



HAF- OG VATNARANNSÓKNIR
MARINE AND FRESHWATER RESEARCH IN ICELAND

Erfðablöndun eldislaxa af norskum uppruna
við íslenska laxastofna

*Genetic introgression of non-native farmed salmon into
Icelandic salmon populations*

Leó Alexander Guðmundsson, Ragnhildur Þ. Magnúsdóttir, Jóhannes Guðbrandsson
og Sigurður Már Einarsson

Erfðablöndun eldislaxa af norskum uppruna
við íslenska laxastofna

*Genetic introgression of non-native farmed salmon
into Icelandic salmon populations*

Leó Alexander Guðmundsson, Ragnhildur Þ. Magnúsdóttir,
Jóhannes Guðbrandsson og Sigurður Már Einarsson

Upplýsingasíða

Titill: Erfðablöndun eldislaxa af norskum uppruna við íslenska laxastofna.

Genetic introgression of non-native farmed salmon into Icelandic salmon populations.

Höfundar: Leó Alexander Guðmundsson, Ragnhildur Þ. Magnúsdóttir, Jóhannes Guðbrandsson og Sigurður Már Einarsson

Skýrsla nr:

HV 2017-031

Verkefnisstjóri:

LAG

Verknúmer:

9020

ISSN nr:

2298-9137

Fjöldi síðna:

31

Útgáfudagur:

25. ágúst 2017

Unnið fyrir:

Hafrannsóknastofnun

Dreifing:

Opin

Yfirfarið af:

Guðni Guðbergsson

Ágrip:

Leó Alexander Guðmundsson, Ragnhildur Þ. Magnúsdóttir, Jóhannes Guðbrandsson og Sigurður Már Einarsson. Erfðablöndun eldislaxa af norskum uppruna við íslenska laxastofna. HV 2017-031.

Erfðablöndun við eldislax hefur breytt erfðasamsetningu margra villtra laxastofna á náttúrulegu útbreiðslusvæði lax í heiminum og valdið breytingum á þáttum sem snúa að lífssögu þeirra og hæfni. Í Noregi er talið að erfðablöndun sé helsta ógnin við villta laxastofna þar í landi. Á Íslandi hefur sjókvíaeldi á laxi af norskum uppruna verið stundað með hléum í nokkurn tíma og hefur framleiðslan jafnan verið fremur lítil eða nokkur þúsund tonn á ári. Leyfi hafa nú verið veitt fyrir 40.000 tonna eldi og til viðbótar bíða mats á umhverfisáhrifum áætlanir um tugþúsunda tonna framleiðslu. Aðeins má stunda laxeldi í sjókvíum á ákveðnum svæðum við landið. Á þeim svæðum eru almennt takmarkaðar upplýsingar um stofna laxa og laxfiska og möguleg áhrif eldisins á villta laxastofna hafa til þessa ekki verið rannsökuð. Í þessari rannsókn var erfðablöndun könnuð meðal villtra laxa í nágrenni eldissvæða á Vestfjörðum. Einnig var skyldleiki stofna svæðisins við aðra stofna á Íslandi kannaður með samanburði við 26 laxastofna. Samtals voru 701 seiði úr 16 vatnsföllum á svæðinu frá Súgandafirði til Rauðasands erfðagreind með 15 örtunglum. Vísbendingar um erfðablöndun mátti greina í sex vatnsföllum og þar af voru skýr merki í Botnsá í Tálknafirði og í Sunndalsá í Trostansfirði sem er einn af innfjörðum Arnarfjarðar. Aldursgreining á blendingum tengdi erfðablöndunina við þekktar göngur kynþroska eldislaxa í vatnsföllum á árunum 2014 og 2015. Gögnin benda einnig til að erfðablöndun hafi orðið árið 2012 en líkt og árið 2015 voru engar sleppingar laxa úr sjókvíum tilkynntar þá. Greining á skyldleika vestfirsku laxastofnanna við aðra laxastofna á Íslandi bendir til að þeir myndi sérstakan erfðahóp og eru því líklega mikilvægir m.t.t. líffræðilegs fjölbreytileika.

Abstract:

Leó Alexander Guðmundsson, Ragnhildur Þ. Magnúsdóttir, Jóhannes Guðbrandsson and Sigurður Már Einarsson. Genetic introgression of non-native farmed salmon into Icelandic salmon populations. HV 2017-031.

Genetic introgression of farmed salmon has changed the genetic composition of many wild Atlantic salmon populations in its native range and caused changes in life-history and fitness related traits. In Norway, introgression from farmed salmon is considered the main threat to wild salmon populations. Sea-cage farming of Atlantic salmon of Norwegian origin has been conducted in Iceland for several years. Annual production has generally been few thousand tonnes but licenses have been granted for about 40,000 tonne production. Also, plans for tens of thousands of tonnes annual production wait environmental impact assessment. Because of legal restrictions, sea-cage salmon farming can only be conducted in certain areas in Iceland. In those areas, information about salmon and salmonid populations is generally limited. Putative effects of these farming activities on wild salmon populations in Iceland have not been assessed. In this study, genetic introgression of farmed salmon was assessed among wild salmon in the Icelandic Westfjord farming area. Furthermore, genetic relationships between the Westfjord salmon populations and other salmon populations in Iceland were compared using available genetic information from 26 populations. In this study, 701 juveniles from 16 rivers were genotyped with 15 microsatellite loci. Signs of introgression were detected in six rivers of which two salmon populations showed strong evidence of being introgressed. Assessed age of hybrids related hybridization events to known migrations of ripe farmed salmon into rivers in the area in 2014 and 2015. The data suggests that unreported escape events in 2012 and 2015 might have resulted in introgression. Among salmon populations in Iceland, the populations in the Westfjords form a distinctive genetic group and might therefore be important with respect to biodiversity.

Lykilorð: Náttúrulegur lax, eldislax, erfðablöndun, Vestfirðir, laxastofnar, stofngerð

Undirskrift verkefnisstjóra:



Undirskrift forstöðumanns sviðs:



Efnisyfirlit

Töfluskra	ii
Myndaskra	ii
Viðaukaskra	iii
Inngangur	1
Framkvæmd	4
Sýni og erfðagreining	4
Hreinsun gagna	6
Tölfræðileg úrvinnsla	6
Niðurstöður	8
Hreinsun gagna og nokkrar grunnupplýsingar	8
Erfðablöndun	10
Skyldleiki laxastofna	10
Umræður	15
Þakkir	19
Heimildir	20
Viðauki	26

Töfluskrá

Tafla 1. Sýnastærð (N), arfblandni (reiknuð = H_0 og væntanleg = H_S), fjölda genasamsæta (A) og fjölda genasamsæta leiðrétt fyrir sýnastærð (A_R) átta laxastofna á Vestfjörðum. Byggir á erfðaupplýsingum 14 örtungla9

Myndaskrá

1. mynd. Sýnatökustöðvar laxaseiða í vatnsföllum á Vestfjörðum frá Súgandafirði í norðri til Rauðasands í suðri á árunum 2015 og 20165

2. mynd. Erfðatengsl (FCA) lax, urriða, blendinga lax og urriða (L-U) og fjögurra seiða af óþekktum uppruna. Myndin byggir á öllum seiðum sem erfðagreind voru í rannsókninni auk 20 eldislaxa af norskum uppruna. Seiðin af óþekktum uppruna voru veidd í Staðará 2016 og Hestá 20159

3. mynd. Greining á erfðablöndun laxaseiða ($N = 486$) veiddum á Vestfjörðum 2015 og 2016. Hver punktur sýnir erfðahlutdeild (q) eins einstaklings með 90% líkindamörkum; $q \geq 0,90$ = villt seiði, $0,10 < q < 0,90$ = mögulegir blendingar og $q \leq 0,10$ = hreinn eldislax 11

4. mynd. Greining á erfðahlutdeild fiska sem búnir voru til í forritinu HYBRIDLAB og byggðu á gögnum verkefnisins: a) fyrstu kynslóðar blendingar villts lax og eldislax, b) fyrstu kynslóðar blendingar villts lax og eldislax, bakæxlaðir við villtan lax í tvær kynslóðir. Hver punktur sýnir erfðahlutdeild (q) eins einstaklings með 90% líkindamörkum12

5. mynd. Skyldleikatré (D_A –erfðafjarlægð) fyrir 34 laxastofna af útbreiðslusvæði lax á Íslandi (utan Austfjarða), þar af níu vestfirskra stofna. Litir á greinum endurspeglar skiptingu stofna í meginerfðahópa. Undantekningin er grein Bjarnadalsár sem er svört til að undirstrika landfræðilega legu. Á myndinni sést stuðningur yfir 50% miðað við 10.000 endurúrtök13

6. mynd. STRUCTURE-greining á erfðatengslum vestfirskra laxastofna við aðra laxastofna á Íslandi ásamt greiningu á stofngerð á Vestfjörðum. Litir tákna erfðahlutdeild einstaklinga mismunandi stofna miðað við fyrirfram gefinn fjölda erfðahópa (K). Stofnar eru afmarkaðir með svörtum línunum og röðun stofna byggir á landfræðilegri legu. Nr. 1 sýnir skiptingu íslenskra laxastofna í tvo meginhópa ($K = 2$). Nr. 2a og 2b sýna greiningu á þeim stofnum sem flokkuðust með Vestfjörðum skv. nr. 1. Nr. 3a, 3b og 3c sýna greiningu á stigveldi stofngerðar laxastofna á Vestfjörðum 14

7. mynd. Ljósmynd af mögulegum blendingum villts lax og eldislax sem veiddust í Mjólka (Borgarfirði/Arnarfirði) sumarið 2016. Seiðin eru af 2015-árgangi en það haust veiddust í ánni bæði kynþroska villtir laxar og kynþroska stökulaxar úr eldi16

Viðaukaskrá

Viðauki 1. Fjöldi seiða laxfiska erfðagreind í verkefninu eftir vatnsföllum og sýnatökustöðvum. Stærð sýnatökusvæða (m^2), hnit (GPS) og dagsetning veiða koma fram í töflu.....	26
Viðauki 2. Hrygningarárgangur og aldur seiða, sem erfðagreind voru í verkefninu, eftir vatnsföllum og sýnatökustöðvum. Gildi innan sviga sýna sýnastærð fyrir leiðréttingu vegna urriða, blendinga lax og urriða og systkinahópa.....	27
Viðauki 3. Erfðamunur (F_{ST}) milli 34 laxastofna á Íslandi og eldissýnis af norskum uppruna. Sýnin frá Vestfjörðum, sem erfðagreind voru í þessu verkefni, voru án mögulegra blendinga villts lax og eldislax, fyrir utan sýnin Botnsá2_18 og Sunnd.2_22. Feitletruðu samanburðirnir voru ekki marktækir eftir leiðréttingu fyrir fjölda samanburða. Aðrir samanburðir voru marktækir ($P = 0,0000$)	28
Viðauki 4. Fjöldi urriðaseiða, lax-urriða blendinga (L-U), fiska af óþekktum uppruna og systkinahópa lax (fjöldi systkina innan sviga) eftir vatnsföllum sem fjarlægð voru úr sýnum fyrir erfðagreiningu	29
Viðauki 5. Sýnastærð (N), arfblandni (reiknuð = H_O og væntanleg = H_S), fjölda genasamsæta (A) og fjölda genasamsæta leiðrétt fyrir sýnastærð (A_R) fyrir 34 laxastofna umhverfis Ísland ásamt sýni af eldislaxi, þess sem notaður er á Íslandi (af norskum uppruna). Gildin fyrir Botnsá og Sunndalsá eru með og án þeirra mögulegu blendinga villts lax og eldislax sem greindust í verkefninu. Reiknuð gildi byggja á erfðagögnum 13 örtungla og eru því ekki samanburðarhæf við gildin í töflu 1	30
Viðauki 6. Aldur og hrygningarárgangur mögulegra blendinga villtra laxa og eldislaxa úr vestfirskum ám. Einnig er gefið upp hvaða ár seiðin voru veidd, nr. stöðva innan áa þar sem það á við, og q -gildi (erfðahlutdeild) úr STRUCTURE-greiningu.....	31

Inngangur

Sjókvíaeldi á laxi af norskum uppruna hefur verið stundað með hléum á Íslandi frá árinu 2002 en seinustu ár hefur verið talsverður vöxtur í greininni. Þannig jókst ársframleiðslan úr um 3.000 tonn í 8.400 tonn á árunum 2014 til 2016 (MAST 2017). Útgefin leyfi voru um 20.000 tonn snemma árs 2014 og eru nú um 40.000 tonn. Umsóknir um tugþúsunda tonna eldi bíða mats á umhverfisáhrifum. Framleiðendur stefna á a.m.k. 150.000 tonna eldi. Sjókvíaeldi á laxi er einkum stundað á Vestfjörðum en einnig er framleiðsla á Austfjörðum. Víðast hvar annars staðar umhverfis landið er starfsemin óheimil til verndar íslenskum laxastofnum (Guðjónsson og Scarnecchia 2009) eða umhverfisaðstæður óhagstæðar. Hraður vöxtur greinarinnar er mörgum áhyggjuefni vegna mögulegra neikvæðra áhrifa á villta laxastofna.

Umhverfisáhrif laxeldis í sjókvíum eru margþætt en þeir þættir sem snúa að villtum stofnum laxa og laxfiska eru helst erfðablöndun, útbreiðsla sjúkdóma og fjölgun laxalúsa í umhverfinu (Naylor o.fl. 2005; Svásand o.fl. 2016).

Almennt er talið að laxastofnar séu aðlagðir að umhverfisaðstæðum landsvæða/sjávar og jafnvel staðbundnum aðstæðum í ám (Garcia de Leaniz o.fl. 2007; Fraser o.fl. 2011; Kjærner-Semb o.fl. 2016). Á hinn bóginn má segja að eldislaxar séu aðlagðir að eldisaðstæðum en eldisumhverfið og kynbætur leiða til breytinga á erfðasamsetningu þeirra (Waples 1999; Garcia de Leaniz o.fl. 2007; Jonsson og Jonsson 2011). Erfðamunurinn endurspeglast í þáttum sem snúa að atferli, svipfari og lífeðlisfræðilegum ferlum (Jonsson og Jonsson 2011). Erfðablöndun er því m.a. talin geta valdið útæxlun og brotið niður náttúrulega aðlögun villtra laxastofna (Lynch 1991; Fleming o.fl. 2000; Utter 2001; McGinnity o.fl. 2003; Bourret o.fl. 2011; Bolstad o.fl. 2017). Langt er síðan varað var við mögulegum skaðlegum áhrifum erfðablöndunar laxfiska af eldisuppruna og villtra stofna (Behnke 1972; Hindar o.fl. 1991). Rannsóknir hafa síðan sýnt að eldislax blandast villtum laxastofnum sem aftur hafa leitt til breytinga á erfðasamsetningu margra stofna (Skaala o.fl. 2006; Glover o.fl. 2012, 2013; Guðmundsson o.fl. 2013). Enn fremur að erfðablöndun hefur valdið breytingum á lífssögu og hæfnisþáttum og þannig getað leitt til hnignunar stofna (McGinnity o.fl. 2003; Bourret o.fl. 2011; Bolstad o.fl. 2017). Erfðablöndun við eldislax hefur leitt til breytinga á sjávaraldri laxa í mörgum norskum ám (Bolstad o.fl. 2017). Blendingar eldislax og villts lax hafa líklega minni hæfni en villtir laxar (Fleming o.fl. 2000; McGinnity o.fl. 2003) en mögulega hafa lífslíkur blendinga þó verið vanmetnar í fyrri rannsóknum (Jonsson og Jonsson 2017).

Eldislax af norskum uppruna er notaður í sjókvíaeldi í Skotlandi og hefur erfðablöndun greinst í mörgum villtum laxastofnum þar í landi (Coulson 2013). Í rannsókn sem náði til 175 laxastofna í Noregi (85% auðlindarinnar þar í landi) var sýnt fram á erfðablöndun í 115 stofnum og þar af greindist það sem skilgreint var sem *mikil erfðablöndun* í 50 laxastofnum (Diserud o.fl. 2017). Í rannsókn á laxastofnum í Nýfundnalandi greindist erfðablöndun við eldislax í 17 af 18 stofnum („DFO study confirms „widespread“ mating of farmed, wild salmon in N.L.“ 2016). Í sumum laxastofnum greinist lítil erfðablöndun þrátt fyrir hlutfallslega mikið innstreymi eldislax (Glover o.fl. 2012). Ekki er vitað hvers vegna svo er en lögð hefur verið fram sú tilgáta að aukin erfðablöndun tengist litlum þéttleika hrygningarlax (Glover o.fl. 2012). Vísbendingar eru um að erfðablöndun tengist stærð stofna þar sem neikvætt samband hefur fundist milli erfðablöndunar og fjölda veiddra laxa (Heino o.fl. 2015). Á Íslandi hefur erfðablöndun villts lax og eldislax til þessa aðeins verið könnuð í árkerfi Elliðaáa. Á níunda og tíunda áratug síðustu aldar gekk mikið af eldislaxi (úr hafbeit og sjókvíaeldi) í ár í Faxaflóa (Guðjónsson 1991; Valdimar Ingi Gunnarsson 2002). Bentu niðurstöður erfðarannsóknar til þess að eldislax, sem

allur var af íslenskum uppruna, hefði blandast villtum laxi og raskað stofngerð lax í árkerfinu (Guðmundsson o.fl. 2013).

