

Rapport til Fiskeri- og havbruksnæringens forskningsfond

Er villaks truet av lakseoppdrett?

Rømt oppdrettslaks og lakselus

Jan Arve Gjøvik



2011

Innhold

1. Bakgrunn	4
2. Sammendrag og konklusjoner.....	6
2.1. Rømninger	6
2.2 Lakselus	7
2.3 Fangststatistikken for villaks	8
2.4. Marin overlevelse.....	9
3. Faglige vurderinger av Nofima og NINA - reviewene	10
3.1 Rømt oppdrettslaks	10
3.1.1 Rømt oppdrettslaks - Nofimas vurdering.....	11
3.1.2 Rømt oppdrettslaks - NINAs vurdering	12
3.2 Lakselus	16
3.2.1 Lakselus - Nofimas vurdering	17
3.2.2 Lakselus - NINAs vurdering.....	18
3.2.3 Kommentarer til NINAs review av statistikkvedlegget.....	26
3.2.4 Konkluderende om NINAs lakselus-review	34
4. Rømninger – genetikk og konkurranse.....	35
Boks: Ord og uttrykk i genetikken	35
4.1 Problemstillingen.....	36
4.2 Hva skal vernes? Om vernemål og målemetoder.	37
4.2.1 Bevaringsenheten – ESU, MU eller elvepopulasjon?	38
4.2.2 Hva er en elvestamme?	41
4.2.3 Robuste laksestammer	43
4.2.4 Avgrensning av MUEr	46
4.3 Evolusjonære drivkrefter.....	47
4.3.1 Fleksibilitet	47
4.3.2 Homing	48
4.4 Genetiske endringer hos oppdrettslaks	49
4.4.1 Effekten av avl	49
4.4.2 Genetisk variasjon hos norsk oppdrettslaks.....	50

4.5 Påvirkningsevnen til rømt oppdrettslaks	51
4.5.1 Hvor mye laks rømmer?	52
4.5.2 Metodiske svakheter – feilbestemmelse av oppdrettslaks og villaks	53
4.5.3 Rømt oppdrettslaks på gyte plassene om høsten	54
4.5.4 Overlevelsen til rømt oppdrettslaks	56
4.5.4 Har oppdrettslaksen suksess på gyte plassene?	58
4.5.5 Overlevelsen til oppdrettslaksens avkom (krysningslaks)	59
4.5.6 Oppsummering av genstrømmens styrke	61
4.6 Motkreftene: naturlig seleksjon og spredningsvandring	62
4.6.1 Naturlig seleksjon og seleksjonsstyrke	62
4.6.2 Spredningsvandring	62
4.6.3 Gentilførsel fra avlslaks	64
4.7 Kommentarer til NINA Rapport 622	65
4.8 Kan yngel av krysningslaks påvirke produksjonen av villakssmolt?	67
4.9 Oppsummering, vurderinger og kunnskapshull	69
5. Lakselus	72
5.1 Problemstillingen	72
5.2 Er det en sammenheng mellom lakseoppdrett, lakselus og villaksens utvikling?	72
5.2.1 Oppdrettslaksens rolle som produsent av lusegg	73
5.2.2 Bærekraftig produksjon av lusegg?	74
5.2.3 Mye lus gir gode villaksår?	74
5.3 Hva forteller fangststatistikken om status for villaksen?	75
5.3.1 Synkront kollaps	75
5.3.2 Hvor feil er fangststatistikken?	78
5.3.3 Eksempelet Gaula	80
5.3.4 Statistiske effekter av regelendringer	81
5.4 Kan lakselus påvirke regioner, fjordområder og/eller enkeltbestander?	84
5.4.1 Lakselusovervåkingen 2010	84
5.4.2 Havforskningsinstituttets risikovurdering	85
5.4.3 Når er en fisk syk?	87
5.5 Alternative forklaringsmodeller	91
5.6 Har sjøauren greid seg dårligere enn villaksen?	93
5.6.1 Prematur tilbakevandring	95
5.7 Erfaringer fra British Columbia	96

5.7.1 Broughton-arkipelaget	96
5.7.2 Fraser River.....	97
5.7.3 Review av lakselusforskning i BC.....	99
5.8 Konkluderende om lakselus	99
6. Hvorfor dør laksen i havet?	103
5.1 Hvordan vandrer laksen i havet?.....	103
6.2 Hva spiser laksen under sjøoppholdet?	107
6.2.1 Fjordfasen.....	107
6.2.2 Havfasen	108
6.3 Regimeskiftet i Nordøst-Atlanteren	109
6.3.1 NAO og SST	110
6.3.2 Laksens temperaturhabitat	113
6.3.3 Trofisk kaskade	114
6.3.4 Dårlig vekst i havet	116
6.4 SALSEA- Merge	117
6.5 Konkluderende om marin dødelighet	117
Vedlegg. Referanser til sluttrapporten.....	119

1. Bakgrunn

Våren 2010 tok Fiskeri- og havbruksnæringens landsforening (FHL) initiativ til en kritisk gjennomgang av publisert litteratur om genetisk påvirkning av villaks fra rømt oppdrettslaks, og om interaksjonen mellom oppdrettslaks, lakselus og villaks. Det ble etablert en ressursgruppe, som bestod av Kjell Bjordal, Cato Lyngøy, Stig Nilsen og Jim-Roger Nordly. Aina Valland, Direktør Miljø i FHL, var sekretær for gruppen. Ressursgruppen engasjerte Jan Arve Gjøvik til å gjennomføre utredningen. Gjøvik leverte sin utredning i august 2010, i form av tre notater om henholdsvis fangststatistikken for villaks, genetiske og konkurransemessige effekter av rømminger, og spørsmålet om lakselus er bestandsregulerende for villaks. Hans konklusjoner var som følger:

1. Presentasjonen av utviklingen for villaksen som entydig negativ er feil. Utviklingen i Norge er vesentlig bedre enn i alle andre land med bestander av atlantisk laks.

2. Genetiske skadevirkninger av rømt oppdrettslaks er enten fraværende eller sterkt overdrevet. Det kommuniseres feilaktig at genflyt fra avlslaks til villaks er en eksistensiell trussel mot villaks.
3. Det er lite sannsynlig at det er en sammenheng mellom antall kjønnsmodne lakselushunner på oppdrettslaks og bestandsutviklingen for villaksen. Det kommuniseres feilaktig at lakselus er en eksistensiell trussel mot vill laksefisk.

Notatene ble lagt fram for Bransjegruppe havbruk i FHL samt FHLs styre i september 2010. FHLs styre fattet vedtak om at de tre notatene skulle legges til grunn for et review-arbeid, der konsulentens konklusjoner skulle kvalitetssikres ved å bli underkastet en kritisk vurdering av fagmiljøene. FHLs administrasjon tok deretter kontakt med Fiskeri- og havbruksnæringens forskningsfond (FHF), med forespørsel om FHF kunne finansiere og gjennomføre review-arbeidet. Dette resulterte i at det ble inngått avtaler med Nofima og NINA (Norsk institutt for naturforskning) om uavhengig av hverandre å gjennomføre review av notatene om rømning og lakselus.

Nofima og NINA leverte sine arbeider i april og mai 2011 til FHF. Jan Arve Gjøvik har vært engasjert av FHF til å skrive en sluttrapport, som sammenfatter funnene i de opprinnelige notatene, review-arbeidene og en rekke publikasjoner som ikke var vurdert på tidspunktet for skriving av de første notatene.

Reviewene er gjennomgått og kommentert kortfattet i kapittel 3. En grundigere gjennomgang av temaene rømninger og lakselus er gjort i kapitlene 4 og 5, som bygger på resultatene av en rekke studier i tillegg til reviewene. Gjennomgangen av review-arbeidet i kapittel 3 er derfor gjort med referanser til de etterfølgende temakapitlene. For en fullstendig forståelse av kapittel 3 forutsettes det kjennskap til review-rapportene, som er publisert på FHF's hjemmeside (www.fiskerifond.no).

Alle referanser er lagt til fotnoter. Hensikten er å forenkle lesningen, ved at leseren enkelt kan sjekke referansene nederst på siden i stedet for å måtte bla fram og tilbake mellom teksten og sluttnoter/litteraturliste. En alfabetisert referanseliste er satt inn bakerst i rapporten.

2. Sammendrag og konklusjoner

Denne rapporten er basert på en kritisk gjennomgang av vitenskapelige publikasjoner, flere statistiske kilder og reviewer gjennomført av Nofima og NINA. Hensikten har vært å etterprøve følgende hypoteser:

1. Rømt oppdrettslaks kan krysse seg med villaks. Over tid vil dette redusere den genetiske variasjonen innen villaksbestandene, tilføre villaksen uønsket arvemateriale, og svekke villaksens tilpasning til sitt miljø.
2. Krysningsyngel kan utkonkurrere og fortrenge villaksyngel i elva, og derved redusere produksjonen av villakssmolt og vassdragets totale produktivitet.
3. Lakselus oppformerer på oppdrettslaks, og infiserer villaks og sjøaure i et omfang som ikke er bærekraftig.

Studien omfatter ikke mulig spredning av annen smitte enn lakselus, og heller ikke andre eventuelle uheldige miljøpåvirkninger av lakseoppdrett.

Bakgrunnen for studien er uttalelser fra flere fagmiljø om at villaksen i Norge er truet, begrunnet med henvisning til fangststatistikken for villaks og andre bestandsberegninger. Tilnærmingen til problemstillingene har derfor omfattet en vurdering av statistikken som ligger til grunn for denne betraktningen.

Rapporten er bygd opp som et referat av forfatterens vurdering av de tre utgangshypotesene. Hovedkonklusjonen er at hypotesene må forkastes. Deretter presenteres en hypotese om marin dødelighet forårsaket av mangel på energirik føde i en viktig livsfase som en alternativ forklaring på villaksens problemer. Til slutt kommenteres review-rapportene.

2.1. Rømninger

1. Forvaltningen av *laksefisket* må nødvendigvis være vassdragsvis, men forvaltningen av *genressursen norsk villaks* må ta utgangspunkt i at et stort antall elver inngår i metapopulasjoner, der satellittelvene regelmessig får tilført genetisk materiale fra kildeelver. I en bevaringsbiologisk sammenheng bør de genetisk definerte nivåene *Evolutionary Significant Unit* (ESU, eller norsk: separat evolusjonær enhet) og *Management Unit* (MU, eller norsk: bevaringsenheten) bli vurdert som grunnlag for genressursforvaltningen.
2. Det er overveiende sannsynlig at den naturlige utvalgsprosessen som virker på laks er såkalt stabiliserende seleksjon, og spredningsvandring opprettholder genetisk variasjon. Spredningsvandring har minst like stor vekt som lokal tilpasning.
3. Målinger av allelfrekvenser på mikrosatellitter er en uegnet metode til å beskrive genetisk variasjon i en bevaringsbiologisk sammenheng. Mikrosatellitter er ikke gjenstand for seleksjon, og gir ikke informasjon om fitness. Fitness defineres i sluttrapporten som egenskaper som fremmer individets reproduksjon.

4. Bevaringsbiologisk forskning må refokuseres fra mikrosatellittstudier til koplingen mellom QTLs (Quantitative Trait Loci) og fitnesssegenskaper. Inntil ny forskning klarlegger slike koplinger må avgrensning av ESUer og MUEr baseres på indirekte metoder.
5. Laksestammer er overraskende robuste både mot flaskehalseepisoder og mot ekstern genetisk påvirkning. Dette reiser spørsmål om eksisterende metoder for å beregne effektiv populasjon og innavlskoeffisient modellerer virkeligheten godt nok.
6. Det er sannsynlig at genstrømmen fra rømt oppdrettslaks til villaks er svært liten. Trolig er det bare noen få prosent rømte oppdretts hunner på gyteplassene om høsten. Disse hunnene har liten reproduktiv suksess. Det er sannsynlig at andel gytelaks som er avkom etter krysninger med rømt oppdrettslaks, er svært liten.
7. Avkom etter avslaks som har gjennomført en naturlig livssyklus og vandret opp i elv for å gyte, er sterkt selektert for fitnesssegenskaper. Naturlig seleksjon renser ut arvemateriale som ikke er gunstig for fitness. Avkom etter oppdrettslaks som gjennomfører en syklus er ikke lenger typisk for sin opprinnelse som avslaks.
8. Prediksjoner om hvordan arvematerialet til villaksen vil påvirkes av rømt oppdrettslaks er avledet av modeller som baserer seg på feilaktige og urealistiske forutsetninger.
9. Ut fra det vi vet i dag, er det lite som sannsynliggjør at oppdrettslaks inneholder arvemateriale som kan skade variasjonen i funksjonelle gener hos villaks.
10. Forsøkene i Imsa og Burrishoole, som brukes som dokumentasjon på at krysningssyngel fordriver villyngel og derigjennom reduserer produksjonen av villaks, lider av metodiske svakheter. Effektene man registrerte i Burrishoole og Imsa skyldes mest sannsynlig at det totale styrkeforholdet mellom krysninger og villaks var forskjøvet på en unaturlig måte.

2.2 Lakselus

1. Lakselushypotesen kan ikke forklare mønsteret i utviklingen til villaksen. Det er ingen sammenheng mellom utviklingen til bestandene av villaks og veksten i oppdrettsnæringen. Villaksen har totalt sett hatt den samme utviklingen i oppdrettsfrie og oppdrettsintensive områder.
2. Det nordatlantiske bestandskomplekset av villaks gikk gjennom en kraftig reduksjon i løpet av få år på slutten av 1980-tallet. Det ble da registrert et synkront fall i fangster og marin overlevelse i alle land med atlantisk laks.
3. Etter 1990 har nedgangen fortsatt i alle land. Nedgangen har vært minst i Norge, og ubetydelig dersom nominell fangst brukes som målemetode.
4. Mange villaksstammer har greid seg bra i oppdrettsintensive områder, der det ifølge standardmodellen skal forekomme høye konsentrasjoner av lakselus.

5. Sjøauren har hatt den samme negative utviklingen i oppdrettsfrie fjorder som i oppdrettsintensive fjorder. I Nord-Norge har sjøauren hatt framgang i flere oppdrettsintensive fjorder.
6. Det observerte mønsteret i villaksens (og sjøaurens) utvikling passer ikke inn i en forklaringsmodell som sier at lakselusa dreper vill laksefisk i et omfang som påvirker bestandsutviklingen på en signifikant måte.
7. Modellen som beskriver sammenhengen mellom antall oppdrettslaks i sjøen, antall gytemodne lakselus, og smittepresset mot vill laksefisk er misvisende. Modellen er lineær, og tar ikke hensyn til loven om avtakende effekt. Det sist gytte lusegget har ikke samme smitteeffekt som det først gytte.
8. Dokumenterte grenser for luseskader og dødelighet påført laksefisk er basert på akvariumsforsøk, og stemmer ikke overens med observasjoner i naturlige systemer.
9. Skjevfordelt infeksjonsnivå på vill laksefisk kan på den ene siden gjøre det vanskelig å måle lusindusert dødelighet på bestandsnivå. På den andre siden kan skjevfordelt dødelighet utgjøre et selektivt press som har ført til at motstandsevne mot lakselus er en arvbar egenskap, og at denne egenskapen nettopp er skjevfordelt.
10. Erfaringer fra interaksjonen mellom oppdrettslaks, lakselus og vill stillehavslaks fra British Columbia (vestkysten av Canada) indikerer at det heller ikke her er slik at lakselus oppformert på oppdrettslaks påvirker bestandsutviklingen til villaksen på noen vesentlig måte.

2.3 Fangststatistikken for villaks

1. Formålet med statistikken er formulert slik av SSB: *”Statistikken representerer ein tidsserie frå 1876 og er eit sentralt element i det nasjonale og internasjonale overvåkings- og forvaltningsarbeidet med anadrome laksefisk.”*
2. Avviket mellom SSBs tall og sannsynlige reelle tall er så stort at verken formålet med statistikken eller SSBs samfunnsoppdrag realiseres. Statistikkens egnethet som redskap for forskning og forvaltning må trekkes i tvil.
3. Statistikken påvirkes både av systematiske og usystematiske feilkilder. Systematiske feil forekommer når forvaltningen endrer fiskeregler, og fangsten reduseres fordi fiskeinnsatsen blir mindre.
4. Det er mulig å recalibrere statistikken ved å beregne effekten av regelendringer. Dette er ikke gjort verken av SSB, forskningen eller forvaltningen. Til tross for dette kommuniseres ubearbeidet og skjevutvalgt statistikk til allmennheten som ”bevis” på at villaksen er i tilbakegang. Dersom Tana trekkes ut av statistikken, har det vært en økning i den nominelle fangsten i de øvrige norske elvene på ca 50% siden midten av 1990-tallet.

5. Rapporteringsvillighet, og endringer i rapporteringskulturen over tid og i spesielle situasjoner, er en usystematisk feilkilde som det er vanskelig å korrigere for. Det er svært sannsynlig at slike usystematiske feilkilder gjør at fangststatistikken ikke avspeiler langsiktige trender. Det er behov for å benchmarke statistikken.
6. Beregninger av bestandsstørrelser uttrykkes i måltallet PFA (Pre Fishery Abundance), eller innsiget av gytemoden laks mot kysten før laksefisket begynner å desimere årsklassen. PFA-beregningene avbilder samme utvikling som fangststatistikken, og gir derfor ingen tilleggsmasjjon om bestandsutviklingen.
7. Ettersom fangststatistikken er beheftet med store feil, er det sannsynlig at PFA-beregningene er tilsvarende misvisende, og at totalnivået på årsklassestyrken dermed anslås feil.

2.4. Marin overlevelse

1. Det har lenge vært kjent blant villaksforskere at villaksen har gått tilbake de fleste steder på grunn av større dødelighet under sjøoppholdet nå enn tidligere. Hovedårsaken er mest sannsynlig mangel på byttedyr med høyt energiinnhold, med en størrelse tilpasset post-smoltens størrelse når den ankommer beiteområdene.
2. Økosystemet og næringsnettverket i Nord-Atlanteren gjennomgikk et regimeskifte i siste halvdel av 1980-tallet. Dette faller sammen i tid med det synkrone sammenbruddet til et flertall av villaksbestandene.
3. På 1980-tallet, og særlig på 1990-tallet, bygde det seg opp store bestander av pelagisk fisk i Nord-Atlanteren. Disse bestandene er næringskonkurrenter til post-smolten. I 2010 var bestandene av sild, makrell og kolmule på 26 mill tonn. Dette er den største biomassen som er målt for disse bestandene. Pelagisk fisk er næringskonkurrenter til post-smolten.
4. Forskjeller i marin overlevelse mellom laks fra ulike land, ulike regioner og ulike elver kan trolig forklares med ulikheter i vandringsmønster og bruken av ulike beiteområder til ulike tider.
5. Det er siden 1990-tallet påvist hyppigere vekststagnasjon under sjøoppholdet, redusert kondisjon (lavere fettinnhold) og saktere vekst det første året i sjøen. Dette har ført til at en mindre andel av laksen når triggerpunktet for kjønnsmodning som ensjøvinterlaks (smålaks), og relativt flere blir gytemodne som tosjøvinterlaks (mellomlaks). Dette er observasjoner som styrker teorien om matmangel for villaksen.
6. Matmangel i havet som bestandsregulerende faktor er underkommunisert av villaksforskningen og villaksforvaltningen.

3. Faglige vurderinger av Nofima og NINA - reviewene

Fiskeri- og havbruksnæringens landsforening (FHL) bestilte i 2010 en vurdering fra Jan Arve Gjøvik av interaksjonen mellom oppdrettslaks og villaks, fokusert på genetiske effekter av rømninger, og effekten av lakselus oppformert i oppdrettsanlegg på vill laksefisk. Denne vurderingen ble levert i form av 3 notater i august 2010, tematisk inndelt i rømninger, lakselus og statistikk. Statistikk-notatet var et vedlegg til lakselus-notatet, og var ment som en illustrasjon av at det ikke er mulig å lese ut av fangststatistikken at villaksen i Norge er truet av oppdrettsnæringen.

De 3 notatene ble i 2011 underkastet kritiske vurderinger ("reviewer") av henholdsvis Nofima og NINA. Reviewene skulle legges opp som frittstående og kritiske gjennomganger av tema-notatene. I dette kapittelet refereres og kommenteres review-rapportene, som ble mottatt i april og mai 2011.

3.1 Rømt oppdrettslaks

Hovedkonklusjonen i notatet om rømninger fra august 2010 var at genetiske skadevirkninger av rømt oppdrettslaks enten er fraværende eller sterkt overdrevet, og at villaksnæringen feilaktig kommuniserer at genflyt fra avslaks til villaks er en eksistensiell trussel mot villaks.

Notatet pekte på at det er et faktum at rømt oppdrettslaks kan krysse seg med villaks, men at det er lite sannsynlig at dette vil redusere villaksens genetiske variasjon, tilføre villaksen uønsket arvemateriale på varig basis, eller svekke villaksens tilpasning til sitt miljø.

Det har videre vært hevdet at krysningssyngel kan utkonkurrere og fortrenge villakssyngel i elva, og derved redusere produksjonen av villakssmolt og vassdragets totale produktivitet. Notatet stilte spørsmålsteget ved om observasjonene som lå til grunn for denne konklusjonen var korrekt tolket.

Nofima og NINA ble bedt om å besvare spørsmålet om det kan dokumenteres, eller i det minste sannsynliggjøres, at frisk, rømt oppdrettslaks har påvirket, og/eller vil kunne påvirke, bestandsutviklingen til villaks på en negativ måte, på de tre geografiske nivåene nasjonalt, regionalt og lokalt.

Reviewene skulle legges opp som litteraturstudier, og bidra til å belyse best mulig disse spørsmålene:

1. Finnes det robuste data som kvantifiserer uheldig genetisk påvirkning?
2. Er det hold i hypotesen om at krysninger vil bli selektert tilbake til stedegegen stamme i løpet av et par generasjoner?
3. Bygger publiserte modelleringer av potensiell påvirkning på rimelige forutsetninger?
4. Må det forutsettes at en genstrøm fra avlet fisk til villfisk er utelukkende negativt?

5. Kan en strategi for å bevare det genetiske mangfoldet i villaksstammene baseres på å satse på mindre enn 100% av stammene?
6. Kan en forvaltningsstrategi basert på metapopulasjoner være mer effektiv enn en vassdragsvis forvaltningsstrategi?

3.1.1 Rømt oppdrettslaks - Nofimas vurdering

Nofimas review inneholder en kritisk gjennomgang av dagens kunnskap om interaksjoner mellom oppdrettslaks og ville laksepopulasjoner, går gjennom informasjon om oppdrettsproduksjonen og avlsarbeidet, diskuterer forvaltningen av ville bestander av laks, laksens livssyklus, utbredelse og populasjonsstruktur, genetiske interaksjoner og bevaringsbiologiske spørsmål vedrørende villaks. Et eget kapittel drøfter hvilke forskningsområder som trenger spesiell oppmerksomhet i tiden fremover.

Argumentasjonen er bygd opp slik:

1. Det har utviklet seg genetiske forskjeller mellom avslaks og villaks.
2. I den grad rømt oppdrettslaks krysser seg med villaks, kan det forventes en viss påvirkning av villaksen.
3. Genstrømmen fra avslaks til villaks er av moderat omfang.
4. Krysningsyngel er utsatt for sterk naturlig seleksjon, som reduserer effekten av den enveis genstrømmen og tilpasser avkommet til naturmiljøet.
5. I hvilken grad, og på hvilken måte, innkryssning av oppdrettslaks kan påvirke villaksbestander er avhengig av demografiske og andre bestandsspesifikke forhold.
6. Ingen publiserte studier har til nå forsøkt å klarlegge om norsk villaks er utsatt for endret naturlig seleksjon (målt via markører for adaptiv genetisk variasjon) som følge av interaksjoner med oppdrettslaks.
7. Det er viktig å bevare og vedlikeholde det adaptive potensialet til populasjoner. Villaks bør derfor forvaltes etter metapopulasjonsmodellen.

Framstillingen støtter i det store og hele tankegangen i det opprinnelige notatet og kapittel 4 i sluttrapporten, men det er nyanser i detaljspørsmål.

3.1.1.1 Nofimas kritikk av NINAs modell for genetisk interaksjon mellom rømt oppdrettslaks og villaks

Modellen til Hindar et al.¹ kritiseres fordi den forutsetter at en villakspopulasjon er genetisk distinkt fra andre populasjoner, at naturlig seleksjon ikke er vektlagt i modellen, og at andregenerasjons kryssninger og tilbakekryssninger er fjernet fra modellen og erstattet med førstegenerasjons kryssninger. Alt dette bidrar til å overestimere genstrømmen fra avslaks til villaks. På grunn av intens naturlig seleksjon må det forventes at andregenerasjons kryssninger er individer som i beskjedne grad viderefører arvemateriale fra sine oppdrettsforfedre.

¹ Hindar, K., I. A. Fleming, P. McGinnity and O. Diserud, 2006: Genetic and Ecological Effects of Salmon Farming on Wild Salmon: Modelling from Experimental Results. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil **63**: 1234-1247.

Det er modellen til Hindar et al. som ligger til grunn for NINAs rapport *Regionvis påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander i Norge*, som er tilbakevist i avsnitt 4.7
Kommentarer til NINA Rapport 622 og Nofimas review kap.6.

I tilknytning til spørsmålet om naturlig seleksjon som en motkraft til den enveis genstrømmen fra rømt oppdrettslak til villaks, diskuterer Nofima to artikler av Tufto ², og finner at naturlig seleksjon kan ha enda kraftigere virkning enn som foreslått av Tufto.

3.1.1.2 Om mikrosatellitter

I avsnittene 4.2.4 Avgrensning av MUEr og 4.4.2 Genetisk variasjon hos norsk oppdrettslaks er bruken av mikrosatellitter i populasjonsgenetisk forskning problematisert. Nofima-reviewen bekrefter at målinger av endringer i allelfrekvenser i mikrosatellitter ikke gir informasjon om endringer som er relevante for fitness (fenotype og lokal adaptasjon). Nofima peker på at målte endringer i allelfrekvenser hos villaks over tid like gjerne kan være forårsaket av seleksjon og genetisk drift, og ikke nødvendigvis av innkrysning av avlslaks.

3.1.1.3 Genstrømmens styrke

En svakhet ved Nofimas review er at den ikke kritisk har vurdert størrelsen på genstrømmen, men akseptert data fra Fiske et al. ³, som estimerte innslaget av rømt oppdrettslaks på gyteplassene til 17%. Med dette som utgangspunkt anslår Nofima at genstrømmen fra krysninger til F₁ er 2,7% av villaksen bidrag (17%*0,16). I avsnitt 4.5 Påvirkningsevnen til rømt oppdrettslaks er det gjort rede for hvorfor denne forutsetningen er feil, og leder til overdrevne anslag.

3.1.2 Rømt oppdrettslaks - NINAs vurdering

3.1.2.1 Referat

Innledningsvis skriver NINA at reviewen refererer genetisk kunnskap om oppdrettslaks og villaks, og beskriver atferden til oppdrettslaks etter rømming. NINA mener å kunne påvise at rømt oppdrettslaks påvirker villaks negativt, ved å referere til kontrollerte forsøk i elv (Imsa og Burrishole). NINA mener at de genetiske konsekvensene av at det gyter rømt oppdrettslaks i naturen blant annet er:

1. Tap av genetisk basert relativ reproduksjonssuksess (fitness).
2. Tap av genetisk variasjon.

² Tufto, J., 2000 Quantitative Genetic Models for the Balance between Migration and Stabilizing Selection. *Genetical Research* **76** 285-293.

Tufto, J., 2001 Effects of Releasing Maladapted Individuals: A Demographic-Evolutionary Model. *The American Naturalist* **158**: 331-340.

³ Fiske, P., R. A. Lund, G. M. Østborg og L. Fløystad, 2001 Rømt oppdrettslaks i sjø- og elvefisket i årene 1989-2000, pp. 26 i *NINA oppdragsmelding*. Norsk institutt for naturforskning.

3. Tap av genetisk struktur – dvs. hvordan den genetiske variasjonen er fordelt innen og mellom bestander.

NINA presenterer en modell (Allendorf et al. 2001) for sammenkrysning av 2 bestander (for eksempel vill x oppdrett). Modellen skal forklare at dersom egenskaper er bestemt av mange gener, kan noen genvarianter (alleler) etter hvert bli så sjeldne at de forsvinner ut av populasjonen. Dette kan bety tap av lokal adaptasjon i en hybridisert bestand.

NINA beskriver deretter at oppdrettslaksens genom har gjennomgått betydelige endringer siden avlsprogrammet ble startet opp på 1970-tallet. Stammeforskjeller hos villaksen brukes som argument for å konkludere med at det er viktig å ta vare på genetisk variasjon hos mange bestander, og viktig å ta vare på variasjonen innen så vel som mellom bestander. NINA mener at *”denne strategien er rett, uavhengig av graden av genetisk baserte, lokale tilpasninger (som vi vet lite om)”*. Strategien det er snakk om er prinsippet om elvevis forvaltning.

NINA diskuterer omfanget av rømminger, den rømte laksens atferd og overlevelse i forhold til stadium i livssyklusen (smolt, postsmolt, voksen) og årstid. NINA påpeker at smolt og postsmolt som rømmer om våren og sommeren kan oppholde seg og vokse i sjøen i ett til tre år, og deretter returnere til elvene ved kjønnsmodning, på samme måte som en villaks. Voksen laks som kjønnsmodnes samme høst, og som rømmer om våren, sommeren og høsten, er blant de gruppene som har størst sannsynlighet for å overleve og vandre opp i vassdragene som gytefisk. NINA mener at de refererte undersøkelsene tyder på at gjenfangster i elv typisk er mindre enn 1%, men kan være en del høyere for stor laks som rømmer om våren samme år som de blir kjønnsmodne.

Prosentvis andel rømt laks i laksefiskeriene og i gytebestandene er høyest i de mest oppdrettsintensive fylkene, og spesielt i Hordaland. NINA påpeker at dette fylket har svekkete og lave bestander av villaks, og at dette kan forklare en relativt høyere prosent oppdrettslaks i fangstene.

Med hensyn til gytesuksess og livssyklus overlevelse, refererer NINA til at kontrollerte studier i elv eller elvelignende miljø viser at oppdrettslaks har dårligere gytesuksess enn villaks, og at avkommet (oppdrettlaks og krysninger) har lavere overlevelse enn villaks sett over hele livsløpet. Avkommet konkurrerer imidlertid godt med den ville ungfisken i de tidlige livsstadiene på grunn av hurtigere vekstrate, og så ut til å kunne fortrenge villaks fra studieområdet i Burrishoole, og i Imsa ble smoltproduksjonen redusert sett i forhold til antall egg gytt.

NINA refererer videre til at gyteforsøk viser at kjønnsmoden oppdretts- og hybridparr har en større befruktningssuksess enn vill kjønnsmoden parr, og foreslår at dette kan forklares ut fra adferdsforskjeller (aggressivitet) som er genetisk fundert.

Mye av empirien som NINAs framstilling hviler på er hentet fra eksperimentene i Imsa og Burrishoole, som er kommentert bl.a. i avsnittene 4.5.5 Overlevelsen til oppdrettslaksens avkom (krysningslaks) og 4.8 Kan yngel av krysningslaks påvirke produksjonen av villakssmolt?

I siste del av reviewen er det en kort diskusjon av genstrømmens størrelse, der NINA refererer til modellberegninger som viser en genstrøm på 4,5% ved 20% innblanding av avlslaks. Dersom vi setter inn 1,8% gytemodne hunner i stedet for 20% rømt laks i denne formelen, blir genstrømmen ca 0,4%. Dette er litt mer enn det dobbelte enn kalkulert i avsnitt 4.5.6 Oppsummering av genstrømmens styrke.

Avslutningsvis diskuterer NINA utsettinger av kultivert laks, og konkluderer med at også dette kan påføre villaksen fitness-skader.

Argumentasjonen i NINAs review er bygd opp slik:

1. Villaks og oppdrettslaks er genetisk forskjellig, blant annet fordi oppdrettslaksen har tapt alleler (reduert genetisk variasjon), og fordi oppdrettslaksen har tapt naturlig fitness.
2. Når oppdrettslaks krysser seg med villaks, kan villaksbestanden som utsettes for innkrysning tape fitness og genetisk variasjon, og den genetiske strukturen villaksstammene imellom kan endres.
3. Omfanget av krysning er betydelig.
4. Naturlig seleksjon er ikke en sterk nok kraft til å rense ut misstilpassete genkombinasjoner.

NINAs konklusjoner er:

1. Rømt oppdrettslaks forekommer i store antall i mange vassdrag, og har gjort det siden 1980-tallet.
2. Oppdrettslaksen sprer seg over store geografiske områder, slik at ikke noe vassdrag kan sies å være helt fri for påvirkning av rømt oppdrettslaks om man ser over lang nok tid.
3. Oppdrettslaks er genetisk endret i forhold til villaks, og har lavere genetisk variasjon.
4. Oppdrettslaks og deres avkom har lavere fitness i naturen enn villaks, men kan når de opptrer i store nok antall, representere betydelige innslag av genene som videreføres til neste generasjon.
5. Eksperimenter antyder at det tar mange generasjoner å luke vekk belastningen på en vill bestand av forekomsten av misstilpassete individer.
6. I deler av livet ser det ut til at avkom av oppdrettslaks (under noen betingelser) kan fortrenge villaks.
7. I oppdrettsintensive områder er villaksbestandene i spesielt dårlig forfatning.
8. Utsettinger av laksefisk (og andre fiskearter) viser negative konsekvenser for ville bestander, i tråd med de generelt negative erfaringene med rømt oppdrettslaks i villaksbestander.

3.1.2.2 Kommentar til NINAs vurderinger

Det er ingen tvil om at oppdrettslaks og villaks er genetisk forskjellig, og at oppdrettslaks har tapt naturlig fitness. Det er derimot ikke like sikkert at den genetiske variasjonen er mindre hos oppdrettslaks enn hos villaks. Usikkerheten skyldes at tapt allelrikdom er målt på

mikrosatellitter, og det er lite som tyder på at endringer i allelfrekvenser på mikrosatellitter har biologisk betydning (se avsnittene 4.2.4 Avgrensning av MUEr og 3.1.1.2 Om mikrosatellitter). Det er variasjonen i funksjonelle gener som er viktig i en bevaringsgenetisk sammenheng. Inntil vi har kunnskaper om koplingen mellom funksjonelle gener og fitness-egenskaper, lar det seg ikke gjøre å karakterisere genressursen som skal vernes på en bevaringsbiologisk relevant måte.

Videre har en studie vist at oppdrettslaks kan ha større genetisk variasjon enn villaks, målt som mtDNA og heterozygoti (se avsnitt 4.4.2 Genetisk variasjon hos norsk oppdrettslaks). Studier som har konkludert med tapt variasjon hos oppdrettslaks (og villaks påvirket av oppdrettslaks) har målt dette på mikrosatellitter. Det foreligger ingen tilfredsstillende forklaring på at alleler tilsynelatende forsvinner på mikrosatellitter, tatt i betraktning at nøytrale gener ikke utsettes for seleksjon. Det kan mistenkes at sjeldne alleler ikke oppdages fordi antall individer som undersøkes i mange tilfeller er for få.

Begrepet signifikans bør for øvrig settes under lupen. De fleste studier legger vekt på å rapportere om signifikante forskjeller i allelfrekvenser, som er observasjoner av forskjeller i middelveier. I forhold til problemstillinger omkring krysningsslaksens fitness er imidlertid spredning og ytterpunkter av minst like stor interesse. Overlappende ytterverdiene mellom avslaks og oppdrettslaks kan bety at den samme variasjonen er til stede, men med andre frekvenser for alleler som er viktige for fitness. Når naturlig seleksjon fjerner misstilpassete individer, er det rimelig å tenke seg at det foreligger et selektivt press for å gjenopprette middelveierne som er typiske for stedegen stamme. Seleksjonsstudier bør derfor i større grad fokusere på spredning og overlapping.

Diskusjonen i avsnitt 4.2.3 Robuste laksestammer tyder på at laks er svært robust med hensyn til tap av genetisk variasjon, og videre at laks kan tåle selv usedvanlig kraftige flaskehalseepisoder, som reduserer den effektive populasjonen til et nivå som normalt ansees kritisk med hensyn til utvikling av innavlsdepresjon.

Enda mer usannsynlig er det at egenskapene ”tapt genetisk variasjon” eller ”tapt fitness” skal kunne overføres på varig basis til vill laks gjennom innkrysning av rømt oppdrettslaks. Diskusjonen i avsnitt 4.5.6 Oppsummering av genstrømmens styrke og i avsnitt 4.6 Motkreftene: naturlig seleksjon og spredningsvandring viser at ”oppdrettsgener” har små sjanser til å etablere seg permanent i en villakspopulasjon. Restaureringen av tapte laksestammer på Sørlandet viser at spredningsvandring, tilfeldig drift og naturlig seleksjon ikke bare opprettholder genetisk variasjon, men også resulterer i nye stedegne stammer på kort tid (se avsnitt 4.3.1 Fleksibilitet).

Det er vanskelig å forstå hvorfor NINA mener at omfanget av krysninger mellom villaks og oppdrettslaks ligger på et 20%-nivå, når en mengde data tyder på at et nasjonalt gjennomsnitt utgjør 1-2% (se avsnitt 4.5 Påvirkningsevnen til rømt oppdrettslaks). Det er tvert om overveiende sannsynlig at krysningssomfanget, i alle fall hittil, har vært svært beskjedent. Hvis målinger av innslaget av rømt oppdrettslaks på gyteplassene om høsten er en god indikator på aktiv gyting og reprodutiv suksess, så kan krysninger imidlertid forekomme langt oftere i enkelte

problemelver. Mange av problemelvene ligger på Vestlandet. Diskusjonen i avsnitt 5.5 Alternative forklaringsmodeller og avsnitt 3.2.3.3 Vestlandet versus Finnmark, viser at lakseelvene på Vestlandet er av en annen type enn i andre landsdeler, og at tilbakegangen for laksen der kan tolkes på helt andre måter enn som effekter av lakseoppdrett.

Påstanden om at naturlig seleksjon ikke er en sterk nok kraft til å rense ut misstilpassete genkombinasjoner er framsatt i avsnittet *Oppdrettslaks i ville populasjoner* i NINA-reviewen, og begrunnet med NINAs modelleringer av genetiske avtrykk på den mottakende populasjonen. Både modellen og grunnlaget for den er kritisert og tilbakevist i avsnitt 4.7 Kommentarer til NINA Rapport 622 og i Nofimas genetikk-review, avsnittene *6.4.1 Review of empirical studies of genetic interactions between farmed and wild Atlantic salmon* og *6.4.2 Review of theoretical studies to predict the effect of genetic interactions between farmed and wild Atlantic salmon*.

NINAs review diskuterer spørsmålet om størrelsen på genstrømmen og den nøytraliserende effekten av naturlig seleksjon på en lite tilfredsstillende måte, ved at reviewen refererer til tidligere publiserte rapporter uten ytterligere begrunnelse eller diskusjon av argumentene i notatet som lå til grunn for reviewen. NINA går heller ikke inn i kritikken av eksperimentene i Imsa og Burrishoole, som var problematisert i notatet reviewerne var bedt om å kommentere.

NINAs review gjentar dogmer innen villaksforskningen, som ikke er tilfredsstillende begrunnet med empiriske studier og data. Diskusjonen i kapittel 4 om rømninger konkluderer med at genstrømmen fra rømt oppdrettslaks til villaks er mindre enn påstått, og at naturlig seleksjon med stor sannsynlighet fjerner eventuelle genetiske avtrykk av oppdrettslaksen i løpet av en til to generasjoner. NINAs posisjon i dette spørsmålet er begrunnet i modeller med store svakheter.

3.2 Lakselus

Hovedpoengene i det opprinnelige lakselus-notatet var:

1. Mønsteret i utviklingen til bestandene av villaks og sjøaure sannsynliggjør at tilbakegangen for villaksen verken kan forklares av etableringen av lakseoppdrett eller næringens påfølgende produktionsvekst.
2. Lakselushypotesen er uforenlig med en rekke observasjoner, for eksempel
 - a. den synkrone tilbakegangen for atlantisk laks i hele artens utbredelsesområde,
 - b. den uforklarte robustheten til mange laksestammer i oppdrettsintensive og forutsetningsvis lusbefengte områder, og
 - c. den ikke-eksisterende sammenhengen mellom ekstreme infeksjonsnivå og bestandsutviklingen og fangstutviklingen i påfølgende år.

Hovedproblemstillingen for review-arbeidet vedrørende lakselus var å besvare spørsmålet om det kan dokumenteres, eller i det minste sannsynliggjøres, at spredning av lakselus fra oppdrettsfisk til villfisk har påvirket, og/eller fortsatt påvirker, bestandsutviklingen til villaks og sjøaure på en negativ måte, på de fire nivåene internasjonalt, nasjonalt, regionalt og lokalt.

3.2.1 Lakselus - Nofimas vurdering

Nofima review tar utgangspunkt i en gjennomgang av populasjonsdynamiske forhold og mulige bestandsregulerende faktorer som påvirker villaksen, begrunnet med at en analyse av villaksens tilbakegang bør være multifaktoriell. Deretter gjennomgås vitenskapelig litteratur som støtter/ikke støtter hypotesen om lakselusas bestandsregulerende rolle. Til slutt blir flere empiriske studier av interaksjonen oppdrettslaks, lakselus og villaks utført av norske forskningsmiljø underkastet en kritisk vurdering.

Nofima påviser en samvariasjon i bestandsutviklingen til vill laksefisk over hele Nord-Atlanteren, og mener at en så stor geografisk skala antyder en felles respons til store, globale eller sektorale forhold. Nofima henviser til at det er økende dokumentasjon for at livsvilkår for anadrom laksefisk i havet er den viktigste årsaken som kan forklare en slik samvariasjon. Videre påviser Nofima en relativt tydelig nord-sør gradient, der nordlige bestander har greid seg bedre enn sørlige, og diskuterer en hypotese om at dette kan skyldes ulik grad av menneskeskapt påvirkning langs den samme gradienten.

Nofimas litteraturgjennomgang konkluderer med at det er påvist samvariasjon i forekomst av lakselus og oppdrettsfisk, at lokal lakselusbestand samvarierer med, og i andre tilfeller, varierer uavhengig av, tilstedeværelsen av oppdrett, at smitte kan forekomme både fra vill laksefisk til oppdrettslaks og omvendt, og at det er dokumentert at høye nivåer av lakselus kan være dødelig for individuelle smolt. Nofima kan derimot ikke se at det er dokumentert et årsaks-virkningsforhold mellom størrelsen til bestander av vill laksefisk og forekomst av lakselus. Det er ingen tilfeller som dokumenterer at lakselus er hovedårsak til endring i bestandstørrelse. Nofima mener følgelig at det ikke foreligger noen vitenskapelig dokumentasjon av en enkel sammenheng mellom antall kjønnsmodne hunnlus, i det vesentlige et produkt av antall oppdrettslaks og antall hunnlus per fisk, og marin overlevelse av vill laksefisk, og at beregningen av bærekraftig lusnivå ikke er tilstrekkelig kunnskapsbasert.

Nofimas gjennomgang av diverse rapporter produsert av villaksforskningen dokumenterer flere tilfeller der det 1) ytres påstander det ikke finnes vitenskapelig grunnlag for, 2) det er tilfeller av underrapportering av andre sannsynlige, medvirkende faktorer til negativ utvikling av laksebestandene, og 3) det er tilfeller av overrapportering av negative effekter av lakselus, der effektene tillegges oppdrett.

De sentrale betenkningene i Nofima-reviewen er:

1. Tilbakegangen for villaksen har foregått i en geografisk skala som ikke kan forklares med lakselusindusert dødelighet.
2. Det er påvist korrelasjoner som indikerer at lakselus kan ha bestandsregulerende effekt, men det er ikke påvist kausalitet mellom forekomsten av lakselus og bestandsendringer hos vill laksefisk.
3. Villaksforskningen som legges til grunn for villaksforvaltningen kommuniserer et feilaktig bilde av lakselusas rolle.

Reviewen støtter i det store og hele tankegangen i det opprinnelige notatet, og framstillingen i kapittel 5 i denne rapporten. Det er nyanser i vurderingene av enkelte detaljspørsmål.

3.2.2 Lakselus - NINAs vurdering

NINA har gjennomført en vurdering av fangst- og bestandsstatistikken i et eget notat, og beskriver hva statistikken alene eller sammen med andre data forteller om status for norske laksebestander. NINA konkluderer sin statistikk-review med at *”nedgangen i villaksbestandene på Vestlandet med stor sannsynlighet er knyttet til negative bestandseffekter av rømt oppdrettslaks og/eller lakselus.”* NINAs statistikk-review er kommentert i avsnitt 3.2.3 Kommentarer til NINAs review av statistikkvedlegget

Konklusjonen i statistikk-reviewen er NINAs utgangspunkt for reviewen av lakselus, som starter med en gjennomgang av litteratur som beskriver tålegrenser for individuelle laksefisk. Deretter trekkes slutninger om tålegrenser på bestandsnivå. Så følger en beskrivelse av situasjonen i Norge, en gjennomgang av Heuch & Mos modell, referat av eksperimenter med SLICE[®]-behandling, før det konkluderes slik:

”Disse observasjonene og eksperimentene er forenlige med at lakselus spiller en rolle i nedgangen i bestandene av vill laksefisk i Norge og i andre områder med lakseoppdrett, men er ikke den eneste mulige forklaringen på bestandsnedgangen og helt sikkert ikke den eneste negative faktoren for vill laksefisk i Nord-Atlanteren.”

Dette kan muligens tolkes som at NINA mener det er vanskelig å avgjøre størrelsen på lakselusas bidrag til problemene, relativt til andre bestandsregulerende faktorer som smoltproduksjonen i ferskvannsfasen, og beiteforholdene i sjøvannsfasen. I så fall står dette i kontrast til den mer politiserte konklusjonen i det Vitenskapelige råd for lakseforvaltnings siste rapport (3/2011), der det heter at

”Det er nødvendig å gjennomføre betydelige tiltak for å redusere effekten av lakselus og rømt oppdrettslaks om bestandene på deler av Vestlandet ikke skal gå tapt.”
(Hovedbudskap i rapporten, s.3).

Argumentene og de fleste illustrasjonene i NINAs review er hentet fra rapport 3/2011.

NINAs argumentasjon er bygd opp slik:

1. Laksebestandene er mest svekket i oppdrettsintensive områder, og ikke svekket i det lite oppdrettsintensive fylket Finnmark, der det også er lite lus.
2. Det eksisterer en generell tålegrense på 0,1 lus pr gram fiskevekt for individuelle fisk, som kan brukes som utgangspunkt for å anslå grenseverdier for ingen, liten, moderat og stor effekt på marin overlevelse og kondisjon.
3. Individuelle tålegrenser kan kombineres med kunnskap om andel fisk i de ulike effektgruppene, og dette gjør det mulig å mene noe om effekten av lakselus på bestandsnivå.
4. Lakselusovervåkingen gir grunnlag for å mene at vi har et kronisk forhøyet infeksjonsnivå langs store deler av norskekysten.

5. Markert bestandsnedgang er registrert i områder der store deler av villfisken er lusinfisert på et forhøyet nivå.
6. Lakselus er derfor en bestandsregulerende faktor.

Tankegangen er motsatt i forhold til notatene som var grunnlaget for reviewen. Framstillingen her vil derfor i det følgende bli fokusert på NINAs vurderinger.

3.2.2.1 Formulering av problemstillingen vedrørende interaksjonen mellom oppdrettslaks, lakselus og villaks

Forskningsmiljøene ble invitert til å problematisere sammenhengen mellom omfanget av oppdrettsproduksjonen av laksefisk og tilbakegangen for villaks. Det er liten tvil om at oppdrettsnæringen er hovedprodusenten av lusegg. Spørsmålet er imidlertid om produksjonen av lusegg i oppdrettsmerdene er et fornuftig mål for infeksjonstrykket på vill laksefisk. Og videre: i den grad vill laksefisk blir infisert av lakselus, er lusa da bestandsregulerende? Dette er problemstillinger som bør vurderes i ulike geografiske målestokker, fra det nasjonale, via det regionale til det lokale nivå.

NINA reformulerte hovedtesen i lakselus-notatet slik:

”Er det mulig at lakselus kan være en viktig årsak til tilbakegangen av villaks i Nord-Atlanteren, når tilbakegangen har vært større i andre land enn i Norge, som er verdens største lakseoppdrettsnasjon?”

Mattilsynets forvaltning av oppdrettsnæringen legger til grunn at det eksisterer en proporsjonalitet mellom antall gravide hunnlus på oppdrettslaksen og smittetrykket på vill laksefisk. Dette synet støtter seg på Heuch & Mos modell (se avsnittene 5.2.2 Bærekraftig produksjon av lusegg? og 3.2.2.7 Heuch & Mos modell.

3.2.2.2 Tålegrenser for individuelle fisk

NINAs review diskuterer eksperimentelle studier som har formulert grenseverdier for problematisk luseskade på individnivå. NINA finner støtte i litteraturen for at 0,1 lus/gram fiskevekt er en egnet grense for å skille mellom liten og moderat effekt på individnivå. NINA refererer deretter effektgrensene foreslått av det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning for summen av alle stadier av lus:

	Ingen effekt	Liten effekt	Moderat effekt	Stor effekt
Median antall lus/gram fiskevekt	< 0,05	0,05 - 0,15	0,15 - 0,3	> 0,3

Det er i og for seg korrekt at lignende grenseverdier er begrunnet i publiserte akvariumsstudier, men NINA ser ut til å legge seg på et mer konservativt nivå enn Havforskningsinstituttet (se avsnitt 5.4.2 Havforskningsinstituttets risikovurdering). Det er en helt klar mangel i NINAs vurderinger at man ikke har underkastet disse studiene en kritisk vurdering, dessverre i likhet med flere nylig publiserte utredninger (se fotnote 112). I avsnitt

5.4.3 Når er en fisk syk? argumenteres det for at syretesten på laboratorieeksperimenter er om estimerte skadelige infeksjonsnivå stemmer overens med bestandsutviklingen i etterkant av ekstreme infeksjoner. Eksempelet fra Sognefjorden viser at det gjør de ikke, og konklusjonen må da nødvendigvis bli at estimatene for tålegrenser er feil.

3.2.2.3 Tålegrenser på bestandsnivå

NINA definerer tålegrenser på bestandsnivå ved å beregne fordelingen av bestandene av vill laksefisk på de ulike effektgruppene. Fig.1 i reviewen viser andel fisk med en infeksjon på over 0,1 lus pr gram fiskevekt i ulike fjorder, som en funksjon av tidspunkt på sommeren. Figuren illustrerer at denne andelen i 2010 oversteg 20% de fleste steder dette ble målt, og var så høy som ca 60% i Hardangerfjorden, Trondheimsfjorden og Namsenfjorden.

Uten at det refereres tall for naturlig infeksjonsnivå fra tiden før lakseoppdrett startet opp, konkluderer NINA med at lakselusovervåkingen viser et kronisk forhøyet infeksjonsnivå i forhold til historisk nivå. Det refereres til at det er registrert ubetydelige infeksjonsnivå både i Aust-Agder og i Finnmark, hvilket angis som en avbildning av historisk bakgrunnsnivå. NINA har ikke kommentert de skotske undersøkelsene som viser et høyere infeksjonsnivå i områder uten oppdrett enn i oppdrettsintensive områder (se avsnitt 5.2.3 Mye lus gir gode villaksår?).

NINAs vurdering av hva et ”forhøyet infeksjonsnivå” innebærer, kan trekkes i tvil. Tvilen oppstår for det første i forhold til at det historiske eller ”naturlige” bakgrunnsnivået er ukjent, og for det andre fordi det målte infeksjonsnivået i de fleste tilfeller ikke overskrider de foreslåtte grenseverdiene.

I Nofimas review påpekes det i kapittel 5 at det i 2010 generelt ble påvist lave infeksjonsnivå, stort sett i området ”liten effekt” (jfr NINAs tabell gjengitt i forrige avsnitt). Nofimas konklusjoner vedrørende dette er:

”Basert på de relative intensitetene rapportert for Hordaland stilles det spørsmål ved om det er korrekt å rapportere dette infeksjonsnivået som ”sannsynligvis høyere enn bærekraftig” i sammendraget.”

”I likhet med beskrivelsen av Hordaland, stilles det derfor spørsmål ved om det er korrekt å rapportere infeksjonsnivået i Trøndelag som ”sannsynligvis høyere enn bærekraftig” i sammendraget.”

Om situasjonen i Nordland påpeker Nofima at det ikke ble gjennomført undersøkelser der i 2010, og at det derfor ikke er grunnlag for å konkludere med ”sannsynlig forhøyet infeksjonsnivå” (det Vitenskapelige råd 2/2010). Om Romsdalsfjorden skriver Nofima, etter å ha påvist at målingene viser lave infeksjonsnivå:

”Det anses derfor som villedende å beskrive infeksjonstrykket som ”moderat” i sammenfatningen.”

Nofima viser videre til resultatene av undersøkelsene til Rådgivende biologer av prematurt tilbakevandrende sjøaure, som har vist redusert tilbakevandring i senere år over store deler av

Vestlandet, med unntak av Hardangerfjorden og Ryfylke. Nofima sammenfatter det Vitenskapelige råds bruk av data om infeksjonsnivå slik:

”Videre finner vi det dokumentert at det ytres påstander om lakselus i Anon 2010/2 som ikke underbygges av referansene det vises til. Videre kan referansegrunnlaget virke tendensiøst.”

