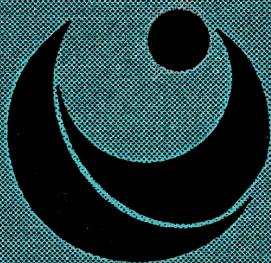


043

# oppdragsmelding

## Forskjeller i resistens mot *Gyrodactylus salaris* mellom Østersjølaks og Øst-Atlantisk laks

Tor A. Bakke  
Peder A. Jansen  
Lars P. Hansen



NINA

NORSK INSTITUTT FOR NATURFORSKNING

Forskjeller i resistens mot  
*Gyrodactylus salaris*  
mellom Østersjølaks og  
Øst-Atlantisk laks

Tor A. Bakke  
Peder A. Jansen  
Lars P. Hansen

Tor A. Bakke  
Peder A. Jansen  
Lars P. Hansen  
1990

Forskjeller i resistens mot *Gyrodactylus salaris* mellom  
Østersjølaks og Øst-Atlantisk laks

NINA Oppdragsmelding 043: 1-10

ISSN 0802-4103  
ISBN 82-426-0082-1

Copyright (C) NINA  
Norsk institutt for naturforskning

Opplag: 200

Kontaktadresse:  
NINA  
Tungasletta 2  
7004 TRONDHEIM  
Tlf (07) 58 05 00

## Forord

### Referat

Bakke, T.A., Jansen, P.A. & Hansen, L.P. 1990. Forskjeller i resistens mot Gyrodactylus salaris mellom Østersjølaks og Øst-Atlantisk laks. NINA Oppdragsmelding 00: 00-00

Resistens mot Gyrodactylus salaris ble undersøkt for Østersjølaks med opprinnelse fra Neva i USSR, Atlantisk laks fra Altaelva og Loneelva og en hybrid mellom Nevalaks og en norsk oppdrettsstamme, MOWI-laks. Resistensnivået ble målt ved telling av G. salaris på lakseparr som på forhånd var blitt infisert med parasitten og senere ble isolert, individuelt eller som gruppe. Antallet G. salaris på laksungene økte sterkt både på Altalaks og Loneelvlaks i løpet av de 5 ukene eksperimentet varte. For Nevalaks, derimot, ble sluttresultatet en klar nedgang. Det var stor variasjon i intensiteten av parasitter mellom enkeltfisk av hybridene, men den gjennomsnittlige intensitet flatet ut eller viste nedgang i løpet av forsøksperioden. Resultatene tyder på at Nevalaks er resistent eller kan opparbeide en respons mot G. salaris, og at resistensen har en betydelig genetisk komponent. Dette støtter hypotesen at G. salaris er introdusert til Norge, sannsynligvis fra Østersjø-området. Mulige fordeler og ulemper ved å krysse infiserte laksepopulasjoner truet av utryddelse med resistent laks, som en strategi for redusere G. salaris problemet, er diskutert.

Emneord: Gyrodactylus salaris - resistens - genetik

Tor A. Bakke og Peder A. Jansen, Zoologisk museum, Universitet i Oslo, Sarsgt. 1, N-0562 Oslo 5. Lars P. Hansen, NINA, Tungasletta 2, N-7004 Trondheim.

Parasitten Gyrodactylus salaris er et alvorlig problem for laks i mange norske vassdrag. Denne rapporten, som er resultatet av et samarbeid mellom Zoologisk museum, Universitetet i Oslo (ZMO) og Norsk Institutt for Naturforskning (NINA), Trondheim presenterer resultater fra en eksperimentell undersøkelse over resistens hos laks mot G. salaris. Forsøkene, som er utført i Gyrodactylus-laboratoriet ved ZMO, tester forskjeller i resistens mellom laksestammer. Det ble valgt ut laksestammer fra Nord-Norge, Vest-Norge og Østersjøen.

Vi vil takke Erik Fagerlid-Olsen og Øivind Fladaas, Hellefoss Klekkeri og Settefiskanlegg, Hokksund, og Jon G. Backer ved NINAs Forskningsstasjon for Ferskvannsfisk, Ims, for at de stilte fisk til disposisjon for forsøkene. Dessuten takker vi Kjetil Hindar, NINA for at vi fikk benytte laks krysset fram som en hybrid mellom Neva og MOWI-laks. Vi er også svært takknemlige for økonomisk støtte til utstyr og drift fra Direktoratet for Naturforvaltning, Trondheim.

