

Kultivering og genetisk variasjon i Suldalslågen

Sten Karlsson



NINAs publikasjoner

NINA Rapport

Dette er en elektronisk serie fra 2005 som erstatter de tidligere seriene NINA Fagrapport, NINA Oppdragsmelding og NINA Project Report. Normalt er dette NINAs rapportering til oppdragsgiver etter gjennomført forsknings-, overvåkings- eller utredningsarbeid. I tillegg vil serien favne mye av instituttets øvrige rapportering, for eksempel fra seminarer og konferanser, resultater av eget forsknings- og utredningsarbeid og litteraturstudier. NINA Rapport kan også utgis på annet språk når det er hensiktsmessig.

NINA Temahefte

Som navnet angir behandler temaheftene spesielle emner. Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. NINA Temahefte gis vanligvis en populærvitenskapelig form med mer vekt på illustrasjoner enn NINA Rapport.

NINA Fakta

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. De sendes til presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivå, politikere og andre spesielt interesserte. Faktaarkene gir en kort framstilling av noen av våre viktigste forskningstema.

Annen publisering

I tillegg til rapporteringen i NINAs egne serier publiserer instituttets ansatte en stor del av sine vitenskapelige resultater i internasjonale journaler, populærfaglige bøker og tidsskrifter.

Kultivering og genetisk variasjon i Suldalslågen

Sten Karlsson

Karlsson S. 2015. Kultivering og genetisk variasjon i Suldalslågen.
- NINA Rapport 1183. 19 s.

Trondheim, april 2015

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-2811-4

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

REDAKSJON

Sten Karlsson

KVALITETSSIKRET AV

Kjetil Hindar

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningsjef Kjetil Hindar (sign.)

OPPDRAGSGIVER(E)/BIDRAGSYTER(E)

Statkraft Energi AS

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER/BIDRAGSYTER

Kåre Paulsen

FORSIDEBILDE

Suldalslaks. Foto: Helge Skoglund, UniResearch

NØKKEWORD

Suldalslågen, Rogaland, laks, *Salmo salar*, kultivering, genetisk variasjon, Ryman-Laikre effekt, mikrosatellitter, SNP

KEY WORDS

Suldalslågen, Rogaland county, Atlantic salmon, stocking, genetic variation, Ryman-Laikre effect, microsatellites, SNP

KONTAKTOPPLYSNINGER

NINA hovedkontor

Postboks 5685 Sluppen
7485 Trondheim
Telefon: 73 80 14 00

NINA Oslo

Gaustadalléen 21
0349 Oslo
Telefon: 73 80 14 00

NINA Tromsø

Framsenteret
9296 Tromsø
Telefon: 77 75 04 00

NINA Lillehammer

Fakkeltgården
2624 Lillehammer
Telefon: 73 80 14 00

www.nina.no

Sammendrag

Karlsson S. 2015. Kultivering og genetisk variasjon i Suldalslågen. – NINA Rapport 1183. 19 s.

Utsettinger av laks i Suldalslågen har blitt gjort i relativt stort omfang og senere års registreringer viser at en stor andel av gytebestanden består av utsatt laks. Det har blitt et økt fokus på at utsettinger av fisk ikke skal føre til forandringer i den genetiske sammensetningen og tap av genetisk variasjon. Bekymring for at kultivering av laks i Suldalslågen kan ha ført til slike uønskete genetiske forandringer, var utgangspunktet for dette prosjektet. Molekylærgenetiske metoder ble benyttet for å måle forandring i allelfrekvenser og genetisk variasjon over tid, og sammenlikne genetisk variasjon og slektskap innen kultivert laks med naturlig produsert laks. En ny genetisk metode for å spore eventuell innkryssning av rømt oppdrettslaks ble også benyttet.

Laksebestanden i Suldalslågen representert av stikkprøver av laks fra stamfiske og sportsfiske i 2011-2014 viste en signifikant forandring i allelfrekvenser i forhold til en historisk prøve fra 1979-1980. Det ble imidlertid ikke observert noe tap, men isteden en økning av genetisk variasjon i denne sammenlikningen. Kultivert laks hadde en gjennomgående lavere genetisk variasjon og var mere nært beslektede sammenliknet med villaksen. Slektskap mellom kryssede stamfisker var imidlertid på samme nivå eller lavere enn mellom individer av villaks. Den effektive populasjonsstørrelsen ble beregnet å være mindre i dagens populasjon sammenliknet med den fra 1979-1980. Utfra opplysninger om antall stamfisk av hvert kjønn og antall utsatt laks fra hver familiegruppe ble effektivt antall stamfisk beregnet til å være nesten dobbelt så høy som det faktiske antall stamfisk benyttet ved utsettingstidspunkt. Det ble ikke påvist noen genetisk forandring som følge av innkryssning med rømt oppdrettslaks i Suldalslågen.

De observerte genetiske forandringene i Suldalslågen er forenlig med en hypotese om at laksebestanden i Suldalslågen har mottatt genetisk materiale fra andre bestander men også at kultiveringsaktiviteten kan ha bidratt til å minke den effektive populasjonsstørrelsen. Resultatene fra denne studien viser at det kan være nødvendig å gjøre justeringer med tanke på antall stamfisk som benyttes og/eller antall laks som settes ut for å forhindre negative genetiske effekter av kultivering. Vi vurderer en reduksjon i antall utsatt fisk, istedenfor en økning i antall stamfisk som det sikreste tiltaket for å ivareta den genetiske variasjonen i Suldalslågen. Utfra estimater av effektiv bestandsstørrelse av den ville gytebestanden og den effektive stamfiskbeholdningen anslår vi at antall utsatt fisk bør minkes slik at andel kultivert fisk i gytebestanden reduseres til et nivå mellom 13 og 26%. Disse estimatene er usikre og detaljerte analyser av den effektive populasjonsstørrelsen hos kultivert og naturlig produsert gytelaks for mange årsklasser er nødvendig for å kunne gi mere presise råd.

Sten Karlsson, Norsk institutt for naturforskning (NINA), Postboks 5685 Sluppen, 7485 Trondheim. E-post: sten.karlsson@nina.no

Abstract

Karlsson S. 2015. Stock enhancement and genetic variation in River Suldalslågen. – NINA Report 1183. 19 pp.

Stock enhancement of Atlantic salmon in the River Suldalslågen has been conducted on a large scale for many years, and a large proportion of the spawning salmon is of hatchery origin. There is an increasing focus on the potential negative effects of stock enhancement on the genetic integrity and genetic variation in natural populations. Concerns that this might have happened in the River Suldalslågen population initiated this study. Molecular genetic methods were applied to study potential genetic changes in Suldalslågen by comparing allele frequencies, level of genetic variation, relatedness, and effective population size estimates between contemporary samples and historical samples from 1979-1980. Differences in genetic variation between wild and hatchery-produced salmon were measured. A newly developed molecular method for tracing genetic introgression from escaped farmed salmon to wild salmon was applied to assess potential genetic changes from interbreeding with escaped farmed salmon in Suldalslågen.

Significant changes in allele frequencies were detected between the historical and the contemporary samples. No loss, but a gain in genetic variation was detected. Overall, hatchery-produced salmon had significantly lower genetic variation and were more closely related compared to wild salmon. Relatedness between actual crossings between broodfish was at the same level or lower than that between wild salmon. The effective population size was estimated to be lower in the contemporary samples compared to the historical samples. Estimated number of effective broodfish based on the number of males and females and the number of offspring from each family group released into the river as smolts was almost twice as large as the actual number of broodfish, mainly because of the low level of variance in family size. No genetic introgression from escaped farmed salmon was detected.

