

# Genetiska och ekologiska konsekvenser av fiskutsättningar



Miljöeffekter, åtgärder och kostnader i nu reglerade vatten, Ettapp 1  
Slutrapport

Torbjörn Järvi & Erik Petersson  
Fiskeriverket  
Sötvattenslaboratoriet

## Innehåll

<b>Sammanfattning</b>	<b>3</b>
<b>Abstract (sammanfattning på engelska)</b>	<b>3</b>
<b>Inledning</b>	<b>4</b>
<b>Bakgrund: genetiska konsekvenser</b>	<b>4</b>
<b>Definition på vild och odlad öring i Dalälven</b>	<b>5</b>
<b>Bakgrund: genetiska skillnader och likheter mellan vild och odlad Dalälvsöring</b>	<b>5</b>
<b>Bakgrund: beteende- och tillväxtstudier</b>	<b>5</b>
<i>Tillväxt</i>	<b>5</b>
<i>Aggressivitet</i>	<b>7</b>
<i>Antipredatorrespons</i>	<b>8</b>
<i>Parningsframgång hos öringhanar</i>	<b>8</b>
<b>Bakgrund: utsättning av romkorn</b>	<b>10</b>
<b>Resultat från detta projekt</b>	<b>11</b>
<i>Allmänt</i>	<b>11</b>
<i>Försöksbäcken</i>	<b>11</b>
<i>Försöksälven</i>	<b>15</b>
<b>Diskussion</b>	<b>19</b>
<b>Tillkännagivanden</b>	<b>22</b>
<b>Citerad litteratur</b>	<b>22</b>
<b>Litteraturlista</b>	<b>23</b>

## Sammanfattning

Den här studien visar att vild och odlad öring (*Salmo trutta*) från Dalälven klarar sig lika bra när de sätts ut som romkorn, eller om föräldrafiskarna får leka i det vilda. Däremot klarar sig fisk som gått i odling ett år sämre i det vilda än fisk som är född i det vilda. Överlevnaden hos vildfödd fisk är högre och även skillnader i morfologin kunde noteras. Laxfiskar är plastiska och anpassar sin morfologi efter de förhållanden som råder. Skillnaderna mellan odlad utsatt fisk och vildfödd fisk kan kvarstå ett helt år. Detta tyder förmodligen på att plasticiteten är mer uttalad tidigt i livet och/eller att ett urval sker för en viss typ av individer i odling och för en annorlunda typ i naturen. Således, romutsättning innebär att fisken får växa upp naturligt och att det bestånd utsättningen resulterar i blir bättre anpassat till det vattendrag som den sätts ut i. Den genetiska skillnaden mellan vild och odlad öring i Dalälven är obefintlig, genflödet från den odlade till den vilda är ca 80% per generation. Tidigare resultat från laborieförsök som påvisar skillnader mellan vild och odlad fisk härrör med största sannolikhet från skillnader som uppstår på en generation. Detta projekt har blivit en viktig pusselbit som lagts till tidigare gjorda arbeten när det gäller beteende och ekologi, även om mer finns att göra för att man ska få en mer fullständig bild av vilka effekter som odling medför. I dagens läge kan vi dock säga att odlingen i sig kraftigt påverkar den individuella fisken. Klart är det dock att det inte har så stor betydelse vilken stam (vild eller odlad) av fisk man tar in i odling. Om man tar in vild fisk på odling (rom från vilda föräldrar) och ingen genetisk variation går förlorad under denna process, kommer den fisk man sätter ut ändå att vara sämre anpassad till det vilda än den vildfödda fisken. Detta kan bli svårt att ta hänsyn till vid kompensationsodling, men är desto viktigare vid förvaltning av outbyggda vattendrag.

## Abstract

In this study we show that brown trout (*Salmo trutta*) of wild or sea-ranched origin from the river Dalälven perform equally well if stocked as eyed eggs or if the parental fish are allowed to spawn in the wild. However, fish that have been raised in a hatchery for one year do not perform as well as wild born fish of the same age. The survival of hatchery-reared fish was lower than for wild born fish at age one year. Differences in morphology were also noted between wild born and stocked hatchery-reared fish. Salmonid fishes usually are very plastic and adjust their morphology after the current environment. However, the morphological differences may remain for up to one year after stocking. This indicates that the plasticity is more pronounced early in life and/or that different individuals are selected for in hatchery compared to the wild environment. Thus, by planting eyed eggs the fish will emerge in a wild environment and will adapt to that environment. The genetic differences between wild and sea-ranched brown trout in River Dalälven is not significant, and the gene flow from the sea-ranched fish to the wild is about 80% per generation. Earlier laboratory results then are due to differences that have been achieved during one generation. This project has been an important part in the understanding of the effects hatchery rearing has on fish populations. In combination with earlier results, and hopefully with future research, we will get a good view of the different processes. Today it is clear that the choice of strain (wild born and sea-ranched) has little impact on the result. If eggs from wild-born adult fish are reared and raised in hatcheries, and if no genetic variation is lost during this process, the stocked fish will anyhow be inferior to wild born fish. This can be difficult to take into consideration in rivers with hydro-electrical power plants, but might be important for the managements of unexploited rivers.

## Inledning

Det finns en lång tradition av att sätta ut fisk i vårt land. Ibland är detta befogat, som när man vill kompensera för förstörda lek- och uppväxtområden i samband med uppförande av vattenmagasin. Ibland är det mindre befogat, som när man vill öka avkastningen. Oavsett vilken den bakomliggande orsaken är, utsätts den odlade fisken för urvalsmekanismer som skiljer sig från det naturliga. Man får en anpassning till odlingsmiljön, en s.k. domestiseringsprocess som startar så fort fisken tas in på odling<sup>1</sup>. Därför kan man förvänta sig att det uppstår skillnader mellan vilda och odlade stammar efter ett begränsat antal generationer<sup>2,3,4,5,6,7,8</sup>. Här presenterar vi översiktligt våra resultat från vår forskning som rör odlings- och utsättningsproblematik, samt mer ingående det arbete som vi har producerat inom ramen för detta projekt.

### Bakgrund: genetiska konsekvenser

En genetisk konsekvens av odling är ofta att flera delpopulationer i ett vattendrag slås samman och får utgöra grunden för en odlad population. Detta är förmodligen vanligast i stora vattendrag, t.ex. utbyggda älvar. Det man då riskerar är ”utavels-depression”, d.v.s. två eller fler lokalt anpassade bestånd blandas och avkomman är inte anpassad till någon del av vattendraget. I och för sig är ofta de lokala biotoperna förstörda vid en utbyggnad av ett vattendrag, men principen är giltig ändå.

En annan genetisk konsekvens av odling är att den genetiska variationen minskar i den odlade populationen, jämfört med den vilda. Om sedan de odlade fiskarna sätts ut i naturen, kommer den totala genetiska variationen hos den vildlevande populationen (den vildfödda + det odlade tillskottet) att bli mindre än hos den rent vilda. Detta beror på att den odlade populationen i stort sett alltid härrör från färre föräldrafiskar än den vilda. Eftersom överlevnaden i odlingen är ca 10 – 40 ggr större än i naturen, krävs färre föräldrafiskar i odling för att producera en viss mängd fisk. Om odla-sätta ut-proceduren upprepas kommer den genetiska variationen att minska kontinuerligt. Denna typ av genetisk förändring är slumpmässig. Nya resultat (se *Resultat från detta projekt* nedan) antyder emellertid att utsättningar av odlad fisk inte nödvändigtvis måste få negativa genetiska konsekvenser.

En tredje genetisk konsekvens är resultatet av det nya selektionstrycket som den odlade fisken utsätts för. Odlingen har bra med mat, inga rovdjur, sjukdomar förekommer frekvent och föräldrafiskarna paras ihop slumpmässigt<sup>9</sup>. I naturen är det i princip tvärtom på alla punkter. För att studera detta är det ofta fruktbart att göra beteendeförsök, eftersom beteenden snabbt svarar på förändrade förhållanden (ibland kan det räcka med en generation). Odlade stammar har, jämfört med sitt vilda ursprung, ofta högre tillväxtpotential, lägre aggressivitetsnivå, och sämre beteende mot rovdjur.

Odlingen i sig påverkar fisken, oavsett genetisk bakgrund. Odlad fisk klarar sig sämre än sina vildfödda jämnåriga gelikar. Man skulle kunna tro att detta borde balansera de negativa effekterna, och det gör det i viss mån. Dock förhåller det sig så att odlad fisk ofta sätts ut under flera år i sådana mängder att kvantitet slår ut kvalitet.

I vissa fall skulle inte ett vattendrags stam existera om inte odlingen fanns. I det avseendet har odlingsverksamheten räddat mycket genetisk information, de odlade populationerna är i det avseendet levande genbanker. Emellertid, om syftet med odlingen är att bevara det som gått förlorat, är man långsamt på väg att misslyckas.

## Definition på vild och odlad öring i Dalälven

Vid Fiskeriförsöksstationen i Älvkarleby tog man i slutet av 1960-talet in två externa stammar av öring, dels från Wisla (Polen) och Gullspångsälven<sup>10</sup>. För att kunna skilja dessa två stammar från Dalälvsöringen klippte man bukfenan på den odlade fisken, på Dalälvsöringen vänster, Gullspång höger och Wisla båda. Oklippt öring härstammar från de öringar som lekt i det vilda. Man har även, i mindre utsträckning, odlat oklippt öring och satt ut den oklippt. Detta innebär att det finns två stammar av Dalälvsöring i Dalälven, en rent odlad (i ca 7 generationer) och en blandad stam (vilda, odlade som lekt i den vilda, felvandrare från andra älvar, öring som ”sköljs ned uppströms ifrån, och de två införda stammarna). Det största bidraget till den oklippta stammen är dock oklippta föräldrar och odlad Dalälvsöring.

### Bakgrund: genetiska skillnader och likheter mellan vild och odlad Dalälvsöring

Tidigare studier av Dalälvsöring har visat på genetiskt betingade skillnader mellan den vilda och odlade stammen i en mängd olika karaktärer (se nedan), trots en stor potential för genflöde mellan stammarna. Två oberoende studier har dessutom visat på genfrekvensskillnader mellan stammarna i neutrala delar av arvsmassan, men det är oklart om dessa resultat verkligen speglar skillnader mellan stammarna. Anledningen är att man i dessa studier inte tog hänsyn till den temporala variationen i genfrekvenser inom respektive stam, vilket man bör göra eftersom denna variationskälla kan vara påtaglig, framförallt i små bestånd. Vi genomförde därför en stor genetisk analys av dalälvsöringen, där ett stort antal individer, insamlade under fyra år, analyserades med avseende på genetisk variation i enzym kodande loci samt i mikrosatelliter<sup>11</sup>. Vi analyserade materialet med hierarkiska modeller, där vi kunde studera skillnader mellan stammarna och samtidigt kontrollera för temporal variation inom respektive stam. Vi skattade även den effektiva populationsstorleken ( $N_e$ ) i respektive stam för att kunna göra en ungefärlig uppskattning av storleken på genflödet från den odlade till den vilda stammen.

Resultaten antyder att den genetiska skillnaden mellan stammarna är obefintlig eller mycket liten, samt att genflödet är påtagligt, ca 80 % per generation. Detta innebär att 80 % av generna hos vildfödda öringar är av odlad ursprung. Under sådana omständigheter förväntar man sig ingen genetisk differentiering mellan stammarna, genflödet är helt enkelt för stort för att skillnader skall ackumuleras. De skillnader som observerats i tidigare studier är sannolikt av sådan art som uppkommit under endast en generation på grund av att individer (familjer) med olik genetisk bakgrund gynnas i odlingen och i naturen. Dessa skillnader försvinner sannolikt vid varje reproduktionstillfälle då den vildfödda och odlade fisken blandas.

### Bakgrund: beteende- och tillväxtstudier

Tidigare studier som vi gjort vid Fiskeriförsöksstationen i Älvkarleby har visat på tydliga skillnader i beteende mellan vilda och odlade fiskar. Här tar vi upp några exempel för att belysa detta.