Mismunandi þróunarlinur má finna hjá laxi í Evrópu og endurspegla þær aðskilnað fyrir eða um lok síðustu ísaldar (Finnegan o.fl. 2013). Rannsóknir sýna að íslenskir laxastofnar eru erfðafræðilega mjög frábrugðnir öðrum stofnum á útbreiðslusvæði hans (King o.fl. 2001; Verspoor o.fl. 2005; Ozerov o.fl. 2013; Rougemont og Bernatchez 2017). Bendir það til þess að þeir hafi að mestu eða öllu leyti þróast einangraðir frá öðrum stofnum frá lokum ísaldar eða fyrr. Almennt er talið að erfðablöndun fjarskyldra stofna hafi verri afleiðingar en erfðablöndun skyldari stofna (Lynch 1991; Cauwelier o.fl. 2012; DFO 2013). Ekki er leyfilegt að ala framandi eldislax í sjókvíum í Bandaríkjunum, á austurströnd Kanada og í Noregi. Sem dæmi um þá áherslu sem víða er lögð á að koma í veg fyrir erfðablöndun fjarskyldra stofna má nefna að í nýlegum alríkisreglum um sjókvíaeldi í Bandaríkjunum (í Mexíkóflóa) má eingöngu nota stofna af viðkomandi svæði (NOAA 2016). Sérfræðingar Veiðimálastofnunar (nú Hafrannsóknastofnun) hafa um árábil varað við hættunni af notkun á frjóum eldislaxi af norskum uppruna í sjókvíaeldi við Íslandsstrendur og hefur erfðanefnd landbúnaðarins lagst gegn notkun hans (Erfðanefnd landbúnaðarins 2017).

Sjúkdómar eru víðast hvar mikið vandamál í sjókvíaeldi á laxi og eru mörg þekkt dæmi um að sjúkdómar (smitefni) berist í villta stofna laxfiska en útbreiðsla sjúkdóma og áhrif á villta stofna eru óþekkt (Svåsand o.fl. 2016). Samkvæmt MAST (2017) er sjúkdómastaða sjókvíaeldis á Íslandi almennt góð. Engir veirusjúkdómar hafa greinst í eldislaxi á Íslandi. Hins vegar finnast tvö ómeinvirk (ekki sjúkdómsvaldandi) afbrigði veirunnar ISAV í lágri tíðni í klakfiski (MAST 2010, 2017). Líklega hafa þau borist með hrognum frá Noregi (Anon 2007). Laxahrogn sem seld eru frá Íslandi til Chile mega ekki vera undan klakfiski sem sýktur er af ómeinvirkum afbrigðum ISAV (Rodriguez 2017) vegna hættunar á að ómeinvirku afbrigðin stökkbreytist í sjúkdómsvaldandi afbrigði sem valda hinum skæða sjúkdómi blóðþorra (European Food Safety Authority (EFSA) 2012; Plarre o.fl. 2012; Godoy o.fl. 2013). Slík krafa er ekki gerð hér á landi. Ekki er vitað til þess að sjúkdómar úr eldi hafi borist í villta stofna laxfiska hér á Íslandi. Almennt er erfitt að rannsaka sjúkdóma í villtum sjógöngustofnum laxfiska (Miller o.fl. 2014).

Laxalús getur valdið miklum afföllum hjá laxi og urriða (Costello 2009; Krkošek o.fl. 2012; Skaala o.fl. 2013; Thorstad o.fl. 2014). Fjöldi laxalúsa í umhverfinu eykst með auknu eldi (Jansen o.fl. 2012). Á Íslandi hefur lítið greinst af laxalús í sjókvíaeldi á undanförunum árum en þó greindist aukning árið 2016 (MAST 2017). Fyrr á þessu ári var lax aflúsaður í sjókvíum í Hringsdal í Arnarfirði. Jafnframt er nýlegt dæmi um lúsasmit í laxeldi í Fossfirði í Arnarfirði sem fór yfir norsk viðmiðunarmörk fyrir aflúsun. Laxalús getur því magnast upp við íslenskar aðstæður. Þrátt fyrir mat þess efnis að afföll vegna laxalúsa hafi árlega leitt til 50.000 færri göngulaxa í norskum ám á árabílinu 2010-2014 (eða um 10% af heildarfjölda göngulaxa á ári) er talið að stökulax úr eldi sé helsta ógnin við villta laxastofna þar í landi, einkum vegna erfðablöndunar (Anon 2017).

Noregur er stærsti framleiðandi eldislax í heiminum en framleiðslan nemur rúmum milljón tonnum á ári. Umfang slyssaleppinga eldislaxa úr sjókvíaeldi þar í landi er ekki þekkt af nákvæmni en áætlað hefur verið að í seinni tíð hafi fjöldi stökulaxa verið á bilinu ein til tvær milljónir á ári (Taranger o.fl. 2014). Til samanburðar má nefna að mat á fjölda villtra göngulaxa í Noregi var um 470.000 árið 2016 (Anon 2017). Áætlanirnar um fjölda stökulaxa miðast við nokkur ár fyrir og eftir innleiðingu strangari reglna í fiskeldi (staðallinn NS 9415) en við þær er miðað á Íslandi skv. lögum um fiskeldi. Hlutfall veiddra eldislaxa í norskum laxám hefur verið

nokkuð stöðugt síðustu 10 ár (Svenning o.fl. 2015) og í þeim veiðast árlega þúsundir eldislaxa (Svåsand o.fl. 2016). Vanmat opinberra talna um slysasleppingar í Noregi stafar af því að framleiðendur tilkynna nær einungis um það þegar fullorðinn lax sleppur en unglax er mögulega meirihluti þess sem sleppur (Sægrov og Urdal 2006; Taranger o.fl. 2014; Skilbrei o.fl. 2015). Eldislax sem sleppur sem unglax og tekur út vöxt í hafi er jafnframt stór hluti fullorðins eldislax sem gengur upp í ár (Sægrov og Urdal 2006; Taranger o.fl. 2014). Rannsókn sýnir að æxlunarárangur slíkra eldislaxa er meiri en hjá eldislaxi sem sleppur fullorðinn úr kvíum (Fleming o.fl. 1996). Afföll stökulaxa í hafi eru mikil en þau eru að miklu leyti háð árstíma sleppinga, aldri og stærð fiska (Svåsand o.fl. 2016). Eldislax sem sleppur úr sjókví getur leitað í vatnsföll í mörg hundruð kílómetra fjarlægð frá þeim stað sem hann slapp (Morris o.fl. 2008; Skilbrei 2010). Fullorðnir stökulaxar geta ferðast langt á stuttum tíma en dæmi er um að stökulax hafi veiðst í 150 km fjarlægð frá sleppistað einum mánuði eftir strokið (Quintela o.fl. 2016). Dreifing eldislaxa út frá sleppistað getur ráðist af ýmsum umhverfislegum og líffræðilegum þáttum (Skilbrei o.fl. 2015). Léleg rötun eldislaxa er líklega einn þessara þátta. Hún gæti m.a. orsakast af efnabreytingum í kvörnum, sem fyrirfinnast í háu hlutfalli hjá eldislörxum (Reimer o.fl. 2016, 2017), og erfðafræðilegum þáttum (Jonsson og Jonsson 2017). Umfangsmestu slysasleppingarnar í Noregi, þ.e. af þeim sem eru tilkynntar, hafa helst orðið þegar eldisbúnaður gefur sig í óveðrum sem m.a. getur tengst því að búnaður hafi veikst sökum aldurs/álags eða við mistök í uppsetningu (Jensen o.fl. 2010). Ekki eru til miklar upplýsingar um ástæður sleppinga unglaxa (Skilbrei o.fl. 2015). Endurheimtur stökufiska með netaveiði eða stangveiði í sjó eru yfirleitt lágar og getur það að hluta til tengst því að slysaslepping uppgötvast seint eða veður hamlar veiði (Dempster o.fl. 2016). Mótvægisáðgerðir í Noregi gegn slysasleppingum og erfðablöndun, sem birtast m.a. í strangari kröfum til sjókvíaeldis og veiði kafara á eldislörxum í mörgum ám (Anon 2016), virðast ekki bera tilskyldan árangur (Anon 2017) þótt þær dragi líklega úr áhrifum. Þar af leiðandi hafa leyfi til hefðbundins sjókvíaeldis á laxi í Noregi almennt ekki verið gefin út á undanförunum árum en veitt hafa verið leyfi til verkefna sem talin eru geta nýst gegn laxalús og slysasleppingum.

Á Íslandi eru tvö opinber tilvik slysasleppinga þekkt þar sem eldislaxar af norskum uppruna sluppu úr sjókvíum. Það fyrra var árið 2003 þegar um 3.000 laxar sluppu í Norðfirði á Austfjörðum. Rúmlega 100 laxar endurheimtust, þar af nokkrir langt frá sleppistað (>100 km). Greining á 36 löxum benti til að lítil hluti þeirra stefndi á hrygningu það haust (Ingi Rúnar Jónsson og Þórólfur Antonsson 2004 og heimildir þar í). Síðara tilvikið var í Patreksfirði haustið 2013. Ekki er vitað um heildarfjölda stökulaxa en staðfest er að 209 laxar veiddust í Patreksfirði sumarið 2014 (Fiskistofa 2015). Nokkur hluti veiddra laxa var skoðaður m.t.t. uppruna og kynþroska. Af 66 löxum greindust 65 af eldisuppruna og stefndu flestir ef ekki allir á hrygningu það haust samkvæmt mati á stigi kynþroska (Leó Alexander Guðmundsson 2014; Leó Alexander Guðmundsson o.fl. 2014). Eftirlit var með endurheimtum í Patreksfirði (Fiskistofa 2015) en útbreiðsla stökulaxanna er óþekkt. Ofangreindar slysasleppingar stöfuðu líklega af skemmdum sem urðu á kvíum vegna árekstra við báta. Nýlega bárust fregnir af stórfelldri sleppingu laxaseiða af norskum uppruna úr landkerjum í Tálknafirði í ágúst árið 2002, þar sem mögulega var sleppt 160 þúsund 300-600 gr. fiskum.

Þótt Vestfirðir hafi ekki verið skilgreindir sem mikilvæg laxveiðisvæði má í Ísafjarðardjúpi finna ár með góða veiði laxfiska. Þekking á útbreiðslu og líffræði laxfiska og stofnstærðum á Vestfjörðum er hins vegar almennt takmörkuð og tölulegar upplýsingar um veiðar af skörnum skammti. Í nýlegum rannsóknum á útbreiðslu laxfiska á svæðinu frá Súgandafirði til Patreksfjarðar fundust laxaseiði í mörgum ám og í sumum tilfellum í miklum þéttleika (Sigurður

Már Einarsson og Jón S. Ólafsson 2016; Leó Alexander Guðmundsson o.fl. 2017). Benda niðurstöðurnar til að þar sé talsvert af hrygningarlaxi. Svæðið er á helsta fiskeldissvæði landsins og því má búast við að möguleg neikvæð áhrif eldis á villta íslenska stofna komi fyrst fram þar. Rannsóknir á laxastofnum svæðisins eru mikilvægar í ljósi núverandi laxeldis, áforma um stóraukið eldi og almennt til að auka þekkingu á lífríki landsins.

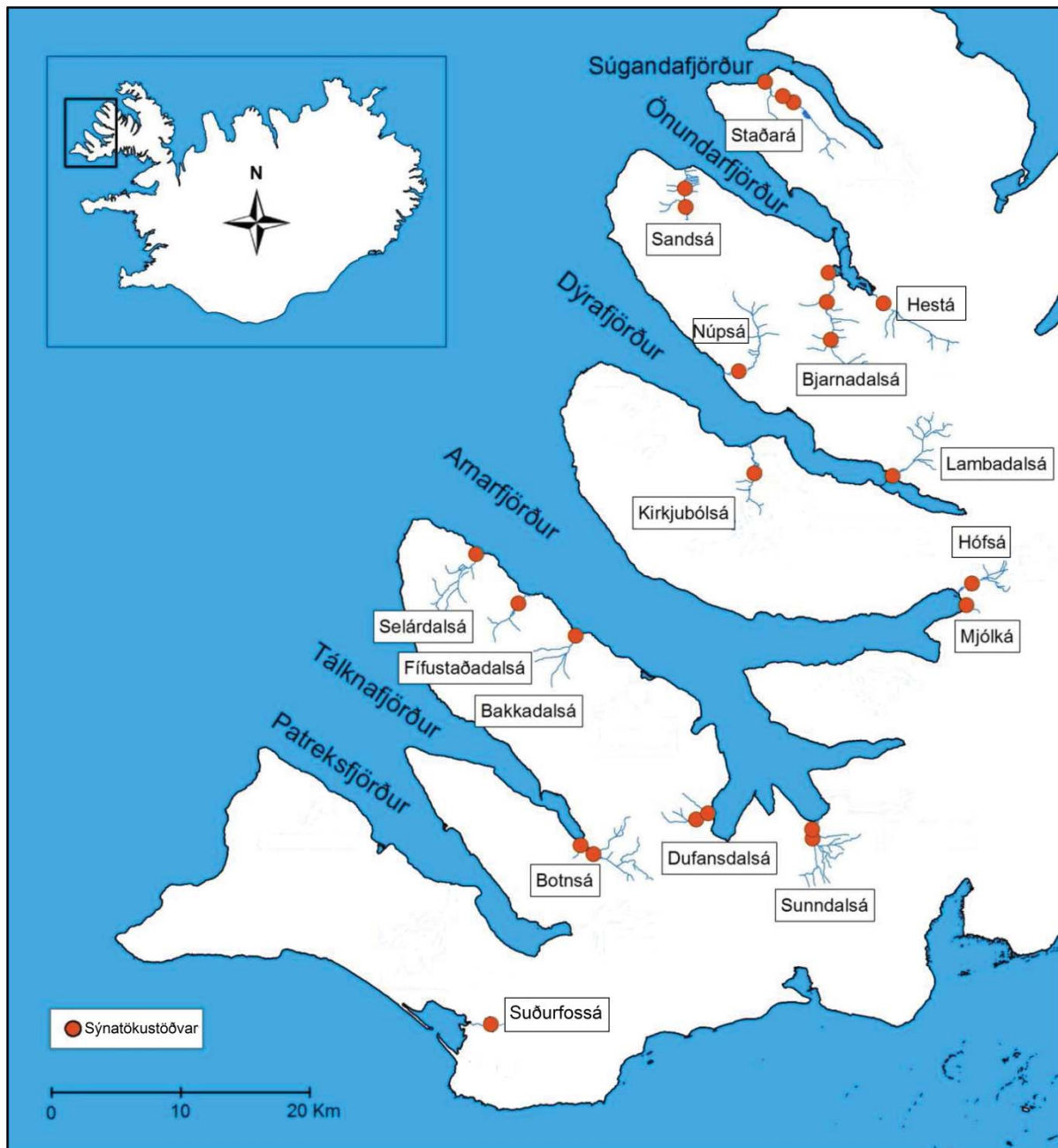
Markmið þessarar rannsóknar var að kanna mögulega erfðablöndun eldislax við villtan lax á fiskeldissvæðum á Vestfjörðum. Jafnframt að kanna skyldleika laxastofna á Vestfjörðum við aðra stofna á Íslandi ásamt stofngerð á svæðinu. Til þess voru 701 seiði úr 16 vatnsföllum erfðagreind með 15 örtunglum.

Framkvæmd

Sýni og erfðagreining

Sýnataka laxaseiða í vatnsföllum á Vestfjörðum, frá Ségandafirði í norðri til Rauðasands í suðri, fór fram í ágúst 2015 og ágúst/október 2016 (1. mynd). Ef frá er talin sýnatakan í Suðurfossá á Rauðasandi var hún framkvæmd samhliða könnun á útbreiðslu og seiðapéttleika laxfiska í rannsóknum Sigurðar Mús Einarssonar og Jóns S. Ólafssonar (2016) og Leós Alexanders Guðmundssonar o.fl. (2017). Í rannsóknunum tveimur voru tekin erfðasýni úr 1267 laxfiskum, þar af 808 laxaseiðum (greind eftir útlitseinkennum) úr 16 vatnsföllum. Heildarfjöldi erfðagreindra sýna af laxi var alls 701 en fjöldinn var mismikill á milli ára (viðauki 1).