The observed temporal genetic changes suggest that the population in Suldalslågen has received immigrants from other populations, and at the same time the stock enhancement program has likely reduced the effective population size, i.e. a Ryman-Laikre effect. Consequently, it might be necessary to adjust the number of broodfish and/or the number of fish stocked to prevent negative effects from stocking. We considered a reduction in the number fish stocked, rather than an increase in the number of broodfish as the best approach to prevent negative genetic effects from stocking in Suldalslågen. Based on estimates of the effective population size of the naturally produced wild spawners and the effective number of broodfish, we estimated that the proportion of stocked fish should be reduced to a level at 13- 26%. These estimates are uncertain and detailed analyses of effective population size in the hatchery-produced salmon compared to the wild salmon is recommended in order to give specific advice in relation to the goal of the stock enhancement program.

Sten Karlsson, Norwegian Institute for Nature Research (NINA), PO Box 5685 Sluppen, NO-7485 Trondheim. E-mail: sten.karlsson@nina.no

Innhold

Sammendrag	3
Abstract	4
Innhold	5
Forord	6
1 Innledning	7
2 Materiale og metoder	10
2.1 DNA ekstraksjon og genotyping	10
2.2 Analyser	10
3 Resultater	12
3.1 Effektivt antall stamfisk	12
3.2 Genetisk differensiering i forhold til historisk prøve	12
3.3 Genetisk variasjon innen stikkprøver	12
3.4 Slektskap	14
3.5 Effektiv populasjonsstørrelse.....	15
3.6 Innkrysning av rømt oppdrettslaks	15
4 Diskusjon	16
5 Referanser	18

Forord

NINA ble i mai 2014 kontaktet av Statkraft med spørsmål om det var mulig å undersøke genetiske effekter av kultivering i Suldalslågen. Statkraft uttrykte bekymring for at de store utsettingene av smolt basert på få stamfisk over mange år kan ha hatt en negativ effekt på bestanden. Etter et møte med Rune Limstrand og Kåre Paulsen ble det utarbeidet en prosjektbeskrivelse med et pristilbud som ble sendt Statkraft. Dette prosjektet er en satellitt til en større satsning på å undersøke genetiske effekter av kultivering, finansiert av Statkraft der NINA og Veterinærinstituttet er forskningspartnere. Vi takker Statkraft for oppdraget, Rune Limstrand og Kåre Paulsen for viktig tilleggsinformasjon og for å ha bidratt med prosjektideen, Aslaug Nybru ved Suldal Elveigarlag for informasjon om krysninger ved klekkeriet, Håvard Lo ved Veterinærinstituttet for skjellprøver av stamfisk, Harald Sægrov og Kurt Urdal ved Rådgivende biologer for skjellprøver fra sportsfiske, Celeste Jacq og Matthew Baranski ved Nofima for protokoll for analyser av mikrosatellitt-markørene, Thomas Moen AquaGen AS for program-skript til STRUCTURE-analyser, Torveig Balstad, Line Birkeland Eriksen og Merethe Spets Hagen i NINA's genetikk-lab for DNA ekstraksjon og genotyping, og takk til kolleger og spesielt Ola Ugedal på NINA for nyttige diskusjoner.

Trondheim, april 2015

Sten Karlsson
Prosjektleder

1 Innledning

Utsettinger av fisk kan ha ulike formål (Bell m fl. 2008). Det kan enten være for å redde en truet bestand fra å forsvinne eller for å re-etablere en tidligere utdødd bestand, men også som kompensasjon for redusert naturlig produksjon som følge av inngrep. Uansett formål har det blitt et økt fokus på ta kultivering i større grad bør ta vare på den naturlige genetiske integriteten og variasjonen til hver enkelt bestand (Hindar m fl. 1991, Blankenship & Leber 1995, Hansen m fl. 2006, O'Reilly & Doyle 2007, Anon. 2010). Et ekspertutvalg utnevnt av Direktoratet for naturforvaltning har levert en rapport med nye retningslinjer for kultivering (Skår m fl. 2011). Utvalget anbefaler at motivasjonen for kultivering bør være bevaring av truede eller sårbare laksebestander og at kultivering i større grad bør være genbankbasert, der man i større utstrekning benytter molekylærgenetiske metoder for å forbedre kontrollen av stamfisk og for å studere effekter av utsettinger på den naturlige populasjonen.

Det har blitt bedrevet utsettinger av laks i Suldalslågen siden tidlig på 1900-tallet (Anon. 2014). Siden 1982 er det dokumentert utsettinger av laks i Suldalslågen, Suldalsvatn og tilløpsbekker til Suldalslågen av både startfôret, énsomrig settefisk og smolt (Tabell 1). I perioden 2003 – 2012 ble det årlig satt ut 80 000 smolt og fra 2013 40 000 smolt. Av fangstene av voksen laks i årene 1993 – 2002 har andel utsatt laks variert fra 2,7% til 18,9%, som relativt til utsettingene beskrives som beskjedent (Saltveit 2003).

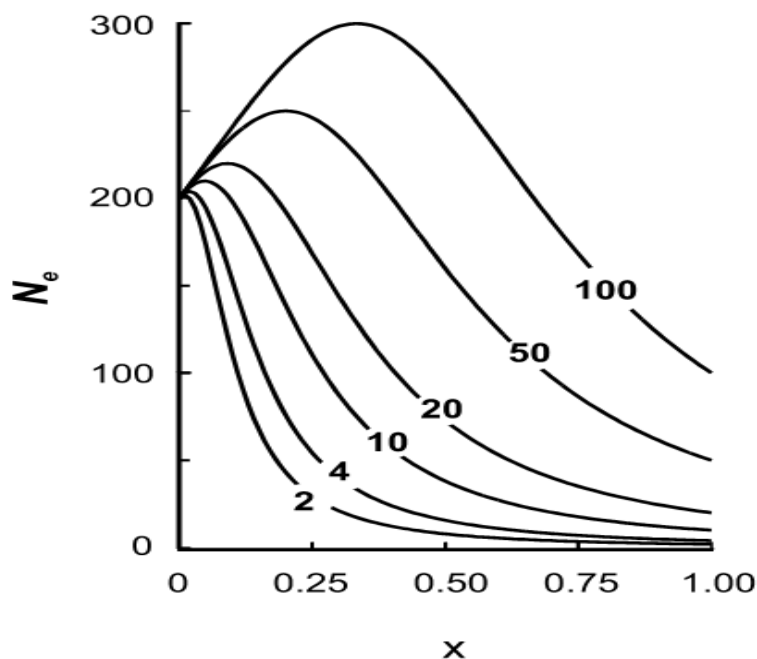
Tabell 1. Oversikt over utsatt laks i Suldalslågen i perioden 1982 – 2014 (kilde: Kåre Paulsen, Statkraft AS).