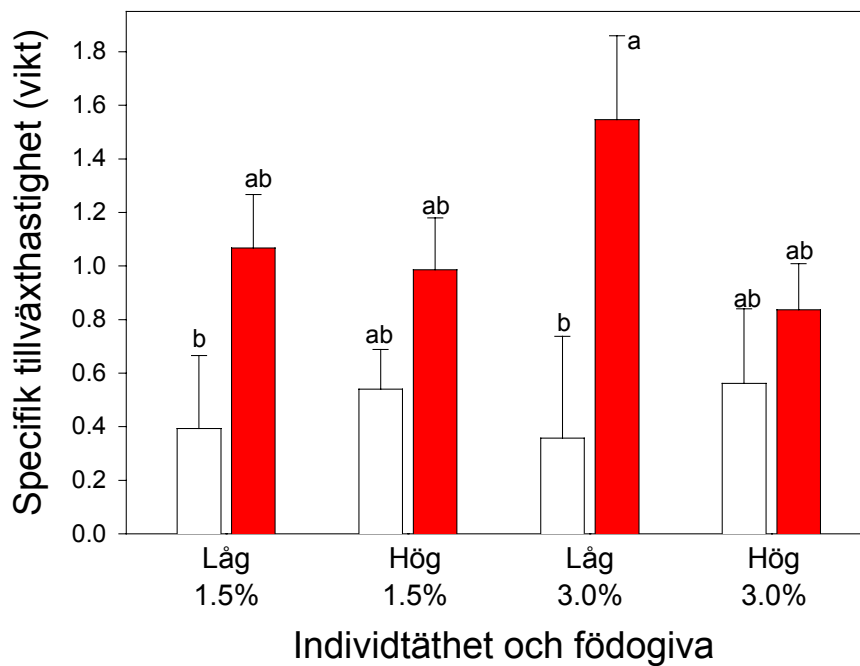
#### Tillväxt

I ett försök satte vi ut nykläckta startfodrade öringyngel<sup>12</sup> av vild eller odlad härkomst i 56×56 cm akvarier. De två kategorierna av öring blandades inte, utan endast ”rena” grupper användes i försöket. Försöksupplägget sammanfattas i Tabell 1.

**Tabell 1.** Utformningen av försök med nykläckta öringyngel, fet stil anger antalet individer i akvariet och kursiv stil mängden föda per kg kroppsvikt och dag som fisken fisk under försöket. Fisk av vild och odlad härkomst studerades separat, och antalet replikat var nio för varje behandling och kategori av fisk.

<b>3</b> <i>1.5%</i>	<b>3</b> <i>3.0%</i>
<b>50</b> <i>1.5%</i>	<b>50</b> <i>3.0%</i>

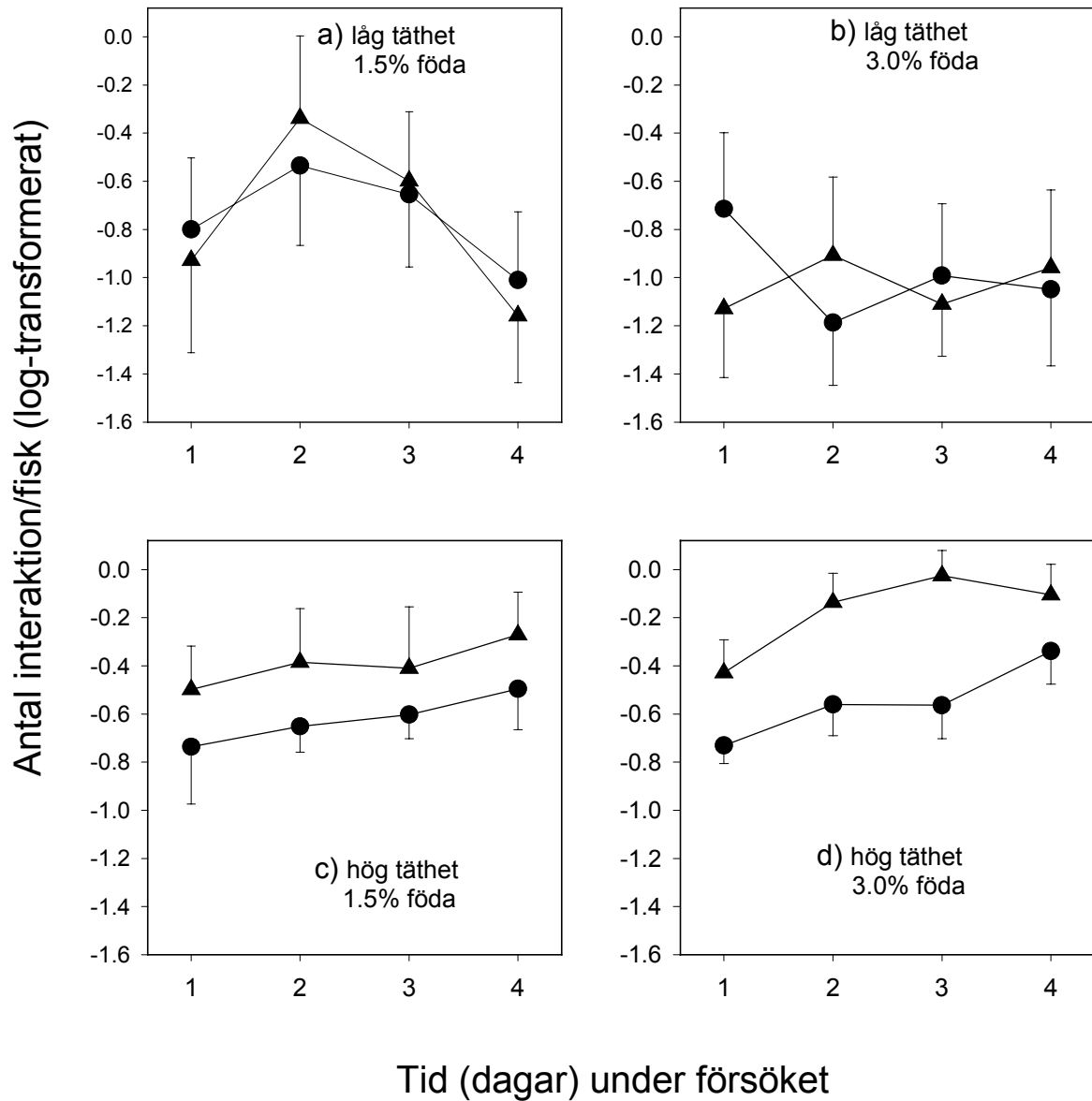
Fisken vägdes före och efter försöket. Som kan ses i Figur 1 växte fisk av odlad ursprung fortare än den av vilt ursprung.



**Figur 1.** Tillväxt av nykläck öringyngel, av vilt eller odlad ursprung, under olika tätheter och födogivor. Staplar med samma indexbokstav är inte signifikant skilda åt på 5%-nivån. Totalt sett så växer fisk av odlad ursprung fortare (ANOVA:  $F=14.11$ ,  $p<0.001$ ).

## Aggressivitet

I samma försöksupplägg som ovan<sup>12</sup> räknade vi också antalet aggressiva interaktioner mellan individerna i akvarierna. Som kan ses i Figur 2 skilde sig responsen mellan de olika behandlingarna. Vid hög täthet var vild fisk klart mer aggressiv, men inte vid låg täthet. Totalt sett var i dock antalet aggressiva handlingar per tidsenhet högre hos de vilda.



**Figur 2.** Antalet aggressiva interaktioner mellan individer av nykläckta öringyngel, av vilt eller odlad ursprung, under olika tätheter och födogivor. Totalt sett var fiskar av vilt ursprung aggressivare än de av odlad ursprung (ANOVA:  $F=4.00$ ,  $p<0.05$ ).

### Antipredatorrespons

Öringyngel av vilt eller odlat ursprung eller båda reciproka korsningarna märktes och sattes ut i 60×60 cm akvarier, 12 fiskar i varje akvarium<sup>13</sup>. I hälften av akvarierna var en hägerattrapp monterad (Figur 3). Försöket pågick i 13 dagar och under dag 5, 8-13 ”attackerade” hägerattrappen, en gång per dag. Fisken mättes och vägdes både före och efter försöket. Som kan ses i Figur 4 var det endast vild fisk som svarade på predatornärvaron, i detta fall genom minskad tillväxt.

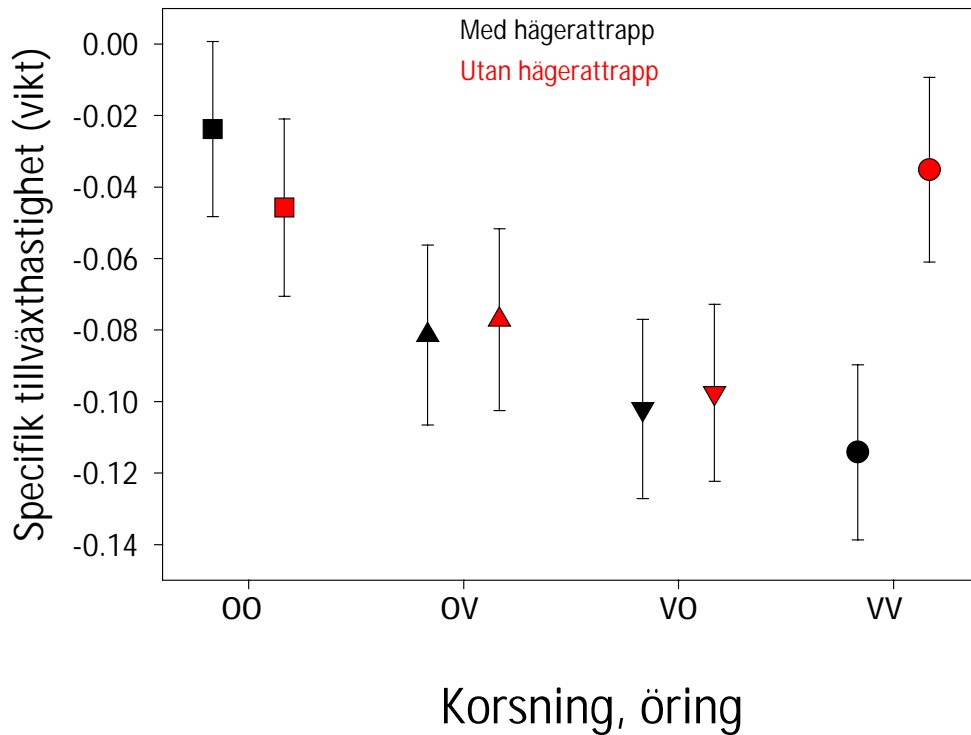


**Figur 3.** Försöksupställningen som användes i antipredatorförsöket. Lagg märke till hägerattrappen.

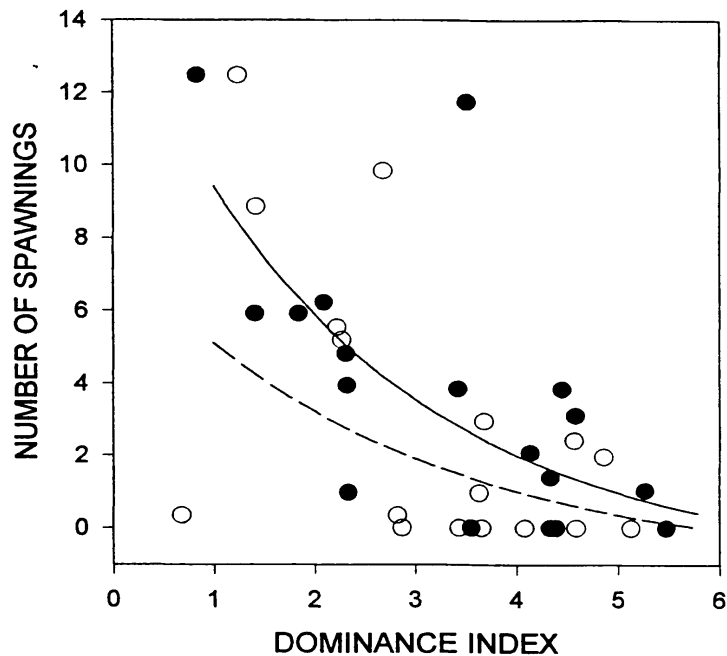
### Parningsframgång hos öringhanar

Hanar och honor av Dalälvsöring sattes ut i strömvattenakvariet, Fiskeriförsöksstationen i Älvkarleby<sup>14</sup>. Försöket upprepades under tre år och varje gång användes 6 vilda hanar, 6 odlade hanar, 6 vilda honor och 6 odlade honor. Genom att räkna antalet vunna slagsmål mellan hanarna kunde ett dominans-index beräknas. Detta sattes i relation till antalet lekar en hane lyckades kämpa sig till. Som kan ses i Figur 5 är det ingen skillnad i slagsmålsförmåga mellan vilda och odlade hanar, däremot lyckas vilda hanar få fler lekar än odlade vid samma dominansindex.