## Innhold

<b>1 Innledning</b> .....	5
<b>2 Materiale og metoder</b> .....	5
Forsøk 1; Forsøk 2; Forsøk 3; Forsøk 4	
<b>3 Resultater</b> .....	6
Figur 1; Figur 2.; Fig. 3; Figur 4	
<b>4 Diskusjon</b> .....	8
<b>5 Litteratur</b> .....	9

## 1 Innledning

I Norge har parasitten Gyrodactylus salaris Malmberg blitt observert å være en alvorlig trussel for flere naturlige laksepopulasjoner. Det er beskrevet en rekke tilfeller der infisert lakseparr har blitt så sterkt angrepet at det har resultert i massedød og dermed sterkt reduserte laksebestander (se Johnsen 1978, Heggberget & Johnsen 1982, Johnsen & Jensen 1985, 1986, 1988, Dolmen 1987, Mo 1989). Til nå er parasitten registrert i 34 vassdrag og i ca. 35 fiskeanlegg (Anonymous 1990).

G. salaris ble først beskrevet fra laks i Hölle laboratoriet nær Indalsälven i Sverige (Malmberg 1957). Den monogene ikten (haptormarken) har senere blitt rapportert fra fiskeanlegg både nord og syd for Dalälven. G. salaris er også observert på lakseparr i finske elver og fiskeanlegg (Malmberg 1988, 1989), og den forekommer i tillegg i Ladogasjøen (Malmberg op. cit.), som dreneres av Nevaelven som munnar ut i Finskebukta i Østersjøen.

Da parasitten ikke var registrert i Norge før 1975 (Johnsen 1978), har det blitt spekulert på om denne har blitt introdusert til Norge fra Østersjøområdet (Malmberg 1988, Mo 1989) og senere blitt spredt til forskjellige norske elver ved utsetting av laksunger fra infiserte norske fiskeanlegg (Johnsen & Jensen 1985). Halvorsen & Hartvigsen (1989) utelukker ikke at det kan ha foregått på denne måten, men mener samtidig at dette må dokumenteres bedre, spesielt bør mer eksperimentell forskning utføres.

Denne undersøkelsen tar sikte på, gjennom laboratorieforsøk, å undersøke om det finnes forskjeller i resistens mot G. salaris mellom to norske laksestammer (Altalaks og Lonelaks) og en laksestamme fra Østersjøen (Nevalaks) (Bakke et al. 1990). Dessuten ble en hybrid mellom Nevalaks og en norsk oppdrettslaks, MOWI-laks, opprinnelig en blanding av flere storlaksstammer fra Vestlandet, undersøkt. Denne rapporten presenterer resultatene av disse forsøkene, og diskuterer disse i relasjon til genetisk resistens, mulig arvbarehet av resistensen og mulig geografisk opprinnelse av parasitten.

## 2 Materiale og metoder

Lakseparr (0+) fra tre bestander ble brukt i dette eksperimentet: (1) Altalaks (Finnmark), (2) Lonelaks (Hordaland) og (3) Nevalaks som er en Østersjølaks med opprinnelse fra Sovjetunionen. Det ble også brukt en hybrid mellom Nevalaks og den norske oppdrettsstammen MOWI-laks. Fordi fisk som tidligere har vært eksponert mot Gyrodactylus kan ha opparbeidet en resistens mot senere infeksjoner (Anderson 1974), brukte vi laksunger som aldri tidligere hadde vært infisert med Gyrodactylus. Fisken hadde imidlertid vært rutinebehandlet med formalin, hovedsakelig mot sopp (Saprolegnia) og costiasis (Ichtyobodo).