Nofima dokumenterer overbevisende at det kommuniseres et feilaktig bilde til offentligheten, som tilgjengelige data ikke gir grunnlag for.

Poenget her er at *hvis* NINAs tålegrenser for individuelle fisk er korrekte, så er det feil å påstå at tålegrensene er signifikant overskredet. De foreslåtte tålegrensene er dessuten mest sannsynlig fullstendig misvisende. Det foreligger observasjoner som klart illustrerer at de foreslåtte tålegrensene ikke kan ha populasjonsregulerende effekt, selv om individuelle fisk kan påføres lusindusert dødelighet (eksempelvis fra Sognefjorden, se avsnitt 5.4.3 Når er en fisk syk?).

Det kan formuleres en hypotese om at skjevfordelingen i infeksjonsnivå kan medføre at en viss liten prosent av fisken dør av lakselusinfeksjon, men at storparten overlever. Fordi lakselusindusert dødelighet mest sannsynlig har relativt beskjedent omfang i forhold til andre faktorer i sjøvannsfasen, kan dette være grunnen til at lakselus ikke har vesentlig populasjonsregulerende effekt, og følgelig at det hittil ikke har vært mulig å isolere effekten av lakselus som separat faktor.

Reviewen inneholder en interessant diskusjon av skjevfordelingen i lusinfeksjon innen en populasjon. Et høyt gjennomsnittlig infeksjonsnivå betyr som regel at noen få fisk har svært høye infeksjonsnivå, mens flertallet har lave eller moderate infeksjonsnivå. I den grad man finner få fisk i senere livsstadier med svært høye infeksjonsnivå, kan den populasjonsbiologiske forklaringen være parasittindusert dødelighet på verten. I tilfelle dette er korrekt, indikerer dette et selektivt press, som kan forklare at motstandsevne mot lakselus har blitt en arvbar egenskap (se avsnitt 3.2.2.6 SLICE[®]-eksperimenter).

I det Vitenskapelige råds temarapport 1/2011 er det inntatt en figur (fig. 1 i vedlegg 3, s.105), som viser at ca 23% av laksen hadde 0 infeksjon og 23% hadde infeksjon i kategoriene ”uten effekt” eller ”liten effekt”. Ca 40% var i kategorien ”stor effekt” (>0,3 lus), og ca 13% var infisert med mer enn 1 lus/gram fiskevekt. Det er ytterkantene her som er særlig interessant, fordi ca ¼ av fisken ikke ble infisert, mens 1/6 ble kraftig infisert. Det kan hende at denne sjettedelen kan få forhøyet dødelighet. Total dødelighet er lite sannsynlig på bakgrunn av erfaringene fra Sogn og Fjordane (se avsnitt 5.4.3 Når er en fisk syk?). Fjerdedelen med ikke-infisert laks kan ha stor motstandskraft. Denne skjevfordelingen bør undersøkes nærmere, også i forhold til spørsmålet om det foreligger tilstrekkelig seleksjonsstyrke til at vi kan forvente oppbygging av resistens.

3.2.2.4 Ford & Meyers

NINA finner støtte for sine vurderinger hos Ford & Myers⁴, som i en mye referert studie fra 2008 hevder at den globale tilbakegangen for laks og sjøaure er korrelert med framveksten av lakseoppdrett og økningen av volumet av oppdrettslaks. Fra denne påstanden trekker Ford & Myers en slutning om at det eksisterer en årsakssammenheng mellom økte lakselusforekomster forårsaket av oppdrett og tilbakegangen for villfisken.

Studien er kommentert i avsnitt 4.2.1. i Nofima-reviewen, der Nofima blant annet påpeker at kontrollene til Ford & Meyers systematisk har en nordlig beliggenhet. Fordi tilbakegangen for villaksen har sammenheng med en nord-sør gradient (se kapittel 2 i Nofima-reviewen), blir resultatet av sammenligningen systematisk skjev. Dessuten passer ikke Skottland inn i mønsteret de mener å avdekke, fordi oppdrett kom i gang etter at laksebestandene hadde startet sin tilbakegang.

Ford & Myers påstår at deres analyse viser at overlevelsen til villaksen har gått tilbake med 50% pr generasjon i 5 regioner der den er eksponert for lakseoppdrett, mens tilbakegangen er mindre i regioner uten oppdrett. Artikkelen inneholder en figur (nr. 1, s. 0412) som er ment å vise at tilbakegangen har vært større i regioner med lakseoppdrett enn i regioner uten. Det er ikke lett å se at figuren illustrerer dette. Som påvist i avsnitt 5.3.1 Synkront kollaps, karakteriseres ikke tilbakegangen for villaksen av en prosentvis reduksjon pr generasjon, men av ett, synkront kollaps som også omfattet oppdrettsfrie områder.

3.2.2.5 Gytebestanden som indikator

Vi fikk en kraftig reduksjon av bestand og årsklassestyrke på slutten av 1980-tallet. Dette ble kompensert ved at drivgarnsfisket ble avviklet omtrent samtidig, og gytebestanden forble tilsynelatende upåvirket. De neste 8 årene ble det ikke innført nye fangstbegrensende tiltak, før forbudet mot krokarn på strekningen Rogaland – Troms ble innført i 1997. Etter et kortvarig fall i sjølaksefisket som følge av dette, tok fangsten i sjø seg igjen opp til det samme nivået som før krokarnforbudet. I hele perioden var gytebestanden omtrent konstant. Det følger av Ford & Meyers hypotese at vi skulle sett en reduksjon i gytebestanden, dersom marin overlevelse ble redusert med 50% pr generasjon etter 1989.

Figur 2.1.8 i det Vitenskapelige råds rapport 2/2010 (s.30) viser at total gytebestand for hele landet har endret seg lite etter 1983. I perioden 1983-2009 har den oppvist relativt liten variasjon omkring et nivå på 190.000 laks. Boksplokkene og kurvene i avsnitt 2.1 i 2/2010 viser at Vestlandet var særlig hardt rammet av kollapsen på slutten av 1980-tallet, da innsiget gikk ned fra et nivå omkring 125.000 laks i første halvdel av 1980-tallet til et nivå mellom 30 og 50.000 etter 1990. Gytebestanden på Vestlandet var imidlertid allerede i 1983 redusert til omtrent samme nivå som i dag. Dette framgår av figur 2.1.16 (s.34 i 2/2010), som viser at den har fluktuert mellom 10 og 15.000 laks i hele perioden.

⁴ Ford, J.S. and Myers, R.A. (2008) A global assessment of salmon aquaculture impacts on wild salmonids. PLoS Biol 6(2): e33. doi:10.1371/journal.pbio.0060033

<http://www.plosbiology.org/article/info:doi%2F10.1371%2Fjournal.pbio.0060033#s5>

I første halvdel av 1980-tallet økte totalproduksjonen av oppdrettslaks i Norge fra 10.000 til 30.000 tonn, som tilsvarer 1-3% av dagens nivå. Mens oppdrettsproduksjonen har 100-doblet seg, har gytebestanden på Vestlandet ligget på omtrent samme nivå hele tiden. Mønsteret demonstrerer med all tydelighet at verken lakselus eller andre effekter av oppdrett har forklaringsstyrke i forhold til de spesielle problemene på Vestlandet. Hvis det skulle være en form for proporsjonalitet mellom omfanget av lakseoppdrett, produksjonen av lusegg og skadevirkninger på villaksen, burde dette kommet til syne som en dramatisk reduksjon i gytebestanden.

De data NINA selv har produsert om stabile gytebestander på Vestlandet og i Norge som helhet siden lakseoppdrettsnæringens barndom, burde inspirert til en kritisk gjennomgang av Ford & Myers (jfr avsnitt 3.2.2.4 Ford & Meyers og Nofimas lusrapport, avsnitt 4.2.1).

3.2.2.6 SLICE®-eksperimenter

NINA refererer til at smolt behandlet med SLICE® har hatt høyere marin overlevelse enn ubehandlet smolt, og henviser til en studie fra Daleelva i Hordaland i 2002, der det ble påvist en signifikant økt marin overlevelse for SLICE®-behandlet smolt som vandret ut sent på forsommeren, men ingen effekt for grupper som vandret ut tidlig⁵. Denne studien undersøkte forskjeller mellom klekkeriprodusert smolt fra 10 familier. 5 familier var krysninger mellom 5 hunner og 1 stor hannlaks, og 5 familier ble produsert ved å krysse de samme hunnene og 1 gytepar.

Et interessant resultat (som ikke er kommentert av forfatterne) var at det var ingen forskjell mellom behandlet og ubehandlet fisk fra 3 familier med generelt større enn gjennomsnittlig marin overlevelse. Familier der hunnene var krysset med gytepar hadde generelt lavere marin overlevelse, og forskjellen mellom behandlet og ubehandlet gruppe var større for disse familiene. Dette kom tydeligst til uttrykk for gruppen som vandret sent ut. Familiegruppene bidro til den totale smoltproduksjonen i varierende grad, fra 4,5% til 13,8%. Studien redegjør ikke for hvilke familiegrupper som bidro mest til gjenfangsten. Det er følgelig ikke mulig å vurdere om resultatet kan ha blitt påvirket av en eventuell systematisk skjevfordeling mellom familiene med hensyn til gjenfangstprosent, men det var et lite antall gjenfangster særlig i noen av gytepar-familiene. Dette vanskeliggjorde statistisk behandling av resultatene. For øvrig var gruppen sen utvandring satt ut så sent at naturlig smoltutvandring var så godt som avsluttet. En ytterligere svakhet ved undersøkelsen var at den omfattet bare en enkelt årsklasse. Etersom motstandsevnen mot lakselusinfeksjon er en arvbar egenskap, kan resultatet dessuten ha blitt påvirket av at familiegruppene tilfeldigvis var basert på individer med liten motstandsevne.

⁵ Skilbrei, O.T. & Wennevik, V. 2006. Survival and growth of sea-ranched Atlantic salmon, *Salmo salar* L., treated against sea lice before release. *ICES J Mar Sci* **63**: 1317-1325

I en studie fra Trondheimsfjorden hadde SLICE[®]-behandlet smolt høyere gjenfangstprosent i 1 av 3 år ⁶. Den samme undersøkelsen viste dessuten at i løpet av en 12-årsperiode kunne det ikke påvises en signifikant sammenheng mellom lusinfeksjonen på utvandrende post-smolt og tilbakevandrende ensjøvinterlaks.

Andre undersøkelser med SLICE[®] har vist motsatte resultater av studien i Daleelva. En studie i Burrishoole kunne ikke påvise forskjeller mellom ubehandlet og behandlet fisk i en 10-årsperiode. Forfatterne av denne studien peker på lus som en mindre viktig komponent i marin dødelighet i de studerte bestandene ⁷. Studien viser for øvrig at marin overlevelse for laks fra Burrishoole gikk ned fra 10% tidlig på 2000-tallet til 1-2% i 2008. Denne reduksjonen var felles for behandlet og ubehandlet smolt.

Resultatene er altså på langt nær entydige, og understøtter på ingen måte en generell hypotese om at lakselus er årsak til dødelighet på bestandsnivå under sjøvannsfasen.

3.2.2.7 Heuch & Mos modell

NINAs gjennomgang av modellen konkluderer med at den bygger på rimelige forutsetninger, og at

”Forfatterne peker med modellen på faktorer som er ytterst relevante for en bekjempelse av lakselus. Siden den relative betydningen av de forskjellige vertene endres parallelt med at antallet oppdrettsfisk går opp, så bør strategien for tiltak mot lakselus avhenge av både luseintensiteten og antallet av de forskjellige vertene.”

NINA mener imidlertid at modellen ikke er direkte egnet som grunnlag for forvaltning, men et egnetheten for dette formålet kan forbedres ved at det gjennomføres sensitivitetstesting av modellens parameterverdier. NINA betviler med andre ord ikke at modellen gir et representativt uttrykk for produksjonen av lakselus og infeksjonspresset på vill laksefisk.

Nofima peker på at modellen er basert på en fornuftsstridig lineær sammenheng mellom produksjonen av lusegg og infeksjonsnivået på villaksen. Nofima henviser videre til at det ikke kan påvises en enkel sammenheng mellom antall kjønnsmodne hunnlus og marin overlevelse av vill laksefisk.

Heuch & Mo beregnet en tålegrense for antall lus per laksefisk som en funksjon av antall laksefisk i oppdrettsmerdene, gitt at produksjonen av lusegg i fjorder og kystfarvann fra Rogaland til Nordland ikke skulle overstige henholdsvis 50 og 5,2 milliarder. Det høyeste nivået var satt lik et anslag for antall lusegg i 1986 og 1987, som skulle representere status før

⁶ Hvidsten et al 2007. Does increased abundance of sea lice influence survival of wild Atlantic salmon post-smolts? Journal of Fish Biology 71: 1639-1648

⁷ Jackson, D., Cotter, D., ÓMaoiléidigh, N., O'Donohoe, P., White, J., Kane, F., Kelly, S., McDermott, T., McEvoy, S., Cullen, A. Drumm, A. and Rogan, G. 2011. An evaluation of the impact of early infestation with the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis* on the subsequent survival of outwardly migrating Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts. *Aquaculture*, doi: 10.1016/j.aquaculture.2011.03.029

de første rapportene om negative effekter av lus på sjørret kom. Det laveste nivået på 5,2 milliarder lusegg var et beregnet antall på 2,6 milliarder fra vill laksefisk pluss et like stort antall fra oppdrettsmerdene.

Utviklingen i antall gyttelusegg har overskredet disse nivåene med faktorer på 10-100. Ettersom ikke all vill laksefisk er utdødd, tvinger den logiske konklusjonen seg fram at det neppe er virkeligheten som er feil, men modellen. Den mest åpenbare svakheten er at modellen er lineær, det vil si at ett ekstra lusegg har samme smitteeffekt, enten det på forhånd befinner seg 1 milliard eller 50 milliarder lusegg i sjøen. Det er høyst usannsynlig at det forholder seg slik, men derimot svært sannsynlig at grenseeffekten av det siste lusegget avtar med økende totalmengde og/eller tetthet av lusegg i sjøen. På et eller annet nivå for total luseggmengde/-tetthet er det sannsynlig at grenseeffekten nærmer seg null, det vil si at det ikke spiller noen rolle om luseggmengden øker ut over dette nivået (se ytterligere diskusjon i avsnitt 5.4.2 Havforskningsinstituttets risikovurdering).

Heuch & Mos modell brukes til å lage prediksjoner for effekten av lusegg på bestandsutviklingen til vill laksefisk, hvilket faktisk forutsetter at det er lusegg som er problemet og ikke fastsittende lus.

Nofima mener at den største svakheten ved modellen er at infeksjonspresset er satt lik antall produserte lusegg, og slik sett ikke tar hensyn til hvor stor andel av de produserte eggene som blir copepoditter, hvor stor andel av copepodittene som fester seg på den ville laksen og blir værende der og hvor lenge, og chalimus-stadiets skjebne hvis parasitten hopper av verten, samt om lusas overlevelse gjennom de ulike livsstadiene kan være forskjellig når det gjelder avkom etter lus fra villaks og oppdrettslaks. Det siste er ikke usannsynlig siden produksjonen av lusegg fra oppdrettslaks skjer fra lokaliteter med et svært stort antall fisk per lokalitet. Spredningen av både egg, nauplier og copepoditter kan derfor tenkes å være vesentlig forskjellig for avkom etter lus på oppdrettsfisk sammenlignet med avkom etter lus på vill laksefisk. Nofima etterlyser økologiske studier av lakselus, som kan bidra til å kaste lys over dette.

3.2.2.8 NINAs språkbruk

I sin review bruker NINA ord som *"sannsynlig"*, *"stor sannsynlighet"*, *"tilsynelatende"*, *"vanskelig å definere"*, *"på god veg til å kunne definere"*, *"virker rimelig"* og lignende forsiktig språkbruk. Konklusjonen er tilsvarende akademisk varsom: *"observasjonene og eksperimentene er forenlige med at lakselus spiller en rolle"*. Dette er formuleringer fulle av forbehold og reservasjoner, og av en helt annen karakter enn ordene som brukes når villaksforskere kommuniserer til et ikke-vitenskapelig publikum. Det Vitenskapelige råd oppsummerte i en presentasjon kunnskapsstatus om lakselus og villfisk slik ⁸:

- *"Gjennomførte tiltak er neppe tilstrekkelig for å nå et bærekraftig nivå av lakselus med hensyn på vill laksefisk."*

⁸ <http://www.energinorge.no/getfile.php/FILER/KALENDER/9%20Torbj%C3%B8rn%20ForsethEnergiNorgeLillehammer241110.pdf>

- *Tilgjengelig kunnskap om bærekraftig luseeggproduksjon tilsier at gjeldende tiltaksgrenser er for høye med dagens oppdrettsproduksjon.*
- *Dersom infeksjonspresset øker ytterligere som følge av behandlingssvikt i oppdrettsnæringen, kan konsekvensene bli dramatiske for villaks, sjøørret og sjørøye.”*

Like interessant som de tema NINA omtaler i sin review, er det som *ikke* omtales. NINA har ikke gjort forsøk på å forklare de paradoksale observasjonene som er formulert innledningsvis i denne kommentaren til reviewene. Det kan bare spekuleres i om årsaken til dette er at lakselushypotesen ikke kan forklare de omtalte observasjonene, og at forsvar av etablerte posisjoner har hatt forrang framfor vitenskapelig nysgjerrighet og leting etter alternative hypoteser og modeller.

3.2.3 Kommentarer til NINAs review av statistikkvedlegget

3.2.3.1 Bakgrunn

Notatet som lå til grunn for review-arbeidet inneholdt følgende tentative påstander:

1. Det kan ikke påvises en negativ utviklingstrend i data for nominell fangst etter 1989, og følgelig kan det heller ikke påvises at lakseoppdrett har påvirket villaksen negativt, verken på nasjonalt eller regionalt nivå (med et mulig unntak for Vestlandet).
2. Laksestatistikken preges av underrapportering. Feilmarginen er trolig så stor at den kan være lite egnet som et verktøy for å fange opp trender.
3. Det er ikke gjort forsøk på å benchmarke rapportert fangst i forhold til reell fangst siden 1980. I 1980 ble det påvist at reell fangst var mer enn dobbelt så stor som den registrerte.
4. DN kommuniserer en negativ utviklingstrend ved å manipulere data (valg av startår for å påvise en fallende trend, nominell fangst er ikke korrigert for endringer i fangstinnsats).
5. Det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning beregner PFA (innsiget av gytmoden laks til kysten) på et sviktende datagrunnlag.

I følge de årlige rapportene fra Statistisk Sentralbyrå (SSB) om Lakse- og sjøaudefisket er *”Fangststatistikken (...) eit sentralt element i det nasjonale og internasjonale overvåkings- og forvaltingsarbeidet med anadrome laksefisk.”* Det skulle derfor være rimelig å forvente at statistikken gir et reelt bilde av fangsten både totalt, i det enkelte vassdrag og med hensyn til fordelingen av fangst i sjø og i ferskvann. Det foreligger imidlertid en rekke indikasjoner på at fangststatistikken preges av stor underrapportering, og spørsmålet må reises om misvisningen kan være så stor at statistikken verken gir et korrekt øyeblikksbilde eller troverdige trender.

SSB samler inn data og bearbeider statistikken. Kildene er fangstdagbøker som distribueres til sjøfiskere, og oppgaver fra fritidsfiskere innsamlet via rettighetshavere til elvefisket. Ettersom DN legger denne statistikken til grunn for sin forvaltning, bør analysen utføres på to nivå:

1. Dersom vi forutsetter at statistikken gir et korrekt bilde, kan det da påvises en negativ trend for laksefangsten?
 - a. Hva sier fangsten om bestanden og bestandsutviklingen?
 - b. Fins det andre data som gir et godt bilde av bestandsutviklingen?
2. Hvor store feilmarginer er det sannsynlig at laksestatistikken har?
 - a. Hvis feilmarginen er stor, kan vi likevel forutsette at statistikken fanger opp variasjoner fra år til år og langsiktige trender?
 - b. Har feilrapporteringen alltid samme retning (underrapportering?), og er den proporsjonal med rapportert fangst?

3.2.3.2 NINAs drøfting av statistikken

Vurderingene i NINAs statistikk-review er bygd opp omkring følgende tema:

1. Laksebestandene er mest svekket i det oppdrettsintensive fylket Hordaland, og ikke svekket i det lite oppdrettsintensive fylket Finnmark.
2. Forskningen er klar over usikkerhetene fangstatistikken er beheftet med, og bruker derfor statistikken sammen med andre data når status for norske bestander av laksefisk skal beskrives og vurderes.

3.2.3.3 Vestlandet versus Finnmark

Et hovedpoeng i reviewen er at utviklingen for villaksen har gått verst utover Vestlandet, i motsetning til i Finnmark, der villaksen har hatt framgang i de fleste elvene (med unntak av Tana). Dette vurderes som et bevis på at lakselus er bestandsregulerende, ettersom både oppdrettsintensiteten og infeksjonsnivået på villfisk er høyt på Vestlandet. Dette i motsetning til i Finnmark, der det er relativt lite oppdrett og lus.

Det NINA her observerer er et sammenfall av to fenomen, og ikke en årsakssammenheng. Forklaringen på forskjellen mellom Vestlandet og Finnmark kan like gjerne være at Vestlandselvene er karakterisert av andre naturgitte og menneskeskapte forhold enn Finnmarkselvene. På grunn av topografien er Vestlandselvene stort sett små, har korte lakseførende strekninger, og tilsvarende lave gytebestandsmål. Bestander hjemmehørende i denne typen elver, i regioner med ingen eller få fungerende kildevassdrag, kan være utsatt for andre typer risiki enn elvestammene i andre deler av landet (se avsnitt 5.5 Alternative forklaringsmodeller).

Andre mulige bidrag til en forklaring på den ulike utviklingen på Vestlandet og i Finnmark er ulikheter i vandringsmønsteret i havet. Finnmarkslaksen beiter i større grad i Barentshavet,

mens Vestlandslaksen trolig har en mer sørlig og vestlig vandring i Norskehavet (se avsnitt 5.1 Hvordan vandrer laksen i havet?). I tillegg kommer en rekke menneskeskapt faktorer inn i bildet (vassdragsregulering, sur nedbør, gyro, forurensning osv) som påvirker smoltproduksjonen på Vestlandet, men bare i ubetydelig grad i Finnmark.

NINA konkluderer sin gjennomgang av regionale forskjeller med å sitere oppsummeringen fra det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning:

”Det framstår som overveiende sannsynlig at særlig rømt oppdrettslaks og lakselus har bidratt til at utviklingen i innsig av laks på Vestlandet er dårligere enn ellers i landet, men det finnes lite dokumentasjon på hvor sterkt disse faktorene har virket på bestandsnivå.”

Som påvist i kapittel 5 om lakselus, finnes det ingen dokumentasjon på at lakselus har bestandsregulerende effekt, selv ikke i den gjennomforskete Hardangerfjorden. I rapport etter rapport framstilles korrelasjoner observert i Hardangerfjorden som årsakssammenhenger, og man ser bort fra plausible alternative forklaringer (se avsnitt 5.5 Alternative forklaringsmodeller). Det virker som om andre hypoteser aldri har vært testet.

Hvis NINA hadde sammenlignet Finnmark med Midt-Norge (Trøndelagsfylkene og Nordland), ville det latt seg gjøre å påvise at laksen har greid seg omtrent like godt i en oppdrettsintensiv region som i en lite oppdrettsintensiv region. Hvis NINA hadde sammenlignet elvene i den oppdrettsfrie, nasjonale laksefjorden Trondheimsfjorden, så ville man funnet at noen elver har greid seg svært bra (Gaula og Orkla), mens andre ikke har det (Verdalselva og Stjørdalselva). Konklusjonen ville i så fall blitt at det ikke eksisterer noe mønster som sannsynliggjør at lakselus er den viktigste, eller i det minste en viktig, forklaringsfaktor.

NINA-reviewen henviser til s.131-134 i rapport 2/2010 fra det Vitenskapelige råd, der estimert totalbeskatning skal være avledet fra innsigsestimatene. Her er det et biologisk signal som er svært iøynefallende, og som rådet selv påpeker (s.127):

”I Hordaland og Sogn og Fjordane er de estimerte totalbeskatningene redusert fra et svært høyt nivå (rundt 90 %) i perioden med drivgarnsfiske (fram til 1989) til ca 50 % i de senere år (figur 5.2.2).”

NINA-reviewen henviser videre til s.30 i rapport 2/2010, der det skal finnes korrekte og innbyrdes logiske tall for innsiget (PFA). Boksplokkene og kurvene her viser at Vestlandet var særlig hardt rammet av kollapsen på slutten av 1980-tallet. Hvis beskatningsnivået er korrekt beregnet, er det påfallende at det lå rundt 90% (og varierte mellom 90 og 100% for smålaksen) i perioden like før sammenbruddet på slutten av 1980-tallet.

Følgelig kan det formuleres en hypotese om at laksebestandene på Vestlandet brøt sammen pga kombinasjonen av overbeskatning og regimeskiftet i havet, og at bestandene ble så reduserte at de under det nåværende ufordelaktige havregimet ikke har greid å bygge seg opp igjen. Se avsnitt 5.5 Alternative forklaringsmodeller for flere hypoteser. Allerede før kollapsen var bestandene på Vestlandet svekket av sur nedbør, gyro, forurensning og

vassdragsreguleringer. Disse faktorene har høyst sannsynlig bidratt til å gjøre gjenoppbyggingen vanskelig.

Flekkeelva i Sunnfjord (Sogn og Fjordane) er et eksempel på et sterkt forsuret vassdrag, som på 1980-tallet var så godt som fisketomt. Siden slutten av 1980-tallet har vassdraget vært kalket, og det har vært satt ut plommeseekkyngel og plantet rogn. Allerede i 1993 så man et vendepunkt i fangststatistikken, og i 2010 var elva på fylkestoppen med en registrert fangst på 1828 kg laks⁹. Flekkeelva har altså hatt en atypisk utvikling, og er for øvrig det eneste laksevassdraget som kalkes i dette fylket. Eksempelet illustrerer at det er helt andre forhold enn lakselus og rømt oppdrettslaks som er produksjonsbegrensende i Sogn og Fjordane. En eventuell negativ påvirkning fra oppdrettsnæringen har ikke kunnet blokkere en snuoperasjon i denne elva.

3.2.3.4 Vitenskaplig bruk av dårlig statistikk

NINA-reviewen diskuterer hvordan det Vitenskapelige råd har brukt fangststatistikken med aktsomhet, i erkjennelse av at den er beheftet med betydelige feil, men konkluderer med å hevde at den *”er under forbedring og under visse betingelser egnet for analyse av bestandsstatus og utviklingstrender i laksebestandene.”* Et annet sted i rapporten henvises det til at *”det er godt belegg for å anslå at andelen urapportert fangst har gått ned de siste 10-15 årene.”*

Det siste er sannsynlig, men det hjelper verken ressursovervåkingen eller forskningen når man ikke kan kvantifisere hvor mye andelen har gått ned, eller tallfeste fra hvilket gammelt nivå til hvilket nytt nivå. Det er sannsynlig at statistikken er forbedret, men vi må vite hvor mye den er forbedret, og hvor feil den fremdeles er. Det er derfor forunderlig at NINA-reviewen ikke kommenterer NINAs egne rapporter (nr 406 og 545), som begge påviser avvik i størrelsesorden 2-gangen mellom registrert fangst og det folk rapporterer i intervjuundersøkelser (se avsnitt 5.3.2 Hvor feil er fangststatistikken?). NINA har heller ikke kommentert eldre undersøkelser som viser det samme. NINAs forsvarsposisjon i forhold til statistikken kan utlegges som at NINA ikke er opptatt av benchmarking. Estimaten som NINA benytter for urapportert fangst ansees gode nok, til tross for at de er rene gjetninger (se avsnitt 3.2.3.3 Urapportert fangst).

NINA har heller ikke kommentert behovet for å recalibrere statistikken i forhold til kjente, systematiske feilkilder, som endringer i fiskeregler og dermed fiskeinnsats. NINA påviser at det i dag rapporteres fangst fra flere elver enn tidligere (fig. V1 i statistikk-reviewen). Det er mulig å beregne effekten av dette. I stedet for å gjøre det, bruker NINA denne informasjonen til å begrunne den uproblematiske og unyttige påstanden om at *”andelen av totalfangsten i Norge som er rapportert har økt betydelig siden statistikkinnsamlingen startet (i 1876), og også i løpet av de siste 40-50 år.”*

⁹ Jakt og Fiske 6/2011, s.14

Det er imidlertid lite som tyder på at fangststatistikken er ”egnet for analyse av bestandsstatus og utviklingstrender i laksebestandene”. Eksempelet Gaula illustrerer dette (se avsnitt 5.3.3 Eksempelet Gaula). Årsaken er at det er ukjent hvilken effekt de ulike feilkildene har og har hatt, og at verken forskningen eller forvaltningen har tatt jobben med benchmarking og recalibrering.

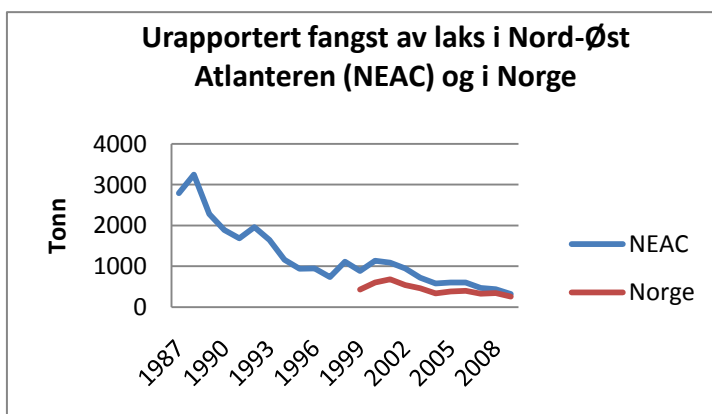
NINA presenterer en figur (fig. V2), som illustrerer at gjennomsnittlig oppnåelse av gytebestandsmålene varierer fra 90% i Rogaland til vel 50% i Nord-Trøndelag, og at beskatningstrykket i elvene varierer fra 57% til i underkant av 40% mellom fylkene. Hordaland skiller seg ut fra dette bildet, med 20% måloppnåelse og bare 17% beskatningstrykk, hvilket forklarer at det ikke lengre er overbeskatning som er årsaken til problemene i Hordaland.

Imidlertid er det mest åpenbare med figur V2 at den illustrerer at villaksforvaltningen har tillatt et alt for høyt beskatningsnivå, i en situasjon preget av dårlig marin overlevelse og dårlig oppnåelse av gytebestandsmål. Trolig er gjennomsnittene i figuren uveide. Vi kan mistenke at bildet kunne blitt annerledes hvis de store elvene med god måloppnåelse hadde blitt vektet i forhold til sin relative andel i nasjonalt GBM, og at spesialtilfellet Tana hadde blitt trukket ut.

3.2.3.3 Urapportert fangst

I statistikk-reviewen sier NINA at ”Fangststatistikken for laks er et viktig utgangspunkt for vurdering av status for villaks i Norge og internasjonalt”, og videre at statistikken er utgangspunktet for å estimere gytebestandens størrelse og det nasjonale og regionale innsiget av laks. Til dette trengs det tilleggsopplysninger om beskatningsprosenten i elv, som NINA mener er av tilfredsstillende kvalitet. Dessuten trengs det kunnskap om urapportert fangst. Det er en svært lite tilfredsstillende metode som ligger til grunn for beregningen av urapportert fangst.

SSBs statistikk omfatter ikke anslag for urapportert fangst. Imidlertid rapporterer DN uregistrert fangst til NASCO (North Atlantic Salmon Conservation Organisation) hvert år. Figuren til venstre nedenfor viser den uregistrerte fangsten i det såkalte NEAC-området (North East Atlantic Commission) og det som Norge har rapportert til NASCO. I 2009 var



uregistrert fangst i NEAC-området beregnet til 317 tonn, hvorav Norge utgjorde 255 t. Norge har ligget omtrent flatt i perioden 2003 -2008, med en markert reduksjon i 2009. I perioden 1993 til 2002 lå den uregistrerte fangsten i hele NEAC-området på omtrent samme nivå (1000 t), og har siden hatt en nedadgående tendens.

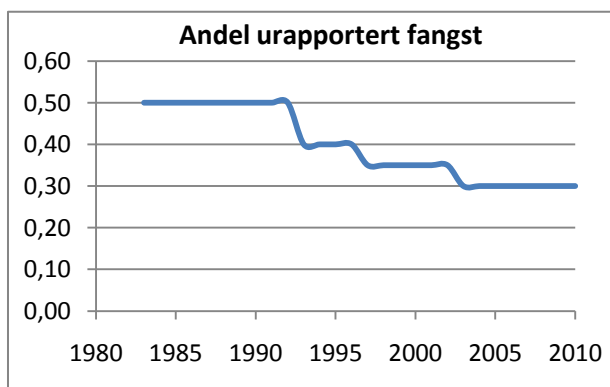
Det Vitenskapelige råd sier følgende om urapportert fangst:

”Disse [andelene] har i henhold til notater fra DN til NASCO/ICES endret seg fra 40-60 % (nedre og øvre grense) i perioden 1983-1992, via 30-50 % i perioden 1993-1996, og 25-50 % i perioden 1997-2002, til 20-40 % fra og med 2003. Anslagene av urapportert fangst innebærer dermed at estimatene blir høyere relativt til de rapporterte fangstene tidlig i tidsperioden enn seint i perioden. Modellen antar at de urapporterte fangstene er en funksjon av de rapporterte fangstene, og at denne har gått ned siden 1980-tallet.”

”Det ville være en fordel om urapportert fangst kunne anslås uavhengig av rapportert fangst, men vi ser ikke hvordan dette kan gjøres.”

”Vitenskapsrådet anbefaler at det startes historiske studier for å framskaffe bedre dokumentasjon på viktige deler av den urapporterte fangsten (spesielt feilrapportering i lovlig fiske).” (Alle sitater fra s.27, 2/2010)

Rene gjetninger er ikke tilfredsstillende data. Hvordan denne usikkerheten om urapportert fangst påvirker vurderingen av bestandsstatus for norsk laks er beskrevet i avsnittet 3.2.3.4 PFA nedenfor. Det Vitenskapelige råd hevder at det estimerer urapportert fangst på grunnlag av simuleringer basert på sannsynlige inngangsverdier. Resultatet av disse simuleringene



framgår av figuren til venstre, som viser en avtrapping av andel urapportert fangst i perioden 1983-2010¹⁰. Det er ikke begrunnet at den antatte reduksjonen i underrapporteringen har forgått i sprang, og ikke kontinuerlig og lineært.

Hvis rådet mener det er sannsynlig at urapportert fangst i perioden etter 2003 er en konstant på 30% av total elvefangst, så må vi mistenke de anvendte

inngangsverdiene i simuleringene for å ligge i dette området. Hvis det derimot er slik at underrapporteringen både i sjø og i elv er 100%, som NINAs egne rapporter tyder på, så er det vel relativt sannsynlig at simuleringene blir feil. Det er liten grunn til å ha tillit til rådets estimater for urapportert fangst, som ikke er realitetssjekk, men simulert.

3.2.3.4 PFA

Fangststatistikken er basis for beregningen av PFA, eller innsiget av gytemoden laks til kysten før den påvirkes av fisket i sjøen med kilenøter, krogarn, dorg etc. Vi kan kalle PFA for årsklassestyrke, til forskjell fra totalbestanden, som også omfatter smolt på utvandring og ikke-gytemoden laks i havet. Det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning har ansvaret for å

¹⁰ K.Hindar og P.Fiske, tilsendt excel-fil i e-post 29.04.11

beregne det årlige innsiget av gytelaks til norskekysten, og rapportere dette til DN, som rapporterer videre til NASCO og ICES.

Ifølge det Vitenskapelige råd er statistikken for elvefangst utgangspunktet for å estimere gytebestandens størrelse og det nasjonale og regionale innsiget av laks. I tillegg benyttes opplysninger om beskatningsprosenten i elv, som rådet mener holder tilfredsstillende kvalitet. Dessuten trengs det kunnskap om urapportert fangst, som rådet estimerer på grunnlag av simuleringer med utgangspunkt i sannsynlige inngangsverdier (se avsnittet ovenfor).

Rådet beregner PFA og beskatningsrater slik:

”Ut fra rapportert [elve]fangst, antagelser om rapporteringsandel for fangstene, samt gjennomsnittlig beskatningsrate i elvene (veid med fangst) kan man estimere innsiget av laks etter sjøfangsten til elvene i en region (se nedenfor). Deretter legges rapportert sjøfangst (og antatt rapporteringsandel) til slik at man får tall på innsiget til regionen og kan deretter beregne beskatningsraten i sjøfisket. Det korrigeres for innslaget av rømt oppdrettslaks både i sjø- og elvefisket.” (s.123, 2/2010)

Dette betyr at dersom det fiskes 10 t laks i ei elv, urapportert fangst er 30%, og 40% av oppgangsfisken blir fisket, så beregnes innsiget til elv etter sjøfisket slik: $(10t + 10t/0,3)/0,4 = 33,33$ t. Hvis det i tillegg ble fanget 10 t i sjø, og urapportert fangst er 30% også i sjø, blir sjøfangsten $10t + 10t/0,3 = 13,33$ t. Til sammen blir da totalt innsig (PFA) 46,67 t. Total beskatningsrate blir $13,33 \cdot 2 / 46,67 \cdot 100\% = 57\%$. I dette illustrerende regnestykket er det sett bort fra korrigerings for innslag av rømt laks i fisket og i gytebestanden.

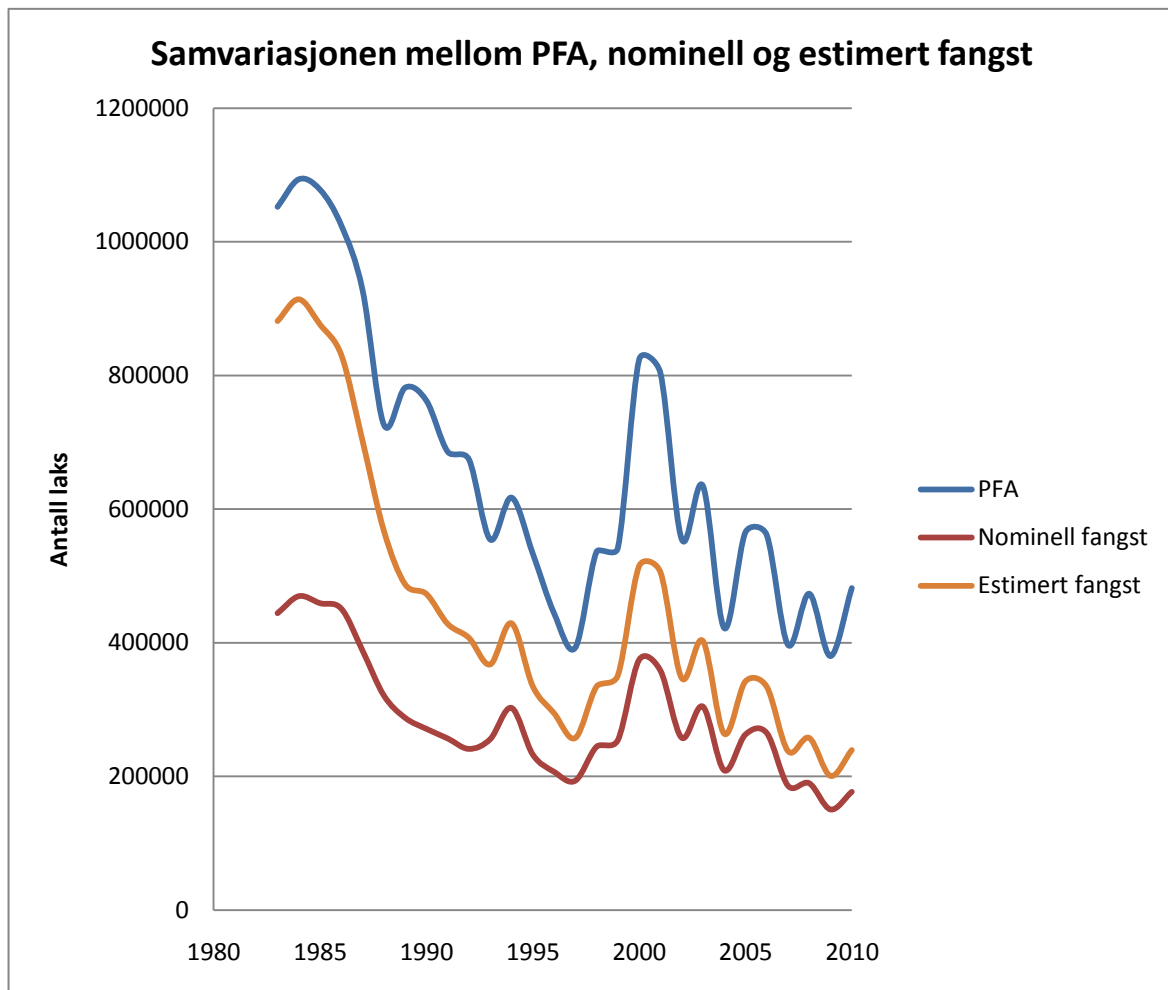
Ettersom det Vitenskapelige råd har antatt at urapportert fangstandel har gått nedover i den analyserte perioden, følger det matematisk at PFA også gjør det. Hvis urapportert fangst har gått ned fra 50% til 30% fra 1980-tallet til i dag (se figur i avsnitt 5.3.4), representerer dette en nedgang på 40%. Utslaget på PFA-beregningen blir vesentlig mindre enn dette, vel 11% (erstatt 0,3 med 0,5 i regnestykket ovenfor). Nedgangen i PFA som det Vitenskapelige råd har publisert er fra ca 1 mill laks på 1980-tallet til 4-500.000 de siste årene. Endringen i de skjønsmessige forutsetningene om urapportert andel forklarer altså 18-22% av nedgangen i PFA, mens redusert sjølaksefiske forklarer storparten av resten.

Urapportert fangst er et tall som er en oppfinnelse, men ikke nødvendigvis uten basis i virkeligheten. Som NINA-reviewen sier, er det *sannsynlig* at andel urapportert har gått nedover, men vi vet ikke hvor mye, og fra hvilket nivå. Det Vitenskapelige råds estimat er ikke begrunnet med data, og må betegnes som anekdotisk kunnskap.

Det mest forunderlige med det Vitenskapelige råds PFA-beregning er likevel at innsiget er omtrent nøyaktig samvarierende med nominell fangst i elv + sjø, og dessuten også med det Vitenskapelige råds estimat for reell fangst korrigert for urapportert fangst og fangst av rømt oppdrettslaks. Dette er illustrert i figuren ovenfor, som bygger på data fra det Vitenskapelige

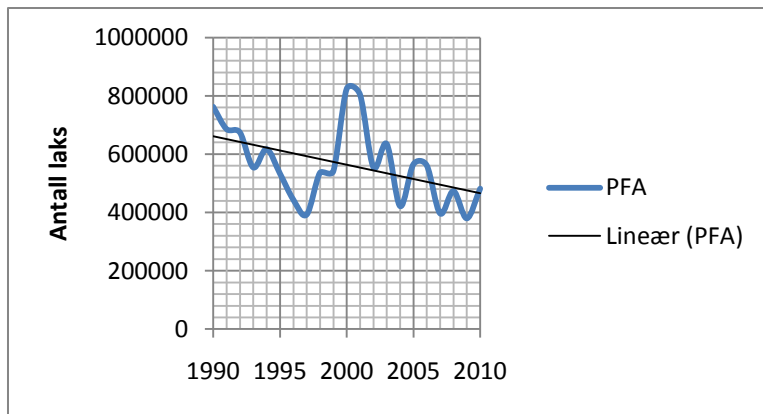
råd/NINA ¹¹. Med unntak av perioden 1989-1993 (4 år like etter innføringen av forbudet mot drivgarnsfiske), er overensstemmelsen mellom kurvene svært god for hele tidsserien.

Denne usannsynlige samvariasjonen ble først påvist av Ole Torrissen i et debattinnlegg i Fiskaren 12.april 2010, der han demonstrerte at beregnet innsig (PFA) kan tolkes som at den registrerte fangsten i sjø pluss elv ganske enkelt er ganget med 2,5. Dette er fornuftsstridig, tatt i betraktning at årsklassestyrken har store svingninger fra år til år, og at fiskereguleringene og dermed fiskeinnsatsen har endret seg i perioden.



Denne merkelige samvariasjonen betyr for det første at PFA-estimatene ikke inneholder tilleggsmessig informasjon om bestandsutviklingen i forhold til bildet som den nominelle fangststatistikken gir, og for det andre at den nominelle fangststatistikken må være en dominerende variabel når PFA beregnes. Etersom fangststatistikken er av tvilsom kvalitet (se avsnitt 5.3.2 Hvor feil er fangststatistikken?), er det rimelig å mistenke PFA-beregningene for å være av tilsvarende tvilsom kvalitet.

¹¹ K.Hindar og P.Fiske, tilsendt excel-fil i e-post 29.04.11



Det Vitenskapelige råd har ved flere anledninger blitt utfordret til å gjøre rede for hvordan denne merkelige samvariasjonen kan ha oppstått, tatt i betraktning at årsklassestyrken har store svingninger fra år til år, og at fiskereguleringene og dermed fiskeinnsatsen har endret seg

kraftig i perioden. Verken det Vitenskapelige råd eller NINA-reviewen har imidlertid kommentert dette fenomenet. Det er derimot listet opp en rekke usannsynlige forutsetninger som modellen bygger på (se avsnitt 2.1.6 i det Vitenskapelige råds rapport nr 3/2011).

Det forblir et mysterium hvordan en aritmetisk korrekt formel for PFA kan gi et så usannsynlig resultat, men det er vanskelig å se at dette kan skyldes noe annet enn at den nominelle fangststatistikken er vektet tyngre i modellen enn det som umiddelbart framgår av beskrivelsen. I NINAs statistikk-review (pkt 8 i appendikset) er det tatt med en fornøylig kommentar om dette, der det hevdes at *"hele kapittelet er preget av at forfatteren ikke har satt seg skikkelig inn i beregningsgrunnlaget og metodikken"*. Det er fristende å antyde at det må ligge metafysiske regneoperasjoner til grunn for samvariasjonen, ettersom det ikke er mulig for vanlige mennesker å skjønne dette.

Inntil det Vitenskapelige råd kommer opp med en troverdig forklaring, er det rimelig å trekke PFA-beregningene i tvil. Hvis PFA-beregningene mot formodning er korrekte, så viser de i tilfelle at det ikke er noen påvisbar sammenheng mellom PFA, omfanget av lakseoppdrett og total mengde lakselus på oppdrettslaks. I perioden etter kollapsen på slutten av 1980-tallet har PFA blitt redusert med 21% (perioden 1990-2010, se figuren ovenfor), mens antall laks i merdene har økt med ca 300%.

Artsdatabanken henviser på sin hjemmeside til en reduksjon i PFA på 54%, et tall som kreeres når man tar utgangspunkt i toppåret 2000 og bunnåret 2009 ($((823691 - 379839)/823691 * 100\%)$)¹².

3.2.4 Konkluderende om NINAs lakselus-review

NINAs review er i all hovedsak et referat av tidligere publikasjoner fra det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning og NINA selv. Det er forunderlig at NINA ikke har ønsket å benytte denne anledningen til en kritisk gjennomgang av egne posisjoner. NINA har heller ikke ønsket å gå i dialog om alternative forklaringsmodeller, eller lansere nye hypoteser som kan forklare de påviste paradoksene i notatene som var grunnlaget for reviewen. Det er tvilsomt om referanser NINA oppgir som støtte for sine vurderinger faktisk støtter NINAs syn.

¹² Artsdatabanken, kronikk i Adresseavisen 08.02.2011 av Ivar Myklebust *Rødlista og villaksen*
<http://www.artsdatabanken.no/ArticleList.aspx?m=6&amid=8826>

4. Rømnings – genetikk og konkurranse

Boks: Ord og uttrykk i genetikken

Genomet er hele den arvemessige informasjonen som er kodet inn et individ, til forskjell fra et gen, som er den grunnleggende enheten for arvelighet. Genomet består altså av mange gener, og hvert enkelt gen kan igjen forkomme i flere varianter, eller **alleler**. Et **gen** er en del av en DNA-tråd, og kan bestå av større eller mindre områder på denne tråden, der noen sekvenser av området inneholder koden for produksjon av proteiner. Innimellom de kodende sekvensene kan det finnes ikke-kodende eller nøytrale sekvenser. Et gen kan defineres som bare de kodende delene av DNA-området der genet sitter, eller alternativt hele den delen av DNA-tråden som de kodende og ikke-kodende sekvensene omfatter. Etter den sistnevnte definisjonen oppfattes et gen som et sammenhengende område på DNA-tråden som tilsvarer en enhet av arv, det vil si alle de elementene som bidrar til genuttrykket.

De protein-kodende delene av DNA utgjør for noen arter bare 1-2% av det totale genomet. De ikke-kodende delene ble tidligere referert til som "junk DNA", eller søppel-DNA, fordi man mente de ikke har noen funksjon. Det har imidlertid vist seg at enkelte ikke-kodende sekvenser påvirkes av seleksjon, og det er også påvist at noen sekvenser kan ha funksjoner som for eksempel på/av-brytere for protein-kodende gener. Det er derfor mer korrekt å skille mellom funksjonelle gener (protein-kodende) og nøytrale gener. De sistnevnte er altså ikke protein-kodende, og på grunnlag av nåværende kunnskap vet vi ikke om de har en biologisk funksjon.

Mikrosatellitter er korte repeterte enheter av DNA, vanligvis mellom to og fem basepar i lengde. De finnes overalt i genomet og har en meget høy mutasjonsrate (frekvensen av forandringer i arvestoffet). Det er identifisert arter med mikrosatellitter med opp til 100 alleler. Mikrosatellitter er nøytrale gener, det vil si at de ikke har noen proteinkodende funksjon, og er som oftest ikke gjenstand for seleksjon.

Alle levende vesener har sine unike "fingeravtrykk" som kan avleses ved å teste genetiske markører på DNA-nivå. Allelfrekvenser på mikrosatellitter brukes til å gi både enkeltindivider og populasjoner genetiske profiler, som kan anvendes til å måle genetisk distanse eller slektskap mellom individer og populasjoner.

Funksjonelle gener er proteinkodende, og påvirkes av seleksjon. Noen egenskaper styres av et enkelt gen (for eksempel øyenfarge hos mennesker), men de fleste egenskaper oppviser en kontinuerlig variasjon fra for eksempel liten til stor kroppshøyde, eller veksthastighet hos laks. En kvantitativ egenskap reguleres som oftest av mange gener i samspill med miljøet.

Quantitative Trait Loci (**QTL**) er et område på DNA-molekylet (et **locus**) som er tilknyttet en bestemt kvantitativ eller fenotypisk egenskap. Ved å kartlegge hvor mange QTLs som forklarer variasjonen i en kvantitativ egenskap, kan man for eksempel finne ut om laksens tilvekst er kontrollert av mange gener med liten effekt, eller få gener med stor effekt. Når vi kjenner QTLs som styrer en egenskap, kan vi bruke dette i husdyravlen til å plukke ut gode avlsdyr ved en enkel gentest. Dette kalles markørbasert identifisering.

Man anslår at atlantisk laks har 40-50.000 gener¹³. Til sammenligning har det menneskelige genom ca 25.000. Antakelig er det bare 2% av laksens DNA som koder for proteiner. Laksegenomet inneholder mye repetert DNA (>30-35%), altså mikrosatellitter eller minisatellitter (litt lengre baseparsekvenser enn mikrosatellitter). For tiden foregår det et prosjekt der målet er fullstendig kartlegging av laksens genom: the Atlantic Salmon Genome Sequencing Project (ASGSP).

Det skilles ofte mellom kvantitativ genetikk og populasjonsgenetikk. **Kvantitativ genetikk** er studiet av arvelige egenskaper som viser kontinuerlig variasjon. Kvantitativ genetikk brukes i husdyravlen, og arbeider med seleksjon av avlsdyr basert på statistiske målinger av produksjonsegenskaper og QTLs. **Populasjonsgenetikk** er studiet av arveanleggenes (genfrekvensenes) utbredelse innen og mellom forskjellige populasjoner av en art, og de evolusjonære kreftene som virker på genene. Populasjonsgenetikk arbeider mye med identifisering, slektskap og tilordning av individer ved å måle allelfrekvenser på mikrosatellitter.

I naturen er det mange kvantitative egenskaper (vekt, veksthastighet, alder ved kjønnsmodning, fruktbarhet etc) som påvirker fitness, og er underlagt naturlig seleksjon. **Fitness** er definert som egenskaper som påvirker individets reproduksjon. God fitness gir reprodutiv suksess. Fitness-egenskaper kalles også livshistorie-egenskaper, til forskjell fra morfologiske eller utseendemessige egenskaper.

4.1 Problemstillingen

Det ble tidlig pekt på potensialet for genetiske skadevirkninger av rømminger. Eksempelvis beskrev Villaksutvalget i sin innstilling fra 1999 problemet slik:

”Økt og vedvarende immigrasjon fra en felles donor til mange resipienter forventes å gjøre hver enkelt resipient mer og mer lik donor, og samtidig redusere forskjellene som eksisterte mellom resipientene før det nye immigrasjonsregimet.” (avsnitt 4.6.1.)

