Vedlegg IV:

Genetisk påverknad på villaks frå rømt laks

Øystein Skaala, Havforskningsinstituttet

Teoretisk betraktningar med relevans
Den genetiske samansetjinga i einkvar populasjon er styrt av fire evolusjonære krefter: mutasjon, migrasjon, genetisk drift og naturleg seleksjon. Innafor det tidsaspektet vi arbeider, ser vi bort frå mutasjon som årsak for endring i genfrekvensar. Genetisk drift er tilfeldige endringar i allelfrekvensar pga sampling av gametar mellom generasjonar. Drift og tilhøyrande tapet av allelisk variasjon kan vera betydeleg i små populasjonar. Dersom vi vurderer populasjonar som er av slik storleik at vi og kan sjå bort frå drift, sit vi att med migrasjon og naturleg seleksjon som dei to dominerande faktorane. Det er gjort atskilleg overvaking av innslaget av rømt laks i ville laksebestandar langs kysten, og med visse føresetnader kan desse observasjonane nyttast i ei generell, grov vurdering av graden av påverknad på dei ville bestandane. Naturleg seleksjon vil til ein viss grad motverka immigrasjonen av oppdrettslaks, men vi kjenner ikkje styrken av denne krafta, og vi veit difor ikkje i kor stor grad naturleg seleksjon vil motverka immigrasjon av individ med lågare fitness.

Faktorar som avgjer kor stor effekten av immigrasjon vil vera på allelfrekvensane i mottakarpopulasjoner er:

- Faktisk skilnad i allelfrekvensar mellom donor og resipient populasjon
- Total dose (antal individ og generasjonar)
- Den naturlege genstraumen mellom ville populasjonar
- Om den arvelege karakteren er nøytral eller påverka av seleksjon
- Om ein ser på enkelt-gen eller polygene trekk

For nøytrale gen vil effekten vera størst i dei første generasjonane fordi skilnaden i allelfrekvens mellom donor og resipient er størst då. Langvarig immigrasjon vil ha større effekt enn enkeltståande episodar. I ytterste konsekvens kan allelfrekvensane i resipient bli lik dei i donorpopulasjon. I prinsippet kan immigrasjonen føra til både tap og introduksjon av allelar. For nøytrale allel vil ikkje dette ha noko betydning for lokale tilpasningar. Dersom genet har ein effekt på ein eigenskap vil dette føra til at resipienten blir lik donor-populasjonen i denne eigenskapen.

Lokale tilhøve kan favorisera bestemte allel som påverkar enkelt-gen-eigenskapar og føra til ein auke i frekvensen av desse genvariantane. Dersom presset på allelfrekvensen på grunn av immigrasjon blir vesentleg sterkare enn seleksjonspresset, kan resipientpopulasjonen bli lik donorpopulasjon sjølv om dette representerer ei dårlegare tilpassing. Dette vil ifølge populasjonsgenetisk teori skje når immigrasjonsraten m er større enn motseleksjonen s.

Ikkje-nøytrale polygene eigenskapar er den typen eigenskapar som dominerer i samband med lokal genetisk tilpassing i ville populasjonar og i eigenskapar som det blir selektert for i avlsarbeidet. Døme kan vera vekst og alder ved kjønnsmodning. Effekten av immigrasjon på slike trekk er atskilleg vanskelegare å å forutsei enn det er for enkelt-gen eigenskapar. For polygene eigenskapar vil immigrasjon endra allelfrekvensane meir effektivt enn seleksjonen greier å justera dei tilbake. Generelt sett vil ein brei genetisk variasjon (allelrikdom) vera det

sikraste utgangspunktet for populasjonane si evne til lokal tilpassing. Graden av lokal tilpassing som kan oppnåast vil vera sterkt påverka av kor stor immigrasjonen av ikkje-selekterte individ er.

Graden av differensiering (lokal tilpassing) målt som Gst og genetisk distanse (D) er 10-30 gonger høgare for eigenskapar som er selekterte enn for skilnader utvikla gjennom genetisk drift (Mork 1994). Denne faktoren aukar med aukande populasjonsstorleik. Dette tyder at når lokal adaptasjon eksisterer, vil differensieringa målt ved nøytrale loci underestimera dei verkelege skilnadene mellom populasjonane. Dessutan tyder det at store populasjonar kan utvikla meir lokal tilpassing enn små populasjonar over same tid, fordi seleksjonsprosessen ikkje blir motverka av drift i dei store populasjonane.