Parasitt-stammen som ble brukt kom fra naturlig infiserte laksunger fanget i Drammenselva. Parasittene ble holdt i laboratoriet på norske laksestammer i et halvt år før disse eksperimentene startet. De infiserte

laksungene ble undersøkt ukentlig for G. salaris under bedøvelse (ca. 2 minutter i 0,4% chlorbutanol). Antall parasitter på hver fisk ble talt opp under binokularlupe. Laksungene ble akklimatisert til en vanntemperatur på 12°C (+/- 1,0°C) i to dager før vi startet med å infisere fiskene med G. salaris. Eksperimentene ble utført under kontinuerlig dunkel belysning. Laksungene i forsøksgruppene ble eksponert for infiserte laksunger i 2 uker før de ble isolert. De opprinnelig infiserte laksungene kunne identifiseres ved at de var fettfinneklippet, og de forskjellige laksestammene som skulle isoleres og undersøkes, var på forhånd merket ved basis av halefinnen med fargeflekker (Alcian blue). Fisken ble holdt i grå plastkar av to forskjellige størrelser: (1) 100 x 100 med 20 cm vanddybde (200 l), og (2) 47 x 37 med 8 cm vanddybde (13,9 l). De fysiske-kjemiske forholdene ble holdt identiske ved de parallelle eksperimentene. Fire forsøk ble utført:

### Forsøk 1

Femti uinfiserte laksunger av Altastammen (gjennomsnittlig lengde 7,6 cm, variasjonsbredde 6,5-9,5 cm) og 50 uinfiserte laksunger av Nevastammen (gjennomsnittlig lengde 8,0 cm, variasjonsbredde 6,5-10,0 cm) ble eksponert for 10 sterkt infiserte lakseparr i 2 uker. De opprinnelig uinfiserte laksene av Alta- og Nevastammen ble deretter isolert i hvert sitt 200 l store kar. Veksten i de to parasittpopulasjonene ble deretter regelmessig registrert.

### Forsøk 2

Femti uinfiserte laksunger av Loneelvstammen (gjennomsnittlig lengde 8,9 cm, variasjonsbredde 8,0-9,5 cm) og 50 uinfiserte Nevalaks (gjennomsnittlig lengde 9,1 cm, variasjonsbredde 8,0-10,0 cm) ble holdt i samme kar som 20 sterkt G. salaris infiserte laksunger i 2 uker. Deretter ble hver av de to forsøksstammene isolert i hvert sitt 200 l store kar. Veksten i de to parasittpopulasjonene ble deretter registrert regelmessig.

### Forsøk 3

Ti uinfiserte laksunger av Loneelvstammen (gjennomsnittlig lengde 8,3 cm, variasjonsbredde 7,5-9,0 cm) og 10 av Nevastammen (gjennomsnittlig lengde 8,2 cm, variasjonsbredde 7,0-9,0 cm) ble kunstig infisert med én gravid G. salaris som ble plassert på halefinnen. Laksungene ble deretter isolert enkeltvis i hvert sitt 13,9 l store kar. Senere ble laksungene under bedøvelse undersøkt for tilstedeværelse og reproduksjon av G. salaris. Så snart parasitten hadde reproduisert, ble moren drept, og eksperimentet ble satt igang med en nyfødt parasitt. Veksten i de to parasittpopulasjonene ble deretter regelmessig registrert.

### Forsøk 4

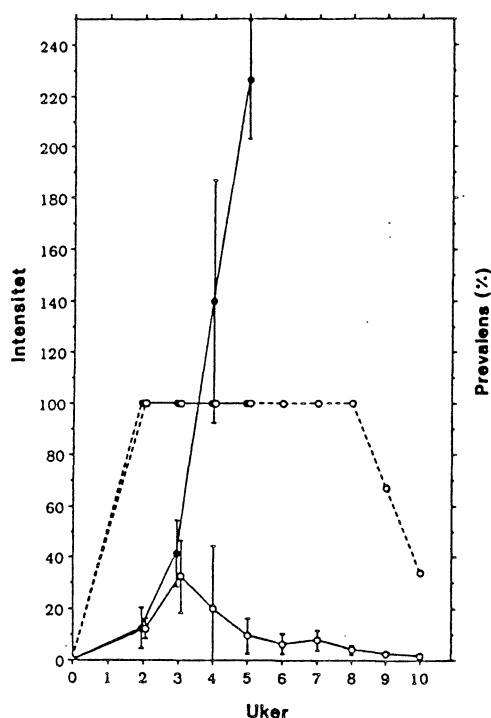
To parallelle tester med hybridlaks mellom Nevalaks og MOWI-laks, ble hver utført i to kar: (1) 100 uinfiserte hybrider (gjennomsnittlig lengde 8,5 cm, variasjonsbredde 7,5-9,5 cm) ble holdt sammen med 20 sterkt G. salaris infiserte lakseparr i en uke. Dette gav en infeksjonshyppighet på 100% og en gjennomsnittlig intensitet på ca. 14 parasitter. Deretter ble fisken splittet opp i to grupper med 50 fisk i hver gruppe. (2) 90 uinfiserte hybrider (gjennomsnittlig lengde 8,8 cm,