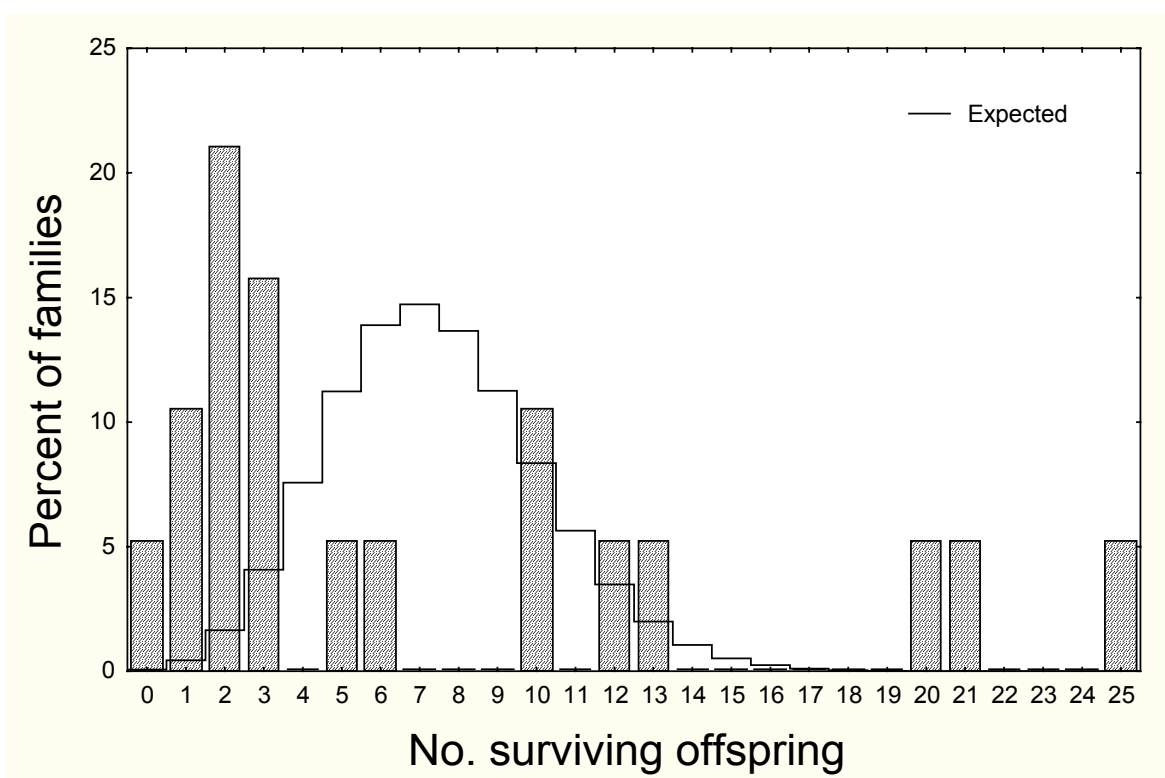
**Figur 4.** Tillväxtrespons hos öringyngel i antipredatorförsöket. Endast den rent vilda fisken svarade med minskad tillväxt. OO = moder av odlad ursprung, fadern av odlad ursprung; OV = moder av odlad ursprung, faders av vilt ursprung; osv.



**Figur 5.** Antalet lekar hos hanar av vild och odlad öring. *Dominance index* beskriver hanarna slagsmålsförmåga, låga värden indikerar att de är bra på att slåss, att de har hög sannolikhet att vinna mot en slumpmässigt given motståndare. Antalet lekar (*number of spawnings*) anger hur ofta de har avgett mjölke när en hona har lagt rom.

## Bakgrund: utsättning av romkorn

Vi satte ut ögonpunktad romkorn från vilda och odlade föräldrar i försöksbäcken vid Fiskeriförsöksstationen i Älvkarleby<sup>15</sup>. Rommen kom från väl definierade ”familjer”, d.v.s. vi hade tagit vävnadsprov från föräldrafiskarna. Romen sattes ut i s.k. Vibert-askar som har springor små nog att hålla kvar romkornen men stora nog för att de kläckta ynglen ska kunna simma ut. Antalet romkorn var lika för varje familj (100 st.). Rommen kläckte på våren och senare på hösten tömdes bäcken och vävnadsprov togs från de kvarvarande individerna. Deras härstamning (vild, odlad, familj) bestämdes med DNA-teknik (mikrosatelliter). Detta försök upprepades under två år. Båda åren kunde en kraftig familjeeffekt noteras. I Figur 6 ser man att fördelningen av antal överlevande ojämnt fördelade; en del familjer hade nästan 25% överlevnad, medan många inte lämnat någon avkomma som överlevt i fem månader. Fördelningen skiljer sig klart från en slumpmässig fördelning. När vi tagit hänsyn till familjeeffekterna var det ingen skillnad mellan vild och odlad fisk i tillväxt eller konditionsfaktor (Tabell 2). De skiljde sig inte heller i överlevnad ( $F_{1,17}=0.00$ ,  $P=1.00$ ). Dessa resultat visar att odlad fisk (odlad i den bemärkelse som kompensationsprogrammet i Dalälven innebär) kan konkurrera med vild fisk och att familjeeffekterna bör beaktas när man gör den här typen av studier och när man odlar fisk för utsättning.



**Figur 6.** Fördelningen av antalet överlevande avkommor från försöken med utsättning av ögonpunktad rom. Den observerade fördelningen skiljer sig signifikant från den förväntade

Faktor/variabel	Df <sub>N</sub>	Df <sub>P</sub>	F	p
<b>Längd</b>				
Strömsträcka	2	121.0	2.75	0.07
Stam	1	28.2	0.79	0.38
Familj(Stam)	16	121.0	3.65	<0.001
<b>Vikt</b>				
Strömsträcka	2	121.0	2.96	0.06
Stam	1	28.4	1.00	0.33
Familj(Stam)	16	121.0	3.61	<0.001
<b>Kondition</b>				
Strömsträcka	2	121.0	0.40	0.67
Stam	1	32.5	0.65	0.43
Familj(Stam)	16	121.0	2.79	<0.001

**Tabell 2.** Variansanalys för längd, vikt och konditionsfaktor för öring av odlad och vilt ursprung utsatta som ögonpunktad rom i försöksbäcken, Älvkarleby. Df<sub>D</sub> och Df<sub>N</sub> = frihetsgrader.

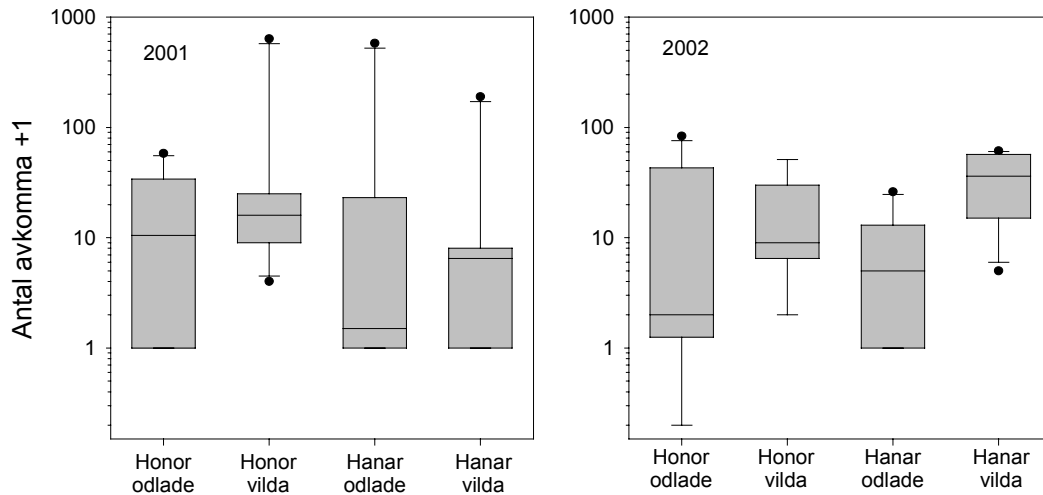
## Resultat från detta projekt

### Allmänt

Nackdelen med att sätta ut romkorn på det sätt som beskrivs ovan är att man sätter alla familjer lika när det gäller antal avkomma (man maximerar den effektiva populationsstorleken). Detta innebär bl.a. att stora honor och små honor sätts lika, vilket inte är fallet i naturen, stora honor producerar fler (och oftast större) romkorn än små honor. Likaså innebär det att honornas val av lekplats och hanarnas kamp för att para sig med en hona inte heller beaktas. Det ”slutgiltiga” försöket är då att sätta ut kända individer och fånga och analysera avkomman. Under två år satte vi ut honor och hanar i försöksbäcken, Älvkarleby. Parallellt med detta sattes romkorn ut i försöksälven (Lilla Kungsådra; invallad del av Kungsådran, Dalälven). Eftersom ingen lekfisk sattes ut Lilla Kungsådran, vet vi att den öring som finns där härstammar från utsättningarna. En del av rommen från dessa familjer hölls kvar, märktes (fenklippning) och sattes ut som 1-årig fisk. Via elfisken kunde vi sedan jämföra dessa två grupper. Dessa studier, i kombination med tidigare studier, gör att vi kan säga en hel del om genetiska och miljöbetingade effekter av odlingsverksamheten.

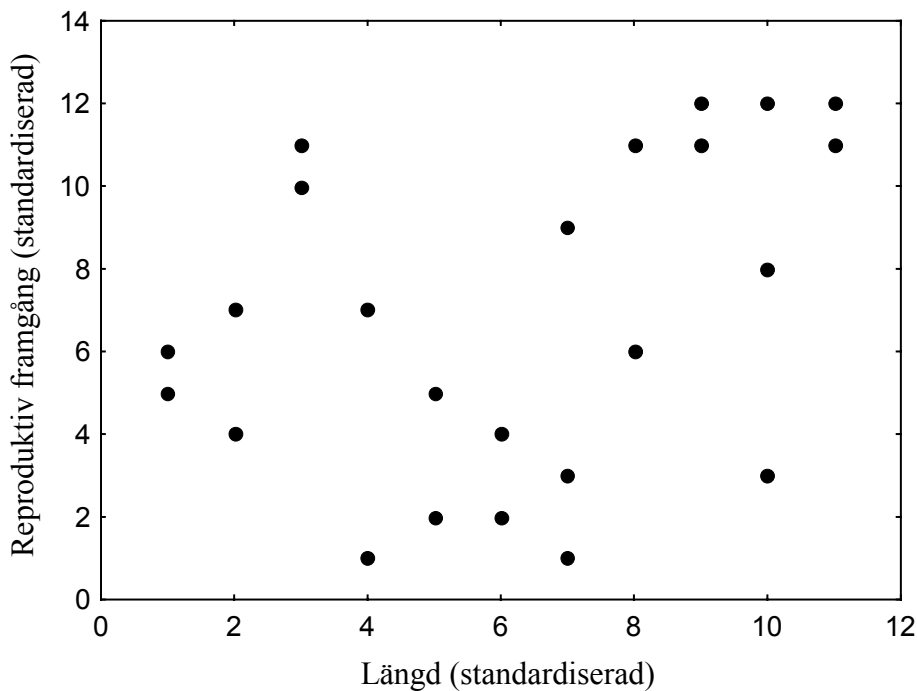
### Försöksbäcken

“*Ekologiska resultat*”: Skillnaderna mellan vild och odlad i reproduktiv framgång (antal avkomma) var signifikant endast för hanar år 2002 (Figur 7).

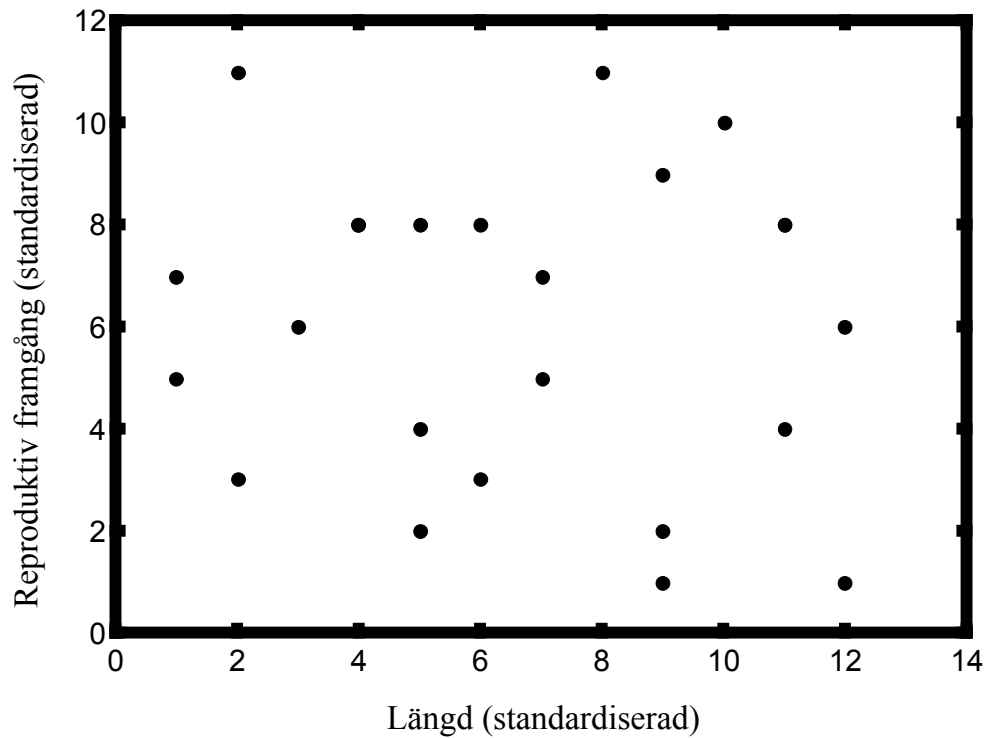


**Figur 7.** Antalet avkommor för hanar och honor i försöksbäcken. Lägga märke till den stora spridningen. Skillnaden i reproduktiv framgång 2001, hanar:  $U=16.00$ ,  $p=0.748$ ; honor:  $U=13.00$ ,  $p=0.423$ ; 2002, hanar:  $U=4.00$ ,  $p=0.025$ , honor:  $U=14.5$ ,  $p=0.487$  (Mann-Whitney  $U$ -test).