Hos laks reknar ein den effektive bestandsstorleiken Ne for ein populasjon som det effektive antal gytarar kvart år multiplisert med generasjonslengda (i antal år). Fordi naturleg genstraum mellom populasjonar kan auka den effektive populasjonsstorleiken hos lokale populasjonar, vil teljing av gytebestanden underestimera bestandsstorleiken.

Genetiske effektar på kort og lang sikt

Auka og vedvarande immigrasjon frå ein felles donor bestand til mange villbestandar er antatt å gjera kvar einskild resipient meir og meir lik donor, samstundes som skilnadene som eksisterte mellom villbestandane vil bli redusert. Dette gjeld for både nøytrale og ikkje-nøytrale genvariantar. Graden av lokal tilpassing for ulike eigenskapar er venta å bli redusert som følgje av ein auka immigrasjon av ikkje-tilpassa individ. Naturleg seleksjon vil verka i motsett retning, men vil ha avgrensa evne til å kompensera dette for fitnessrelaterte eigenskapar. Genvariantar som naturleg førekjem i låg frekvens hos villaksen er venta å bli endå sjeldnare. Dette skuldast at mange av desse truleg ikkje vart fanga opp ved etableringa av avlslinjene. Ein straum av immigrantar som manglar desse genvariantane vil sansynlegvis redusera frekvensen av desse ytterlegare.

Graden av genpåverknad er også avhengig av korleis den naturlege genetiske bestandsstrukturen hos laks er. Ein antar at villaksen har ein "Stepping-stone" struktur for genstraum der utvekslinga er større mellom to nære nabopopulasjonar enn mellom populasjonar med større geografisk avstand. Denne strukturen er meir motstandsdyktig mot immigrasjon enn ein "Mainland-island" struktur, som vil vera meir lik genstraumen frå oppdrettslaks til villaks (Anon 1999).

Ved ein kontinuerleg immigrasjon av rømt laks over fleire generasjonar vil eigenskapane til oppdrettslaksen prega villaksen. Ei langvarig domestisering vil mest sansynleg redusera oppdrettslaksen sine prestasjonar i naturen. Likevel vil auka oppdrettsproduksjon føra til større antal rømt laks og overføring av feile eigenskapar, dersom utviklinga vi har sett til no held fram. Ein ventar at over tid vil difor genstraum som omfattar domestiserte eigenskapar redusera produktiviteten i dei ville laksepopulasjonane.

Så ein liten praktisk rekneøvelse :
I populasjonar der seleksjonskoeffisienten s er mindre enn den reelle immigrasjonen m, vil antal generasjonar fram til ein andel P av dei lokale gena er att i populasjonen vera:

tp=lnP/m

DVS tida (i generasjonar) fram til 50% tap av lokale nøytrale gen (P=0,5) er:
t0,5=0,69/m

Viss m=0.05 (5%) blir halveringstida ca 14 generasjonar
Vis m= 0.10 (10%) blir halveringstida ca 7 generasjonar

Empiriske data

Den genetiske effekten som rømt fisk kan ha på villaks er i stor grad avhengig av genstraumen frå rømt laks. Denne genstraumen varierer frå lokalitet til lokalitet og frå år til år. Rømt laks kan skiljast frå villaks på finnar, gjellelok, samanvoksingar i bukhinna etter stikkvaksine og på vekstmønsteret på skjella. Fisk som rømer tidleg i livssyklus er vanskeleg å skilja frå villaks og det er ikkje muleg å skilja avkom av rømt fisk frå villfisk. Dette tyder at det er feilkjelder begge vegar i dei anslaga av andel rømt laks som blir gjort. Fylkesvise gjennomsnitt av innslaget av rømt laks varierer frå 12% i Finmark til 43% i Hordaland, men dette varierer svært mykje frå vassdrag til vassdrag (Anon 1999). Forsøk på skjønnsmessig vurdering av gentransporten frå villaks (Anon 1999) konkluderer med ein gjennomsnittleg immigrasjon m på 7-8% med spreiing frå 0 til 30% i enkeltvassdrag. Dette er basert på studiar av gytesuksess, på skilnader i suksess mellom kjønna og på opplysningar om at ca halvparten av rømlingane registrert i elv har rømt eitt år tidlegare, og eit antatt gjennomsnittleg gytesuksess for rømt laks på 40% av villaksen sin suksess.