variasjonsbredde 7,5-9,5 cm) ble holdt sammen med 20 sterkt *G. salaris* infiserte lakseparr i en uke. Alle laksungene ble infisert, gjennomsnittintensitet ca. 16 parasitter. Deretter ble fisken fordelt på to kar med 45 individer i hvert. I alle gruppene ble veksten i parasittpopulasjonen regelmessig registrert.

Wilcoxon Rank-sum test ble brukt i den statistiske behandlingen av materialet.

### 3 Resultater

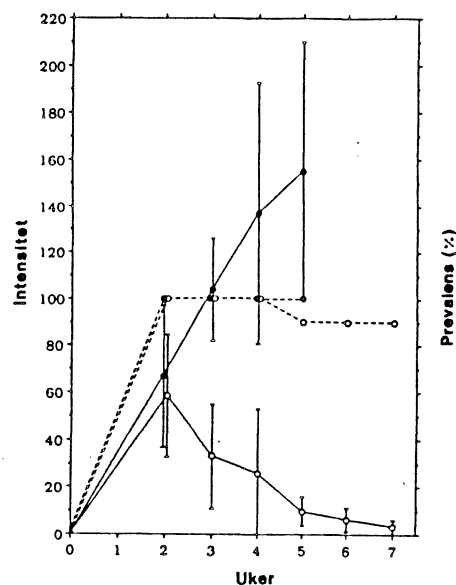
Etter to uker i samme infeksjonskar hadde Altastammen en gjennomsnittlig intensitet på 12,8 parasitter med et standardavvik på 7,8 og en variasjonsbredde fra 8-20. Tilsvarende hos Nevalaksen var 12,2, 4,1 og 4-29. En uke etter at gruppene ble atskilt og fjernet fra infeksjonskilden hadde infeksjonen økt signifikant hos begge laksestammer ( $P < 0,01$ ) på grunn av reproduksjon hos parasitten (Fig. 1). To uker etter isoleringen (fire uker etter at infiseringen ble satt i gang), fortsatte intensiteten å øke hos Altalaksen, mens for Nevalaksen var det en signifikant nedgang ( $P < 0,01$ ). Videre var det en klar økning i intensiteten hos Altalaksen også den neste uken (Fig. 1). Eksperimentet med denne stammen måtte avsluttes etter 5 uker på grunn av dødelighet hos



**Figur 1.** Utvikling av *Gyrodactylus salaris* infeksjonen på henholdsvis Altalaks (o) og Nevalaks (o) holdt ved 12°C. Begge stammene ble eksponert til infeksjonskilden sammen i de to første uker før de ble atskilt og isolert i store kar av samme type. De ubrutte linjene angir gjennomsnittlig intensitet med standardavviket ved forsøkene. Den stiplede linjen viser prevalensen av *G. salaris* under eksperimentet.