Som diskusjonen i dette kapittelet etter hvert vil vise, er dette ikke en uproblematisk påstand. Likevel har debatten omkring rømminger vært preget av så godt som unison enighet om at genetisk påvirkning av villaks fra oppdrettslaks forekommer, og at den er skadelig og prinsipielt uønsket. De underliggende forutsetningene for denne enigheten har egentlig aldri blitt utfordret: 1) at rømt oppdrettslaks faktisk evner å sette et genetisk avtrykk på villaksen over tid, og 2) at dette avtrykket reduserer den genetiske variasjonen til den mottakende populasjonen av villaks, samt villaksens fitness.

Det springende punktet med hensyn til å vurdere *om* og eventuelt *hvor* skadelig såkalt genforurensning er eller kan bli, er i hvilken grad naturlig seleksjon og/eller naturlig

¹³ William S Davidson, Ben F Koop, Steven JM Jones, Patricia Iturra, Rodrigo Vidal, Alejandro Maass, Inge Jonassen, Sigbjorn Lien & Stig W Omholt 2010: Sequencing the genome of the Atlantic salmon (*Salmo salar*), *Genome Biology* 2010, **11**:403, <http://genomebiology.com/content/pdf/gb-2010-11-9-403.pdf>

spredningsvandring mellom populasjoner motvirker og eventuelt nøytraliserer genstrømmen fra rømt oppdrettslaks, selv om genstrømmen foregår bare en vei og er kontinuerlig.

Det er særlig følgende spørsmål som undersøkes nærmere i dette kapittelet:

1. Er genstrømmen så stor at villaksen over tid vil preges av genomvarianter med opphav i oppdrettslaks?
2. Hvis avkom etter rømt oppdrettslaks har svært mye dårligere overlevelse gjennom alle stadier i livssyklusen, vil ikke naturlig seleksjon sørge for å selekere krysninger mellom oppdrettslaks og villaks tilbake til stedegen stamme relativt raskt?
3. Er det sikkert at en enveis genstrøm fra oppdrettslaks til villaks utelukkende er negativt? Kan det tenkes at en eventuell påvirkning kan bidra til å øke det genetiske mangfoldet til den mottakende populasjonen? Gir det mening å skille mellom genetisk *påvirkning* og genetisk *svekkelse*?
4. Kan det etableres en felles plattform for forvaltningen av oppdrettsnæringen og villaksnæringen, basert på en omforent forståelse av problemstillingene?

4.2 Hva skal vernes? Om vernemål og målemetoder.

Oppdrettsnæringens interesse av å verne om villaksen er begrunnet av et ønske om å bevare en så stor genbank som mulig. Dersom avlsarbeidet en gang i fremtiden skulle føre til en uønsket utarming av genetisk variasjon, er det viktig at tilbakekrysning med villaks kan gjennomføres for å friske opp avlsmaterialet. Følgelig bør utvalget av genetisk variasjon være størst mulig, dersom det skulle oppstå behov for tilførsel av arvemateriale som ikke er alminnelig i alle populasjoner.

For øvrig følger det av oppdrettsbedriftenes samfunnsansvar (Corporate Social Responsibility, CSR) at de har plikt til å minimalisere eventuelle skader av sin virksomhet på annen manns eiendom eller allmennhetens interesser. Hvis det er riktig at rømt oppdrettslaks skader villaksen og villaksnæringens interesser, er det oppdretternes plikt å sørge for at ulempene blir så små som mulig.

All rømning medfører dessuten et økonomisk tap for oppdretterne, hvilket er et klart insitament til å minimalisere rømninger. Minimalisering av rømninger vil under enhver omstendighet være et prioritert mål for oppdrettsnæringen, selv om eksterne skadevirkninger av rømt oppdrettslaks skulle være ubetydelige.

Villaksnæringen har som mål å sørge for at de mange lakseførende elvene i Norge kan opprettholde livskraftige populasjoner av vill laksefisk, og at mangfoldet av populasjoner og forskjellene mellom dem kan bevares mest mulig intakt. Tap av genetisk variasjon innen og mellom populasjonene blir i dette perspektivet uønsket. Dette kan likevel ikke innebære at eksisterende allelfrekvenser skal opprettholdes på samme nivå over tid i samtlige elver. Evolusjonen forgår kontinuerlig, og tar hele tiden nye retninger som svar på miljøendringer.

Et realistisk mål for genressursforvaltning kan være at færrest mulig genvarianter som er representert i det norske bestandskomplekset totalt sett, skal gå tapt.

Det foreligger altså et behov for å formulere mål for forvaltningen av den genetiske ressursen som villaksen er, som både villaksnæringen og oppdrettsnæringen kan leve med. Utgangspunktet er en felles interesse av å ta vare på genressursen norsk villaks.

4.2.1 Bevaringsenheten – ESU, MU eller elvepopulasjon?

Det overgripende målet for bevaringsbiologien er å verne biologisk mangfold, og prosessene som opprettholder mangfoldet, mot menneskeskapt degradering. Utfordringen består i å formulere praktiske strategier for å nå dette målet, idet vi tar hensyn til 1) at vi har ufullstendige kunnskaper både om bevaringsenhetene og prosessene som foregår der, 2) at både naturlig og menneskeskapt endring av miljøet er uunngåelig, og 3) at konflikter mellom ideelle krav til biologisk mangfold og samfunnets målsetninger er vanlig, og må forsones gjennom kompromisser og prioriteringer.

Bevaringsbiologien har introdusert begrepet Evolutionary Significant Unit (ESU)¹⁴, som er en forvaltningsenhet som er mindre enn arten som sådan, men som likevel er en enhet på et overordnet nivå i forhold til populasjoner. Målet for forvaltning av en ESU er å skjerme enhetens evolusjonære potensial ved å bevare så mye som mulig av adaptiv genetisk variasjon. På norsk brukes av og til begrepet separat evolusjonær enhet om dette, men i denne rapporten blir forkortelsen for det engelske uttrykket brukt.

Det er framsatt en rekke forslag til å definere og avgrense en ESU. Disse dekker hele spekteret fra arten som sådan, til subpopulasjoner innen små geografiske enheter. Generelt er en ESU en populasjon av organismer som kan avgrenses som en distinkt enhet. I praksis betyr dette at enheten i alt overveiende grad må være reprodusert isolert, og genbeholdningen må skille seg fra genbeholdningene til andre ESUer innen arten. Det er de evolusjonære prosessene og den økologiske levedyktigheten til ESUene som skal sikres. Dette innebærer at prosessen naturlig seleksjon må opprettholdes i en heterogen kontekst, eller med andre ord i et så variert miljø som mulig, slik at den genetiske variasjonen innen ESUen kan utvikle seg innen rammen av mangfoldige tilpasninger.

En mye referert genetisk definisjon er denne: ESUer bør være gjensidig monofyletiske for mtDNA-alleler og ha signifikant divergens i allelfrekvenser i kjerne-DNA¹⁵. En monofyletisk gruppe er definert ved at alle medlemmer av gruppen har felles avstamning, og at alle etterkommere etter den hypotetiske stammoren er medlemmer av gruppa. At gruppen er gjensidig (eller resiprokt) monofyletisk betyr at et allel er fiksert i én ESU og et annet allel i

¹⁴ Wikipedia, http://en.wikipedia.org/wiki/Evolutionary_Significant_Unit

¹⁵ Moritz, C. 1994. Defining evolutionarily significant units for conservation. *Trends Ecol. Evol.*, 9, 373-375. http://www.eau.ee/~lki/kalakasv/consgen/Moritz_1994.pdf Se også Moritz, C. 2002. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Syst. Biol.*, 51, 238-254. <http://ib.berkeley.edu/courses/ib160/Moritz02.pdf>

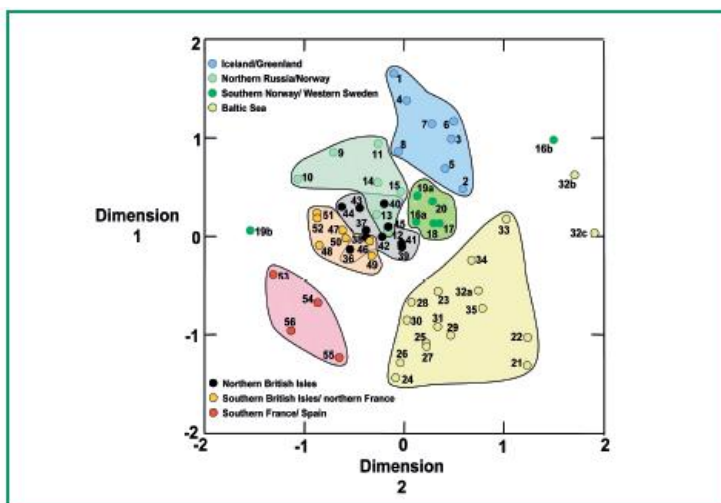
en annen. Dette kriteriet skal etter denne definisjonen relateres til mitokondrie-DNA, som har rask evolusjonshastighet.

På lavere nivå i artsforvaltningen brukes ofte begrepet bevaringsenheten (MU - Management Unit), som kan defineres som en demografisk distinkt populasjon med signifikant divergens i allelfrekvenser i kjerne- eller mitokondrie-DNA ¹⁶. En MU kan omfatte mange populasjoner, og en ESU omfatter mange MUEr.

I en review av ESU-konseptet går Crandall et al. ¹⁷ inn for at termen ESU skal forkastes til fordel for et holistisk arts-konsept, der arten består av populasjoner med varierende grader av genflyt, og som utvikler seg gjennom genetisk drift og naturlig seleksjon. Poenget med denne kritikken er at ESUEr i praksis har blitt identifisert ved hjelp av målemetoder som reflekterer genetisk isolasjon, i stedet for adaptivt mangfold. Bevaringsenheter bør defineres ved hjelp av egenskaper som fremmer artens overlevelse, ved å fokusere på funksjonelt mangfold heller enn historisk tilstand.

Poenget er ikke å foreslå eller å støtte en bestemt definisjon, men å framheve at ESU/MU-tilnærmingen legger vekt på **prosessen** evolusjon, til forskjell fra en genetisk **tilstand**. Et punkttestimat for genetisk mangfold, som for eksempel heterozygositet eller allelfrekvenser målt på et gitt tidspunkt, er et umulig bevaringsmål. Et punkttestimat kan derimot tjene som en historisk referanseverdi for å måle genetisk endring.

En ESU er resultatet av historiske prosesser og langvarig reprodutiv isolasjon. Etter siste istid har laksen spredd seg fra refugier i Sør-Europa til regioner lengre nord, og til Østersjøen.



Genetiske studier av atlantisk laks har til nå kartlagt flere distinkte enheter, som ser ut til å tilfredsstillende kravene til ESU-enheter. For det første utgjør nordamerikansk og europeisk laks to distinkte enheter. For det andre ser det ut til at europeisk laks kan deles inn i flere regionale enheter. Figuren viser regional genetisk struktur hos europeisk atlantisk laks illustrert ved plott av genetisk distanse

¹⁶ Ibid.

¹⁷ CRANDALL, K. A., O. R. P. BININDA-EMONDS, G. M. MACE And R. K. WAYNE, 2000 Considering Evolutionary Processes in Conservation Biology. Trends in Ecology and Evolution **15**: 290-295.

<http://www.environment.ucla.edu/cTR/research/ConGen/Crandall-TREE-evo-process-2000.pdf>

mellom populasjoner, basert på genfrekvenser i proteinkodende gener¹⁸. Sju regioner er vist: Island/Grønland, Nord-Russland og Nord-Norge, Sør-Norge og Vest-Sverige, Østersjøen, nordlige deler av Storbritannia, sørlige deler av Storbritannia, Sør-Frankrike og Spania.

Dette tyder på at norsk laks kan deles opp i 2 ESUer, og at dette kan reflektere at nordlig norsk laks har et annet vandringsmønster i havet enn sørlig norsk laks (se avsnitt 5.1 Hvordan vandrer laksen i havet?). I så fall kan nordlige stammer påvirkes av andre selektive krefter enn sørlige stammer. Upubliserte resultater tyder på at skillet går omtrent ved Senja¹⁹.

Villaksen forvaltes i dag på elvenivå. Dette er historisk sett en praktisk ordning avledet fra behovet for å forvalte laksefisket, som nødvendigvis må skje elvevis. Elvevis forvaltning har imidlertid i økende grad blitt begrunnet med genetiske forskjeller mellom elvestammer. Hensikten med elvevis forvaltning blir dermed å ta vare på unike genetiske ressurser knyttet til de enkelte elvestammene, eller til og med subpopulasjoner innen elver. Dokumentasjonen av genetiske forskjeller mellom stammer og subpopulasjoner er basert på måling av allelfrekvenser i mikrosatellitter, som ikke er et mål for fitness eller lokal adaptasjon. I en bevaringsbiologisk kontekst er det *prosessen* naturlig seleksjon som er det sentrale, og da må identifisering av genetiske forskjeller og unikt genetisk materiale baseres på måling av gjenuttrykk som er gjenstand for seleksjon, og som påvirker individenes fitness. Mikrosatellitter er nøytrale gener som verken koder for proteiner, påvirker fitness, eller er gjenstand for seleksjon. Mikrosatellitt-metoden diskuteres også i avsnittet 4.2.4 Avgrensning av MUs og i Nofimas review.

Rent praktisk vil det være nesten uoverkommelig i en genetisk kontekst å forvalte mange hundre elvepopulasjoner som selvstendige enheter. Totalt regner vi med at det er over 2000 elvepopulasjoner rundt Nord-Atlanteren. Dessuten er det lite sannsynlig at alle elvepopulasjoner inneholder unikt genetisk materiale, og enda mindre sannsynlig at eventuelle subpopulasjoner *innen* elvestammene er bærere av unikt genetisk materiale. Det gjenstår mye forskningsarbeid før vi kan karakterisere MUs genetisk. En MU blir sannsynligvis det samme som metapopulasjoner, eller regioner der det relativt hyppig foregår utveksling av arvemateriale mellom elvestammene.

Viktige observasjoner som understøtter dette synet er at bare en liten del (6%²⁰) av den totale genetiske variasjonen innen atlantisk laks forekommer *mellom* elvestammene, mens resten er variasjon *innen* stammene. Den store genetiske variasjonen innen populasjoner innebærer at det kontinuerlig produseres individer med et stort register av egenskaper. Den evolusjonære

¹⁸ Verspoor E., Beardmore J.A., Consuegra S., Garcia de Leaniz C., Hindar K., Jordan W.W., Koljonen M.-L., Makhrov A.A., Paaver T.T., Sanchez J.A., Skaala Ø., Titov S., Cross T.F. 2005. Population structure in the Atlantic salmon: insights from 40 years of research into genetic protein variation. J. Fish Biol. 67 (Supplement A): 3–54.

¹⁹ K. Boxaspen, foredrag Sogn og Fjordane fylkeskommune 6.april 2011

²⁰ T.L. King, S.T. Kalinowski, W.B. Schill, A.P. Spidle & B.A. Lubinski 2001: Population structure of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): a range-wide perspective from microsatellite DNA variation. Molecular Ecology (2001) 10, 807–821

betydningen av dette er at en stamme raskt kan respondere på miljøendringer, ved at det nesten alltid vil forekomme individer i gytepopulasjonen som er bærere av genvarianter som støtter en tilpasningsdyktig livsstrategi.

Dette tyder på at genetisk spesialisering i forhold til et stedegent miljø er forbundet med risiko, og at retningsbestemt seleksjon (lokal adaptasjon) relativt sett er vektet lavere enn opprettholdelse av bred genetisk variasjon. Forsøk med krysning av ulike elvestammer har ikke resultert i krysningsfrodighet (heterosis)²¹. Dette indikerer liten genetisk distanse mellom stammene, og/eller liten grad av innavl innen de respektive stammene.

Det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning bruker begrepet *genetisk integritet* for å beskrive den bevaringsbiologiske utfordringen. Begrepet brukes vanligvis om integriteten til biologiske arter og deres totale genom, men også om intraspesifikk hybridisering, det vil si om konsekvensene av samavling mellom genetisk forskjellige bestander på innenartsnivå²². Det Vitenskapelige rådet har valgt å tolke begrepet i vid forstand. Det vil si at det genetiske mangfoldet må vernes mot alle menneskeskapte trusler mot laksens genom og genetiske variasjon, og rådet ender da opp med elvestammer som hovedenhet for forvaltning.

Likevel åpner rådet for at metapopulasjoner kan vurderes som forvaltningsenhet i visse områder. Videreføring av en diskurs mellom populasjonsgenetikere og kvantitative genetikere om hvordan villaksens genetiske struktur mest hensiktsmessig kan beskrives og kartlegges, kan legge føringer for utvikling av en felles forståelse og plattform for samarbeid om forskning og forvaltning. I avsnitt 4.2.4 Avgrensning av MUEr diskuteres hvilke begrensinger som ligger i kartlegging av allelfrekvenser i mikrosatellitter, og fordelene med å benytte QTLs i en bevaringsgenetisk sammenheng. Ved å sette fokus på koplingen mellom QTLs og fitness-egenskaper vil vi få bedre kunnskap om forholdet mellom genstrøm (spredningsvandring + innkrysning av rømt oppdrettslaks), lokal adaptasjon, genetisk variasjon i funksjonelle gener, og evolusjonære endringer.

4.2.2 Hva er en elvestamme?

Rent konseptuelt er begrepet elvestamme problematisk. Det kan i prinsippet legges til grunn både økologiske og evolusjonsgenetiske definisjoner. En økologisk definisjon legger vekt på en demografisk avgrensning knyttet til sameksistens i tid og rom, og at det foregår interaksjon mellom individene. En evolusjonsgenetisk definisjon tar utgangspunkt i at individene lever nærme nok hverandre til at de potensielt kan krysse seg med hverandre. I virkelighetens verden foregår det krysning i en relativt omfangsrik skala mellom individer fra mange ulike

²¹ Gjerde, B. and Refstie, T., 1984. Complete diallel cross between five strains of Atlantic salmon. *Livestock Prod. Sci.* 11 : 207--226.

²² Det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning 2011. Kvalitetsnormer for laks – anbefalinger til system for klassifisering av villaksbestander. Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 1, 105 s. Se s.14-15. <http://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/Temarapport%20fra%20Vitenskapelig%20råd%20for%20lakseforvaltning/2011/Thorstad%20Kvalitetsnormer%20Temarapport%20fra%20Vitenskapelig%20råd%20for%20lakseforvaltning%201%202011.pdf>

elver. Utfordringen blir å definere hvilket omfang slik kryssning må ha for at vi kan definere en metapopulasjon, og omvendt hvilket maksimumsnivå denne utvekslingen kan ha for at vi kan definere en isolert populasjon. Teoretisk modellering viser at det i visse situasjoner kan være nok med 1 effektiv immigrant pr generasjon for å viske ut populasjonsgrenser²³. En evolusjonsgenetisk kartlegging krever altså kunnskap om utvekslingen av effektive migranter, og sannsynligvis også data om grad av lokal adaptasjon og effektiv populasjon. Begrepet effektiv populasjon (N_e), og en vurdering av beregninger av N_e , er omtalt i avsnitt 4.2.3 Robuste laksestammer.

Det Vitenskapelige råds tilnærming er formentlig konservativt, og kan sikkert tolkes velvillig som uttrykk for en føre-var holdning. Elvevis forvaltning vil imidlertid være å videreføre et konsept som i praksis verken er gjennomførbart eller resultatorientert med hensyn til genressursforvaltning. Et stort antall småelver har stammer som består av et lite antall gytelaks. Hvis ikke disse stammene hadde blitt tilført arvemateriale fra kilde-elver, er det sannsynlig at de over tid risikerer å bli utarmet genetisk og dermed miste fitness på grunn av innavl. Dette støttes av det Vitenskapelige råd²⁴.

Det Vitenskapelige råd har vurdert måloppnåelse i forhold til gytebestandsmål (GBM) i 227 norske elver. 98% av samlet elfefangst blir gjort i disse elvene, som utgjør ca halvparten av alle elver med lakseførende strekning. Tabellen nedenfor er satt sammen fra data oppgitt i vedlegget til rapport 2/2010 fra det Vitenskapelige råd. Det framgår av tabellen at GBM er fastsatt til mindre enn 200 kg hunnlaks i 68 elver (30% av de 227 elvene) og mindre enn 500 kg hunnlaks i 129 elver (57% av elvene). 200 kg hunnlaks tilsvarer i størrelsesorden 70-100 hunnlaks av smålakstypen i antall, mens 500 kg blir omtrent 150-200 i antall. Elver med GBM på mindre enn 200 kg hunnlaks utgjør 2,6% av det totale GBM for disse 227 elvene, mens elver med GBM på mindre enn 500 kg representerer 8,5% av total GBM. I den andre enden av skalaen finner vi at de 6 største elvene representerer 42% av total GBM, og 34 elver (15%) utgjør 72% av total GBM.

I sin temarapport nr 1/2011 oppgir det Vitenskapelige råd at det er ca 90 elvestammer i Norge med GBM på mindre enn 25 hunner²⁵.

²³ Waples, R. S. and O. Gaggiotti, 2006 Invited Review: What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* **15**: 1419-1439.

²⁴ Det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning 2011. Kvalitetsnormer for laks – anbefalinger til system for klassifisering av villaksbestander. Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 1, 105 s. Se s.20-26.

²⁵ Ibid., se s.19.

Gytebestandsmål (GMB)	Antall elver	Prosent av antall elver	Akk. antall elver	Totalt kg hunnlaks	Prosent av tot. kg hunnlaks	Akk. kg hunnlaks
1-99 kg	17	7,5	100%	1254	0,4%	99,9%
100-199 kg	51	22,5	92,5%	7418	2,2%	99,5%
200-499 kg	61	26,9	70,0%	19678	5,8%	97,3%
500-999 kg	33	14,5	43,1%	23498	6,9%	91,5%
1000-1999 kg	31	13,7	28,6%	42476	12,5%	84,6%
2000-9999 kg	28	12,3	14,9%	101821	30,0%	72,1%
>10000kg	6	2,6	2,6%	142564	42,1%	42,1%
Sum	227	99,9		338609	99,9%	

I boka *The Atlantic salmon: Genetics, conservation and management*²⁶ konkluderes det med at laksevassdrag trenger en minimums gytebestand på 150 laks (hunner og hanner) for at det ikke skal utvikle seg innavlsdepresjon. I ganske mange av de 227 elvene i tabellen ovenfor er GBM satt lavere enn foreslått i denne boka. Det innebærer at spredningsvandring og metapopulasjonseffekter må til for å motvirke innavl i svært mange stammer. I så fall kan ikke disse stammene forvaltes som selvstendige enheter. Det er slik sett viktigere å verne genbanken til kildestammen(e) enn de små satellittelvene i seg selv.

På den andre siden foreligger det observasjoner som tyder på at selv svært små populasjoner kan unngå innavl og tap av genetisk variasjon (se neste avsnitt, 4.2.3 Robuste laksestammer). For øvrig er det et poeng i studier av små elvestammer der et fåtall hunner er til stede på gyte plassene, at man risikerer å sample familiegrupper i stedet for en representasjon av stammen, med mindre utvalgsprosedyrene velges med omhu.

4.2.3 Robuste laksestammer

I kapittel 8 i boka *The Atlantic Salmon: Genetics, conservation and management* refereres en spansk undersøkelse av fire iberiske laksebestander som alle har hatt flaskehalsepisoder/-perioder. En flaskehals er reduksjon av den effektivt reprodukerende populasjonen til et fåtall individer. Som en konsekvens er det beregnet små effektive populasjoner (N_e -estimerer på 12-175 individer)²⁷. Til tross for dette kunne det ikke påvises redusert genetisk variasjon, målt som heterozygoti eller allelrikdom på mikrosatellitter, verken i forhold til historiske prøver fra de samme elvene 50 år tilbake i tid, eller sammenlignet nåtidig med tre skotske

²⁶ Verspoor, E. et al. (Eds): *The Atlantic Salmon: Genetics, conservation and management*, Wiley-Blackwell (2007), avsnitt 8.7, s.264

²⁷ Ibid, avsnitt 8.4, s.251 - 256

elver med store laksebestander. Konklusjonen var at den genetiske variasjonen trolig hadde blitt opprettholdt gjennom metapopulasjonseffekter, det vil si innvandring av gytefisk fra nabovassdrag.

I en finsk undersøkelse ble det ikke påvist endring i genetisk variasjon målt som heterozygoti i Iljoki-stammen (Østersjøen) i løpet av en 33-års periode fra 1962-1995, til tross for at effektiv populasjon var mindre enn 80 individer i 4,5 generasjoner, og var helt nede i 13 i et enkelt år ²⁸.

Begge disse studiene illustrerer at spredningsvandring kan bidra til å opprettholde tilfredsstillende genetisk variasjon i små stammer, som overlatt til seg selv kunne utviklet innavlsdepresjon med tap av fitness.

På den andre siden foreligger det observasjoner som tyder på at det skal mye til for at ekstreme flaskehals skal redusere fitness. En undersøkelse av tasmansk oppdrettslaks kunne ikke påvise redusert genetisk variasjon i forhold til kildestammen (River Phillip i Nova Scotia), der øyeroen ble hentet mer enn 40 år tidligere ²⁹. Genetisk variasjon ble da målt som heterozygoti og som allelmangfold i gener som har å gjøre med motstandskraft mot sykdom ³⁰. En annen undersøkelse viste imidlertid tap av genetisk varians målt som allelmangfold på 11 mikrosatellitter i størrelsesorden 30-40% sammenlignet med kildestammen ³¹ (historiske prøver fra begynnelsen av 1970-tallet). I denne undersøkelsen ble N_e beregnet til 102 – 207 individ pr generasjon.

Det er lett å *ikke* observere sjeldne alleler hvis antall observasjoner ikke blir stort nok. Hvis det kan tenkes at innavl/flaskehals påvirker allelfrekvenser til nøytrale gener i større grad enn allelfrekvensene til funksjonelle gener, slik at alleler som opprinnelig hadde for eksempel en frekvens på 0,02 på et senere tidspunkt var redusert til 0,002, ville de i praksis ikke være observerbare, selv om de ikke var tapt. Standard sample-størrelser på ca 100 individer kan i så fall forklare mangelen på observasjoner.

²⁸ Marjatta Säisä, Marja-Liisa Koljonen & Jaana Tähtinen 2003: Genetic changes in Atlantic salmon stocks since historical times and the effective population size of a long-term captive breeding programme. *Conservation Genetics* 4: 613–627, 2003.

http://www.rktl.fi/www/uploads/Kalatiedostot/pdf/saisa_et_al._2003._changes_since_historical_times.pdf

²⁹ Wynne et.al. (2007): Allelic and haplotypic diversity at the major histocompatibility class II within domesticated Australian Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), *Journal of Fish Biology* (2007) 70 (Supplement A), 45–59

³⁰ Major histocompatibility complex (MHC) class II alpha gene (Sasa-DAA) og MHC class II beta gene (Sasa-DAB). Motstandskraft mot infeksjonssykdommer styres i stor grad av en gruppe gener som koder for proteiner som finnes på overflaten av cellene. Disse proteinene hjelper immunforsvaret til å kjenne igjen bakterier, virus eller andre fremmedelementer. Jo mer variert MHC er, jo bedre er motstandsevnen mot infeksjonssykdom. Se http://en.wikipedia.org/wiki/Major_histocompatibility_complex#Functions_of_MHC-I_and_II_molecules

³¹ Innes, B. H. & Elliott, N. G. (2006). Genetic diversity in a Tasmanian hatchery population of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) compared with its Canadian progenitor population. *Aquaculture Research* 37, 563–569

Det spesielle med den tasmanske stammen er at den har vært fullstendig genetisk isolert siden den kom til Australia midt på 1960-tallet, der den ble vedlikeholdt som en klekkeristamme ved Gaden Hatchery i Snowy Mountains i 20 år. Deretter ble den overført til Tasmania i form av tre separate årsklasser i 1984-1986. Stammen dannet her grunnlaget for etablering av en vellykket oppdrettsnæring, og har siden 2004 vært råmaterialet for et familiebasert avlsprogram. Årsklassene ble kryssset sammen på slutten av 1980-tallet.

Paradokset er at protokoller fra Gaden-klækkeriet viser at stamfiskene for en bestemt årsklasse bestod av 6 individ, og ingen årsklasse i de 20 årene stammen ble vedlikeholdt som klekkeristamme i Gaden, var grunnlagt på mer enn 20 individ. Dette sannsynliggjør at beregnet N_e (102-207) må være feil, hvilket reiser tvil om beregningsmetoden for innavl og effektiv populasjon modellerer virkeligheten godt nok. Den såkalte 50-500 regelen er en tommelfingerregel avledet av teorien om effektiv populasjon³². N_e 50 angir den minste effektive populasjonsstørrelsen som hindrer negative effekter av innavl i en lukket bestand. N_e 500 er brukt som en grense for hvor stor den effektive populasjonsstørrelsen må være for å unngå tap av genetisk variasjon, slik at populasjonens evolusjonære potensial kan bevares.

I studiene av tasmansk laks ble det ikke påvist noen vesentlig innavl. Innavlskoeffisienten ble beregnet til mindre enn 1%/år³³.

Eksempelet med den tasmanske laksestammen viser at flaskehalseepisoder, der populasjonen reduseres til et fåtall individer, ikke nødvendigvis fører til tap av variasjonen i funksjonelle gener, eller til konsekvenser for stammens eller individenes fitness.

En amerikansk studie³⁴ av reetableringen av den utryddede laksestammen i Connecticut River viste at den nyetablerte stammen etter kort tid var genetisk forskjellig (ulike allelfrekvenser på mikrosatellitter) fra kildestammen i Penobscot River i Maine, men hadde tilsvarende heterozygoti som kildestammen. I perioden 1967-1975 ble det satt ut smolt av canadiske stammer i Connecticut River. Fra 1976 benyttet man materiale fra Penobscot River, til man i 1990 hadde tilstrekkelig tilbakevandring av F_1 og F_2 laks til Connecticut River. Fra da av ble denne stammen benyttet i klekkeriprogrammet. Artikkelen diskuterer ikke hvilken mekanisme som kan ligge bak utviklingen av forskjeller i allelfrekvenser i nøytrale gener, noe som i utgangspunktet er et paradoks dersom fenomenet ikke skyldes tilfeldig drift.

³² Franklin, I.R. 1980. Evolutionary change in small populations. I: Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective (Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. red). Sinauer Associates, Sunderland, MA, s. 135-149.

³³ S.Dominik, J.M. Henshall, P.Kube, H. King, S. Lien, M. Kent and N. Elliott 2010: Assessment of the level of heterozygosity in the Tasmanian Atlantic salmon (*Salmo salar*) population using single nucleotide polymorphism markers. Aquaculture, Volume 308, Supplement 1, 2010, Pages S56-S61 Supplement: Genetics in Aquaculture X

³⁴ Spidle, A.P., King, T.L. og Letcher, B.H. 2003: Comparison of genetic diversity in the recently founded Connecticut River Atlantic Salmon population to that of its primary donor stock, Main's Penobscot River. Aquaculture 236 (2004) 253 – 265.

Den genetiske variasjonen mellom 8 laksestammer i Maine, der det hadde vært satt ut laks fra flere kanadiske stammer i mange år, ble vurdert av et ekspertutvalg, som konkluderte med at elvestammene i Maine var like genetisk forskjellig fra de kanadiske kildestammene og fra hverandre, som det man kan forvente i naturlige laksebestander noe sted i Nord-Atlanteren ³⁵.

De to amerikanske studiene av restaurerte villaksstammer indikerer at stedegne stammer raskt kan etablere seg og utvikle en særegen genetisk profil. Tilfeldig genetisk drift og tilpasning til det lokale elvemiljøet er tydeligvis mekanismer som virker i løpet av korte tidsrom. Dette bekreftes også av eksempelet med kalking av sure elver på Sørlandet (se avsnitt 4.3.1 Fleksibilitet nedenfor). I en studie av nåtidig evolusjon ("contemporary evolution") som omfattet flere arter, påpeker forfatterne at det forekommer mange eksempler på rask tilpasning til et lokalmiljø, og at evolusjonære endringer kan finne sted over svært korte tidsrom ³⁶.

4.2.4 Avgrensning av MUer

Det er ikke enkelt å definere en MU for atlantisk laks på grunnlag av nåværende kunnskaper om genetiske slektskapsstrukturer. Det kan for eksempel vise seg at 5-10 av Norges største elvepopulasjoner inneholder hele genbanken til atlantisk laks i Norge, eller alternativt at det må et stort antall elvestammer til for å dekke opp den genetiske variasjonen. Det er derfor nødvendig å avklare spørsmålet om hvordan den genetiske variasjonen skal måles.

I populasjonsgenetikken brukes ofte allelfrekvenser på mikrosatellitter til å påvise slektskap og stammetilhørighet. Mikrosatellitter har ingen kjent biologisk funksjon, i den forstand at de ikke koder for produksjon av proteiner eller påvirker fitnesssegenskaper. Mikrosatellitter er bare i sjeldne tilfeller gjenstand for selektivt press. Derfor akkumuleres mutasjoner svært mye oftere i mikrosatellitter enn i funksjonelle gener, ettersom mutasjonene ikke lukes ut av naturlig seleksjon. Konsekvensen av manglende seleksjon er at det kan utvikle seg et stort antall alleler på mikrosatellitter, hvilket i en viss forstand er uttrykk for høy genetisk variasjon. Dette er imidlertid en variasjon uten betydning for fitness. For funksjonelle gener er situasjonen motsatt: det er bare i sjeldne tilfeller at mutasjoner i slike gener er fordelaktige. De aller fleste mutasjoner som påvirker fitness er enten dødelige eller resulterer i misstilpasninger, og som derfor renses ut av naturlig seleksjon.

Ettersom det er fitnesssegenskaper som er gjenstand for seleksjon, er det informasjon om dette som er relevant for å definere ESUer og MUer. Målet blir derfor å beskrive den genetiske variasjonen for fitnesssegenskaper. En metode for å gjøre dette er å bruke såkalte *quantitative trait loci* (QTLs). Dette er genmarkører for egenskaper som kan reguleres av et stort antall

³⁵ Genetic Status of Atlantic Salmon in Maine: Interim Report. Committee on Atlantic Salmon in Maine, Board on Environmental Studies and Toxicology, Ocean Studies Board, National Research Council, lastet ned i august 2010 fra http://www.nap.edu/openbook.php?record_id=10273&page=10

³⁶ Michael T. Kinnison, Andrew P. Hendry, Craig A. Stockwell 2007 Contemporary evolution meets conservation biology II: impediments to integration and application, *Ecol Res* (2007) 22: 947–954 http://kinnison.umaine-biology.org/pages/pub_pdfs/Kinnison_etal_2007_EcolRes.pdf

gener, eller med andre ord større områder på DNA-tråden. Problemet er at vi i dag vet lite om koplingen mellom genmarkører og fitnesssegenskaper hos villaks. Noen studier er imidlertid allerede rapportert ³⁷. Derimot vet vi en del om koplingen mellom QTLs og produksjonsegenskaper under oppdrettsbetingelser. Forskningen innen bevaringsgenetikk bør i større grad fokuseres på koplinger mellom QTLs og villaksens fitness.

Inntil slike koplinger er kartlagt, må vi bruke indirekte metoder til å avgrense MUer. Eksempelvis kan vi tenke oss en tentativ inndeling av norske elver i regioner, der det er rimelig å anta at det foregår regelmessig utveksling av genetisk materiale mellom stammene. I realiteten er dette det samme som å kartlegge grensene mellom metapopulasjoner, og betyr at vi står ovenfor den vanskelige oppgaven å definere slike grenser i fravær av gode genetiske data. Den muligheten som eksisterer er å benytte data om spredningsvandring, og rett og slett bli enige om hvilken geografisk avstand fra dominerende kilde-elver som skal definere grensene. Det er åpenbart at slike grenser vil overlape hverandre. Når vi etter hvert får bedre genetiske data, må selvfølgelig MUene redefineres og grensene justeres i overensstemmelse med ny informasjon. I sin review peker Nofima på landskapsgenetikk (landscape genetics) ³⁸ som en egnet metode, som kombinerer informasjon om genfrekvenser med livshistorie-data og informasjon om geografi, habitat og økologi.

4.3 Evolusjonære drivkrefter

4.3.1 Fleksibilitet

I elvestadiet lever laksen i et ustabilt miljø som stadig endrer seg. Slike endringer kan for eksempel være årlige variasjoner i tidspunktet for vårflommen, når temperaturstigningen om våren inntreffer, når produksjonen av næringsdyr øker i forhold til swim-up fra gyteegropene, tidspunktet for smoltutvandring i forhold til produksjonen av næringsdyr i fjordene og i havet, og ikke minst forekomsten av katastrofer som kraftig isgang og storflommer som utradrer store deler av yngelen. Laks vil derfor ha fordel av å bevare egenskaper knyttet til det å være en fleksibel pionerart, som raskt kan tilpasse seg nye elvemiljø eller endringer i stedegent elvemiljø som skjer i løpet av korte tidsrom. Eksempelvis påviste en studie seleksjon for stor 0+ størrelse i tørre år, og motsatt i det påfølgende våte året ³⁹.

Samtlige norske lakseelever er, som tidligere nevnt, kolonisert siden siste istid, da laksen bredde seg nordover fra refugier i det sørlige Europa. Denne evnen til å kolonisere nye elver, samt å tåle kraftige miljøendringer i løpet av korte tidsintervall, kan neppe forklares på andre

³⁷ Eksempelvis EG Boulding, M Culling, B Glebe, PR Berg, S Lien and T Moen 2008: Conservation genomics of Atlantic salmon: SNPs associated with QTLs for adaptive traits in parr from four trans-Atlantic backcrosses. *Heredity* (2008) 101, 381–391

³⁸ Storfer, A., M. A. Murphy, S. F. Spear, R. Holderegger & I. P. Waits, 2010 Landscape Genetics: Where Are We Now? *Molecular Ecology* **19**: 3496-3514.

³⁹ Good, S. P., J. J. Dodson, M. G. Meekan, and D. A. J. Ryan. 2001. Annual variation in size-selective mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 1187–1195.

måter enn at spredningsvandring, som fremmer genetisk variasjon og sørger for at et stort genetisk register videreføres, er en minst like sterk evolusjonær drivkraft som lokal tilpasning.

Mandalselva og Tovdalselva på Sørlandet var begge så godt som fisketomme på 1970-tallet på grunn av sur nedbør. Ett av målene for reetablering av laksestammer i disse elvene, ved hjelp av kalking og utsettinger, var å styre den genetiske og økologiske utviklingen ved å basere utsettingene på stamfisk av kjent opphav⁴⁰. Resultatet ble at utsetting av laks fra den nærliggende Storelvstammen i stor grad påvirket den genetiske utviklingen av den nyetablerte laksestammen i Tovdalselva, mens tilsvarende ikke har vært tilfellet i Mandalselva etter utsetting av laks av Bjerkreimselvastamme. Laksebestanden i Mandalselva gikk fra å være en heterogen samling av naturlig koloniserende og utsatt fisk, til å bli en selvreproduserende laksestamme med minimale genetiske forskjeller over tid. Analyse av gamle og nye lakseskjell viser at de nye laksestammene i Mandalselva og Tovdalselva er genetisk forskjellige fra tidlig 1900-tall.

I løpet av få generasjoner utviklet det seg altså stede egne stammer, som er genetisk forskjellig både fra stammene som hadde tilhold der om lag 100 år tidligere, og fra nabovassdrag i dag (Mandalselva). Eksempelet illustrerer at laksens store genetiske variasjonen er et råmateriale for seleksjon, som på grunn av seleksjonsstyrken (se avsnitt 4.6 Motkreftene: naturlig seleksjon og spredningsvandring) fører til lokal adaptasjon på kort tid. Den genetiske plastisiteten som følger av laksens pionerposisjon gjør rekolonisering mulig.

4.3.2 Homing

Laksens tilbakevandring til sin hjemmeelv (homing) er et fenomen som har biologisk betydning, trolig fordi et individ vil ha fordel av å reprodusere i et miljø der foreldrene har reprodusert vellykket tidligere. Homing er ikke en egenskap som er genetisk forankret. Klekkerilaks vender tilbake til den elva den er utsatt i, ikke til den elva den har stammetilhørighet til. *Evnen* til å preges på den elva laksen vandrer ut ifra (altså evnen til å lære å kjenne igjen elva, kanskje også elveavsnittet den vokste opp i, og eventuelt stammen som holder til der), må vi imidlertid anta er genetisk forankret.

Likevel er det en god del laks som vandrer opp i andre elver enn hjemmeelva når den blir gytemoden. Dette fenomenet kalles *straying*, og på norsk ofte for feilvandring. Ordet feilvandring gir en assosiasjon til at laksen har gjort en feil, hvilket er misvisende. Dette er en del av laksens evolusjonære tilpasning, og som innebærer at arten kan kolonisere nye elver, at elver som har blitt utsatt for en katastrofe kan rekoloniseres, og at små populasjoner som kan utvikle innavl blir tilført nytt arvemateriale. *Straying* bør derfor heller oversettes til spredningsvandring, en term som reflekterer artens pionerposisjon og viser til at denne adferden er en del av artens naturlige tilpasning.

⁴⁰ Trygve Hesthagen, redaktør 2010. Etablering av nye laksestammer på Sørlandet. Erfaringer fra arbeidet i Mandalselva og Tovdalselva etter kalking. DN-utredning 7-2010

Begge strategier (homing og straying) fører til reproduktiv suksess, og derfor videreføres begge egenskaper. Dette er et eksempel på stabiliserende seleksjon, som kjennetegnes av at det kan utvikle seg differensiering mellom stammer, men bare til et visst nivå. Begrenset differensiering er trolig også forklaringen på at det ikke har lyktes å påvise lokal adaptasjon hos atlantisk laks med ”harde data”. Vi har bare (sterke) indisier på at det foregår lokal adaptasjon⁴¹. Forklaringen på manglende data kan være at den selektive kraften lokal adaptasjon er svakere enn effekten av spredningsvandring. Tilpasning til et gjennomsnittsmiljø i en enkelt elv kan være kontraproduktivt hvis dette elvemiljøet skifter fra år til år. Fordelen ved genetisk spesialisering vektes derfor mot genetisk fleksibilitet. Det er rimelig å tenke seg at det eksisterer et optimum i forholdet mellom homing og straying, som sørger for tilstrekkelig import av arvemateriale samtidig som en tilstrekkelig grad av lokal adaptasjon bevares⁴². Det kan også tenkes at et slikt optimum kan variere fra elv til elv, fordi det kan være forbundet med mindre risiko å satse på spesialisering i elver med relativt stabilt miljø, mens plastisitet er en fordel i ustabile elver.

En meta-studie av 2500 rapporter om i alt 62 arter konkluderte med at sterk retningsbestemt seleksjon er uvanlig i naturen⁴³, men når fenomenet forekommer, er retningsbestemt seleksjon mer vanlig for morfologiske egenskaper enn for fitness-egenskaper.

4.4 Genetiske endringer hos oppdrettslaks⁴⁴

4.4.1 Effekten av avl

I lakseavl selekteres individer og familiegrupper ut fra ytelse i forhold til en serie produksjonsegenskaper. Dette forskyver hele tiden middelverdien for disse egenskapene, men til tross for betydelig avlsmessig endring av middelverdiene for avlspopulasjonene, er fremdeles hele den genetiske variasjonen for egenskapene det selekteres for intakt etter mange generasjoner med kraftig seleksjon⁴⁵. Målt arvbarhet for produksjonsegenskaper er den samme i dag som da avlsprogrammene startet opp, hvilket viser at hele variasjonen er bibeholdt. Dette kan ikke bety annet enn at laks er en art som er svært robust mot tap av genetisk variasjon, og at den kanskje er det fordi bevaring av pionerposisjonen er viktigere enn lokal adaptasjon. Den avlsmessige endringen fører altså til en endring av allelfrekvenser,

⁴¹ Verspoor, E. et al. (Eds): The Atlantic Salmon: Genetics, conservation and management, Wiley-Blackwell (2007), kap. 7: Local adaption.

⁴² Garant, D., Forde, S.E. and Hendry, A.P. (2007) The multifarious effects of dispersal and gene flow on contemporary adaptation. *Functional Ecology* Vol 21-3, pp 434-443
<http://people.ucsc.edu/~forde/Garantetal2006.pdf>

⁴³ Kingsolver, J. G., H. E. Hoekstra, J. M. Hoekstra, D. Berrigan, S. N. Vignieri, C. E. Hill, A. Hoang, P. Gibert, and P. Beerli. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *The American Naturalist* **157**:245–261.

⁴⁴ Temaet er grundigere diskutert i Nofimas genetikk-review, kapittel 3 og avsnitt 6.3.

⁴⁵ T. Refstie, pers. medd.

men ikke nødvendigvis til tap av alleler. En del studier har riktignok konkludert med at avslaks kan tape allelrikdom på mikrosatellitter, men sjeldne alleler kan være vanskelig å oppdage i små samples. Betydningen av dette er diskutert i neste avsnitt. Spekulativt kan det antydes at laks kan være spesielt robust mot tap av genetisk variasjon på grunn av sin tetraploide kromosomstruktur.

4.4.2 Genetisk variasjon hos norsk oppdrettlaks

Norsk oppdrettlaks er basert på seleksjon av individer fra 400 familier fra 40 norske elver. Det er en vanlig misforståelse at avlsmaterialet ble utvalgt på grunnlag av *stammenes* egenskaper. Utvalget ble gjort på grunnlag av avlsverdier for tilvekst beregnet ut fra prestasjonene til individet selv og søsken. I dette ligger det en stor grad av tilfeldighet med hensyn til hvilke stammer som er representert i avlsmaterialet. Noen stammer kan være sterkere representert enn andre, rett og slett fordi det var lettere å få tak i stamfisk fra noen elver. Eksempelvis var stamfisket i Namsen velorganisert på 1970-tallet, og fordi det var enkelt å få tak i Namsenlaks, ble denne stammen et stort innslag i avlsmaterialet.

Oppdrettlaks er ikke tilført gener (alleler) som ikke allerede eksisterer hos norsk villaks, men kan ha endrete allelfrekvenser. Det er ikke sannsynlig at oppdrettlaks har færre genvarianter enn villaks (se nedenfor). En enveis genstrøm fra rømt oppdrettlaks til villaks vil neppe eliminere genvarianter fra villaksen, og heller ikke tilføre villaks genvarianter som er fremmede for de norske ESUene, men kan eventuelt øke frekvensen av genvarianter som er sjeldne hos villaksen. Det er videre vanskelig å tenke seg at eventuell tilførsel av arvemateriale fra oppdrettlaks kan *redusere* variasjonen hos villaks. En reduksjon måtte i så fall skyldes at naturlig seleksjon virker til fordel for å fjerne alleler, hvilket eventuelt betyr at maksimal variasjon av ubegripelige grunner ikke skulle være hensiktsmessig i forhold til optimalisering av fitness. Alternativt skyldes endringen tilfeldig genetisk drift, som kan være mer utpreget når effektiv populasjon er liten. Det er vel ikke prinsipielt umulig at sjeldne alleler kan forsvinne eller reduseres til et ikke-målbart nivå, dersom innkrysningen av avslaks skulle være svært omfattende over lang tid.

Problemet i forbindelse med rømninger og genetisk påvirkning av villaks er derfor neppe at alleler kan forsvinne eller at nye kommer til, men at villaksens *fitness* kan påvirkes ved at *genfrekvenser* endres. Forskjellen på avslaks og villaks etter 10 generasjoner med avl er at det er små endringer i allelfrekvenser på et stort antall loci, og ikke store endringer på få loci (se Nofima-reviewen avsnitt 6.4.3).

Karlson et al.⁴⁶ har påvist at oppdrettlaks har større genetisk variasjon enn villaks på en del mål for dette (for eksempel mtDNA). Årsaken er ifølge Karlson et al. at grunnlaget for avlsarbeidet var en sammenkopling av mange laksestammer. Dette førte til at oppdrettlaksen i utgangspunktet fikk innbygd større genetisk variasjon. Karlson et al. hevder videre at

⁴⁶ Karlsson, S., Moen, T., and Hindar, K. 2010: Contrasting patterns of gene diversity between microsatellites and mitochondrial SNPs in farm and wild Atlantic salmon. *Conservation Genetics* 11(2): 571-582, 2010. Se også Sten Karlsson, Thomas Moen and Kjetil Hindar 2010: An extended panel of single nucleotide polymorphisms in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) mitochondrial DNA, *Conservation Genetics*, Vol 11, No 3, 1171-1175

oppdrettslaks har mindre effektiv populasjon sammenlignet med villaks, og dette vil over tid føre til en gradvis reduksjon av genetisk variasjon, særlig etter sammenkryningen av de 4 årsklassene hos Aqua Gen i 2005. Fram til da kunne hver årsklasse regnes som en separat avlspopulasjon. Dette er imidlertid et teoretisk resonnement, som ikke bygger på data (jfr diskusjonen i avsnitt 4.2.3 Robuste laksestammer).

Karlson et al. konkluderte med at resultatene ikke var entydige hva angår nivået av genetisk variasjon i oppdrettslaks kontra villaks. Mens mikrosatellitdataene indikerte at den genetiske variasjonen var lavere i oppdrettspopulasjonene enn i de ville populasjonene, tydet mtDNA-dataene på det motsatte. De tolket dette som at det er en tendens til at sjeldne alleler går tapt i oppdrettspopulasjonene på grunn av genetisk drift. Samtidig er oppdrettspopulasjonene ”syntetiske” populasjoner satt sammen av bidrag fra ulike elver, og en slik sammenslåing vil nødvendigvis øke den genetiske variasjonen. Effekten av denne sammenslåingen er først og fremst synlig for den mitokondrielle haplotypen, som har færre alleler, færre sjeldne alleler og større genetisk avstand de ville populasjonene imellom (fordi det mitokondrielle genomet til forskjell fra det nukleære genomet er haploid). I sum mente Karlson et al. at det er liten forskjell i genetisk variasjon mellom oppdrettspopulasjoner og enkeltstående ville populasjoner, men siden man har et relativt lavt antall oppdrettspopulasjoner kan forskjellen i total genetisk variasjon mellom oppdrettsfisk og villfisk allikevel være betydelig. Dette er en hypotese, og ikke en observasjon.

Det foreligger altså ikke *data* som viser at den totale variasjonen er mindre hos oppdrettslaks enn hos villaks. En del studier av allelfrekvenser på mikrosatellitter har riktignok konkludert med at avlet laks har tapt genetisk variasjon. Slike observasjoner kan, som diskutert i tidligere avsnitt, skyldes at enkelte alleler har blitt så sjeldne at de i praksis ikke er observerbare, eller at mikrosatellitter nedarves på en annen måte enn funksjonelle gener. Under enhver omstendighet er allelfrekvenser på mikrosatellitter et uegnet mål for genetisk variasjon som kan påvirke fitness. Slike datasett bør tillegges liten vekt når variasjon skal måles i en bevaringsgenetisk sammenheng.

Ut fra det vi vet i dag, er det lite som sannsynliggjør at oppdrettslaks inneholder arvemateriale som kan skade variasjonen i funksjonelle gener hos villaks, verken i ESUer, MUer eller i det totale bestandskomplekset av norsk villaks.

4.5 Påvirkningsevnen til rømt oppdrettslaks

Det er dokumentert at rømt oppdrettslaks kan gyte i elver, og at særlig oppdrettshunner som krysser seg med villakshanner kan produsere levedyktig og konkurransedyktig avkom. Det er derfor ingen tvil om at det foregår en enveis genstrøm fra oppdrettslaks til villaks. Spørsmålet som må stilles er om denne genstrømmen er i stand til å sette et varig avtrykk på villaksen. For at dette skal skje, må genstrømmen ha et visst omfang, og det må ikke eksistere en motkraft som nøytraliserer effekten av genstrømmen.

Men slike motkrefter eksisterer: naturlig seleksjon og spredningsvandring. Framtidig forskning må avgjøre hvilke av faktorene som er sterkest: genflyt fra avlslaks til villaks, seleksjonens evne til å rense ut arvemateriale som er uheldig for fitness, eller om genflyt fra

villaks av ikke-stedegen stamme kan tilføre arvemateriale som utkonkurrerer genvariantene fra avlslaksen.

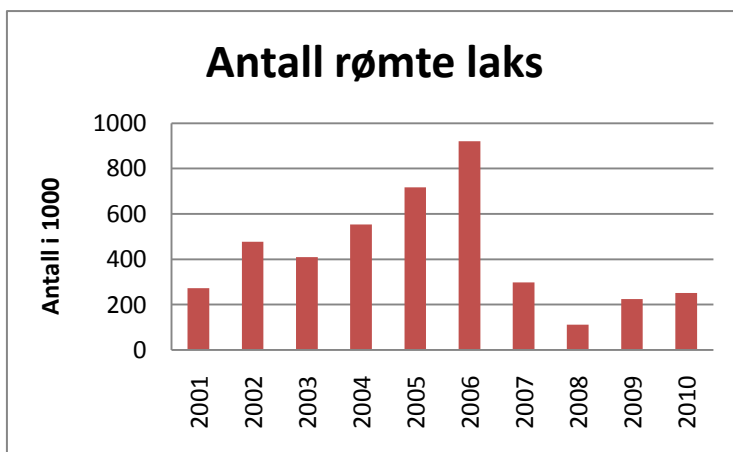
Forskningen har hittil fokusert på teoretisk modellering av genstrømmens betydning, basert på mer eller mindre realistiske forutsetninger. Vi skal her se på de viktigste forutsetningene, og deretter vurdere den toneangivende modellens egnethet.