År	Suldalslågen		Suldalsvatn	Tilløpsbekker		Ettårig Smolt	Toårig Smolt
	Startfôret	Énsomrig	Énsomrig	Startfôret	Énsomrig		
1982-84	-	-	-	-	-	16 000	-
1985	500	-	-	89 500	15 000	6000	-
1986	122 500	-	-	-	-	4109	-
1987	-	-	-	-	-	3884	-
1988	-	-	7507	14 355	-	21 862	-
1989	10 000	-	21 400	95 000	1000	15 000	-
1990	-	10 000	9000	33 000	-	-	-
1991	2870	20 515	69 250	54 100	15 840	-	-
1992	1020	131 870	47 270	-	74 660	-	-
1993	-	153 540	52 400	30 000	68 015	-	-
1994	-	133 450	25 940 ⁸	5400	55 500	-	-
1995	-	163 375	-	-	-	-	-
1996	-	~14 000	~90 000	-	8000	15000	-
1997	-	-	31 910	-	6500	48 300	3200
1998	-	45 620	-	-	-	24 880	-
1999	-	56 600	-	-	-	45 300	-
2000	-	-	-	-	-	50 150	-
2001	-	20 600	-	-	-	77 100	-
2002	-	12500	-	-	-	50 000	-
2003 - 2012	-	-	-	-	-	80 000	-
2013 - 2014	-	-	-	-	-	40 000	-

Den samlede andelen kultivert laks i forhold til naturlig produsert laks i fangstene fra sportsfiske og stamfiske i perioden 1979 til 2003 var 10,1% (Sægrov m fl. 2004). I innsiget av tilbakevandrende gytefisk i 2013 ble andel kultivert laks beregnet til 54% (Lamberg m fl. 2014). Lamberg m fl. (2014) rapporterte om en betydelig høyere beskatning av naturlig produsert laks enn kultivert laks slik at den endelige andelen gytelaks med kultiveringsbakgrunn var 75%. Antall godkjent stamlaks fra skjellkontrollen har variert mellom 13 og 51, med et gjennomsnitt på 30 i årene 1991

til 2009. De siste fem årene (2010 – 2014) har det blitt benyttet mellom 25 og 29 stamfisk. Knappt halvparten av disse fiskene har vært tidligere utsatt fisk, unntatt det siste året da kun vill-produisert laks ble benyttet. I denne perioden har man krysset vill stamfisk med kultivert fisk men ingen krysninger mellom kultivert fisk har blitt gjort. I perioden 1979 til 2003 har andel rømt oppdrettslaks i Suldalslågen variert mellom 0% og 29%, med et gjennomsnitt i perioden 1987 til 2003 på 18,2% (Sægrov m fl. 2004). I 2008 var det 51% rømt oppdrettslaks i fangstene men har siden minket (Urdal 2014). Mye tyder på at rømt oppdrettslaks ikke er jevnt fordelt i vassdraget men at andelen avtar oppover i vassdraget og at det meste av oppdrettslaksen finnes nedenfor Sandfossen (Lamberg m fl. 2014, Urdal 2014).

Kultivering kan være et meget effektivt tiltak for å oppnå positive, men også negative genetiske effekter. Ved bruk av ikke-stedegen stamfisk risikerer man å forandre den genetiske sammensetningen av laksebestanden ved såkalt utavl. Dette betyr at genetiske tilpasninger til miljøet i en spesifikk elv kan brytes opp ved innkrysning av mindre tilpassete individer fra en annen bestand, som igjen kan føre til en mindre levedyktig eller mindre produktiv bestand. Siden 1985 er det pålegg om bruk av stedegen stamme ved kultivering. I praksis betyr dette at stamfisk skal være fanget i den samme elven som avkommet etter disse skal settes ut i. Dette pålegget luker imidlertid ikke ut all bruk av ikke stedegen stamlaks fordi mange elver mottar et stort antall rømt oppdrettslaks (Fiske m fl. 2006) og produserer avkom etter rømt oppdrettslaks (Glover m fl. 2013, Karlsson m fl. 2015). I 2014 påla Miljødirektoratet skjellkontroll for all stamlaks for å luke ut rømt oppdrettslaks. Retningslinjene pålegger også genetiske analyser av stamlaksen for å luke ut avkom etter rømt oppdrettslaks. Pålegg om genetiske analyser for å luke ut avkom etter rømt oppdrettslaks kommer som en følge av at det blitt utviklet metoder for å kunne gjøre dette (Karlsson m fl. 2011, Karlsson m fl. 2014). En annen mulig negativ genetisk effekt ved kultivering er at den kan føre til tap av genetisk variasjon (Ryman & Laikre 1991, Christie m fl. 2012, Laikre m fl. 2010). Hovedgrunnen til dette er at kultivering kan føre til lavere effektiv populasjonsstørrelse og dermed også et raskere tap av genetisk variasjon, til tross for at det totale antall fisk i bestanden øker (Ryman & Laikre 1991). Denne effekten blir ofte kalt for Ryman-Laikre-effekten og ble beskrevet og kvantifisert av Ryman & Laikre (1991). Enkelt forklart, oppstår denne effekten når avkom etter relativt få antall stamfisk bidrar uforholdsmessig mye i den naturlige reproduksjonen i neste generasjon. Jo mindre den effektive stamfiskbeholdningen er i forhold til antall effektive gytefisk i bestanden og jo større andel avkommet etter stamfisken bidrar til neste generasjon (andel kultivert fisk i bestanden), desto mindre blir den totale effektive populasjonsstørrelsen i bestanden (Figur 1).



Figur 1. Ryman-Laikre effekten etter Ryman-Laikre (1991). Figuren er klippet direkte fra Anon. 2010. Y-aksen angir den totale effektive populasjonsstørrelsen (N_e) ved ulike antall effektive stamfiskbeholdninger (2, 4, 10, 20, 50 og 100) og andel kultivert fisk i bestanden (x).

Utfra opplysninger om gytebestanden i Suldalslågen (Lamberg m fl. 2014) med en relativt stor andel utsatt fisk (Sægrov m fl. 2004, Lamberg m fl. 2014) produsert med relativt få antall stamfisk, er det grunn til å anta at kultivering kan ha ført til en reduksjon i effektiv populasjonsstørrelse og mulig tap av genetisk variasjon, i forhold til om man ikke bedrev kultivering. I tillegg har Suldalslågen mottatt relativt mye rømt oppdrettslaks som potensielt kan ha gytt med villaksen. Hovedformålet med dette prosjektet var å undersøke hvorvidt kultiveringen har ført til uønskete genetiske effekter i Suldalslågen, deriblant tap av genetisk variasjon og innkrysning av rømt oppdrettslaks. De spesifikke delmålene var:

1. Sammenlikne genetisk variasjon i dagens gytebestand med den genetiske variasjonen i en stikkprøve av gytefisk fra 1979-1980.
2. Sammenlikne genetisk variasjon mellom utsatt og villprodusert gytefisk fanget i elven.
3. Undersøke slektskap mellom stamfisk benyttet de siste fire siste årene.
4. Undersøke hvorvidt det har blitt benyttet stamfisk med oppdrettsgenetisk opphav i de siste fire årene.

2 Materiale og metoder

Som et historisk sammenlikningsgrunnlag ble det benyttet 47 laks fra sportsfiske i Suldalslågen 1979 og 1980. Totalt 112 stamfisker fra 2011 til 2014 ble analysert, inkludert 30 laks utsatt for kultivering og 82 vill-produsert laks (herfra kalt villaks). Et tilfeldig utvalg av 30 laks fra hver av sportsfiskesesongene 2013 og 2014 ble også analysert for å representere den genetiske sammensetningen i dagens laksebestand i Suldalslågen.