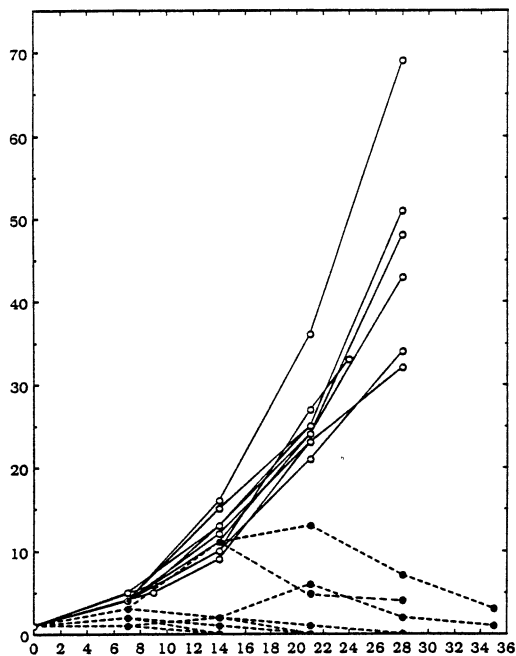
laksungene. Hos Nevalaksen fortsatte infeksjonen å avta, både intensiteten og hyppigheten (prevalensen). Forsøket ble avbrutt etter 10 uker, da infeksjonen nesten var utdødd.

For å gjenta forsøket og samtidig undersøke om utviklingsmønsteret av *G. salaris* forandret seg med begynnelsesinfeksjonen ble et nytt eksperiment utført. Ved isolering etter to ukers infeksjon var nå den gjennomsnittlige intensiteten av *G. salaris* på Nevalaksen 58,7 parasitter med et standardavvik på 26,2 og en variasjonsbredde fra 16-94. Som kontroll ble det denne gangen brukt laks av Loneelvstamme som hadde gjennomsnittlig parasittintensitet på 67,0 (standardavvik 29,7, variasjonsbredde 31-137). På samme måte som i det første eksperimentet økte intensiteten av *G. salaris* på Loneelvlaksen de fem ukene eksperimentet varte, mens den for Nevalaksen gikk direkte ned etter isoleringen av fisken (Fig. 2). Som i første forsøk ble det kun hos Nevalaksen observert en reduksjon i prevalensen.



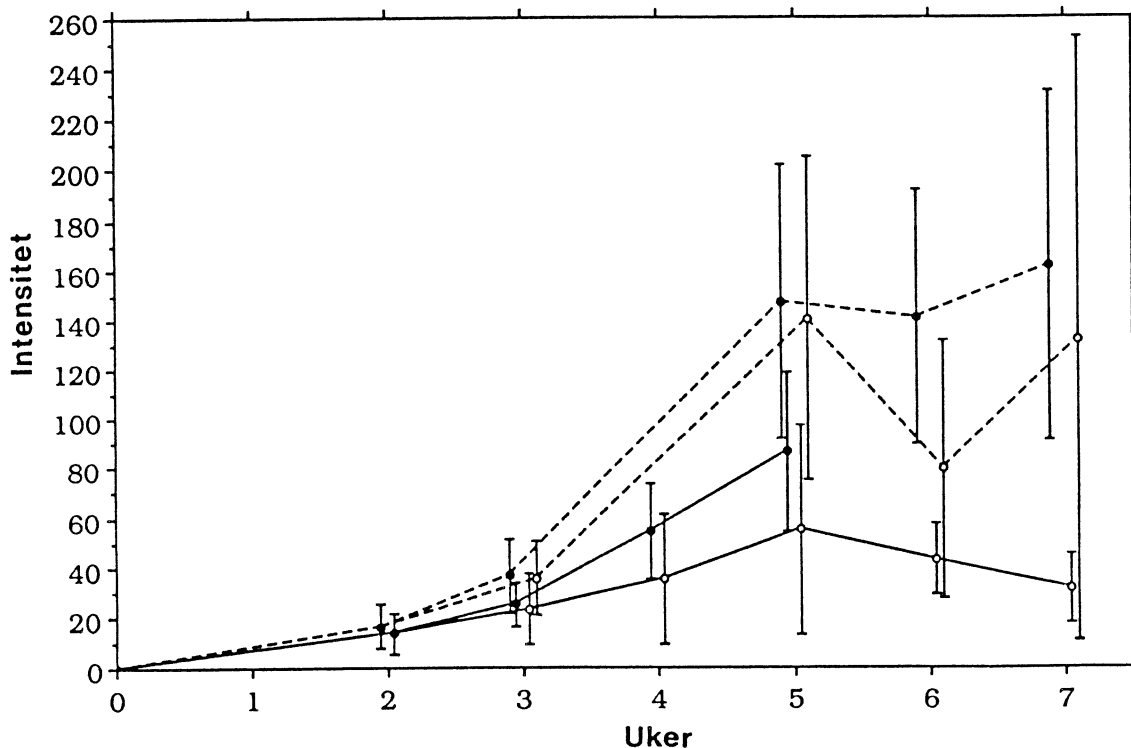
**Figur 2.** Utvikling av *Gyrodactylus salaris* infeksjonen på henholdsvis Loneelvlaks (o) og Nevalaks (o) holdt ved 12°C. Begge stammene ble eksponert til infeksjonskilden sammen i to uker før de ble atskilt og isolert i store kar av samme type. De ubrutte linjene angir gjennomsnittlig intensitet med standardavviket ved forsøkene. Den stiplede linjen viser prevalensen av *G. salaris* under eksperimentet.

