltveit, S. J., Sægrov, H. & Sættem, L. M. 2007. Gytebestandsmål for laksebestander i Norge. NINA Rapport 226. Norsk institutt for naturforskning.
- Hindar, K., Hutchings, J. A., Diserud, O. H. & Fiske, P. 2011. Stock, recruitment and exploitation. I Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen A. & Skurdal, J., red. *Atlantic Salmon Ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford. s. 299-331.
- Hindar, K., Tufto J., Sættem, L. M. & Balstad T. 2004. Conservation of genetic variation in harvested salmon populations. *ICES Journal of Marine Science* 61: 1389-1397
- Hulbak, M. A., Hellen, B. A., Irgens, C., Furset, T. T. & Skår, S. 2022a. Habitatkartlegging og forslag til tiltak i 21 sjørretvassdrag i Vestland fylke i 2021. Rådgivende Biologer AS, rapport 3662, 295 s.
- Hulbak, M. A., Hellen, B. A., Kålås, S. & Skår, S. 2022b. Habitatkartlegging av sjørretbekker i Nordhordland vannområde i 2020-2021. Rådgivende Biologer AS, rapport 3545, 233 s.
- Irgens, C., M. A. Hulbak, B. A. Hellen & S. Skår 2021a. Habitatkartlegging, ungfiskundersøkelse og forslag til tiltak i anadrom del av Fuglestadåna, Hå kommune. Rådgivende Biologer AS, rapport 3327, 135 s.
- Irgens, C., Hulbak, M. A., Skår, S. & Hellen, B. A. 2021b. Habitatkartlegging og forslag til tiltak for sjørret i vassdrag på Nord-Jæren 2020. Rådgivende Biologer AS, rapport 3290, 89 s.
- Jamtfall, E. & Kanstad-Hanssen, Ø. 2022. Oppvandring av sjøvandrende laksefisk i fisketrappa i Målselvfossen i 2021. SNA-rapport 13/2022. Skandinavisk naturovervåkning. 23 s.
- Jensen, A. J., Hagen, I. J., Czorlich, Y., Bolstad, G. H., Bremset, G., Finstad, B., Hindar, K., Skaala, Ø. & Karlsson, S. 2022. Large-effect loci mediate rapid adaptation of salmon body size after river regulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 119: e2207634119.
- Jonsson, N., Hansen, L. P., & Jonsson, B. 1991. Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. *Journal of Animal Ecology* 60: 937-947.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* 67, 751-762.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L. P. 1998. Long-term study of the ecology of wild Atlantic salmon smolts in a small Norwegian river. *Journal of Fish Biology* 52: 638-650.
- Jonsson, B., Jonsson, N., & Hansen, L. P. 2003. Atlantic salmon straying from the River Imsa. *Journal of Fish Biology* 62: 641-657.
- Kambestad, M., Hellen, B. A., Irgens, C. & Sikveland, S. E. 2020. Habitatkartlegging og forslag til tiltak for sjørret i vassdrag på Ytre Haugalandet. Rådgivende Biologer AS, rapport 3000, 139 s.
- Kambestad, M. 2019. Habitatkartlegging, elektrofiske og tiltaksplan for sjørret i Lyklingelva på Bømlo i 2019. Rådgivende Biologer AS, rapport 2925, 24 s.
- Karlsson S., Moen T., Lien S. & 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.
- Lande, R., Sæther, B-E. & Engen, S. 2003. *Stochastic population dynamics in ecology and conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- Liermann, M. & Hillborn, R. 2001. Depensation: evidence, models and implications. *Fish and Fisheries* 2: 33-58.
- O'Brien, S.J. & Mayr, E. 1991. Bureaucratic mischief: recognizing endangered species and subspecies. *Science* 251: 1187-1188