Í hverju vatnsfalli voru seiði veidd með rafmagni á einu eða fleiri svæðum (54-370 m² að stærð). Seiði voru svæfð, tegundagreind, lengdar- og þyngdarmæld og lítill bútur af raufarugga og/eða sporði klipptur af og settur í sýnaglas með 96% etanóli. Seiðum var sleppt lifandi að lokinni sýnatöku fyrir utan nokkur seiði af hverri tegund úr hverju vatnsfalli sem kvarnir voru teknar úr til aldursgreiningar. Erfðasýnin voru geymd í frysti (-20 C°) fram að erfðagreiningu. Sýnatakan úr Suðurfossá var sérstaklega miðuð að söfnun erfðasýna og því var mun stærra svæði veitt þar (990 m²) en í öðrum vatnsföllum. Þess var gætt að velja aðeins eitt seiði af smæstu seiðum (árgangar 0+ og 1+) ef fleiri voru veidd samtímis. Með því að safna erfðasýnum yfir tiltölulega stór svæði (eða mörg) og varast að safna smáum seiðum á sama svæði má minnka líkur á söfnun systkina og/eða söfnun seiða undan tiltölulega fáum foreldrum, en hvort tveggja getur bjargað erfðaupplýsingar um stofna (Allendorf og Phelps 1981; Hansen o.fl. 1997; Waples 1998; Anderson og Dunham 2008). Eins má nefna að nokkur munur getur verið á erfðasamsetningu árganga innan stofna, sérstaklega hjá litlum stofnum (Jorde og Ryman 1996). Þótt sýnatakan í þessari rannsókn hafi almennt ekki verið miðuð að söfnun erfðasýna samanstöðu þau jafnan af fiskum úr mismunandi árgöngum og í sumum tilvikum af fiskum frá mismunandi sýnatökusvæðum sem draga ætti úr líkum á að ofangreindar skekkjur við sýnatöku komi fram. Þegar tiltæk erfðasýni voru fleiri en þau sem greind voru, voru sýni valin með hliðsjón af þessum tveimur þáttum. Í viðauka 2 má sjá skiptingu greindra erfðasýna eftir árgöngum, vatnsföllum og sýnatökustöðvum.



1. mynd. Sýnatökustöðvar laxaseiða í vatnsföllum á Vestfjörðum frá Ségandafirði í norðri til Rauðasands í suðri á árunum 2015 og 2016.

Figure 1. Map of the Westfjords in Iceland showing sampling locations of Atlantic salmon juveniles collected in 2015 and 2016.

Sýnin voru erfðagreind með 15 örtunglum (e. microsatellites), þau sömu og notuð voru í hinu alþjóðlega verkefni SalSea-Merge (Ellis o.fl. 2011). Örtungl eru erfðamörk (endurtekningarraðir basapara) sem hafa í flestum tilfellum enga virkni og því ekki beint undir náttúruvali (Goldstein og Schlötterer 1999). Þar sem oft má finna talsverðan breytileika innan þessara erfðamarka (lókusa) geta þau nýst til að greina skyldleika stofna og meta erfðablöndun. Sýnin voru greind hjá Matís ohf. í apríl 2017. Viðmiðunarsýni af eldislaxi til greiningar á erfðablöndun samanstóðu af seiðum úr eldisstofni frá fyrirtækinu Stofnfiski og úr fullorðnum stökulaxi sem áður höfðu verið erfðagreind með sömu erfðamörkum (Leó Alexander Guðmundsson og Sigurður Guðjónsson 2013; Leó Alexander Guðmundsson o.fl. 2014). Vegna könnunar á tengslum

vestfirsku stofnanna við aðra stofna á Íslandi var notast við erfðaupplýsingar 26 laxastofna sem voru erfðagreind af Kristni Ólafssyni og eru aðgengileg á vefslóðinni <http://datadryad.org/resource/doi:10.5061/dryad.60kk5> (Ólafsson o.fl. 2014a; Ólafsson o.fl. 2014b).

Hreinsun gagna

Kannað var hvort urriðaseiði eða blendingar lax og urriða væru í sýnunum en seiði lax og urriða geta verið lík (Perrier o.fl. 2011), einkum ef þau eru smá. Líkt og áður hefur komið fram er eitt af SalSea-erfðamörkunum arfhreint í evrópskum laxastofnum (SsAD486-171:171). Erfðamarkið er jafnframt arfhreint um annað genasamsæti hjá urriða (159:159). Blendingar lax og urriða hafa því sitt hvort genasamsætið (159:171) (Perrier o.fl. 2011). Urriðaseiði og blendingar voru fjarlægðir úr gögnunum.

Þar sem sýnin voru tekin samhliða hefðbundnum seiðamælingum, og sýni voru tekin af flestum fiskum, var búist við að nokkuð gæti verið af systkinum í sýnunum. Áður var nefnt að systkinahópar gætu bjagað erfðaupplýsingar stofna. Í Ólafsson o.fl. (2014a) var forritið Colony 1.2 (Wang 2004) notað til að greina systkinahópa og þeim eytt úr gögnunum (öll systkini nema eitt valið af handahófi). Stuðst var við Hardy-Weinberg erfðajafnvægi (HWE) sýna til að meta hversu stórum fjölskyldum þurfti að eyða út. Þegar sýni fór úr erfðajafnvægi í erfðajafnvægi var smærri fjölskylduhópum ekki eytt. Hér var beitt svipaðri nálgun en miðað við að í fjölskylduhóp mættu ekki vera fjögur til fimm eða fleiri alsystkini. Algengt er að taka út systkini í sambærilegum erfðarannsóknunum en óljóst er hversu mörgum systkinum eða hversu stórum fjölskylduhópum þarf að eyða svo það geri meira gagn en ógagn (Waples og Anderson 2017). Hér voru systkini greind með forritinu Colony 2.0.4.1.

Tölfræðileg úrvinnsla

Hardy-Weinberg erfðajafnvægi og tengslaójafnvægi milli lókusa voru metin fyrir mismunandi sýni með forritinu Genepop V.4 (Raymond og Rousset 1995). Marktækni (P -gildi) var metin með eftirfarandi stillingum: *10.000 memorizations, 1.000 batches og 10.000 iterations per batch*. Leiðrétt var fyrir fjölda samanburða með „sequential Bonferroni“ leiðréttingu (Rice 1989). Séð arfblendni (H_O) og væntanleg arfblendni (H_S ; leiðrétt fyrir sýnastærð) yfir lókusa var reiknuð með forritunum GENETIX 4.05.2 (Belkhir o.fl. 2004) og FSTAT 2.9.3.2 (Goudet 2001). FSTAT var notað til að greina fjölda genasamsæta og fjölda genasamsæta leiðrétt fyrir sýnastærð (A_R ; e. allelic richness). Í ofangreindum reikningum voru aðeins notuð sýni með sýnastærð $N \geq 27$.

Erfðablöndun villtra laxa og eldislaxa var metin með forritinu STRUCTURE 2.3.3 (Pritchard o.fl. 2000; Falush o.fl. 2003). STRUCTURE er eitt mest notaða forritið til greiningar á erfðablöndun hjá fiskum og öðrum lífverum (t.d. Randi 2008; Sanz o.fl. 2009; Cullingham o.fl. 2011; Marie o.fl. 2011; Guðmundsson o.fl. 2013). Það byggir á Bayesískri tölfræði og Markov chain Monte Carlo (MCMC)-hermun og metur samtímis erfðafræðilega hlutdeild hvers einstaklings (q -gildi á bilinu núll til einn) (e. admixture proportions) til erfðahópa (K) og líkur á ákveðnum fjölda erfðahópa í ljósi tiltekinnar niðurstöðu (e. posterior probability). q -gildi laxaseiða voru metin með samanburði við eldisnýni þar sem fyrir fram var gefið að erfðahóparnir væru tveir ($K = 2$). Í rannsókn Leós Alexanders Guðmundssonar og Sigurðar Guðjónssonar (2013) var sýnt fram á að hægt væri að greina blendinga íslenskra laxa og eldislaxa af norskum uppruna með þessum erfðamörkunum. Í þeirri rannsókn voru tvö

þröskuldsgildi q -gilda (erfðahlutdeild) fyrir greiningu blendinga borin saman, þ.e. kannað var hversu margir „tilbúnir“ blendingar myndu falla á milli $0,10 < q < 0,90$ annars vegar og $0,20 < q < 0,80$ hins vegar. Ef þröskuldsgildið fyrir blendinga var haft vítt greindust nánast allir blendingar sem slíkir en hættan jókst á að greina villta laxa sem blendinga. Hér verður stuðst við víðara þröskuldsgildið þar sem flokkun villtra seiða í „erfðahóp villtra“ var talsvert betri í þessari rannsókn (sjá niðurstöður).

Mögulegir blendingar eldislaxa og villtra laxa voru kannaðir með samanburði sýna úr 16 vatnsföllum (öll sýnin metin í einu) og eldissýnis ($N = 62$) sem hafði verið leiðrétt m.t.t. systkinahópa. Ef blendingur greindist var kannað hvort hann tilheyrði systkinahópi sem hafði verið eytt og blöndun svo könnuð meðal þeirra. Til að kanna frekar hvort mögulega blendinga mætti finna í systkinahópum voru erfðatengsl allra systkina og eldislaxa könnuð með „factorial correspondence analysis“ (FCA) í GENETIX. Þeir einstaklingar sem flokkuðust næst eldislaxum voru greindir líkt og að ofan. Stillingar STRUCTURE voru eftirfarandi: *Admixture model, allele frequencies correlated among pops, no sampling location information, 250.000 MCMC og 50.000 Burnin*. Reikningar voru endurteknir til að tryggja áreiðanleika niðurstaðna.

Í ljósi upplýsinga um mögulega stórfellda seiðasleppingu eldislax af norskum uppruna í Tálknafirði árið 2002 var kannað hvort gögnin gætu greint erfðablöndun frá þeim tíma. Forritið HYBRIDLAB 1.0 (Nielsen o.fl. 2006) var notað til að búa til tvo foreldrastofna úr erfðaupplýsingum villtra laxa annars vegar og eldislaxa hins vegar, með fjöldanum tvö hundruð hvort. Forritið, sem er mikið notað í sambærilegum greiningum (t.d. Larsen o.fl. 2005; Marie o.fl. 2011; Stewart o.fl. 2016), líkir eftir tilviljanakenndri æxlun hópa þar sem arfgerðir einstaklinga eru myndaðar með hliðsjón af tíðni genasamsæta ákveðins sýnis eða sýna (Nielsen o.fl. 2006). Foreldrastofnarnir byggðu á upplýsingum eitthundruð villtra laxa sem valdir voru tilviljanakennt úr hópi einstaklinga ($N = 482$) með $q \geq 0,90$ samkvæmt greiningunni að ofan (sjá Hasselman o.fl. 2014) og eldissýnisins ($N = 62$). Fyrstu kynslóðar blendingar villts lax og eldislax voru myndaðir með HYBRIDLAB. Blendingar voru síðan bakæxlaðir tvisvar við villta foreldrasýnið til að endurspegla blöndun í tvær kynslóðir. Að lokum voru gögnin greind í STRUCTURE líkt og að ofan er lýst. Í þessari greiningu var ekki gert ráð fyrir æxlun blendinga við blendinga. Gögnin bjóða ekki upp á aðgreiningu á milli fyrstu, annarrar og þriðju kynslóða blendinga. Slík sviðmynd myndi líka benda til að tiltekinn stofn væri meira og minna allur blandaður sem stangast á við niðurstöður þessarar rannsóknar.

Skyldleiki vestfískra laxastofna við aðra íslenska laxastofna ásamt innbyrðis tengslum vestfirsku stofnanna var kannaður með skyldleikatréi og STRUCTURE-greiningu. Aðeins var notast við stofna með sýnastærð þar sem fjöldinn var meiri en 27 í greiningum og mögulegir blendingar villts lax og eldislax fjarlægðir úr gögnunum fyrir greiningu.

Skyldleikatré (D_A erfðafjarlægð; Nei o.fl. 1983) var reiknað í forritinu POPULATIONS 1.2.32 (Langella 1999). Marktækni fyrir aðgreiningar greina í skyldleikatré var metin með 10.000 endurúrtökum (e. bootstrap) og forritið TreeView 1.6.6 (Page 1996) notað til að teikna tréð.

STRUCTURE var notað til að kanna skiptingu sýna í erfðahópa. Fyrir öll sýnin var fyrirfram talið líklegt að $K = 2$ væri efsta stigveldi stofngerðar í gögnunum skv. Ólafsson o.fl. (2014a). Fyrsta greining var því könnun á því í hvorn erfðahópin Vestfjarðasýnin flokkuðust. Frekari stigveldi í gögnunum voru könnuð en að lokum var stofngerð greind meðal stofna á Vestfjörðum. Forritið distruct (Rosenberg 2004) var notað til að teikna upp niðurstöðurnar í skyldleikatré.

Erfðamunur milli sýna var kannaður með F_{ST} og marktækni samanburða metin með 1.000 umröðunum í forritinu Arlequin ver. 3.5.1.2 (Excoffier og Lischer 2010). Ekki verður fjallað sérstaklega um niðurstöður F_{ST} reikninga en þær má sjá í viðauka 3.

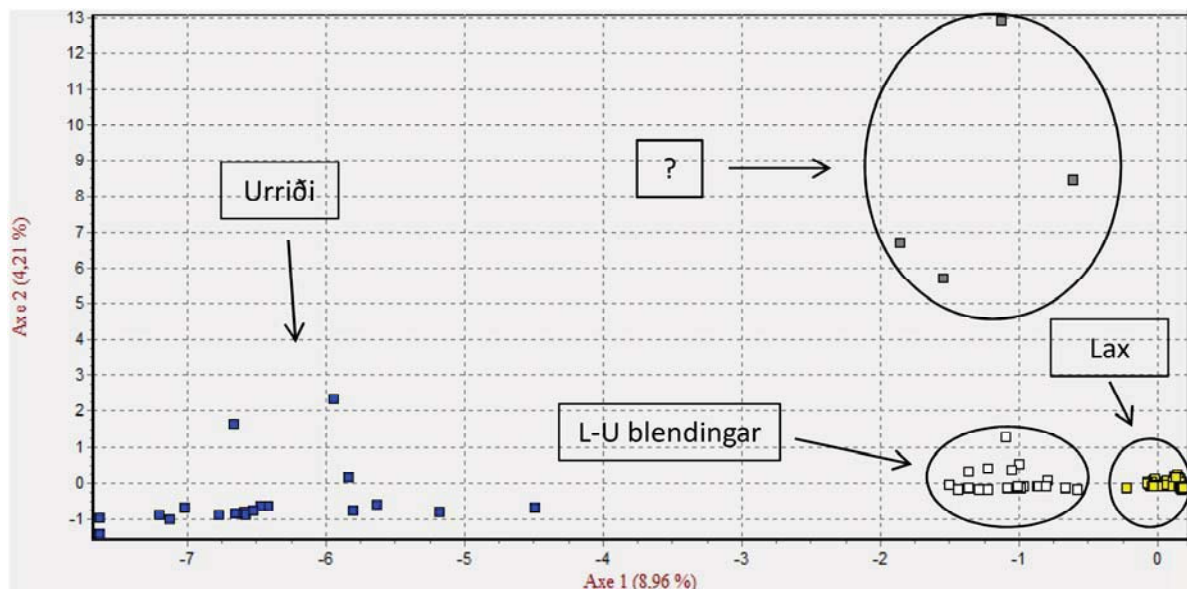
Niðurstöður

Hreinsun gagna og nokkrar grunnupplýsingar

Af 701 seiðum sem erfðagreind voru með 15 örtunglum voru 18 seiði arfhrein á lókus SsAD486 um genasamsæti 159 og því urriðar ranglega greindir sem laxar. Alls voru 23 seiði arfblendin 159:171 og því blendingar lax og urriða (viðauki 4). Genasamsæti fjögurra seiða vöktu athygli; þriggja seiða úr Staðará og eins úr Hestá. Seiðin voru arfhrein um 171 á SsAD486 líkt og aðrir laxar í Evrópu. Hins vegar gekk almennt fremur illa að erfðagreina fiskana en engin genasamsæti komu fram á fjórum lókusum. Sum genasamsæti lentu utan stærðarmarka lax á Íslandi og annarra evrópskra stofna (byggir á skoðun arfgerða um 27.000 laxa í SalSea-Merge gagnagrunni). Ekki var um tæknileg mistök að ræða þar sem erfðagreining var endurtekin allt frá einangrun erfðaeftnis. Erfðagreining á bleikju og regnbogasilungi virtist útiloka þær tegundir. Mynd 2 sýnir erfðatengsl (skv. fyrirbyggjandi gögnum) þessara fjögurra fiska við aðra laxfiska sem greindir voru í verkefninu ásamt 20 eldislökum af norskum uppruna.

Systkinahópar voru áberandi í gögnunum en alls greindust 20 systkinahópar með fjórum, fimm eða fleirum alsystkinum, samtals 190 einstaklingar. Alls var erfðaupplýsingum 215 seiða eytt úr gögnunum.