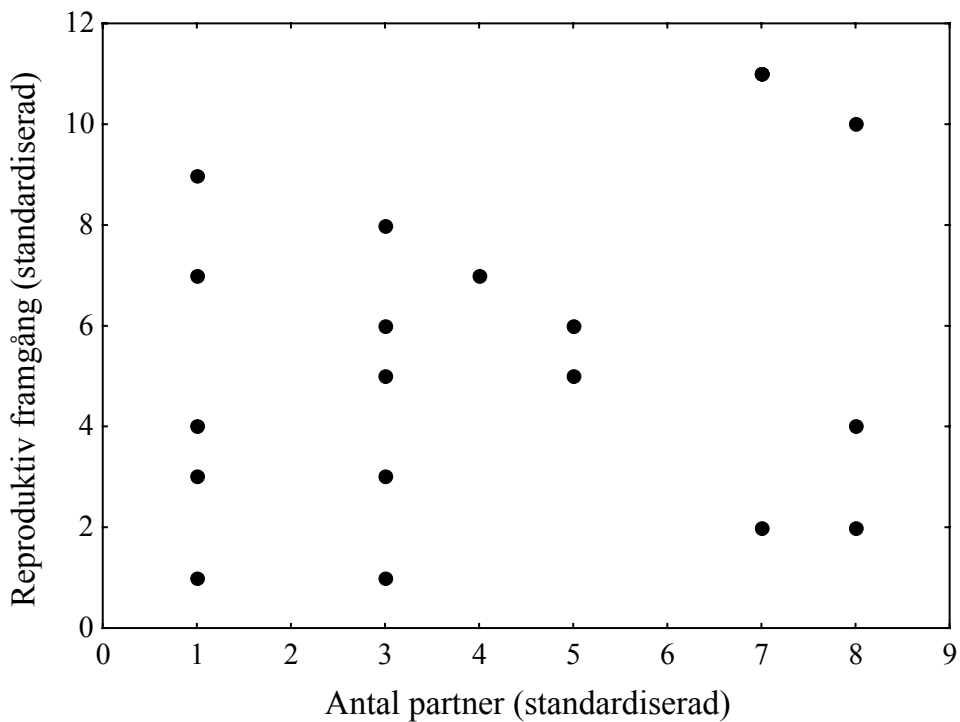
Om de båda åren slås ihop finns det ingen skillnad vare sig för hanar eller honor (Honor:  $\chi^2=2.65$ , d.f.=4,  $P>0.05$ ; Hanar:  $\chi^2=7.95$ , d.f.=4,  $P>0.05$ ; *Fishers combined prob. test*). Om man tittar på vilka egenskaper hos föräldrafiskarna som är relaterade till den reproduktiva framgången visar det sig att storleken tenderar att vara signifikant hos honor (Figur 8 och 9), medan ingen av de mätta karaktärerna gav utslag hos hanarna. Hos hanarna visade det sig att antalet partners korrelerade med reproduktiv framgång, medan ett sådant samband inte gick att finna hos honorna (Figur 10 och 11).



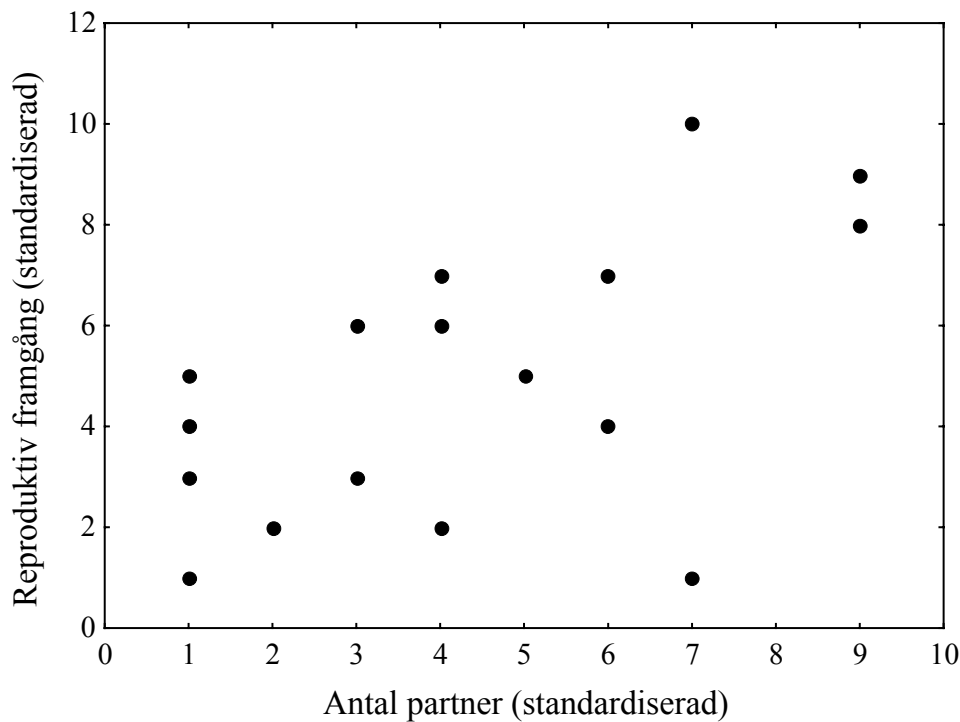
**Figur 8.** Reproduktiv framgång i relation till kroppslängden för honor. Resultat från försöksbäcken, de båda åren hopslagna (Spearman Rank  $r = 0.39$ ,  $P = 0.06$ ).



**Figur 9.** Reproduktiv framgång i relation till kroppslängden för hanar. Resultat från försöksbäcken, de båda åren hopslagna (Spearman Rank  $r = -0.08$ ,  $P = 0.72$ ).



**Figur 10.** Reproduktiv framgång i relation till antal partners för honor. Resultat från försöksbäcken, de båda åren hopslagna (Spearman Rank  $r = 0.28$ ,  $P = 0.22$ ).



**Figur 11.** Reproduktiv framgång i relation till antal partners för hanar. Resultat från försöksbäcken, de båda åren hopslagna (Spearman Rank  $r = 0.53$ ,  $P = 0.03$ ).

*Genetiska resultat:* Vi fann inga tydliga skillnader i reproduktiv framgång mellan vild och odlad fisk i försöksbäcken, vilket var förväntat med tanke på tidigare studier som visat att genflödet från den odlade till den vilda stammen i Dalälven är påtagligt (se ovan). Det är emellertid mycket viktigt att påpeka att vi inte kan utesluta negativa domestiseringseffekter eftersom den nuvarande försöksuppställningen saknar en rent vild kontrollgrupp som inte påverkats genetiskt av odlad fisk.

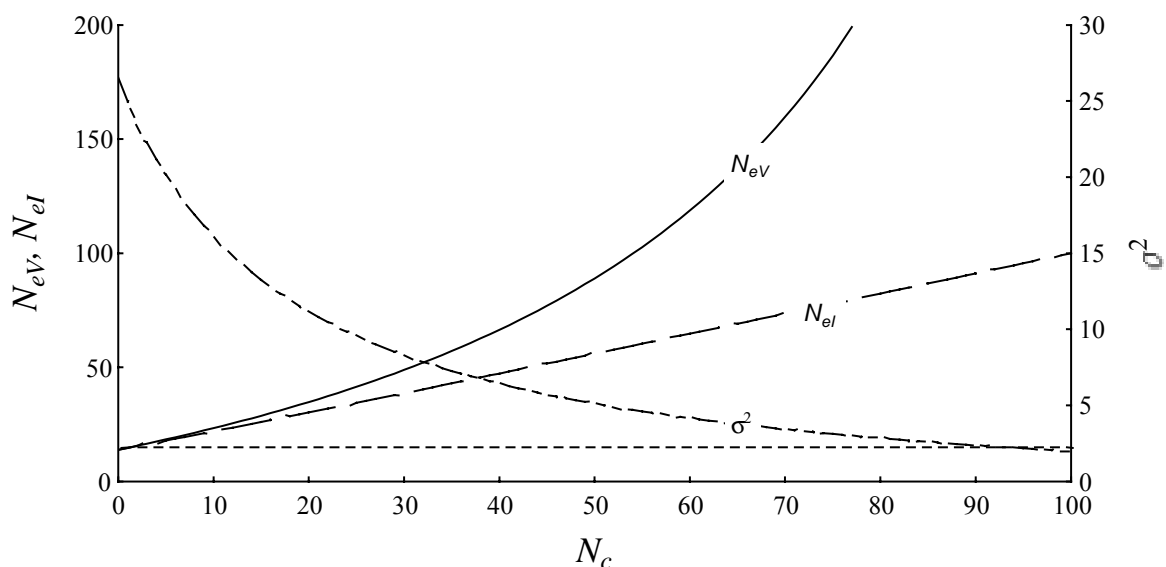
Ett intressant resultat var att variationen i reproduktiv framgång var så påtaglig. Denna variation påverkar den effektiva populationsstorleken ( $N_e$ ) som beskriver en populations genetiska status med avseende på inavelsgrad samt förmåga att bibehålla genetisk variation. Under ideala förhållanden, där könskvoten är jämn, populationsstorleken konstant och alla lekfiskar har samma framgång, är  $N_e$  identiskt med antalet lekfiskar. I experimenten i försöksbäcken användes 24 lekfiskar varje år, och under ideala förhållanden skulle även  $N_e$  vara 24. Våra beräkningar visar att under de observerade förhållandena med stor variation i reproduktiv framgång var  $N_e$  endast 3.2 och 10.5 under första respektive andra året. Detta innebär att ökningen i inavelsgrad samt förlusten av genetisk variation i små naturliga bestånd av lax och öring förmodligen sker i en högre takt än man tidigare antagit.

Många hotade stammar av laxfisk är idag beroende av stödutsättningar i olika former. En vanlig strategi är att ta in en del av den vilda lekfisken på odling, och sedan föder upp och sätter ut deras avkommor i det aktuella vattendraget. Metodens fördel är att antalet ungar som kan produceras ökar eftersom överlevnaden i odlingen är högre än i naturen. Tidigare teoretiska studier har emellertid visat att trots att metoden kan ge en ökad populationsstorlek kan  $N_e$  påverkas negativt eftersom ett fåtal lekfiskar ger upphov till relativt många avkommor<sup>16</sup>. Dessa resultat har använts som argument mot stödutsättningar som metod för att förstärka hotade bestånd av laxfisk. I tidigare studier har man dock antagit att den reproduktiva framgången är slumpmässig i naturen, vilket är ett realistiskt antagande enligt våra resultat. Då vi använde samma teoretiska modell, men inkluderade våra skattningar av variationen i reproduktiv framgång i naturen, så fann vi att även  $N_e$  i många fall kan gynnas av stödutsättningar (Figur 12). Förklaringen ligger i att man faktiskt minskar variationen i

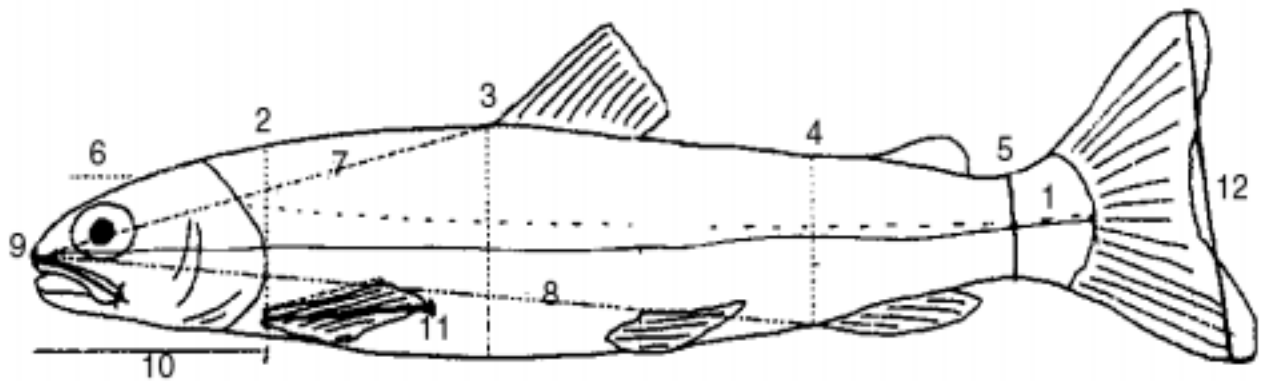
reproduktiv framgång i populationen som helhet genom att ta in en del av lekfisharna på odling.

### Försöksälven

Försöksälven delades in i olika områden och varje område elfiskades i april och i oktober. Vid varje tillfälle elfiskades varje område tre gånger, vilket ger en möjlighet att uppskatta populationstätheten. Det antal fiskar som sattes ut som 1-åringar räknades noggrant innan utsättning. Alla öringar som fiskades upp fotograferades med en digital kamera och senare mättes en del morfologiska mått på bilderna (Figur 13). Dessa mått användes sedan för att jämföra vildfödda och utsatta fiskars morfologi.