- Prévost, E., & Chaput, G., red. 2001. *Stock, recruitment and reference points – Assessment and management of Atlantic salmon*. Hydrobiologie et aquaculture, INRA, Paris. 223 s.
- Pulg, U., Karlsson, S., Diserud O.H., Postler, C., Stranzl, S. & Lennox, R. 2020. Laks i sjørrættbekker – villaks eller oppdrettslaks? NORCE LFI rapport 376.
- Pulg, U., Vollset, K. W. & Lennox, R. J. 2019. Linking habitat to density-dependent population regulation: How spawning gravel availability affects abundance of juvenile salmonids (*Salmo trutta* and *Salmo salar*) in small streams. *Hydrobiologia* 841: 13-29.
- Rosseland, L. 1979. Litt om bestand og beskatning av laks i Lærdalselva. I Gunnerød, T.B. & Melquist, P., red. *Vassdragsregulerings biologiske virkninger i magasiner og lakseelver*. Norges vassdrags- og elektrisitetvesen, Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Trondheim. s. 174-186.
- Ryman, N. & Utter, F., red. 1987. *Population genetics and fishery management*. Washington Sea Grant Publications / University of Washington Press, Seattle, Washington, and London, England. 420 pp.
- Sandhaugen, A. I. & Hansen, L. P. 2001. Beskatning av atlantisk laks (*Salmo salar* L.) i Drammenselva. NINA Fagrapport 51: 1-44.
- Skoglund, H., Vollset, K., Barlaup, B. T. & Lennox, R. 2019. Gytefisktelling av laks og sjøaure på Vestlandet: status og utvikling i perioden 2004-2018. LFI rapport nr. 357.
- Skoglund, H., Skår, B., Gabrielsen, S-E., Wiers, T. & Normann, E. S. 2022. Fiskebiologiske undersøkelser i seks regulerte vassdrag i Hardanger i 2021. LFI rapport nr 441.
- Skoglund, H., Forseth, T. & Einum, S. Innsendt manus. Among-river pattern in relative abundance of two salmonid fishes reflects temperature-dependent competition.
- Stabell, O. 1984. Homing and olfaction in salmonids: A critical review with special reference to the Atlantic salmon. *Biological Reviews and Proceeding of the Cambridge Society* 59: 333-388.
- Ståhl, G. 1987 Genetic population structure of Atlantic salmon. I Ryman, N. & Utter, F. red. *Population Genetics and Fisheries Management*. University of Washington Press, Seattle. s. 212-240.
- Sættem, L. M. 1995. Gytebestander av laks og sjøaure. En sammenstilling av registreringer fra ti vassdrag i Sogn og Fjordane. 1960-1994. Utredning for DN 1995-7: 1- 107.
- Tufto, J. & Hindar, K. 2003. Effective size in management and conservation of subdivided populations. *Journal of Theoretical Biology* 222: 273-281.
- Vitenskapelig råd for lakseforvaltning 2023. Status for norske laksebestander i 2023. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 18, 124 s.
- Vähä, J-P., Erkinaro, J., Falkegård, M., Orell, P. & Niemelä, E. 2018. Genetic stock identification of Atlantic salmon and its evaluation in a large population complex. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 74: 327-338.
- Wacker, S., Aronsen, T., Karlsson, S., Ugedal, O., Diserud, O. H., Ulvan, E. M., Hindar, K. & Næsje, T. 2021. Selection against individuals from genetic introgression of escaped farmed salmon in a natural population of Atlantic salmon. *Evolutionary Applications* 14: 1450-1460.
- Waples, R.S. 1991. Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp., and the definition of “species” under the Endangered Species Act. *Marine Fisheries Review* 53: 11-22.
- Wennevik, V., Sanchez, M. Q., Skaala, Ø., Verspoor, E., Prusov, S. & Glover, K. A. 2019. Population genetic analysis reveals a geographically limited transition zone between two genetically distinct Atlantic salmon lineages in Norway. *Ecology and Evolution* 9: 6901-6921.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97–159.
- Wright, S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19: 395-420.

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: 978-82-426-5063-4

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