2.1 DNA ekstraksjon og genotyping

DNA ble ekstrahert fra skjell ved hjelp av DNEASY kit fra Qiagen. Samtlige individer ble analysert for 96 enkelt nukleotide polymorfe loci (SNPer). SNP genotyping ble utført med en EP1™ 96.96 Dynamic array IFCs (Fluidigm, San Fransisco, CA.). Blant de 96 SNP-markørene er 81 tidligere identifisert som diagnostiske for å skille mellom oppdrettslaks og villaks uavhengig av opphavs-populasjon til villaksen eller avlskjerne til oppdrettslaksen (Karlsson m fl. 2011). De resterende 15 SNP-ene er lokalisert i det mitokondrielle arvestoffet (Karlsson m fl. 2010). I tillegg til SNP-markørene ble ni mikrosatellittmarkører analysert: SAL-CIG_33, SAL-CIG_32, SAL-CIG_35, SAL-ICISIG_01, SAL-ICISIG_05, SAL-ICISIG_06, SAL-ICISIG_11, SsaA124low og SSsp2216, som beskrevet av Baranski m fl. (2014).

2.2 Analyser

Det genetisk effektive antall stamfisk kan ofte være forskjellig fra det faktiske antall stamfisk. Dette kan skyldes at det ikke er like mange hunner som hanner og at antall avkom mellom stamfisk er forskjellig i forhold til en forventet variasjon med tilfeldig parring (Falconer & Mackay 1996). Siden opplysninger om antall stamfisk av ulike kjønn og antall smolt utsatt fra hver familiegruppe er kjent, er det mulig å beregne antall effektive stamfisk ved utsetting. Siden hver hunnlaks blir kryssset med flere hannlaks består hver familiegruppe av flere halvsøsken og bidraget fra hver hannlaks er derfor ikke kjent. For beregning av effektivt antall stamfisk ble det gjort en antagelse om likt bidrag fra hver av disse.

Estimat av genetisk differensiering (F_{ST}) og homogenitetstest mellom den historiske prøven og de moderne prøvene ble gjort ved hjelp av programmet Genepop v.4 (Raymond & Rousset 1995). Sammenlikningen med den historiske prøven ble gjort for både villaks og kultivert laks og med det tilfeldige utvalget av laks fra sportsfisket i 2013 og 2014 med både villaks og kultivert laks. Estimat av genetisk variasjon i form av forventet heterozygositet og allelrikdom ble gjort i Fstat v.2.9.3.2 (Goudet 2001). Allelrikdom er et estimat av antall alleler observert som tar hensyn til sample-størrelsen. Genetisk variasjon ble beregnet for den historiske prøven, kultivert og villaks i de ulike innsamlingsårene og Wilcoxon signed rank test ble benyttet for å teste for mulige forskjeller ved hjelp av SPSS v. 22. For å teste hvorvidt kultivert laks som gruppe, representert av ulike innsamlingsår, hadde lavere genetisk variasjon enn naturlig produsert laks, ble det benyttet en opsjon i Fstat der de ulike gruppene av kultivert laks og villaks fra de ulike sampling årene ble allokert tilfeldig 1000 ganger til to ulike grupper. For hver slik tilordning ble forskjellen i genetisk variasjon beregnet mellom gruppene og andel ganger den observerte forskjellen var større enn den simulerte ble notert og benyttet som sannsynligheten for forskjellen mellom kultivert og villaks.

Slektskap mellom individer ble beregnet ved hjelp av programmet Coancestry (Wang 2011). Dette programmet ble også benyttet for å teste for forskjeller i gjennomsnittlig slektskap mellom individer i den historiske prøven og prøver av kultivert og villaks.

Effektiv populasjonsstørrelse (N_e) ble beregnet ved hjelp av LD (koblingsulikevekt) metoden (Hill 1981, Waples & Do 2008). Effektiv populasjonsstørrelse ble beregnet for den samlede stikkprøven av tilfeldig valgte individer fra sportsfiske i 2013 og 2014 som inkluderer både kultivert og villaks. For å ekskludere temporære effekter og isteden kun inkludere den akkumulerte genetiske sammensetningen fra kultivering ble kultivert fisk ekskludert og all villaks fra 2011 – 2014 inkludert. Estimat av N_e er ofte beheftet med stor usikker og gir ofte store konfidensintervall, delvis

på grunn av for små stikkprøver. På grunn av at stikkprøven består av en blanding av flere ulike aldersgrupper med overlappende generasjoner forventes det at den effektive populasjonsstørrelsen blir underestimert (Waples m fl. 2014).

Av de 96 SNP-ene ble 48 brukt for å skille genetisk mellom oppdrettslaks og villaks. Disse markørene er blant de samme som tidligere blitt identifisert som diagnostiske for å skille mellom oppdrettslaks og villaks uavhengig av opphavspopulasjon til villaksen eller avlskjerne til oppdrettslaksen (Karlsson m fl. 2011). Med oppdrettslaks i disse analysene menes oppdrettslaks fra avlskjernene til AquaGen, Marine Harvest og Salmobreed. Analysemetoden for å beregne sannsynligheten for hvert enkelt individ å ha genetisk opphav i villaks og oppdrettslaks er beskrevet av Karlsson m fl. (2014, 2015). Kort forklart så analyseres et og et individ sammen med en referansepopulasjon av villaks og en referansepopulasjon av oppdrettslaks og sannsynligheten for å tilhøre to antatte populasjoner (vill og oppdrett) beregnes ved hjelp av programmet STRUCTURE (Pritchard m fl. 2000). Vi utførte 50 000 repetisjoner som «burn-in» og 100 000 repetisjoner etter «burn-in» uten å priori informasjon om opprinnelsespopulasjon. Referansepopulasjonen av villaks er sammensatt av historiske (ikke oppdrettspåvirkede) prøver av laks fra 20 laksebestander. Referansepopulasjonen av oppdrettslaks er sammensatt av prøver fra de ulike avlslinjene i AquaGen, Marine Harvest (Mowi stammene) og Salmobreed. Beregnede sannsynligheter for hvert enkelt individ av laks fanget i Suldalslågen ble sammenliknet med tilsvarende beregnede sannsynligheter for 59 laks fra Suldalslågen fanget i 1979 og 1980.

3 Resultater

3.1 Effektivt antall stamfisk

Ut fra opplysninger om antall stamfisk hunner og hanner og antall avkom fra hver familiegruppe ble den effektive stamfiskbeholdningen beregnet for stamfisk i 2011 – 2013. Antall stamfisk for disse årene var henholdsvis 27, 26 og 29, mens effektivt antall stamfisk var nesten dobbelt så høyt (Tabell 2). Dette skyldes at det var omtrent like mange hunner som hanner og at antall avkom fra hver stamfisk var tilnærmet lik, dersom man antar at hver hann har bidratt like mye til hver halvsvøskengruppe. Beregning for stamfisken fanget i 2014 ble ikke gjort da opplysninger om antall avkom til utsettinger ikke foreligger ved nåværende tidspunkt. Disse beregningene angir effektivt antall stamfisk ved utsettinger og ikke det endelige antall effektive stamfisk når avkommet fra disse vandrer tilbake til elven for å gyte og bidra til neste generasjon. Ved en stor dødelighet i havet forventes variasjonen i bidrag fra hver stamfisk å bli større enten på grunn av ulik fitness mellom familier og/eller fra ren tilfeldighet. Effektivt antall stamfisk forventes derfor å bli lavere enn den som ble beregnet ved utsettingstidspunktet.