Styrken på genstrømmen fra rømt oppdrettslaks avgjøres av disse faktorene:

1. Hvor mye laks som rømmer
2. Hvor mange av rømlingene som overlever til de vandrer opp i elver
3. Hvor stor gytesuksess rømt oppdrettslaks har sammenlignet med villaks
4. Hvilken overlevelse avkommet har

4.5.1 Hvor mye laks rømmer?

I perioden 2001 til 2010 ble det rapportert 4.182.000 rømte laks, altså gjennomsnittlig 418.200 laks pr år. I tillegg rømmer det ca 110.000 regnbueaure pr år⁴⁷. Statistikk lengre tilbake i tid viser at registrerte rømninger lå på 200.000 til 500.000 i perioden 1992 til 2000.



Hindar og Ryman oppgir at det rømte 1,2 mill i havarier i desember 1988 og januar 1989⁴⁸. Figuren til venstre illustrerer utviklingen i rapportert antall rømte oppdrettslaks siden 2001.

Rapporterte og registrerte rømninger er minimumstall. Eksempelvis kan smolt og små postsmolt rømme gjennom maskebrudd i nøter. Slike

rømninger blir sjeldent oppdaget, og følgelig ikke rapportert. År om annet registreres det et svinn på 2-8 mill laks fra oppdrettsanleggene i Fiskeridirektoratets statistikk som rubriseres som ”annet”, og som altså ikke er registrert som dødfisk, rømning, utkast eller tellefeil. Det er ikke usannsynlig at en del av dette svinnet skyldes rømning av postsmolt. Det hevdes at storparten av svinnet kan forklares som unøyaktig telling av levende og død fisk underveis i produksjonsprosessen. Det er imidlertid behov for å undersøke nærmere hva som skjuler seg bak rubrikken ”annet” i Fiskeridirektoratets statistikk.

⁴⁷ <http://www.fiskeridir.no/fiskeridir/statistikk/akvakultur/roemmingsstatistikk>

⁴⁸ Hindar, K., Ryman, N. & Utter, F. 1991. Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 945-957. Se side 946.

Det har vært gjort forsøk på å anslå det reelle omfanget av rømminger. For eksempel har en studie beregnet at det rømte 2,4 mill laks pr år i perioden 1998-2004 (variasjon 1,2 til 3,6 mill)⁴⁹. Til sammenligning var rapporterte rømmingstall i denne perioden 250.000 til 550.000 pr år. For årene 1989-1992 skal et interdepartementalt utvalg ha anslått at det rømte 1,6 mill oppdrettslaks årlig⁵⁰.

4.5.2 Metodiske svakheter – feilbestemmelse av oppdrettslaks og villaks

Langtids dataserier fra linefisket nord for Færøyene ble tolket slik at man anslo at innslaget av oppdrettslaks var mindre enn 5% før 1989, deretter 40% i perioden 1989-1991, og så 20-25% på midten av 1990-tallet⁵¹. Storparten av den rømte oppdrettslaksen ble antatt å stamme fra Norge. Dette er høyst usannsynlige tall, hvilket kan illustreres ved hjelp av noen enkle kontrollregninger.

Produksjonen av oppdrettslaks i Nord-Atlanteren økte fra 40.000 tonn i 1985 til 64.000 tonn i 1986, og videre til 76.000 t i 1987, 111.000 t i 1988, 166.000 t i 1989 og 217.000 t i 1990⁵². Omtrent 75% ble produsert i Norge og 15% i Skottland. Produksjonen på Færøyene økte fra 470 til 8000 tonn fra 1985 til 1989, og videre til 13.000 t i 1990. Antall laks i oppdrettsmerdene i landene på Atlanterhavets østkyst kan anslås å ha økt fra litt over 40 mill individ på midten av 1980-tallet til ca 100 mill individ på slutten av 1980-tallet.

Hvis vi antar at villaksbestanden i havet på midten av 1980-tallet var ca 8 mill laks⁵³, må det ha vært 420.000 rømte laks i havet for at rømlingene skulle utgjøre 5% av hele laksebestanden. På slutten av 1980-tallet hadde villaksbeholdningen kanskje sunket til 5 mill, og hvis innslaget av rømt oppdrettslaks hadde steget til 40%, må det ha vært 3,33 mill rømte laks i havet.

Det er for det første usannsynlig at det skjedde en kraftig økning i rømningsfrekvensen i løpet av disse årene, da oppdrettsteknologien ble forbedret og det gradvis ble færre havarier og

⁴⁹ Sægrov, H. & Urdal, K. 2006. Rømt oppdrettslaks i sjø og elv; mengd og opphav. Rådgivende Biologer AS, rapport nr. 947: 1-26.

⁵⁰ NINAs review genetiske interaksjoner, avsnittet Hvor mange oppdrettslaks rømmer fra fiskeoppdrettsanleggene?

⁵¹ Hansen, L. P., Jacobsen, J. A., and Lund, R. A. 1999. The incidence of escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Faroese fishery and estimates of catches of wild salmon. – ICES Journal of Marine Science, 56: 200–206, <http://icesjms.oxfordjournals.org/content/56/2/200.full.pdf+html?sid=fdcc435b-3dfd-40ca-9ede-1e4e46b2a196>

⁵² Brian D. McFeeters 1990, NMFS-NOAA report IFR-90/30: A Review of World Salmon Culture <http://spo.nmfs.noaa.gov/mfr531/mfr5314.pdf>

⁵³ PFA for Norge var litt mer en 1 mill på denne tiden, da laksefangsten var omtrent like stor i Norge, Irland, Skottland, Canada og Grønland. Hvis vi antar at øvrige land til sammen hadde en PFA på 1 mill, blir summen 6 mill for den årsklassen som gytemodnes. Hvis vi i tillegg antar at det var 2 mill laks i havet som ikke startet tilbakevandring, men som var stor nok til å kunne fiskes i havfiskeriene, ender vi opp med et anslag på 8 mill.

store rømningsepisoder. Riktignok var det større havarier omkring årsskiftet 1988/89, som kan ha resultert i en større andel rømt laks i fangsten ved Færøyene i 1989. Ifølge det Vitenskapelige råd for lakseforvaltnings oversikt over fangstene av rømt laks i sjø og elv, ble det imidlertid ikke registrert noen topper som følge av disse ekstraordinære rømningene. Beregnet antall oppfisket oppdrettslaks svingte fra 30.000 til 60.000 pr år i perioden 1985 til 2006, med de høyeste registreringene omkring 2000⁵⁴. Ifølge figuren i avsnitt 4.5.4 Overlevelsen til rømt oppdrettslaks ble det fisket opp omkring 80.000 rømt laks pr år i perioden 1988-2003. Uoverensstemmelsen mellom disse anslagene for oppfisket rømt laks er intern i det Vitenskapelige råds egne data. Imidlertid inneholder ingen datasett ekstraordinære fangster i 1989.

Hvis vi for det andre tar hensyn til at rømt oppdrettslaks har dårlig overlevelse etter rømning, og som et utgangspunkt anslår at 4,6% av rømlingene overlevde til de var voksen laks på beiteområdene i havet (se forklaring i avsnittet 4.5.4 Overlevelsen til rømt oppdrettslaks) må

det altså ha rømt 22 ganger flere laks enn beregnet ovenfor. Dette skulle innebære at det rømte 9,24 mill laks på midten av 1980-tallet (23% av beholdningen) og 73,26 mill laks på slutten av 1980-tallet (73% av beholdningen). Selv om overlevelsen skulle være vesentlig bedre enn 4,6%, så må vi likevel forutsette svært store rømningstall dersom observasjonene ved Færøyene skulle være sannsynlige.

Den høye prosentandelen rømt oppdrettslaks som ble beregnet i linefisket ved Færøyene omkring 1990 må enten skyldes at rømt oppdrettslaks hadde en svært høy konsentrasjon akkurat i dette området, eller så er årsaken en systematisk feilbestemmelse av hva som er rømt oppdrettslaks. Det er svært sannsynlig at metodene som ble benyttet, og fremdeles blir benyttet, til å klassifisere laks som rømt oppdrettslaks, er mangelfulle.

Veterinærinstituttet gjorde undersøkelser av effekten av kultiveringsarbeidet i Nidelva, Sør-Trøndelag, i årene 2005-2007⁵⁵. Ingen av individene tatt med i Veterinærinstituttets undersøkelse (269 stk) ble karakterisert som oppdrettsfisk ut fra skjellkarakterer.

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning anslo imidlertid innslaget av rømt oppdrettsfisk i Nidelva til 4,20% i årene 2005-2007, og 4,06% i 2004 (s. 276 i vedlegget til rapport 2/2010). En rimelig konklusjon er vel at det hefter betydelig usikkerhet ved beregningene av andel rømt laks i alle vassdrag, og ikke bare i Nidelva. Nye molekylærgenetiske metoder for identifisering av avlslaks er under utvikling, og vil gjøre det mulig å skille mellom rømt oppdrettslaks og villaks med større sikkerhet i løpet av noen år.

4.5.3 Rømt oppdrettslaks på gyte plassene om høsten

Tabellen på neste side bygger på data oppgitt i vedlegget til det Vitenskapelige råds rapport 2/2010, og viser den prosentvise andelen av rømt oppdrettslaks i gytebestanden i de 52

⁵⁴ Rapport 1/2009, figur 2.2.1.6. side 45.

⁵⁵ Veterinærinstituttets rapportserie 09-2009 · Innslag av kultivert laks i sportsfiskefangster i Nidelva i 2005-2007. http://www.kaf.no/artikkel.cfm?ID_art=51

Vassdrag	Fylke	2007	2008	2009
Enningsdalselva	Østfold	0	0	0
Numedalslågen	Vestfold	5,15	8,51	7,50
Mandalselva	Vest-Agder	4,15	10,42	1,10
Bierkreimselva	Rogaland	0	9,52	0,60
Suldalslågen	Rogaland	23,30	50,22	37,90
Ogna	Rogaland	0	0,71	1,50
Håelva	Rogaland	3,10	6,67	0
Figgjo	Rogaland	7,14	0,95	0,48
Etneelva	Hordaland	23,66	18,39	31,40
Vosso	Hordaland	0	23	20
Nærøvdalselva	Sogn og Fiordane	1,74	1,80	1,86
Lærdalselva	Sogn og Fiordane	Gvro *		
Nausta	Sogn og Fiordane	9,09	0,87	2,10
Vikja	Sogn og Fiordane	58,40	59,20	53,10
Flåmselva	Sogn og Fiordane	2,68	1,74	1,80
Årøvelva	Sogn og Fiordane	17,60	20,90	14,30
Oldnelva	Sogn og Fiordane	17,40	17,14	5,00
Strvneelva	Sogn og Fiordane	0	4,88	0
Gaula	Sogn og Fiordane	10,08	3,76	17,10
Eidselva	Sogn og Fiordane	7,70	7,14	3,30
Rauma	Møre og Romsdal	Gvro *		
Ørstaelva	Møre og Romsdal	8,04	8,33	1,56
Driva	Møre og Romsdal	Gvro *		
Surna	Møre og Romsdal	12,26	10,09	4,50
Stordalselva-Norddalselva	Sør-Trøndelag	1,18	1,05	1,14
Gaula	Sør-Trøndelag	1,47	0	1,40
Orkla	Sør-Trøndelag	0	0	0,70
Nidelva	Sør-Trøndelag	4,20	0,97	4,20
Stjørdalselva	Nord-Trøndelag	0,38	0,77	1,40
Figga	Nord-Trøndelag	Gvro *		
Steinkjervassdraget	Nord-Trøndelag	Gvro *		
Årgårdsvassdraget	Nord-Trøndelag	0,88	0	0
Verdalselva	Nord-Trøndelag	0,49	0,43	0,47
Namsen	Nord-Trøndelag	1,97	6,73	4,70
Roksdalsvassdraget	Nordland	1,41	0	0
Vefsna	Nordland	Gvro *		
Ranaelva	Nordland	1,19	6,84	5,04
Beiarelva	Nordland	34,62	9,41	6,70
Reisaelva	Troms	4,11	4,35	4,90
Målselva	Troms	4,84	13,01	3,00
Kvænangselva	Troms	15,91	9,63	7,09
Altaelva	Finnmark	1,28	1,79	0,80
Repparfjordelva	Finnmark	0	0,70	2,50
Stabburselva	Finnmark	1,19	0	1,90
Lakselva	Finnmark	0,46	0,55	0,49
Børselva	Finnmark	0,46	0,55	0,49
Langfjordvassdraget	Finnmark	1,72	2,05	2,20
Tana	Finnmark	0,23	0,10	0,07
Komagelva	Finnmark	0	0,39	0
Vestre Jakobselv	Finnmark	4,55	1,69	6,40
Neidenelva	Finnmark	0,34	0	0
Kongsfjordelva	Finnmark	0	0	0
Uveid gjennomsnitt		6,4	7,2	5,7
- 5 ekstremelver **		3,8	4,1	2,7

* Det vitenskapelige råd oppgir ikke data for elver med gyroinfeksjon
** Ekstremelvene er Suldalslågen, Vosso, Etneelva, Vikja og Beiarelva, som alle har minst ett enkeltår med mer enn 20%

andel på gyteplassene var 13% i perioden etter 2000 (variasjon fra 11-18%)⁵⁶.

Disse tallene er altså helt forskjellige fra de som oppgis av en annen gruppe forskere innen samme etat, og til dels med samme forfattere. Det er en uholdbar vitenskapelig praksis at forskere ikke diskuterer årsakene til store sprik mellom ulike datasett.

nasjonale laksevassdragene for årene 2007-2009. Rådets metode for å beregne dette framgår av hovedrapporten (2/2010), og i sammendrags form av vedlegget. Det er ikke skilt mellom rømt oppdrettslaks som befinner seg i elva på gytetidspunktet og aktive gytere.

Det uveide gjennomsnittet for årene 2007 - 2009 ligger mellom 5,7% og 7,2%. Når vi tar ut de 5 ekstremvassdagene med store innslag av rømt oppdrettslaks (4 på Vestlandet og 1 i Nordland, alle med relativt beskjedne bidrag til den norske totalfangsten i elv), synker disse prosentene til 2,7 - 4,1 for de resterende 47 vassdragene.

I en NINA-rapport skrevet på oppdrag av Salmon Aquaculture Dialogue oppgis det at i perioden 1989-2006 ble andelen rømt oppdrettslaks i kystfisket med stående redskap beregnet til 21-54% (38% i gjennomsnitt), 10-43% i fjordområdene (25% i gjennomsnitt), 4-16% i elvene under fiskesesongen (7% i gjennomsnitt), og 11-35% i elvene i gytetida (21% i gjennomsnitt). 35% av oppdrettslaksen på gyteplassene var hunner, hvorav 87% var gytemodne.

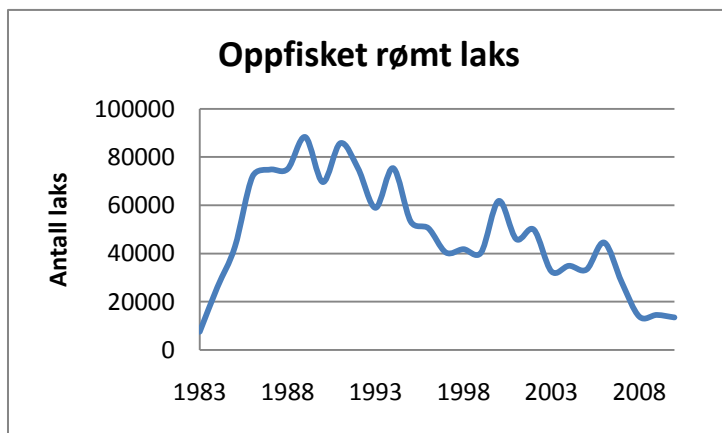
Andel oppdrettslaks har generelt gått ned i senere år, og gjennomsnittlig

⁵⁶ Thorstad, E.B., Fleming, I.A., McGinnity, P., Soto, D., Wennevik, V. & Whoriskey, F. 2008. Incidence and impacts of escaped, farmed Atlantic salmon *Salmo salar* in nature. NINA Special Report 36. 110 pp, se side 22.

4.5.4 Overlevelsen til rømt oppdrettslaks

Overlevelsen til rømt oppdrettslaks har vært beregnet til 0,2% for laks som rømmer om høsten, og 5,5% for laks som rømmer om våren⁵⁷. Av den totale gjenfangsten i dette utsettingsforsøket, som omfattet ca 4500 stor laks utsatt på 2 lokaliteter, ble omtrent 2/3 tatt som bifangst i marine fiskerier relativt kort tid etter utsetting. Det var bare henholdsvis 0,35% og 0,68% som ble gjenfanget i elver. Studien indikerer at rømt oppdrettslaks generelt har liten overlevelse, og at få fisk finner veien til elver.

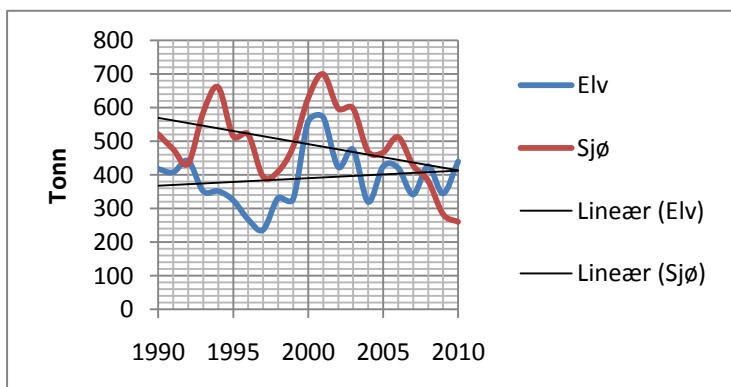
For perioden 1989 -1999 ble det i en NINA-rapport anslått at ca 50.000 rømt oppdrettslaks ble fisket opp år om annet⁵⁸. Hvis vi bruker gjennomsnittlig rapportert gjenfangst på 4,6% fra det ovenfor refererte utslippforsøket som et mål for overlevelse til fangst, kan vi med disse



tallene som basis beregne at dette tilsvarer rømning av ca 1,1 mill laks årlig i denne perioden.

Figuren til venstre bygger på data fra det Vitenskapelige råd⁵⁹, og viser at rådet legger til grunn at estimert oppfisket antall rømte laks var størst omkring 1990 (og atskillig høyere enn anslått i NINA-rapporten fra 2001, samt det Vitenskapelige råds rapport

1/2009, figur 2.2.1.6. side 45). Siden har det gått gradvis nedover, og etter 2007 har det vært et betydelig dropp ned til omtrent samme nivå som i oppdrettsnæringens tidlige år (ca 80% nedgang siden ca 1990). Hvis vi bruker samme formel som i avsnittet ovenfor, tilsvarer rømninger i perioden 2008-2010 (13-15.000 oppfisket pr år) ca 300.000 rømte laks, altså



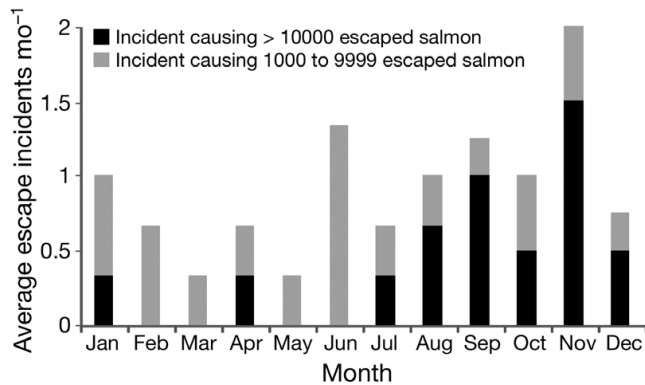
ubetydelig mer enn offisielt rapportert disse årene.

Reduksjonen i antall oppfisket rømt laks påvirkes av at fangst av laks i sjøen er redusert med 20-40%, eller 27% hvis vi velger å legge til grunn regresjonslinjen i figuren til venstre (basert på SSBs statistikk). En høy og økende

⁵⁷ Hansen, L. P. 2006. Migration and survival of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) released from two Norwegian fish farms. ICES Journal of Marine Science, 63: 1211-1217.

⁵⁸ Fiske, P., R. A. Lund, G. M. Østborg and L. Fløystad, 2001 Rømt oppdrettslaks i sjø- og elvefisket i årene 1989-2000, pp. 26, NINA oppdragsmelding.

⁵⁹ K.Hindar og P.Fiske, tilsendt excel-fil.



andel av sjøfangsten i Norge skjer nå Finnmark, som har relativt lavt innslag av rømt oppdrettslaks i sjøfisket. Til sammen kan disse to faktorene forklare en reduksjon i størrelsesorden 30-50%, men langt fra hele reduksjonen på 80%. Dette kan tolkes som at det nå rømmer færre laks, eller at overlevelsen til rømt laks er dårligere nå enn før,

eller at identifiseringen av rømt oppdrettslaks har blitt mer treffsikker.

Flest oppdrettsfisk rømmer om sommeren og høsten. Dette er illustrert i figuren ovenfor⁶⁰, som viser rømminger i perioden 01.09.2006 til 31.12.2009. Store rømminger utgjorde bare 19% av rapporterte tilfeller, men stod for 91% av antall rømte fisk. Til sammen skulle dette tyde på lav overlevelse for rømt oppdrettslaks totalt sett, som en funksjon av at flest fisk rømmer om sensommeren og høsten, da den målte overlevelsen er minst.

Et illustrerende regnestykke som følger av dette kan settes opp slik: dersom det rømmer 1 mill laks, og 1% (det dobbelte av målte prosent i flere studier, ref. NINAs lakselus-review) vandrer opp i elver for å gyte, utgjør dette ca 10.000 oppgangslaks. Fratrasket oppfisket rømt laks på ca 40% skulle det bli igjen ca 6000 rømlinger på gyteplassene. Dette utgjør neppe mer enn ca 3% av antall gytefisk av villaks, hvis vi anslår den totale gytelaksbeholdningen til omtrent 200.000 individer år om annet. Dette er et tall som stemmer bra overens med anslagene gjort av det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning for de 52 nasjonale laksevassdragene (jfr. tabellen ovenfor). Rådet har estimert fangst av rømt oppdrettslaks i elv til ca 3600 - 4200, og en oppgang på 10.300 i elvene i løpet av sesongen 2009 (rapport 2/2010, s.71).

Hvis vi legger NINAs Special Report 36 til grunn, ble det altså beregnet at 35% av oppdrettslaksen på gyteplassene var hunner, hvorav 87% var gytemodne⁶¹. Når vi tar dette i betraktning, kan vi anslå at hvis det pr 1 mill rømte laks er igjen 6000 rømte laks på gyteplassene etter at fisket er avsluttet, og 35% av dette er hunner, hvorav 87% er gytemodne, blir det ca 1830 gytemodne rømte hunner på gyteplassene. Hvis det er 100.000 ville hunner i gytebestanden, utgjør rømte hunner 1,8% av hunnlaksen i elvene på gytetidspunktet. Også dette er et maksimumstall for effektive immigranter, ettersom det er ukjent hvor mange av hunnene som faktisk gyter.

⁶⁰ Ø. Jensen, T. Dempster, E. B. Thorstad, I. Uglem, A. Fredheim 2010: Escapes of fishes from Norwegian sea-cage aquaculture: causes, consequences and prevention, AQUACULTURE ENVIRONMENT INTERACTIONS, Vol. 1: 71–83, 2010, s.74. <http://www.int-res.com/articles/aei2010/1/q001p071.pdf>

⁶¹ Thorstad, E.B., Fleming, I.A., McGinnity, P., Soto, D., Wennevik, V. & Whoriskey, F. 2008. Incidence and impacts of escaped farmed Atlantic salmon *Salmo salar* in nature. NINA Special Report 36. 110 pp, se side 22.

Anslag på 10-30% oppdrettslaks på gyte plassene som en generell regel synes derfor å være kraftig overdrevet. Hvis den gjennomsnittlige gytebestanden er på 200.000 individer, så må det være 20.000 til 60.000 rømte oppdrettslaks på gyte plassene om høsten for at 10-30% skal være korrekt. Med en overlevelse på 1% fra rømming til oppvandring på elv, og 40% oppfisking av rømlinger, må det rømme 3,3-10 millioner oppdrettslaks for at det skal stå igjen så mye rømt laks på gyte plassene. Dette er tall som ikke står i et rimelig forhold til oppdretternes erfaringer, og heller ikke i forhold til såkalt uforklarlig svinn (rubrikken ”annet” i Fiskeridirektoratets statistikk over tap i produksjonen, se avsnitt 4.5.1 Hvor mye laks rømmer?).

Årsaken til ekstremt overdrevne anslag for rømt oppdrettslaks i sjøen og i elvene må være at metodene som benyttes til å skille mellom rømt oppdrettslaks og villaks er mangelfulle. Uansett årsak, så ser det ut til at vi med overbevisende sannsynlighet kan slå fast at vi har å gjøre med en kraftig overrapportering av rømt oppdrettslaks i elvene. Med de metoder som det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning benytter, er det beregnet et moderat innslag av rømt oppdrettslaks på gyte plassene om høsten i de aller fleste nasjonale laksevassdragene.

4.5.4 Har oppdrettslaksen suksess på gyte plassene?

En studie fra 1990-tallet påvist at rømte oppdrettshunner har ca 30% gytesuksess sammenlignet med ville hunner⁶², fordi de har mindre effektiv gyteatferd, bygger færre gytegroper, har flere ugytte rogn etter avsluttet gyting, er mindre effektive mht å dekke til rogn lagt i gytegroperne, får ødelagt flere gytegroper og har større dødelighet på rogn enn ville hunner. Dette kan tolkes som at ikke alle rømte hunner på gyte plassene om høsten blir aktive gytere, at de som gyter oppnår et dårlig resultat, og at dette indikerer at andel rømt oppdrettslaks på gyte plassene er et misvisende mål for produksjonen av kryssinger mellom villaks og rømt oppdrettslaks. Rømte hanner har veldig lav gytesuksess. Imsa-eksperimentet (se neste avsnitt) viste at oppdrettslaksens gytesuksess var 28% av villaksens, og at avkommet i tillegg hadde større dødelighet etter klekking. Det siste kan skyldes at oppdrettshunnenes egg er mindre enn villakshunnenes, og trolig også forskjeller i unnvikelsesatferd i forhold til predatorer.

Datasettene i begge disse studiene skriver seg fra henholdsvis tidlig og sent 1990-tall. Hvis det er korrekt at oppdrettslaksen taper naturlig fitness som følge av avlsmessig framgang for produksjonsegenskaper, må det være rimelig å anta at gytesuksessen til rømt oppdrettslaks er dårligere i dag, ca 15 år senere. Når molekylærbiologiske metoder tas i bruk for fullt i lakseavl vil den avlsmessige framgangen kunne akselerere. Det er en interessant tanke at dette på sikt kan føre til fullstendig eller tilnærmet reproduktiv isolasjon fra villaks.

Det er utført studier som tyder på at de rømte oppdrettshunnenes gytesuksess går nedover når tettheten av ville hunner går oppover (se NINAs review rømminger). Hvis det er korrekt at

⁶² I. A. Fleming, B. Jonsson, M. R. Gross & A. Lamberg 1996: An Experimental Study of the Reproductive Behaviour and Success of Farmed and Wild Atlantic Salmon (*Salmo salar*), *Journal of Applied Ecology* Vol. 33, No. 4, pp. 893-905 <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1690700/pdf/11007327.pdf>

innslaget av rømte gytemodne hunner er beskjedent i de fleste elver, kan dette innebære at gytesuksessen er enda mindre enn målt i de refererte studiene.

4.5.5 Overlevelsen til oppdrettslaksens avkom (krysningslaks)

Svært få krysningslaks overlever hele livssyklusen fra nylagt rogn til klekking, via oppvekst på elva, beitevandringen i havet, og tilbakevandringen til elva som gytemoden laks.

Det er utført to eksperimenter som har beregnet livssyklus overlevelse for avkom etter rømt oppdrettslaks i naturlige elvesystem. Det ene eksperimentet ble utført i elva Imsa i Rogaland⁶³. Der ble vill laks og oppdrettslaks sammenliknet fra utsetting som gyteklare individer til avkommet ble gjenfanget som gytefisk i elva.

Det andre eksperimentet ble utført i Burrishoole i Irland⁶⁴. Der ble både første generasjons og andregenerasjons avkom etter ulike krysninger sammenliknet fra utplanting som øyerogn til de kom tilbake som voksne.

I Imsa-eksperimentet ble oppdrettslaksens reproduksjonssuksess fra gyting til smolt målt til ca 16% av villaksens. Dødeligheten for oppdrettslaksens avkom var størst i de tidligste yngelstadiene. Det ble videre anslått at relativ livssyklus overlevelse var den samme som fram til smolt-stadiet (16%). Det betyr at villaks og krysningslaks skulle ha samme overlevelse i sjøen, men denne kalkylen var basert på svært få observasjoner (4 krysningslaks).

I Burrishoole-eksperimentet ble overlevelsen for ulike typer krysninger fra utplantet øyerogn til smolt beregnet til 50-70% av villaksens. I Imsa-eksperimentet ble gytesuksessen til oppdrettslaksen beregnet til 28% av villaksens, mens overlevelsen til krysningsyngelen de første ukene etter klekking ble beregnet til 70% av villaksens.

I Burrishoole ble det beregnet at avkom etter oppdrettsfisk som gyter på elv har en livssyklus overlevelse på 2% (evt. 4%) sammenliknet med villaks. Studien kartla overlevelsen til avkom etter gruppene 1-7 i tabellen nedenfor. Prosent overlevelse gjennom hele livssyklusen er angitt i kolonnene til høyre. Kolonne 1 er basert på antall smolt som faktisk passerte nedvandringfella i forsøkselva. I kolonne 2 er data korrigert for nedvandring av 0+ yngel forbi nedvandringfella. Korreksjonen er basert på en teori om at villyngel som vandret ned var fordrevet fra oppvekstområdet der den ble klekket, pga konkurranse fra sterkere krysninger. Fordrevet yngel ville gå til grunne nedstrøms hvis bæreevnen i denne delen av elva var fullt utnyttet. Det var relativt flere villaksyngel som vandret nedstrøms enn yngel fra

⁶³ I A Fleming, K Hindar, I B Mjølnerød, B Jonsson, T Balstad, & A Lamberg 2000: Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. Proc Biol Sci. 2000 August 7; 267(1452): 1517–1523. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1690700/pdf/11007327.pdf>

⁶⁴ McGinnity, P., Prodöhl, P., Ferguson, A., Hynes, R., Ó Maoiléidigh, N., Baker, N., Cotter, D., O’Hea, B., Cooke, D., Rogan, G., Taggart, J., & Cross, T. 2003. Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 270: 2443-2450. <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/270/1532/2443.full.pdf>

de andre gruppene. Fordi overlevelsen fram til smoltstadiet da blir mindre for villaksen, burde overlevelsen på dette stadiet bli relativt høyere for de andre gruppene. Denne framgangsmåten var ment å skulle avspeile situasjonen i en elv der bæreevnen for yngel var fullt utnyttet. En slik korrigering ville derfor reflektere den reelle situasjonen i forbindelse med oppvandring av rømt oppdrettslaks med påfølgende gyting. Dette er årsaken til at relativ livssyklus overlevelse i kolonne 2 er høyere.

	1	2
1. Villaks x villaks (kontroll)	100%	100%
2. Tilbakevandret 1.generasjons krysning (F ₁) x villaks)	89%	100%
3. Vill hunnlaks x oppdrettet hannlaks	42%	58%
4. Vill hannlaks x oppdrettet hunnlaks	27%	33%
5. F ₂ = F ₁ x F ₁	(34%)	(63%)
6. F ₁ x oppdrettslaks	31%	62%
7. Oppdrett x oppdrett	2%	4%

Forsøket viste at kryssninger mellom villaks og oppdrettslaks har vesentlig bedre overlevelse gjennom livssyklusen enn avkom etter oppdrettslaks. Kryssninger mellom villaks og rømt oppdrettslaks greier seg mye bedre enn oppdrett x oppdrett.

Gruppe 2 i den irske studien var avkom etter oppdrett x oppdrett som hadde gjennomført en vellykket livssyklus og vendt tilbake for å gyte, og som deretter ble krysset tilbake med villaks. Den ene av foreldrene var altså sterkt selektert i første generasjon (2%, evt. 4% relativ overlevelse), og gruppen fikk dermed hele 89% relativ overlevelse i neste generasjon. Det synes rimelig å tolke dette som et uttrykk for at misstilpasset arvemateriale raskt ble selektert ut av populasjonens genbeholdning.

I Burrishoole ble det dessuten påvist 68% dødelighet for andregenerasjonskryssningene på rognstadiet. Dette ble tolket som et resultat av utavlsdepresjon. Den genetiske distansen mellom vill og oppdrettet laks som inngikk i forsøket var imidlertid relativt stor, ettersom det var villaks fra Irland som ble sammenlignet med oppdrettsstammer avlet fra norsk villaks. Det kan altså ikke uten videre påregnes at en slik utavlseffekt vil vise seg når mer nærbeslektet fisk sammenlignes.

Hvis det er korrekt at det *generelt* oppstår en utavlseffekt når laks som er påvirket av arvemateriale fra oppdrettsfisk krysses tilbake med villaks, vil virkningen av dette være en svært kraftig seleksjon som motvirker at arvemateriale som er uheldig for fitness får etablere seg i elvestammen. Utavlsdepresjon vil i så fall være en sterk barriere mot varig etablering av innkryssete genvarianter. Hovedkonklusjonen til forfatterne av studien var likevel at påvirkningen fra oppdrettslaksen førte til redusert overlevelse for villaksen, og at denne reduksjonen var kumulativ over generasjoner.

Totalt sett er det sannsynlig at Imsa-studien gir en brukbar indikasjon på reproduktiv suksess for rømte oppdretthunner fra gyting til smolt (16%), mens Burrishoole-studien gir en indikasjon på overlevelsen under sjøoppholdet fra smolt til gytefisk. Kryssninger mellom oppdrettslaks og villakshanner hadde 33% av overlevelsen til villaksen i sjøen. Hvis vi

legger dette til grunn, blir relativ livssyklus overlevelse ca 5% ($16\% \times 0,33$) for denne typen kryssninger, som er de mest livskraftige og antas å være hovedårsaken til genflyt fra rømt oppdrettslaks til villaks.

4.5.6 Oppsummering av genstrømmens styrke

Vi kan da sette opp følgende illustrerende regnestykke, som er basert på forutsetninger begrunnet ovenfor, og som viser den relative suksessen i forhold til villaks for en rømt hunnlaks som gjennomfører en vellykket gyting sammen med en vill hannlaks, til avkommet F_1 kommer tilbake for gyting (pkt 3 nedenfor), og videre at F_1 krysser seg med en villaks og får avkom F_2 (pkt 4):

1. 1,8 % oppdrettshunner på gyteplassene
2. 16% reproduktiv suksess fra gyting til smolt (Imsa)

Andel utvandrende smolt som er påvirket av genomvarianter som stammer fra oppdrettlaks kan da beregnes slik: $1,8\% \times 0,16 = 0,29\%$

3. Sjøoverlevelsen settes til 33% av villaks (Burrishoole)

Andel tilbakevandrende gytemoden laks påvirket av genomvarianter med opphav i oppdrettslaks kan da beregnes slik: $0,29\% \times 0,33 = 0,10\%$

4. Utavlseffekt i F_2 : 68% dødelighet på rogn (Burrishoole)

Andel F_2 - plommesekkkyngel med genpåvirkning fra oppdrettslaks kan da beregnes slik:

$$0,10\% \times 0,32 = 0,03\%$$

Regnestykket er en teoretisk modellering, men basert på begrunnede forutsetninger, og illustrerer at det er overveiende sannsynlig at genstrømmen fra rømt oppdrettslaks til villaks er svært liten. Det er trolig riktig å karakterisere den som ubetydelig.

I løpet av et år eller to vil det kanskje bli mulig å måle innslaget av rømt oppdrettslaks i en populasjon med molekylærgenetiske metoder⁶⁵. Det vil da eventuelt bli mulig å kvantifisere genstrømmen fra oppdrettslaks til villaks ved å beregne prosentvis innslag av oppdrettslaks i genomet til individuelle fisk, gitt at man kjenner den molekylærgenetiske forskjellen mellom den opprinnelige villaksbestanden og de ulike avlslinjene av oppdrettslaks.

Selv om dette vil gi informasjon om grad av innkryssing, sier dette likevel ingenting om hvordan innkryssingen påvirker egenskapene til laksen i elva. Dette forutsetter informasjon om sammenhengen mellom QTLs og fitness.

⁶⁵ Karlsson S., Moen T., Lien S., Glover K., & Hindar K. 2011: Generic genetic differences between farmed and wild Atlantic salmon identified from a 7K SNP-chip. *Molecular Ecology Resources*, Special Issue: SNP Development in Non-Model Organisms, Volume 11, Issue Supplement s1, pages 247–253, March 2011

4.6 Motkreftene: naturlig seleksjon og spredningsvandring

4.6.1 Naturlig seleksjon og seleksjonsstyrke

Naturlig seleksjon er en dynamisk mekanisme som renser ut misstilpassete genkombinasjoner og arvemateriale som ikke fremmer fitness. I tillegg vil metapopulasjonseffekter slå inn og tilføre nytt arvemateriale, som i sin tur blir et nytt utgangspunkt for seleksjon. En viss innblanding av oppdrettsfisk vil bli balansert av naturlig seleksjon. Ekstra dødelighet fjerner avkom etter oppdrettsfisk med misstilpassete genvarianter fra miljøet, og resterende avkom etter oppdrettslaks blir tilpasset miljøet. Det er sannsynlig at det eksisterer en tålegrense for innblanding. Denne grensen er foreløpig ukjent, og aldri målt empirisk.

Laks utsettes for kraftig seleksjon i alle livsfaser. Total dødelighet fra gyttede egg til tilbakevandrende gytefisk er normalt mer enn 99%. En tommelfingerregel er at en hunnlaks gyter 1450 egg pr kg kroppsvekt. En stor hunn på 8 kg vil i så fall legge 11600 egg. I en stabil bestand trenger bare 2 individ fra dette kullet reprodusere i neste generasjon. Dette forutsetter en overlevelse på bare 0,17 promille (ca 1 av 6000). Små hunner på for eksempel 2,5 kg legger 3625 egg. Overlevelsen må i så fall være 0,55 promille for at populasjonen skal opprettholdes på samme nivå (ca 1 av 1850). Det er i denne illustrasjonen ikke tatt hensyn til laks som gyter flere ganger, og heller ikke til forekomsten av gytepar som lever hele livet i ferskvann.

En seleksjonsstyrke på mer enn 99% vil raskt sørge for at det bare er individ med god fitness som overlever. Dette innebærer at også krysningslaks som gjennomfører hele livssyklusen med suksess, har vært gjennom en prosess som gjør det svært lite sannsynlig at arvemateriale som ikke fremmer fitness føres videre. Merk at det er villaks med god fitness som utsettes for en seleksjonsstyrke som illustrert ovenfor. I det foregående avsnittet framgikk det at krysningslaks har svært mye dårligere overlevelse enn villaks gjennom alle stadier av livssyklusen. Dette betyr at krysninger utsettes for enda hardere seleksjon, og at renseeffekten i forhold til misstilpasninger blir enda større.

4.6.2 Spredningsvandring

Så vidt vites, er det vanlig å regne med 3-20% spredningsvandring for laks på innsig i Norge. Det skal visstnok være målt et gjennomsnitt på 4% spredningsvandring. Det vil si at relativt mye villaks går opp i en annen elv enn sin hjemmeelv og gyter. Storparten av spredningsvandrerne går opp i elver i samme fjordsystem eller region, men en god del laks kan vandre svært langt, mange ganger til en annen landsdel. Laksestammene i samme fjordsystem eller region danner en metapopulasjon, der det foregår relativt hyppig utveksling av gener mellom stammene.

Den naturlige genstrømmen mellom villaksbestandene antas å være en viktig del av laksens evolusjonære strategi. Genspredning forårsaket av spredningsvandring skaper krysninger mellom stedegen og fremmede stammer, og introduserer genfrekvenser i den mottakende stammen som kan være mer eller mindre gunstig for fitness. Spredningsvandringen er en

naturlig og viktig egenskap som motvirker innavl og opprettholder genetisk variasjon i bestandene.

Det er vanlig å anta at det som oftest er laks fra et dominerende vassdrag i et fjordsystem som eksporterer sine gener til stammer i mindre elver med færre gytefisk ("source-sink" modellen). Import av gener fra mindre elver har trolig små sjanser til å sette sitt preg på stammen i et stort vassdrag. Eksempelvis er det i Halselva i Altafjorden registrert flere oppvandrende laks fra andre elver enn Halselva selv (det Vitenskapelige råd 2/2010, s.43), hvilket illustrerer at den svært tallrike bestanden av Altalaks kan dominere en lite tallrik bestand i samme fjordsystem.

Denne utvekslingen av gener mellom populasjoner er stort sett enveis i systemer preget av et størrelsesmessig dominerende vassdrag, og vurderes positivt ettersom den hindrer innavl i elver med liten gytebestand, og kan tilbakeføre gener til en bestand etter en katastrofe (for eksempel isgang, storflom eller rotenonbehandling).

Ettersom villaksen har beholdt både egenskapen *homing* og egenskapen *straying*, viser dette, som tidligere påpekt, at begge strategier gir reproduktiv suksess. Ettersom *homing* har så stor overvekt, vil dette gi en tendens til seleksjon for å adaptere til stedegen elv. Men denne selektive kraften motvirkes av *straying*, som sammen med nødvendigheten av å opprettholde fleksibilitet i forhold til skiftende miljøforhold i ferskvann (plastisitet), utgjør en sterk selektiv kraft for genetisk variasjon (jfr diskusjonen i avsnittet 4.3.1 *Fleksibilitet*). Som påpekt tidligere, er det rimelig å tenke seg at det finnes et optimumspunkt for balansen mellom *homing* og *straying*, og at det kan være ulike optimum i ulike elver. Det er rimelig å forvente at det først og fremst er i elver med særegne miljøforhold som er stabilt forskjellige fra andre elver, at vi finner tydelige tegn til lokal adaptasjon.

I en metastudie ble det påvist at selv om det eksisterer en tendens til lokal adaptasjon, så forekom det i 23-35% av tilfellene at ikke-stedegen stamme hadde bedre fitness i en ny elv enn den stedegne stammen som holdt til der⁶⁶. Studien rapporterte også at jo lengre avstanden var fra hjemmevassdraget, jo dårligere gjorde ikke-stedegen stamme det. Dette kunne påvises når avstanden var større enn 200 km, og var særlig markert når avstanden oversteg 400 km.

I Norge er spredningsvandring mest vanlig innenfor avstander på 200 km. Et forsøk i Imsa viste at omtrent $\frac{3}{4}$ av laksen som ikke kom tilbake til Imsa, gikk opp i elver innen en avstand på 60 km⁶⁷. Spredningsvandrerne spredte seg imidlertid til elver langs kysten fra Akershus til Finnmark, med hovedmengden til Vestlandselver fra Rogaland til Møre og Romsdal innen 420 km fra hjemmeelva. I denne studien var det ca 6% av laksen som vandret opp i andre elver enn hjemmeelva, og relativt flere tosjøvinterlaks (9%) enn ensjøvinterlaks (5%) ble spredningsvandrere.

⁶⁶ D J Fraser, L K Weir, L Bernatchez, M M Hansen, E B Taylor. (2011) Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis. *Heredity* (2011) 106, 404–420, se s.409
<http://www.nature.com/hdy/journal/v106/n3/pdf/hdy2010167a.pdf>

⁶⁷ Jonsson, B. & Jonsson, N. 2001. Feilvandring hos oppdrettslaks og villaks. NINA Oppdragsmelding 720: 1-21.

Studier av spredningsvandring, og metastudien av lokal adaptering, kan tyde på at effekten av lokal adaptasjon suksessivt påvirker fitness sterkere når avstanden til hjemmeelva øker. Dette kan skyldes at økende geografisk distanse gir økende genetisk misstilpasning, og geografisk nærhet fører til utvikling av økende grad av slektskap på grunn av hyppigere immigrasjon fra fremmede stammer fra nabolaget.

4.6.3 Gentilførsel fra avslaks

Det synes som et betimelig spørsmål å stille om hvorfor gentilførsel fra ikke-stedegen stamme vurderes positivt fordi det er naturlig, mens tilførsel av de samme genene (men med andre frekvenser) fra avlet laks ikke vurderes som et bidrag til økt genetisk variasjon. Hvis det er korrekt at oppdrettslaks ikke inneholder arvemateriale som kan *reducere* variasjonen i funksjonelle gener hos villaks, så er det vanskelig å se at innkrysning av avslaks kan forårsake skade. Hvis det er slik at innkrysning kan *øke* frekvensen av sjeldne alleler hos villaks, så vil dette enten være en fordel, eller hvis det er en ulempe, så vil slike genvarianter raskt renses ut igjen.

En undersøkelse fra 7 norske elver viste at den antatte tilførselen av arvemateriale fra oppdrettslaks ikke førte til en utarming av det genetiske mangfoldet hos villaksen, selv i elver med svak villaksbestand, og at gentilførselen fra rømt oppdrettslaks kan ha vært en fordel for den genetiske variasjonen i noen av disse populasjonene ⁶⁸. Det er ikke urimelig å tolke dette som at rømt oppdrettslaks kan fungere som en genbank noen villakspopulasjoner kan ha fordel av, i det minste i visse situasjoner.

Nofima peker i sin review på at i restaureringsprosjekter vil det være mest fordelaktig å benytte genetisk materiale fra nabovassdrag, hvis det ikke er mulig å benytte den stedege stammen. Den optimale løsningen vil alltid være å bygge opp igjen den stedege gytestammen. Men dersom restaurering av en sterkt svekket laksestamme verken kan baseres på naturlig vekst av gytebestanden, eller på utsetting av klekkeriprodusert yngel av stedegen stamme eller en annen stamme i samme metapopulasjon, så kan det være bedre med krysningyngel enn ingenting. Det er i alle fall vanskelig å skjønne at det er skadelig eller uønsket dersom krysninglaks skulle lykkes i å kolonisere et tilnærmet fisketomt vassdrag, med det resultat at det bygger seg opp en livskraftig stamme der. En slik vellykket rekolonisering vil i tilfelle måtte bety at naturlig seleksjon og tilfeldig drift har resultert i lokal adaptasjon, og at den nyetablerte stammen ikke lengre er typisk for sin opprinnelse som oppdrettslaks.

I forlengelsen av dette resonnementet må vi også spørre om rømt oppdrettslaks styrker eller skader restbestanden i elver med sterkt svekkete gytebestander. Ettersom det er lite trolig at villaks utkonkurreres av rømt oppdrettslaks på gyte plassene, vil avkom etter krysninger øke totalproduksjonen av yngel og smolt i elva, når elvas bæreevne ikke er fullt utnyttet av villaksyngel. Gjennom naturlig seleksjon vil misstilpassete individer renses ut, men hvis ikke

⁶⁸ Øystein Skaala, Vidar Wennevik and Kevin A. Glover. 2006. Evidence of temporal genetic change in wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., populations affected by farm escapees. ICES J. Mar. Sci. 63: 1224-1233 <http://icesjms.oxfordjournals.org/content/63/7/1224.full.pdf>

dødeligheten for krysningene er total i løpet av livssyklusen, kan det hende at gytebestanden i neste generasjon øker.

I en publikasjon fra Havforskningsinstituttet⁶⁹ henvises det til en kansellerings-effekt som oppstår når fisk fra genetisk ulike oppdrettslinjer krysses inn i ville bestander. En slik kansellerings-effekt er modellert med reelle genetiske data (Besnier m.fl., innsendt manuskript), og det ble demonstrert at i noen tilfeller kan det være vanskelig eller umulig å påvise innkryssing av oppdrettslaks i ville bestander, selv ved relativt høye nivåer av innkryssing. Dette kan tolkes som at genvarianter som er typiske for oppdrettslaks enten forsvinner ved befruktingen, på rognstadiet, eller at de elimineres gjennom naturlig seleksjon.

Flere studier har vist at planter avlet for resistens mot sykdommer har hatt en fitness-fordel i vill tilstand⁷⁰. En eventuell skadevirkning av bedre fitness for krysningene må i så fall oppstå som en følge av at de sterkere krysningene kan få et konkurransefortrinn i forhold til andre arter. Det virker urimelig å forvente tilsvarende problemstillinger for villaks.

4.7 Kommentarer til NINA Rapport 622

NINA la i november 2010 fram rapporten *Regionvis påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander i Norge*⁷¹. Rapporten konkluderer med at bare en 0-vision for rømninger vil kunne sikre norske villaksbestander mot uheldig genetisk påvirkning, og at det pr 2009 har skjedd store negative endringer i andelen gytefisk med villaksbakgrunn i mange regioner av Norge. Rapportens vurdering av status pr 2009 er ikke basert på faktiske målinger, men på teoretisk modellering.

Konklusjonene i NINA-rapporten hviler på 2 forutsetninger:

1. at naturlig seleksjon har en neglisjerbar effekt på enveis-genstrømmen fra rømt oppdrettslaks til villaks, og
2. at størrelsen på genstrømmen er meget betydelig.

Forfatterne beskriver modelleringen av genstrømmen slik:

”Vi har i noen grad brukt modellen og eksperimentene den bygger på, til å beregne genstrømmen fra rømt oppdrettslaks til vill laks. Effekten av t generasjoner med enveis

⁶⁹ Kevin A. Glover, Kjetil Hindar, Sten Karlsson, Øystein Skaala og Terje Svåsand (2011) Genetiske effekter av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander: utforming av indikatorer. Havforskningsinstituttet, rapport 5/2011, se s.21

⁷⁰ F.eks. Mercer KL, Andow DA, Wyse DL, Shaw RG (2007) Stress and domestication traits increase the relative fitness of crop-wild hybrids in sunflower. *Ecology Letters*, **10**, 383–393. http://mcf.ethz.ch/07-Mercer_et_al-EcoLet.pdf

⁷¹ Diserud, O.H., Fiske, P. & Hindar, K. 2010 Regionvis påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander i Norge. NINA Rapport 622. 40 s. <http://www.nina.no/archive/nina/PPPBasePdf/rapport/2010/622.pdf>

genstrøm fra oppdrettslaks på allelfrekvensen (qt) i en villaksbestand, kan uttrykkes som

$$qt = (1-m)tq_0 + [1 - (1-m)t]qm$$

der q_0 er allelfrekvensen i villaksbestanden før immigrasjonen av rømt oppdrettslaks, q_1 er allelfrekvensen i villaksbestanden etter immigrasjonen, m er genstrømmen, og qm er allelfrekvensen til immigrantene (Hedrick 1983). Denne likningen kan brukes til å beregne halveringstiden for den genetiske forskjellen mellom oppdrettslaks og villaks, som blir $t_{0,5} = \ln(0,5) / \ln(1-m)$ generasjoner. Formlene antar at den genetiske driften (dvs tilfeldige genetiske forandringer) er liten relativt til genstrømmen, og at allelfrekvensene til immigrantene er stabile." (s.32 i rapporten)

Modellen forutsatte at halvparten av den rømte oppdrettslaksen rømte tidlig i sjøfasen, og resten sent i livet. Den første gruppen ble antatt å ha samme gytesuksess som laks utsatt som smolt, mens den andre har en gytesuksess som fisk som ble tatt rett fra en oppdrettsmerd. Overlevelsen til avkom av villaks, oppdrettslaks og kryssningene ble antatt å være lik gjennomsnittet av den som ble målt i Imsa-eksperimentet (F_1 -generasjonen) og i Burrishoole-eksperimentene (F_1 - og F_2 -generasjonene).

For ytterligere beskrivelse av metoder og forutsetninger henviser forfatterne til en tidligere NINA-rapport ⁷². Denne rapporten bygger i sin tur på en tidligere publisert studie av Hindar et al. ⁷³. Nofima påpeker i sin review (s.33) at dette er en hyppig sitert artikkel, men at få studier har kritiske merknader til de valgte forutsetningene. Nofima tilbakeviser modellen i en grundig kritikk (se avsnitt 6.4.2 i Nofimas genetikk-review).

Forfatterne innser tilsynelatende selv at modellen må gi et forhåndsbestemt resultat, når de skriver:

"I modellene for genstrøm ovenfor, er sluttresultatet alltid det samme – at villaksbestanden etter kortere eller lengre tid blir lik oppdrettslaksen. Hastigheten på hvor lang tid det tar å nå dette resultatet, bestemmes av genstrømmen fra oppdrettslaks til villaks." (s.35)

Modellen er misvisende, fordi den ikke inneholder noen mekanisme som virker i motsatt retning i forhold til enveis-genstrømmen som er modellert. Det følger da rent matematisk at selv en svært liten genstrøm vil sette et avtrykk på den mottakende populasjonen, hvis det bare går lang nok tid. Modellen er med andre ord en selvoppfyllende profeti.