Í átta stærstu sýnunum ($N \geq 27$) reyndust tvö ekki vera í Hardy-Weinberg erfðajafnvægi (Botnsá, $P = 0,0151$ og Sunndalsá, $P = 0,0066$). Aðeins Sunndalsá var á mörkum þess að vera marktæk eftir leiðréttingu fyrir fjölda samanburða (upphafs $\alpha = 0,0063$ fyrir átta samanburði). Tengslaójafnvægi lókusa greindist í öllum sýnum en marktækir samanburðir greindust í þremur sýnum; Sunndalsá (2 samanburðir), Dufansdalsá (8) og Staðará (2) (upphafs $\alpha = 0,0005$ fyrir 91 samanburði). Ekki er ólíklegt að tengslaójafnvægið tengist smáum systkinahópum (3-4 alsystkini) sem ekki var eytt en þeir voru tveir í Staðará, sex í Dufansdalsá og 13 í Sunndalsá. Til að kanna áhrif systkinahópa voru reikningar endurteknir án þeirra og greindist þá ekki marktækt tengslaójafnvægi í Staðará og Sunndalsá en tveir samanburðir voru marktækir í Dufansdalsá. Aðrar ástæður en systkinahópar fyrir tengslaójafnvægi geta t.d. verið að sýnin endurspegli söfnun einstaklinga úr mismunandi stofnum eða erfðablöndun stofna. Þar sem tengslaójafnvægi tiltekinna lókusa var ekki gegnumgangandi í sýnunum endurspeglaði það ekki raunveruleg tengsl lókusa.



2. mynd. Erfðatengsl (FCA) lax, urriða, blendinga lax og urriða (L-U) og fjögurra seiða af óþekktum uppruna. Myndin byggir á öllum seiðum sem erfðagreind voru í rannsókninni auk 20 eldislaxa af norskum uppruna. Seiðin af óþekktum uppruna voru veidd í Staðará 2016 og Hestá 2015.

Figure 2. Factorial correspondence analysis among genotypes of all juveniles analysed in the present study and 20 farmed salmon of Norwegian origin ("urriði" = brown trout, "L-U blendingar" = salmon-trout hybrids and "lax" = Atlantic salmon).

Í töflu 1 má sjá yfirlit yfir séða og væntanlega arfblendni, ásamt fjölda genasamsæta, með og án leiðréttingu fyrir sýnastærð. Á 14 lókusum greindust alls 177 genasamsæti í laxasýnunum (skv. leiðréttum sýnum í viðauka 2). Væntanleg arfblendni (H_s) greindist á bilinu 0,67-0,73 og fjöldi genasamsæta (A) var á bilinu 83-137. Þegar búið var að leiðrétta fyrir fjölda sýna var fjöldi genasamsæta (A_R) á bilinu 77,3-103,4. Almennt var minnstur erfðbreytileiki í Bjarnadalsá og mestur í Sunndalsá. Í viðauka 5 er yfirlit yfir ofangreinda þætti fyrir þessi sömu sýni auk 26 annarra laxastofna á Íslandi en þau gildi byggja á 13 en ekki 14 örtunglum.

Tafla 1. Sýnastærð (N), arfblendni (reiknuð = H_o og væntanleg = H_s), fjölda genasamsæta (A) og fjölda genasamsæta leiðrétta fyrir sýnastærð (A_R) átta laxastofna á Vestfjörðum. Byggir á erfðaupplýsingum 14 örtungla.

Table 1. Sample size (N), observed (H_o) and expected (H_s) heterozygosity, number of alleles (A) and allelic richness (A_R) among eight salmon populations in the Westfjords. Based on 14 microsatellites.

Vatnsfall	N	H_o	H_s	A	A_R
Suðurfossá	62	0,69	0,67	118	93,2
Botnsá	51	0,69	0,72	124	99,7
Selárdalsá	29	0,75	0,71	103	90,7
Dufansdalsá	65	0,76	0,72	114	93,0
Sunndalsá	93	0,74	0,73	137	103,4
Sandsá	42	0,66	0,69	105	88,3
Bjarnadalsá	27	0,69	0,68	83	77,3
Staðará	71	0,73	0,72	121	95,2

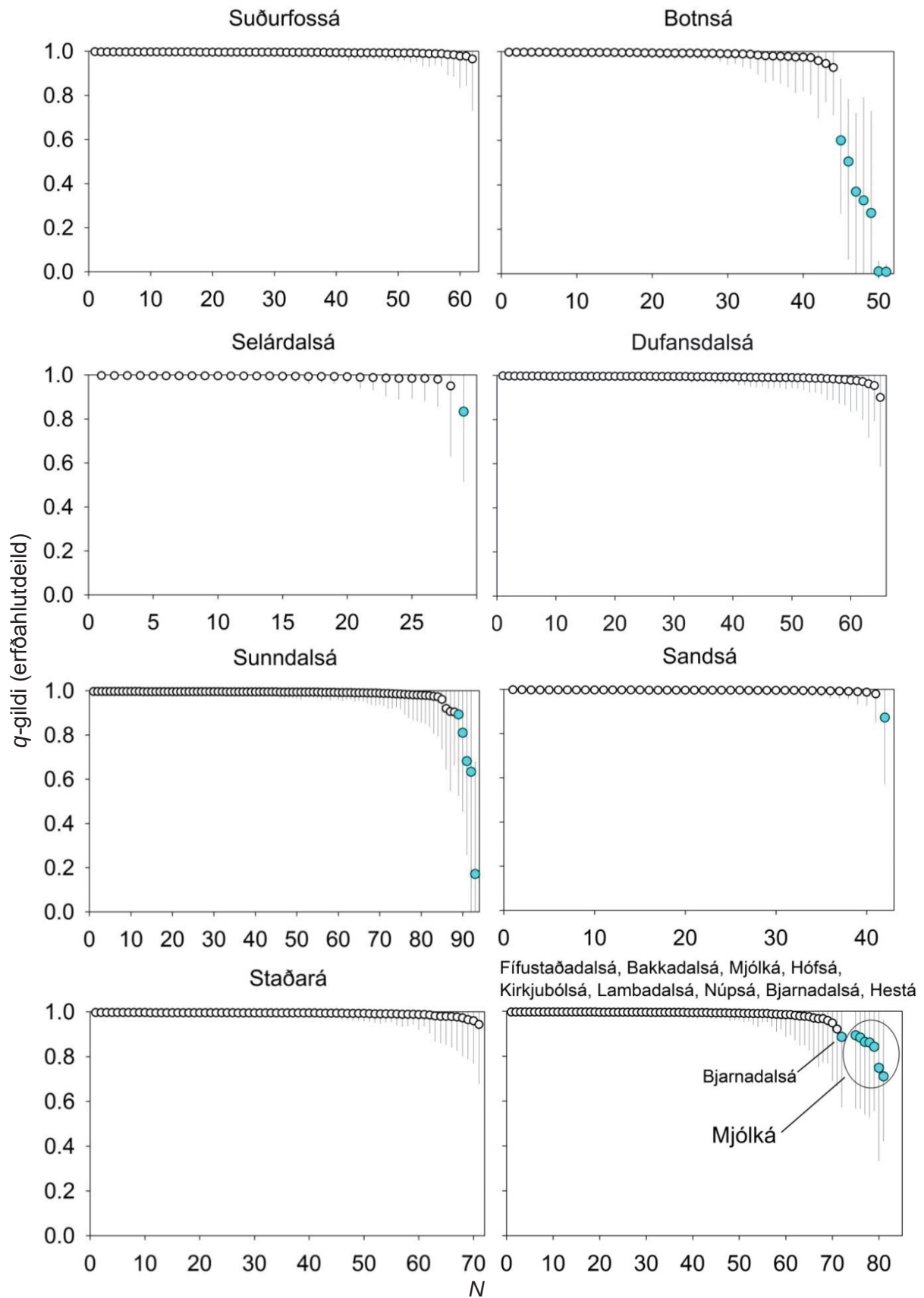
Erfðablöndun

Greining á blendingum villts lax og eldislax meðal 486 laxaseiða úr 16 vatnsföllum á Vestfjörðum sýndi skýr merki um erfðablöndun í tveimur laxastofnum, í Botnsá í Tálknafirði og Sunndalsá í Trostansfirði (Arnarfirði) (3. mynd). Í Botnsá greindust fimm seiði sem blendingar ($q \leq 0,600$) og tvö sem eldisseiði ($q \leq 0,060$). Í Sunndalsá flokkuðust fimm seiði sem blendingar. Í Mjólka í Borgarfirði (Arnarfirði) greindist einn mögulegur blendingur ($q = 0,864$) en sá einstaklingur var eitt 16 seiða sem veiddust í ánni. Þar sem seiðin greindust sem systkini og öllum nema einu hafði verið eytt úr gögnunum voru greiningarnar endurteknar fyrir hin systkinin. Sjö af fimmtán systkinum flokkuðust sem blendingar, þar af tvö sem voru með $q < 0,750$. Mögulegir blendingar greindust í Selárdalsá, Sandsá og Bjarnadalsá, einn í hverju vatnsfalli. Fyrir utan seiðin í Mjólka tilheyrðu greindir blendingar ekki systkinahópum. Blendingar greindust ekki meðal annarra systkinahópa sem hafði verið eytt. Almennt var flokkun náttúrulegra seiða góð þar sem 77% greindust með $q \geq 0,990$ og 95% með $q \geq 0,950$. Jafnframt var flokkun eldislaxa ($N = 61$) góð; 64% með $q \leq 0,010$ og 92% með $q \leq 0,050$. Tveir eldislaxar flokkuðust í hóp blendinga með $q = 0,201$ og $q = 0,480$.

Greining á 100 „tilbúnum“ fyrstu kynslóðar blendingum eldislax og villts lax sem myndaðir voru úr erfðaupplýsingum rannsóknarinnar flokkaði 98 í hóp blendinga ($0,10 < q < 0,90$) og tvo í hóp villtra laxa ($q \geq 0,90$) (4a. mynd). Villta foreldrasýnið ($N = 200$) flokkaðist 93% með $q \geq 0,950$ en 1,5% flokkaðist í hóp blendinga með $q = 0,843-0,878$. Foreldrasýni eldislaxa ($N = 200$) flokkaðist 73% með $q \leq 0,050$ og 9% lentu í hópi blendinga ($q = 0,102-0,358$). Af 100 fyrstu kynslóðar blendingum sem voru bakæxlaðir í tvær kynslóðir við villta foreldrasýnið flokkuðust 80 í hóp villtra en 20 í hóp blendinga (4b. mynd). Í þeirri greiningu flokkuðust allir í foreldrasýni villtra í hóp villtra laxa ($q \leq 0,95$) og 97% einstaklinga í foreldrasýni eldis flokkuðust til eldis (þar af 93% með $q \leq 0,050$) og 3% í hóp blendinga ($q = 0,103-0,289$).

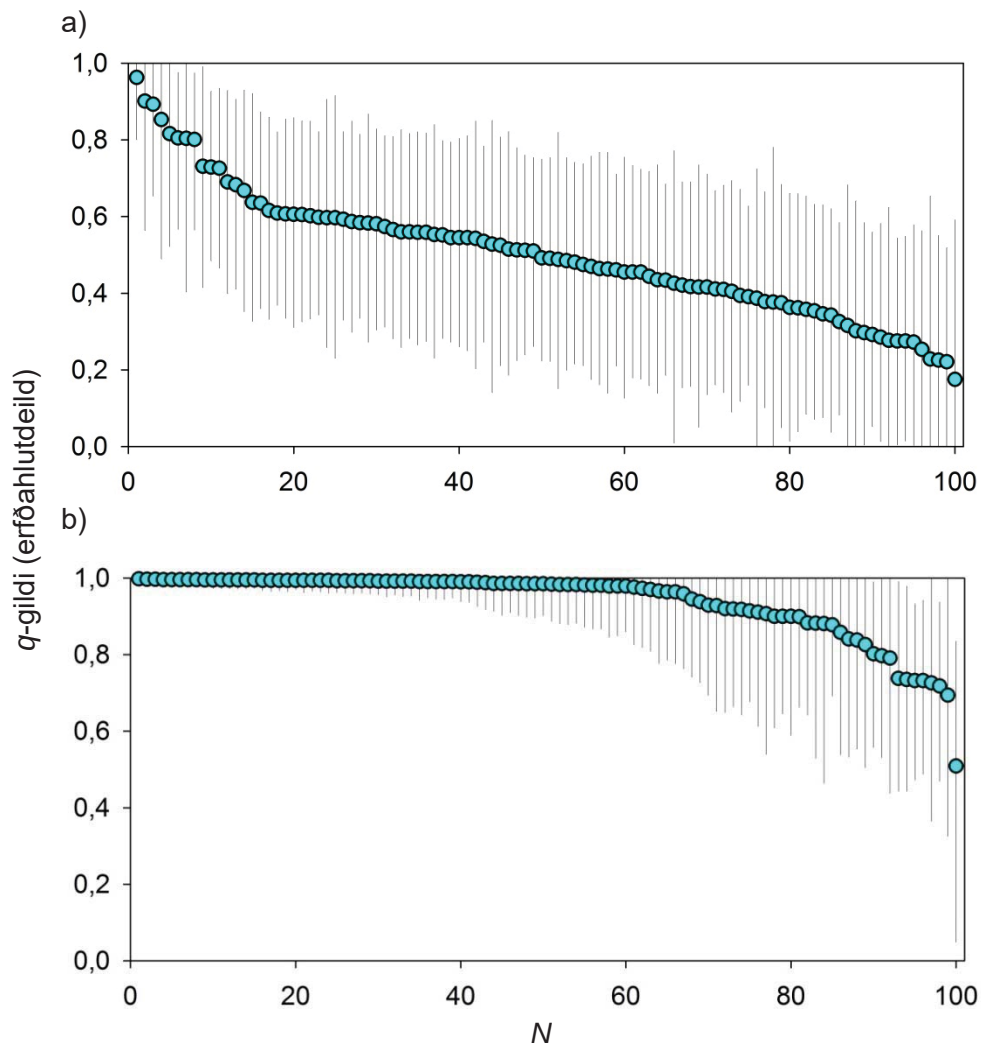
Skyldleiki laxastofna

Skyldleikatré og STRUCTURE-greining benda til að vestfirskir laxastofnar myndi sérstakan erfðahóp. Líkt og í rannsókn Ólafssonar o.fl. (2014a) greindist stigveldi stofngerðar þar sem sýnin flokkuðust í tvo meginerfðahópa sem aftur skiptust í undirhópa (5. og 6. mynd). Meðal undirhópa eru vestfirsku stofnarnir skyldastir stofnum á Suðvestur- og Vesturlandi annars vegar og stofnum á Norður- og Norðausturlandi hins vegar og nokkuð skyldari seinni hópnum (5. og 6. mynd). Vestfirsku stofnarnir eru mest frábrugðnir stofnum á Suðurlandi og stofnum í árkerfi Hvítár í Borgarfirði. Innan Vestfjarða greindist erfðamunur milli allra stofna með mismiklum tengslum (viðauki 6, 6. mynd). Samkvæmt STRUCTURE var efsta stigveldi stofngerðar innan Vestfjarða milli Staðarár í Súgandafirði og Sandsár í Önundarfirði og annarra stofna (6. mynd). Þegar Staðará og Sandsá voru ekki höfð með í reikningnum greindist Suðurfossá á Rauðasandi frá öðrum stofnum. Laugardalsá í Ísafjarðardjúpi og Selárdalsá í Arnarfirði flokkuðust þá saman líkt og Sunndalsá og Dufansdalsá (báðar í Arnarfirði) og Botnsá í Tálknafirði. Skyldleikatréð gaf svipaðar niðurstöður (5. mynd). Einn vestfirsku stofnanna flokkaðist ekki með öðrum stofnum á svæðinu en Bjarnadalsá sýndi mest tengsl við stofna á Norður- og Norðausturlandi (5. og 6. mynd).