Tabell 2. Antall stamfisk av hvert kjønn, antall utsatt smolt og beregnet effektivt antall stamfisk (N_e) for stamfisk fanget i Suldalslågen i 2011 – 2014. na = ikke analysert.

År	N Hunnfisk	N Hannfisk	N Utsatt	N_e
2011	14	13	41 900	46
2012	15	11	41 850	44
2013	14	15	43 200	43
2014	15	13	na	na

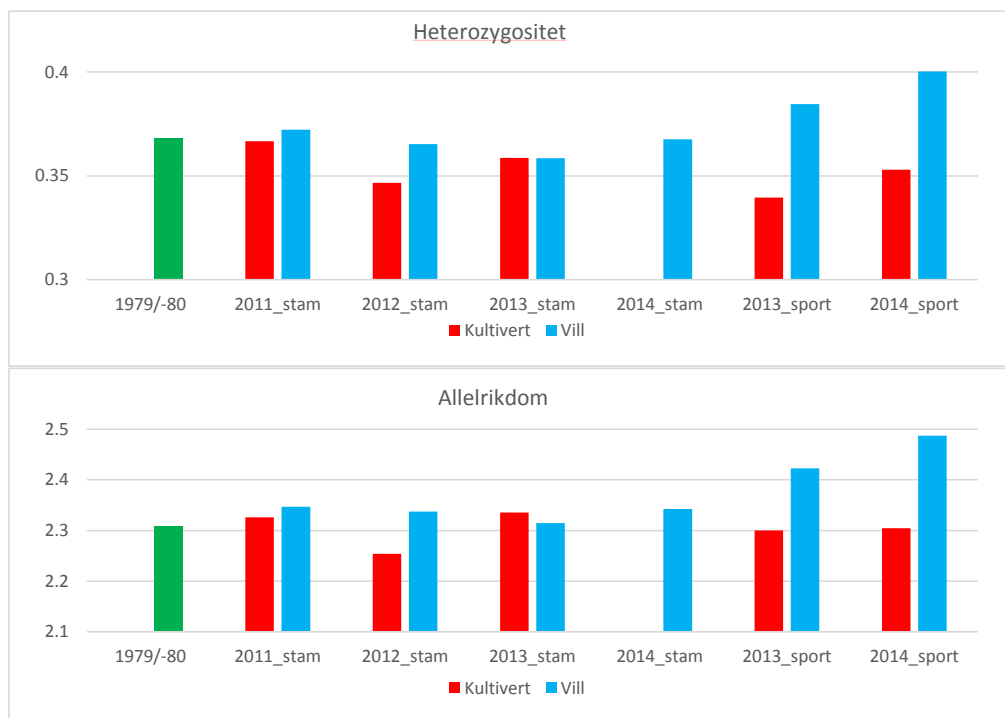
3.2 Genetisk differensiering i forhold til historisk prøve

Det var en signifikant ($P=0,003$) forskjell i allelefrekvenser mellom den historiske prøven og de samlede prøvene av villfisk innsamlet i 2011-2014 med en beregnet grad av differensiering (F_{ST}) på 0,0043. Til forskjell fra denne sammenlikningen som kun inkluderte villaks viste tilsvarende sammenlikning med kun kultivert laks en dobbelt så stor forskjell med en beregnet F_{ST} på 0,0091 ($P=0,000004$). Den forrige sammenlikningen viser den akkumulerte (realiserte) genetiske forandringen i bestanden, mens den større genetiske forandringen i forhold til kultivert fisk representerer et begrenset sett av stamfisk som ufullstendig representerer gytebestanden i Suldalslågen. Dersom den tilfeldige stikkprøven fra sportsfisket i 2013 og 2014, som både inneholder villaks og kultivert laks, kan sies å representere gytebestanden i Suldalslågen, er den genetiske forandringen signifikant ($P=0,000073$) og omtrentlig på samme nivå som den målt med kun villaks ($F_{ST}=0,0047$).

3.3 Genetisk variasjon innen stikkprøver

Genetisk variasjon i form av gjennomsnittlig forventet heterozygositet og allelrikdom i de ulike stikkprøvene er visualisert i figur 2. Forventet heterozygositet var lavere i de samlede prøvene av kultivert fisk, men ikke signifikant forskjellig fra den historiske prøven. Gjennomsnittlig allelrikdom var høyere i de samlede prøvene av kultivert fisk, men ikke signifikant forskjellig fra den historiske prøven. De samlede prøvene av villaks viste høyere estimat av forventet heterozygositet og allelrikdom, men ikke signifikant forskjellig fra den historiske prøven. Den tilfeldige stikkprøven fra sportsfisket i 2013 og 2014 hadde nær signifikant større forventet heterozygositet ($P=0,078$) og allelrikdom ($P=0,079$) sammenliknet med den historiske prøven. Ved bruk av kun mikrosatellitt-markører var det signifikant større forventet heterozygositet ($P=0,038$), men ikke allelrikdom ($P=0,139$) i prøvene fra sportsfiske sammenliknet med den historiske prøven (Figur 2). Med unntak av 2013 hadde kultivert fisk lavere genetisk variasjon enn villaks og som grupper

var dette signifikant for både forventet heterozygositet ($P=0,002$) og allelrikdom ($P=0,005$). Sammenlagte prøver fra alle år av kultivert laks hadde signifikant lavere forventet heterozygositet ($P=0,001$) men ikke signifikant lavere allelrikdom ($P=0,136$) enn sammenlagte prøver av villaks.

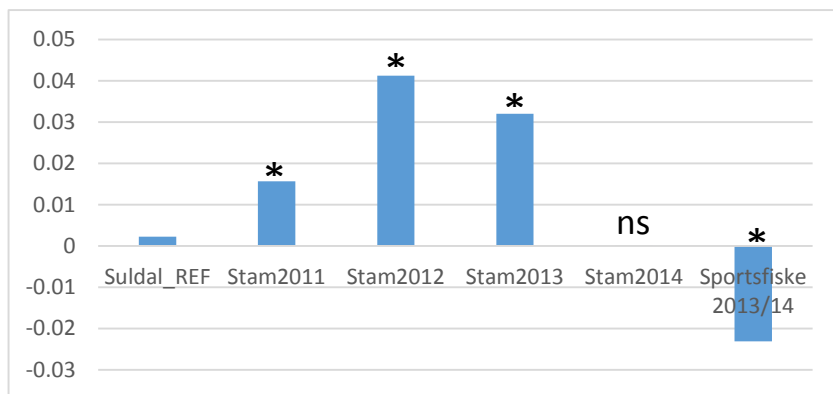


Figur 2. Gjennomsnittlig forventet heterozygositet (øverst) og allelrikdom (nederst) for en historisk stikkprøve av laks fra 1979-1980 (grønn), kultivert laks (rødt) fanget i stamfiske 2011-2014, villaks (blått) fanget i stamfiske 2011-2014 og i en tilfeldig stikkprøve av laks fra sportsfisket i 2013 og 2014.

For å oppsummere, så viste kultivert laks lavere genetisk variasjon enn villaks, men sammenliknet med den historiske prøven viste dagnes gytebestand av laks i Suldalslågen en høyere genetisk variasjon. Laksebestanden i Suldalslågen ser dermed ikke ut til å tapt genetisk variasjon siden slutten av 70-tallet.