**Figur 12.** Effekter på  $N_e$  av stödutsättningar under en generation, där antalet lekfishar som tas in på odlingen varierar mellan 0 och 100 i en population med en ursprunglig storlek av 100 individer.  $N_{eV}$  speglar populationens förmåga att bibehålla genetisk variation, medan  $N_{eI}$  speglar förmågan att motstå ökning i inavelsgrad. Populationsstorleken antas vara konstant om inga stödutsättningar görs. Antalet ungar per lekfish är 5 gånger större i odlingen än i naturen. Familjeöverlevnaden är slumpmässig i odlingen, men följer i det vilda segmentet den fördelning som observerades första året i försöksbäcken. Den streckade linjen anger  $N_e$  om inga stödutsättningar görs. På högra axeln anges variansen ( $\sigma^2$ ) i reproduktiv framgång i populationen som helhet.



**Figur 13.** De mått som de morfologiska analyserna är baserade på. (1) Längd nos-stjärtspolen bakre del, (2) Höjd 1 (3) Höjd 2, (4) Höjd 3, (5) Höjden på stjärtspolen, (6) Ögat diameter, (7) Nos-ryggfena, (8) Nos-analfena, (9) Nos-käke, (10) Huvudets längd, (11) Längden på bröstfena, (12) Bredden på stjärtfena. Därtill kommer vikten och total längden, den senare användes som oberoende variabel i regressionsanalyser och framräknandet av residualer (se text).

*Överlevnad:* Som kan ses i Tabell 3 är överlevnaden över sommaren betydligt lägre för den fisk som kommer från odlingen, än den fisk som kläcktes i det vilda (1999:  $\chi^2=78.28$ ,  $P<0.001$ ; 2000:  $\chi^2=76.23$ ,  $P<0.001$ ). Av de fiskar som beräknades finnas i april år 2 var det båda åren en större andel av de utsatta som smoltifierade än av de vildfödda (1999:  $\chi^2=7.71$ ,  $p<0.05$ ; 2000:  $\chi^2=10.40$ ,  $p<0.05$ ). Dessutom kan man se i Tabell 3 att siffrorna inte riktigt verkar stämma; av de fiskar som finns kvar efter smoltutvandringen (oktober år 2) adderas till de som vandrat ut borde siffran bli lika med, eller troligare lägre än, de som beräknades finnas i systemet april år 2. Detta har troligen tre orsaker: (1) De tätheter som beräknas med elfisken är uppskattningar behäftade med ett visst fel, (2) Den vildfödda fisken kan vara mer svårfångad och/eller uppehålla sig i delar av vattendraget där elfiske ger sämre resultat, och (3) 2-årig fisk vandrar efter tredje sommaren till mer strömmande vatten, där de lättare kan fångas vid elfiske.

**Tabell 3.** Beräknade täthet av olika åldrar/stadier av öring utsatt antingen som ögonpunktad rom (Ö.p. rom) eller som nästan 1-åring (0+) fisk från odling. För båda årsklasserna är överlevnaden från 0+ (april år 1) till 1+ (oktober år 1) signifikant skild; vildfödd fisk har högre överlevnad.

Årsklass	April år 0	April år 1	Oktober år 1	April år 2	Maj år 2	Oktober år 2
<b>1999</b>	Ö.p. rom 20000	0+ 1134	1+ 1058	1+ 945	Smolt 151	2+ 977
		Utsatt 0+ 4037	1+ 798	1+ 745	Smolt 309	2+ 475
<b>2000</b>	Ö.p.rom 20000	0+ 1130	1+ 997	1+ 887	Smolt 95	2+ 251
		Utsatt 0+ 3930	1+ 718	1+ 689	Smolt 264	2+ 366

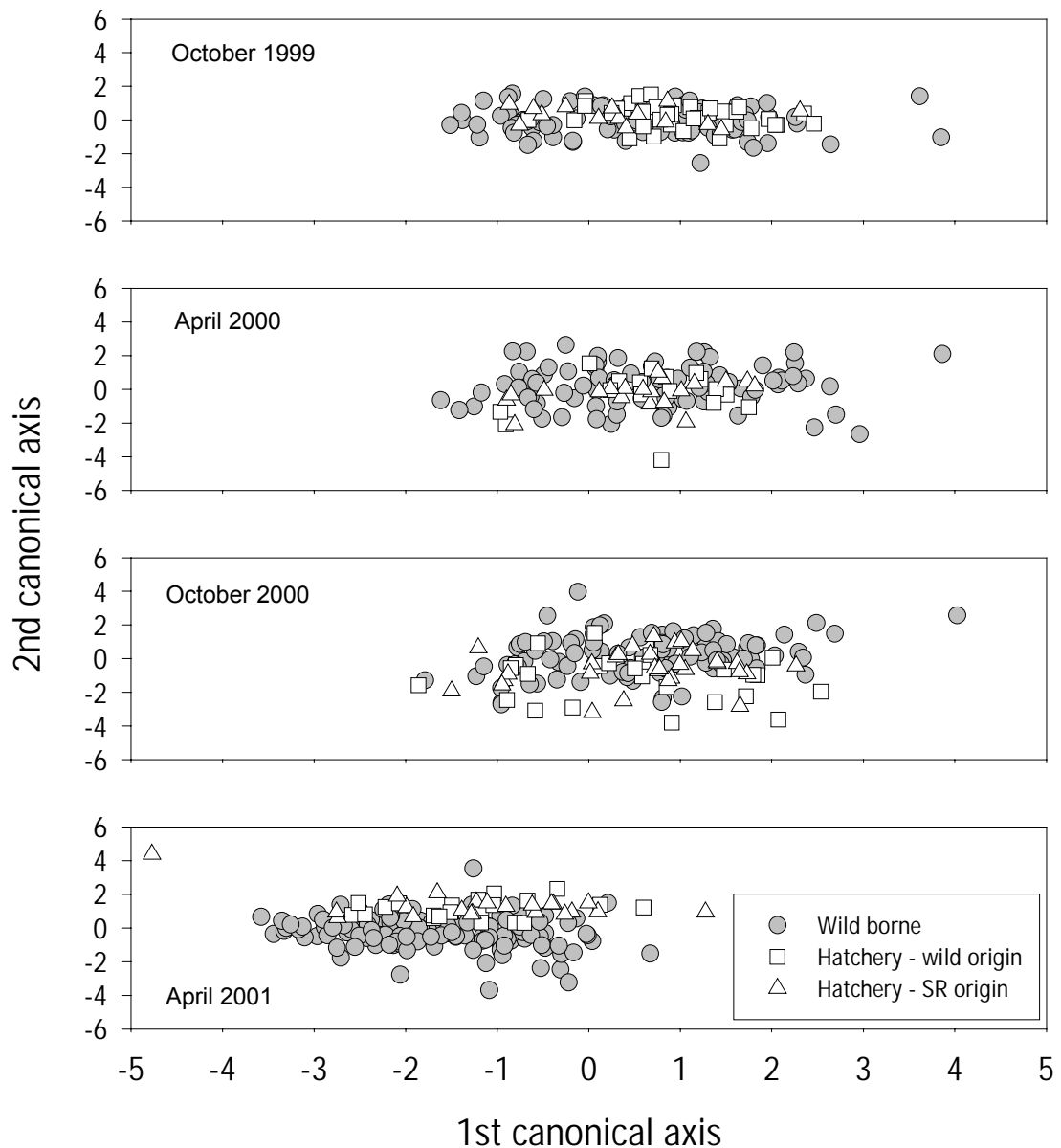


Den fisk som sattes ut från odlingen i April år 1 var märkt genom fenklippning på ett sådant sätt att de som hade vilt respektive odlat ursprung kunde skiljas åt vid elfisket. Som kan ses i Tabell 4 skiljde sig de två grupperna åt i överlevnad 1999 ( $\chi^2=38.46$ ,  $p<0.001$ ), men inte 2000 ( $\chi^2=0.02$ , ns). Om man slår samman resultaten för de båda åren kvarstår den signifikanta skillnaden ( $\chi^2=19.09$ ,  $p<0.001$ ). Detta resultat ska tolkas med utgångspunkt från de familjeeffekter som nämnts ovan, med utgångspunkt från tänkbara skillnader mellan år och med en kombination av båda dessa faktorer.

**Tabell 4.** Antal fiskar som överlevt mellan utsättning och nästa elfisketillfälle. Den utsatta fisken var av vilt och odlat ursprung, men alla hade föds upp ett år på odling innan de sattes ut i Lilla Kungsådran, Älvkarleby.

Årsklass	Ursprung	April År 1	Oktober År 1
1999	Vilt	2000	486
	Odlat	2037	311
2000	Vilt	2385	434
	Odlat	1545	284





**Figur 14.** Detta diagram presenterar resultatet från den kanoniska diskriminantanalysen residualerna för de morfologiska mått som anges i Figur 12. Den först axeln förklarar 67.8% av variationen och den andra 14.9%. För hela modellen gäller: Wilks' I = 0.309,  $F_{143,4973,242} = 5.16$ ,  $p < 0.0001$ . Första axeln har särskilt hög vikt för ögats diameter (6), bredden på stjärtfenan (12) och nos-käke (9). Den andra axeln har särskilt hög vikt för höjden på stjärtspolen (5), höjd 1 (2) och höjd 3 (4). Kursiverade siffror inom parentes hänvisar till de mått som anges i Figur 13.

*Morfologi:* För att få bort effekterna av storlek (s.k. allometrisk effekter) på den mätta fisken log-transformerades alla värden. Därefter beräknades residualer för de mått som anges i Figur 12 (totallängd uppmätt i fält användes som oberoende variabel). Residualvärdena analyserades sedan i en kanonisk diskriminantanalys, Mahalanobis kvadratavstånd mellan grupperna räknades ut och signifikantprovades. I Figur 14 återges värdena för de två första kanoniska axlarna och i Tabell 5 återges resultaten av analyserna. Skillnaden mellan vildfödd och odlad utsatt fisk är tydlig i de flesta elfisken. Det mest intressanta är skillnaderna i April 2000 och 2001, den utsatta fisken i dessa elfisken har gått i det fria i nästa ett år. För ett av åren är det ingen skillnad mellan grupperna, men för det andra året. Däremot skiljer sig inte utsatt fisk av olika ursprung sig åt. Observera att analysen gjordes på all fisk (inte olika elfisketillfällen var för sig) och punkterna i de olika diagrammen i Figur 14 ligger förskjutna i förhållande till varandra, vilket återspeglar skillnader mellan vår och höst och mellan olika år.

**Tabell 5.** Resultat av parvisa jämförelser mellan vildfödda, odlade utsatta av vilt ursprung och odlade utsatta av odlad ursprung.

Elfiske/Kategori(ursprung)	Mahalanobis avst.	F-värde	Signifikansvärde
<i>Oktober 1999</i>			
Vildfödd – Odlad (vild)	1.81	3.24	0.0001
Vildfödd – Odlad (odlad)	2.73	2.96	0.0011
Odlad (vild) – Odlad (odlad)	1.93	1.57	0.0871
<i>April 2000</i>			
Vildfödd – Odlad (vild)	1.32	1.42	0.1444
Vildfödd – Odlad (odlad)	1.21	1.50	0.1117
Odlad (vild) – Odlad (odlad)	0.96	1.46	0.7969
<i>Oktober 2000</i>			
Vildfödd – Odlad (vild)	2.02	3.03	0.0002
Vildfödd – Odlad (odlad)	1.19	2.12	0.0119
Odlad (vild) – Odlad (odlad)	1.05	1.09	0.3616
<i>April 2001</i>			
Vildfödd – Odlad (vild)	3.19	4.35	0.0001
Vildfödd – Odlad (odlad)	3.31	4.69	0.0001
Odlad (vild) – Odlad (odlad)	1.91	1.54	0.0969

## Diskussion

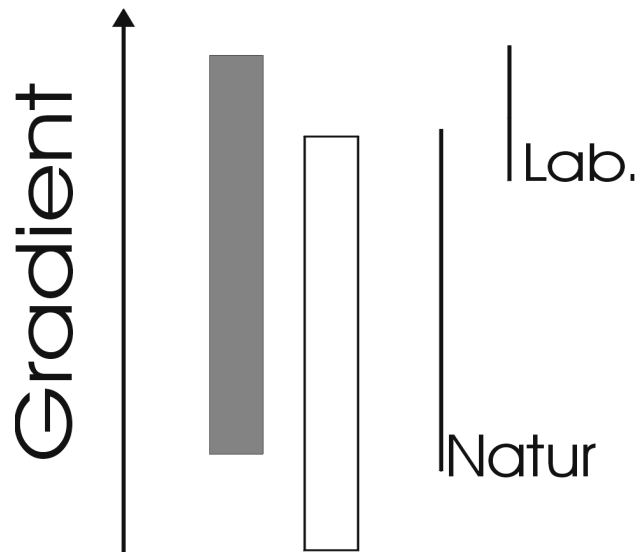
Den här studien visar att vild och odlad Dalälvsöring klarar sig i stort sett lika bra när de sätts ut som romkorn, eller om föräldrafiskarna får leka själva. Däremot klarar sig fisk som gått i odling ett år sämre i det vilda än fisk som är född i det vilda. I och för sig har den vilda fisken betydligt större dödlighet än den odlade från kläckning till ett års ålder. Romutsättning innebär dock att fisken får växa upp naturligt och att det bestånd utsättningen resulterar i blir bättre anpassat till det vattendrag som den sätts ut i. Det senare återspeglas både i den högre överlevnaden hos vildfödd fisk i det vilda och förmodligen också i de skillnader som noteras i

morfologin. Laxfiskar är som de flesta andra arter mycket plastiska och anpassar sin morfologi efter de förhållanden som råder (vattenhastighet, siktförhållanden, etc.)<sup>17</sup>. Vad som är värt att notera är att skillnaderna mellan odlad utsatt fisk och vildfödd fisk kan kvarstå ett helt år, det kan tyda på att plasticiteten är mest uttalad tidigt i livet och/eller att ett urval sker för en viss typ av individer i odling och för en något annorlunda typ i naturen.