Det fins kun eit mindre antal studiar som går direkte på genstraum frå oppdretta til vill laksefisk. På atlantisk laks er det to arbeid som er sentrale, eit av desse frå Irland (Mc Ginnity et al 1997) eit anna frå Noreg (Fleming et al 2000). Slike arbeid er ressurskrevjande og vanskelege bla fordi ein ofte manglar baseline data, og dessutan fordi kravet til overvaking, sampling og kontroll med støy frå ikkje-genetiske effektar er veldig stort. Utsetjing av eit større antal familiegrupper på eggstadied med foreldre av både villaks og oppdrettslaks (Mc Ginnity et al 1997) konkluderte med:

- Overlevinga av avkom frå oppdrettslaks fram til smolt var signifikant lågare enn for villfisk
- Største skilnad i mortalitet var knytta til perioden frå augerogn fram til fyrste sommar
- Avkom av oppdrettslaks vaks fortare og fortrengte villaksen som var mindre
- Det var lågare innslag av dverghannar i avkom frå oppdrettslaks enn for villaks
- Villaksen hadde større tendens til å vandra som presmolt om hausten
- Vekst og overleving hos hybridfamiliar var intermediær mellom villaks og oppdrettslaks, eller lik villaks
- Avkom av oppdrettslaks og hybridar kan overleva fram til smolt i naturlege habitat
- Oppdrettslaks kan påverka og endra både enkeltgen og polygene trekk i villaksbestandar

I eit norsk arbeid frå Imsa i Rogaland (Fleming et al 2000) vart også genstraumen frå oppdrettslaks til villaks, og effektane av dette på produksjonen i villaksbestanden, undersøkt. Kjønnsmodne oppdrettsfisk og ville gytarar vart sett ut ovanfor fiskefella i Imsa. Ein konkluderte med følgjande:

- Oppdrettslaksen hadde mindre enn ein tredjedel av villaksen sin gytesukssess
- Oppdrettshannar hadde dårlegare gytesukssess enn oppdrettshoer
- Genstraumen inn i villbestanden gjekk i hovudsak via oppdrettshoer og villhannar
- Det var indikasjonar på seleksjon imot oppdrettslaksen i tidleg livsfase, men ikkje etterpå
- Produktiviteten i bestanden vart redusert med meir enn 30%
- Over ein generasjon var den reproduktive suksessen for oppdrettslaksen 16% av villfisken
- Jamnleg immigrasjon av oppdrettsfisk kan verka negativt på populasjons produktiviteten og på lokale tilpassingar og redusera den genetiske diversiteten hos villaks
- Ved ein genstraum (m=0.19) som påvist i denne undersøkinga, vil skilnaden mellom donorpopulasjon og resipient bli halvvert kvar 3,3 generasjonar, noko avhengig av fitness hos hybridar og tilbakekryssa individ

Ein del andre arbeid som ikkje spesifikt omhandlar genstraum frå rømt oppdrettslaks, men som omhandlar genstraum frå utsett oppdretta laksefisk har og relevans i samband med vurderinga av effektane av rømt oppdrettslaks. Yokota and Watanabe (1997) konkluderte i ein simuleringsstudie med at ved ein-vegs gentransport, slik ein har i samband med fiskeutsetjing, vil setjefisken over tid endra og tilslutt erstatta den naturlege bestanden. Når augerogn frå elva Shin i nord-Spania vart sett ut i elva Ulla, hadde juvenil fisk frå Shin signifikant høgare mortalitet og smoltproduksjonen var opptil 9 gonger høgare for den lokale populasjonen i Ulla (ref. i Verspoor 1997). Tilsvarande er det funne at tilslaget (i sportsfiske) på skotsk laks i dei spanske elvane Ason og Nansa er svært lågt (Verspoor and Garcia de Leaniz 1997).