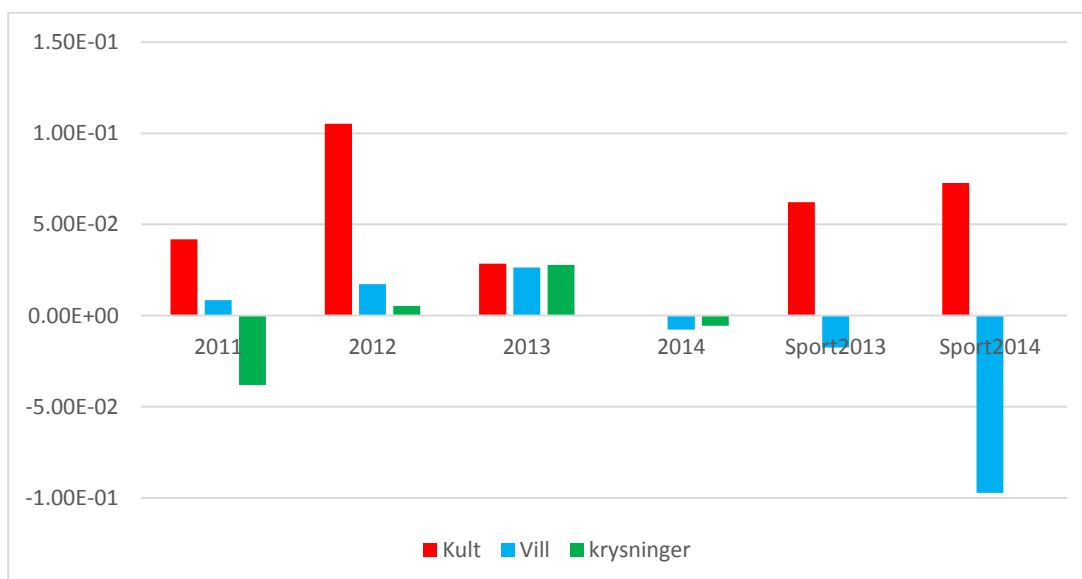
3.4 Slektskap

Beregnet slektskap mellom individer var signifikant større blant stamfiskene innsamlet i 2011, 2012 og i 2013, i forhold til parvise slektskap mellom individer i den historiske prøven. Stamfiskene fra 2014, som ikke inkluderte kultivert fisk var ikke mer beslektet enn fisken i den historiske prøven. Individer av laks i stikkprøven fra sportsfisket i 2013 og 2014 var signifikant mindre beslektet enn individer i den historiske prøven (Figur 3).



Figur 3. Gjennomsnittlig slektskap i en stikkprøve av laks fra 1979-1980 (Suldal_REF) og stamfisk fra 2011-2014, og fra en tilfeldig stikkprøve av laks fra sportsfisket i 2013 og 2014. Signifikant forskjell i forhold til SuldalREF er markert med *.

I sammenlikning av parvise slektskap mellom individer blant kultivert laks og villaks innen innsamlingsår var det signifikant større slektskap mellom individer av kultivert laks sammenliknet med villaks blant stamfiskene i 2012, men ikke blant stamfiskene i 2011 og 2013. I 2014 ble det ikke brukt kultivert laks som stamfisk. Blant individene fra sportsfisket var det signifikant større slektskap hos kultivert laks enn villaks i 2013 og 2014. Som gruppe hadde den kultiverte laksen signifikant større slektskap enn den ville laksen ($P=0,015$). Slektskap mellom stamfisk som ble krysset var i gjennomsnitt lavere eller på samme nivå som gjennomsnittlig slektskap blant den ville laksen i de ulike årene (Figur 4).



Figur 4. Gjennomsnittlig slektskap mellom laks fra Suldalslågen innen grupper av kultivert laks (rødt) og villaks (blå) og mellom kryssede individer (grønn) av stamlaks.

3.5 Effektiv populasjonsstørrelse

Den effektive populasjonsstørrelsen ble beregnet til å være noe høyere i den historiske stikkprøven (1979-1980) i forhold til stikkprøven av kun villaks i 2011-2014 og stikkprøven fra sportsfiske, som hadde den laveste beregnede effektive populasjonsstørrelsen (Tabell 3).

Tabell 3. Effektiv populasjonsstørrelse, med konfidensintervall i parentes, beregnet med koblingsulikevekt-metoden ($LD-N_e$) i en stikkprøve av laks fra Suldalslågen i 1979-1980, stikkprøver av kun villaks innsamlende i årene 2011-2014 og en tilfeldig stikkprøve fra sportsfisket i 2013 og 2014 som inkluderer både villaks og kultivert laks.

Sample	N_e (95% CI)
1979-1980	323 (179-1296)
Villaks 2011-2014	284 (222-389)
Sportsfiske 2013-2014	166 (128-233)

3.6 Innkryssing av rømt oppdrettslaks

Gjennomsnittlig sannsynlighet for å være villaks blant alle moderne samples, inkludert kultivert laks og villaks (175 individer) fra Suldalslågen var 0,89, mens den gjennomsnittlige sannsynligheten for den historiske prøven var lavere og 0,85. Utfra denne observasjonen er det ikke grunnlag for å konkludere at populasjonen i Suldalslågen er genetisk påvirket av innkryssing med rømt oppdrettslaks. For stamlaks i 2014 ble det innført obligatorisk gentesting for å luke ut stamlaks som med viss sannsynlighet ikke er av rent villaksopphav (Karlsson m fl. 2015). For stamfisken fra Suldalslågen ble tre individer foreslått ikke brukt av i alt 33 undersøkte individer (9%). Om man tar utgangspunkt i den samme grensen benyttet for stamfisk i 2014, dvs en sannsynlighet for å være vill lavere enn 0,71, for stamfisk benyttet i 2011-2013, skulle henholdsvis 22% (6 av 27), 7% (2 av 27) og 3% (1 av 30) blitt luket ut i 2011, 2012 og 2013. For 2011 kan det se ut som det var en del stamfisk med oppdrettsgenetisk opphav. Det er mere usikkert hvorvidt det var stamfisk med oppdrettsgenetisk opphav i 2012-2014 siden man ved en grenseverdi på 0,71 skal forvente at i gjennomsnitt 8,5% av individene i en ren villaksprøve har en verdi lavere enn dette.

4 Diskusjon

Den observerte signifikante genetisk forandringen i allelfrekvenser i Suldalslågen kan forklares med en begrenset effektiv populasjonsstørrelse som har ført til genetisk drift (tilfeldige genetiske forandringer som skyldes begrenset populasjonsstørrelse). Genetisk drift forventes ikke bare å føre til forandringer i allelfrekvenser men også til tap av genetisk variasjon. Det ble imidlertid ikke observert lavere, men en høyere genetisk variasjon i dagens bestand i forhold til den historiske. Utfra disse observasjonene er det derfor nærliggende å anta at Suldalslågen har mottatt genetisk materiale fra andre bestander som har bidratt til å opprettholde eller øke den genetiske variasjonen og samtidig bidratt til å forandre allelfrekvensene. Hvor disse eventuelle immigrantene kommer fra, kan ikke besvares i denne studien. En måte å undersøke dette på kunne være å analysere tilsvarende historiske og moderne samples fra nærliggende elver og undersøke hvorvidt disse er blitt mer like hverandre og om mulig identifisere førstegenerasjons immigranter. Utfra analysene av innkrysning med oppdrettslaks ser det ikke ut til at bestanden i vesentlig grad er påvirket genetisk av dette til tross for at Suldalslågen i mange år mottatt et stort antall rømt oppdrettslaks (Anon. 2014). En viktig forklaring til dette kan være at en betydelig større andel av rømt oppdrettslaks blitt observert (og fanget) nedenfor Sandsfossen sammenliknet med høyere opp i vassdraget (Urdaal 2014, Lamberg m fl. 2014, Anon. 2014) og derfor i liten grad har kunnet bidra til den totale reproduksjonen. En annen faktor som kan ha beskyttet laksebestanden i Suldalslågen mot genetiske effekter av rømt oppdrettslaks, er den svært sene gytetiden hos villaksen i Suldalslågen (Heggberget 1988).