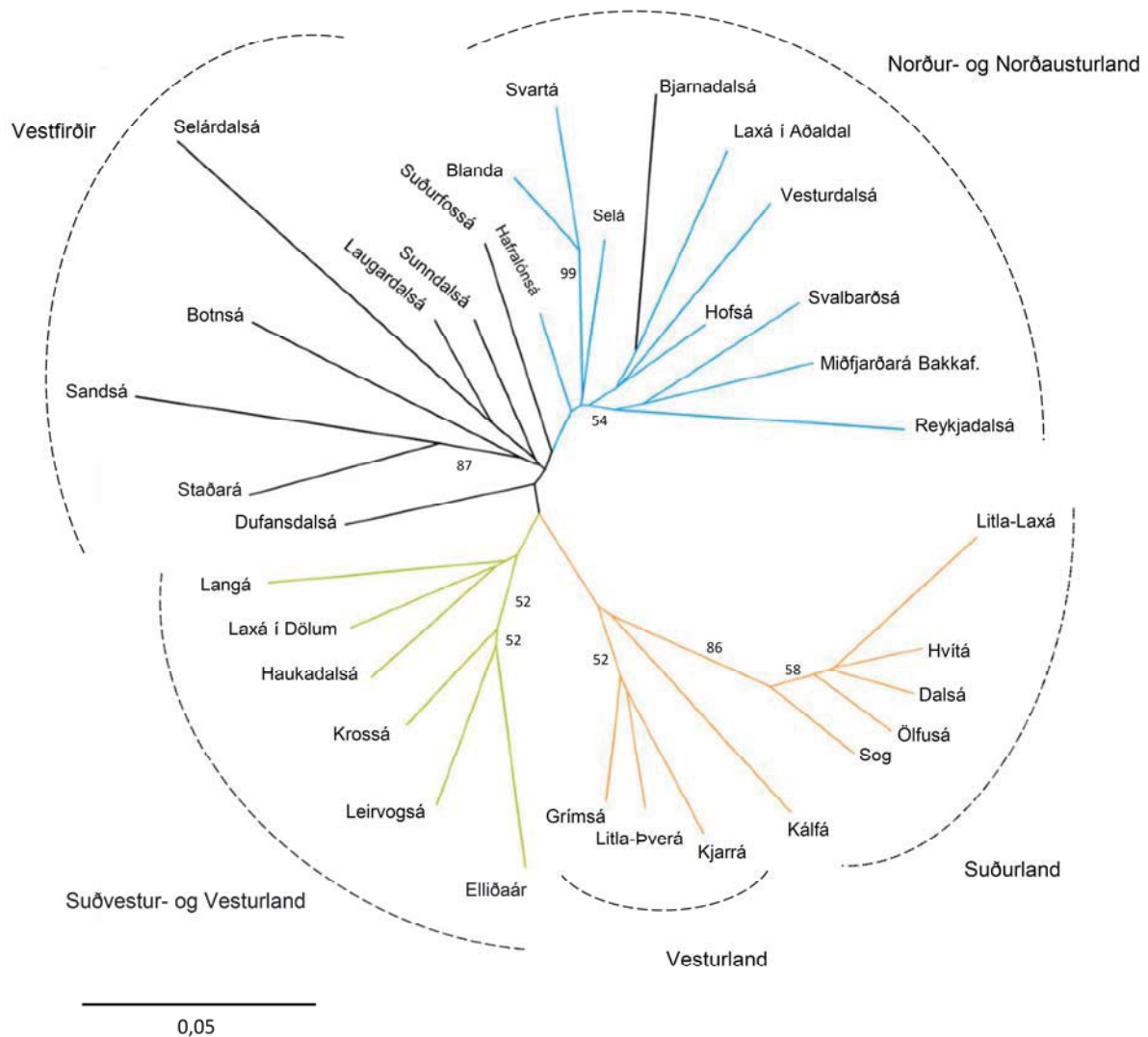
3. mynd. Greining á erfðablöndun laxaseiða ($N = 486$) veiddum á Vestfjörðum 2015 og 2016. Hver punktur sýnir erfðahlutdeild (q) eins einstaklings með 90% líkindamörkum; $q \geq 0,90$ = villt seiði, $0,10 < q < 0,90$ = mögulegir blendingar og $q \leq 0,10$ = hreinn eldislax. Sjá nánar í texta.

Figure 3. Admixture proportions (q) and their 90 % probability limits for each salmon juvenile in each river. $q \geq 0,90$ = wild, $0,10 < q < 0,90$ = putative wild-farmed hybrid and $q \leq 0,10$ = pure farm.



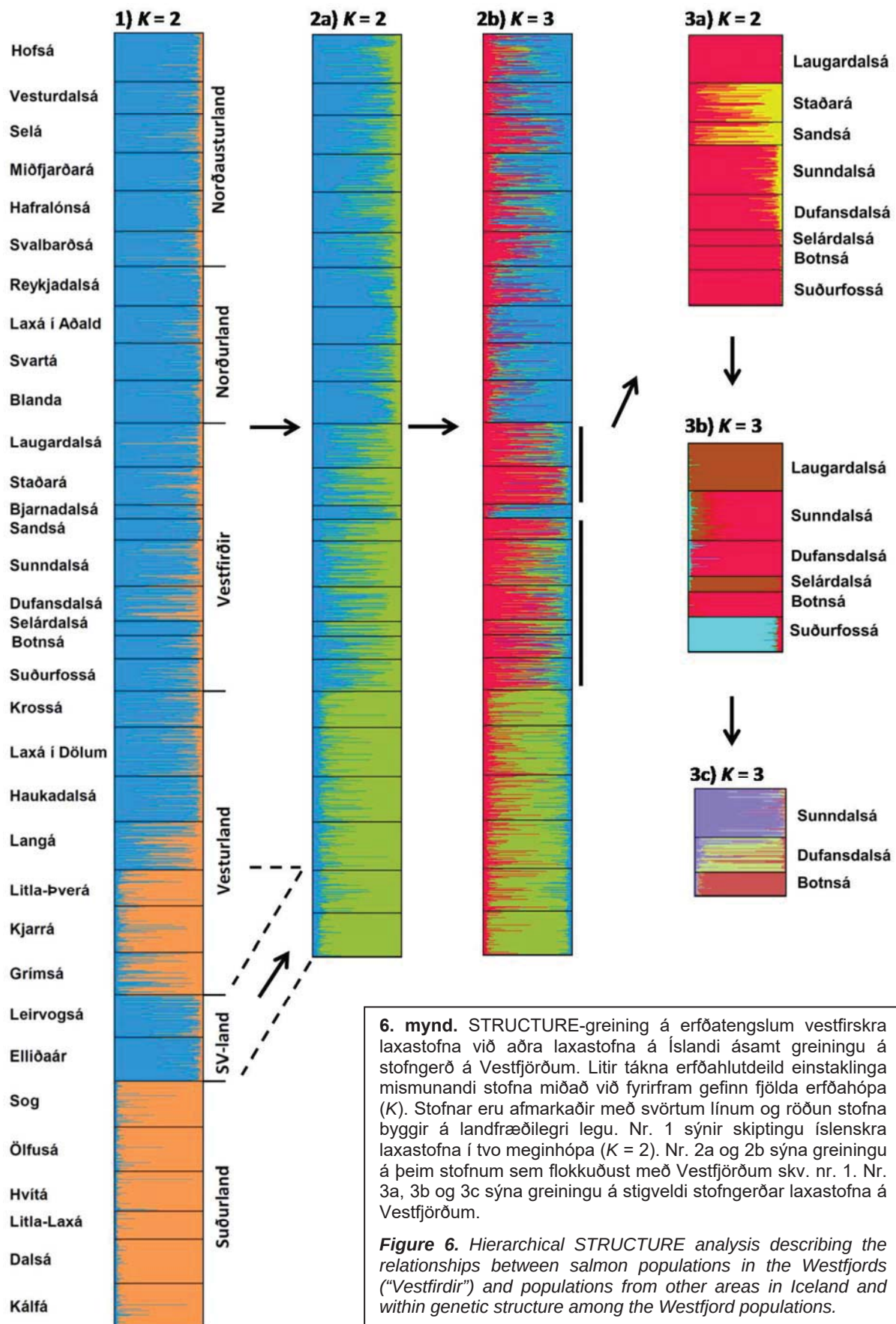
4. mynd. Greining á erfðahlutdeild fiska sem búnir voru til í forritinu HYBRIDLAB og byggðu á gögnum verkefnisins: a) fyrstu kynslóðar blendingar villts lax og eldislax, b) fyrstu kynslóðar blendingar villts lax og eldislax, bakæxlaðir við villtan lax í tvær kynslóðir. Hver punktur sýnir erfðahlutdeild (q) eins einstaklings með 90% líkindamörkum. Sjá nánar í texta.

Figure 4. Admixture proportions (q) of simulated data based on data of the present study: a) first generation hybrids (F1) of wild and farmed salmon, b) F1 backcrossed for two generations with wild salmon.



5. mynd. Skyldleikatré (D_A -erfðafjarlægð) fyrir 34 laxastofna af útbreiðslusvæði lax á Íslandi (utan Austfjarða), þar af níu vestfirska stofna. Litir á greinum endurspegla skiptingu stofna í meginerfðahópa. Undantekningin er grein Bjarnadalsár sem er svört til að undirstrika landfræðilega legu. Á myndinni sést stuðningur yfir 50% miðað við 10.000 endurúrtök. Greinar Bjarnadalsár og Kálfár eru smættaðar.

Figure 5. Unrooted genetic tree (D_A -distance) based on 34 wild Atlantic salmon populations in Iceland, of which nine originated from the Westfjords ("Vestfirðir"). Bootstrap support >50% in 10,000 replicates is shown.



Umræður

Niðurstöður erfðagreiningar á 701 laxaseiðum úr 16 vatnsföllum á Vestfjörðum, frá Rauðasandi í suðri til Súgandafjarðar í norðri, benda til að eldislax af norskum uppruna hafi blandast íslenskum laxastofnum. Skýr merki um erfðablöndun má sjá í tveimur stofnum, í Botnsá í Tálknafirði og í Sunndalsá í Trostansfirði sem er einn af innfjörðum Arnarfjarðar. Blendingar eldislax og villts lax greindust í Mjólka (7. mynd) en vegna smæðar árinna er afar ólíklegt að hún geti hýst sjálfstæðan laxastofn. Gögnin benda einnig til að erfðablöndun hafi orðið í nokkrum öðrum stofnum. Þau merki eru þó ekki eins greinileg og ber að túlka varlega.

Eina slysasleppingin sem tilkynnt var um úr sjókvíum á Vestfjörðum var í Patreksfirði árið 2013 en samkvæmt aldursgreiningu á mögulegum blendingum hefur eldislax gengið í ár öll árin 2011–2015 (viðauki 6). Þess ber þó að geta að blendingar geta vaxið hraðar en villt seiði (t.d. McGinnity o.fl. 2003). Þar sem aldur er ákvarðaður út frá lengdardreifingu fiska, með hliðsjón af lengd nokkurra aldursgreindra fiska (lestur áhringja í kvörnum), er ekki útilokað að aldur sé ekki alltaf rétt metinn; t.d. gæti 2+ blendingseiði í raun verið 1+ sem myndi hliðra áætluðum hrygningartíma um eitt ár. Greining á kynkirtlum stökulaxa úr sleppingunni 2013 sýndi að flestir laxanna stefndu á hrygningu haustið 2014 (Leó Alexander Guðmundsson 2014; Leó Alexander Guðmundsson o.fl. 2014). Sex af sjö seiðum í Botnsá með skyldleika við eldislax voru af 2014 hrygningarárgangi (viðauki 6) sem passar við tímasetningu sleppingarinnar í Patreksfirði. Tólf seiði veiddust af 2014 árgangi í Botnsá og var því aðeins hægt að staðfesta náttúrulegan uppruna helmings þeirra. Eitt seiðanna var af hrygningarárgangi 2012 en engin slysaslepping var tilkynnt það ár.

Veiði tveggja kynþroska eldislaxa í Mjólka haustið 2015 (Hafrannsóknastofnun, óbirt gögn; Fiskistofa 2016) og tveggja laxa með eldiseinkenni í Fífustaðadalsá í Arnarfirði sama ár (Jóhannes Sturlaugsson 2016) styður það að eldislax hafi sloppið oftar en í þetta eina skipti. Fjögur af fimm seiðum í Sunndalsá með skyldleika við eldislax voru af 2015 árgangi (viðauki 6). Stökulaxarnir árið 2015 virðast því ekki einungis hafa ratað upp í Mjólka og Fífustaðadalsá heldur einnig í Sunndalsá, en árnar eru allar í Arnarfirði eða í innfjörðum Arnarfjarðar. Mögulega geta stökulaxarnir hafa gengið upp í fleiri ár í Arnarfirði og víðar en hafa skal í huga að sýnataka í þessu verkefni fór fram á litlum hluta búsvæðis laxa í hverri á og því er raunverulegt umfang erfðablöndunar óþekkt. Í Botnsá greindust tvö seiði sem hreinir eldislaxar (3. mynd). Þessir tveir einstaklingar veiddust ekki á sömu stöðinni og greindust ekki sem systkini, hvorki alsystkini né hálsystkini. Bendir það til þess að tvö aðskilin pör eldislaxa hafi hrygnt á eða við báða sýnatökustaðina. Miðað við æxlunarárangur eldislaxa, einkum lítinn æxlunarárangur hænga (Fleming o.fl. 1996), má telja það ósennilegt. Annar möguleiki er að um sé að ræða blendinga sem greinist sem eldislaxar vegna takmarkaðrar upplausnar í gögnunum og sá þriðji að eldisseiði hafi sloppið úr seiðaeldisstöðinni í Botni í Tálknafirði. Ekki er ósennilegt að takmörkuð upplausn í gögnunum skýri hvers vegna aðeins átta af 16 laxaseiðum í Mjólka greindust sem blendingar. Flokkun tilbúinna fyrstu kynslóðar blendinga gæti stutt það (4. mynd).



7. mynd. Ljósmynd af mögulegum blendingum villts lax og eldislax sem veiddust í Mjólká (Borgarfirði/Arnarfirði) sumarið 2016. Seiðin eru af 2015-árgangi en það haust veiddust í ánni bæði kynþroska villtir laxar og kynþroska strokulaxar úr eldi. (Ljósmynd: Leó Alexander Guðmundsson).

Figure 7. Putative wild-farmed salmon hybrids caught in river Mjólká in 2016. The juveniles belong to the spawning years-class of 2015. In the autumn of 2015, both wild and farmed salmon (ripe adults) were caught in the river. (Photo: Leó Alexander Guðmundsson).

Gögnin benda ekki til þess að þær vísbendingar sem finnast um erfðablöndun séu vegna sleppinga laxaseiða í Tálknafirði árið 2002. Að því gefnu að hluti seiðanna í Tálknafirði árið 2002 hafi komið til baka ári síðar til hrygningar er líklegast að hluti þeirra hafi ratað upp í Botnsá (sjá Skilbrei 2010). Í Botnsá greindust fimm seiði með $0,26 < q < 0,61$ en aðeins einn af 100 blendingum sem hafði verið bakæxlað tvisvar við foreldrahóp villtra laxa sýndi svipaða flokkun ($q = 0,50$). Hafa verður í huga að í greiningunni voru allir fiskar búnir til úr erfðaupplýsingum eldisstofns og villts stofns en útilokað er að allir árgangar sýnisins úr Botnsá séu undan hrygningu eldislax árið 2003 eða 2004. Eins og áður hefur komið fram voru greindir blendingar af 2012 og 2014 hrygningarárgangi. Ef mögulegir lífsferlar laxa eru kannaðir sem tengt gætu bæði 2012 og 2014 hrygningarárganga við 2003 og 2004 hrygningarárganga sést að til þess þyrfti tvær kynslóðir þar sem sumir fiskanna gengu til sjávar 1+ en slíkt er afar sjaldgæft á Íslandi.

Í rannsókninni greindust 23 blendingar lax og urriða. Blendingar greindust einkum í Dufansdalsá ($N = 12$) en einnig fundust blendingar í Botnsá ($N = 4$), Sandsá ($N = 3$), Bakkadalsá ($N = 2$), Hestá ($N = 1$) og Staðará ($N = 1$) (viðauki 4). Lítið er vitað um blöndun lax og urriða í íslenskum laxastofnum en þó hafa greinst mögulegir blendingar (seiði og fullorðnir) í vatnakerfi Elliðaáa (Leó Alexander Guðmundsson 2007). Rannsóknir benda til að blöndun tegundanna sé meiri á eldisvæðum, einkum í smærri stofnum, en eldislaxar eru taldir líklegri til að tímgastr við urriða en villtir laxar (sjá heimildir í Quilodrán o.fl. 2014). Þótt blendingar lax og urriða séu ófrjóir í fyrstu eða annarri kynslóð getur blöndunin haft skaðleg áhrif ef blöndunin er hlutfallslega mikil (Quilodrán o.fl. 2014).

Kannað var hvort blöndun við eldislax gæti mögulega útskýrt greinda blendinga. Búnar voru til arfgerðir hreinna laxa úr erfðaupplýsingum blendinga lax og urriða. Þekktum genasamsætum

urriða var eytt úr gögnunum ásamt öðru af tveimur genasamsætum lókusa sem alltaf voru arfhrein og fyrirfundust hjá laxi. Arfhreinu lókusarnir benda til stökkbreytinga hjá urriða á bindisetum svokallaðra þreifara sem valda því að genasamsæti magnast ekki í PCR-hvörfum (O'Connel og Wright 1997). Genasamsæti einstaklinga innan áa voru sameinuð og flokkun til villts lax eða eldislax könnuð. Fjöldi arfhreinna arfgerða hjá eldislaxi voru höfð til hliðsjónar þegar genasamsæti voru sameinuð. Meginniðurstöðurnar voru þær að flestir tilbúnu laxanna flokkuðust til villtra laxa en í Botnsá greindist hins vegar eldislax sem skv. aldursgreiningu tilheyrði 2012 hrygningarárgangi. Benda niðurstöðurnar því til að eldislax hafi ekki einungis blandast villtum laxi í Botnsá árið 2012 heldur einnig urriða.