⁷² Hindar, K. & Diserud, O. 2007 Sårbarhetsvurdering av ville laksebestander overfor rømt oppdrettslaks. NINA Rapport 244, 45 s. <http://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/rapport/2007/244.pdf>

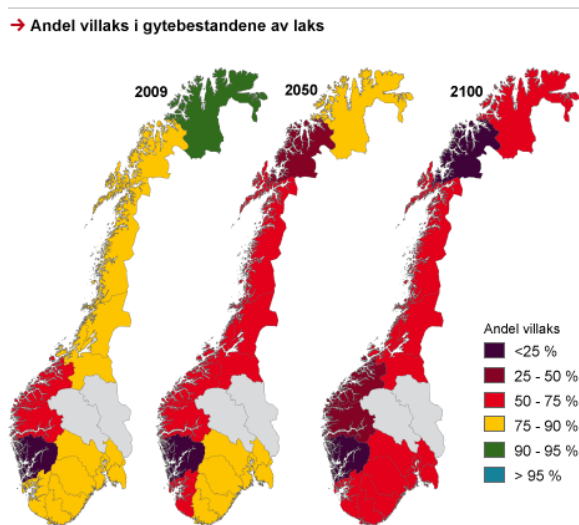
⁷³ Hindar, K., I. A. Fleming, P. McGinnity and O. Diserud 2006 Genetic and Ecological Effects of Salmon Farming on Wild Salmon: Modelling from Experimental Results. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil **63**: 1234-1247.

Det er for øvrig interessant at i en felles rapport fra NINA og HI beskrives problemene med å kvantifisere genstrømmen slik:

”...den faktiske graden av innkryssing og hybridisering mellom oppdrettslaks og vill laks i disse bestander er nærmest ukjent. For å kunne diskutere genetisk påvirkning må en starte med å kvantifisere sammenhengen mellom andel rømt oppdrettslaks og målbare genetiske endringer, og deretter beregne størrelsen på disse endringene.”⁷⁴

NINAs modell er basert på 20% innkryssning, mens den samme medforfatteren i en nyere rapport ser ut til å mene at den faktiske graden av innkryssning er ukjent.

Figuren som foregir å illustrere villaksens endelikt, stammer fra denne rapporten, og er gjengitt nedenfor.



KILDE: Norsk institutt for naturforskning, 2011 / www.miljøstatus.no

4.8 Kan yngel av krysningslaks påvirke produksjonen av villakssmolt?

Avkom etter rømt oppdrettslaks (krysningsyngel) vokser raskere, og kan på grunn av sitt størrelsesfortrinn utkonkurrere den mindre villaksyngelen i kampen om territorier i elva. Hvis villaksyngel taper kampen om territorier, kan dette redusere produksjonen av villakssmolt, i de tilfeller der elvas bæreevne for yngel er fullt utnyttet. Trolig vil denne effekten slå inn bare når det er en høy andel krysningsyngel i forhold til villaksyngel. Selv om enkelte krysningsyngel kan utkonkurrere enkelte villyngel, har kryssningene totalt sett svært mye dårligere overlevelse i ferskvannsfasen enn villyngelen.

I Imsa-eksperimentet ble oppdrettslaksens reproduksjonssuksess målt til ca 16% av villaksens. Dødeligheten for oppdrettslaksens avkom var størst i de tidligste yngelstadiene. Produksjonen

⁷⁴ Kevin A. Glover, Kjetil Hindar, Sten Karlsson, Øystein Skaala og Terje Svåsand (2011) Genetiske effekter av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander: utforming av indikatorer. Havforskningsinstituttet, rapport 5/2011, se s.27

av villsmolt ble beregnet til å være ca 30% lavere enn det en skulle forvente ut fra en bestand-rekruttering modell. Dette ble tolket som et resultat av at krysningssyngel utkonkurrerte villakssyngel. I lys av den svært mye dårligere overlevelsen til krysningssyngel totalt sett, er dette i utgangspunktet et paradoks.

I Burrishoole-eksperimentet ble tre årsklasser satt ut som øyerogn ovenfor en fiskefelle. Tolkningen av resultatene var at alle gruppene som var avkom av oppdrettslaks og krysninger hadde redusert overlevelse i naturen, men at krysningene vokste raskere enn villaks og fortrenget disse i deler av yngelstadiet.

En kanadisk studie⁷⁵ av konkurransen mellom krysninger og villaks beregnet at dersom mindre enn 15% av yngelbestanden i elva er krysninger, er det lite sannsynlig at dødeligheten til villakssyngelen i elva påvirkes negativt. Forskerne bak studien mener at vi trolig må opp i 30-50% krysninger for at effekter skal bli synlige. Både i Imsa-eksperimentet og i Burrishoole-eksperimentet hadde antall gytt/utlagte rogn stor overvekt av avkom etter oppdrettslaks. I Burrishoole var bare ca 20-25% av rogn fra villaks, mens det i Imsa var 40% villaksrogn.

I lys av den kanadiske studien er det sannsynlig at den kunstige skjevfordelingen mellom villaks- og oppdrettsrogn signifikant har påvirket resultatene. Suksessen til oppdrettslaksen kan ha blitt betydelig overestimert, og omvendt at suksessen til villaks kan ha blitt tilsvarende underestimert. Det er de to eksperimentene i Imsa og Burrishoole som brukes som bevisene på at produksjon av krysningssyngel i elvene vil føre til nedsatt total smoltproduksjon, og dermed på sikt svekke stammen.

Disse forsøkene ble altså planlagt og gjennomført på en måte som kan ha gitt et resultat som ikke forekommer i naturen, der det i alle fall er svært sjeldent at det gytes mer avlspåvirket rogn enn ren villaksrogn. Det må også påpekes at det ikke er *målte* reduksjoner i produksjon av villaks som er lagt til grunn for vurderingen av konkurranseeffekten. Produksjonen av villakssmolt er beregnet på grunnlag av en bestand-rekruttering modell, og er altså en teoretisk størrelse.

Den mest sannsynlige mekanismen som kan forklare at krysningssyngel kan utkonkurrere villakssyngel når det bare blir mange nok av dem, er dominans i territorialitet. Dominans i konkurranse om territorier er ganske sikkert en egenskap med stor variasjon (kanskje normalfordelt). Jo flere krysningssyngel som er til stede i absolutt antall og relativt til antall villakssyngel, jo flere *dominante* krysningssyngel vil det også være. Omvendt vil det i en slik situasjon være relativt færre dominante villakssyngel. Effektene man registrerte i Burrishoole og Imsa kan følgelig forklares av at det totale styrkeforholdet mellom krysninger og villaks var forskjøvet på en unaturlig måte.

⁷⁵ Houde, A.L.S., Fraser, D.J., og Hutchings, J.A. 2010: Fitness-related consequences of competitive interactions between farmed and wild Atlantic salmon at different proportional representations of wild-farmed hybrids. ICES Journal of Marine Science, 67: 657–667.

4.9 Oppsummering, vurderinger og kunnskapshull

I erkjennelse av at vi har ufullstendige kunnskaper om bevaringsenhetene og prosessene som foregår der, bør det snarest settes i gang genetisk kartlegging av norske laksestammer med sikte på å definere forvaltningsenheter på høyere nivå enn elvepopulasjoner. Fordi både naturlig og menneskeskapt endring av miljøet er uunngåelig, blir hovedoppgaven å sikre villaksens evolusjonære utviklingsmuligheter. Tilstrekkelig genetisk variasjon må være til stede i store nok enheter til at laksen har mulighet for å tilpasse seg miljøendringer gjennom naturlig seleksjon.

Laksens leveområder i ferskvannsfasen i Norge er i løpet av de siste 100 år betydelig degradert. Produksjonen av laksesmolt er satt tilbake på grunn av vassdragsreguleringer, sur nedbør, nedsmittning med *Gyrodactylus salaris*, fysiske inngrep (eks. elveforbygninger og uttak av grus), og forurensning fra landbruk og industri. Villaksutvalget beregnet i 1999 at smoltproduksjonen var redusert med 45-68% på grunn av disse faktorene, og at dette utgjorde 2,6 – 3,6 mill smolt pr år⁷⁶. Utvalget mente at smoltproduksjonen ville økt med 50% i forhold til et basisnivå på 6 mill smolt, hvis disse faktorene hadde blitt eliminert. I dag vil det være naturlig å utvide listen med en faktor til: varmere sommervann i elvene i Sør-Norge, et forhold som har størst betydning i små elver med liten sommervannføring.

Verken påvirkning fra oppdrettsnæringen eller svekkelsen av smoltproduksjonen i elvene kan forklare den plutselige og synkrone kollapsen i samtlige nordatlantiske land på slutten av 1980-tallet (se avsnitt 5.3.1 Synkront kollaps). Årsaken til kollapsen er forklart i kapittel 6: Marin overlevelse. Beiteforholdene i havet er den dominerende bestandsregulerende faktoren, men det er likevel slik at miljøforringelsen i elvene er et viktig bestandsregulerende element. Når både smoltproduksjonen og post-smoltens marine overlevelse reduseres, sier det seg selv at produksjonen av villaks går ned.

Vi må erkjenne at i hvert fall vassdragsreguleringer og fiskeoppdrett har kommet for å bli, og dette må være utgangspunktet for å definere realistiske mål for genetisk mangfold. Det er ikke sikkert at alle de 45 elvestammene som nå er utryddet lar seg rekonstruere, eller at alle de 32 elvestammene som DN nå klassifiserer som truet lar seg redde. Til sammen utgjør tapte og truete elvestammer 17% av de 452 elvene som har eller har hatt lakseførende strekninger. Av de 1161 elvene og bekkene med sjøaure, er det 28 som er tapt, og 18 som er truet (4%)⁷⁷. Habitatsforbedrende tiltak vil kunne gjøre det mulig å gjenoppbygge truete og noen utryddete

⁷⁶ NOU 1999:9: Til laks åt alle kan ingen gjera? <http://www.regjeringen.no/nb/dep/md/dok/nou-er/1999/nou-1999-09/2.html?id=141592>

⁷⁷ Hansen LP, Fiske P, Holm M, Jensen AJ, Sæggrov, H. 2008. *Bestandsstatus for laks i Norge*. Prognoser for 2008. Rapport fra arbeidsgruppe. Utredning for DN 2008-5, og Direktoratet for naturforvaltning. 2009. *Bestandsutvikling hos sjøørret og forslag til forvaltningstiltak*. Notat 2009-1.

bestander. Kalking av sure vassdrag har medført at 12% av samla laksefangst i elv nå blir fisket i elver som for få år siden produserte lite eller ingenting⁷⁸.

Trusselen fra rømt oppdrettslaks er neppe særlig stor, i det omfanget rømninger har hatt hittil. Diskusjonen i dette kapitlet har *sannsynliggjort* at omfanget av genstrømmen fra avlslaks til villaks er moderat eller liten i de aller fleste elver, og at effekten av naturlig seleksjon og spredningsvandring trolig visker ut det genetiske avtrykket som rømt oppdrettslaks kan sette på villaksen. Det må likevel erkjennes at det eksisterer kunnskapshull som bør tettes før det kan signaliseres ”faren over”.

På litt lengre sikt kan omfanget av rømninger øke hvis lakseoppdrett fortsetter å vokse, under forutsetning av at rømningene øker i proporsjon med produksjonsveksten. Tiltakspakken som oppdrettsnæringen har satt i gang i 2011, kan føre til en nedgang i rømninger selv om det blir produksjonsvekst.

Hvis den rømte oppdrettslaksens reproduktive suksess opprettholdes på samme nivå som i dag, betyr dette at enveis-genstrømmen vil være proporsjonal med antall rømlinger. På den andre siden er det ikke usannsynlig at rømt oppdrettslaks vil få stadig dårligere naturlig fitness som følge av avlsarbeidet, slik at en eventuell vekst i antall rømlinger kan nulles ut av redusert reproduktiv suksess. Akselerert avlsmessig framgang som følge av økende bruk av molekylærgenetiske metoder kan på lengre sikt føre til hel eller delvis reproduktiv isolasjon av oppdrettslaks fra villaks. Dette spørsmålet bør studeres nærmere.

En tallrik metapopulasjon vil tåle større innvandring av rømt oppdrettslaks enn en liten elvestamme. Dette er en tilleggsgrunn for at etablering av metapopulasjoner (MUer) som genetiske forvaltningsenheter vil være hensiktsmessig. Det haster med kartlegging av hvordan de norske elvestammene er strukturert, med å definere forvaltningsenhetene, og med å etablere målepunkt som karakteriserer disse enhetene. Slike tilstandspunkt kan brukes til å måle endring i genetisk variasjon og fitness over tid. Det bør utvikles et program for bevaring av genressursen norsk villaks, basert på kartlegging av variasjonen i fitness-relaterte egenskaper.

En del elver har hatt sterkt svekkete bestander i lang tid. Det er særlig i disse elvene at rømt oppdrettslaks kan utgjøre et betydelig innslag på gyteplassene om høsten. Skjebnen til villaksen i disse elvene er en problemstilling som krever spesiell oppmerksomhet. Per i dag foreligger det sprikende observasjoner med hensyn til hvordan rømt oppdrettslaks påvirker villaksen i slike elver. Det er mulig den pågående forskningen i Guddalselva (Hardanger) vil belyse dette bedre. Det vil likevel være behov for nye undersøkelser i denne typen elver, med sikte på å framskaffe kunnskap om avkom etter oppdrettslaks kan bidra til å styrke sterkt svekkete bestander, eller om det forholder seg omvendt. Slike forsøk bør fokusere på spørsmålene om naturlig seleksjon gjennom hele livssyklusen i en eller to generasjoner kan øke fitness for krysningslaks til et nivå tilsvarende stedegen stamme, om den genetiske

⁷⁸ Trygve Hesthagen, redaktør 2010. Etablering av nye laksestammer på Sørlandet. Erfaringer fra arbeidet i Mandalselva og Tovdalselva etter kalking. DN-utredning 7-2010

avstanden mellom slik krysningslaks og stedegen stamme er liten eller stor, og om den genetiske variasjonen målt som QTLs for fitness kan opprettholdes.

Det er altså behov for oppgradert kunnskap på mange områder:

1. Kartlegging av genetisk struktur, definering av forvaltningsenheter. Ifølge det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning pågår det en utvikling av en genetisk baseline for norske laksebestander som vil omfatte ca 100 bestander når den er ferdig (se1/2009, s.91). Resultatene fra dette arbeidet er enda ikke publisert.
2. Kartlegging av QTLs og koplingen til fitness-egenskaper hos villaks.
3. Måling av omfanget av genstrømmen fra avlet laks til villaks, ved å kartlegge det reelle innslaget av rømt oppdrettslaks på gyte plassene, reproduktiv suksess for avslaks, avkommets livssyklus overlevelse, og reproduktiv suksess i neste generasjon. Dette kan også legges opp slik at det tjener som benchmarking av fitness, ved at man måler eventuelle endringer fra generasjon til generasjon både for villaks og avslaks. Trolig kan det nå benyttes molekylærgenetiske metoder til slike forsøk.
4. Homing og straying: lokal adaptasjon versus genetisk variasjon, genetisk spesialisering kontra genetisk fleksibilitet. Finnes det en optimal balanse mellom disse to evolusjonære kreftene, og er den i tilfelle stammespesifikk?
5. Effekten av naturlig seleksjon på fitness-egenskaper for krysningslaks: har F_1 eller F_2 samme eller dårligere fitness enn villaks?
6. Påvirkning av arvematerialet til villaksstammer fra spredningsvandring og rømminger – er det forskjeller mellom de to kildene? Er for eksempel den genetiske avstanden mellom avslaksen og den importerende stammen signifikant større enn avstanden til en kildestamme i en annen metapopulasjon, og har avkommet ulik fitness?
7. Har norsk avslaks tapt alleler, eller snakker vi kun om frekvensforskyninger?
8. Nye studier av effekten av konkurransen i elvemiljøet mellom krysningsyngel og villaksyngel på vassdragets totalproduksjon av smolt og gytefisk, basert på en realistisk fordeling av villaksyngel og krysningsyngel.

5. Lakselus

5.1 Problemstillingen

Lakselus vurderes av mange som en hovedgrunn til at marin overlevelse for villaks og sjøaure er redusert. Problemstillingen fikk økt oppmerksomhet i 2009, etter at det ble kjent at lakselus var i ferd med å utvikle resistens mot noen av substansene som brukes til behandling mot lus i oppdrettsanleggene. Laksefiskesesongen 2010 startet med at det ble hengt opp store bannere langs mange elver med påskriften ”Lakselusa dreper villaksen”. Men er dette en uproblematisk påstand? Er det dokumentert at lakselus har populasjonsregulerende effekt?

Etter en gjennomgang av vitenskapelige publikasjoner og utredninger bestilt av ulike forvaltingsorgan for villaks og oppdrett, var den foreløpige konklusjonen i notatet *Prosjekt lakselus* fra august 2010 at det er svært usannsynlig at lakselus har populasjonsregulerende effekt på nasjonalt nivå, meget usannsynlig at den har det på regionalt nivå, og sannsynlig at den heller ikke har det på lokalt nivå. I dette kapitlet er framstillingen og vurderingene basert på utvidet og oppdatert informasjon.

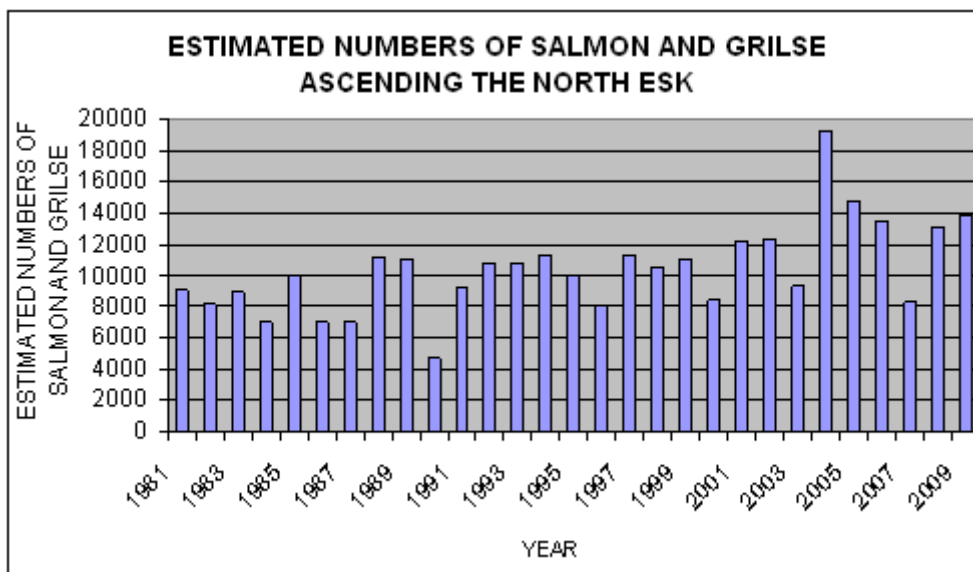
5.2 Er det en sammenheng mellom lakseoppdrett, lakselus og villaksens utvikling?

En mye brukt modell ⁷⁹ for å beskrive hvilken trussel lakselus utgjør for villaksen sier at smittetrykket på villaksen er proporsjonalt med antall gravide hunnlus i sjøen, og dette er igjen proporsjonalt med antall oppdrettslaks i sjøen. Hvis det er en sammenheng mellom smittetrykket (i form av gyte lakselusegg og klekte copepoditter av lus) og laksens overlevelse under sjøoppholdet, skulle vi sett en klar tilbakegang i villaksfangsten i Norge, i takt med at antall oppdrettslaks i sjøen har vokst fra ca 95 mill i 1994, via 180 mill i 2001 til 330 mill i 2010 ⁸⁰. Dette har ikke skjedd, og modellen er derfor misvisende.

Mange laksebestander i oppdrettsfrie områder (for eksempel Kolahalvøya, Kvitsjøen, England, Frankrike, Spania, Labrador og deler av Nova Scotia og New Foundland) har hatt den samme negative utviklingen som laks fra områder med lakseoppdrett. Mange regioner og elvestammer i oppdrettsintensive områder har ikke hatt en negativ utvikling, og har også greid seg bra gjennom den perioden på slutten av 1980-tallet da vi fikk et synkront sammenbrudd for et betydelig antall laksestammer i alle nordatlantiske land. Elvestammer som har greid seg bra finner vi spredt langs hele norskekysten, og også i andre land (se eksempelet North Esk på neste side). Et slikt mønster stemmer ikke overens med en forklaringsmodell som tilsier at jo flere gytmodne lusehunner som finnes i sjøen, jo større blir dødeligheten på villaksen.

⁷⁹ Heuch, P. A. & Mo, T. A. 2001. A model of salmon louse production in Norway: Effects of increasing salmon production and public management measures. *Diseases of aquatic Organisms* **45**, 145-152

⁸⁰ Fiskeridirektoratets statistikk, Beholdning pr 31.12, <http://www.fiskeridir.no/statistikk/akvakultur/statistikk-for-akvakultur/laks-regnbueoerret-og-oerret>



Elva North Esk i Skottland er en av de mest gjennomforskede lakselvne i verden. The Freshwater Fisheries Laboratory har drevet en fisketeller i Logie siden 1981. Grafen bygger på registreringer i denne telleren. Figuren er lastet ned fra <http://www.fishpal.com/Scotland/Esk/AboutTheEsk.asp?dom=Esk>

5.2.1 Oppdrettslaksens rolle som produsent av luseegg

Det virker intuitivt korrekt at jo flere gravide lakselushunner som fins i sjøen, jo flere luseegg og copepoditter blir det, og jo større blir infeksjonstrykket både på villfisk og oppdrettsfisk. Hvis det skulle være så mye som 0,5 gravide lushunner pr oppdrettslaks (tiltaksgrensen), blir det 165 millioner av dem i oppdrettsanleggene langs norskysten⁸¹. Normalt er det atskillig færre gravide hunnlus pr laks, kanskje bare halvparten eller mindre. Likevel blir det et stort tall, som kan sammenlignes med for eksempel 20 lus pr sjøaure i en bestand på la oss si 700.000 (totalt 14 millioner lus), eller 10 lus pr laks i en bestand på 2,5 millioner villaks og rømte oppdrettslaks (25 millioner lus). Tallene er konstruerte og rent illustrerende, men trolig av en rimelig størrelsesorden, og belyser poenget med oppdrettslaksens tallmessige dominans som vert for lakselus.

Det er åpenbart at oppdrettsnæringen er en årsak til produksjon av luseegg. Hvis det er en direkte sammenheng mellom antall lakselus på fisk i sjøen, smittepresset mot villfisk, infeksjonsnivået på villfisk, og villfiskens overlevelse og yteevne i sjøen, er det rimelig å anta at oppdrettsnæringen er en vesentlig bidragsyter til villaksens problemer. Spørsmålet om gyting av luseegg kan skade villfisk forutsetter at vi har kunnskap om:

1. i hvilken grad luseegg blir til fastsittende lus, og
2. hvor skadelig fastsittende lus er for *bestands*utviklingen til villaks og sjøaure.

⁸¹ Beholdningen av oppdrettslaks var 330 mill pr 31.12.2010.

Hvis lakselus er et problem for vill laksefisk, så er det et paradoks at Norge har verdens største oppdrettsvirksomhet basert på laks, og samtidig har vi også det største og mest livskraftige bestandskomplekset av vill atlantisk laks. Den norske villaksen har hatt den minste tilbakegangen sammenlignet med alle andre land i Nord-Atlanteren (med et mulig unntak for Island, der villaksen ser ut til å ha framgang i senere år). Dette er like kontraintuitivt som det er intuitivt at standardmodellens formel tilsynelatende er korrekt: antall gravide lakselushunner er proporsjonalt med antall gytteluseegg, som er et uttrykk for infeksjonstrykket på villaks, som forutsetningsvis påvirker villaksens overlevelse og er bestandsregulerende.

5.2.2 Bærekraftig produksjon av luseegg?

Det er som nevnt utviklet en modell for å beregne den totale luseeggproduksjonen i Norge. Fra denne modellen er det avledet en tålegrense på 10 – 50 millioner kjønnsmodne hunnlus. NINA la modellen til grunn for sin høringsuttalelse til *"Forskrift om kapasitetsøkning i lakse- og ørretoppdrett i 2010"*⁸², der de begrunnet sin bruk av modellen med at den ikke er bestridt vitenskapelig. NINA beregnet høsten 2009 antall hunnlus til 6-10 ganger bærekraftig nivå, og konkluderte med at *"en ytterligere kapasitetsøkning i oppdrett (er) uforenlig med de nasjonale mål om bevaring av våre laksebestander slik det er formulert i St.prp. 32 "Om vern av villaksen og ferdigstilling av nasjonale laksevassdrag og laksefjorder"*. (side 4 i NINAs brev)

Hvis NINA har rett, ville det være rimelig å forvente at en mangedobling av lusnivået i forhold til bærekraftig nivå skulle hatt dramatiske konsekvenser for bestand og fangst av villaks og sjøaure. Etersom det ikke lar seg påvise at vi har hatt en fangstreduksjon, er den motsatte konklusjonen nærliggende: at bærekraftig nivå *ikke* er, eller har vært, overskredet.

5.2.3 Mye lus gir gode villaksår?

Både programmet Nasjonal overvåking av lakselus og det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning har rapportert at lusesituasjonen var verst på slutten av 1990-tallet. Heuch og Mo estimerte i 2001 (se fotnote 77) antall luseegg til 88 milliarder i 1988 og 111 milliarder i 1999, eller henholdsvis 34 og 43 ganger større enn det de definerte som det naturlige nivået på 2,6 milliarder luseegg. Hvis lakselus virkelig påvirker overlevelsen til postsmolten i en nasjonal skala, følger det logisk at effekten skulle vist seg som en negativ trend i fangststatistikken for laks i påfølgende år. Men 2000 og 2001 var tvert om de beste årene for oppfisket kvantum etter 1988, og 2002 og 2003 var også over gjennomsnittet. Lakselusmodellen forklarer ikke en slik utvikling.

En studie publisert i 2009 fant en korrelasjon mellom antall gravide lakselushunner på oppdrettslaksen og copepodittmengden i en skotsk fjord, men ingen korrelasjon mellom gjennomsnittlig copepodittmengde i vannsøylen og mengden av gravide lakselushunner på

⁸² NINA, brev til Fiskeridepartementet datert 01.12.2009, http://www.nina.no/archive/nina/Info/tillegg%20til%20nyheter%20internett/pdf/H%F8ringsbrevNINA_2009.pdf

vill laksefisk i fjordsystemet ⁸³. I denne studien ble det samlede antall gravide hunner på oppdrettslaksen i fjorden beregnet til å være 29 – 72 ganger høyere enn antallet på villfisken. Dette er en av svært få studier som har målt copepodittmengden i planktontrekk. Studien kan tolkes som at det er ingen direkte sammenheng mellom produksjonen av lusegg og påslag av lus på villfisk.

En annen skotsk studie sammenlignet lakselusinfeksjoner på sjøaure i oppdrettsfrie områder på østkysten av Skottland med oppdrettsintensive soner på vestkysten ⁸⁴. Infeksjonsgraden var vesentlig større på østkysten enn på vestkysten. Lakselusmengden på østkysten kunne ikke skyldes smitte fra oppdrettslaks. En slik enkeltobservasjon er tilstrekkelig med hensyn til å demonstrere standardmodellens manglende forklaringssevne.

Inntil det eventuelt foreligger robust forskning som dokumenterer at lakselus påvirker bestandsutviklingen til villaksen, bør vi konkludere med at det ikke kan påvises en enkel sammenheng mellom gravide lakselushunner, påslag av fastsittende lus og marin overlevelse for villaks. Lus, eller for den saks skyld annen uheldig påvirkning fra lakseoppdrett, kan under ingen omstendighet forklare det synkrone sammenbruddet for et flertall av laksebestandene i Nord-Atlanteren i siste halvdel av 1980-årene (se neste avsnitt).

5.3 Hva forteller fangststatistikken om status for villaksen?

5.3.1 Synkront kollaps

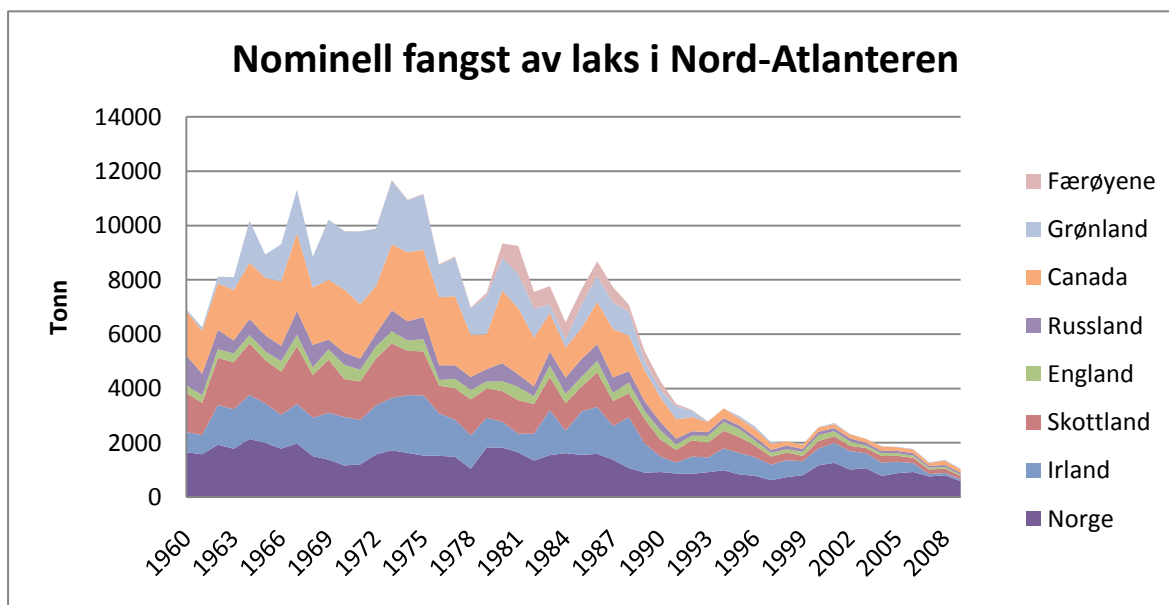
Fangststatistikken for landene rundt Nord-Atlanteren viser at det skjedde en dramatisk reduksjon i de rapporterte fangstene i siste halvdel av 1980-tallet. Siden da har det vært en fortsatt gradvis (men saktere) nedgang i alle land unntatt Norge, der fangstene har ligget på omtrent samme nivå etter 1990. Det norske bestandskomplekset av villaks har altså greid seg bedre enn i samtlige andre land som har atlantisk laks. (Se kommentar ovenfor vedrørende Island.)

Figuren nedenfor illustrerer den synkrone kollapsen i laksefangstene i de viktigste landene med laksefiske. Kollapsen skjedde i årene 1986-1989 på europeisk side av Atlanterhavet, og startet litt tidligere på vestsiden, i Canada og Grønland. Fisket ved Grønland var basert på laks av canadisk og europeisk opprinnelse. Tallmaterialet som er framstilt i figuren på neste side bygger på data fra ICES ⁸⁵. Figurene i boksen på den etterfølgende siden bygger på samme data.

⁸³ Penston, M.J. and Davies, I.M. 2009. An assessment of salmon farms and wild salmonids as sources of *Lepeotheirus salmonis* (Krøyer) copepodits in the water column in Loch Toridon, Scotland. *Journal of Fish Diseases* 2009, 32, 75-88 (se s. 82).

⁸⁴ Urquhart, K., Pert, C. C., Fryer, R. J., Cook, P., Weir, S., Kilburn, R., McCarthy, U., Simons, J., McBeath, S. J., Matejusova, I., and Bricknell, I. R. (2010) A survey of pathogens and metazoan parasites on wild sea trout (*Salmo trutta*) in Scottish waters. – *ICES Journal of Marine Science*, 67: 444–453.

⁸⁵ ICES. 2010. Extract of the Report of the Advisory Committee. North Atlantic Salmon Stocks, as reported to the North Atlantic Salmon Conservation Organization. 109 pp. Se tabell 2.1.1.1.



Selv om det knytter seg betydelig usikkerhet til fangststatistikken, ligger det et tydelig biologisk signal i dette tallmaterialet som neppe kan trekkes i tvil. Dette understøttes av andre data fra merking/gjefangst-forsøk, som sannsynliggjør at det virkelig fant sted en kollaps i løpet av få år. På vestsiden av Atlanterhavet er det påvist at marin overlevelse fra smolt til den kjønnsmodne laksen vender tilbake til kysten for å gyte, såkalt Pre Fishery Abundance eller PFA, gikk ned med 77% i Maine, fra et gjennomsnitt på 4,8% for perioden 1970 -1984, til 1,1% for perioden 1985 – 2004 ⁸⁶.

Dette er et eksempel som er illustrerende for utviklingen de fleste steder. Ifølge Direktoratet for naturforvaltning (DN) er overlevelsen til norsk laks i dag bare en fjerdedel av hva den har vært tidligere. DN forklarer det kortvarige økte innsiget av laks rundt år 2000 med at det da var en periode med bedre forhold i havet. Etter år 2000 har forholdene i havet igjen blitt dårligere ⁸⁷. DN har verken beskrevet karakteren av endringene i havet, eller årsaken til endringene.

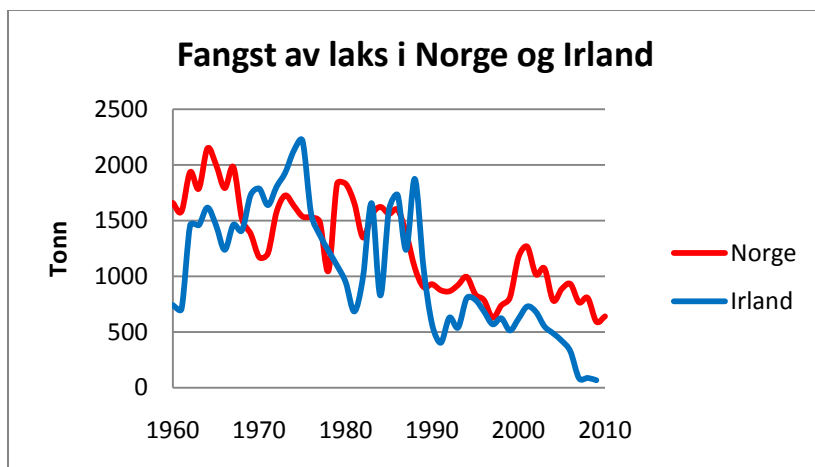
Hvis det er korrekt at overlevelsen til norsk laks er en fjerdedel av tidligere, er det et paradoks at fangsten ifølge DN bare er redusert med halvparten ⁸⁸. Et slikt uproporsjonalt forhold mellom reduksjon i overlevelse og fangst måtte i så fall enten skyldes at forvaltningen har tillatt et alt for høyt beskatningsnivå, eller at overlevelsen til norsk villaks er bedre enn en fjerdedel av det den var før slutten av 1980-tallet.

⁸⁶ Robinson, C.T. 2005: Conservation of endangered Atlantic salmon in Maine. Thesis for Master of Science degree, Dep. of Zoology, University of Toronto, s.68, <http://labs.eeb.utoronto.ca/gross/Cory/Robertson2005.pdf>

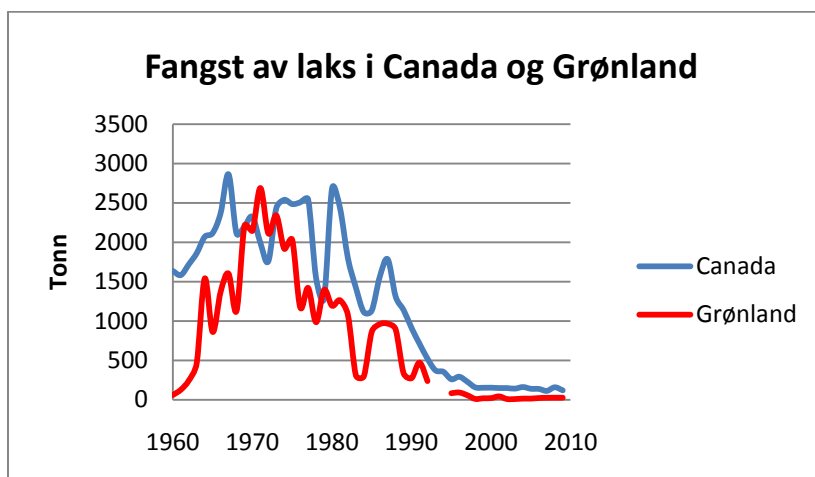
⁸⁷ Eggereide A. 2010. Oppsummering av Situasjon. I Villaksutvalget-10 år etter. Hvor står vi i dag, og hvor går veien videre? Sammendrag av presentasjonene. Lillestrøm, 4.-5. mai 2010, s.46

⁸⁸ Ibid, s. 47

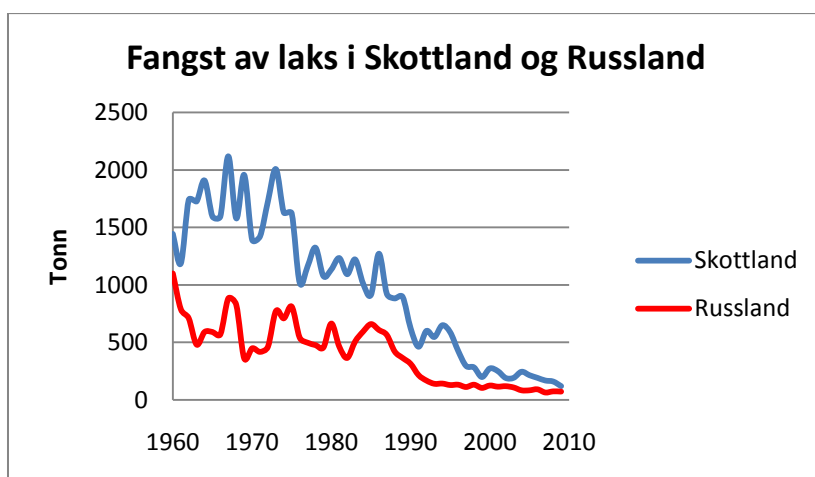
Disse 3 figurene viser nominell fangststatistikk i 6 utvalgte land. I hver av figurene er de to landene som ligner mest på hverandre i utvikling sammenlignet.



Norge og Irland hadde begge en kollaps på slutten av 1980-tallet, etterfulgt av en periode med fluktuierende fangster uten en tydelig trend. Etter 2001 startet en ny markert nedgang i Irland, mens Norge har klart seg bedre.



Canada og Grønland fikk en kraftig nedgang i første halvdel av 1980-tallet, hvorpå fisket tok seg opp igjen, før en ny nedgang kom på slutten av 1980-tallet. Siden først på 1990-tallet har fangstene vært svært lave.



Skottland og Russland fikk begge en kollaps på slutten av 1980-tallet. Fangstene har vært små i Russland etter 1990, mens nedgangen stoppet opp noen år på 1990-tallet i Skottland, før en ny nedgang kom i siste halvdel av 1990-tallet.

Nominelle fangster i Norge, Irland og Canada lå på omtrent samme nivå (1500-2500 t) fram til 1980-tallet. Fram til midten av 1970-tallet lå også Skottland tett oppunder 2000 t, men deretter sank fangsten til 1000-1300 t. Den samme avtrappingen i siste halvdel av 1970-tallet som i Skottland, går igjen i fangstbildet for Grønland. Det er påvist at skotsk laks i større grad enn annen europeisk laks bidrar til beitebestanden ved Grønland.

Det korrekte er at nominell fangst i gjennomsnitt var 36% lavere i perioden 2000-2009, sammenlignet med perioden 1980-1989⁸⁹. En korrekt framstilling av utviklingen ville vært at villaksen i Norge har greid seg bedre enn andre steder, fordi en mindre fangstreduksjon reflekterer en høyere overlevelse for norsk laks enn i andre land.

I Norge falt den kraftige tilbakegangen sammen i tid med forbudet mot å fiske laks med drivgarn, som ble innført i 1989. Det ble fisket 500-900 t på drivgarn i årene før forbudet. Dette kvantumet forsvant så plutselig fra statistikken, hvilket kan gi inntrykk av at laksen som ble spart fra drivgarna ikke dukket opp andre steder. Mer trolig var dette forsvinningsnummeret resultatet av en faktisk reduksjon i den norske totalfangsten på denne tiden. Et kvantum av samme størrelsesorden som drivgarnsfangsten ble nå fordelt på de andre redskapsgruppene. Hvis ikke forbudet mot drivgarn hadde blitt innført, ville vi sannsynligvis sett en tilsvarende tilbakegang samlet for elv, kilenøter og krokarn.

Bildet av utviklingen i Norge og i andre land er selvfølgelig mer nyansert enn den overordnede trenden som er framstilt i figurene ovenfor. Hvis vi ser på detaljene, er det både enkeltelver, regioner og til og med land (Island) som særlig i de siste årene har hatt en positiv utvikling. Bildet kompliseres også av at overlevelsen til ensjøvinterlaks og flersjøvinterlaks kan være forskjellig. Den overordnede trenden er at overlevelsen har vært dårlig for ensjøvinterlaks og bedre for flersjøvinterlaks. Mye tyder på at ulikheter med hensyn til vandringsruter i havet, og bruk av beiteområder til ulike tider, kan kaste lys over disse forskjellene (se kapittel 5, særlig avsnitt 5.1 Hvordan vandrer laksen i havet?).

5.3.2 Hvor feil er fangststatistikken?

Det er et stort avvik mellom rapportert fangst og reell fangst. Det er ikke usannsynlig at reell fangst er minst dobbelt så stor som offisiell statistikk viser. I tillegg til underrapportering av elvefangsten og fangsten på faststående redskap i sjøen, inngår ikke lovlig fritidsfiske i sjøen i statistikken, heller ikke ulovlig fangst på makrellgarn og lignende, eller bifangst i kommersielle fiskerier. Det kan likevel ikke uten videre avvises at fangststatistikken til en viss grad kan avspeile overordnede trender i bestandsutviklingen, men mangelfull oversikt over effekten av feilkildene innebærer at statistikken må vurderes med skepsis.

I 2009 gjennomførte NINA en internettbasert intervju-undersøkelse⁹⁰ som tok sikte på å kartlegge effektene av fiskeregelendringene som ble innført i 2008. En ”spinoff” av denne undersøkelsen var beregningen av totalfangsten:

”Hvis vi regner opp disse tallene til å gjelde for samtlige ca 80 000 laksefiskere som driver fiske i elv i Norge, får vi en fangst som tilsvarer 295,000 laks på nesten 1 000

⁸⁹ ICES. 2010. Extract of the Report of the Advisory Committee. North Atlantic Salmon Stocks, as reported to the North Atlantic Salmon Conservation Organization. 109 pp. Se tabell 2.1.1.1.

⁹⁰ Tangeland, T. Andersen, O., Aas, Ø. & Fiske, P. Elvefiske etter anadrome laksefisk i Norge sesongen 2008. Fiskevaner, fangst, innsats og holdninger til fangstreguleringer, herunder fiskernes syn på reguleringene for sesongen 2008 – NINA Rapport 545. 86 s. <http://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/rapport/2010/545.pdf>

000 kg. Trekker vi fra andelen som gjenutsettes som nedenfor samlet sett anslås til ca 20 %, får vi 236 000 laks. I den offentlige laksestatistikken for 2008 er det rapportert inn 112 000 laks. Fiskerne i denne undersøkelsen rapporterer altså fangst på over det dobbelte av det som er registrert i den offentlige laksestatistikken.” (siteret fra side 30 i rapporten)

Ifølge en rapport fra NINA om sjølaksefisket i 2007 ⁹¹, var det 1353 sjølaksefiskere i lakseregisteret dette året. 1024 av disse svarte på en postal spørreundersøkelse, hvorav 550 svarte at de hadde solgt laks, i gjennomsnitt for 22.651 kr. Hvis de oppnådde 60 kr/kg, solgte de altså til sammen 377 tonn laks. Utvalget oppga at ca 40% av fangsten ble solgt, mens 45% inngikk i husholdningens eget konsum, og 15% ble gitt bort eller byttet bort. Hvis vi legger til grunn at 377 tonn var 40% av totalfangsten, kan totalfangsten beregnes til 942 tonn (2,5 ganger mer enn kvantum solgt laks). Dette året rapporterte sjølaksefiskerne 382 tonn laks til SSB. Det er mulig dette tyder på at det er bare den solgte fangsten som rapporteres til SSB og inngår i fangststatistikken.

Når avstanden mellom Norges offentlige statistikk og det folk oppgir i intervjuundersøkelser er så stor som disse observasjonene tyder på, kan det ikke uten videre antas at feilberegningen er omtrent like stor fra år til år. Hvis feilkilden(e) er usystematisk(e), avspeiler ikke SSBs statistikk trender over tid, endringer fra år til år, eller forskjeller mellom elver eller mellom fjordområder.

Det finnes noen oppsiktsvekkende estimater for bifangsten i kommersielle fiskerier. NINA beregnet i 2002 at fangsten av postsmolt i kommersielle fiskerier kunne dreie seg om 0,5 – 1 mill stk i 2001 og 1,6 mill i 2002 ⁹². Ifølge Holst et al. startet det russiske fiskeriet etter makrell i Norskehavet med pelagisk trål i 1989, i et område som overlappet med post-smoltens utbredelse i tid og rom ⁹³. Sett i forhold til PFA-estimatene for den norske totalbestanden, som stort sett har ligget mellom 500.000 og 1 mill stk, er dette meget betydelige kvantum. NINA beregnet PFA til 380.000 laks i 2009, som er det laveste nivået noensinne i tidsserien. I avsnitt 3.2.3.4 PFA er det forklart hvorfor det er vanskelig å ha tillit til PFA-beregningene.

I 1980 ble det gjennomført undersøkelser av laksefisket, som også omfattet beregninger av fritidsfisket i sjø. I regi av prosjektet 10-årsverna vassdrag gjennomførte Direktoratet for naturforvaltning intervjuundersøkelser som viste at den reelle fangsten av laks og sjøaure var minst den dobbelte av det som ble rapportert. Særlig fritidsfiske etter laks i sjø, samt alt fiske etter sjøaure, var kraftig underrapportert. For enkel sammenligning er tallene fra SSBs

⁹¹ Fangel, O., Andersen, O. & Aass, Ø. 2008: Sjølaksefiske med faststående redskap i Norge i 2007. NINA rapport 406. <http://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/rapport/2008/406.pdf>

⁹² DN utredning 2003-2: Bestandsstatus for laks i Norge 2002, <http://www.dirnat.no/content.ap?thisId=842>

⁹³ Holst, J.Chr., Shelton, R., Holm, M. og Hansen, L.P. 2000: Distribution and Possible Migration Routes of Post-smolt Atlantic Salmon in the North-east Atlantic, Kap.6 i boka The Ocean Life of Atlantic Salmon (D. Mills ed), Fishing News Books, Blackwell Science, 2000. Se side 70.

	Laks		Sjøaure		Sum	
Fritidsfiske sjø	560	(8)	690	(2)	1250	
Yrkesfiske sjø	1528		14		1542	
Fritidsfiske elv	580	(295)	700	(46)	1280	
Sum	2668	(1831)	1404	(62)	4072	(1893)

publiserte statistikk satt i parentes i tabellen. For yrkesfiske i sjø

(drivgarn, kilenot, krokarn, kastenot) forelå det dette året ingen andre estimater enn SSBs, men fangst av yrkesfiskere var trolig vesentlig underrapportert også i 1980. Til tross for dette var estimatet i DN's rapport for samlet fangst 115% høyere enn fangsten som var rapportert til SSB. For fangsten av laks i elv var estimatet 97% høyere enn den nominelle fangsten ⁹⁴.

På midten av 1990-tallet ble det gjennomført en undersøkelse av sjøaurefisket på Skagerakskysten og i Oslofjorden, som omfattet de 6 fylkene fra Østfold til Vest-Agder. Konklusjonen var at den reelle fangsten var minst 30-60 ganger høyere enn den registrerte ⁹⁵. Dette var et minimumsanslag, som ikke inkluderte bifangst i kommersielle fiskerier eller fangst tatt av lite aktive sportsfiskere.

5.3.3 Eksempelet Gaula

I regi av prosjektet 10-årsverna vassdrag ble den reelle fangsten i Gaula (Sør-Trøndelag) i 1980 beregnet til 45 tonn samlet for laks og sjøaure, mens den rapporterte fangsten var 15 tonn ⁹⁶. Den offisielle fangststatistikken for Gaula svingte i perioden 1876 til 1935 mellom 10 og 20 tonn. I perioden 1935 til 1950 sank dette til et par tusen tonn. Deretter økte rapportert fangst til 5-10 tonn fram til 1970-tallet, og økte deretter videre til omkring 15 tonn. I perioden 1990 - 2000 varierte fangstene mellom 15 og 30 tonn. Siden 2000 har statistikken vist fangster på 25-51 tonn, der toppårene de siste 5 årene (2006, 2008 og 2010) lå på omtrent samme nivå som estimatet fra 1980.

Det er mer sannsynlig at denne utviklingen avspeiler endringer i rapporteringen, heller enn reelle endringer i laksefisket. Særlig de siste 20 år er det rimelig å regne med at forbedret rapportering er årsaken til fangstøkningen i Gaula. Innføringen av laksebørser i de fleste større elver kan ha motivert til økt rapportering. Det er i dag forbundet med prestisje å figurere i listene over fiskere med fangst, mens det tidligere var en kultur for å hemmeligholde fangsten. Dette var særlig tilfelle inntil lakseskatten ble fjernet i 1992.

Siden 2008 har fiskereglene i Gaula blitt innstrammet med sikte på å redusere andel fangst av total oppvandring på elv. Det er innført både baglimit og fang-og-slipp. Fra og med 2009 er gjenutsatt laks tatt med i SSBs fangsttall. Effekten av baglimit i form av døgnkvote på 1 laks og sesongkvote på 7 laks vil spare rundt regnet 20-50% av laksen som ellers ville blitt fanget,

⁹⁴ Einvik, K. 1982 Fiskeriundersøkelser i 10-årsvernedede vassdrag. Rapport fra Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, mai 1982.

⁹⁵ Gjøsæter, J., Knutsen, J.A., Knutsen, H., Aass, A. & Sollie, A. 1996. Beskatning av sjøørret i sjø på Skagerrakkysten og i Oslofjorden (Et forprosjekt). Fisken og Havet, 7. Havforskningsinstituttet. http://brage.bibsys.no/imr/bitstream/URN:NBN:no-bibsys_brag_3697/1/fh_1996_07.pdf

⁹⁶ Gjøvik, J.A. 1981 Undersøkelser av lakse- og sjøaurefisket i Gaula og Driva 1979 og 1980. Rapport fra Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, mai 1981.

ifølge NINAs rapport 545⁹⁷. Det tilsynelatende bunnåret 2009 ville blitt forvandlet til et toppår, dersom fangsten hadde økt 20-30%.

På den andre siden er ikke effekten av oppleieordningen for kilenøter i Trondheimsfjorden, eller effekten av andre innskrenkninger i sjølaksefisket, tatt hensyn til i denne vurderingen. Det er ifølge flere medieoppslag regnet med at effekten dreier seg om 15-50 tonn mer laks i elvene som drenerer til Trondheimsfjorden. Hvor stor andel Gaula får, er ikke kjent.

Eksempelet med Gaula illustrerer 1) at endrete fiskeregler kan medføre at fangststatistikken ikke er sammenlignbar fra år til år, og 2) at uten korreksjon for fiskeinnsats vil registrert fangst gi et feilaktig bilde av utviklingen til både fangst og bestand. I tillegg har det i det lange perspektivet skjedd endringer med hensyn til rapporteringskulturen. Konklusjonen blir at det er lite sannsynlig at SSBs statistikk gir et troverdig bilde av trender og endringer fra år til år i enkeltelver.

5.3.4 Statistiske effekter av regelendringer

Dersom vi ser bort fra feilkilder som påvirker statistikken, så viser den norske fangststatistikken at den totale fangsten både i elv og i sjø har holdt seg omtrent på samme nivå siden 1990. Både sjølaksefisket og elvefisket har de senere år blitt pålagt stadig strengere begrensninger. Innskrenkingene har vært særlig store for sjølaksefisket. Rapportert fangst i sjø har derfor gått noe tilbake siden 2008. Dette reflekterer redusert fangstinnsats. Fangsten i elv har holdt seg på samme nivå, til tross for mindre fangstinnsats.

Fangsten av laks i elv har svingt omkring et nivå på 400 tonn i perioden 1990 til 2010. Fangsten i sjø svingte omkring et nivå på 500 tonn i perioden 1990 til 2007, og har siden blitt redusert som følge av innstramninger i reglene for å fiske med kilenot og krokarn.

I 1997 ble fiske med krokarn forbudt på strekningen Rogaland til Troms. Antall sjølaksefiskere som rapporterte fangst gikk da ned fra 3211 i 1996 til 2023 i 1997 (37% reduksjon). Rapportert fangst gikk samtidig ned med 24%, men tok seg opp igjen de neste årene og lå på samme nivå som før krokarnforbudet fram til 2007. I 2008 ble fiskesesongen forkortet, og antall fiskedager pr uke ble også redusert. Dette medførte at antall fiskere i SSBs statistikk gikk ned fra 1360 i 2007 til 1089 i 2008 (20% reduksjon). Antall kilenøter gikk ned fra 1303 i 2007 til 958 i 2008 (26% reduksjon). Fangsten i kilenøter gikk ned 20%, mens totalfangsten i sjø gikk ned 11%⁹⁸. I 2010 ble det innført ytterligere begrensninger på sjølaksefisket.