Ska man se rent ekonomiskt på det hela så kostar ett romkorn 1 kr/st och en ettårigt odlad öringyngel 5 kr/st. Det innebär att kostnaden för romutsättningen i vårt försök är 20000 kr och för den utsatta fisken 20185 kr ena året och 19650 kr det andra. Därtill kommer kostnader för transport och utsättning, vilka blir tämligen lika (rom är billigare att transportera, men dyrare att sätta ut, tvärtom med yngel). Med andra ord, det är ungefär lika dyrt att producera en viss mängd vildlevande fisk med de båda metoderna. Det man får på köpet med romkornutsättning är en population som är bättre anpassad, man slipper utsätta stor fisk för den stress och miljöomställning som transport och utsättning innebär.

Resultaten i denna studie ska ses mot bakgrund av andra resultat på vild och odlad Dalälvsöring, som vi kortfattat redogjort för ovan. När det gäller den genetiska strukturen så visar nyss sammanställda resultat att genflödet mellan odlad och vild fisk är stort och på grund av hur odlingen bedrivs är det också enkelriktat. Det ska påpekas att om det förekommer korsning mellan två populationer och om flödet av genetiskt material är enkelriktat (d.v.s. en population är alltid givarpopulation och en annan alltid mottagare, som fallet alltså är i Dalälven) leder det i de allra flesta fall till att mottagarpopulationen genetiska särart uttraderas. Det är bara en fråga om tid och hur stort flödet är. Detta innebär att det inte finns en ”riktig” vild population av havsöring (och förmodligen inte heller av lax) i Dalälven<sup>10</sup>, och förmodligen är detta också fallet i andra utbyggda vattendrag. Detta i sin tur innebär att vi inte har kvar den ursprungliga vilda stammen, och att en ”baslinje” att jämföra dagens kompensationsodlade stam med, vare sig det gäller genetik, ekologi eller beteende. De eventuella genetiska förändringar som skett skulle man kunna få en uppfattning om. På senare tid har man lyckat isolera DNA från fjällprov. Man skulle då kunna använda sig av gamla fjällarkiv. För att få en bild av eventuella förändringar i beteende skulle det vara nödvändigt att jämföra individer från kompensationsodlade stammar och rent vilda stammar, d.v.s. stammar från ej utbyggda vattendrag. Detta skulle kräva material från ett flertal vattendrag för att analysen ska bli tillräckligt kraftfull. Å andra sidan har många liknande studier gjorts runt om i världen och resultaten från dessa studier ligger i linje med vad som sammanfattats i början av denna rapport<sup>9,18,19,20</sup>.

Om nu genflödet från odlad till vild öring är så pass stort i Dalälven, hur kan då skillnader mellan vild och odlad fisk ”uppstå” i laboratoriestudier? Förklaringen är med största sannolikhet den att vildfödd fisk genomgår en kraftig selektion som drar åt ett håll och odlad fisk går åt ett annat håll. Det innebär att för varje generation sker ett urval i det vilda för individer som bäst klarar den miljön, medan det på odling sker en anpassning för odlingsmiljön<sup>21</sup>. När man sedan tar in dessa föräldrafiskar från respektive grupp och studerar deras avkomma i laboratoriemiljö (i akvarier) observerar man förändringar som till största delen uppkommit på en generation. I laboratorieförsök strävar man efter att renodla situationen så att man endast varierar den faktor som man är intresserad av att studera, det kan vara antipredatorrespons, tillväxt, social interaktioner, etc. I naturen är inte miljön så pass renodlad, utan en individs överlevnad är resultatet av en mängd faktorer. Dessutom har olika individer olika reaktionsnormer, vilket innebär att de svarar olika på diverse miljöfaktorer i olika miljöer. Det kan innebära att den beter sig lika i en miljö, men olika i en annan. Återigen, i laboratorieförsök strävar man ofta efter att utforma försöken så att den eller faktorer man är intresserad av återges i ett slags antingen - eller förhållande, eller att två extremer ställ mot varandra (mycket mat/litet mat, högt pH/lågt pH, etc.). I naturen är situationen mer komplex och det är endast under extrema eller sällsynt förekommande förhållanden som skillnader kan noteras. I Figur 15 har vi försöks återge hur denna situation uppkommer.



**Figur 15.** Ett försök att schematiskt beskriva förhållandet mellan gradienter i individernas omgivning (temperatur, födotillgång, rovdjursnärrvaro, etc.) och hur olika populationer kan vara anpassade till denna gradient/faktor. Om man tänker sig två populationer (respresenterade av den grå och vita rektangeln) så är det tydligt att den grå är bättre på att klara av extremvärden för faktorn i fråga. I naturen råder vanligtvis inte dessa extrema förhållanden, utan det är mer normalt med värden kring medelvärdet. Därför kommer man sällan att observera skillnader i naturen mellan de två populationerna. I laboratorieförsök däremot kan man artificiellt skapa dessa extrema situationer och på så sätt få fram skillnaden mellan de två populationerna.

Detta projekt har blivit en viktig pusselbit som lagts till tidigare gjorda arbeten när det gäller beteende och ekologi. Ännu finns det arbete att göra, som nämnts ovan, om man ska få en mer fullständig bild av vilka effekter som odling medför. I dagens läge kan vi dock säga att odlingen i sig kraftigt påverkar den individuella fisken, vilket innebär att det inte har så stor betydelse vilken stam av fisk man tar in i odling, den odlade fisken kommer att i utseende och beteende att skilja sig från vildfödd fisk. En vidare uttolkning är att om man tar in vild fisk på odling (rom från vilda föräldrar) och att ingen genetisk variation går förlorad under denna process, kommer den fisk man sätter ut från odlingen ändå att vara sämre anpassad till det vilda än den vildfödda fisken. Detta resultat kan bli svårt att ta hänsyn till vid kompensationsodling, men är desto viktigare vid förvaltning av outbyggda vattendrag.

## Tillkännagivanden

I detta projekt har, förutom författarna av denna rapport, ett flertal personer jobbat: Johan Dannewitz (försöksuppläggning, elfiske, tömning av försöksbäcken, genetiska analyser och beräkningar, sammanställning av data, har skrivit delar av denna rapport); Leif Johansson och Tore Prestegaard (laboratoriearbete genetik); Anna-Carin Löf (fiskutsättning, tömning av försöksbäcken, elfiske, utsättning av romkorn, datainsamlande); Bengt-Åke Jansson (elfiske); Ana Camargo (elfiske); Magnus Dahlberg (elfiske). Personalen vid Fiskeriförsöksstationen har tagit hand om all fisksortering, fiskhållning, skötsel av rom, yngel, märkning av fisk, transport av fisk och utsättning av fisk.

## Citerad litteratur

1. Clutton-Brock, J. 1987. *A natural history of domesticated mammals*. Cambridge Univ. Press.
2. Swain, D. P., Riddell, B. E. & Murray, C. B. 1991. Morphological differences between hatchery and wild populations of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): environmental versus genetic origin. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48:1783-1791.
3. Waples, R. S. 1991. Genetic interactions between hatchery and wild salmonids: lessons from the Pacific northwest. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48 (suppl. 1):124-133.
4. Saunders, R. L. 1991. Potential interactions between cultered and wild Atlantic salmon. - *Aquaculture* 98:51-60.
5. Hindar, K., Ryman, N. & Utter, F. 1991. Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48:945-957.
7. Fleming, I. A. & Gross, M. R. 1992. Reproductive behaviour of hatchery and wild coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): does it differ? - *Aquaculture* 103:101-121.
6. Fleming, I. A. 1994. Reproductive success and the genetic threat of cultured fish to wild populations. In *The protection of aquatic biodiversity* (Ed: Philipp, D. P.). Proceedings of the World Fisheries Congress. Theme 3. Oxford and IBH Publishing, New Delhi, India.
8. Fleming, I. A. & Einum, S. 1997. Experimental tests of genetic divergence of farmed from wild Atlantic salmon due to domestication. - *ICES J. Marine Sci.* 54.
9. Fleming, I. A. & Petersson, E. 2001. The ability of released, hatchery salmonids to breed and contribute to the natural productivity of wild populations. *Nordic J. Freshw. Res.* 75:71-98
10. Petersson, E., Järvi, T., Steffner, N.G. & Ragnarsson, B. 1996. The effect of domestication on some life history traits of sea trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*S. salar*). - *J. Fish Biol.* 48:776-791.
11. Stefan Palm m.fl. *opublicerade resultat*.
12. Hedenskog, M., Petersson, E. & Järvi, T. 2002 Agonistic behaviour in newly emerged brown trout (*Salmo trutta*, L.) of sea ranched and wild origin. *Aggressive Behav.*
13. Erik Petersson m.fl. *opublicerade resultat*.
14. Hedenskog, M., Petersson, E. & Järvi, T. 1997. Morphometric characters in wild produced Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*S. trutta*), and their hybrids. *Nordic J. Freshw. Res.* 73:35-43.
15. Dannewitz, J., E.Petersson and T.Järvi. 2003. Effects of domestication and family background on fitness traits in brown trout (*Salmo trutta*) reared under natural conditions. *Journal of Applied Ecology* (accepted).
16. Ryman, N., Jorde, P.E. & Laikre, L. (1995). Supportive breeding and variance effective population size. *Conservation Biology* 9, 1619-1628.
17. Pakkasmaa, S. & Piironen, J. 2000. Water velocity shapes juvenile salmonids. *Evolutionary Ecology* 14(8):721-730..
18. Petersson, E. 1998. Hur påverkas fiskens beteende av odling? Publ. i rapport från *Fiskodlingskonferensen 1998*. (How is the behaviour of fish affected by hatchery-rearing? Proceeding of the Swedish fishfarming conference 1998, in Swedish).
19. Petersson, E. & Järvi, T. 1999. Odling, domestisering och bevarandebiologi hos laxfiskar. *Fiskeriverket Rapport* 5:51-79 (in Swedish).

20. Fleming, I. A. & Petersson, E. 2001. Anleggfsfiskens evne til å reprodusere og bidra til den naturlige produksjon i ville populasjoner (The ability of hatchery-reared fish to breed and contribute to the natural productivity of wild populations) In: *Utsettinger av laksefisk, Arbeidsmøte, Kongsvold 2000*, (eds: R.Strand, I. A. Fleming & B. O. Johnsen), NINA Fagrapport 045:38 (In Norwegian).
21. Crozier, W.W. 1998. Genetic implications of hatchery rearing in Atlantic salmon: effects of rearing environment on genetic composition. *J. Fish Biol.* 52:1014-1025.