Líkt og áður hefur verið nefnt getur strokulax úr eldi gengið í ár langt frá sleppistað, jafnvel hundruð kílómetra í burtu. Eins benda rannsóknir til að blendingar ólíkra stofna laxfiska geti haft verri rötun en villtir fiskar (Candy og Beacham 2000; Perrier o.fl. 2013). Ný rannsókn á rötun blendinga eldislax og villts lax í Noregi styður það (Jonsson og Jonsson 2017). Í þeirri rannsókn var sýnt fram á ónákvæma rötun blendinga með þeim afleiðingum að þeir veiddust í allt að 1000 km frá sinni á. Ef þessar niðurstöður væru færðar yfir á Ísland myndu blendingar af eldisvæðum geta gengið í nánast allar ár á landinu. Þar sem æxlunarárangur eldishrygna er meiri en eldishænga (Fleming o.fl. 1996) benda niðurstöður Jonsson og Jonsson (2017) til þess að blendingar eldishrygna og villtra laxa geti dreift erfðaeefni eldislaxa yfir stór svæði. Miðað við reynslu Norðmanna virðist eina leiðin til að koma í veg fyrir skaðleg áhrif eldislaxa á villta laxastofna vera að ala ófrjóan lax eða ala hann í lokuðum kerjum, t.d. á landi í svokölluðum endurnýtingarkerfum. Miklar framfarir hafa orðið á þessum sviðum á undanförunum árum. Á Íslandi t.a.m. eru endurnýtingarkerfi á landi nú þegar nýtt í eldi. Lax er alinn í slíkum kerfum víðsvegar í heiminum og hefur verið áætlað að heimsframleiðsla gæti mögulega numið 150.000 tonnum árið 2020 (Aukner og Hanstad 2017). Það er svipað framleiðslumagn og framleiðendur lax í sjókvíum á Íslandi stefna á.

Niðurstöður rannsóknarinnar benda til að laxastofnar á Vestfjörðum myndi sérstakan erfðahóp með mismikil tengsl við aðra stofna eða erfðahópa á landinu (5. og 6. mynd). Þannig má líta á að þeir hafi verndargildi út frá sjónarmiðum um varðveislu líffræðilegs fjölbreytileika (Pamilo og Savolainen 1999; Taylor o.fl. 2010). Landnám lax á Íslandi eftir ísöld byrjaði mögulega í Breiðafirði og færðist síðan norður og austur eftir því sem jöklar hopuðu (Ólafsson o.fl. 2014a). Þótt tengsl mismunandi erfðahópa hafi aðeins verið lítillega könnuð í þessu verkefni virðast fyrirbyggjandi niðurstöður benda til að lax á Vestfjörðum sé skyldari laxi á Norður- og Norðausturlandi en laxi innst í Breiðafirði (5. og 6. mynd). Greining á sögulegu genaflæði (Palstra o.fl. 2007) og tíma aðskilnaðar stofna (Pavey o.fl. 2010), gæti mögulega varpað ljósi á landnámssögu stofna á Vestfjörðum. Greining á laxastofnum Barðastrandar, Ísafjarðardjúps og Húnaflóa myndi styðja við slíka rannsókn. Meðal vestfirskra laxastofna skar Bjarnadalsá sig úr en hún flokkaðist með stofnum á Norður- og Norðausturlandi (5. og 6. mynd). Ekki er útilokað að það stafi af seiðasleppingum en frekari greining á svæðinu líkt og lýst var að ofan gæti mögulega varpað ljósi á það. Annars virðast gögnin ekki benda til þess að seiðasleppingar úr stofnum af öðrum svæðum skýri stofngerð lax á Vestfjörðum líkt og t.d. þær gætu gert í Krossá á Skarðsströnd (Ólafsson o.fl. 2014a).

Samkvæmt Jóni Bjarnasyni, bónda á bænum Hvestu í Arnafirði, er lax í Ketildölunum haustgöngulax, þ.e. hann gengur aðallega upp í árnar á haustin (Leó Alexander Guðmundsson o.fl. 2017). Slíkir stofnar eru þekktir erlendis í fremur vatnslitlum ám (Jonsson og Jonsson 2011) líkt og einkenna Vestfirði. Vísbendingar eru um að lax sé að nema ný búsvæði á Vestfjörðum, líklega vegna bættra umhverfisskilyrða (Sigurður Már Einarsson og Jón S.

Ólafsson 2016), en ekki er hægt að útiloka þann möguleika að lítil vitneskja um lax á svæðinu stafi m.a. af því að hann gangi í ár utan veiðitíma.

Í ljósi vísbendinga um erfðablöndun villts lax og eldislax í nokkrum stofnum Vestfjarða er ljóst að stórefla þarf rannsóknir á umfangi erfðablöndunar, afdrifum blendinga og á líffræði þeirra stofna sem kunna að verða fyrir skaða. Niðurstöðurnar benda einnig til að eldislax gangi í ár þótt ekki sé tilkynnt um slyssleppingar. Rannsóknin er mikilvægt innlegg í vinnu Hafrannsóknarstofnunar varðandi vöktun á áhrifum laxeldis á villta laxastofna og áhættumats vegna erfðablöndunar (Ragnar Jóhannsson o.fl. 2017).

Þakkir

Höfundar þakka Sigurði Guðjónssyni fyrir aðkomu að undirbúningi og framkvæmd verkefnis og Guðbjörgu Ólafsdóttur og öðru starfsfólki Matís fyrir erfðagreiningu sýna og gott samstarf. Guðni Guðbergsson las yfir handrit og kom með gagnlegar ábendingar.

Verkefnið var styrkt af umhverfissjóði sjókvíaeldis. Með sama styrk voru erfðasýni tekin úr 19 laxastofnum í Breiðafirði og Húnaflóa árið 2016. Tilgangur þeirrar sýnatöku var að búa til lífsýnasafn sem endurspeglar erfðasamsetningu laxastofna í nánd við eldissvæði fyrir möguleg eldisáhrif.

Höfundar vilja minnast góðs félaga, Kristins Ólafssonar, og hans framlags til rannsókna á laxfiskum en hann lést fyrir skömmu langt fyrir aldur fram.

Heimildir

- Allendorf, F.W. og Phelps, S.R. (1981). Use of allelic frequencies to describe population structure. *Canadian Journal of Fisheries and Science*, 38: 1507 – 1514.
- Anderson, E.C. og Dunham, K.K. (2008). The influence of family groups on inferences made with the program Structure. *Molecular Ecology Resources*, 8: 1219 – 1229.
- Anon (2007). *Which risk factors relating to spread of Infectious Salmon Anaemia (ISA) require development of management strategies?* Norwegian Scientific Committee for Food Safety. 68 bls.
- Anon (2016). *Rømt oppdrettslaks i vassdrag. Rapport fra det nasjonale overvåkingsprogrammet 2015*. Fisken og havet, særnr. 2b–2016. 55 bls.
- Anon (2017). *Status for norske laksebestander i 2017*. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr. 10. 152 bls.
- Aukner, A. og Hanstad, T.B. (2017). Land-based farming. DNB Markets. Sótt 3. ágúst 2017 af <http://tekset.no/wp-content/uploads/2017/02/22-Hanstad.pdf>
- Behnke, R.J. (1972). The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 29: 639 – 671.
- Belkhir, K., Borsa, P., Chikhi, L., Raufaste, N. og Bonhomme, F. (2004). *GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations*. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Bolstad, G.H., Hindar, K., Robertsen, G., Jonsson, B., Sægvog, H., Diserud, O.H., Fiske, P., Jensen, A.J., Urdal, K., Næsje, T.F., Barlaup, B.T., Florø-Larsen, B., Lo, H., Niemelä, E. og Karlsson, S. (2017). Gene flow from domesticated escapes alters the life history of wild Atlantic salmon. *Nature Ecology & Evolution*, 1: 0124.
- Bourret, V., O'Reilly, P.T., Carr, J.W., Berg, P.R. og Bernatchez, L. (2011). Temporal change in genetic integrity suggests loss of local adaptation in a wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) population following introgression by farmed escapees. *Heredity*, 106: 500 – 510.
- Candy, J.R. og Beacham, T.D. (2000). Patterns of homing and straying in southern British Columbia coded-wire tagged chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) populations. *Fisheries Research*, 47: 41 – 56.
- Cauwelier, E. Gilbey, J., Jones, C.S., Noble, L.R. og Verspoor, E. (2012). Asymmetrical viability in backcrosses between highly divergent populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*): implications for conservation. *Conservation Genetics*, 13: 1665 – 1669.
- Costello, M.J. (2009). How sea lice from salmon farms may cause wild salmonid declines in Europe and North America and be a threat to fishes elsewhere. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276: 3385 – 3394.
- Coulson, M. (2013). *Report on genetic tool development for distinguishing farmed vs. wild Fish in Scotland*. Report for the Managing Interactions Aquaculture Project 2011/12. 34 bls.
- Cunningham, C.I., Cooke, J.E.K., Dang, S., Davis, C.S., Cooke, B.J. og Coltman, D.W. (2011). Mountain pine beetle host-range expansion threatens the boreal forest. *Molecular Ecology*, 20: 2157 – 2171.
- Dempster, T., Arechavala-Lopez, P., Barrett, L. T., Fleming, I. A., Sanchez-Jerez, P. og Uglem, I. (2016). Recapturing escaped fish from marine aquaculture is largely unsuccessful: alternatives to reduce the number of escapees in the wild. *Reviews in Aquaculture*, doi: 10.1111/raq.12153
- DFO (2013). *Potential effects surrounding the importation of European-origin cultured Atlantic salmon to Atlantic salmon populations and habitats in Newfoundland*. Canadian Science Advisory Secretariat Science Advisory Report 2013/050. 13 bls.
- „DFO study confirms „widespread“ mating of farmed, wild salmon in N.L.“ (2016). Sótt 1. ágúst 2017 af <http://www.cbc.ca/news/canada/newfoundland-labrador/farmed-salmon-mating-with-wild-in-nl-dfo-study-1.3770864>
- Diserud, O.H., Hindar, K., Karlsson, S., Glover, K. og Skaala, Ø. (2017). *Genetisk påvirkning av rømt oppdrettslaks på ville laksebestander – status 2017*. NINA Rapport 1337. 55 bls.

Ellis, J. S., Gilbey, J., Armstrong, A., Balstad, T., Cauwelier, E., Cherbonnel, C., Consuegra, S., Cross, T.F., Crozier, W., Dillane, E., Ensing, D., Garcia de Leániz, C., Garcia-Vázquez, E., Griffiths, A.M., Hindar, K., Hjörleifsdóttir, S., Knox, D., Machado-Schiaffino, G., McGinnity, P., Meldrup, D., Nielsen, E.E., Ólafsson, K., Primmer, C.R., Prodohl, P., Stradmeyer, L., Vähä, J.-P., Verspoor, E., Wennevik, V. og Stevens, J. R. (2011). Microsatellite standardization and evaluation of genotyping error in a large multi-partner research programme for conservation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Genetica*, 139: 353 – 367.

Erfðanefnd landbúnaðarins (2017). Erfðanefnd landbúnaðarins telur að áætlanir um stóraukið laxeldi í sjókvíum hafi ófyrirséðar afleiðingar og ráðleggur stöðvun á útgáfu leyfa. Ályktun erfðanefndar landbúnaðarins birt 2. júní 2017. Sótt 29. Júlí 2017 af <https://www.agrogen.is/news/erfdanefnd-landbunadarins-telur-ad-aaetlanir-um-storaukid-laxeldi-i-sjokvium-hafi-ofyrirsedar-afleiðingar-og-radleggur-stodvun-a-utgafu-leyfa/>

European Food Safety Authority (EFSA) (2012). EFSA Panel on Animal Health and Welfare (AHAW); Scientific Opinion on infectious salmon anaemia. *EFSA Journal*, 10: 2971.

Excoffier, L. og Lischer, H.E.L. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10: 564 – 567.

Falush, D., Stephens, M. og Pritchard, J.K. (2003). Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, 164: 1567 – 1587.

Finnegan, A.K., Griffiths, A.M., King, R.A., Machado-Schiaffino, G., Porcher, J.-P., Garcia-Vazquez, E., Bright, D. Og Steven, J.R. (2013). Use of multiple markers demonstrates a cryptic western refugium and postglacial colonisation routes of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in northwest Europe. *Heredity*, 111: 34 – 43.

Fiskistofa (2016). *Ársskýrsla 2015*. 28 bls.

Fiskistofa (2015). *Ársskýrsla 2014*. 32 bls.

Fleming, I.A., Hindar, K., Mjølnerød, I.B., Jonsson, B., Balstad, T. og Lamberg, A. (2000). Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B-Biological Sciences*, 267: 1517 – 1523.

Fleming, I.A., Jonsson, B., Gross, M.R. og Lamberg, A. (1996). An experimental study of the reproductive behaviour and success of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Applied Ecology*, 33: 893 – 905.

Fraser, D.J., Weir, L.K., Bernatchez, L., Hansen, M.M. og Taylor, E.B. (2011). Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis. *Heredity*, 106: 404 – 420.

Garcia de Leaniz, C., Fleming, I.A., Einum, S., Verspoor, E., Jordan, W.C., Consuegra, S., Aubin-Horth, N., Lajus, D., Letcher, B.H., Youngson, A.F., Webb, J.H., Vøllestad, L.A., Villanueva, B., Ferguson, A. og Quinn, T.P. (2007). A critical review of adaptive genetic variation in Atlantic salmon: implications for conservation. *Biological Reviews*, 82: 173 – 211.

Glover, K.A., Pertoldi, C., Wennievik, V., Kent, M og Skaala, O. (2013). Atlantic salmon populations invaded by farmed escapees. Quantifying genetic introgression with a Bayesian approach and SNPs. *BMC Genetics*, 14: 74.

Glover, K.A., Quintela, M., Wennevik, V., Besnier, F., Sørvik, A.G.E. og Skaala, Ø. (2012). Three decades of farmed escapees in the wild: a spatio-temporal analysis of Atlantic salmon population genetic structure throughout Norway. *PLoS One* 7: e43129.

Godoy, M.G., Kibenge, M.J., Suarez, R., Lazo, E., Heisinger, A., Aguinaga, J., Bravo, D., Mendoza, J., Llegues, K.O., Avendano-Herrera, R., Vera, C., Mardones, F. og Kibenge, F.S. (2013). Infectious salmon anaemia virus (ISAV) in Chilean Atlantic salmon (*Salmo salar*) aquaculture: emergence of low pathogenic ISAV-HPR0 and re-emergence of virulent ISAV-HPRDelta: HPR3 and HPR14. *Virology Journal*, 10: 344.

Goldstein, D.B og Schlötterer, C. (ritstj.) (1999). *Microsatellites: Evolution and applications*. Oxford University Press, Oxford. 352 bls.

Goudet, J. (2001). FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3.2). Available from <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>

Guðjónsson, S. (1991). Occurrence of reared salmon in natural salmon rivers in Iceland. *Aquaculture*, 98: 133 – 142.

Guðjónsson, S. og Scarnecchia, D.L. (2009). "Even the evil need a place to live": wild salmon, salmon farming, and zoning of the Icelandic coastline. *Fisheries*, 34: 477 – 486.

Guðmundsson, L.A., Guðjónsson, S., Marteinsdóttir, G., Scarnecchia, D.L., Daniëlsdóttir, A.K. og Pampoulie, C. (2013). Spatio-temporal effects of stray hatchery-reared Atlantic salmon *Salmo salar* on population genetic structure within a 21 km-long Icelandic river system. *Conservation Genetics*, 14: 1217 – 1231.

Hansen, M.M., Nielsen, E.E. og Mensberg, K.-LD. (1997). The problem of sampling families rather than populations: relatedness among individuals in samples of juvenile brown trout *Salmo trutta* L. *Molecular Ecology*, 6: 469 – 474.

Hasselman, D.J., Argo, E.E., McBride, M.C., Bentzen, P., Schultz, T.F., Perez-Umphrey, A.A. og Palkovacs, E.P. (2014). Human disturbance causes the formation of a hybrid swarm between two naturally sympatric fish species. *Molecular Ecology*, 23: 1137 – 1152.

Heino, M., Svåsand, T., Wennevik, V. og Glover, K.A. (2015). Genetic introgression of farmed salmon in native populations: quantifying the relative influence of population size and frequency of escapees. *Aquaculture Environmental Interactions*, 6: 185 – 190.

Hindar, K., Ryman, N. og Utter, F. (1991). Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 48: 945 – 957.

Ingi Rúnar Jónsson og Þórólfur Antonsson (2004). *Laxar af eldisuppruna endurheimtir á Austurlandi sumarið 2003*. Veiðimálastofnun, VMST-R/0403. 14 bls.

Jansen, P.A., Kristoffersen, A.B., Viljugrein, H., Jimenez, D., Aldrin, M. og Stien, A. (2012). Sea lice as a density-dependent constraint to salmonid farming. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 279: 2330 – 2338.

Jensen, Ø., Dempster, T., Thorstad, E.B., Uglem, I. og Fredheim, A. (2010). Escapes of fish from Norwegian sea-cage aquaculture: causes, consequences and methods to prevent escape. *Aquaculture Environmental Interactions*, 1: 71 – 83.