Genetisk merka aure utsett i ein sjøaurebestand og i ein stasjonær elvebestand i Øyreselva i Hordaland (Skaala et al 1996) viste at den utsette oppdretta gytefisken reproduserte i begge lokalitetar. Det genetiske bidraget frå den utsette auren var 19,2% og 16,3% fyrste sommar etter klekking. Estimata for overleving var om lag tre gonger høgare for avkom av vill aure enn for hybrid avkom. Innslaget av avkom av utsett aure avtok i den innkryssa årsklassen i begge lokalitetane gjennom dei to åra undersøkinga varte. Dette tydar på ein seleksjon imot det utsette materialet.

I ei undersøking av genstraumen frå utsett aure til aurebestandane i Halnefjorden og Bjornesfjorden på Hardangervidda (Skaala et al 2000), fann ein at genstraumen frå ein gjeven donorpopulasjon kan vera svært ulik i ulike resipientpopulasjonar. Innslaget av donorpopulasjonen i garnfisket var om lag 50% i begge lokalitetane. Likevel viste clusteranalysar og parvise testar av genotypefordelingar at den naturleg rekrutterte auren i Bjornesfjorden var svært lik upåverka bestandar på Hardangervidda og ulik donorpopulasjon, medan den naturleg rekrutterte auren i Halnefjorden var lik donorpopulasjon og svært ulik den lite påverka nabopopulasjonen Skaupsjøen.

I seinare tid er det gjort ei rekkje undersøkingar i sør-Europa, i stor grad basert på markørgenet *LDH-5**, som gjev dels motstridande informasjon om tilslag, kjønnsmodning og reproduksjon hos utsett aure. To variantar i *LDH-5** genet er diagnostiske for to ulike evolusjonære linjer av aure, den Atlantiske linja og Middelhavslinja (Hamilton et al. 1989). Beaudou et al. (1994) som studerte reproduksjon hos utsett aure ved hjelp av dette genet, konkluderte med at settefisken ikkje overlevde lenge nok for vellukka gyting. Arias et al.

(1995) fann berre få overlevande utsette klekkeriproduserte aurar i eit omfattande arbeid i Spania. Largiader and Scholl (1995) fann på den andre sida bevis for at utsett aure av Atlantisk linje fortrengde og erstatta den lokale auren i Adriaterhavsbassenget. På grunnlag av dei spanske arbeida blir det konkludert med at påverknaden er mindre ved utsetting i elv enn i innsjøar, og mindre i innsjøar der fiskepresset var stort enn i innsjøar med lågt fiskepress, fordi settefisk er meir fangbar enn villfisk (GarciaMarin et al.1998).

Konsekvensar for vestlandslaksen

Frå dei arbeida som føreligg, kan ein dra fleire konklusjonar om påverknaden frå rømt oppdrettslaks på ville laksebestandar. Det er uproblematisk å trekkja generelle konklusjonar, men vanskelegare å trekkja presise konklusjonar om graden av påverknad på den einskilde bestanden. Det kan verka som om empiriske studiar som no dukkar opp, fokuserer situasjonen og tydeleggjer at oppdrettslaksen endrar seg, og dei ville bestandane likeeins som følgje av innkryssing.