Når utviklingen av *G. salaris* infeksjonen på isolerte enkeltfisk (i fravær av transmisjon mellom laksunger) ble undersøkt (Forsøk 3), fant vi at parasitten hadde store problemer med å eksistere på Nevalaks, både når det gjelder det å etablere og utvikle seg og reproducere. På all Loneelvlaks vokste derimot populasjonene av parasitter til forsøket ble avbrutt (Fig. 3).



**Fig. 3.** Utvikling av *Gyrodactylus salaris* infeksjonen på enkeltfisk av Loneelvstamme (ubrutte linjer) og Nevastamme (stiplede linjer) holdt separat med en parr i hvert kar. Infeksjonen startet med en nyfødt parasitt pr. fisk, og forsøket ble utført ved 12°C.

For å undersøke om resistensen av Nevalaks mot *G. salaris* hadde en genetisk komponent, ble hybrider mellom Nevalaks og MOWI-laks testet. To forsøk ble satt igang, og i hvert av dem ble hybridene fordelt på to store kar. Figur 4 viser at i begge karene i forsøk 1 økte den gjennomsnittlige intensiteten de neste tre uker etter infeksjonen. I karet med den høyeste intensiteten døde all lakseparr etter 5 uker bortsett fra en, og forsøket ble derfor avbrutt. I det andre karet minket intensiteten de neste to ukene. I det andre forsøket stabiliserte intensiteten seg tre uker etter infeksjonen, men på et noe høyere nivå enn i det første eksperimentet (Fig. 4). I begge forsøkene utviklet det seg en soppinfeksjon som en ekstrabelastning på endel av laksungene.



**Figur 4.** Utvikling av *Gyrodactylus salaris* infeksjonen på en hybrid mellom Nevastammen og MOWI-laks holdt ved 12°C. Hybridene ble eksponert til infeksjonskilden sammen i to uker før de ble atskilt og isolert i fire store kar av samme type. Figuren illustrerer to og to parallelle tester (Forsøk 1 - ubrutte og Forsøk 2 - stiplede linjer), hver med to kar.



#### 4 Diskusjon

Mangelen på resistens mot G. salaris blant de norske laksestammene fra Alta- og Loneelva som ble testet står i skarp kontrast til den dramatiske nedgangen i infeksjonen hos Nevalaksen. Dette laboratorieforsøket på oppdrettet Nevalaks tyder på at denne generelt er meget motstandsdyktig mot G. salaris. I gjennomsnitt flatet infeksjonen ut for hybridene mellom Nevalaks og MOWI-laks, selv om enkeltindivider fremviste variabel grad av resistens mot parasitten. MOWI-laks, som er en blanding av forskjellige norske laksestammer, er foreløpig ikke blitt testet, men det er rimelig å tro at denne ikke har større resistens mot G. salaris enn de andre norske laksestammene vi har testet. Hybridforsøket tyder derfor også på at resistensen hos Nevalaksen er genetisk betinget.

Det var tydelig variasjon i utviklingen i intensiteten av G. salaris på de to hovedgruppene av laks (Østersjølaks og Øst-Atlantisk laks) i dette forsøket, men blant de norske laksestammene var det ingen klare forskjeller. Andre norske laksestammer som har blitt benyttet i forsøk (Drammenselv, Aroselv, Lierelv og Imsa), viser det samme mønsteret i utviklingen av G. salaris, men noen få enkeltfisk hadde evne til å opparbeide respons mot parasitten over tid (upublisert materiale).