Jonsson, B. og Jonsson, N. (2011). *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout: Habitat as a template for life histories*. Fish & Fisheries Series, 33. bindi. Springer, New York. 708 bls.

Jonsson, B. og Jonsson N. (2017). Maternal inheritance influences homing and growth of hybrid offspring between wild and farmed Atlantic salmon. *Aquaculture Environmental Interactions*, 9: 231 – 238.

Jorde, P.E. og Ryman, N. (1996). Demographic genetics of brown trout (*Salmo trutta*) and estimation of effective population size from temporal change of allele frequencies. *Genetics*, 143: 1369 – 1381.

Jóhannes Sturlaugsson (2016). *Rannsókn á fiskistofnum í ám í Ketildölum 2015*. Laxfiskar – fiskirannsóknir í ám, vötnum og sjó. 11 bls.

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

Kjærner-Semb, E., Ayllon, F., Furmanek, T., Wennevik, V., Dahle, G., Niemelä, E., Ozerov, M., Vähä, J.-P., Glover, K.A., Rubin, C.J., Wargelius, A. og Edvardsen, R.B. (2016). Atlantic salmon populations reveal adaptive divergence of immune related genes - a duplicated genome under selection. *BMC Genomics*, 17: 610.

Krkošek M., Crawford W.R., Patrick G., Gargan P.G., Skilbrei O.T., Finstad B. og Todd, C.D. (2012). Impact of parasites on salmon recruitment in the Northeast Atlantic Ocean. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 280: 2012 – 2359.

Langella, O. (1999). Populations 1.2.32. Population genetic software: individuals or populations distances based on allelic frequencies, phylogenetic trees, file conversions. Aðgengilegt á vefslóðinni http://www.bioinformatics.org/project/?group_id=84

Larsen, P.F., Hansen, M.M., Nielsen, E.E., Jensen, L.F. og Loeschcke, V. (2005). Stocking impact and temporal stability of genetic composition in a brackish northern pike population (*Esox lucius* L.), assessed using microsatellite DNA analysis of historical and contemporary samples. *Heredity*, 95: 136 – 143.

Leó Alexander Guðmundsson (2007). *Spatial and temporal genetic composition of Atlantic salmon (Salmo salar) in River Elliðaár, Iceland*. Líffræðiskor Háskóla Íslands, 45 eininga ritgerð til MSc prófs. 89 bls.

Leó Alexander Guðmundsson (2014). *Upprunagreining á löxum veiddum í Patreksfirði í júlí 2014*. Veiðimálastofnun, VMST/14046. 29 bls.

Leó Alexander Guðmundsson, Guðni Guðbergsson, Halla Margrét Jóhannesdóttir og Eydís Njarðardóttir (2014). *Rannsókn á löxum veiddum í Patreksfirði í ágúst 2014*. VMST/14047. 34 bls.

Leó Alexander Guðmundsson, Ragnhildur Þ. Magnúsdóttir og Sigurður Már Einarsson (2017). *Útbreiðsla og þéttleiki seiða laxfiska á Vestfjörðum, frá Súgandafirði til Tálknafjarðar*. Hafrannsóknastofnun, HV 2017-004. 16 bls.

Leó Alexander Guðmundsson og Sigurður Guðjónsson (2013). *Notkun erfðamarka til að greina strokulax úr sjókvíældi og erfðablöndun við villtan lax*. Lokaskýrsla vegna AVS verkefnisins V 014-13. 15 bls.

Lynch, M. (1991). The genetic interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. *Evolution*, 45: 622 – 629.

Marie, A.D., Bernatchez, L. og Garant, D. (2011). Empirical assessment of software efficiency and accuracy to detect introgression under variable stocking scenarios in brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Conservation Genetics*, 12: 1215 – 1227.

MAST (2010). *Ársskýrsla dýralæknis fisksjúkdóma 2009*. 20 bls.

MAST (2017). *Ársskýrsla dýralæknis fisksjúkdóma 2016*. 44 bls.

McGinnity, P., Prodöhl, P., Ferguson, A., Hynes, R., Maoiléidigh, N. Ó., Baker, N., Cotter, D., O’Hea, B., Cooke, D., Rogan, G., Taggart, J. og 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.

Miller, K.M., Teffer, A., Tucker, S., Li, S., Schulze, A.D., Trudel, M., Juanes, F., Tabata, A., Kaukinen, K.H., Ginther, N.G., Ming, T.J., Cooke, S.J., Hipfner, J.M., Patterson, D.A. og Hinch, S.G. (2014). Infectious disease, shifting climates, and opportunistic predators: cumulative factors potentially impacting wild salmon declines. *Evolutionary Applications*, 7: 812 – 855.

Morris, M.R.J., Fraser, D.J., Heggelin, A.J., Whoriskey, F.G., Carr, J.W., O’Neil, S.F. og Hutchings, J.A. (2008). Prevalence and recurrence of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) in eastern North American rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65: 2807 – 2826.

Naylor, R., Hindar, K., Fleming, I.A., Goldberg, R., Williams, S., Volpe, J., Whoriskey, F., Eagle, J., Kelso, D. og Mangel, M. (2005). Fugitive salmon: assessing the risks of escaped fish from net-pen aquaculture. *BioScience*, 55: 427 – 437.

Nei, M., Tajima, F. og Tateno, Y. (1983). Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. II. Gene frequency data. *Journal of Molecular Evolution*, 19: 153 – 170.

Nielsen, E.E., Bach, L.A. og Kotlicki, P. (2006). HYBRIDLAB (version 1.0): a program for generating simulated hybrids from population samples. *Molecular Ecology Notes*, 6: 971 – 973.

NOAA (2016). Fishery management plan for regulating offshore marine aquaculture in the Gulf of Mexico (Gulf Aquaculture Plan). Sótt 1. ágúst 2017 af

http://sero.nmfs.noaa.gov/sustainable_fisheries/gulf_fisheries/aquaculture/

O’Connel, M. og Wright, J.M. (1997). Microsatellite DNA in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7: 331 – 363.

Ozerov, M., Vasemägi, A., Wennevik, V., Diaz-Fernandez, R., Kent, M., Gilbey, J., Prusov, S., Niemelä, E. og Vähä, J.-P. (2013). Finding markers that make a difference: DNA pooling and SNP-arrays identify population informative markers for genetic stock identification. *PLoS ONE*, 8: e82434.

Ólafsson, K., Pampoulie, C., Hjörleifsdóttir, S., Guðjónsson, S. og Hreggviðsson, G.Ó. (2014a). Present-day genetic structure of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Icelandic rivers and ice-cap retreat models. *PLoS ONE* 9: e86809.

Ólafsson, K., Pampoulie, C., Hjörleifsdóttir, S., Guðjónsson, S., og Hreggviðsson, G.Ó. (2014b). Data from: Present-day genetic structure of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Icelandic rivers and ice-cap retreat models. Dryad Digital Repository. <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.60kk5>

- Page, R.D.M. (1996). TreeView: an application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applications in the Biosciences*, 12: 357 – 358.
- Palstra, F.P., O'Connell, M.F. og Ruzzante, D.E. (2007). Population structure and gene flow reversals in Atlantic salmon (*Salmo salar*) over contemporary and long-term temporal scales: effects of population size and life history. *Molecular Ecology*, 16: 4504 – 4522.
- Pamilo, P. og Savolainen, O. (1999). Post-glacial colonization, drift, local selection and conservation value of populations: a northern perspective. *Hereditas*, 130: 229 – 238.
- Pavey, S.A., Nielsen, J.L. og Hamon, T.R. (2010). Recent ecological divergence despite migration in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Evolution*, 64: 1773 – 1783.
- Perrier, C., Baglinière, J.-L. og Evanno, G. (2013). Understanding admixture patterns in supplemented populations: a case study combining molecular analyses and temporally explicit simulations in Atlantic salmon. *Evolutionary Applications*, 6: 218 – 230.
- Perrier, C., Grandjean, F., Le Gentil, J., Cherbonnel, C. og Evanno, G. (2011). A species-specific microsatellite marker to discriminate European Atlantic salmon, brown trout, and their hybrids. *Conservation Genetic Resources*, 3: 131 – 133.
- Plarre, H., Nylund, A., Karlsen, M., Brevik, Ø., Sæther, P.A. og Vike, S. (2012). Evolution of infectious salmon anaemia virus (ISA virus). *Archives of Virology*, 157: 2309 – 2326.
- Pritchard, J.K., Stephens, M. og Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945 – 959.
- Quilodrán, C.S., Currat, M. og Montoya-Burgos, J.I. (2014). A general model of distant hybridization reveals the conditions for extinction in Atlantic salmon and brown trout. *PLoS ONE* 9: e101736.
- Quintela, M., Wennevik, V., Sørvik, A.G.E., Skaala, Ø., Skilbrei, O.T., Urdal, K., Barlaup, B.T. og Glover, K.A. (2016). Siblingship tests connect two seemingly independent farmed Atlantic salmon escape events. *Aquaculture Environmental Interactions*, 8: 497 – 509.
- Ragnar Jóhannsson, Sigurður Guðjónsson, Agnar Steinarsson og Jón Hlöðver Friðriksson (2017). *Áhættumat vegna mögulegrar erfðablöndunar milli eldislaxa og náttúrulegra laxastofna á Íslandi*. Hafrannsóknastofnun, HV 2017-027. 38 bls.
- Randi, E. (2008). Detecting hybridization between wild species and their domesticated relatives. *Molecular Ecology*, 17: 285 – 293.
- Raymond, M. og Rousset, F. (1995). GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, 86: 248 – 249.
- Reimer, T., Dempster, T., Wargelius, A., Fjellidal, P.G., Hansen, T., Glover, K.A., Solberg, M.F. og Swearer, S.E. (2017). Rapid growth causes abnormal vaterite formation in farmed fish otoliths. *Journal of Experimental Biology*, doi: 10.1242/jeb.148056.
- Reimer, T., Dempster, T., Warren-Myers, F., Jensen, A.J. og Swearer, S.E. (2016). High prevalence of vaterite in sagittal otoliths causes hearing impairment in farmed fish. *Nature*, 7: 273 – 279.
- Rice, W.R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43: 223 – 225.
- Rodriguez, E. (2017). Umræður að loknum fyrirlestri „All females are triploids“ í Háskóla Íslands 24. febrúar 2017.
- Rosenberg, N.A. (2004). DISTRUCT: a program for the graphical display of population structure. *Molecular Ecology Notes*, 4: 137 – 138.
- Rougemont, Q. og Bernatchez, L. (2017). Reconstructing the demographic history of Atlantic salmon (*Salmo salar*) across its distribution range using approximate Bayesian computations. bioRxiv 142372, doi: <https://doi.org/10.1101/142372>
- Sanz, N., Araguas, R.M., Fernández, R., Vera, M. og García-Marín, J.-L. (2009). Efficiency of markers and methods for detecting hybrids and introgression in stocked populations. *Conservation Genetics*, 10: 225 – 236.

- Skaala, Ø., Kålås, S. og Borgstrøm, R. (2013). Evidence of salmon lice-induced mortality of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in the Hardangerfjord, Norway. *Marine Biology Research*, 10: 279 – 288.
- Skaala, Ø., Wennevik, V. og Glover, K.A. (2006). Evidence of temporal genetic change in wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., populations affected by farm escapees. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 1224 – 1233.
- Sigurður Már Einarsson og Jón S. Ólafsson (2016). *Umhverfispættir og útbreiðsla laxfiska á vestanverðum Vestfjörðum*. Veðimálastofnun, VMST/16013. 20 bls.
- Skilbrei, O.T. (2010). Adult recaptures of farmed Atlantic salmon post-smolt allowed to escape during summer. *Aquaculture environment interactions*, 1: 147 – 153.
- Skilbrei, O.T., Heino, M. og Svåsand, T. (2015). Using simulated escape events to assess the annual numbers and destinies of escaped farmed Atlantic salmon of different life stages from farm sites in Norway. *ICES Journal of Marine Science*, 72: 670 – 685.
- Stewart, K.A., Austin, J.D., Zamudio, K.R. og Loughheed, S.C. (2016). Contact zone dynamics during early stages of speciation in a chorus frog (*Pseudacris crucifer*). *Heredity*, 116: 239 – 247.
- Svåsand T., Karlsen Ø., Kvamme B.O., Stien L.H., Taranger G.L. og Boxaspen K.K. (ritstj.) (2016). *Risikovurdering norsk fiskeoppdrett 2016*. Fisker og havet, særnr. 2-2016. 190 bls.
- Svenning, M-A., Kanstad-Hanssen, Ø., Lamberg, A., Strand, R., Dempson, J.B. og Fauchald, P. (2015). *Oppvandring og innslag av oppdrettslaks i norske lakseelver; basert på videoovervåking, fangstfeller og drivtelling*. NINA Rapport 1104. 53 bls.
- Sægrov, H. og Urdal, K. (2006). Rømt oppdrettslaks i sjø og elv; mengd og opphav. *Rådgivende Biologer AS rapport 947*. 21 bls.
- Taranger, G.L., Svåsand, T., Kvamme, B.O., Kristiansen, T. og Boxaspen, K.K. (ritstj.) (2014). *Risikovurdering norsk fiskeoppdrett 2013*. Fisker og havet, særnummer 2-2014. 155 bls.
- Taylor, E.B., Tamke, P., Keeley, E.R. og Parkinson, E.A. (2010). Conservation prioritization in widespread species: the use of genetic and morphological data to assess population distinctiveness in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) from British Columbia, Canada. *Evolutionary Applications*, 4: 100 – 115.
- Thorstad, E.B., Todd, C.D., Bjørn, P.A., Gargan, P.G., Vollset, K.W., Halttunen, E., Kålås, S., Uglem, I., Berg, M. og Finstad, B. (2014). *Effects of salmon lice on sea trout - a literature review*. NINA Report 1044. 162 bls.
- Utter, F. (2001). Patterns of subspecific anthropogenic introgression in two salmonid genera. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10: 265 – 279.
- Valdimar Ingi Gunnarsson (2002). *Hugsanleg áhrif eldislaxa á náttúrulega laxastofna*. Skýrsla gefin út af embætti veiðimálastjóra. 67 bls.
- Verspoor, E., Beardmore, J.A., Consuegra, S., García de Leániz, C., Hindar, K., Jordan, W.C., Koljonen, M-L., Mahkrov, A.A., Paava, T., Sánchez, J.A., Skaala, Ø., Titov, S. og Cross, T.F. (2005). Population structure in the Atlantic salmon: insights from 40 years of research into genetic protein variation. *Journal of Fish Biology*, 67: 3 – 54.
- Wang, J. (2004). Sibship reconstruction from genetic data with typing errors. *Genetics*, 166: 1963 – 1979.
- Waples, R.S. (1998). Separating the wheat from the chaff: Patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity*, 89: 438 – 450.
- Waples, R.S. (1999). Dispelling some myths about hatcheries. *Fisheries*, 24: 12 – 21.
- Waples, R.S. og Anderson, E.C. (2017). Purging putative siblings from population genetic data sets: a cautionary view. *Molecular Ecology*, 26: 1211 – 1224.

Viðaukar

Viðauki 1. Fjöldi seiða laxfiska erfðagreind í verkefninu eftir vatnsföllum og sýnatökustöðvum. Stærð sýnatökusvæða (m^2), hnit (GPS) og dagsetning veiða koma fram í töflu. Nr. sýnatökustöðva byggja á Leó Alexander Guðmundsson o.fl. (2017).

Appendix 1. Number of juvenile salmonids used in the genetic analysis by river ("vatnsfall", "N / heild") and sampling sites ("stöð", "N / stöð"). Sampling areas (m^2), coordinates (GPS) and sampling dates ("dagsetning") are given.