Et antall ulike observasjoner i denne studien peker i retning av at kultivering av laks i Suldalslågen kan ha ført til en såkalt Ryman-Laikre effekt. Det vil si at kultivert laks fra et begrenset antall stamlaks bidratt uforholdsmessig mye til den naturlige produksjonen og ført til en reduksjon av den totale effektive bestandsstørrelsen:

1. Kultivert laks hadde gjennomgående lavere genetisk variasjon enn villaks, også når all kultivert laks fra 2011-2014 ble sammenslått og sammenliknet med villaks.
2. Slektskap mellom kultivert fisk var signifikant høyere enn mellom villaks.
3. Kultivert laks utgjør en stor del av gytebestanden i Suldalslågen.
4. Antall stamfisk som benyttes er begrenset til knapt 30 individer årlig.
5. Det ble beregnet en lavere effektiv populasjonsstørrelse i de moderne prøvene sammenliknet med den historiske prøven.

Punkt 1 og 2 indikerer at den kultiverte laksen representerer et betydelig mindre antall familier enn den ville laksen og om disse bidrar forholdsvis like mye som villaksen til neste generasjon (punkt 3), så blir bidraget fra disse familiene uforholdsmessig høyt. Andel kultivert laks i fangstene har blitt rapportert å være betydelig høyere i Sandsfossen og spesielt i hølene utenfor klekkeriet og andelen ved klekkeriet har vært økende de siste årene (Lamberg m fl. 2014). Utfra den observerte ujevne fordelingen av utsatt laks i forhold til villaks kan man spekulere i om bidraget (gytesuksessen) fra den kultiverte laksen til neste generasjon kan være like stort som bidraget fra den ville laksen. Hvis ikke, vil dette bidra til å minke en eventuell Ryman-Laikre effekt. På den andre siden vil en slik oppsamling av kultivert fisk kunne øke sannsynligheten for gyting mellom nært beslektede individer og dermed kunne minke den effektive populasjonsstørrelsen for kultivert laks, og endelig for hele populasjonen.

For å kunne påvise og kvantifisere en Ryman-Laikre effekt vil det være nødvendig med en utvidet studie som analyserer separate årsklasser og for hver årsklasse sporer kultivert fisk tilbake til stamfiskforeldre. Med årsklasse menes her tilbakevandrende gytefisk født samme år. Fra dette kan man gi et relativt presist estimat av effektivt antall stamfisk. For den ville laksen innen en årsklasse kan man utfra slektskapsanalyser gjøre tilsvarende estimat av effektivt antall vill gytefisk. Utfra disse to estimatene kan man beregne den totale effektive populasjonsstørrelsen (kultivert og vill) gitt ulike andeler kultivert laks i bestanden.

Effektivt antall stamfisk ble beregnet utfra opplysninger om antall, kjønn og antall utsatt fisk fra hver familie. Resultatet for dette viste en meget god praksis i kultiveringsarbeidet i Suldal med

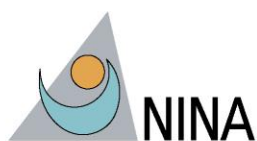
et optimalt krysningsregime for å oppnå så høy effektiv stamfiskbeholdning som mulig ved utsettingstidspunkt. En viktig antagelse i disse beregningene var at hannfiskene har bidratt likt i en gruppe med halvsøsken. Hvorvidt dette er en god antagelse bør vurderes. Estimaten gjelder ved utsettingstidspunkt og ikke når avkommet fra stamfisken kommer tilbake til elven for å gyte. Det siste er avgjørende for hvor stort bidraget fra den kultiverte fisken blir til populasjonens 'gene-pool'. På grunn av stor dødelighet fram til tilbakevendende gytefisk forventes effektivt antall stamfisk å være lavere, eller betydelig lavere enn ved utsetting. Som beskrevet ovenfor så kan denne relativt presist beregnes for hver årsklasse ved genetisk tilordning til stamfiskforeldre. Slektskapet mellom stamfisk som ble krysset var lavt og ofte lavere enn det i gjennomsnitt var mellom villaks. Krysning mellom nært beslektede individer ser derfor ikke ut til å være en utfordring i Suldalslågen, men kan med fordel unngås ved hjelp av molekylærgenetiske metoder, ved å analysere stamfisken før den strykes.

Omfanget av utsetting av laks i Suldalslågen bør kunne sies å være forholdsvis stort med tanke på det antall smolt som settes ut og den andel kultivert laks som gjenfanges som voksen laks i elva. Utfra observasjoner i denne studien er det grunnlag for å anta at denne kultiveringspraksisen har ført til en reduksjon av den effektive populasjonsstørrelsen, en såkalt Ryman-Laikre effekt. For å unngå en reduksjon av effektiv bestandsstørrelse som følge av kultivering kan man enten øke antall stamlaks som benyttes og/eller redusere antall fisk som settes ut. Hva som er et riktig antall stamfisk beror på hvor stor den naturlige gytebestanden er, hvor stort antall kultivert fisk som kommer tilbake til elven for å gyte, hvilke stadier av kultivert fisk som settes ut og hvorvidt bestanden består av nok gytefisk til å utnytte rekrutteringspotensialet i elven. Suldalslågen har i de siste årene oppnådd eller ligget over gytebestandsmålet (Anon 2014) og det skulle derfor være rom for å minke antall utsatt fisk istedenfor å øke antall stamfisk. Andre viktig argumenter for å ikke benytte flere stamfisk, men isteden minke omfanget smoltutsettinger, er risikoen for utilsiktede seleksjonseffekter i anleggsmiljøet i form av kunstige makevalg og dødelighet hos avkommet. Videre så er det vist at anleggsprodusert smolt i større grad feilvandrer enn naturlig produsert smolt (Jonsson m fl. 2003, Palmé m fl. 2012) og det er derfor ønskelig å redusere mengden utsatt smolt. Hvis en tar utgangspunkt i estimatene i denne rapporten av effektivt bestandsstørrelse av den ville gytebestanden i Suldalslågen på 284 og estimert effektivt antall stamfisk ved utsett på 44 bør andel kultivert fisk i gytebestanden være 13% for å oppnå maksimal total effektiv bestandsstørrelse i Suldalslågen og ikke større enn 26% for å unngå en Ryman-Laikre effekt. Effekten av kultivering i bestanden skjer imidlertid først da den utsatte fisken kommer tilbake til elven for å gyte og effektivt antall stamfisk ved dette tidspunktet er sannsynligvis lavere enn da fisken ble satt ut, slik at estimatene av andel kultivert fisk bør sees på som maksimumsestimater. Rådene og estimatene gitt oven bør betraktes som omtrentlige. For mere presise vurderinger og råd er det nødvendig med detaljerte genetiske studier av de ulike årsklassene. Ved å identifisere familier fra stamfisk og kvantifisere det relative bidraget for disse blant voksen laks vil det være mulig å kunne gi konkrete råd om hvordan man kan justere kultiveringspraksisen for å oppnå et optimalt utbytte i forhold til for eksempel gytebestandsmål, samtidig som man tar vare på populasjonens genetiske variasjon og integritet.