- Mange, kanskje alle laksepopulasjonane i Hordaland og Sogn og Fjordane har fått endra genfrekvensar som følgje av immigrasjon av oppdrettslaks
- Genstraumen går hovudsakleg via oppdrettshoer og ville hannar
- Avkom av oppdrettslaks som er klekka i ein bestand av villaks har dårlegare overleving enn villaks og hybridar i tidleg livsfase
- Avkom av oppdrettslaks veks betre enn villaks i eit naturleg laksehabitat, og avkom av oppdrettslaks er vist å kunna fortrengja avkom av villaks frå oppveksthabitatet
- Ein-vegs gentraum frå oppdrettslaks vil rredusera diversiteten mellom ville populasjonar
- Ein-vegs genstraum aukar tapet av både nøytral og selektivt fordelaktig genetisk diversitet innafor populasjonen
- På kortare sikt (<50år) kan tap av diversitet innafor populasjon medføra tapt fitness og redusert produktivitet
- På lengre sikt >50 år) kan tap av diversitet mellom populasjonane redusera evna til tilpassing til endringar i miljforholda og redusera produktiviteten vidare
- Med dei observerte nivåa av genstraum frå oppdrettslaks til villaks i Nord-Atlantiske bestandar, vil skilnaden mellom oppdrettslaks og villaks bli halvert på mindre enn 10 generasjonar
- Genstraum frå oppdrettslaks er vist å kunna redusera produktiviteten i ein laksebestand
- Naturleg seleksjon vil til ein viss grad motverka immigrasjonen av oppdrettslaks, men vi kjenner ikkje styrken av denne krafta, og vi veit difor ikkje i kor stor grad naturleg seleksjon vil motverka immigrasjon av individ med lågare fitness.
- Graden av endring varierer sansynlegvis mykje frå bestand til bestand, og det vil vera spekulativt å gje eit anslag for endringa som har skjedd i den einskilde bestanden

Referansar

Anon. 1999. Til laks åt alle kan ingen gjera. Om årsaker til nedgangen i de norske villaksbestandene og forslag til strategier og tiltak for å bedre situasjonen. NOU 1999:9. 297s.

Arias, L. L. Sanchez and P. Martinez. 1995. Low stocking incidence in brown trout

populations from nortwetern Spain monitored by LDH-5* diagnostic markers. Journal of Fish Biology 47, 170-176

Beaudou, D., G. Cattaneoberrebi and P. Berrebi. 1994. Genetic impacts of trout (Salmo trutta fario) stocking practices on in-situ populations - case of the Orb basin (Herault). Bulletin Francais de la peche et de la pisciculture 332, 83-92.

Fleming, I., K. Hindar, I.B. Mjølnerød, B. Jonsson, T. Balstad and A. Lamberg. 2000. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. Proc. R. Soc. Lond. B. 267, 1517-1523.

Garcia-marin, J.L., N. Sanz and C. Pla. 1998. Proportions of native and introduced brown trout i adjacent fishes and unfished Spanish rivers. Conservation Biology 2, 313-319.

Hamilton, K.E., A. Ferguson, J.B. Taggart, T. Tomason, A. Walker and E. Fahy. 1989. Post-glacial colonization of brown trout, *Salmo trutta* L. Ldh-5 as a phylogeographic marker. Journal of Fish Biology 35, 651-664.

Largiader, C.R. and A. Scholl. 1995. Effects of stocking on the genetic diversity of brown trout populations of the Adriatic and Danubian drainages in Switzerland. Journal of Fish Biology 47, 209-225.

McGinnity, P., C. Stone, J.B. Taggart, D. Cooke, D. Cotter, R. Hynes, C. McCamley, T. Cross, and A. Ferguson. 1997. Genetic impact of escaped farmed Atlantic salmon (Salmo salar L.) on native populations: use of DNA profiling to assess freshwater performance of wild, farmed, and hybrid progeny in a natural river environment. ICES J. Mar. Sci. 54, 998-1008.

Mork, J. 1994. Straying and population genetic structure. Aquaculture and Fisheries Management. 25, Supplement 2, 93-98.

Skaala, Ø., K, Jørstad and R. Borgstrøm. 1996. Genetic impact on two wild brown trout (Salmo trutta) populations after release of non-indigenous hatchery spawners. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53, 2027-2035.

Skaala, Ø., Å. Tysse, K. Glover og R. Y. Jenssen. 2000. Hybridisering av ein settefiskbestand; genetiske konsekvensar av aureutsetjing i Halnefjorden og Bjornesfjorden på Hardangervidda. Fiskesymposiet, Ålesund februar 2000.

Verspoor, E. 1997. Genetic diversity among Atlantic salmon (Salmo salar L.) populations. . ICES J. Mar. Sci. 54, 965-973.

Verspoor, E. and Garcia de Leaniz, C. 1997. Stocking succes of Scottish Atlantic salmon in two Spanish rivers. J. Fish Biol.

Yokota, M and S. Watanabe. 1997. One-way gene flow by stocking and its effects on a fish population. Fisheries Science 4, 539-542.