Vatnsfall - stöð	Staður	N / stöð	N / heild	m^2	N°	W°	Dagsetning
Suðurfossá	Rauðisandur		62	990	65,46214	-23,92647	04.11.16
Botnsá - 1	Tálknafjörður	20	55	54	65,58645	-23,75679	22.08.16
- 2	-	19		69	65,59187	-23,77900	22.08.16
- 2	-	16		192	65,59258	-23,78022	21.08.15
Selárdalsá	Arnarfjörður		39	88	65,78509	-23,98881	21.08.16
Fífustaðadalsá	Arnarfjörður		9	88	65,75375	-23,91264	21.08.16
Bakkadalsá	Arnarfjörður		43	88	65,73478	-23,81381	22.08.16
Dufansdalsá - 1	Fossfj./Arnarfj.	15	100	90	65,61546	-23,59218	21.08.16
- 2	-	44		71	65,62019	-23,57249	21.08.16
- 2	-	41		134	65,62028	-23,57219	20.08.15
Sunndalsá - 1	Trostansfj./Arnarfj.	39	149	90	65,60807	-23,39768	20.08.16
- 2	-	93		61	65,61430	-23,39924	20.08.16
- 2	-	17		138	65,61431	-23,39912	20.08.15
Mjólká	Borgarfj./Arnarfj.		16	83	65,77438	-23,16926	19.08.16
Hófsá	Borgarfj./Arnarfj.		4	370	65,78492	-23,18158	19.08.15
Kirkjubólssá - 2	Dýrafjörður	9	10	203	65,85446	-23,53725	19.08.16
- 2	-	1		367	65,85458	-23,53705	19.08.15
Lambadalsá	Dýrafjörður		5	101	65,85921	-23,30688	19.08.15
Núpsá	Dýrafjörður		2	214	65,92329	-23,57084	18.08.15
Sandsá - 2	Önundarfjörður	26	79	143	66,03271	-23,68448	18.08.16
- 2	-	44		213	66,03264	-23,68468	18.08.15
- 3	-	9		80	66,04556	-23,68729	17.08.16
Bjarnadalsá - 1	Önundarfjörður	2	40	157	65,94956	-23,42529	17.08.16
- 2	-	10		294	65,97491	-23,43613	17.08.16
- 2	-	22		242	65,97476	-23,43614	18.08.15
- 3	-	6		319	65,99501	-23,43692	17.08.16
Hestá	Önundarfjörður		4	292	65,07237	-23,32749	18.08.15
Staðará - 1	Súgandafjörður	14	84	117	66,10953	-23,51593	16.08.16
- 2	-	26		153	66,11349	-23,53491	16.08.16
- 3	-	23		175	66,12234	-23,56642	16.08.16
- 3	-	21		200	66,12190	-23,56638	17.08.15
Samtals: 16 - 31			701	5876			

Viðauki 2. Hrygningarárgangur og aldur seiða, sem erfðagreind voru í verkefninu, eftir vatnsföllum og sýnatökustöðvum. Gildi innan sviga sýna sýnastærð fyrir leiðréttingu vegna urriða, blendinga lax og urriða og systkinahópa.

Appendix 2. Spawning year-class ("hrygningarárg.") and age ("aldur") of juvenile salmon, analysed in this study, by river and sampling site ("vatnsfall-stöð"). Values within parenthesis represent sample sizes before correction for trout, salmon-trout hybrids and salmon sibling-groups.

Hrygningarárg. Aldur	2015 0+/ 	2014 1+/0+ 	2013 2+/1+ 	2012 3+/2+ 	2011 4+/3+ 	2010 5+/4+ 	2009 /5+
Vatnsfall-stöð							
Botnsá-1		6	5	9			
-2	1	6	6	6			
-2 (2015)			8 (10)	2 (3)	2 (3)		
Selárdalsá	24	1 (11)	3	1			
Fífustaðadalsá	2	1	5	1			
Bakkadalsá		6 (33)	5 (8)	1 (2)			
Dufansdalsá-1		1	5	9			
-2		12 (24)	9 (11)	3 (8)	1		
-2 (2015)			10 (22)		15 (19)		
Sunndalsá-1		14	14 (16)	1			
-2	26 (71)	6	19 (23)	1			
-2 (2015)		2 (7)	10				
Mjólká	1 (16)						
Hófsá					2		
Kirkjubólssá-1			1	8			
-1 (2015)			1				
Lambadalsá					5		
Núpsá							2
Sandsá-2	4	1	2 (6)	11	3 (4)		
-2 (2015)		0 (18)	1 (3)	9 (11)	2 (9)	3	
-3		1	4 (7)	0 (1)			
Bjarnadalsá-1				1		1	
-2			4	0 (4)	1	1	
-2 (2015)				1 (10)	12		
-3			5	1			
Hestá		3 (4)					
Staðará-1		4 (7)	2 (6)	0 (1)			
-2		8 (9)	10	3 (6)	1		
-3	6	5	10	2			
-3 (2015)			7	5 (6)	5	3	

Viðauki 3. Erfðamunur (F_{ST}) milli 34 laxastofna á Íslandi og eldissýnis af norskum uppruna. Sýnin frá Vestfjörðum, sem erfðagreind voru í þessu verkefni, voru án mögulegra blendinga villits lax og eldislax, fyrir utan sýnin Botnsá2_18 og Sunnd.2_22. Feitletuðu samanburðirnir voru ekki marktækir fyrir fjölda samanburða. Aðrir samanburðir voru marktækir ($P = 0,0000$).

Appendix 3. Genetic differentiation (F_{ST}) among 34 salmon populations in Iceland and a sample of non-native farmed sample ("Eldi") which is used in salmon farming in Iceland. Prior to the analysis, putative wild-farm hybrids were deleted from the Westfjord salmon samples except in the samples Botnsá2_18 og Sunnd.2_22. Bold values represent non-significant comparisons after sequential Bonferroni correction. Other comparisons were highly significant ($P = 0.0000$).

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	Eldi	
Kálfa_1	,11	,13	,11	,10	,10	,13	,14	,10	,11	,08	,11	,11	,11	,12	,12	,10	,10	,14	,10	,09	,09	,13	,14	,11	,12	,12	,14	,13	,15	,12	,12	,12	,13	,11	,11	,12	,16
Dalsá_2		,02	,01	,01	,01	,09	,07	,05	,05	,03	,07	,07	,06	,07	,07	,06	,06	,08	,06	,05	,05	,08	,08	,06	,08	,09	,09	,08	,08	,07	,06	,08	,07	,09	,07	,10	
Litla lax_3			,02	,02	,02	,12	,10	,06	,06	,04	,09	,09	,07	,08	,08	,07	,07	,11	,07	,07	,11	,10	,08	,10	,11	,12	,09	,10	,09	,08	,10	,09	,11	,10	,11	,11	
Hvítá_4				,00	,01	,10	,07	,05	,05	,03	,06	,07	,06	,07	,07	,06	,05	,10	,06	,05	,05	,08	,08	,06	,09	,09	,10	,07	,08	,08	,06	,09	,07	,08	,07	,11	
Ölfusá_5					,00	,08	,06	,05	,04	,02	,05	,05	,04	,05	,05	,04	,03	,07	,04	,04	,03	,07	,07	,05	,07	,08	,09	,07	,07	,06	,05	,08	,06	,08	,06	,09	
Sog_6						,09	,07	,04	,04	,02	,05	,05	,04	,05	,06	,04	,04	,07	,04	,03	,03	,07	,08	,04	,07	,08	,09	,07	,07	,07	,05	,08	,05	,07	,06	,08	
Elliðará_7							,02	,07	,08	,07	,05	,03	,04	,02	,05	,07	,06	,04	,05	,04	,04	,05	,08	,06	,06	,07	,06	,10	,08	,06	,05	,06	,06	,08	,06	,13	
Leirv_8								,05	,05	,05	,04	,02	,02	,01	,03	,06	,05	,04	,02	,02	,02	,05	,07	,05	,04	,04	,05	,06	,05	,04	,03	,04	,04	,06	,04	,12	
Grímsá_9								,02	,02	,05	,05	,05	,05	,05	,05	,05	,06	,05	,07	,02	,03	,03	,07	,08	,06	,05	,05	,06	,06	,06	,04	,04	,06	,04	,05	,04	,11
Kjarrá_10									,02	,06	,06	,05	,06	,06	,06	,06	,06	,07	,03	,04	,04	,07	,09	,05	,06	,06	,07	,06	,07	,05	,05	,06	,04	,05	,05	,11	
Litla Þv_11										,05	,04	,04	,04	,04	,05	,04	,04	,06	,03	,02	,02	,06	,06	,04	,06	,06	,06	,05	,05	,04	,04	,06	,04	,04	,04	,10	
Langa_12											,02	,03	,03	,03	,05	,04	,04	,05	,04	,03	,03	,04	,06	,04	,05	,06	,06	,07	,06	,04	,04	,05	,04	,05	,04	,11	
Haukad_13											,01	,01		,02	,03	,04	,04	,02	,02	,02	,03	,06	,03	,03	,03	,04	,04	,06	,04	,04	,02	,04	,03	,04	,03	,10	
Laxá í D_14														,02	,04	,04	,04	,03	,03	,02	,02	,04	,07	,04	,05	,06	,06	,06	,05	,04	,03	,05	,05	,06	,05	,10	
Krossá_15															,03	,05	,04	,03	,03	,02	,02	,04	,07	,04	,04	,05	,05	,07	,05	,04	,03	,04	,05	,04	,12		
Suðurf_16															,04	,03	,04	,03	,03	,03	,05	,06	,05	,04	,05	,05	,05	,03	,02	,02	,03	,03	,04	,03	,13		
Botnsá1_17															,00	,05	,03	,02	,02	,05	,05	,05	,05	,05	,05	,06	,06	,04	,04	,03	,02	,04	,03	,05	,03	,11	
Botnsá2_18																	,05	,03	,01	,01	,04	,05	,04	,05	,04	,05	,06	,06	,04	,04	,02	,02	,04	,03	,05	,09	
Selárda_19																			,03	,03	,03	,04	,07	,04	,02	,04	,05	,07	,07	,04	,03	,05	,04	,05	,05	,11	
Dufansd_20																				,01	,01	,04	,07	,03	,02	,04	,03	,03	,03	,02	,02	,03	,01	,03	,02	,10	
Sundnd.1_21																				,00	,03	,05	,03	,03	,03	,04	,05	,04	,04	,02	,02	,03	,02	,03	,02	,10	
Sundnd.2_22																					,03	,05	,03	,03	,04	,05	,04	,04	,04	,02	,02	,03	,02	,03	,02	,09	
Sandsá_23																						,06	,02	,06	,06	,06	,06	,06	,06	,05	,04	,05	,04	,06	,04	,12	
Bjarnad_24																									,07	,07	,07	,06	,07	,06	,04	,06	,05	,06	,04	,13	
Staðará_25																									,04	,05	,05	,06	,05	,04	,03	,04	,02	,04	,03	,11	
Laugard_26																										,04	,03	,05	,05	,03	,02	,03	,03	,03	,03	,12	
Blanda_27																										,00	,05	,05	,03	,03	,03	,04	,02	,04	,04	,11	
Svartá_28																											,05	,04	,03	,03	,03	,03	,03	,03	,03	,11	
Laxá í A_29																												,04	,03	,02	,04	,02	,04	,02	,02	,12	
Reykjad_30																													,03	,02	,03	,03	,03	,02	,13		
Svalb_31																														,01	,01	,02	,04	,02	,12		
Hafral_32																															,02	,01	,02	,01	,10		
Miðfj_33																																				,02	,13
Selá_34																																				,02	,12
Vesturd_35																																				,02	,12
Hofsá_36																																				,02	,12

Viðauki 4. Fjöldi urriðaseiða, lax-urriða blendinga (L-U), fiska af óþekktum uppruna og systkinahópa lax (fjöldi systkina innan sviga) eftir vatnsföllum sem fjarlægð voru úr sýnum fyrir erfðagreiningu.

Appendix 4. Number of juvenile brown trout ("urriðar"), salmon-trout hybrids ("L-U blendingar"), fish of unknown species ("óþekkt") and salmon sibling groups ("systkinahópar") (nr. of siblings within parenthesis) by river that were removed from samples prior to genetic analysis.

Vatnsfall	Urriðar	L-U blendingar	Óþekkt	Systkinahópar (- N)
Suðurfossá				
Botnsá		4		
Selárdalsá				1 (10)
Fífustaðadalsá				
Bakkadalsá		2		1 (29)
Dufansdalsá		12		3 (23)
Sunndalsá				8 (56)
Mjólká				1 (15)
Hófsá				
Kirkjubólsá				
Lambadalsá				
Núpsá				
Sandsá	18	3		3 (16)
Bjarnadalsá				1 (13)
Hestá		1	1	
Staðará		1	3	2 (8)
Samtals	18	23	4	20 (170)

Viðauki 5. Sýnastærð (N), arfblendni (reiknuð = H_o og væntanleg = H_s), fjölda genasamsæta (A) og fjölda genasamsæta leiðrétt fyrir sýnastærð (A_R) fyrir 34 laxastofna umhverfis Ísland ásamt sýni af eldislaxi, þess sem notaður er á Íslandi (af norskum uppruna). Gildin fyrir Botnsá og Sunndalsá eru með og án þeirra mögulegu blendinga villts lax og eldislax sem greindust í verkefninu. Reiknuð gildi byggja á erfðagögnum 13 örtungla og eru því ekki samanburðarhæf við gildin í töflu 1.

Appendix 5. Sample size (N), observed (H_o) and expected (H_s) heterozygosity, number of alleles (A) and allelic richness (A_R) among 34 Icelandic salmon samples and a sample of farmed salmon ("Eldi") used in Iceland (Norwegian origin). Highlighted rivers show values before and after deletion of putative wild-farmed hybrids identified in this study. Calculations are based on 13 microsatellites and the values are therefore not comparable to values in table nr. 1 which are based on 14 microsatellites.

Vatnsfall	N	H_o	H_s	A	A_R
Kálfá	81	0,64	0,61	84	66,9
Dalsá	81	0,69	0,66	94	75,7
Litla-Laxá	54	0,64	0,63	94	74,0
Hvítá	76	0,67	0,65	101	79,3
Ölfusá	84	0,70	0,68	110	82,8
Sog	88	0,70	0,69	105	83,3
Elliðaár	82	0,65	0,66	96	75,8
Leirvogsá	82	0,68	0,68	105	80,2
Grímsá	80	0,72	0,70	102	80,0
Kjarrá	87	0,69	0,68	101	80,1
Litla-Þverá	69	0,70	0,69	97	79,3
Langá	91	0,67	0,68	108	83,6
Haukadalsá	87	0,72	0,71	115	86,9
Laxá í Dölum	94	0,67	0,68	114	85,4
Krossá	68	0,70	0,68	97	80,3
Suðurfossá	62	0,68	0,65	98	79,2
Botnsá1	44	0,67	0,68	87	77,6
Botnsá2	51	0,70	0,70	104	85,7
Selárdalsá	28	0,74	0,70	88	79,7
Dufansdalsá	65	0,75	0,71	96	80,9
Sunndalsá1	88	0,72	0,71	109	86,2
Sunndalsá2	93	0,72	0,72	115	88,2
Sandsá	42	0,64	0,67	89	76,3
Bjarnadalsá	26	0,66	0,66	73	68,0
Staðará	71	0,72	0,71	101	82,0
Laugardalsá	85	0,69	0,69	108	82,1
Blanda	80	0,73	0,71	107	84,6
Svartá	71	0,67	0,69	105	81,9
Laxá í Aðaldal	72	0,68	0,67	97	75,7
Reykjadalsá	74	0,65	0,65	102	78,0
Svalbarðsá	66	0,67	0,66	108	82,2
Hafralónsá	78	0,71	0,71	113	86,6
Miðfjarðará	71	0,69	0,67	102	82,9
Selá	74	0,75	0,72	113	89,7
Vesturdalsá	62	0,72	0,68	97	79,3
Hofsá	91	0,69	0,69	108	84,3
Eldi	61	0,80	0,80	137	112,5

Viðauki 6. Aldur og hrygningarárgangur mögulegra blendinga villtra laxa og eldislaxa úr vestfirskum ám. Einnig er gefið upp hvaða ár seiðin voru veidd, nr. stöðva innan áa þar sem það á við, og *q*-gildi (erfðahlutdeild) úr STRUCTURE-greiningu.

Appendix 6. Age (“aldur”) and spawning year-class (“h. árgangur”) of putative wild-farmed salmon juvenile hybrids detected in this study in rivers in the Westfjords. Sample code, sampling year (“veidd”), nr. of sampling site (“stöð nr.”) and *q*-proportions from the STRUCTURE analysis are give.

Nr. seiða	Veidd	Stöð nr.	Aldur	H. árgangur	<i>q</i> -gildi
Botnsá-21	2016	2	1+	2014	0,008
Botnsá-56	2016	1	1+	2014	0,010
Botnsá-54	2016	1	1+	2014	0,273
Botnsá-36	2016	1	3+	2012	0,330
Botnsá-25	2016	2	1+	2014	0,369
Botnsá-24	2016	2	1+	2014	0,505
Botnsá-55	2016	1	1+	2014	0,600
Sunndalsá-112	2016	2	0+	2015	0,171
Sunndalsá-51	2016	2	0+	2015	0,634
Sunndalsá-94	2016	2	0+	2015	0,682
Sunndalsá-89	2016	2	0+	2015	0,810
Sunndalsá-144	2016	1	1+	2014	0,893
Selárdalsá-6	2016		2+	2013	0,833
Mjólka-2	2016		0+	2015	0,842
Mjólka-4	2016		0+	2015	0,710
Mjólka-5	2016		0+	2015	0,893
Mjólka-8	2016		0+	2015	0,883
Mjólka-11	2016		0+	2015	0,864
Mjólka-13	2016		0+	2015	0,748
Mjólka-14	2016		0+	2015	0,748
Mjólka-15	2016		0+	2015	0,876
Sandsá-1660	2015		3+	2011	0,872
Bjarnadalsá-13951	2015		3+	2011	0,886



HAFRANNSÓKNASTOFNUN

Rannsókn- og ráðgjafarstofnun hafs og vatna