Massedødelighet av fisk på grunn av angrep av monogene ikter har sjelden blitt observert i naturen (Paperna et al. 1984), i motsetning til under oppdrettsbetingelser. Et nærliggende eksempel til G. salaris problemene i norske lakseelver er beskrevet fra Aralsjøen i Sovjetunionen. Den monogene ikten Nitzschia sturionis ble innført fra Det Kaspiske Hav med størarten Acipenser stellatus i slutten av 1930 årene. En stund etter utsettingen ble det observert massedød av en annen, lokal størart, A. nudiventris. Årsaken til dødeligheten var angrep av den innførte parasitten på denne fiskearten som ikke var naturlig resistent (Petrushevski & Schulman 1961). Dette tilfellet er et eksempel på spredning av en monogen ikke fra en fiskeart til en annen med katastrofal effekt på den nye verten. De alvorlige angrepene av G. salaris på norske laksestammer (Johnsen & Jensen 1986) er imidlertid første kjente eksempel på et slikt resultat på grunn av menneskelig spredning av en monogen ikke mellom isolerte grupper av samme fiskeart.

Det er flere interessante spørsmål i forbindelse med utbredelse og spredning av G. salaris. Parasitten har sannsynligvis en naturlig utbredelse i Eurasia og finnes naturlig i elver som munner ut i Østersjøen (Malmberg 1987, 1988, 1989). Den har sannsynligvis ikke kommet seg naturlig over vannskillet til vassdrag som renner ut i Atlanterhavet og Barentshavet. Det er dessuten svært sjelden at Østersjølaks vandrer ut i Atlanterhavet, og at laks fra Atlanterhavet vandrer inn i Østersjøen (Christensen & Larsson 1979). Fordi G. salaris dør i brakkvann med høyere salinitet enn 5 o/oo (Malmberg 1988), er det urimelig å tro at parasitten kan spres sjøveien til vassdrag som munner ut i Atlanterhavet, da den måtte passere områder med betydelig høyere saltinnhold. Det er også all grunn til å tro at den naturlige utveksling av gener mellom laksepopulasjonene

i Østersjøen og Atlanterhavet er uhyre liten (Ståhl 1987, Ståhl & Hindar 1988). Det er derfor rimelig å tro at gener for G. salaris resistens hos Østersjølaks i meget liten grad har blitt overført naturlig fra disse til norske vassdrag.

Den påviste eksponentielle veksten av parasitten G. salaris på norske laksebestander med katastrofal dødelighet som resultat, samtidig som Nevalaksen er resistent, støtter hypotesen at G. salaris ikke forekommer naturlig i norske laksevassdrag, men er importert fra Østersjøen og spredt til norske vassdrag ved utsetting av fisk fra infiserte fiskeanlegg som antydnet av Johnsen & Jensen (1985). Observasjonen at resistens mot G. salaris har en genetisk komponent forventes, da det tidligere både innen og mellom vertspopulasjoner er observert stor variasjon i resistens mot Gyrodactylus arter (Madhavi & Anderson 1985, Scott 1985) og andre både mikro- og makroparasitter (Chevassus and Dorson 1990).

At resistens mot G. salaris kanskje kan overføres til en ikke resistent laksepopulasjon ved innkryssning av resistent fisk er interessant og kan muligens benyttes som utgangspunkt til å løse G. salaris problemet i vassdrag der parasitten ikke kan utryddes. Selv om dokumentasjonen foreløpig er sparsom, advares det generelt mot kryssing av laksepopulasjoner (se for eksempel Egidius et al. 1988 og Ståhl & Hindar 1988). Fordelene ved bruk av en innkryssingsstrategi for å øke laksepopulasjonenes resistens mot G. salaris må derfor vurderes nøye mot eventuelle skadevirkninger en slik innkryssing kan ha.