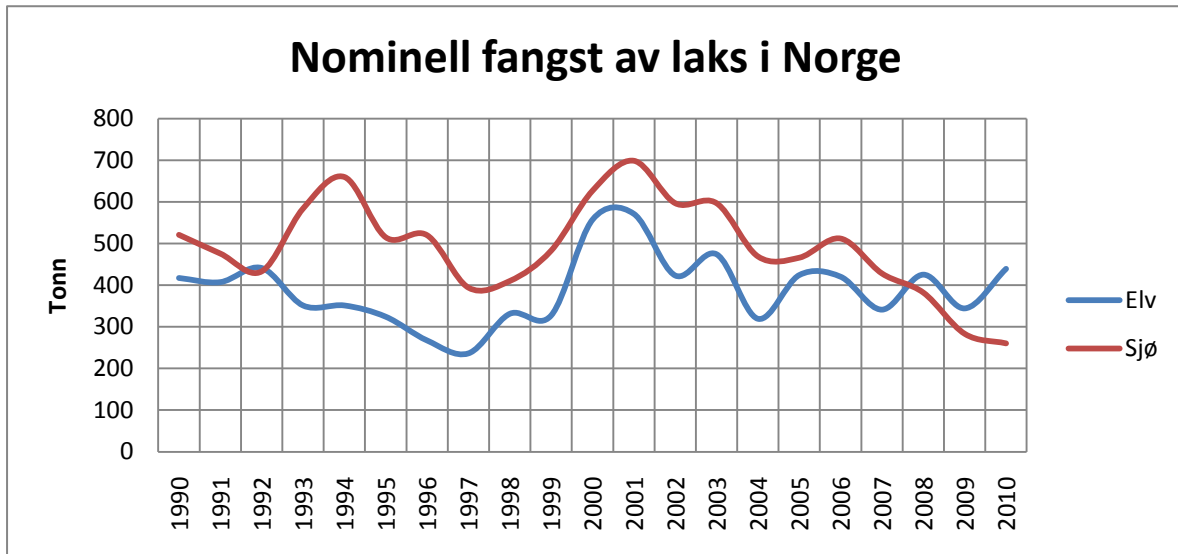
Fra 2008 ble det innført baglimit og sesongkvoter i mange elver. Antall elver som ble helt stengt for fiske var ca 30 i 2007, 50 i 2008, 60 i 2009 og 120 i 2010. Fiskesesongen har også vært innskrenket i mange elver i de senere årene. Den statistiske effekten av disse

⁹⁷ Tangeland, T. Andersen, O., Aas, Ø. & Fiske, P. Elvefiske etter anadrome laksefisk i Norge sesongen 2008. Fiskevaner, fangst, innsats og holdninger til fangstreguleringer, herunder fiskernes syn på reguleringene for sesongen 2008 – NINA Rapport 545. 86 s. <http://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/rapport/2010/545.pdf>

⁹⁸ NOU D423 http://www.ssb.no/emner/10/05/nos_laksogsjoaure/nos_d423/nos_d423.pdf

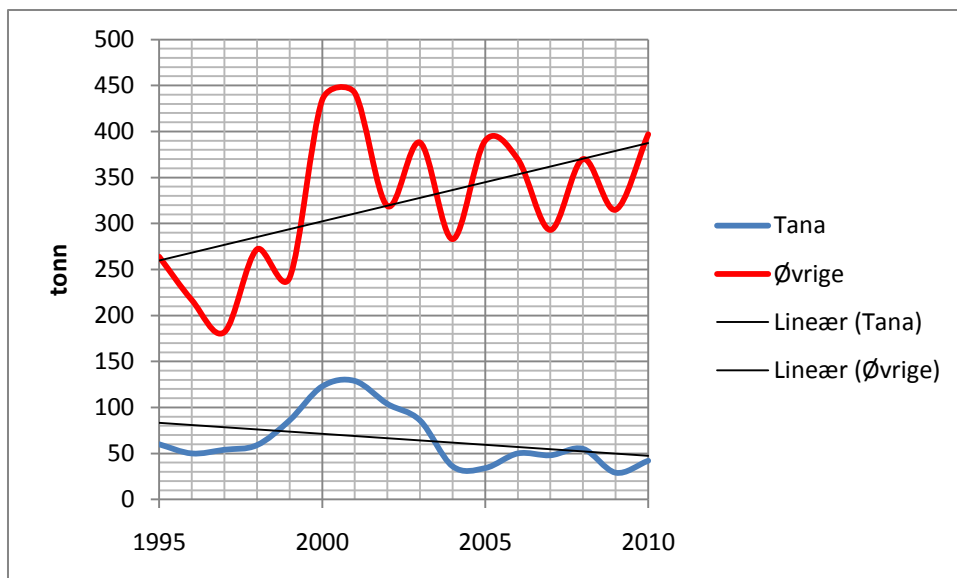
forvaltningstiltakene er at total fangst i elv etter 2008 ikke er sammenlignbar med 2007 og tidligere, fordi fangstene etter 2008 ville vært større med samme fiskeinnsats som tidligere. Likevel har fangststatistikken ikke vist redusert elvefangst. Noe av forklaringen på dette kan være at færre laks fiskes i sjøen, og at relativt flere laks derfor når fram til ferskvann og blir fisket der.

Figuren nedenfor viser utviklingen i SSBs statistikk for sjølaksefisket og elvefisket etter laks. For årene 2009 og 2010 oppgir SSB tall for oppfisket og gjenutsatt laks. Dette er tatt med i fangsttallene for disse årene.



I tillegg til effekten av endrete fiskeregler, påvirkes totalstatistikken også av reintroduksjon av laksefiske i tidligere sure vassdrag, av bortfall av fangst i gyroinfiserte vassdrag og eventuelt oppsving av fangst som følge av behandling og friskmelding, av at flere småvassdrag har kommet med i statistikken, og eventuelt av forbedrete prosedyrer for datainnsamling og endret rapporteringskultur. Det er altså et komplisert bilde som tegner seg når statistikkens egnethet skal vurderes i forhold til spørsmålet om å gi et troverdig bilde av trender over tid, og svingninger fra år til år.

Et ytterligere kompliserende forhold er den dominerende innflytelsen Tana har hatt på total fangst i elv i Norge. I toppåret 2001 var fangsten på norsk side i Tana 129 tonn, mens totalfangsten i norske elver var 571 tonn. Tana utgjorde altså 23% av den norske totalfangsten. Hvis vi ønsker å trylle med statistikk, kan vi se på hva som skjer hvis vi trekker ut fangsten i Tana og sammenligner med resten av elvefangsten i Norge.



Det framgår da av de lineære regresjonskurvene at det har vært en formidabel økning for samlet fangst for alle de andre elevene unntatt Tana, fra ca 260 tonn på midten av 1990-tallet til 385 tonn nå. Dette er en økning på 48%. Årsaken til nedgangen i Tana er overbeskatning. Opptil 90% av gytelaksen skal i en årrekke ha vært fisket opp⁹⁹.

Poenget er at det ikke er mulig å tolke norsk statistikk for elvefisket uten å korrigere for tilfellet Tana, og i tillegg mange andre ting. Tana-laksens skjebne påvirker også utviklingen i sjølaksefisket. Reduksjonen i rapportert fangst i sjø var 99 tonn fra 2008 til 2009. Av dette bidro Finnmark med 77% av nedgangen. 2009 var et bunnår for Tana.

Eksempelet demonstrerer også i hvilken grad overbeskatning har vært underkommunisert som påvirkningsfaktor i forhold til villaks. Dette poenget er utdypet i avsnitt 5.2 i Nofimas lakselusrapport, og i avsnitt 3.2.3.3 Vestlandet versus Finnmark.

Som en kuriositet kan det nevnes at når fangsten på finsk side av Tana regnes med, har årlig gjennomsnittsfangst vært 135 tonn de siste 35 år. Enkelte år har samlet fangst i Tana utgjort 20% av den samlede europeiske elvefangsten¹⁰⁰.

På SSBs hjemmeside (<http://www.ssb.no/emner/10/05/elvefiske>) står det følgende om statistikken i avsnitt 2.1. *Føremål og historie*:

”Statistikken representerer ein tidsserie frå 1876 og er eit sentralt element i det nasjonale og internasjonale overvakings- og forvaltningsarbeidet med anadrome laksefisk.”

⁹⁹ Morten Johansen 2010: Verdens største vassdrag minker raskt – kan utviklingen i Tana snus? I Villaksutvalget-10 år etter. Hvor står vi i dag, og hvor går veien videre? Sammendrag av presentasjonene. Lillestrøm, 4.-5. mai 2010. s 20-22.

¹⁰⁰ Ibid.

Det kan reises berettiget tvil om den offisielle fangststatistikken gir et tilnærmet sant bilde av utviklingen for villaksen. I så fall innebærer dette at SSB ikke realiserer sin målsetning og sitt samfunnsoppdrag, som er å framskaffe et tallmateriale som kan legges til grunn for ressursovervåkning og forvaltning. Det er et åpenbart behov for benchmarking, samt recalibrering av statistikken i forhold til kjente, systematiske feilkilder. Det er i det hele tatt vanskelig å forstå at verken forskning, forvaltning eller SSB selv ikke har gjort dette for lengst.

Det er for øvrig interessant at 2010 ble et godt år for elvefisket både i Norge og Skottland. Det rapporteres at foreløpige beregninger viser at det i 2010 ble fisket over 100.000 laks på stang i Skottland, som er rekord siden systematisk innsamling av statistikk først startet i 1952¹⁰¹. Dette representerer en økning på minst 38% fra 2009, da det ble fisket 72.595 laks. Den forrige rekorden var 96.488 laks i 1988. Det ble i gjennomsnitt fisket 76.000 laks i perioden 2000-2009. For sammenligningens skyld: i Norge ble det i 2010 fisket og avlivet 115.000 laks i elv, og 15.000 laks ble satt ut igjen¹⁰². Økningen i antall oppfisket og avlivet laks var 29% sammenlignet med 2009, og hele 36% hvis vi regner med gjenutsatt laks begge år.

Slike øyensynlig positive nyheter har i liten grad blitt referert i media, verken i Norge eller i Skottland. Det er ikke urimelig å tolke dette som at rekordåret 2010 ikke passer inn i bildet som ellers formidles av truet villaks.

5.4 Kan lakselus påvirke regioner, fjordområder og/eller enkeltbestander?

Selv om det er lite som tyder på at lakselus er bestandsregulerende for vill laksefisk på nasjonalt nivå, kan det likevel tenkes at lus kan påvirke utviklingen i mindre geografiske områder. Det er i alle fall geografiske variasjoner med hensyn til når og i hvilken grad vill laksefisk infiseres av lus.

5.4.1 Lakselusovervåkingen 2010

Oppsummeringen fra lakselusovervåkingen i 2010¹⁰³ var at lakselusinfeksjonen på vill laksesmolt og sjøaure var lav på de fleste undersøkte lokalitetene i mai og begynnelsen av juni. Mellom ca andre uke av juni og til midten av juli ble det en betydelig økning i infeksjonsnivået i Ryfylke, Hardanger og Namsenfjordsystemet, med tildels svært høye infeksjonsnivå på sjøaure og betydelige mengder prematur tilbakevandring til elver i sørlige deler av Ryfylke og ytre og delvis midtre deler av Hardangerfjorden.

¹⁰¹ BBC News Scotland 24.03.2011, <http://www.bbc.co.uk/news/uk-scotland-12847601>

¹⁰² SSBs statistikkbank: <http://statbank.ssb.no/statistikkbanken/Default.FR.asp?PXSid=0&nvl=true&PLanguage=0&tilside=selecttable/hovedtabellHjem.asp&KortnavnWeb=elvefiske>

¹⁰³ Pål Arne Bjørn, Lars Asplin, Rune Nilsen, Karin K. Boxaspen, Bengt Finstad, Ingebrigt Uglem, Steinar Kålås og Bjørn Barlaup 2010: Lakselusinfeksjonen på vill laksefisk langs Norskekysten i 2010. Sluttrapport til Mattilsynet. HI-rapport nr 13/2010. http://www.imr.no/filarkiv/2010/12/hi-rapp_13-2010_til_web.pdf/nb-no

På enkelte lokaliteter lengre nord var det et høyt nivå av infeksjon på sjøauren på samme tid som lengre sør (ytre Trondheimsfjord og ytre Namsen, Folda, Vesterålen), mens det var lite lus på enkelte lokaliteter i Møre og Romsdal, Sør-Trøndelag og Nordland. Det var altså ingen tydelig sør-nord gradient (men generelt lite lakselus i Nord-Troms og Finnmark), og det var ”lommer” med lite lus innimellom områder med mye lus. Så sent som i august hadde den oppdrettsintensive Altafjorden i Finnmark fremdeles lite lus, i likhet med den oppdrettsfrie Porsangerfjorden.

Utviklingen av lakselusinfeksjon på vill fisk i 2010 lignet på situasjonen i 2009, med lite lus på våren og forsommeren (mai og tidlig i juni) og en økning utover sommeren og høsten. Forutsatt at utvandringen av laksesmolt gikk til normal tid på våren og forsommeren (mai og først i juni i Vest- og Midt-Norge og juni og først i juli i Nord-Norge), så indikerer dette relativt lite infeksjonspress på hovedmengden av utvandrende laksesmolt i de undersøkte fjordene i 2010.

5.4.2 Havforskningsinstituttets risikovurdering

Havforskningsinstituttet la tidlig i 2011 fram sin utredning *Risikovurdering – miljøvirkninger av norsk fiskeoppdrett*¹⁰⁴. Her er det presentert en tabell (tab.3.2., side 13) som viser fylkesvise forskjeller i oppdrettsintensitet målt som biomasse laks pr km² sjøareal innenfor grunnlinja. Hordaland har høyest intensitet (25 tonn/ km²), fulgt av Rogaland m/Agder (17 t), Sogn og Fjordane (11 t), Møre og Romsdal (11 t), Sør-Trøndelag (10 t), Nord-Trøndelag (10 t), Nordland (6 t), Troms (5t) og Finnmark (3 t). Nordland hadde imidlertid det høyeste antall laks i sjøen (54 mill) og størst biomasse (113.000 t). Her kom Hordaland på andreplass med 50 mill laks og 97.000 t.

Rapporten inneholder også en tabell (tab. 5.1.1.1, side 69), der antall produserte lusegg er utregnet for hvert fylke og for hver måned i løpet av sommeren 2010, basert på Heuch og Mos modell. Summen for alle fylker var 31 milliarder lusegg i april, 12 mrd i mai, 32 mrd i juni, 61 mrd i juli, 126 mrd i august og 194 mrd i september, totalt 456 mrd lusegg. Sommeren sett under ett, var produksjonen av lusegg størst i Hordaland (127 mrd), fulgt av Sør-Trøndelag (93 mrd), Møre og Romsdal (65 mrd) og Sogn og Fjordane (56 mrd) på de neste plassene. Ikke overraskende er det fylkene med mest oppdrett som produserer mest lusegg, med Nordland som et unntak fra regelen.

Forfatterne av rapporten skriver at det ikke nødvendigvis er en sammenheng mellom oppdrettsbiomasse i et område og hvor stort infeksjonspress ville bestander utsettes for innenfor samme område, og at det heller ikke er utviklet bærekraftmodeller for hvor mye lusegg som tåles. Dette har imidlertid ikke hindret dem fra å konstruere en risikovurdering basert på en modell som sier at hvis mellom 10% og 30% av villfisk (i praksis sjøaure) er smittet med mer enn 0,1 lus pr gram fisk, er det moderat sannsynlig at lakselus har bestandsregulerende effekt. Hvis mer enn 30% av villfisk er smittet over dette nivået er det høy sannsynlighet for bestandsregulerende effekt. Informasjon om dette vektet deretter opp

¹⁰⁴ http://www.imr.no/filarkiv/2011/01/sernr_3_2010_lav.pdf/nb-no

mot informasjon om total lakseproduksjon i fylket, total produksjon av lusegg, bestandsstatusen for vill laksefisk og andre miljøforhold. (Tålegrenser for infeksjonsnivå er diskutert i avsnittet 5.4.3 Når er en fisk syk? nedenfor.)

Vurderingen av miljørisiko er med andre basert på skjønn. På grunnlag av en totalvurdering konkluderer rapporten med at det er sannsynlig at lakselus har bestandsregulerende effekt i alle fylker med oppdrett, unntatt Agder og Finnmark.

Det er ikke en urimelig forventning at rapporten burde reflektert over spørsmålet om det utgjør særlig forskjell for vill laksefisk om det produseres 500 milliarder lusegg, halvparten, 1/10 eller 1 milliard. Standardmodellen er lineær, det vil si at ett ekstra lusegg har samme smitteeffekt, enten det på forhånd befinner seg 1 milliard eller 100 milliarder lusegg i sjøen. Det er høyst usannsynlig at det forholder seg slik, og svært sannsynlig at grenseeffekten av det siste lusegget avtar med økende totalmengde eller tetthet av lusegg. På et eller annet nivå for total luseggmengde eller tetthet er det sannsynlig at grenseeffekten nærmer seg null. Det vil si at det ikke spiller noen rolle om luseggmengden øker ut over dette nivået.

Det egentlige spørsmålet er om det overhodet eksisterer en sammenheng mellom antall lusegg, antall copepoditter, og antall fastsittende lus. Det finnes ingen feltdata om klekking av lusegg, overlevelsen til ulike stadier av nauplier, copepoditter og chalimus, og hvor mange copepoditter som finner veien til en vert. Det er heller aldri gjort forsøk på å finne ut om vi har å gjøre med ”loven om avtakende effekt”.

Det er ikke kjent i hvilken grad atlantisk laks har evne til å avstøte fastsittende lus. Stillehavslaksearten pink (pukkellaks) har en velutviklet immunologisk basert avstøting av *L.salmonis*¹⁰⁵, lusearten som har en sirkumpolar utbredelse og forekommer både i Atlanterhavet og Stillehavet (muligens i form av to underarter). Det er ikke urimelig å tenke seg at all laks har et eller annet nivå av immunologisk respons i forhold til en parasitt som lakseartene har sameksistert med i tusenvis av år. Det er påvist at resistens hos atlantisk laks er en arvbar egenskap, og at dette åpner for resistensavl som en mulig metode for å bekjempe lakselus på oppdrettslaks¹⁰⁶. En studie av kunstig infisert post-smolt av sjøaure påviste at bare 40% av luselarvene nådde voksenlusstadiet¹⁰⁷. Dette kan indikere avstøtning, men det kan også tolkes på andre måter, for eksempel at reduksjonen skyldes naturlig dødelighet hos lakselus.

Hvis resistens skal utvikles, forutsetter dette at arten/stammen har vært utsatt for høy dødelighet som følge av lusinfeksjon over et evolusjonært tidsrom. Ettersom det i dag ikke er

¹⁰⁵ Jones, S., E. Kim and W. Bennett. 2008. Early development of resistance to the salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer), in juvenile pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). *Journal of Fish Diseases* 31(8): 591-600.

¹⁰⁶ Kolstad, K., Heuch, P.A., Gjerde, B., Gjedrem, T., Salte, R. (2005) Genetic variation in resistance of Atlantic salmon (*Salmo salar*) to the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis*. *Aquaculture* 145-151

¹⁰⁷ Bjørn, P. A. & Finstad, B. (1998) The development of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) on artificially infected post smolts of sea trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Zoology* 76: 970-977.

kjent at høy dødelighet knyttet til lus forkommer i naturen (se neste avsnitt), kan dette indikere at det er lite sannsynlig at laks er selektert for resistens, med mindre dette har skjedd langt tilbake i tid, og at denne egenskapen er bevart som en reminisens.

På den andre siden kan skjevfordelt infeksjonsintensitet indikere en skjevfordelt dødelighet, som kan være så vidt liten at den ikke blir synlig på bestandsnivå. Hvis enhver vill laksefisk har like stor sannsynlighet for å bli smittet, skulle vi forventet et normalfordelt infeksjonsnivå på villfisken. Ettersom infeksjonsnivået er skjevfordelt, må dette bety at ikke alle individer har samme risiko for å bli infisert. Det er lite sannsynlig at dette kan skyldes ulik atferd i sjøen (for eksempel unnvikelse). I så fall blir den mest sannsynlige forklaringsvariabelen ulik motstandskraft, forårsaket enten av genetiske forskjeller i immunrespons, eller av miljømessig påvirkning av fysiologisk og immunologisk respons. Hvis dette er tilfellet, vil det foregå en retningsbestemt seleksjon for økt motstandskraft.

Det må for øvrig skilles mellom resistens/avstøting og toleranse. Det er ikke kjent om toleranse er forsøkt målt på andre måter enn i laboratoriebaserte forsøk med episodisk, høy smittedose (se neste avsnitt).

5.4.3 Når er en fisk syk?

En rekke publikasjoner har påvist at påslag av lakselus påvirker laks og sjøaure negativt, og at svært store påslag indirekte og direkte kan føre til dødelighet. Det er selvfølgelig ingen tvil om at påslag av lus er en ulempe for fisk, og at denne ulempen blir større jo flere lus fisken har. Det er imidlertid ikke enkelt å definere grenser for sykелighet og potensiell dødelighet. Alle målinger som er gjort av fysiologiske effekter av lakseluspåslag er basert på akvariumsforsøk. Definisjoner av tålegrenser tar oftest utgangspunkt i laboratoriemålinger av stressnivå (kortisol), osmotisk reguleringsevne og immunologisk kapasitet, og sammenholder data om slike ting med feltobservasjoner av infeksjonsnivå sett i sammenheng med adferd, kondisjon, skader og lignende.

Eksempelvis refererte en studie til at ingen post-smolt som hadde blitt fanget i Norskehavet i løpet av en 10-årsperiode hadde mer enn 10 lus på seg¹⁰⁸. Dette ble tolket som at smolt som vandret ut, og som ble infisert med flere enn 10 lus, sannsynligvis hadde dødd. Fisk med 10 lus eller litt mindre var generelt i dårlig kondisjon, og med hemoglobinverdier på under 20. I akvariumsforsøk ble det dessuten vist at 11 voksne lakselus kunne ta livet av post-smolt. Til sammen utgjør dette tilsynelatende overbevisende indisier på at 10 -11 voksne lus er en tålegrense for post-smolt.

På den andre siden er det mulig å tolke disse observasjonene som at frisk post-smolt som blir infisert avstøter lus i chalimus-stadiene, og at dette er grunnen til det ikke blir funnet post-smolt med mer enn 10 lus i havet. Årsaken til at post-smolt med 10 lus var i dårlig forfatning, trenger ikke å være at lusinfeksjonen har påvirket fisken negativt, men kan omvendt skyldes

¹⁰⁸ Holst, J., Jakobsen, P., Nilsen, F., Holm, M., Asplm, L. and Aure, J. (2007) Mortality of Seaward-Migrating Post-Smolts of Atlantic Salmon Due to Salmon Lice Infection in Norwegian Salmon Stocks, in *Salmon at the Edge* (ed D. Mills), Blackwell Science Ltd., Oxford, UK. doi: 10.1002/9780470995495.ch11

at post-smolt i dårlig kondisjon har lettere for å bli infisert enn fisk i god kondisjon, og/eller at fisk i god kondisjon mer effektivt avstøter lus. Det er imidlertid enda ikke påvist en overbevisende sammenheng mellom kondisjon og luspåslag. Publiserte målinger gjelder fastsittende lus på tidspunktet for prøvetaking, og sier ikke noe om påslag og/eller avstøting.

Påslag måles i burforsøk. Slike forsøk kan gi et bilde av variasjoner mellom lokaliteter og tidspunkt, men sier ingenting om påslag på fisk som lever i sitt naturlige miljø. Villfisk som settes i bur påføres miljøindusert stress, og svekkes i tillegg av mangel på naturlig føde.

Det må videre antas at stressnivået til vill laksesmolt som oppbevares i akvarier påvirkes av selve fangenskapet, og at målte tålegrenser blir påvirket av kombinasjonen av lusindusert og miljøindusert stress. Generelt er det et problem med observasjoner basert på akvariumsforsøk at de er gjennomført ved å smitte tidligere ueksponert fisk med et relativt høyt antall lus i en enkelt episode, noen ganger også i kombinasjon med at fisken påføres osmotisk stress i forbindelse med overføring til sjøvann. Det er sannsynlig at naiv fisk tåler mindre, og at fisk som i naturen gradvis blir infisert av et økende antall lus, har tid til å mobilisere en immunrespons. Det er naturlig å tenke seg at vi får en sterk stressrespons hos en naiv fisk som utsettes for en episodisk, høy smittedose.

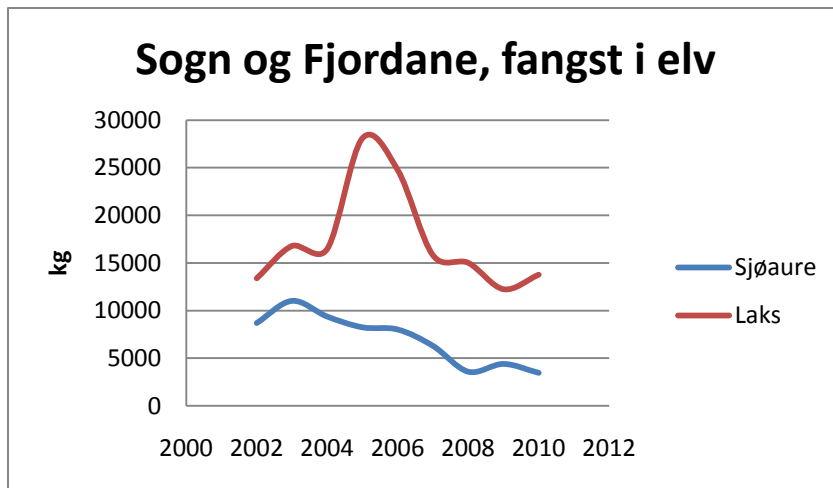
Det avgjørende for vurderingen av tålegrenser er imidlertid at det er vanlig å observere post-smolt av både laks og sjøaure med betydelig høyere infeksjonsnivå enn 10 lus. Eksempelvis har Rådgivende Biologer i en årrekke overvåket infeksjonsintensiteten på prematurt tilbakevandrende sjøaure på strekningen Jæren – Stad, og regelmessig funnet 50-100 lus pr fisk ¹⁰⁹. I perioden 1999-2001 ble det observert 36-104 lus pr utvandrende laksesmolt og 100-130 lus på sjøaurer i Sognefjorden ¹¹⁰. Det ble samtidig målt høye infeksjonsnivå på sjøaure også i Nordfjord og Sunnfjord (40-150), men mye mindre lus på laks (0-30) i disse fjordene. I 2002 og de påfølgende årene ble det av en eller annen grunn nesten ikke registrert lus på vill laksefisk i Sognefjorden.

For året 1999 ble det beregnet at lakselusinfeksjon drepte 90% av utvandrende smolt i Sognefjorden ¹¹¹. Dersom 10 lus angivelig er dødelig for laksesmolt, og litt flere lus for sjøauresmolt, skulle man forvente at oppunder 100% dødelighet både på laks og sjøaure skulle satt spor etter seg i fangststatistikken i påfølgende år. En tilnærming til en realitetssjekk av spådommer om ekstrem dødelighet er å sjekke fangststatistikken for Sogn og Fjordane, som grovt sett omfatter de tre undersøkte fjordene. SSB oppgir dessverre fylkesvise data bare fra og med 2002, som altså er det første året etter at de høye infeksjonsnivåene ble registrert siste gang i Sognefjorden. Fangststatistikken avspeiler ikke en kollaps i fisket, som man skulle forvente etter de tre årene med kraftig nedsmitting av vill laksefisk.

¹⁰⁹ Kålås, S., K. Urdal & H. Sægvov. 2009. Overvaking av lakselusinfeksjonar på tilbakevandrande sjøaure i Rogaland, Hordaland og Sogn & Fjordane sommaren 2009. Rådgivende Biologer AS, rapport 1275, 43 sider.

¹¹⁰ Miljøstatus i Sogn og Fjordane http://sognogfjordane.miljostatus.no/msf_themepage.aspx?m=1719

¹¹¹ Ibid.



Denne mangelen på logisk sammenheng mellom estimerte tålegrenser, observerte infeksjonsnivå og registrert fangst av laks og sjøaure, burde motivert villaksforskningen til å reflektere over paradokset. Det er imidlertid ikke kjent fra faglitteraturen at det har vært gjort forsøk på å forklare at en lav tålegrense kan være korrekt beregnet, sett i lys av bestandsutviklingen i etterkant av ekstreme infeksjonsnivå. For eksempel mangler en slik diskusjon i det vi må anta er de mest oppdaterte gjennomgangene av fysiologiske effekter av lusinfeksjoner (se fotnoten) ¹¹².

Det foreligger for øvrig en interessant observasjon fra Nordfjord i 1998, da mer enn 90% av utvandrende post-smolt hadde tomme mager ¹¹³. Det er ikke kjent om dette førte til redusert overlevelse for årsklassen, hvilket i tilfelle måtte blitt analysert på fjord- eller elvenivå. For en diskusjon av mulige årsaker og effekter, se avsnitt 6.2.1 Fjordfasen.

Så vidt vites foreligger det ikke systematiske observasjoner av lakselus på utvandrende post-smolt fra tiden før lakseoppdrett ble etablert, som gjør det mulig å estimere det vi kan kalle et naturlig infeksjonsnivå eller historisk bakgrunnsnivå. Dette har imidlertid ikke avskåret fagfelleverderte vitenskapelige publikasjoner fra å referere til en antatt gylden tidsalder før oppdrett av laks startet opp, preget av lave infeksjonsnivå. Det er imidlertid beskrevet epidemiske utbrudd av lakselusinfeksjon så tidlig som i 1939 ¹¹⁴.

¹¹² Finstad, B. et al. 2011: The Effect of Sea Lice on Atlantic Salmon and other Salmonid Species. Kap. 10 i boka Atlantic Salmon Ecology (Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. eds.), Wiley Blackwell

Havforskningsinstituttets risikovurdering 2011 http://www.imr.no/filarkiv/2011/01/sernr_3_2010_lav.pdf/nb-no.

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning 2011. Kvalitetsnormer for laks – anbefalinger til system for klassifisering av villaksbestander. Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 1, 105 s. Se s.61-66 og vedlegg 3 s.103-105

¹¹³ Rikardsen, A. H., Haugland, M., Bjørn, P. A., Finstad, B., Knudsen, R., Dempson, J. B., Holst, J. C., Hvidsten, N. A. & Holm, M. (2004). Geographical differences in marine feeding of Atlantic salmon post-smolts in Norwegian fjords. Journal of Fish Biology 64, 1655–1679. doi: 10.1111/j.1095-8649.2004.00425.x

¹¹⁴ White, H.C. 1940. Sea lice (*Lepeophtheirus*) and death of salmon. J. Fish. Res. Bd. Can. 5: 172-175.

For innvandrende gytemoden laks fins det en sammenligning av lusinfeksjon i 1973 og 1988¹¹⁵. Antall lus pr laks ble målt til ca 12 i 1973 og 7 i 1988, og så godt som samtlige laks var infisert begge år. Konklusjonen var at til tross for masseopptreden av lakselus på oppdrettslaks i 1988, og dermed forutsetningsvis enorme mengder nauplier og copepoditter i kystvannet, hadde dette ikke ført til økt lusinfeksjon på tilbakevandrende villaks.

Vi har heller ikke gode data som belyser en eventuell sammenheng mellom nivået av lusinfeksjon på utvandrende post-smolt og nivået på tilbakevandrende gytelaks. Utviklingshastigheten til lakselus tilsier at det er lite sannsynlig at det er de samme lusindividene som infiserer laksen på veg ut i havet som sitter fast når den returnerer¹¹⁶. Laks reinfiseres i havet, og det er infeksjonsnivået den får i havet som måles på tilbakevandrere. En studie påviste at infeksjonsnivået var høyere på tosjø vinterlaks enn på ensjø vinterlaks, hvilket indikerer at laks kan smittes kontinuerlig i havet, og at ny smitte mer enn oppveier for lusas dødelighet¹¹⁷. Åpenbare følgespørsmål blir da om luseggproduksjonen i kystsonen påvirker lakselusmengden og/eller –tettheten i havet, og om ”lakselusbeltet” langs kysten er en realitet eller en illusjon.

En simulering av lusinfeksjonsnivået på utvandrende post-smolt før og etter lakseoppdrett kan oppnås ved å sammenligne infeksjonsnivået i oppdrettsfrie og oppdrettsintensive områder. Det er imidlertid ikke uproblematisk å sammenligne situasjonen i to fjorder med og uten oppdrett. I slike sammenligninger vil det være en rekke andre miljømessige forskjeller som vanskelig lar seg nulle ut, og det er problematisk å bekrefte enkeltobservasjoner med et tilfredsstillende antall gjentak. Spredningsmodeller for lusegg, nauplier og copepoditter indikerer at det kan by på problemer å finne lokaliteter som er upåvirket av lus med presumptivt opphav i oppdrettsanlegg.

Det foreligger få slike områdesammenligninger. En skotsk studie, som også er referert tidligere i rapporten¹¹⁸, sammenlignet lakselusinfeksjoner på sjøaure i oppdrettsfrie områder på østkysten av Skottland med oppdrettsintensive soner på vestkysten, og konkluderte altså med at infeksjonsgraden var vesentlig større på østkysten enn på vestkysten. En annen skotsk studie basert på data innsamlet nesten 20 år tidligere, konkluderte også med at det var høye

¹¹⁵ Berland B. 1991. Lakselus på villaks Bulletinen. (Norsk forening for akvakulturforskning) 1991:(1) 6-9.

¹¹⁶ Todd, C. D., Whyte, B. D. M., MacLean, J. C., Walker, A. M., 2006. Ectoparasitic sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus*) infestations of wild, adult, one sea-winter Atlantic salmon *Salmo salar* returning to Scotland. Mar. Ecol. Prog. Ser., 328: 183–193

¹¹⁷ Todd CD, Walker AM, Hoyle JE, Northcott SJ, Walker AF, Ritchie MG (2000) Infestations of wild adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) by the ectoparasitic copepod sea louse *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer: prevalence, intensity and the spatial distribution of males and females on the host fish. Hydrobiologia 429:181–196

¹¹⁸ Urquhart, K., Pert, C. C., Fryer, R. J., Cook, P., Weir, S., Kilburn, R., McCarthy, U., Simons, J., McBeath, S. J., Matejusova, I., and Bricknell, I. R. (2010) A survey of pathogens and metazoan parasites on wild sea trout (*Salmo trutta*) in Scottish waters. – ICES Journal of Marine Science, 67: 444–453.

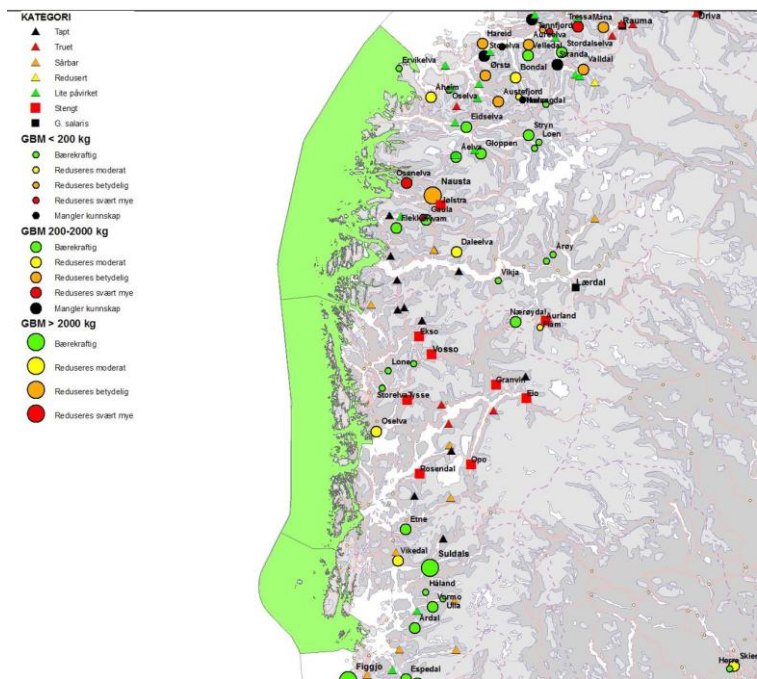
infeksjonsnivå på begge kyster ¹¹⁹. I denne siste studien kunne det heller ikke påvises en sammenheng mellom infeksjonsnivå på individuelle fisk og skadenivå på finner forårsaket av lus. Det ble dessuten observert at infeksjonsnivået var lavere på sensommeren og om høsten enn tidlig på sommeren, hvilket kan indikere avstøtning av lus. Men redusert lusnivå i løpet av sommeren kan også bety at fisk med høy infeksjon har dødd, eller at den har hatt prematur tilbakevandring til ferskvann, og dermed kvittet seg med lus.

Tilbakevandrende laks til Irland og Skottland på 1-4 kg har typisk 17-31 lus pr fisk ¹²⁰, med et gjennomsnitt på ca 25. Enkelte undersøkte fisk hadde over 150 lus, uten at fisken dermed ble klassifisert som syk.

Diskusjonen viser at sammenhengen mellom antall fastsittende lus pr fisk, fiskestørrelse, stressnivå, og vekst, kondisjon og marin overlevelse må utredes nærmere før det blir mulig å definere sykdom som følge av lakselusinfeksjon på villfisk.

5.5 Alternative forklaringsmodeller

Det er uomtvistelig at villaksen har gått tilbake i mange elver. Det er også mange eksempler på at elvestammer har greid seg bra i områder med intensivt lakseoppdrett og forutsetningsvis



mye lus. Det omvendte bildet forekommer også, at elvestammer har greid seg dårlig i områder med lite oppdrett og forutsetningsvis lite lakselus. Generelt har det ikke gått bra for laksen på Vestlandet, og spesielt Hordaland har kommet dårlig ut. Dette bekrefter tilsynelatende at høy oppdrettsintensitet og forutsetningsvis høy produksjon av lusegg resulterer i nedsmitting og dødelighet på vill laksefisk.

Det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning har vurdert

måloppnåelse for 20 laksebestander i Hordaland i forhold til gytebestandsmål (GMB) ¹²¹. Av disse 20 elvene var 11 stengt for laksefiske i 2009. Rådet har kommentert 15 elver nærmere,

¹¹⁹ McVicar AH, Sharp LA, Walker AF & Pike AW. 1993. Diseases of wild sea trout in Scotland in relation to fish population decline. *Fisheries Research* **17**, 175-185.

¹²⁰ Revie, C., Dill, L., Finstad, B., and C.D. Todd. 2009. "Salmon Aquaculture Dialogue Working Group Report on Sea Lice", s. 14

¹²¹ Se vedlegget til rapport 2/2010.

som til sammen har et GBM på 6929 kg, eller 462 kg i gjennomsnitt. Trekker vi ut de 2 største elvene Vosso (GBM = 2110 kg) og Etneelva (GBM = 1025 kg), blir GBM for de 13 mindre elvene 3794 kg, eller 292 kg i snitt. Av de 13 elvene er det 11 med GBM mindre enn 250 kg, mens 2 elver trekker opp gjennomsnittet for de 13 (Oselva med GBM = 849 kg og Opo med GBM = 798 kg). Figuren på forrige side illustrerer den naturgitte karakteren til Vestlandselvene ¹²².

Hordaland er et fylke som har nesten bare småelver, med små bestander hovedsakelig av smålaks. Unntaket er Vosso, som tidligere hadde en god bestand av spesielt storvokst laks, men som i dag har en svært truet og lite livskraftig restbestand. Topografien tilsier at Vestlandselvene generelt har korte lakseførende strekninger. De større elvene inneholder ofte innsjøer i de lakseførende delene. Det er få større lakseelver i Hordaland og Sogn og Fjordane, og to av de større kildeelvene til metapopulasjoner (Lærdalselva og Vosso) har i lang tid produsert lite laks. Karakteren til elvene på Vestlandet skiller denne landsdelen ut fra resten av landet, og er en variabel som potensielt kan forklare mye av grunnen til at utviklingen for villaksen har vært annerledes her.

Det kan foreslås minst seks hypoteser om hvorfor Vestlandet, og spesielt Hordaland, har kommet så dårlig ut:

1. Laksebestandene på Vestlandet brøt sammen pga kombinasjonen av overbeskatning og regimeskiftet i havet. Bestandene ble da så svekket at de under det nåværende ufordelaktige havregimet ikke har greid å bygge seg opp igjen (se avsnitt 3.2.3.3 Vestlandet versus Finnmark).
2. Elver med små bestander har større risiko for utarming av bestanden, fordi sjøreserven er liten og lettere kan svekkes av endringer i marin overlevelse enn tallrike bestander (stokastisk risiko).
3. Elver med hovedsakelig smålaks påføres relativt større marin dødelighet når det er matmangel i havet. Dette fordi storparten av laksen normalt skulle blitt gytemoden som ensjøvinterlaks, men den når ikke triggerpunktet pga dårlig vekst og kondisjon. Både stor smålaksandel og lengre oppholdstid i havet gir økt dødelighet, og dette kompenseres ikke av tilbakevandring av flersjøvinterlaks.
4. Spredningsvandring erstatter ikke bortfall av gytefisk av stedegen stamme i regioner med få fungerende kildeelver.
5. Laksen på Vestlandet har dårligere beiteforhold i fjordfasen under utvandringen som post-smolt, sammenlignet med nordligere laksebestander (se avsnitt 6.2.1 Fjordfasen).
6. Laksen fra Vestlandet har et vandringsmønster i havet som gjør den spesielt utsatt for marin dødelighet.

Disse hypotesene er formulert for å illustrere at det kan finnes alternative forklaringer på tilbakegangen på Vestlandet, i tillegg til lakselushypotesen. Det er dermed ikke sagt at lakselus trenger å være helt uten betydning, spesielt ikke når det gjelder svake og utsatte bestander. Forsøk med fôring av smolt med SLICE[®] (et anti-lusmiddel) før utsetting, har i

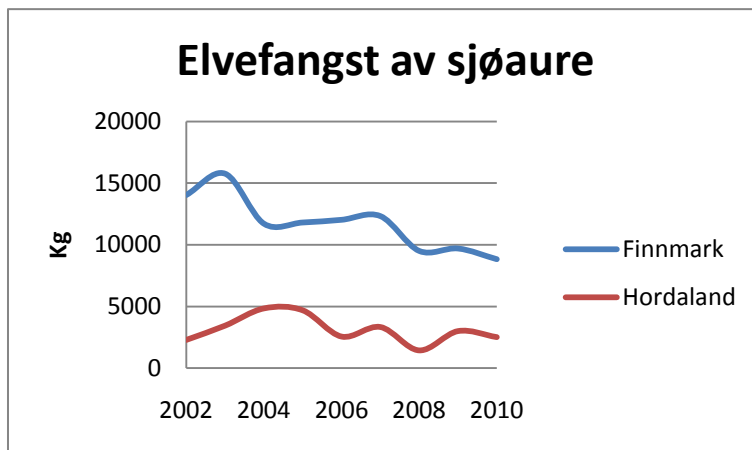
¹²² Kopiert fra det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning, 1/2009, s.134

noen forsøk gitt en tendens til høyere marin overlevelse ¹²³. Dette kan tyde på at lus kan påføre villaks en viss dødelighet (se en utdypende diskusjon av SLICE[®]- forsøk i avsnitt 3.2.2.6 SLICE[®]-eksperimenter).

Det har vist seg at lusinfeksjonen oftest er skjevfordelt ¹²⁴, slik at noen få fisk har et veldig høyt infeksjonsnivå, mens de fleste har lave nivå (se avsnittet *Grenseverdier på individ- og bestandsnivå* i NINAs review). Dette kan reflektere genetiske forskjeller i motstandskraft, eller miljømessig svekkelse av en del av populasjonen. I begge tilfeller kan det tenkes at den mest infiserte fisken kan påføres dødelighet av lakselus. På grunn av skjevfordelingen vil ikke dette nødvendigvis komme til uttrykk på bestandsnivå som en målbar reduksjon. Det er heller ikke usannsynlig at mange svekkete bestander er påført en eller annen form for miljøstress, og at slik fisk tåler lakselus dårligere enn frisk fisk i god kondisjon.

5.6 Har sjøauren greid seg dårligere enn villaksen?

Ifølge DN's vurdering er status for sjøauren framgang i Nord-Norge, tilbakegang i Midt-Norge og på Vestlandet, og uendret på Skagerakskysten ¹²⁵. Sjøaurebestandene i Hardangerfjorden



har vært framholdt som et eksempel på at lakselus dreper sjøaure i et omfang som forårsaker bestandsreduksjoner. Sjøauren har imidlertid hatt den samme negative utviklingen i den oppdrettsfrie og forutsetningsvis lusfrie Trondheimsfjorden. I mange nordnorske fjorder med oppdrett har sjøauren hatt et oppsving. Det kan derfor umulig være en

direkte og proporsjonal sammenheng mellom forekomsten av lakselus, smittepresset på sjøauren og bestandsutviklingen.

Sammenligner vi utviklingen i elvefangsten av sjøaure i Hordaland (det mest luspåvirkete fylket) og Finnmark (det minst luspåvirkete fylket), så finner vi at fangsten har holdt seg oppe minst like bra i Hordaland som i Finnmark i perioden 2002-2010. Data er hentet fra SSBs hjemmeside, som ikke inneholder data fra år tidligere enn 2002. Det tas forbehold om at det ikke er mulig å vurdere om figuren ovenfor avspeiler bestandsutviklingen eller statistiske feilkilder.

¹²³ Hvidsten et al 2007. Does increased abundance of sea lice influence survival of wild Atlantic salmon post-smolts? Journal of Fish Biology 71: 1639-1648

¹²⁴ Det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning, temarapport 1/2011, fig. 1 i vedlegg 3, s.105.

¹²⁵ Direktoratet for naturforvaltning, 2009. Bestandsutvikling hos sjøørret og forslag til forvaltningstiltak. Notat 2009-1 <http://www.dirnat.no/multimedia.ap?id=2207>

Som referert tidligere, var lakselusinfeksjonen av sjøaure i oppdrettsfrie områder på østkysten av Skottland vesentlig større enn i oppdrettsintensive soner på vestkysten. Dette reiser spørsmålet om hvilken rolle sjøaurebestanden selv spiller for vedlikehold og eventuelt oppformering av lakselusmengden i en fjord eller region.

DNs rapport fra 2009 om bestandsutviklingen hos sjøaure inneholder følgende vurdering:

*”I Trondheimsfjorden har infeksjonspresset vært relativt lavt i den aktuelle perioden sammenlignet med tidligere, men sjøørretbestandene er likevel redusert på nivå med bestandene i de øvrige områdene. Også i en rekke andre fjordområder med mye brakkvann og lite lakselus har sjøørreten hatt tilsvarende store bestandsreduksjoner. Disse observasjonene tyder på at det også har kommet inn andre faktorer i tillegg til lakselus de siste 4-6 år som har redusert overlevelsen til ørret i sjøen.”*¹²⁶

Det har vært foreslått at mattilgangen under fjordoppholdet er bestemmende for sjøaurebestandenes utvikling, og at tilbakegangen for fjordbestandene til brisling og tobis kan være en del av forklaringen på svekkete bestander av sjøaure. Hvis dette er riktig, kan det tenkes at sjøaure får dårlig kondisjon på grunn av mangel på energirik mat, og lettere blir infisert av lakselus. Det er påvist at post-smolt av laks svekket av surt vann/aluminium er mer mottakelig for lusinfeksjon¹²⁷. Hvis sjøauren er mer infisert nå enn tidligere, kan beiteforholdene være en medvirkende årsak, eventuelt også miljøforhold i ferskvann. Så vidt vites er flere av de lakseførende elevene i Hardangerfjorden og Ryfylke preget av surt vann og/eller store reguleringer.

Fangsten av brisling i fjordene har i mange år gått tilbake¹²⁸. Det er sikkert store forskjeller fra fjord til fjord, og fra år til år. Epigraph-prosjektet studerer blant annet økosystemet i Hardangerfjorden, og hvordan dette endrer seg over tid. En arbeidshypotese er at den sterke tilbakegangen for brislingen i Hardanger og Sunnhordland kan skyldes endringer i sammensetningen av planktonsamfunnet, som igjen settes i sammenheng med et økologisk regimeskifte i Nordsjøen¹²⁹.

2008 var et bedre år for brislingfisket enn normalt for perioden etter 2000 i Hardangerfjorden, og en svak oppgang fortsatte også i 2009 og 2010. 2009 var et jubelår i Trondheimsfjorden, mens fangsten i 2010 var bare 1/3 av 2009. Før 2009 ble det sist landet brisling fra Trondheimsfjorden midt på 1990-tallet¹³⁰. Det er uvisst om det kan forventes at kortsiktige

¹²⁶ Ibid, s.17

¹²⁷ Hindar A, Kroglund F, Larssen T, Skjelkvåle BL, Hagen AG. 2010. Sur nedbør og forurensning, faren over? I Villaksutvalget-10 år etter. Hvor står vi i dag, og hvor går veien videre? Sammendrag av presentasjonene. Lillestrøm, 4.-5. mai 2010. s 37-39.

¹²⁸ Havforskningsinstituttet: http://www.imr.no/filarkiv/2010/04/brisling_kyst-og_fjord.pdf/nb-no

¹²⁹ http://www.imr.no/epigraph/filarkiv/lavoppl.hi-tema_1.pdf/nb-no

¹³⁰ Havforskningsrapporten 2011, s.114

svingninger påvirker utviklingen til sjøaurebestandene, eller om bestandene i større grad preges av mer langsiktige endringer av tilgang på brisling og andre byttedyr. Det ble registrert en svak økning av sjøaurefangstene i Hordaland i 2009 og 2010, men det ble også registrert mindre påslag av lus på sjøauren i 2008 og 2009. Det kan altså ikke trekkes slutninger om årsakssammenhenger av dette.

I senere år har det vært registrert uvanlige oppblomstringer av maneter i mange fjorder. Maneter er rovdyr, som beiter på dyreplankton og småyngel. Maneter kan følgelig også være næringskonkurrenter til sjøaure, men det er ikke kjent om et mulig konkurranseforhold er forsøkt undersøkt.

Inntil det er utført bedre forskning på dette området, må det være rimelig å konkludere med at lakselus har begrenset forklaringssevne i forhold til sjøaurens tilbakegang i deler av landet.

5.6.1 Prematur tilbakevandring

Hypotesen om at lakselus oppformert på oppdrettslaks kan ha populasjonsregulerende effekt for vill laksefisk, ble formulert omkring 1990. Dette ansporet forskning omkring temaet, og i årene som fulgte ble det observert at sjøaure med lus vandret tilbake til ferskvann for å avluse seg, ofte tidlig på sommeren. Dette ble kalt prematur tilbakevandring, og ble tolket som et nytt fenomen som ble antatt forårsaket av at infeksjonsnivået hadde blitt så høyt at sjøauren utviklet en ny atferd for å kvitte seg med lus.

Det er grunn til å være skeptisk til hypotesen om at ny atferd kan oppstå i løpet av kort tid. Det er mer sannsynlig at slike grunnleggende atferdsendringer krever evolusjonære tidsrom for å utvikle seg. Så vidt vites, foreligger det ikke observasjoner fra tidligere tider av prematur tilbakevandring. Dette betyr ikke nødvendigvis at fenomenet ikke eksisterte. Det kan like gjerne tolkes som at det ikke forelå et insentiv for å sjekke. Mest sannsynlig foreligger det bare anekdotisk kunnskap om prematur tilbakevandring før cirka 1990, men dette er et kunnskapshull som burde vært forsøkt tettet.

Det har tradisjonelt vært antatt at sjøauren ikke overvintrer i sjøvann, men man har langt tilbake i tid observert sjøaure i brakkvannssoner om vinteren. I løpet av de senere år har det blitt påvist at sjøauren kan vandre mellom ferskvann og sjøvann mange ganger i løpet av en vinter, og at en del sjøaure oppholder seg i sjøen storparten av, eller hele, vinteren. Dette er ny kunnskap om sjøaurens atferd, som også kan hentyde til at prematur tilbakevandring alltid har vært en del av sjøaurens tilpasning.

Det vil være nyttig å få avklart om prematur tilbakevandring er en ny adferd eller ikke, ettersom fenomenet framstilles som et vitnesbyrd om uønsket påvirkning fra oppdrettsnæringen.

5.7 Erfaringer fra British Columbia

5.7.1 Broughton-arkipelaget

Det har i mange år foregått en opphetet debatt om lakselus er årsaken til tilbakegangen for pinks (*Oncorhynchus gorbuscha*) og sockeye (*O. nerka*) i de deler av British Columbia der det foregår lakseoppdrett. Fjordområdet Broughton-arkipelaget et stykke nord for Vancouver er et oppdrettsintensivt område, der flere forskere mener å kunne dokumentere at lakselus oppformert i oppdrettsanlegg er i ferd med å utrydde villaksen (for eksempel Krkošek et al.¹³¹), mens andre mener at både data og modeller måtte manipuleres for å ende opp med en slik konklusjon (for eksempel Brooks & Jones¹³²).