5 Referanser

- Anon. 2010. Status for norske laksebestander i 2010. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr. 2, 213 s.
- Anon. 2014. Vedleggsrapport med vurdering av måloppnåelse for de enkelte bestandene. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr. 6b, 729 s.
- Bell J.D., Leber K.M., Blankenship H.L., Loneragan N.R. & Masuda R. 2008. A new era for restocking, stock enhancement and sea ranching of coastal fisheries resources. *Reviews in Fisheries Science*, 16(1-3): 1-9.
- Baranski M., Jacq C., Karlsson S., Hayes B. & Blonk R. 2014. SporLaks – Industry-wide tracing of Norwegian farmed Atlantic salmon. Final Report. Nofima report 12/2014. ISBN: 978-82-8296-172-1.
- Blankenship H.L. & Leber K.M. 1995. A responsible approach to marine stock enhancement. *American Fisheries Society Symposium*, 15: 67–175.
- Christie M.R., Marine M.L., French R.A., Waples R.S. & Blouin M.S. 2012. Effective size of a wild salmonid population is greatly reduced by hatchery supplementation. *Heredity*, 109: 254-260.
- Falconer, D.S. & Mackay T.F.C. 1996. *Introduction to quantitative genetics*. Longman Group Ltd, Essex, England, pp 48–64.
- Fiske, P., Lund R.A. & Hansen L.P. 2006. Relationships between the frequency of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L, in wild salmon populations and fish farming activity in Norway, 1989–2004. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 1182–1189.
- Glover K.A., Pertoldi C., Besnier F., Wennevik V., Kent M. & Skaala Ø. 2013. Atlantic salmon populations invaded by farmed escapees: quantifying genetic introgression with a Bayesian approach and SNPs. *BMC Genetics*. 14:74.
- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). <http://www.unil.ch/lizea/software/fstat.html>. - Available from <http://www.unil.ch/lizea/software/fstat.html>
- Hansen M.M., Bekkevold D., Jensen L.F., Mensberg K-L. D. & Nielsen E.E. 2006. Genetic restoration of a stocked brown trout population using microsatellite DNA analysis of historical and contemporary samples. *Journal of Applied Ecology*, 43: 669-679.
- Heggberget T.G. 1988. Timing of spawning in Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences*, 45: 845-849.
- Hill W.G. 1981. Estimation of effective population size from data on linkage disequilibrium. *Genetics Research*, 38: 209–216.
- Hindar K., Ryman N. & Utter F.M. 1991. Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 945-957.
- Jonsson B., Jonsson N. & Hansen L. P. 2003. Atlantic salmon straying from the River Imsa. *Journal of Fish Biology*, 62: 641-657.
- Karlsson S., Moen T., Hindar K. 2010. An extended panel of single nucleotide polymorphisms in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) mitochondrial DNA. *Conservation Genetics*, 11: 1171-1175.
- 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*, 11 (Suppl. 1): 247-253.
- Karlsson S., Diserud O.H., Moen T. & Hindar, K. 2014. A standardized method for quantifying unidirectional genetic introgression. *Ecology and Evolution*, 4(16): 3256–3263.
- Karlsson, S., Florø-Larsen, B., Balstad, T. & Eriksen, L. B. 2015. Stamlakskontroll 2014. - NINA Rapport 1143. 13 s.

- Laikre L., Schwartz M.K., Waples R.S., Ryman N. & The GeM Working Group. 2010. Compromising genetic diversity in the wild: unmonitored large-scale release of plants and animals. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 520-529.
- Lamberg A., Bakken M., Bjørnbet S., Gjerten V. & Strand R. 2014. Videoovervåkning av smolt og voksen laks og sjøørret i Suldalslågen. SNA Rapport 09/2014, 43 s.
- O'Reilly P. & R. Doyle. 2007. in *The Atlantic salmon; Genetics, Conservation and Management* (Verspoor E., Stradmeyer L., Nielsen J.L. eds.). Blackwell. Oxford. pp 425-469.
- Palmé A., Wennerström L., Guban P., Ryman N. & Laikre L. 2012. Compromising Baltic salmon genetic diversity - conservation genetic risks associated with compensatory releases of salmon in the Baltic Sea. Havs- och vattenmyndighetens rapport 2012:18
- Pritchard J.K., Stephens M. & Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945-959.
- Raymond, M. & Rousset, F. 1995. Genepop (version 2.1): Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86: 248-249.
- Ryman N. & Laikre L. 1991. Effects of supportive breeding on the genetically effective population size. *Conservation Biology*, 5: 325-329.
- Saltveit S.J. 2003. Effekter av fiskeutsettinger i Suldalslågen. Suldalslågen-Miljørapport 22, 27 s.
- Skår K., Barlaup B, Bremset G., Dyrendal H.A., Limstrand R. & Wennevik V. 2011. Innstilling fra utvalg om kultivering av anadrom laksefisk (Utvalg utnevnt i brev av 26.10.10 fra Direktoratet for naturforvaltning)
- Sægvog H., Urdal K., Pavels H., Saltveit S.J. 2004. Vekst i elv og sjø for laks som vart fanga i Suldalslågen i perioden 1979-2003. Rådgivende biologer, Rapport 772, 16 s. ISBN 82-7658-404-7.
- Urdal K. 2014. Analysar av skjelprøvar frå Rogaland. Rådgivende biologer, Rapport 1894, 25 s. ISBN 978-82-8308-077-3
- Wang J. 2011. Coancestry: a program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Molecular Ecology Resources*, 11: 141-145.
- Waples R.S. & Do C. 2008. LDNE: a program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium. *Molecular Ecology Resources*, 8: 753-756.
- Waples R.S., Antao T. & Luikart G. 2014. Effects of overlapping generations on linkage disequilibrium estimates of effective population size. *Genetics*, 197: 769-780.



Norsk institutt for naturforskning (NINA) er et nasjonalt og internasjonalt kompetansesenter innen naturforskning. Vår kompetanse utøves gjennom forskning, utredningsarbeid, overvåking og konsekvensutredninger.

NINAs primære aktivitet er å drive anvendt forskning. Stikkord for forskningen er kvalitet og relevans, samarbeid med andre institusjoner, tverrfaglighet og økosystemtilnærming. Offentlig forvaltning, næringsliv og industri samt Norges forskningsråd og EU er blant NINAs oppdragsgivere og finansieringskilder.

Virksomheten er hovedsakelig rettet mot forskning på natur og samfunn, og NINA leverer et bredt spekter av tjenester gjennom forskningsprosjekter, miljøovervåking, utredninger og rådgiving.

ISSN:1504-3312
ISBN: 978-82-426-2811-4

Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Sluppen, 7485 Trondheim

Besøks/leveringsadresse: Hogskoleringen 9, 7034 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00, Telefaks: 73 80 14 01

E-post: firmapost@nina.no

Organisasjonsnummer 9500 37 687

<http://www.nina.no>

Samarbeid og kunnskap for framtidens miljøløsninger