## Litteraturlista

*Här listar vi övrig litteratur som är relevant inom ämnesområdet.*

- Armstrong, J.D., K.Martin-Smith and D.Stewart. 2000. Experimental investigations of the relationship between growth and density of juvenile Atlantic salmon in the wild. In: Proceedings of the American Fisheries Society International Symposium on the consequences of salmonid growth variability. 89-94 pp.
- Armstrong, J.D., S.Einum, I.A.Fleming and P.Rycroft. 2001. A method for tracking the behaviour of mature and immature salmon parr around nests during spawning. *Journal of Fish Biology*, 59:1023-1032.
- Armstrong, J.D., V.A.Braithwaite, and F.A.Huntingford. 1997. Spatial strategies of wild Atlantic salmon parr: exploration and settlement in unfamiliar areas. *J. Anim. Ecol.* 66: 203- 211.
- Bagenal, T.B. 1969. Relationship between egg size and fry survival in brown trout, *Salmo trutta* L.. *J. Fish Biol.* 1: 349-353.
- Barlaup, B.T. and V.Moen. 2001 Planting of salmonid eggs for stock enhancement – a review of the most commonly used methods. *Nordic J. Freshw. Res.* 75: 7-19.
- Berejikian, B.A. 1995. The effects of hatchery and wild ancestry and experience on the relative ability of steelhead trout fry (*Oncorhynchus mykiss*) to avoid a benthic predator. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 2476-2482.
- Berejikian, B.A., E.P.Tezak, S.L.Schroder, C.M.Knudsen and J.J.Hard. 1997. Reproductive behavioural interactions between wild and captively reared coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). – *ICES J. Mar. Sci.* 54: 1040-1050.
- Berven, K.A., D.E.Gill and S.J.Smith-Gill. 1979. Counter gradient selection in the green frog, *Rana clamitans*. *Evolution* 33: 609-623.
- Björnsson, B.Th. 1997. The biology of salmon growth hormone: from daylight to dominance. *Fish Physiol. Biochem.* 17: 9-24.
- Björnsson, B.Th., G.L.Taranger, T.Hansen, S.O.Stefansson and C.Haux. 1994 The interrelation between photoperiod, growth hormone, and sexual maturation of adult Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 93: 70-81.
- Boeuf, G, A.M.Marc, P.Prunet, Y.Le bail and J.Smal. 1994. Stimulation of parr-smolt transformation by hormonal treatment in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 121: 195-208.
- Bohlin, T., L.F.Sundström, J.I.Johnsson, J.Höjesjö and E.Petersson. 0000. Density dependent growth in brown trout: effects on introducing wild and hatchery fish. *J. Anim. Ecol.* prel. accepted.
- Bolger, T. and P.L.Connolly 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J. Fish Biol.* 34: 171-182.
- Brett, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish. Res. Board Can.* 21: 1183-1226.
- Brodeur, J.C., F.Okland, B.Finstad, G.D.Dixon and R.S.McKinley. 2001. Effects of subchronic exposure to aluminium in acidic water on bioenergetics of Atlantic salmon. *Ecotox. Environ. Saf.* In press.
- Brown, C. and K.Laland. 2001. Social learning and life skills training for hatchery-reared fish. *J. Fish Biol.* 59:471-493.
- Buck, R.J.G. and D.W.Hay. 1984. The relation between stock size and progeny of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a Scottish stream. *J. Fish Biol.* 23: 1-11.
- Bull, C. D., N.B.Metcalf and M.Mangel. 1996. Seasonal matching of foraging to anticipated energy requirements in anorexic juvenile salmon. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 263: 13-18.

- Clarke, W.C. and J.E.Shelbourn. 1985. Growth and development of seawater adaptability by juvenile fall chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in relation to temperature. *Aquaculture* 45: 21-31.
- Damsgård, B. and L.M.Dill. 1998. Risk-taking behavior in weight-compensating coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Behavioural Ecology* 9: 26-32.
- Dannewitz, J. and E.Petersson. 2001. Association between growth, body condition and anti-predator behaviour in maturing and immature brown trout parr. *J. Fish Biol.* 59: 1081-1091.
- Devlin, R.H., J.L.Johnsson, D.E.Smailus, C.A.Biagi, E.Jönsson and B.Th.Björnsson. 1999. Increased ability to compete for food by growth hormone-transgenic coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum). *Aquacult. Res.* 30: 479-482.
- Doncaster, C.P. 1990. Non-parametric estimates of interaction from radio-tracking data. *J. Theor. Biol.* 143: 431- 443.
- Einum, S. and I.A.Fleming. 2000. Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon. *Evolution* 54: 628-639.
- Einum, S. and I.A.Fleming. 2001. Implications of stocking: ecological interactions between wild and released salmonids. *Nordic Journal of Freshwater Research* 75: 56-70.
- Elliott, J.M. 1989a. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. I. The critical time for survival. *J. Animal Ecol.* 58: 987-1001.
- Elliott, J.M. 1989b. The critical-period concept for juvenile survival and its relevance for population regulation in young sea-trout, *Salmo trutta*. *J. Fish Biol.* 35: 91-98.
- Elliott, J.M. 1994. *Quantitative ecology and the brown trout*. Oxford University Press, Oxford.
- Estoup, A., P.Presa, F.Krieg, D.Vaiman and R.Guyomard. 1993. (CT)<sub>n</sub> and (GT)<sub>n</sub> microsatellites: A new class of genetic markers for *Salmo trutta* L. (brown trout). *Heredity*, 71: 488-496.
- Fernö, A. and T.Järvi. 1998. Domestication genetically alters the anti-predator behaviour of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) - a dummy predator experiment. *Nordic J. Freshw. Res.* 74: 95-100.
- Fleming, I. A. 1996 *Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution*. *Rew. Fish Biol. Fish.* 6:
- Fleming, I.A. and M.R.Gross. 1993. Breeding success of hatchery and wild coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in competition. *Ecol. Appl.* 3: 230-245.
- Fleming, I.A. and M.R.Gross. 1994. Breeding competition in a Pacific salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*): measures of natural and sexual selection. *Evolution* 48: 637-657.
- Fleming, I.A., A.Lamberg and B.Jonsson. 1997. Effects of early experience on the reproductive performance of Atlantic salmon. *Behav. Ecol.* 8: 470-480.
- Fleming, I.A., B.Jonsson and M.R.Gross 1994. Phenotypic divergence of sea-ranched, farmed and wild salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 2808-2824.
- Fleming, I.A., B.Jonsson, M.R.Gross and A.Lamberg. 1996. An experimental study of reproductive behaviour and success of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Appl. Ecol.* 33: 893-905.
- Fleming, I.A., K.Hindar, I.B.Mjølnørød, B.Jonsson, T.Balstad and A.Lamberg. 2000. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proc. R. Soc., Lond. B* 267: 1517-1524.
- Fleming, I.A., T.Agustsson, B.Finstad, J.I.Johnsson and B.Th.Björnsson. 0000. Effects of domestication on growth physiology and endocrinology of Atlantic salmon. *Canadian Journal of*
- Fraser, N.H.C. and N.B.Metcalf. 1997. The costs of becoming nocturnal: feeding efficiency in relation to light intensity in juvenile Atlantic salmon. *Funct. Ecol.* 11: 385-391.
- Geiger, H.J., W.W.Smoker, L.A.Zhivotovsky and A.J.Gharrett. 1997. Variability of family size and marine survival in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) has implications for conservation biology and human use. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 2684-2690.
- Gjedrem, T., H.M.Gjøen and B.Gjerde. 1991. Genetic origin of Norwegian farmed Atlantic salmon. *Aquaculture* 98: 41-50.
- Godin, J.-G.J. 1997. Evading predators. In: *Behavioural ecology of teleost fishes*. Ed: Godin, J.-G.J. Oxford University Press, New York. pp. 191-236.
- Hansen, L.P., T.Håstein, G.Nævdal, R.L.Saunders and J.E.Thorpe (eds). 1991. Interactions between cultured and wild Atlantic salmon. *Aquaculture* 98: 1-324.



- Hansen, M.M., D.E.Ruzzante, E.E.Nielsen and K.-L.D.Mensberg. 2000. Microsatellite and mitochondrial DNA polymorphism reveals life-history dependent interbreeding between hatchery trout and wild brown trout (*Salmo trutta* L.). *Mol. Ecol.* 9: 583-594.
- Hansson, S., Karlsson, L., Ikonen, E., Christensen, O., Mitas, A., Uzars, D., Petersson, E. & Ragnarsson, B. 2001. Yolk-sac-fry mortality (M74) in Baltic Sea salmon (*Salmo salar* L.): Analyses of its relation to diet. *J. Fish Biol* 58:1730-1745.
- Hedenskog, M., E.Petersson and T.Järvi. 2001. Agonistic behavior and growth in newly emerged brown trout (*Salmo trutta*) of sea ranched and wild origin. *Aggressive Behavior*, 27:000-000.
- Herbet, N.A., J.D.Armstrong and B.Th.Björnsson. 2001. Ovine growth hormone increases the mean oxygen consumption, but not the standard metabolic rate of Atlantic salmon parr. *Journal of Fish Biology*, 59:754-757.
- Hindar, K., N.Ryman and F.Utter. 1991. Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 945-947.
- Höjesjö, J. Johnsson, J.I., Petersson, E. & Järvi, T. 1998. The importance of being familiar: individual recognition and social behaviour in sea trout (*Salmo trutta*). - *Behav. Ecol.* 9:445-451.
- Huntingford F.A. and A.K.Turner. 1987. *Animal conflict*. Chapman and Hall, London.
- Järvi, T. 1989. The effect of osmotic stress on the anti-predatory behaviour of atlantic salmon smolts: a test of the 'Maladaptive anti-predator behaviour' hypothesis. *Nordic J. Freshw. Res.* 65: 71-79.
- Järvi, T. 1999. The genetic resources and fisheries. K. Skogs-o. Lantbr. Akad. Tidskr.138:1, 69-82 pp. (In Swedish).
- Järvi, T., Holmgren, K., Rubin, J.-F., Petersson, E., Lundberg, S. & Glimsäter, C. 1996. Newly-emerged *Salmo trutta* fry that migrate to the sea - An alternative choice of feeding habitat? *Nordic J. Freshw. Res.* 72:52-62.
- Järvi, T., R.Lofthus and T.Sigholt. 1991. On growth and smoltification in Atlantic salmon parr – the effect of sexual maturation and competition. *Nordic J. Freshw. Res.* 66: 72-88.
- Johnsson, J. I., Petersson, E., Jönsson, E., Björnsson B. Th. & Järvi T. 1999. Growth hormone induced effects on mortality, energy status and growth : a field study on brown trout (*Salmo trutta*). – *Func. Ecol.* 13:514-522
- Johnsson, J., Jönsson, E., Petersson, E., Järvi, T. & Björnsson, B. Th. 2000. Fitness-related effects of growth investment in brown trout: a study in natural and domestic environments. *J. Fish Biol.* 57:326-336.
- Johnsson, J.I. 1993. Big and brave: size selection affects foraging under risk of predation in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Anim. Behav.*, 45: 1219-1225.
- Johnsson, J.I. and A.Forser. 2002. Residence duration influences the outcome of territorial conflicts in brown trout (*Salmo trutta*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51: 282-286.
- Johnsson, J.I. and B.Th.Björnsson. 1994. Growth hormone increases growth rate, appetite and dominance in juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Anim. Behav.*, 47: 177-186.
- Johnsson, J.I., B.Th.Björnsson. 2001. Growth-enhanced fish can be competitive in the wild. *Functional Ecology* 15:654-659.
- Johnsson, J.I., E.Jönsson, E.Petersson, T.Järvi and B.Th.Björnsson. 2000. Fitness-related effects of growth investment in brown trout under field and hatchery conditions. *J. Fish. Biol.* 57: 326-336.
- Johnsson, J.I., E.Petersson, E.Jönsson, B.Th.Björnsson and T.Järvi. 1996. Domestication and growth hormone alter antipredator behaviour and growth patterns in juvenile brown trout, *Salmo trutta*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1546-1554.
- Johnsson, J.I., E.Petersson, E.Jönsson, T.Järvi and B.Th.Björnsson. 1999. Growth hormone induced effects on mortality, energy status and growth: a field study on brown trout, (*Salmo trutta*). *Funct. Ecol.* 13: 514-522.
- Johnsson, J.I., J.Höjesjö and I.A.Fleming. 2001. Behavioural and heart rate responses to predation risk in wild and farmed Atlantic salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci* 58:788-794.
- Johnsson, J.I., Jönsson, E., Björnsson, B.T., Petersson, E. & Järvi, T. 1996. Tillväxthormon, beteende och ekologi hos laxfisk: en lägesrapport . *Information från Sötvattenslaboratoriet*, Drottningholm 4: 35. (in Swedish).
- Jones, M.W. and J.A.Hutchings. 2002. Individual variation in Atlantic salmon fertilization success: implications for effective population size. *Ecol. Appl.* 12: 184-193.