I 2000 og 2001 var innsiget av pinks til elvene i Broughton-arkipelaget svært godt. Dette ble etterfulgt av en særlig svak årsklasse av pinks i 2002 (97% reduksjon sammenlignet med året før). Likevel ble 2003-årsklassen opphav til et meget vellykket år i 2004¹³³. I årene 2005-2008 kom det flere rapporter som forklarte kollapsen i 2002 med påslag av lus. Det ble for eksempel observert at 90% av utvandrende pinks hadde lus på seg. Stikk i strid med spådommene til Krkošek og andre, som i 2007 mente at pinks i Broughton ville bli utryddet av lakselus i løpet av 8 år (4 generasjoner), ble 2009 et rekordår.

I en nyere studie påviste Morton et al.¹³⁴ noe høyere dødelighet på smolt (men mindre enn 10%) som vandret ut gjennom et område med aktive oppdrettsanlegg, sammenlignet med smolt som vandret ut gjennom et brakklagt område. Denne mulige forskjellen i overlevelse førte imidlertid ikke til forskjeller i total overlevelse for årsklassen til de kom tilbake for å gyte, og heller ikke når de sammenlignet innsiget til Broughton-arkipelaget med et område på Central Coast uten oppdrett. Denne studien inkluderte også målinger av nauplier og copepoditter i planktontrekk, som påviste høyere tetthet av nauplier (ikke-infektivt stadium) i nærheten av oppdrettsanlegg, men ikke av copepoditter (det infektive stadiet). Fra denne observasjonen trakk Morton et al. konklusjonen at brakklagging reduserer forekomsten av lakselus til det nivå som kan forventes i områder uten oppdrett. Observasjonen kan også

¹³¹ Krkošek, M., Ford, J.S., Morton, A., Lele, S., Myers, R.A., and Lewis, M.A. 2007. Declining wild salmon populations in relation to parasites from farm salmon. *Science* 318: 1772-1775.

¹³² Brooks, K.M, and Jones, S.R.M. 2008. Perspectives on pink salmon and sea lice: scientific evidence fails to support the extinction hypothesis. *Reviews in Fisheries Science* 16: 1-10.

¹³³ Beamish, R. J., Jones, S., Neville, C-E., Sweeting, R., Karreman, G., Saksida, S., and Gordon, E. 2006. Exceptional marine survival of pink salmon that entered the marine environment in 2003 suggests that farmed Atlantic salmon and Pacific salmon can coexist successfully in a marine ecosystem on the Pacific coast of Canada. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 1326-1337.

¹³⁴ Morton, A., Routledge, R., McConnell, A., and Krkošek, M. 2011. Sea lice dispersion and salmon survival in relation to salmon farm activity in the Broughton Archipelago. – *ICES Journal of Marine Science*, 68: 144–156.

tolkes som at det er ingen sammenheng mellom antall klekte lusegg (nauplier) og antall copepoditter.

Marty et al. publiserte en studie i 2010¹³⁵, der de påviste at antall pinks som returnerer for å gyte kan forklare antall lakselus på oppdrettslaksen den påfølgende våren, som i sin tur kunne forklare 98% av den årlige variasjonen i forekomsten av lakselus på utvandrende villsmolt. Analyse av 60 års svingninger i pink-populasjonene knyttet til Broughton-arkipelaget viste ingen sammenheng mellom populasjonssvingningene og forekomsten av lus på oppdrettslaksen, og heller ingen sammenheng mellom populasjonssvingningene og omfanget av produksjonen av oppdrettslaks.

Studien til Marty et al. er interessant fordi den tyder på at villaksen kan transportere lakselus inn i fjordene, og at omfanget av denne transporten kan være årsaken til variasjoner i lakselusinfeksjonen på oppdrettslaksen. Selv om dette skulle vise seg å være en generell sammenheng i Stillehavet, kan vi *ikke* trekke en slutning om at det kan forholde seg slik også i Norge. Stillehavslaksen vender tilbake i millionvis, mens vi for atlantisk laks snakker om tusener. Det er derimot grunn til å undersøke om sjøauren kan være en viktig vektor for å opprettholde en høy mengde og tetthet av lakselus i fjordene i Norge.

En annen forskjell mellom atlantisk laks og pinks er at pinks vandrer ut av elvene ved en størrelse på 0,3 g, og tilbringer noen måneder i fjordområdene før den vandrer videre til havs. Pinks er derfor mer utsatt for påslag av lus i fjordene enn atlantisk laks, som vandrer fra elv til hav i løpet av dager eller få uker, og derfor forserer ”lusbeltet” raskt på et tidspunkt om våren da det er relativt lite lus i fjordene. Imidlertid er det interessant at selv en så liten fisk tåler påslag av lus, uten at dette ser ut til å ha populasjonsregulerende effekt. For øvrig bør hypotesen om et lusbelte i kystnære farvann trekkes i tvil (jfr avsnitt 5.4.3 Når er en fisk syk?). Lakselus reproducerer også i havet, og vi vet ingenting om tettheten av copepoditter i kystfarvann sammenlignet med tettheten i havet.

5.7.2 Fraser River

Fraser River er et av verdens største laksevassdrag. Elvas munningsområde er i Vancouver, den drenerer vestsiden av Rocky Mountains, har et nedslagsfelt på 234.000 km² (25% av British Columbia), en middelvannføring på nesten 4000 m³/sekund, en lengde på 1375 km i hovedløpet, og 40 sidevassdrag. Til sammenligning er Glomma 600 km lang, har et nedslagsfelt på 42.000 km², og en middelvannføring på 700 m³/sekund.

Alle de 5 lakseartene som forekommer i den østlige delen av Stillehavet¹³⁶ har tilhold i Fraser River, men elva produserer hovedsakelig 2 av dem: sockeye (rødlaks) og pink (pukkellaks),

¹³⁵ Gary D. Marty, Sonja M. Saksida and Terrance J. Quinn 2010: Relationship of farm salmon, sea lice, and wild salmon. Proc Natl Acad Sci USA 2010 Dec 28;107(52):
<http://www.pnas.org/content/early/2010/12/03/1009573108.abstract>

¹³⁶ De 5 ”østlige” artene er chinook (king), coho (silver), sockeye (red), chum (dog) og pink (humpback), mens den ene arten som bare forekommer i det vestlige Stillehavet er cherry salmon, *Oncorhynchus masou*. I tillegg har vi flere andre arter som tilhører samme slekt, og som til dels er anadrome, som for eksempel regnbueaure.

bare i oddetallsår). I perioden 1893 til 2010 har innsiget av gytemoden laks som stammer fra Fraser River variert fra under 2 mill til 40 mill sockeye, og fra drøyt 2 mill til 22 mill pinks¹³⁷. Man regner med at elva har 18 ulike sockeye-populasjoner, hvorav 3 av dem står for 75% av elvas totale sockeye-produksjon. Pinks fra Fraser River – stammene utgjør om lag 60% av fangsten i de kommersielle fiskeriene i BC av denne arten. Historisk kan PFA av pinks fra Fraser River ha vært så høyt som 60 mill¹³⁸.

Prognosen for innsiget i 2009 var 10,5 mill sockeye. 1,7 mill ble resultatet. 2009 ble det tredje året på rad da man stengte sockeye-fisket for å sikre oppvandring av gytefisk. Innsiget og fisket hadde da gått nedover i en årrekke. Det sviktende fisket resulterte i politisk strid i BC. I november 2009 ble den såkalte Cohen Commission opprettet, med mandat til å undersøke årsakene til laksens tilbakegang i Fraser River, og til å foreslå tiltak for å snu trenden. Kommisjonen har startet opp en rekke forskningsprosjekter og høringer, og skulle etter den opprinnelige planen levere rapporten sin sommeren 2011.

2010 ble så det beste sockeye-året på 100 år¹³⁹, i kontrast til 2009, som var det dårligste på 50 år. Innsiget i 2010 ble beregnet til 34,5 mill sockeye, men ingen pinks dette året ettersom 2010 var et liketallsår.

Cohen-kommisjonen har nå fått utsettelse til 2012 for å levere rapporten sin. Rekordåret 2010 har kastet om kull en rekke av teoriene som har blitt presentert som forklaring på svikten i Fraser River stammens produksjon. Også her har lakselus og andre effekter av lakseoppdrett stått sentralt i bildet.

Det forskes og diskuteres om årsakene til denne fantastiske snuoperasjonen, og enda er vel ikke det siste ord sagt. I september 2010 publiserte en gruppe forskere en teori som satte oppsvinget for laksen i sammenheng med et vulkanutbrudd i det nordlige Stillehavet i 2008, og en påfølgende gjødslingseffekt av havet med jernholdig aske¹⁴⁰. Jern er begrensende faktor for planteplankton i dette økosystemet.

Vulkanutbruddet fant sted på øya Kasatochi i øygruppen Aleutian Islands i det nordlige Stillehavet. Utbruddet var eksplosivt, og startet 7. august 2008. Samtidig inntraff en storm i

¹³⁷ Beamish, R. J. 2002. Recent returns of Pink salmon to the Fraser River indicate the importance of relating stock to recruitment on a regime scale. (NPAFC doc. 633). Fisheries and Oceans Canada, Science Branch – Pacific Region, Pacific Biological Station, Nanaimo, B.C., Canada. V9T 6N7. 23p.
[http://www.npafc.org/new/publications/Documents/PDF%202002/633\(Canada\).pdf](http://www.npafc.org/new/publications/Documents/PDF%202002/633(Canada).pdf)

¹³⁸ Ibid.

¹³⁹ Denne linken er til en YouTube-video, som handler om jubelåret for Fraser River: <http://bit.ly/cX8Omg>

¹⁴⁰ Roberta Hamme et al. (2010) Volcanic ash fuels anomalous plankton bloom in subarctic northeast Pacific, *Geophys. Res. Lett.*, 37, L19604, doi:10.1029/2010GL044629

området som spredte asken over store områder. Bare få dager etter at utbruddet startet, ble det observert en gigantisk algeblomst over store deler av det nordlige Stillehavet ¹⁴¹.

Hvis gjødslingseffekten fra vulkansk aske var årsaken til det store oppsvinget for laksen, var dette et engangsfenomen, eller muligens en effekt som vil avta raskt i løpet av få år. Men det illustrerer poenget med den altoverskyggende betydningen ernæringsforholdene i havet kan ha for laksens bestandsutvikling.

5.7.3 Review av lakselusforskning i BC

I forbindelse med den vitenskapelige kontroversen om lakselus og villaksens framtid i British Columbia, ble Brian Harvey engasjert av the BC Pacific Salmon Forum til å gjennomføre en kritisk vurdering av den vitenskapelige litteraturen om forholdet mellom oppdrett, lakselus og villfisk. Hans første rapport er oppdatert mht arbeider publisert et stykke inn i 2008 ¹⁴². Hans andre rapport er oppdatert mht til arbeider til og med januar 2009 ¹⁴³. Hans konklusjon i den siste rapporten var den samme som året før:

“(...) a great deal of the controversy about sea lice stems from the lack of data and the difficulty of getting good data, so many of the published papers drift toward hypothesis and discussion” (s.9, rapport 1).

”There are just too many ways to use the same spotty data, and the fewer data there are, the more your conclusion rests on assumptions— which can always be argued about. This is the most frustrating area of sea louse research, because scientists are trying to tie the available data into a grander mechanism that accounts for all the observations on sea lice, their movements, and their hosts” (s.7, rapport 2).

”The question everyone wants answered is: Have we still just demonstrated a lot of associations between salmon farms and the lice on wild salmon, or do we have proof of causation (...)? In my opinion, research is still at the association stage” (s.8, rapport 2).

5.8 Konkluderende om lakselus

I dette kapittelet er det diskutert langs disse hovedlinjene:

1. Lakselushypotesen forklarer ikke det generelle mønsteret i villaksens tilbakegang.

¹⁴¹ McKinnell, S.M. et.al. 2010. Status and trends of the North Pacific Ocean, 2003-2008, pp. 1-55 In S.M. McKinnell and M. J. Dagg. [Eds.] Marine Ecosystems of the North Pacific Ocean, 2003-2008. PICES Special Publication 4, 393 p. Se figur s.28 (Fig S-22).

http://www.pices.int/publications/special_publications/NPESR/2010/PICES_PUB4_Ch1_Synthesis.pdf

¹⁴² Harvey, B. 2008. Science and sea lice: what do we know? BC Pacific Salmon Forum report.

<http://www.pacificsalmonforum.ca/pdfs-all-docs/ScienceandSeaLiceFinalFeb22-08.pdf>

¹⁴³ Harvey, B. 2009. Science and sea lice: a second look.

<http://www.farmfreshsalmon.org/sites/default/files/SeaLouseUpdate2009.pdf>

2. Det er ingen logisk sammenheng mellom at lakselusmengden antas å være utenfor bærekraftige rammer, og at de dominerende bestandene av vill laksefisk greier seg ganske bra, og i alle fall bedre i Norge enn i andre land.
3. Lakselushypotesen er uforenlig med en rekke observasjoner, som for eksempel at ekstrem overskridelse av foreslåtte tålegrenser verken påvirker fangst eller bestand.

Mens det er åpenbart at lakselus kan drepe individuelle fisk, er det verken dokumentert eller sannsynliggjort at lakselus har bestandsregulerende effekt på vill laksefisk, verken på nasjonalt, regionalt eller lokalt nivå. Forskning og forvaltning har trukket slutninger om årsakssammenhenger fra spuriøse korrelasjoner mellom forekomsten av lakselus (evt luseegg) og forekomsten av svekkete bestander.

Forskerne har sjeldent realitetssjekket sine funn ved å gjennomføre enkle kontrollregninger, eller vurdert sine resultater i forhold til relevant informasjon om utviklingen til bestandene av vill laksefisk og oppdrettslaks. Eksempelvis er det i dette kapitlet påpekt en slående mangel på logisk sammenheng mellom estimerte tålegrenser for individuelle fisk, observerte infeksjonsnivå i Sognefjorden og registrert fangst av laks og sjøaure i påfølgende år.

Heuch og Mos modell for sammenhengen mellom mengden av gravide hunnlus og smittepresset på vill laksefisk brukes til å utlede prediksjoner om utviklingen til norsk laks. Prediksjonene kolliderer åpenbart med virkeligheten. Modellen er konstruert på grunnlag av data for antall egg som produseres pr lakselushunn, spekulative forutsetninger om total naturlig luseggproduksjon før lakseoppdrett ble etablert, og sammenligninger med en modellert situasjon etter etablering av oppdrettsnæringen og næringens påfølgende vekst. Modellen ser faktisk bort fra at det ikke er luseegg som infiserer fisk. For en grundigere diskusjon av modellen henvises det til avsnitt 3.2.2.7 Heuch & Mos modell og til avsnitt 4.7 i Nofimas rapport om lakselus.

I hvilken grad Mattilsynets forvaltning av oppdrettsnæringen er basert på denne modellen, er ukjent. Grenseverdiene 0,5 eller 0,1 lus er ikke avledet av modellen. En beregning etter modellen ville trolig konkludert med et nivå på 0,01 - 0,001 lus som bærekraftig.

Det er sterkt beklagelig at Havforskningsinstituttet ikke ønsket å problematisere modellen de la til grunn for sine vurderinger i rapporten *Risikovurdering – miljøvirkninger av norsk fiskeoppdrett*. En slik rapport har næringspolitiske konsekvenser. Det bør derfor kunne forventes at denne typen utredninger baseres på vitenskapelige fakta.

Lakselusovervåkingen har nå produsert gode data for nivået på lakselusinfeksjon av villfisk flere steder langs kysten. Det er imidlertid ikke gjort forsøk på å sette dette i sammenheng med bestandsutviklingen til laks og sjøaure i de samme områdene. HIs risikorapport henviser til behovet for å etablere bedre kunnskap om ”i hvilken grad lakselus er en betydelig populasjonsregulerende faktor for vill laksefisk i gitte områder” (side 93, i kapitlet *Anbefalinger for videre arbeid*). Til tross for slike usikkerheter, presenteres rapporten basert på at det er selvsynlig at lakselus er en populasjonsregulerende faktor, at det nå er mulig å fastsette et nivå for når den er det, og at det er faglig forsvarlig å formidle til allmennheten at lakselus er den største miljørisikoen som følger av lakseoppdrett. Riktignok tar forfatterne

en rekke forbehold på forskjellige steder i rapporten. Det er imidlertid bare spesielt interesserte lesere som plukker opp slike ting.

Det er behov for oppgradert kunnskap på en rekke områder. Følgende forslag kan listes opp:

1. Økologiske studier av lakselus, dødelighet gjennom livssyklusen, ”loven om avtakende effekt”:

Hvor mange gyttelusegg klekker?

Hvor mange nauplier blir copepoditter?

Hvor mange copepoditter finner en vert?

Hvor mange copepoditter som finner en vert blir til chalimus?

Hvor mange chalimus blir til pre-adulte lus?

Hvor mange pre-adulte lus blir til gravide hunner?

Hvor mange gravide hunner sitter igjen på en laks etter 3,6 eller 12 måneder?

Kan det anslås et nivå for total luseggmengde som angir når det er sannsynlig at den ekstra smitteeffekten av ytterligere lusegg nærmer seg null (at det altså ikke spiller noen rolle om luseggmengden øker over dette nivået)?

2. Korrelasjonsstudier:

Er det en sammenheng mellom oppdrettsintensitet, total produksjon av lusegg, antall fastsittende lus på villfisk, og omfanget av luseskader?

Er det en sammenheng mellom luseskader og bestandsutviklingen til vill laksefisk?

Er det en sammenheng mellom sårbarhetsgrad (ref DNs klassifisering av elver), elvestørrelse, elvetype, og geografisk lokalisering?

Er det en sammenheng mellom lus på utvandrende post-smolt og tilbakevandrende gytefisk?

Er det en sammenheng mellom produksjonen av lusegg i kystsonen og nivået av smittepress, infeksjon og reinfeksjon i havet?

3. Kartlegging av lusmengder, infeksjonsintensitet og luseskader i oppdrettsintensive og oppdrettsfrie områder:

Gjennomgang av alle lustellinger som er utført, normalfordeling/skjevfordeling av infeksjonsnivå, helhetlig analyse.

Forskjeller mellom nasjonale laksefjorder og andre fjorder.

4. Immunologi, resistens og toleranse:

Avstøting i akvarium og felt (copepoditter, chalimus, pre-adult, og adult).

Antatt skjevfordeling i infeksjonsnivå: er årsaken ulik immunologisk respons eller miljøstress?

Forskjell i smitte-effektivitet mellom lusegg fra hunnlus som har sittet på villfisk sammenlignet med oppdrettsfisk.

Fysiologiske mål for lusindusert stress.

Sammenligning av arter (laks, sjøaure, pinks).

Tålegrenser for individuelle fisk og populasjoner.

5. Statistikk:

Benchmarking

Rekalibrering i forhold til systematiske feil

6. Hvorfor dør laksen i havet?

Det har lenge vært kjent blant lakseforskere at hovedårsaken til bestandstilbakegangen i Nord-Atlanteren er økt dødelighet under beitevandringen i havet. En rekke faktorer forårsaker dødelighet under laksens sjøopphold, for eksempel predasjon, bifangst i kommersielle fiskerier, og sykdommer. Men mest sannsynlig dør laksen hovedsakelig av matmangel. Det er denne teorien som skal beskrives og etterprøves i dette kapitlet.



Teorien er følgende: når post-smolten kommer ut til beiteområdene i Norskehavet i slutten av juni, har de pelagiske fiskebestandene (hovedsakelig sild, makrell og kolmule) allerede spist opp dyreplanktonet som post-smolten er avhengig av. Når post-smolten ankommer beiteområdene er den ca 20 cm lang og veier omkring 100 g, og er avhengig av små byttedyr.

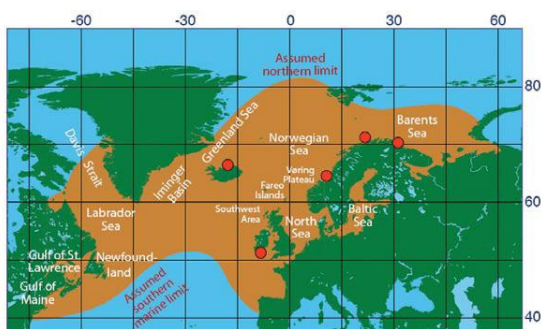
Figuren viser området som antas å være det viktigste sommerbeiteområdet for villaks fra det sørlige Norge. Det ser ut til at laksen fra Finnmark og Russland i større grad benytter Barentshavet som oppvekstområde, og har derfor muligens ikke blitt rammet i like stor grad som de øvrige laksebestandene. Imidlertid viser den russiske fangststatistikken det samme mønsteret som i andre land,

mens elvene i Finnmark generelt har greid seg bra.

Dårlig tilpasset ernæring kan forklare at andelen smålaks som vender tilbake til kysten har gått sterkt tilbake, og at mellomlaksen er mindre enn tidligere. Overgangen fra små postsmolt til større laks er vanskelig, og trolig er dødeligheten stor nettopp i denne fasen. Post-smolt som overlever den første perioden i havet, kan i senere livsfaser ha rikelig tilgang på mat, når laksen blir stor nok til å beite på den pelagiske fisken. Utfordringen for laksen er å oppsøke beiteområder der det finnes riktig mat til riktig tid. Det er trolig vesentlige forskjeller i vandringsmønster for laks fra ulike regioner og elver. Sannsynligvis kan en forbedret forståelse av dette forklare mye av forskjellene vi observerer med hensyn til marin overlevelse.

5.1 Hvordan vandrer laksen i havet?

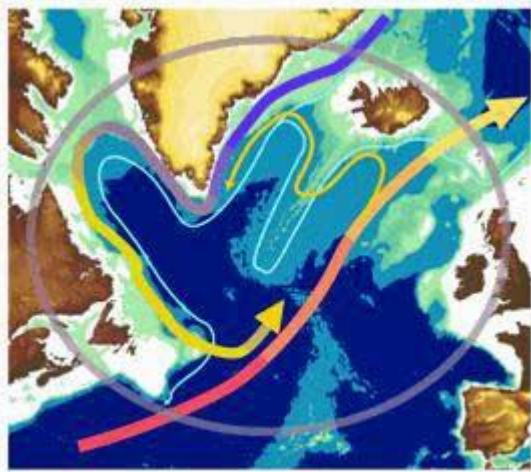
Illustrasjonen viser utbredelsen til atlantisk laks (illustrasjon ved A. Rikardsen,



SALMOTRACK). De røde sirklene viser merkestasjoner, der laks utstyres med såkalte PSAT-merker i regi av SALMOTRACK-prosjektet (se lenger ned).

Til en viss grad har laks fra samtlige lakseproduserende land på begge sider av Atlanterhavet felles beiteområder i havet. En

kanadisk studie av nyere dato støtter den såkalte gyre-hypotesen ¹⁴⁴, som går ut på at laksen kopler seg på den nordatlantiske, subpolare gyren på sine respektive sider av havet, og følger



gyren rundt Nord-Atlanteren til de starter vandringen tilbake til sine respektive kyster og hjemmelver. Den nordatlantiske gyren roterer med en hastighet på 14,2 km pr dag, har en kretsløpstid på 1,7 år pr omdreining, og en diameter på 8900 km ¹⁴⁵.

På den nordlige halvkula sørger coreolis-effekten for at gyrene beveger seg mot klokka, mens det er omvendt på den sørlige halvkula. Den nordatlantiske subpolare gyren er et stort sirkulasjonssystem som omfatter 4 havstrømmer:

Øst-Grønland strømmen (kald, beveger seg sørover), Vest-Grønland strømmen (kald, beveger seg nordover), Labrador strømmen (selv en gyre, kald, beveger seg sørover langs kysten av Labrador og Newfoundland)) og den Nord-Atlantiske strømmen (varm, en gren av Golfstrømmen som beveger seg nordover). ¹⁴⁶

Den kanadiske studien baserer seg på data samlet inn gjennom 50 år, og angir følgende observasjoner til støtte for gyremodellen: (1) De tidligere havfiskeriene etter laks foregikk i en sesongmessig sekvens som flyttet seg langs strømmen, med størst fangster omkring strømmens hovedakse, (2) Merking-gjenfangst studier har vist at ansamlinger av beitende laks består av en blandingsbestand av laks fra begge sider av Atlanteren. Smolt merket i Nord-Amerika har vært gjenfanget utenfor Norskekysten, ved Færøyene, og øst og vest av Grønland. Voksen laks merket ved Færøyene har vært gjenfanget i kanadiske elver, og smolt merket på europeisk side har vært gjenfanget ved Newfoundland og Labrador. (3) Høyt innhold av caesium-137 i laks som vendte tilbake til en elv i Quebec indikerte at vel 62% hadde beitet øst for Island. Høye caesium-nivå indikerte at 25% av ensjøvinterlaks (1SV) fra Canadas atlantiske provinser hadde beitet ved Færøyene. Lave caesium-nivå målt i irsk 1SV laks indikerte at mye av beitingen hadde foregått i Vest-Atlanteren.

En alternativ eller kompletterende modell sier at nordamerikansk og søreuropeisk laks (sør for 62°N) beveger seg direkte til beiteområdene vest for Grønland, hvorpå de overvintre i Labradorsjøen, mens nordeuropeisk laks (nord for 62°N) beiter i Norskehavet.

¹⁴⁴ Dadswell, M.J., Spires, A.D., Reader, J.M. & Stokesbury, M.J. 2010 The North Atlantic subpolar gyre and the marine migration of Atlantic salmon *Salmo salar*: the 'Merry-Go-Round' hypothesis. *J Fish Biol.* Aug 2010, 77(3), 435-67

¹⁴⁵ <http://da.wikipedia.org/wiki/Gyre>

¹⁴⁶ Illustrasjon: National Oceanography Centre, UK.

http://www.forskningsradet.no/en/Newsarticle/Ocean_temperatures_may_predict_fish_stocks/1253955852796

Merking-gjenfangst studier har vist at nordamerikanske og europeiske bestander bidro omtrent likt til det store laksefisket ved Grønland i perioden 1965-95 ¹⁴⁷, og at laks fra Skottland trolig bidrar relativt mer til bestanden ved Grønland enn laks fra andre europeiske land. Nyere genetiske studier har bekreftet dette. I gjennomsnitt for 4 lokaliteter på Grønland var 67% av nordamerikansk opprinnelse, mens 33% kom fra Europa. På en av lokalitetene (helt sør på Grønland) var 64% av europeisk opprinnelse ¹⁴⁸.

De to vandringsmodellene referert ovenfor er ikke nødvendigvis gjensidig utelukkende. Det er godt mulig at det innenfor rammen av et generelt vandringsmønster som er dirigert av den nordatlantiske gyren, kan eksistere forskjeller i vandringsmønster mellom ulike laksestammer, og at dette kan bidra til å forklare forskjeller i utviklingen av laksebestandene mellom land, regioner og elver.

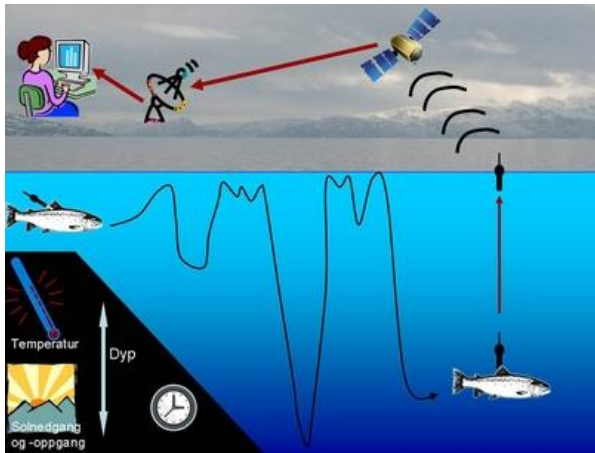
Vi kan for eksempel tenke oss at vandringsmønsteret til sør- og vesteuropeisk post-smolt følger de nordgående havstrømmene langs kontinentalsokkelen vest av de britiske øyer, til deler av laksen dreier av i en nordøstlig retning i kanalen mellom Shetland og Færøyene, mens resten kopler seg på gyren vest av Orknøyene og Shetland. I så fall vil de sistnevnte ende opp ved Grønland i større grad enn de som vandrer inn i Norskehavet. Laks fra Skottland, Irland, Frankrike og Spania kan ha en mer vestlig og sørlig utbredelse enn post-smolt fra Norge, som trolig følger kyststrømmen eller kontinentalsokkelstrømmen nordover til områdene mellom Island og Bjørnøya. Det er videre mulig at post-smolt fra Finnmark oppholder seg i større grad lenger øst i Barentshavet og lenger nord i Norskehavet enn laks fra mer sørlige deler av Norge. Dette ser nå ut til å være bekreftet av SALMOTRACK-prosjektet (se lenger ned). Imidlertid viste en merking-gjenfangst studie at ca 10% av laksen som ble merket nord for Færøyene hørte hjemme i Russland ¹⁴⁹, hvilket kanskje må tolkes dit hen at det ikke finnes generelle regler som gjelder for større geografiske regioner, uten at det finnes unntak.

Den samme studien konkluderte videre med at laks fra sørlige deler av Europa i større grad enn laks fra det nordlige Europa beiter i sørlige deler av Norskehavet (sør av Færøyene) og ved Grønland.

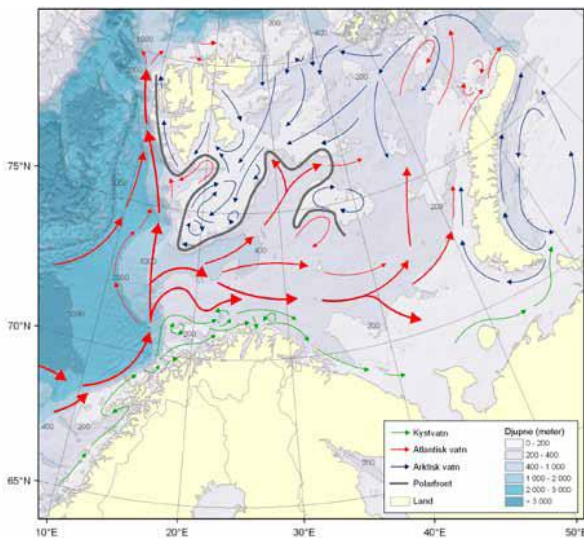
¹⁴⁷ Hansen, L.P. og Jacobsen, J. A. 2000. Distribution and migration of Atlantic Salmon, *Salmo Salar* L., in the Sea. Kap.7 i boka *The Ocean Life of Atlantic Salmon* (D. Mills ed), Fishing News Books, Blackwell Science, 2000. Se side 77.

¹⁴⁸ Koljonen, M-L., King, T-L. & Nielsen E.E. 2008 Genetic Identification of Individuals and Populations, kap 9 i boka , side 275

¹⁴⁹ Hansen, L. P., and Jacobsen, J. A. 2003. Origin and migration of wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in oceanic areas north of the Faroe Islands. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 110–119. <http://icesjms.oxfordjournals.org/content/60/1/110.full.pdf>



Det begynner nå å komme data som underbygger teorien om regionale og stammevise forskjeller i vandringsmønsteret. SALMOTRACK-prosjektet har vist at laks fra elver helt nord i landet vandrer nordover, dels i en østlig retning inn i Barentshavet, og dels opp langs vestkysten av Svalbard helt til 80°N, før den dreier vestover mot Grønland. SALMOTRACK benytter såkalte pop-up satellittmerker som etter en tid løsner fra fisken, flyter opp til overflata og overfører data via satellitter til landbaser (illustrasjonen øverst).¹⁵⁰



Illustrasjonen til venstre viser havstrømmer i Barentshavet og det nordlige Norskehavet. Det ser ut til at laksen fra Finnmark og Troms følger de røde pilene¹⁵¹. Dette bekreftes av en ny studie som påviste forskjeller i vandringsmønster mellom nordlige og sørlige laksestammer i Norge¹⁵².

Salsea-Merge prosjektet har som målsetning å finne ut mer om laksens vandringsmønster, og om regionale forskjeller og

stammeforskjeller med hensyn til vandringer og beiteområder. Inntil data publiseres, må vi finne oss i å basere våre spekulasjoner på hvis-så tankegang. Dette er ikke nødvendigvis unyttig, fordi det kan bidra til å formulere nye hypoteser om laksens tilbakegang.

Eksempelvis har kanadisk laks hatt en større tilbakegang under kollapsen på 1980-tallet og i perioden etterpå enn europeisk laks, hvilket bør føre til at oseanografiske studier fokuseres på forskjeller mellom økosystemene i det vestlig og østlige Atlanterhavet. Hvis det er slik at skotsk og søreuropeisk laks i større grad enn nordeuropeisk og russisk laks har et vandringsmønster som bringer den til beiteområdene på vestsiden av Atlanterhavet, er det rimelig å tenke seg at disse europeiske bestandene har blitt hardere rammet enn de andre. Dette ser også ut til å være tilfellet.

¹⁵⁰ Illustrasjon: Audun Rikardsen/ Salmotrack

¹⁵¹ Illustrasjon: Havforskningsrapporten 2010
http://www.imr.no/filarkiv/2010/04/tilstanden_i_okosystem_barentshavet_hav_.pdf/nb-no

¹⁵² Jensen, A.J., Fiske, P., Hansen, L.P., Johnsen, B.O., Mork, K.A. & Næsje, T.F. 2011. Synchrony in marine growth among Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 68: 444-457.

Laks som hovedsakelig beiter i vestlige og sørlige deler av Norskehavet kan tenkes å ha blitt rammet av mangel på energirike beitedyr i større grad enn laks med mer nordlig utbredelse. Det er videre mulig at denne laksen i større grad enn nordlig laks i tillegg har vært utsatt for bifangst i kommersielle fiskerier, ettersom tettheten av fiskebåter som fisker etter makrell og kolmule er størst i de sørlige delene av Norskehavet, samt vest av Færøyene og Shetland.

6.2 Hva spiser laksen under sjøoppholdet?

6.2.1 Fjordfasen

Generelt vandrer laksen raskt ut av fjordene, og trolig forlater den også kysten etter kort tid. Vandringsmønsteret og oppholdstiden i fjordene og ved kysten kan variere fra elvestamme til elvestamme, og fra fjord til fjord. Noen fjorder er svært lange, andre korte, og elver kan ligge nær eller fjernt fra fjordmunningen. Ifølge boka *The Atlantic Salmon* (kapittel 1, side 11), kan post-smolt bruke fra mindre enn 1 uke til 4 uker på å forlate fjorden. Post-smolt merket med akustiske merker i Altaelva har nådd kysten 30 km lenger ute på bemerkelsesverdig kort tid, bare 1,5 døgn (og i et enkelt tilfelle 11 timer, se det Vitenskapelige råd 2/2010, s.50).

Det er vel egentlig ganske opplagt at oppholdstiden i fjorder og kystnære farvann varierer betydelig. Ettersom tilbudet av byttedyr varierer fra sted til sted og fra år til år, kan mengden av føde og kvaliteten på post-smoltens matseddel følgelig også variere mye. Lang fjordfase og dårlig føde må nødvendigvis gi en dårlig start på beitevandringen i sjøen. Jo forttere post-smolten vokser seg ut av ”risikovinduet” for å bli spist av andre sjødyr (fisk, sel, hval, fugl), jo mindre blir predasjonstrykket. Dessuten vil tilgangen på mat i denne tidlige fasen påvirke post-smoltens kondisjon og fysiologiske tilstand, og derigjennom evnen til å greie seg senere under vandringen i havet.

Post-smolten er utsatt for et stort predasjonstrykk i fjordfasen. I Romsdalsfjorden ble dødeligheten beregnet til hele 70% i løpet av en distanse på 37 km fra munningen av Eira¹⁵³. I Altafjorden ble dødeligheten for Halselvstammen beregnet til 75% på en strekning på 17 km¹⁵⁴ (datainnsamling 2000-2005). Hvis dødeligheten er så omfattende allerede innerst i fjordområdene, er det åpenbart at den første fjordfasen kan påvirke årklassestyrken ganske kraftig. Men en annen studie fra Altafjorden (data innsamlet 2004-2007) ga et motsatt resultat: 75% overlevelse for postsmolt av Altaelvstammen på de første 17 km¹⁵⁵. Forskjellen

¹⁵³ Thorstad, E. B., Økland, F., Finstad, B., Sivertsgård, R., Plantalech Manel-la, N., Bjørn, P. A. & McKinley, R. S. (2007). Fjord migration and survival of wild and hatchery-reared Atlantic salmon and wild brown trout post-smolts. *Hydrobiologia* **582**, 99-107.

¹⁵⁴ Hvidsten, N.A. et al. 2009: Influence of sea temperature and initial marine feeding on survival of Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts from the Rivers Orkla and Hals, Norway. *J Fish Biol.* 2009 May ;74(7):1532-48.

¹⁵⁵ J. G. Davidsen, A. H. Rikardsen, E. Halttunen, E. B. Thorstad, F. Økland, B.H. Letcher, J. Skardhamar & T. F. Næsje 2009: Migratory behaviour and survival rates 1 of wild northern Atlantic salmon (*Salmo salar*) post-smolts: effects of environmental factors. Manuskript lastet ned februar 2011 fra <http://www.ub.uit.no/munin/bitstream/handle/10037/2431/article.pdf;jsessionid=6B8CDEFF6FE5A8784B9AD7277E9F6433?sequence=1>

mellom de to studiene er vanskelig å forklare, men mulige årsaker kan være ulikheter i tid mht datainnsamling og at ulike elvestammer ble studert.

Generelt spiser laksen de byttedyr som til enhver tid er tilgjengelig. Den foretrekker føde med høyt energiinnhold når den kan velge. Fiskeyngel av tobis, sild og ulike torskfiskarter er foretrukket. I områder og år med lite fiskeyngel tar den i stedet krepsdyr (pelagiske tanglopper, rauåte og krill), og i verste fall må den ty til insekter, som har minst energitetthet av alle laksens byttedyr.

En studie påviste at laks av Orklastammen hadde de beste årsklassene av tilbakevandrende gytefisk når post-smolten hadde fiskediett i Trondheimsfjorden under utvandringen ¹⁵⁶. Dårlige år hadde sammenheng med mye insekter i dietten. På den andre siden hadde smolt av Halselvstammen stort sett spist fisk under utvandringen i Altafjorden alle undersøkte år, og likevel varierte årsklassene med 6-gangen målt som antall tilbakevandrende gytefisk. Dette kan tolkes som at hovedtyngden av smolten må treffe det optimale tidsvinduet for utvandring hvis resultatet skal bli vellykket ("match-mismatch hypotesen"). Selv om post-smolt som ble fanget hadde spist fisk, vet vi ikke om smolt av samme årsklasse som vandret ut på andre tidspunkt enn den undersøkte fisken fikk tak i den optimale føden.

Forfatterne bak studien i Orkla og Halselva diskuterer dette ved å vise til viktigheten av å treffe "utvandringsvinduet". De refererer til den store forskjellen i overlevelse mellom smolt som vandret ut på ulike tidspunkt i løpet av sommeren fra elva Imsa i Rogaland. 15,4% av smolten som vandret ut i mai kom tilbake til kysten som voksen laks, mens bare 0,7% av smolten som vandret ut sent på sommeren kom tilbake.

En studie som sammenlignet 8 fjordområder fra Vestlandet til Finnmark i 1998-2001, fant en tydelig tendens til ulik matseddel langs en nord-sør gradient ¹⁵⁷. Fiskediett var vanligst i nordlige fjorder, mens krepsdyr og insekter var vanligere i sørlige fjorder. Beiteintensiteten var høyest i nord, og lavest i sør. Tomme mager var hyppigst forekommende i Nordfjord og i Sognefjorden. Sannsynligvis avspeiler forskjellene ulik tilgjengelighet av byttedyr. Ettersom fjordfasen kan være viktig for den totale marine overlevelsen, kan det formuleres en hypotese om at begrenset tilgang på småfisk på Vestlandet kan være en delforklaring på at laksen ser ut til å ha klart seg dårligere her enn lengre nord.

6.2.2 Havfasen

Det kan også tenkes en annen forklaring på de store forskjellene i årsklassestyrke fra år til år enn "match-mismatch" i forhold til fjordfasen. Kanskje er fødevalg og overlevelse i den første fjordfasen mindre viktig enn det som skjer når post-smolten kommer ut i havet. Dersom post-smolten ikke raskt finner fram til områder med energirik føde i tilstrekkelige mengder, vil det

¹⁵⁶ Hvidsten, N.A. et al. 2009: Influence of sea temperature and initial marine feeding on survival of Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts from the Rivers Orkla and Hals, Norway. *J Fish Biol.* 2009 May ;74(7):1532-48.

¹⁵⁷ Rikardsen, A. H., Haugland, M., Bjørn, P. A., Finstad, B., Knudsen, R., Dempson, J. B., Holst, J. C., Hvidsten, N. A. & Holm, M. (2004). Geographical differences in marine feeding of Atlantic salmon post-smolts in Norwegian fjords. *Journal of Fish Biology* 64, 1655–1679. doi: 10.1111/j.1095-8649.2004.00425.x

kunne oppstå vekststagnasjon og dødelighet. Avlesninger av vekstsonene i lakseskjell viser at laksen kan ha mange perioder med vekststagnasjon under sjøoppholdet. Det er påvist en hyppigere forekomst av perioder med vekststagnasjon om sommeren på 1990-tallet sammenlignet med tidligere ¹⁵⁸.

Det kan også være en sammenheng mellom tilbudet av byttedyr i fjordområdene og i havet. I boka *Atlantic Salmon Ecology* er det vi nå vet om laksens fødevalg i havet oppsummert i kapittel 5 ¹⁵⁹. De samme artsgruppene går igjen som viktige byttedyr både i fjordfasen, post-smoltfasen i havet og i senere livsfaser: sild, tobis, lodde, ulike arter av torskefisk og pelagiske krepsdyr. I tillegg er kolmule og lysprikkfisk viktige i havfasen. Lysprikkfisk og kolmule er begge såkalte mesopelagiske arter, det vil si at de står relativt dypt, ofte på 200-400 m. Man trodde tidligere at laksen jaktet hovedsakelig nær overflata, hvilket generelt kan være riktig, men vi vet nå at laks kan dykke ned til minst 600 m ¹⁶⁰. Vi vet fremdeles lite om hvor ofte den gjør det, og om det er for å jakte etter mesopelagisk fisk, men det er vel rimelig å tenke seg at en såpass energikrevende svømmetur må være motivert av en energimessig gevinst.

Det er dessverre sparsomt med data som viser hva laksen spiser i havfasen. Særlig nyttig ville det vært å ha data for hvordan fødevalget eventuelt har endret seg siden 1960- og 1970-tallet, da laksefisket var særlig godt, til perioden før og etter kollapsen på slutten av 1980-tallet, og videre fram til dagens situasjon.

På begynnelsen av 1990-tallet var laksens diett i Norskehavet nord for Færøyene dominert av dyreplankton om høsten, mens lysprikkfisk, laksesild og laksetobis var dominerende om vinteren ¹⁶¹. Disse dataene er basert på analyser av mageinnholdet hos laks i høst- og vinterfisket i årene 1992-1995.

6.3 Regimeskiftet i Nordøst-Atlanteren

I siste halvdel av 1980-tallet gjennomgikk økosystemet i det Nordøstre Atlanterhavet et regimeskifte. Ifølge noen forskere ble dette innledet med en endring av planktonsamfunnet,

¹⁵⁸ MacLean, J.C., Smith, G.W. & Whyte, B.D.M. 2000 Description of Marine Growth Checks Observed on the Scales of Salmon Returning to Scottish Home Waters in 1997. Kapittel 4 i boka *The Ocean Life of Atlantic Salmon*, D. Mills (ed.), Fishing News Books, Blackwell Science 2000.

¹⁵⁹ Rikardsen, A.H. & Dempson, J.B. 2011. Dietary Life-Support: The Food and Feeding of Atlantic Salmon at Sea. Kap 5 i *Atlantic Salmon Ecology* (Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. eds.), Wiley Blackwell.

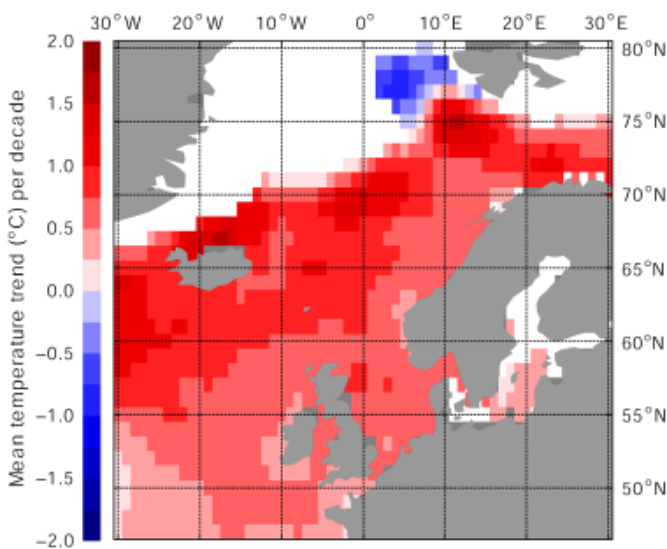
¹⁶⁰ http://www2.uit.no/ikbViewer/page/nyheter/artikkel?p_document_id=217640

¹⁶¹ Jacobsen, J. A., and Hansen, L. P. 2001. Feeding habits of wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Northeast Atlantic. – *ICES Journal of Marine Science*, 58: 916–933.

<http://icesjms.oxfordjournals.org/content/58/4/916.full.pdf+html?sid=fdcc435b-3dfd-40ca-9ede-1e4e46b2a196>

som fant sted i perioden 1984-1988¹⁶². Dette ble etterfulgt av store endringer på høyere trofiske nivå. Noen forskere har tidfestet regimeskiftet mer nøyaktig til 1987¹⁶³, og andre til 1988¹⁶⁴. Alheit et al.¹⁶⁵ og Brunel & Boucher¹⁶⁶ påviste en kraftig endring i rekrutteringen til en rekke fiskebestander i det nordlige Atlanterhavet i 1987. Loddebestanden i Barentshavet brøt sammen i 1987, med en påfølgende invasjon av sel til norskekysten¹⁶⁷.

Den omfattende ombyggingen av hele næringsnettverket og økosystemet ble oppdaget omlag 10 år etter at det skjedde. Det er retrospektiv analyse av data som har avdekket regimeskiftet,



og det forskes fremdeles på årsakene og virkningene.

6.3.1 NAO og SST

Hva som utløste regimeskiftet er uklart. En hypotese er at det fant sted en endring i den nordatlantiske oscillasjonen (NAO) på 1980-tallet, da en periode med kalde nordlige luftstrømmer om vinteren ble avløst av en varm periode. Lavtrykk ved Island og høytrykk ved Azorene begynte da å dirigere sørvestlige luftstrømmer inn

¹⁶² Deyoung, B.; Barange, M.; Beaugrand, G.; Harris, R.; Perry, R.I.; Scheffer, M.; Werner, F.: Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management. *Trends in Ecology and Evolution* 23 (2008)7. - ISSN 0169-5347 - p. 402 - 409.

¹⁶³ Alheit, J., Mollmann, C., Dutz, J., Kornilovs, G., Loewe, P., Mohrholz, V., and Wasmund, N. 2005. Synchronous regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 1205-1215

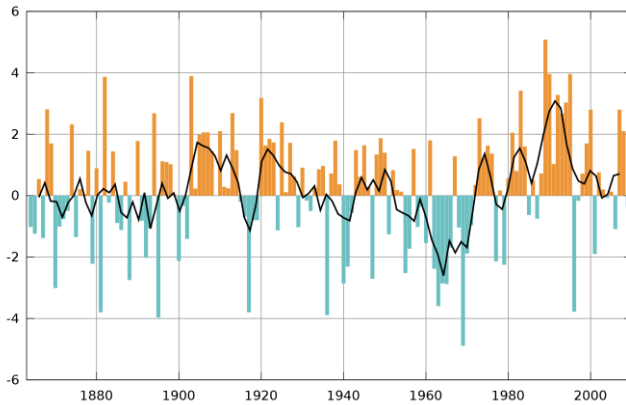
¹⁶⁴ Reid, P.C. and Beaugrand, G. 2002. Interregional biological responses in the North Atlantic to hydrometeorological forcing, s. 27-48 i *Large Marine Ecosystems of the North Atlantic - Changing States and Sustainability*, volume 10, Pages 3-449 (2002).

¹⁶⁵ Alheit, J., Mollmann, C., Dutz, J., Kornilovs, G., Loewe, P., Mohrholz, V., and Wasmund, N. 2005. Synchronous regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 1205-1215

¹⁶⁶ Brunel, T and Boucher, J 2007 Long-term trends in fish recruitment in the north-east Atlantic related to climate change. *Fisheries Oceanography* Volume 16 Issue 4 Page 336-349, July 2007
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2419.2007.00435.x>

¹⁶⁷ Harald Loeng, Keith Brander, Eddy Carmack, Stanislav Denisenko, Ken Drinkwater, Bogi Hansen, Kit Kovacs, Pat Livingston, Fiona McLaughlin, Egil Sakshaug; Consulting Authors: Richard Bellerby, Howard Browman, Tore Furevik, Jacqueline M. Grebmeier, Eystein Jansen, Steingrímur Jónsson, Lis Lindal Jørgensen, Svend-Aage Malmberg, Svein Østerhus, Geir Ottersen, Koji Shimada 2010: Past variability in Arctic marine systems, http://www.eoearth.org/article/Past_variability_in_Arctic_marine_systems

over Nord-Atlanteren, og dette førte til innstrømning av varmt overflatevann i Norskehavet. Figuren på forrige side ¹⁶⁸ viser at økningen i SST (Seawater Surface Temperature) over store deler av Nord-Atlanteren var mellom 0,5 og 1,5 °C i perioden 1991-2005. De blå boksene



viser redusert temperatur, og de hvite områdene har isdekke deler av året.

NAO – indeksen (vinter-NAO, desember – mars, se figuren til venstre) oppviser et mønster med noen lengre perioder med en overordnet trend. Innen disse periodene med overveiende negativ eller positiv NAO er det imidlertid betydelige avvik.

Eksempelvis ble en periode med svake (tilnærmet nøytrale) NAO-indeks

(1984-1987) avløst av en langvarig periode med positiv NAO (1988 – 1995). Denne perioden er karakterisert av særlig høye indeksverdier. Det betyr at trykkforskjellen mellom Island og Azorene var stor og vedvarende, og dermed også at innstrømningen av varmt overflatevann til Norskehavet var stor. 1996 var et år med kraftig negativ NAO, og i perioden 1997-2010 varierte NAO uten noen tydelig trend (5 positive, 3 negative og 4 nøytrale år). Den generelle utviklingen av NAO-indeksen siden målingene startet på 1800-tallet ser ut til å være at indeksverdiene har vært mer ekstreme siden 1960. NAO gikk inn i sin mest ekstreme negative fase (kaldt vintervær i Europa) i perioden 1960-1972, og sin mest ekstreme positive fase (varmt vintervær) fra 1988 til 1995.

NAO påvirker, i tillegg til SST, fordampning og nedbør, sirkulasjonen i havet, bølgemønsteret, isfjellfluksen sørover i Labrador-strømmen, geografisk fordeling av vind og vindstyrke, og hyppigheten og intensiteten til stormer ¹⁶⁹. NAO – mønsteret oppviser årlige fluktasjoner innen en overordnet trend, og det gjør det lite sannsynlig at det er en enkel og direkte sammenheng mellom kald- og varmluftstrømningene i Nord-Atlanteren og et positivt eller negativt havmiljø for laksen. Det er mest sannsynlig at NAO påvirker miljøet for laksen gjennom indirekte økosystemeffekter, og at det derfor ikke kan forventes en tydelig korrelasjon mellom laksens overlevelse og vekst og NAO-indeksen. Flere studier har

¹⁶⁸ Figuren er sakset fra Todd, C. D., Hughes, S. L., Marshall, C. T., MacLean, J. C., Lonergan, M. E. & Biuw, E. M. 2008 Detrimental effects of recent ocean surface warming on growth condition of Atlantic salmon. *Glob. Change Biol.* 14, 958–970. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2007.01522.x/abstract>

¹⁶⁹ Dichson, R.R. and Turrell, W.R. 2000 The NAO: the Dominant Atmospheric Process Affecting Oceanic Variability in Home, Middle and Distant Waters of European and Atlantic Salmon. Kapittel 8 i boka *The Ocean Life of Atlantic Salmon* (Mills, D. ed.), s.97

imidlertid påvist en viss grad av korrelasjon mellom NAO og laksens overlevelse og/eller tilvekst¹⁷⁰.

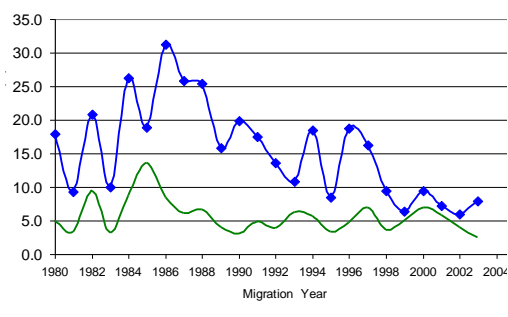
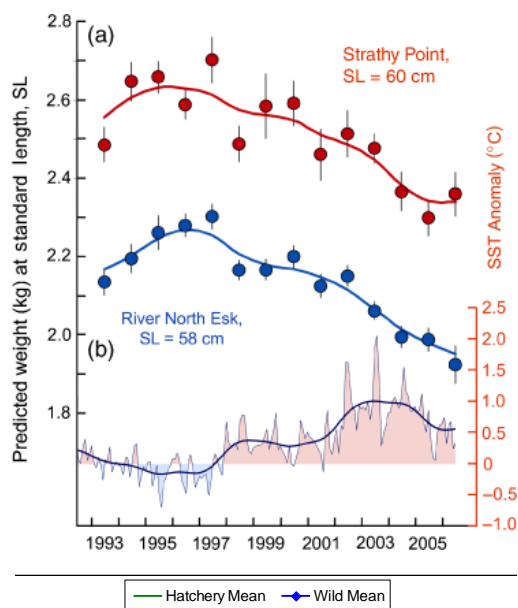
Det kan imidlertid formuleres en hypotese om at mange påfølgende år med sterk positiv NAO kan endre havmiljøet. En slik periode hadde vi i første halvdel av 1980-tallet (1980-1984). Dette kan ha startet en prosess, som de 4 påfølgende årene med tilnærmet nøytral NAO ikke reverserte, og som ble forsterket av den lange perioden med uvanlig kraftig positiv NAO som startet i 1989.