- Jönsson E., J.I.Johnsson and B.Th.Björnsson. 1998. Growth hormone increases aggressive behavior in juvenile rainbow trout. *Horm. Behav.* 33: 9-15.
- Jonsson, B. 1997. A review of ecological and behavioural interactions between cultured and wild Atlantic salmon. *ICES J. Mar. Sci.* 54: 1031-1039.
- Jonsson, N., B.Jonsson and L.P.Hansen. 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *J. Anim. Ecol.* 67: 751-762.
- Jordan, W.C. and A.F.Youngson. 1992. The use of genetic marking to assess the reproductive success of mature male Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) under natural spawning conditions. *J. Fish Biol.* 41: 613-618.
- Kapuscinski, A.R.D. and J.E.Lannan. 1986. A conceptual genetic fitness model for fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1606-1616.
- Kohane, M. J. and P.A.Parsons. 1989 Domestication - evolutionary change under stress. *Evol. Biol.* 23: 31-48
- Laikre, L., T.Järvi., L.Johansson, S.Palm, J-F.Rubin, C.E.Glimsäter, P.Landergren and N.Ryman. 2001. Spatial and temporal population structure of sea trout (*Salmo trutta*) at the Island of Gotland, Sweden, delineated from Mitochondrial DNA. *J. Fish Biol.*, 58:000- 000.
- Leatherland, J. F. and R.N.Nuti. 1981 Effects of bovine growth hormone on plasma FFA concentrations and liver, muscle and carcass lipid content in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.*, 19: 487-498.
- Lepage, O., Øverli, Ø., Petersson, E., Järvi, T. & Winberg, S. 2000. Differential neuroendocrine stress responses in wild and domesticated sea trout. *Brain, Behav. Evol.* 56:259-268.
- Lima, S.L. and L.M.Dill. 1990. Behavioral decisions under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68: 619-640.
- Lynch, M. and B.Walsh. 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates, Sunderland. Martin-Smith, K.M. and J.D.Armstrong. In press. Growth rates of wild stream-dwelling Atlantic salmon correlate with activity and sex but not dominance. *J. Anim. Ecol.*
- Martin-Smith, K. and J.D.Armstrong. 2000. Effects of growth manipulation on growth, space use and dominance of juvenile Atlantic salmon in the wild. In: Proceedings of the American Fisheries Society International Symposium on the consequences of salmonid growth variability. 79-84 pp.
- Martin-Smith, K. and J.D.Armstrong. 2002. Growth rates of wild stream-dwelling Atlantic salmon correlated with activity and sex but not dominance. *Journal of Animal Ecology*. In press.
- McCullagh, P. and J.A.Nelder. 1989. Generalized linear models. Chapman and Hall, London.
- McGinnity, P., C.Stone, J.B.Taggart, D.Cooke, D.Cotter, R.Hynes, C.McCamley, T.Cross and A.Ferguson. 1997. Genetic impact of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on native populations: use of DNA profiling to assess freshwater performance of wild, farmed, and hybrid progeny in a natural river environment. *ICES J. Mar. Sci.* 54: 998-1008.
- Meffe, G. 1992. Techno-arrogance and halfway technologies: salmon hatcheries on the Pacific coast of North America. *Conserv. Biol.* 6: 350-354.
- Metcalf, N.B., A.C.Taylor and J.E.Thorpe. 1995. Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Anim. Behav.* 49: 431-436.
- Metcalf, N.B., F.A.Huntingford, W.D.Graham and J.E.Thorpe. 1989. Early social status and the development of life-history strategies in Atlantic salmon. *Proc. R. Soc., London B* 236: 7-19.
- O'Connor, K.I., N.B.Metcalf and A.C.Taylor. 2000. The effects of prior residence on behavior and growth rates in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Behav. Ecol.* 11: 13-18.
- O'Reilly, P.T., L.C.Hamilton, S.K.McConnell and J.M.Wright. 1996. Rapid analysis of genetic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) by PCR multiplexing of dinucleotide and tetranucleotide microsatellites. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 2292-2298.
- O'Connor, P.K., B.Reich and M.A.Sheridan. 1993 Growth hormone stimulates hepatic lipid mobilization in rainbow trout, *Onchorynchus mykiss*. *J. Comp. Physiol. B.* 163: 427-431.
- Ogura, M. and S.Ito. 1994. Change in the known ocean distribution of Japanese chum salmon, *Oncorhynchus keta*, in relation to the progress of stock enhancement. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 501-505.
- Økland, F., I.A.Fleming, E.B.Thorstad, B.Finstad, S.Einum and R.S.McKinley. 2000. EMG telemetry to record the intensity of swimming- and breeding-related behaviour in Atlantic salmon (pp 51-58). In: Moore, A. and Russell, I.A. (eds.). *Advances in Fish Telemetry*. Center for Environment, Fisheries and Aquaculture Science, Lowestoft, U.K. 264 pp.

- Olsén, K. H., Bjerselius, R., Petersson, E., Järvi, T., Mayer, I. & Hedenskog, M. 2000. Lack of species specific primer effects of odours from female Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) – *Oikos* 88:213-220
- Olsén, K.H., Järvi, J.T., Mayer, I., Petersson, E. & Kroon, F. 1998. Spawning behaviour and sex hormone levels in adult and precocious brown trout (*Salmo trutta* L.) males and the effect of anosmia. *Chemoecology* 8:9-17.
- Olsén, K.H., Järvi, T., Mayer, I., Petersson, E. & Kroon, F.J. 1996. Behaviour and endocrine responses of intact and anosmic precocious brown trout (*Salmo trutta* L.) parr in spawning groups of anadromous adult individuals. In: A. V. M. Canário & D. M. Power (eds.) *Fish pheromones, origins and modes of action*, Univ. Algarve, pp9-14.
- Persson, L., S.Diehl, P.Eklöv and B.Christensen. 1997. Flexibility in fish behaviour: consequences at the population and community levels. In: Behavioural ecology of teleost fishes (ed. J.-G.J.Godin). pp. 316-343. Oxford University Press.
- Petersson, E., Järvi, T., Olsén, K. H., Mayer, I. & Hedenskog, M. 1999. Male-male competition and female choice in brown trout. – *Anim. Behav.* 57:777-783.
- Petersson, E. & Järvi, T. 1993. Differences in reproductive traits between sea-ranched and wild sea-trout (*Salmo trutta*) originating from a common stock. - *Nordic J. Freshw. Res.* 68:91-97.
- Petersson, E. & Järvi, T. 1997. Reproductive behaviour of sea trout (*Salmo trutta*) -consequences of sea-ranching. - *Behaviour* 134:1-22.
- Petersson, E. & Järvi, T. 2000. Both agonistic and scrambled competition affect the growth performance of brown trout (*Salmo trutta*) parr of wild and of sea-ranched origins. *Environ. Biol. Fishes* 59:211-218.
- Petersson, E. & Järvi, T. 2001. False orgasm in brown trout females: trick or treat? *Anim. Behav.* 61:497-501.
- Petersson, E. and Järvi, T. 1995. Evolution of morphological traits in sea trout (*Salmo trutta*) parr (0+) through sea-ranching. - *Nordic J. Freshw. Res.* 70:62-67.
- Petersson, E. and T.Järvi. 1997. Reproductive behaviour of sea trout (*Salmo trutta*) – consequences of searanching. *Behaviour* 134: 1-22.
- Petersson, E. and T.Järvi. 1999. Artificial breeding, domestication and conservation biology in salmonids. National Board of Fisheries Report 5:51-79. (In Swedish with English summary).
- Petersson, E. and T.Järvi. 2000. Both contest and scramble competition affect the growth performance of brown trout, *Salmo trutta*, parr of wild and sea-ranched origins. *Env. Biol. Fish.* 59: 211-218.
- Presa, P. and R.Guyomard. 1996. Conservation of microsatellites in three species of salmonids. *J. Fish Biol.* 49: 1326-1329.
- Price, E.O. 1999. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Appl. Animal Behav. Sci.* 65: 245-271.
- Quinn, T.P., M.D.Adkison and M.B.Ward. 1996. Behavioral tactics of male sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under varying operational sex ratios. *Ethology* 102: 304-322.
- Reznick, D. and J.Travis. 1996. The empirical study of adaptation in antural populations. In: *Adaptation* (eds: M.R. Rose and G.V. Lauder). Academic Press.
- Riddell, B.E. and D.P.Swain. 1991. Competition between hatchery and wild coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): genetic variation for agonistic behaviour in newly-emerged wild fry. *Aquaculture* 98: 161-172.
- Rideout, S.G. and L.W.Stolte. 1988. Restoration of Atlantic salmon to Connecticut and Merrimack Rivers. - In.: *Present and future Atlantic salmon management* (ed: R. H. Strout). Atlantic salmon federation, Ipswitch, Massachusetts and National coalition for marine conservation, Savannah, Georgia.
- Riechert, S.E. 1998. Game theory and animal contests. In *Game theory and animal behaviour* (eds: Dugatkin, L.A. and Reeve, H.K.), pp. 64-93. Oxford University Press, N.Y.
- Roff, D.A. 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman and Hall, London.
- Ruzzante, D.E. 1994. Domestication effects on aggressive and schooling behavior in fish. *Aquaculture* 120: 1-24.
- Ruzzante, D.E. and R.W.Doyle. 1991. Rapid behavioral changes in medaka (*Oryzias latipes*) caused for selection for competitive and noncompetitive growth. *Evolution* 45: 1936-1946.
- Ruzzante, D.E. and R.W.Doyle. 1993. Evolution of social behavior in a resource-rich, structured environment: selection experiments with medaka (*Oryzias latipes*). *Evolution* 47: 456-470.

- Ryman, N. 1991. Conservation genetics considerations in fishery management. *J. Fish Biol.* 39 (Suppl. A): 211-224.
- Ryman, N. and G.Ståhl. 1980. Genetic changes in hatchery stocks of brown trout (*Salmo trutta*). *J. Fish. Res. Board Can.* 37: 82-87.
- Ryman, N., F.Utter and K.Hindar. 1995. Introgression, supportive breeding, and genetic conservation. In: Population management for survival and recovery: analytical methods and strategies in small population conservation (eds: Ballou, J.D., Gilpin, M. and Foose, T.J.). pp. 341-365.
- Schmidt, K.P. and D.A.Levin. 1985. The comparative demography of reciprocally sown populations of Phlox drummondii Hook. I. Survivorship, fecundities, and finite rates of increase. *Evolution* 39: 396-404.
- Scribner, K.T., J.R.Gust and R.L.Fields. 1996. Isolation and characterization of novel salmon microsatellite loci: cross-species amplification and population genetic applications. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 833-841.
- Sheridan, M.A. 1986. Effects of thyroxin, cortisol, growth hormone, and prolactin on lipid metabolism of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, during smoltification. *Gen Comp Endocrinol.* 64: 220-238.
- Sherwood, N.M., L.W.Crim, J.Carolsfeld and S.M.Walters. 1988. Sustained hormone release. I. Characteristics of in vitro release of gonadotropin-releasing hormone analogue (GnRH-A) from pellets. *Aquaculture* 74: 75-86.
- Sibly, R.M. and P.Calow. 1986. Physiological ecology of animals. Blackwell, Oxford.
- Singer, T.D., K.M.Clements, J.W.Semple, P.M.Schulte, J.S.Bystriansky, B.Finstad, I.A.Fleming and R.S.McKinley. 2002. Seawater tolerance and gene expression in two strains of Atlantic salmon smolts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59:125-135.
- Slettan, A., I.Olsaker and O.Lie. 1995. Atlantic salmon, *Salmo salar*, microsatellites at the SSOSL25, SSOSL85, SSOSL311, SSOSL417 loci. *Animal Genetics* 26: 281-282.
- Smith, P.J., R.L.Francis and C.C.McVeagh. 1991. Loss of genetic diversity due to fishing pressure. *Fish. Res.* 10: 309-316.
- Steffensen, J.F. 1989. Some errors in respirometry of aquatic breathers: how to avoid and correct for them. *Fish Physiol. Biochem.* 6: 49-59.
- Stolte, L.W. 1982. A strategic plan for the restoration of Atlantic salmon to the Connecticut River basin. U.S. Fish and Wildlife Service, Laconia, Newhampshire.
- Sundström, L.F. and J.I.Johnsson. 2001. Experience and social environment influence the ability of young brown trout, *Salmo trutta*, to forage on live novel prey. *Anim. Behav.* 61: 249-255.
- Taggart, J.B., I.S.McLaren, D.W.Hay, J.H.Webb and A.F.Youngson. 2001. Spawning success in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): a long-term DNA profiling-based study conducted in a natural stream. *Mol. Ecol.* 10: 1047-1060.
- Thomas, G.L and O.A.Mathisen. 1993. Biological interactions of natural and enhanced stocks of salmon in Alaska. *Fish. Res.* 18: 1-17.
- Travis, J. 1994. The ecological genetics of life histories: variation and its evolutionary significances. In: Ecological genetics (ed: L.A. Real). University of North Carolina Press, Chapel Hill.
- Utter, F. 2000. Patterns of subspecific anthropogenic introgression in two salmonid genera. *Rev. Fish Biol. Fish.* 10: 265-279.
- Verspoor, E. 1988. Reduced genetic variability in first-generation hatchery populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1686-1690
- Walsh, P.S., D.A.Metzger and R.Higuchi. 1991. Chelex 100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR-based typing from forensic material. *Bio Techniques* 10: 506-513.
- Waples, R.S., M.J.Ford and D.Schmitt. In press. Empirical results of salmon supplementation: a preliminary assessment. In: Ecological and genetic implications of aquaculture activities.(eds: Bert, T.M. and J.L.Nielsen) Kluwer Academic, N.Y.
- Weatherly, A.H. and H.S.Gill. 1987. The biology of fish growth. Academic Press, London.
- Werner, E.E., J.F.Gilliam, D.J.Hall and G.G.Mittelbach. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64: 1540-1548.
- Wilson, D.S., A.B.Clark, K.Coleman and T.Dearstyn. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends Ecol. Evol.* 9: 442-446.
- Winn, A.A. and A.S.Evans. 1991. Variation among populations of *Prunella vulgaris* in plastic responses to light. *Funct. Ecol.* 5: 562-571.

- Wootton, R.J. 1990. Reproduction. In: Ecology of teleost fishes. pp. 159-195. Chapman and Hall, London.
- Youngson, A.F., J.H.Webb, J.C.MacLean and B.M.Whyte. 1997. Frequency of occurrence of reared Atlantic salmon in Scottish salmon fisheries. ICES J. Mar. Sci. 54: 1216-1220.
- Ytrestoyl, T., B.Finstad and R.S.McKinley. 2001. Swimming performance and blood chemistry in Atlantic salmon spawners exposed to acid water with elevated aluminum concentrations. J. Fish Biol. 58:1025-1038.