Friedland et al. (2009)¹⁷¹ kunne ikke påvise en overbevisende korrelasjon mellom NAO-indeksen og endringer i bestandsestimater for atlantisk laks, men derimot en bedre korrelasjon med AMO-indeksen (Atlantic Multidecadal Oscillation), som er et mål for endringer i SST. I studien til Friedland et al. pekes det på 1988 som et vendepunkt, der rekrutteringen av atlantisk laks gikk kraftig tilbake (s.294 i artikkelen). Konklusjonen i studien er at overlevelse og rekruttering til gytebestanden (PFA) har sammenheng med veksten det første året i sjøen (s.299). Bedre vekst for post-smolten gir høyere overlevelse og en større gytebestand.

Årsaken til redusert vekst og overlevelse under sjøoppholdet settes i sammenheng med høyere sjøtemperatur (SST) siden slutten av 1980-tallet. Friedland et al. diskuterer dette i relasjon til regimeskiftet, og foreslår spekulativt at de observerte endringene i planktonsamfunnene (mer planteplankton, mindre dyreplankton) kan ha ført til større tap av energi fra økosystemet, fordi mer av primærproduksjonen synker til bunns i dyphavet når planteplankton ikke blir spist av dyreplankton (s.302). Friedland et.al. mener videre at forvaltningstiltakene som har blitt implementert for å styrke laksebestandene har hatt liten effekt, fordi årsaken til laksens tilbakegang har vært et sammensatt regimeskifte bestående av regionale klimaendringer, endringer i næringsnettverket i Nord-Atlanteren, og en mulig endring i predasjonen på post-smolten (s.302).

¹⁷⁰ For eksempel Jensen, A.J., Fiske, P., Hansen, L.P., Johnsen, B.O., Mork, K.A. & Næsje, T.F. 2011. Synchrony in marine growth among Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68: 444-457.

¹⁷¹ Friedland, K. D., MacLean, J. C., Hansen, L. P., Peyronnet, A. J., Karlsson, L., Reddin, D. G., O'Maoileidigh, N., and McCarthy, J. L. 2009. The recruitment of Atlantic salmon in Europe. – *ICES Journal of Marine Science*, 66: 289–304.



En irsk studie påviste en negativ sammenheng mellom SST og kondisjonsutviklingen til tilbakevandrende laks (PWt), som vist i figuren til venstre ¹⁷². Kondisjon er her kalkulert som PWt (Predicted Weight at time), det vil si hvilken vekt en laks forventes å ha ved en gitt lengde på en gitt dato. De 2 kurvene viser at 1SV laks har blitt magrere siden siste halvdel av 1990-tallet. Nederst i figuren er SST midtvinters (januar) vist. Redusert PWt faller sammen med stigende SST. Fettreserven til laksen var redusert, og fettinnholdet i muskel ble målt til 80% av det normale. Dette ble tolket som at laksen hadde forbrent fett for å kompensere for sult.

Utviklingen for irsk atlantisk laks har vært noe annerledes enn for norsk laks. I Irland kjennetegnes tilbakegangen av en "double dip" (se figuren til venstre ¹⁷³). Man fikk den samme tilbakegangen som andre steder i perioden 1986-1989, etterfulgt av svingninger uten en tydelig trend i perioden 1990-1996, og deretter en kraftig tilbakegang i 1997-1999. Det er den siste

tilbakegangen som er reflektert i dataseriene som er illustrert i figuren på forrige side.

Det ble videre i samme studie påvist en korrelasjon mellom SST og NAO, men ikke mellom NAO og PWt.

6.3.2 Laksens temperaturhabitat

NAO kan påvirke laksens temperatur-habitat, som er området i havet med optimal temperatur for livsfasen i havet. Størrelsen på dette området kan bli mindre eller større som følge av lufttrykksfordelingen og framherskende vindretninger. Det er påvist en sammenheng mellom størrelsen på habitatet avgrenset av 4 og 10°C isothermene og forekomsten av laks ved Grønland, og størrelsen på habitatet mellom 7 og 13°C mellom lengdegradene 0°W og 20°W og fangsten av laks i Europa ¹⁷⁴. Utstrekningen av 7 -13°C habitatet var stort i perioden 1970-

¹⁷² Todd, C. D., Hughes, S. L., Marshall, C. T., MacLean, J. C., Lonergan, M. E. & Biuw, E. M. 2008 Detrimental effects of recent ocean surface warming on growth condition of Atlantic salmon. *Glob. Change Biol.* 14, 958–970. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2007.01522.x/abstract>

¹⁷³ Report of the Standing Scientific Committee of the National Salmon Commission: The Status of Irish Salmon Stocks in 2005 and Precautionary Catch Advice for 2006, pp 1-33, fig.9, s.23

¹⁷⁴ *Ibid.*, s 93-94.

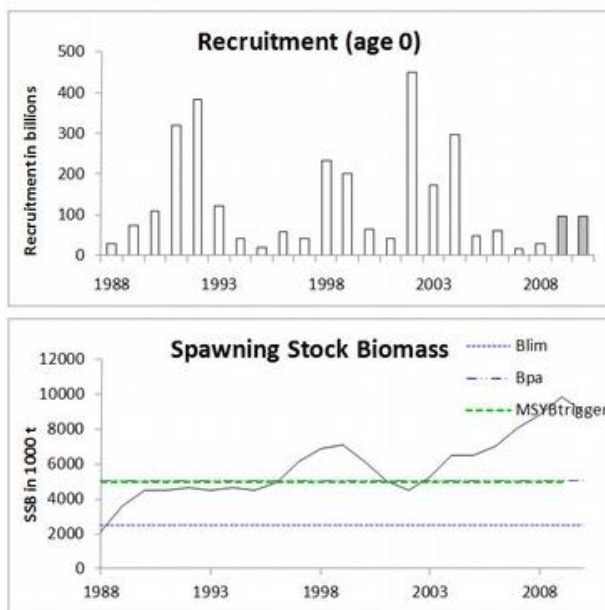
75, da laksebestanden var på sitt største. I perioden 1985-1990 ble dette temperatur-habitatet vesentlig redusert.

Friedland et al. (1998) fant en sammenheng mellom havtemperatur og overlevelse for Figgjolaks, ved at mai-temperaturen langs norskekysten var kaldere enn 8 °C i år med dårlig overlevelse (1985-1988) og høyere i år med god overlevelse (1971-1974)¹⁷⁵. En studie fra Trondheimsfjorden og Altafjorden påviste en sammenheng mellom fjordtemperaturen under smoltens utvandring og laksen overlevelse under sjøoppholdet¹⁷⁶. Det er mulig at høyere temperatur i kystnære farvann (fjordfasen) kan være en fordel for post-smolt på utvandring, mens høyere temperatur lenger ute i havet kan være negativt, formidlet av indirekte økosystemeffekter.

Post-smoltens vekst på sensommeren og tidlig høst er korrelert med overlevelse¹⁷⁷.

6.3.3 Trofisk kaskade

Det er mulig at regimeskiftet var forårsaket eller påskyndet av en såkalt trofisk kaskade, det vil si at beitetrykket fra et høyere trofisk nivå endrer seg og forplanter seg nedover i næringskjeden, og forårsaker endringer på lavere trofiske nivå. En mulig årsak til en slik trofisk kaskade kan være at bestandene av pelagisk fisk (hovedsakelig sild, kolmule og makrell) i Norskehavet økte fra 8 mill tonn i 1988 til 23 mill tonn i 2006¹⁷⁸. Det er ukjent hvordan bestandene av lysprikkfisk og laksetobis har utviklet seg.



Norsk vårgytende sild (NVG) hadde svært små bestander i en årrekke etter sammenbruddet omkring 1970. Små mengder pelagisk fisk på 70-tallet er en sannsynlig del-forklaring på at laksefisket

¹⁷⁵ Friedland, K.D., Hansen, L.P. & Dunckley, D.A. 1998 Marine temperature experienced by post-smolts and the survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the North Sea. *Fisheries Oceanography*, 7, 22-34.

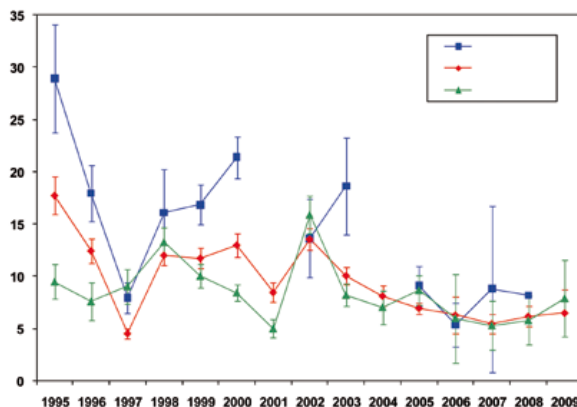
¹⁷⁶ Hvidsten, N.A. et al. 2009: Influence of sea temperature and initial marine feeding on survival of Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts from the Rivers Orkla and Hals, Norway. *J Fish Biol.* 2009 May ;74(7):1532-48.

¹⁷⁷ A. Peyronnet¹, K. D. Friedland, N. Ó Maoileidigh, M. Manning and W. R. Poole 2007 Links between patterns of marine growth and survival of Atlantic salmon *Salmo salar*, L., *Journal of Fish Biology*, vol 71, issue 3, pp 684-700, <http://archimer.ifremer.fr/doc/2007/publication-3230.pdf>

¹⁷⁸ Jakt og Fiske 23.09.2009, intervju med Jens Chr. Holm, <http://www.jaktogfiske.net/id/1541.0>

var svært godt på denne tiden. I 1983 ble en særdeles sterk årsklasse av NVG klekket ¹⁷⁹. Denne årsklassen vokste opp i Barentshavet, og flyttet seg ut i Norskehavet i 1986. Årsklasse 1983 rekrutterte til gytebestanden som førstegangsgytere i 1988. Dette ble den neste store årsklassen som ble klekket på 1980-tallet.

De sterke årsklassene fra 1980-tallet førte til en voldsom vekst i biomassen til NVG, som økte fra et par millioner tonn omkring 1988 til 5-6 millioner tonn på 1990-tallet, og videre til et maksimum på 12,2 millioner tonn i 2010 ¹⁸⁰. 2010-gytebestanden bestod av en mengde sterke årsklasser, men toktdata tydet på at årsklassene etter 2004 er svakere. Gytebestanden forventes derfor å minke de kommende årene. Imidlertid ble det registrert en særdeles vellykket gyting våren 2011 ¹⁸¹. Det gjenstår å se om dette vil utvikle seg til en ny bærende årsklasse.



Samtidig som gytebestanden av NVG har bygd seg opp, har biomassen av dyreplankton gått ned. Dette er vist i figuren til venstre ¹⁸², der rød farge viser atlantiske vannmasser med full salinitet, blå farge viser arktisk vann lengre vest, og grønn farge kystvann langs norskekysten. I 2009 var dyreplanktonmengdene de laveste siden målingene startet i 1997, i snitt 3,9 g tørrvekt/m² mot en gjennomsnittsvekt for perioden 1997–2009 på 10,5 g tørrvekt/m².

Det internasjonale, koordinerte økosystemtoktet sommeren 2010 ¹⁸³ beregnet mengdene av pelagisk fisk ved hjelp av akustiske metoder til 12,1 mill tonn makrell, 10,7 mill tonn sild og 3,46 mill tonn kolmule, tilsvarende henholdsvis 32, 36 og 21 milliarder individer. Total biomasse for disse 3 fiskeslagene var altså steget til over 26 mill tonn i 2010. Disse tallene er noe forskjellig fra tallene oppgitt i Havforskningsinstituttets 2010-rapport, der sild altså var beregnet til 12,2 mill tonn, mens kolmule var beregnet til 2,25 mill tonn. Kolmulebestanden nådde et maksimum i 2003, og er nå i rask tilbakegang. For makrell er avviket mellom tallene fra toktrapporten og HIs 2010-rapport større, ettersom det er oppgitt 5,1 mill tonn samlet for nordøstlig atlantisk makrell og taggmakrell i sistnevnte rapport ¹⁸⁴. Uansett hva som måtte

¹⁷⁹ http://www.imr.no/nyhetsarkiv/2006/april/mindre_sildelarver_i_nord_p_6573/nb-no

¹⁸⁰ Havforskningsrapporten 2010, http://www.imr.no/filarkiv/2010/04/norsk_vargytende_sild.pdf/nb-no

¹⁸¹ Intrafish 05.05.2011

¹⁸² http://www.imr.no/filarkiv/2010/04/sekunderproduksjon_hav_.pdf/nb-no

¹⁸³ Toktrapport/Havforskningsinstituttet/ISSN 1503-6294/Nr. 7 – 2010, http://www.imr.no/filarkiv/2010/09/toktrapport_nr_7.pdf/nb-no

¹⁸⁴ Havforskningsrapporten 2010, <http://www.imr.no/filarkiv/2010/04/makrell.pdf/nb-no> og http://www.imr.no/filarkiv/2010/04/taggmakrell_hestmakrell.pdf/nb-no

være korrekt, gir tallene uttrykk for svært store bestander av pelagisk fisk, og et høyt beitetrykk på dyreplankton.

De siste årene har NVG vist en utbredelse som i større grad enn tidligere er spredt ut i ytterkantene av Norskehavet og tilstøtende havområder om sommeren. Sildas fordeling i randområdene har nærmest vært smultringaktig, der "hullet" i smultringen, det sentrale Norskehavet, har vært så godt som fritt for sild. Det er trolig nettopp hullet i smultringen atlantisk laks ender opp i som post-smolt, og dette området kan allerede være utbeitet når laksen ankommer.

Makrellen har også endret vandringsmønster de siste årene, ved at den nå har en mer nordlig og vestlig utbredelse enn tidligere ¹⁸⁵.

6.3.4 Dårlig vekst i havet

Et irsk prosjekt har funnet at rekrutteringen av 1SV til gytebestanden i Irland henger sammen med veksten under sjøoppholdet, og at redusert vekst i havet i den siste 30-årsperioden kan forklare den observerte reduksjonen i PFA for 1SV ¹⁸⁶. Arbeidet konkluderer med at de klimatiske endringene i Nord-Atlanteren har påvirket laksen negativt via en bunn-til-topp effekt, ved å påvirke tettheten, utbredelsen og sammensetningen av nøkkelarter innen dyreplanktonsamfunnet i Nordsjøen og det sørlige Norskehavet.

Det er også påvist en negativ utvikling på tilvekst og kondisjon under sjøoppholdet for laks, og at en større del av innsiget nå består av laks som har vært på beitevandring 2 år eller mer, og færre smålaks med sjøopphold på bare 1 år ¹⁸⁷. 1SV laks har blitt magrere, og flere laks enn tidligere når ikke triggerpunktet for kjønnsmodning etter den første sesongen i havet. Det er påvist at alder ved kjønnsmodning har økt i mange norske elver ¹⁸⁸.

¹⁸⁵ Havforskningsrapporten 2010, http://www.imr.no/filarkiv/2010/04/holy_mackerel_hva_skjer_med_makrellens_vandringsmonster_hav_.pdf/nb-no

¹⁸⁶ Inventory of Research Relating to Salmon Mortality in the Sea (revised July 2010), Scientific Advisory Group of the International Atlantic Salmon Research Board, ICR(10)7, side 71 <http://www.nasco.int/sas/pdf/inventory/2010/2010%20Inventory.pdf>

¹⁸⁷ ICES. 2010. Extract of the Report of the Advisory Committee. North Atlantic Salmon Stocks, as reported to the North Atlantic Salmon Conservation Organization, s.21.

¹⁸⁸ Jaime Otero, Arne J. Jensen, Jan Henning L'Abée-Lund, Nils Chr. Stenseth, Geir O. Storvik, and Leif Asbjørn Vøllestad 2010. Contemporary ocean warming and freshwater conditions contribute to delay the completion of maturation in Atlantic salmon throughout the Norwegian range of distribution. ICES CM 2010/s:13, <http://www.ices.dk/iceswork/asc/2010/ThemeSessions/Theme%20Session%20S%20ed+Bill.pdf>

Flere har pekt på at de svært gode lakseårene på 1970-tallet falt sammen med en sterkt redusert bestand av NVG, for eksempel Haugland et al.¹⁸⁹. MacLean et al. har påvist en hyppigere forekomst av perioder med vekststagnasjon om sommeren på 1990-tallet sammenlignet med tidligere¹⁹⁰. Disse studiene indikerer alle at regimeskiftet i Nord-Atlanteren har ført til perioder der laksen ikke finner nok mat.

6.4 SALSEA- Merge

Dette er et flerårig internasjonalt samarbeidsprosjekt som tar sikte på å kombinere (merge) genetiske og økologiske undersøkelser, med sikte på beskrive vandrings- og fordelingsmønsteret til individuelle elvestammer i Nordøst-Atlanteren. SALSEA står for Salmon at Sea. Målet er å kunne beskrive årsakene til dødelighet i laksens marine fase. Prosjektet startet i 2008, og de første resultatene vil bli lagt fram i et møte i Frankrike i oktober 2011.

Det knytter seg store forventninger til publiseringen av data innsamlet i regi av dette prosjektet. Data omfatter genetisk identifisering av populasjoner fra inntil 500 elver. Det er fanget inn 1700 post-smolt ved bruk en spesialutviklet trål i ulike sektorer i Nord-Atlanteren.

Prosjektets publikasjoner vil enten underbygge (mest sannsynlig) eller svekke (lite sannsynlig) hypotesen som er formulert i dette kapittelet.

6.5 Konkluderende om marin dødelighet

Det er overveiende sannsynlig at mangel på energirik føde av størrelser tilpasset post-smoltens behov er den altoverskyggende komponenten som regulerer laksebestandenes størrelse og produktivitet. Matmangel fører til dårligere vekst, dårligere kondisjon, mindre størrelse, og lengre sjøopphold før gytmodning. Alt dette gjør laksen mer utsatt for predasjon, sykdomsangrep og direkte dødelighet forårsaket av at den sulter i hjel.

Det har lenge vært kjent blant villaksforskere at laksen dør i havet, og at dette hovedsakelig er forårsaket av matmangel. Det oppleves problematisk at denne kunnskapen i så liten grad har vært formidlet til allmennheten.

Laksens vekst og overlevelse i havet påvirkes direkte og indirekte av biologiske, fysiske og klimatiske forhold i havet i et komplekst samspill. Mange faktorer virker sammen, og dette gjør det vanskelig å dekomponere sammenhengene mellom forholdene i havet og lakseproduksjon. Det er imidlertid overveiende sannsynlig at det her nøkkelen ligger til å forstå de store bestandsendringene og de langsiktige trendene. Det Vitenskapelige råd for

¹⁸⁹ Haugland, M., Holst, J. C., Holm, M., and Hansen, L. P. 2006. Feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 1488e1500.
<http://icesjms.oxfordjournals.org/content/63/8/1488.full.pdf>

¹⁹⁰ MacLean, J.C., Smith, G.W. & Whyte, B.D.M. 2000 Description of Marine Growth Checks Observed on the Scales of Salmon Returning to Scottish Home Waters in 1997. Kapittel 4 i boka *The Ocean Life of Atlantic Salmon*, D. Mills (ed.), Fishing News Books, Blackwell Science 2000.

lakseforvaltning ser ut til å innse dette, men trekker heller forutsigbare og fastlåste konklusjoner:

”Lav mattilgang i havet gjør det enda viktigere å redusere de andre negative påvirkningsfaktorene som laksen opplever under utvandringen i elv og gjennom fjord (inkludert påvirkningsfaktorer på smoltkvalitet) for å øke laksens sjanse for å vokse og overleve i åpent hav.” (Rapport 3/2011, s 56)

”Lakselus og rømt oppdrettslaks framstår per 2010 som ikke-stabiliserte og eksistensielle trusler mot norsk laks.” (s.8)

Det mest åpenbare tiltaket for å kompensere for forhøyet marin dødelighet er å sikre tilstrekkelig med gytelaks til at elvenes produksjonskapasitet for smolt blir fullt utnyttet. I en årrekke har gytebestandsmålene ikke vært oppnådd, til tross for at villaksforvaltningen har nedregulert laksefisket både i sjø og elv. Disse reguleringene har imidlertid ikke vært kraftige nok eller innført for sent til å sikre tilstrekkelig med gytelaks i mange elver.

Det Vitenskapelige råd mener i sin siste rapport (3/2011) at de kan påvise bedre måloppnåelse i 2010 i forhold til de fastsatte gytebestandsmålene enn tidligere. Dette er selvfølgelig gledelig, men en samlet vurdering av måloppnåelsen for 2009 og 2010 viser at forvaltningsmålet *ikke* er oppnådd i 58% av 210 vurderte bestander (3/2011, s.158).

Vedlegg. Referanser til sluttrapporten

1. Alheit, J., Mollmann, C., Dutz, J., Kornilovs, G., Loewe, P., Mohrholz, V., and Wasmund, N. 2005. Synchronous regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 1205-1215
2. Anon 2002 Genetic Status of Atlantic Salmon in Maine: Interim Report. Committee on Atlantic Salmon in Maine, Board on Environmental Studies and Toxicology, Ocean Studies Board, National Research Council, lastet ned i august 2010 fra http://www.nap.edu/openbook.php?record_id=10273&page=10
3. Anon 2008 Report of the Standing Scientific Committee of the National Salmon Commission: The Status of Irish Salmon Stocks in 2005 and Precautionary Catch Advice for 2006, pp 1-33, fig.9, s.23 <http://www.dcenr.gov.ie/NR/rdonlyres/4C22F751-4E0A-46FC-8762-9FDFBB53907B/0/NSCCatchadvicereport07for08Draft4.pdf>
4. Anon 2010 Inventory of Research Relating to Salmon Mortality in the Sea (revised July 2010), Scientific Advisory Group of the International Atlantic Salmon Research Board, ICR(10)7, side 71 <http://www.nasco.int/sas/pdf/inventory/2010/2010%20Inventory.pdf>
5. Beamish, R. J. 2002. Recent returns of Pink salmon to the Fraser River indicate the importance of relating stock to recruitment on a regime scale. (NPAFC doc. 633). Fisheries and Oceans Canada, Science Branch – Pacific Region, Pacific Biological Station, Nanaimo, B.C., Canada. V9T 6N7. 23p. [http://www.npafc.org/new/publications/Documents/PDF%202002/633\(Canada\).pdf](http://www.npafc.org/new/publications/Documents/PDF%202002/633(Canada).pdf)
6. Beamish, R. J., Jones, S., Neville, C-E., Sweeting, R., Karreman, G., Saksida, S., and Gordon, E. 2006. Exceptional marine survival of pink salmon that entered the marine environment in 2003 suggests that farmed Atlantic salmon and Pacific salmon can coexist successfully in a marine ecosystem on the Pacific coast of Canada. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 1326-1337.
7. Berland B. 1991. Lakselus på villaks. *Bulletinen (Norsk forening for akvakulturforskning)* 1991:(1) 6-9.
8. Bjørn, P. A. & Finstad, B. (1998) The development of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) on artificially infected post smolts of sea trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Zoology* 76: 970-977.
9. Bjørn, Pål Arne, Lars Asplin, Rune Nilsen, Karin K. Boxaspen, Bengt Finstad, Ingebrigt Uglem, Steinar Kålås og Bjørn Barlaup 2010: Lakselusinfeksjonen på vill laksefisk langs Norskekysten i 2010. Sluttrapport til Mattilsynet. HI-rapport nr 13/2010. http://www.imr.no/filarkiv/2010/12/hi-rapp_13-2010_til_web.pdf/nb-no
10. Boulding, EG, M Culling, B Glebe, PR Berg, S Lien and T Moen 2008: Conservation genomics of Atlantic salmon: SNPs associated with QTLs for adaptive traits in parr from four trans-Atlantic backcrosses. *Heredity* (2008) 101, 381–391
11. Brooks, K.M, and Jones, S.R.M. 2008. Perspectives on pink salmon and sea lice: scientific evidence fails to support the extinction hypothesis. *Reviews in Fisheries Science* 16: 1-10.
12. Brunel, T and Boucher, J 2007 Long-term trends in fish recruitment in the north-east Atlantic related to climate change. *Fisheries Oceanography* Volume 16 Issue 4 Page 336-349, July 2007 <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2419.2007.00435.x>

13. Crandall, K. A., O. R. P. Bininda-Emonds, G. M. Mace and R. K. Wayne 2000 Considering Evolutionary Processes in Conservation Biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 290-295.
14. Dadswell, M.J., Spares, A.D., Reader, J.M. & Stokesbury, M.J. 2010 The North Atlantic subpolar gyre and the marine migration of Atlantic salmon *Salmo salar*: the 'Merry-Go-Round' hypothesis. *J Fish Biol.* Aug 2010, 77(3), 435-67
15. Davidsen, J.G., A. H. Rikardsen, E. Halttunen, E. B. Thorstad, F. Økland, B.H. Letcher, J. Skardhamar & T. F. Næsje 2009: Migratory behaviour and survival rates 1 of wild northern Atlantic salmon (*Salmo salar*) post-smolts: effects of environmental factors. Manuskript lastet ned februar 2011 fra <http://www.ub.uit.no/munin/bitstream/handle/10037/2431/article.pdf;jsessionid=6B8CDEFF6FE5A8784B9AD7277E9F6433?sequence=1>
16. Davidson, William S, Ben F Koop, Steven JM Jones, Patricia Iturra, Rodrigo Vidal, Alejandro Maass, Inge Jonassen, Sigbjørn Lien & Stig W Omholt 2010: Sequencing the genome of the Atlantic salmon (*Salmo salar*), *Genome Biology* 2010, **11**:403, <http://genomebiology.com/content/pdf/gb-2010-11-9-403.pdf>
17. Det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning 2009. Status for norske laksebestander i 2009. Rapport nr 1 www.vitenskapsradet.no
18. Det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning 2010. Status for norske laksebestander i 2010. Rapport nr 2
19. Det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning 2011. Status for norske laksebestander i 2011. Rapport nr 3
20. Det Vitenskapelige råd for lakseforvaltning 2011. Kvalitetsnormer for laks – anbefalinger til system for klassifisering av villaksbestander. Temarapport nr 1.
21. Deyoung, B.; Barange, M.; Beaugrand, G.; Harris, R.; Perry, R.I.; Scheffer, M.; Werner, F.: Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management. *Trends in Ecology and Evolution* 23 (2008)7. - ISSN 0169-5347 - p. 402 - 409.
22. Dichson, R.R. and Turrell, W.R. 2000 The NAO: the Dominant Atmospheric Process Affecting Oceanic Variability in Home, Middle and Distant Waters of European and Atlantic Salmon. Kapittel 8 i boka *The Ocean Life of Atlantic Salmon* (Mills, D. ed., Wiley-Blackwell), s.97
23. Direktoratet for naturforvaltning, 2009. Bestandsutvikling hos sjøørret og forslag til forvaltningstiltak. Notat 2009-1 <http://www.dirnat.no/multimedia.ap?id=2207>
24. Diserud, O.H., Fiske, P. & Hindar, K. 2010 Regionvis påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander i Norge. NINA Rapport 622. 40 s. <http://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/rapport/2010/622.pdf>
25. DN utredning 2003-2: Bestandsstatus for laks i Norge 2002, <http://www.dirnat.no/content.ap?thisId=842>
26. Dominik, S., Henshall, J.M., Kube, P., King, H., Lien, S., Kent, M. and Elliott, N. 2010: Assessment of the level of heterozygosity in the Tasmanian Atlantic salmon (*Salmo salar*) population using single nucleotide polymorphism markers. *Aquaculture*, Volume 308, Supplement 1, 2010, Pages S56-S61 Supplement: Genetics in Aquaculture X
27. Eggereide A. 2010. Oppsummering av Situasjon. I Villaksutvalget-10 år etter. Hvor står vi i dag, og hvor går veien videre? Sammendrag av presentasjonene. Lillestrøm, 4.-5. mai 2010, s.46

28. Einvik, K. 1982 Fiskeriundersøkelser i 10-årsvernedede vassdrag. Rapport fra Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, mai 1982.
29. Fangel, O., Andersen, O. & Aass, Ø. 2008: Sjølaksefiske med faststående redskap i Norge i 2007. NINA rapport 406. <http://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/rapport/2008/406.pdf>
30. Finstad, B. et al. 2011: The Effect of Sea Lice on Atlantic Salmon and other Salmonid Species. Kap. 10 i boka Atlantic Salmon Ecology (Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. eds.), Wiley Blackwell
31. Fiske, P., R. A. Lund, G. M. Østborg og L. Fløystad, 2001 Rømt oppdrettslaks i sjø- og elvefisket i årene 1989-2000, pp. 26, *NINA oppdragsmelding*, Norsk institutt for naturforskning.
32. Fleming, I A, K Hindar, I B Mjølnerød, B Jonsson, T Balstad, & A Lamberg 2000: Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proc Biol Sci.* 2000 August 7; 267(1452): 1517–1523. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1690700/pdf/11007327.pdf>
33. Fleming, I.A., B. Jonsson, M. R. Gross & A. Lamberg 1996: An Experimental Study of the Reproductive Behaviour and Success of Farmed and Wild Atlantic Salmon (*Salmo salar*), *Journal of Applied Ecology* Vol. 33, No. 4, pp. 893-905
<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1690700/pdf/11007327.pdf>
34. Ford, J.S. and Myers, R.A. (2008) A global assessment of salmon aquaculture impacts on wild salmonids. *PLoS Biol* 6(2): e33. doi:10.1371/journal.pbio.0060033
<http://www.plosbiology.org/article/info:doi%2F10.1371%2Fjournal.pbio.0060033#s5>
35. Franklin, I.R. 1980. Evolutionary change in small populations. I: *Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective* (Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. red). Sinauer Associates, Sunderland, MA, s. 135-149.
36. Fraser, D.J., L K Weir, L Bernatchez, M M Hansen, E B Taylor. (2011) Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis. *Heredity* (2011) 106, 404–420, se s.409
<http://www.nature.com/hdy/journal/v106/n3/pdf/hdy2010167a.pdf>
37. Friedland, K. D., MacLean, J. C., Hansen, L. P., Peyronnet, A. J., Karlsson, L., Reddin, D. G., O'Maoileidigh, N., and McCarthy, J. L. 2009. The recruitment of Atlantic salmon in Europe. – *ICES Journal of Marine Science*, 66: 289–304.
38. Friedland, K.D., Hansen, L.P. & Dunckley, D.A. 1998 Marine temperature experienced by post-smolts and the survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the North Sea. *Fisheries Oceanography*, 7, 22-34.
39. Garant D, Forde SE, Hendry AP (2007) The multifarious effects of dispersal and gene flow on contemporary adaptation. *Functional Ecology* Vol 21-3, pp 434-443
<http://people.ucsc.edu/~forde/Garantetal2006.pdf>
40. Gjerde, B. and Refstie, T., 1984. Complete diallel cross between five strains of Atlantic salmon. *Livestock Prod. Sci.* 11 : 207--226.
41. Gjøvik, J.A. 1981 Undersøkelser av lakse- og sjøaudefisket i Gaula og Driva 1979 og 1980. Rapport fra Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, mai 1981.
42. Glover, K.A., Hindar, K., Karlsson, S., Skaala, Ø. og Svåsand, T. (2011) Genetiske effekter av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander: utforming av indikatorer. *Havforskningsinstituttet*, rapport 5/2011, se s.27

43. Good, S. P., J. J. Dodson, M. G. Meekan, and D. A. J. Ryan. 2001. Annual variation in size-selective mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 1187–1195.
44. Hamme, Roberta et al. (2010) Volcanic ash fuels anomalous plankton bloom in subarctic northeast Pacific, *Geophys. Res. Lett.*, 37, L19604, doi:10.1029/2010GL044629
45. Hansen LP, Fiske P, Holm M, Jensen AJ, Sægvog, H. 2008. Bestandsstatus for laks i Norge. Prognoser for 2008. Rapport fra arbeidsgruppe. Utredning for DN 2008-5, og Direktoratet for naturforvaltning. 2009. Bestandsutvikling hos sjøørret og forslag til forvaltningstiltak. Notat 2009-1.
46. Hansen, L. P. 2006. Migration and survival of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) released from two Norwegian fish farms. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 1211-1217.
47. Hansen, L. P., and Jacobsen, J. A. 2003. Origin and migration of wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in oceanic areas north of the Faroe Islands. *ICES Journal of Marine Science*, 60: 110–119. <http://icesjms.oxfordjournals.org/content/60/1/110.full.pdf>
48. Hansen, L. P., Jacobsen, J. A., and Lund, R. A. 1999. The incidence of escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Faroese fishery and estimates of catches of wild salmon. – *ICES Journal of Marine Science*, 56: 200–206, <http://icesjms.oxfordjournals.org/content/56/2/200.full.pdf+html?sid=fdcc435b-3dfd-40ca-9ede-1e4e46b2a196>
49. Hansen, L.P. og Jacobsen, J. A. 2000. Distribution and migration of Atlantic Salmon, *Salmo Salar* L., in the Sea. Kap.7 i boka *The Ocean Life of Atlantic Salmon* (D. Mills ed), Fishing News Books, Blackwell Science, 2000. Se side 77.
50. Harvey, B. 2008. Science and sea lice: what do we know? BC Pacific Salmon Forum report. <http://www.pacificsalmonforum.ca/pdfs-all-docs/ScienceandSeaLiceFinalFeb22-08.pdf>
51. Harvey, B. 2009. Science and sea lice: a second look. <http://www.farmfreshsalmon.org/sites/default/files/SeaLouseUpdate2009.pdf>
52. Haugland, M., Holst, J. C., Holm, M., and Hansen, L. P. 2006. Feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 1488e1500. <http://icesjms.oxfordjournals.org/content/63/8/1488.full.pdf>
53. Havforskningsinstituttets risikovurdering 2011 http://www.imr.no/filarkiv/2011/01/sernr_3_2010_lav.pdf/nb-no.
54. Hesthagen, T., redaktør 2010. Etablering av nye laksestammer på Sørlandet. Erfaringer fra arbeidet i Mandalselva og Tovdalselva etter kalking. DN-utredning 7-2010
55. Heuch, P. A. & Mo, T. A. 2001. A model of salmon louse production in Norway: Effects of increasing salmon production and public management measures. *Diseases of aquatic Organisms* 45, 145-152
56. Hindar A, Kroglund F, Larssen T, Skjelkvåle BL, Hagen AG. 2010. Sur nedbør og forurensning, faren over? I Villaksutvalget-10 år etter. Hvor står vi i dag, og hvor går veien videre? Sammendrag av presentasjonene. Lillestrøm, 4.-5. mai 2010. s 37-39.
57. Hindar, K. & Diserud, O. 2007 Sårbarhetsvurdering av ville laksebestander overfor rømt oppdrettslaks. NINA Rapport 244, 45 s. <http://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/rapport/2007/244.pdf>

58. Hindar, K., I. A. Fleming, P. McGinnity and O. Diserud 2006 Genetic and Ecological Effects of Salmon Farming on Wild Salmon: Modelling from Experimental Results. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil **63**: 1234-1247.
59. Hindar, K., Ryman, N. & Utter, F. 1991. Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 945-957. Se side 946.
60. Holst, J., Jakobsen, P., Nilsen, F., Holm, M., Asplm, L. and Aure, J. (2007) Mortality of Seaward-Migrating Post-Smolts of Atlantic Salmon Due to Salmon Lice Infection in Norwegian Salmon Stocks, in Salmon at the Edge (ed D. Mills), Blackwell Science Ltd., Oxford, UK.
doi: 10.1002/9780470995495.ch11
61. Holst, J.Chr., Shelton, R., Holm, M. og Hansen, L.P. 2000: Distribution and Possible Migration Routes of Post-smolt Atlantic Salmon in the North-east Atlantic, Kap.6 i boka The Ocean Life of Atlantic Salmon (D. Mills ed), Fishing News Books, Blackwell Science, 2000. Se side 70.
62. Houde, A.L.S., Fraser, D.J., and Hutchings, J.A. 2010: Fitness-related consequences of competitive interactions between farmed and wild Atlantic salmon at different proportional representations of wild-farmed hybrids. ICES Journal of Marine Science, 67: 657–667.
63. Hutchings, J.A., and Fraser, D.J. 2008 The nature of fisheries- and farming-induced evolution Molecular Ecology (2008) **17**, 294–313 <http://www.dylanfraser.com/wp-content/uploads/2008/01/hutchings-fraser-2008-mec1.pdf>
64. Hvidsten, N.A. et al 2007. Does increased abundance of sea lice influence survival of wild Atlantic salmon post-smolts? Journal of Fish Biology 71: 1639-1648
65. Hvidsten, N.A. et al. 2009: Influence of sea temperature and initial marine feeding on survival of Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts from the Rivers Orkla and Hals, Norway. J Fish Biol. 2009 May, 74(7):1532-48.
66. ICES. 2010. Extract of the Report of the Advisory Committee. North Atlantic Salmon Stocks, as reported to the North Atlantic Salmon Conservation Organization. 109 pp.
67. Innes, B. H. & Elliott, N. G. (2006). Genetic diversity in a Tasmanian hatchery population of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) compared with its Canadian progenitor population. Aquaculture Research 37, 563–569
68. Jackson, D., Cotter, D., ÓMaoiléidigh, N., O'Donohoe, P., White, J., Kane, F., Kelly, S., McDermott, T., McEvoy, S., Cullen, A. Drumm, A. and Rogan, G. 2011. An evaluation of the impact of early infestation with the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis* on the subsequent survival of outwardly migrating Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts. *Aquaculture*, doi: 10.1016/j.aquaculture.2011.03.029
69. Jacobsen, J. A., and Hansen, L. P. 2001. Feeding habits of wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Northeast Atlantic. – ICES Journal of Marine Science, 58: 916–933.
<http://icesjms.oxfordjournals.org/content/58/4/916.full.pdf+html?sid=fdcc435b-3dfd-40ca-9ede-1e4e46b2a196>
70. Jensen, A.J., Fiske, P., Hansen, L.P., Johnsen, B.O., Mork, K.A. & Næsje, T.F. 2011. Synchrony in marine growth among Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 68: 444-457.

71. Jensen, Ø, T. Dempster, E. B. Thorstad, I. Uglem, A. Fredheim 2010: Escapes of fishes from Norwegian sea-cage aquaculture: causes, consequences and prevention, *Aquaculture Environment Interactions*, Vol. 1: 71–83, 2010, s.74. <http://www.int-res.com/articles/aei2010/1/q001p071.pdf>
72. Johansen, Morten 2010: Verdens største vassdrag minker raskt – kan utviklingen i Tana snus? I Villaksutvalget-10 år etter. Hvor står vi i dag, og hvor går veien videre? Sammendrag av presentasjonene. Lillestrøm, 4.-5. mai 2010. s 20-22.
73. Jones, S., E. Kim and W. Bennett. 2008. Early development of resistance to the salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer), in juvenile pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). *Journal of Fish Diseases* 31(8): 591-600.
74. Jonsson, B. & Jonsson, N. 2001. Feilvandring hos oppdrettslaks og villaks. NINA Oppdragsmelding 720: 1-21.
75. Kålås, S., K. Urdal & H. Sægvog. 2009. Overvaking av lakselusinfeksjonar på tilbakevandra sjøaure i Rogaland, Hordaland og Sogn & Fjordane sommaren 2009. Rådgivende Biologer AS, rapport 1275, 43 sider.
76. Karlsson S., Moen T., Lien S., Glover K., & Hindar K. 2011: Generic genetic differences between farmed and wild Atlantic salmon identified from a 7K SNP-chip. *Molecular Ecology Resources*, Special Issue: SNP Development in Non-Model Organisms, Volume 11, Issue Supplement s1, pages 247–253, March 2011
77. Karlsson, S., Moen, T. and Hindar, K. 2010: An extended panel of single nucleotide polymorphisms in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) mitochondrial DNA, *Conservation Genetics*, Vol 11, No 3, 1171-1175
78. Karlsson, S., Moen, T., and Hindar, K. 2010: Contrasting patterns of gene diversity between microsatellites and mitochondrial SNPs in farm and wild Atlantic salmon. *Conservation Genetics* 11(2): 571-582, 2010.
79. King, T.L., S.T. Kalinowski, W.B. Schill, A.P. Spidle & B.A. Lubinski 2001: Population structure of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): a range-wide perspective from microsatellite DNA variation. *Molecular Ecology* (2001) 10, 807–821
80. Kingsolver, J. G., H. E. Hoekstra, J. M. Hoekstra, D. Berrigan, S. N. Vignieri, C. E. Hill, A. Hoang, P. Gibert, and P. Beerli. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *The American Naturalist* 157:245–261.
81. Kinnison, M.T., Hendry, A.P., and Stockwell, C.A. 2007 Contemporary evolution meets conservation biology II: impediments to integration and application, *Ecol Res* (2007) 22: 947–954
http://kinnison.umaine-biology.org/pages/pub_pdfs/Kinnison_etal_2007_EcolRes.pdf
82. Koljonen, M-L., King, T-L. & Nielsen E.E. 2008 Genetic Identification of Individuals and Populations, kap 9 i boka, side 275
83. Kolstad, K., Heuch, P.A., Gjerde, B., Gjerdrem, T., Salte, R. (2005) Genetic variation in resistance of Atlantic salmon (*Salmo salar*) to the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis*. *Aquaculture* 145-151
84. Krkošek, M., Ford, J.S., Morton, A., Lele, S., Myers, R.A., and Lewis, M.A. 2007. Declining wild salmon populations in relation to parasites from farm salmon. *Science* 318: 1772-1775.
85. Loeng, Harald, Keith Brander, Eddy Carmack, Stanislav Denisenko, Ken Drinkwater, Bogi Hansen, Kit Kovacs, Pat Livingston, Fiona McLaughlin, Egil Sakshaug; Consulting Authors: Richard Bellerby, Howard

- Browman, Tore Furevik, Jacqueline M. Grebmeier, Eystein Jansen, Steingrímur Jónsson, Lis Lindal Jørgensen, Svend-Aage Malmberg, Svein Østerhus, Geir Ottersen, Koji Shimada 2010: Past variability in Arctic marine systems, http://www.eoearth.org/article/Past_variability_in_Arctic_marine_systems
86. MacLean, J.C., Smith, G.W. & Whyte, B.D.M. 2000 Description of Marine Growth Checks Observed on the Scales of Salmon Returning to Scottish Home Waters in 1997. Kapittel 4 i boka *The Ocean Life of Atlantic Salmon*, D. Mills (ed.), Fishing News Books, Blackwell Science 2000.
 87. Marty, Gary D., Sonja M. Saksida and Terrance J. Quinn 2010: Relationship of farm salmon, sea lice, and wild salmon . *Proc Natl Acad Sci USA* 2010 Dec 28;107(52):
<http://www.pnas.org/content/early/2010/12/03/1009573108.abstract>
 88. McGinnity, P., Prodöhl, P., Ferguson, A., Hynes, R., ó Maoiléidigh, N., Baker, N., Cotter, D., O’Hea, B., Cooke, D., Rogan, G., Taggart, J., & Cross, T. 2003. Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 270: 2443-2450.
<http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/270/1532/2443.full.pdf>
 89. McKinnell, S.M. et.al. 2010. Status and trends of the North Pacific Ocean, 2003-2008, pp. 1-55 In S.M. McKinnell and M. J. Dagg. [Eds.] *Marine Ecosystems of the North Pacific Ocean, 2003-2008*. Pices Special Publication 4, 393 p.
http://www.pices.int/publications/special_publications/NPESR/2010/PICES_PUB4_Chp1_Synthesis.pdf
 90. McVicar AH, Sharp LA, Walker AF & Pike AW. 1993. Diseases of wild sea trout in Scotland in relation to fish population decline. *Fisheries Research* **17**, 175-185.
 91. Mercer KL, Andow DA, Wyse DL, Shaw RG (2007) Stress and domestication traits increase the relative fitness of crop-wild hybrids in sunflower. *Ecology Letters*, **10**, 383–393. http://mcf.ethz.ch/07-Mercer_et_al-EcoLet.pdf
 92. Moritz, C. 1994. Defining evolutionarily significant units for conservation. *Trends Ecol. Evol.*, **9**, 373-375. http://www.eau.ee/~lki/kalakasv/consgen/Moritz_1994.pdf
 93. Moritz, C. 2002. Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Syst. Biol.*, **51**, 238-254. <http://ib.berkeley.edu/courses/ib160/Moritz02.pdf>
 94. Morton, A., Routledge, R., McConnell, A., and Krkošek, M. 2011. Sea lice dispersion and salmon survival in relation to salmon farm activity in the Broughton Archipelago. – *ICES Journal of Marine Science*, **68**: 144–156.
 95. NOU 1999:9: Til laks åt alle kan ingen gjera? <http://www.regjeringen.no/nb/dep/md/dok/nou-er/1999/nou-1999-09/2.html?id=141592>
 96. Otero, Jaime, Arne J. Jensen, Jan Henning L’Abée-Lund, Nils Chr. Stenseth, Geir O. Storvik, and Leif Asbjørn Vøllestad 2010. Contemporary ocean warming and freshwater conditions contribute to delay the completion of maturation in Atlantic salmon throughout the Norwegian range of distribution. *ICES CM* 2010/s:13,
<http://www.ices.dk/iceswork/asc/2010/ThemeSessions/Theme%20Session%20S%20ed+Bill.pdf>
 97. Penston, M.J. and Davies, I.M. 2009. An assessment of salmon farms and wild salmonids as sources of *Lepeotheirus salmonis* (Krøyer) copepodits in the water column in Loch Torridon, Scotland. *Journal of Fish Diseases* 2009, **32**, 75-88 (se s. 82).

98. Peyronnet, A, K. D. Friedland, N. Ó Maoileidigh, M. Manning and W. R. Poole 2007 Links between patterns of marine growth and survival of Atlantic salmon *Salmo salar*, L., *Journal of Fish Biology*, vol 71, issue 3, pp 684-700, <http://archimer.ifremer.fr/doc/2007/publication-3230.pdf>
99. Reid, P.C. and Beaugrand, G. 2002. Interregional biological responses in the North Atlantic to hydrometeorological forcing, s. 27-48 i *Large Marine Ecosystems of the North Atlantic - Changing States and Sustainability*, volume 10, Pages 3-449 (2002).
100. Revie, C., Dill, L., Finstad, B., and C.D. Todd. 2009. Salmon Aquaculture Dialogue Working Group Report on Sea Lice commissioned by the Salmon Aquaculture Dialogue, <http://wwf.worldwildlife.org/site/PageNavigator/SalmonSOIForm>
101. Rikardsen, A. H., Haugland, M., Bjørn, P. A., Finstad, B., Knudsen, R., Dempson, J. B., Holst, J. C., Hvidsten, N. A. & Holm, M. (2004). Geographical differences in marine feeding of Atlantic salmon post-smolts in Norwegian fjords. *Journal of Fish Biology* 64, 1655–1679. doi: 10.1111/j.1095-8649.2004.00425.x
102. Rikardsen, A.H. & Dempson, J.B. 2011. Dietary Life-Support: The Food and Feeding of Atlantic Salmon at Sea. Kap 5 i *Atlantic Salmon Ecology* (Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. eds.), Wiley Blackwell.
103. Robinson, C.T. 2005: Conservation of endangered Atlantic salmon in Maine. Thesis for Master of Science degree, Dep. of Zoology, University of Toronto, s.68, <http://labs.eeb.utoronto.ca/gross/Cory/Robertson2005.pdf>
104. Sægvog, H. & Urdal, K. 2006. Rømt oppdrettslaks i sjø og elv; mengd og opphav. Rådgivende Biologer AS, rapport nr. 947: 1-26.
105. Säisä, Marjatta, Marja-Liisa Koljonen & Jaana Tähtinen 2003: Genetic changes in Atlantic salmon stocks since historical times and the effective population size of a long-term captive breeding programme. *Conservation Genetics* 4: 613–627, 2003. http://www.rktl.fi/www/uploads/Kalatiedostot/pdf/saisa_et_al._2003._changes_since_historical_times.pdf
106. Skaala, Øystein, Vidar Wennevik and Kevin A. Glover. 2006. Evidence of temporal genetic change in wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., populations affected by farm escapees. *ICES J. Mar. Sci.* 63: 1224-1233 <http://icesjms.oxfordjournals.org/content/63/7/1224.full.pdf>
107. Skilbrei, O.T. & Wennevik, V. 2006. Survival and growth of sea-ranched Atlantic salmon, *Salmo salar* L., treated against sea lice before release. *ICES J Mar Sci* 63: 1317-1325
108. Spidle, A.P., King, T.L. og Letcher, B.H. 2003: Comparison of genetic diversity in the recently founded Connecticut River Atlantic Salmon population to that of its primary donor stock, Main's Penobscot River. *Aquaculture* 236 (2004) 253 – 265.
109. Storfer, A., M. A. Murphy, S. F. Spear, R. Holderegger And L. P. Waits, 2010 Landscape Genetics: Where Are We Now? *Molecular Ecology* 19: 3496-3514.
110. Tangeland, T. Andersen, O., Aas, Ø. & Fiske, P. Elvefiske etter anadrome laksefisk i Norge sesongen 2008. Fiskevaner, fangst, innsats og holdninger til fangstreguleringer, herunder fiskernes syn på reguleringene for sesongen 2008 – NINA Rapport 545. 86 s. <http://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/rapport/2010/545.pdf>

111. Thorstad, E. B., Økland, F., Finstad, B., Sivertsgård, R., Plantalech Manel-la, N., Bjørn, P. A. & McKinley, R. S. (2007). Fjord migration and survival of wild and hatchery-reared Atlantic salmon and wild brown trout post-smolts. *Hydrobiologia* **582**, 99-107.
112. Thorstad, E.B., Fleming, I.A., McGinnity, P., Soto, D., Wennevik, V. & Whoriskey, F. 2008. Incidence and impacts of escaped farmed Atlantic salmon *Salmo salar* in nature. NINA Special Report 36. 110 pp.
113. Todd CD, Walker AM, Hoyle JE, Northcott SJ, Walker AF, Ritchie MG (2000) Infestations of wild adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) by the ectoparasitic copepod sea louse *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer: prevalence, intensity and the spatial distribution of males and females on the host fish. *Hydrobiologia* 429:181–196
114. Todd, C. D., Hughes, S. L., Marshall, C. T., MacLean, J. C., Lonergan, M. E. & Biuw, E. M. 2008 Detrimental effects of recent ocean surface warming on growth condition of Atlantic salmon. *Glob. Change Biol.* 14, 958–970. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2486.2007.01522.x/abstract>
115. Todd, C. D., Whyte, B. D. M., MacLean, J. C., Walker, A. M., 2006. Ectoparasitic sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus*) infestations of wild, adult, one sea-winter Atlantic salmon *Salmo salar* returning to Scotland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 328: 183–193
116. Tufto, J., 2000 Quantitative Genetic Models for the Balance between Migration and Stabilizing Selection. *Genetical Research* **76** 285-293.
117. Tufto, J., 2001 Effects of Releasing Maladapted Individuals: A Demographic-Evolutionary Model. *The American Naturalist* **158**: 331-340.
118. Urquhart, K., Pert, C. C., Fryer, R. J., Cook, P., Weir, S., Kilburn, R., McCarthy, U., Simons, J., McBeath, S. J., Matejusova, I., and Bricknell, I. R. (2010) A survey of pathogens and metazoan parasites on wild sea trout (*Salmo trutta*) in Scottish waters. – *ICES Journal of Marine Science*, 67: 444–453.
119. Verspoor E., Beardmore J.A., Consuegra S., Garcia de Leaniz C., Hindar K., Jordan W.W., Koljonen M.-L., Makhrov A.A., Paaver T.T., Sanchez J.A., Skaala Ø., Titov S., Cross T.F. 2005. Population structure in the Atlantic salmon: insights from 40 years of research into genetic protein variation. *J. Fish Biol.* 67 (Supplement A): 3–54.
120. Verspoor, E. et al. (Eds): *The Atlantic Salmon: Genetics, conservation and management*, Wiley-Blackwell (2007).
121. Veterinærinstituttets rapportserie 09-2009 · Innslag av kultivert laks i sportsfiskefangster i Nidelva i 2005-2007. http://www.kaf.no/artikkel.cfm?ID_art=51
122. Waples, R. S., and O. Gaggiotti, 2006 Invited Review: What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* **15**: 1419-1439.
123. White, H.C. 1940. Sea lice (*Lepeophtheirus*) and death of salmon. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 5: 172-175.
124. Wynne et.al. (2007): Allelic and haplotypic diversity at the major histocompatibility class II within domesticated Australian Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), *Journal of Fish Biology* (2007) 70 (Supplement A), 45–59