Østersjølaks og Atlantisk laks har relativt stor genetisk avstand (Ståhl 1987, Ståhl & Hindar 1988), og det er derfor rimelig å tro at innkryssing av Østersjølaks i norske laksepopulasjoner angrepet av G. salaris, kan gi avkom som er mer forskjellig fra de fleste norske laksepopulasjoner enn hvis kryssing ble foretatt mellom norske laksepopulasjoner. Det synes derfor naturlig i det videre arbeidet å lete etter genetisk resistente komponenter i norske laksepopulasjoner, avle på disse, og eventuelt krysse disse inn i G. salaris infiserte laksepopulasjoner som er truet av utryddelse. Det kan også være en mulighet å avle på eventuelle resistente enkeltfisk innenfor en laksepopulasjon, hvis avkom så kunne settes ut eller krysses inn for å øke populasjonens totale resistens.

En strategi basert på innkryssing av resistente gener må baseres på erkjennelsen at G. salaris ikke kan utslettes fra norsk fauna. Med tiden vil man antagelig få oppgang av laks med arveanlegg for resistens mot G. salaris i infiserte elver, men dette kan ta svært lang tid. En eventuell systematisk innkryssing av G. salaris resistent laks vil øke muligheten for utvikling av en resistent laksestamme på atskillig kortere tid. Men det betyr også at vi opprettholder bestander av G. salaris som i fremtiden kan spre seg til ikke infiserte systemer.

Det har gjennom en rekke år blitt importert Østersjølaks til norske fiskeoppdrettsanlegg, og importen fra Finland har hovedsakelig bestått av Nevalaks. Vi vet at det kan rømme betydelige mengder av laks fra opp-

drettsanlegg, og at denne fisken vandrer opp i vassdrag for å gyte når den blir kjønnsmoden (se for eksempel Hansen et al. 1987 og Egidius et al. 1988). Det er derfor rimelig å anta at også Østersjølaksen har rømt fra norske fiskeanlegg og vandret opp i norske vassdrag for å gyte. Vi kan derfor ikke se bort fra at det allerede nå finnes gener for resistens mot G. salaris også fra slik fisk innkrysset i norske laksestammer.

Resultatene presentert og diskutert i denne rapporten er basert på eksperimenter utført under oppdrettsbetingelser. Under slike forhold er det ofte betydelige stressfaktorer som kan påvirke fisken. Dessuten har laksungene blitt regelmessig bedøvet og behandlet, noe som også øker stressnivået. Dette kan ha påvirket resultatet noe. Imidlertid har de forskjellige gruppene av fisk blitt behandlet på samme måte, og generelt ble forsøkene konstruert for å minimalisere variasjonen mellom enkeltfisk innen de forskjellige stammer benyttet. Vi mener derfor at forskjellen i resistens mellom Østersjølaks og norsk Atlantisk laks mot G. salaris som ble påvist i denne undersøkelsen, i betydelig grad er genetisk betinget. Det gjenstår imidlertid å teste dette også i naturen, dessuten mekanismene bak resistensen.

## 5 Litteratur

- Anonymous 1990. Report on the Norwegian meeting on impacts of aquaculture on wild stocks. NASCO PAPER CNL (90) 28:1-9.
- Anderson, D.P. 1974. Diseases of fishes. - Book 4: Fish immunology. T.F.H. Publications, Inc. Ltd.
- Bakke, T.A., Jansen, P.A. & Hansen, L.P. 1990. Differences in the host resistance of Atlantic salmon (Salmo salar) stocks to the monogean Gyrodactylus salaris Malmberg, 1957. - J. Fish Biol. 37: 00-00 (in press).
- Chevassus, B. & Dorson, M. 1990. Genetics of resistance to disease in fishes. - Aquaculture 85: 83-107.
- Christensen, O. & Larsson, P.-O. 1979. Review of the Baltic salmon research. - I.C.E.S. Coop. Res. Rep., No. 89.
- Dolmen, D. 1987. Gyrodactylus salaris (Monogenea) in Norway; infestations and management. - In Stenmark, A. & Malmberg, G., eds. Parasites and diseases in natural waters and aquaculture in Nordic countries. Proceedings Zoo-Tax-Symposium, Stockholm 1986: 63-69.
- Egidius, E., Hansen, L.P., Jonsson, B. & Nævdal, G. 1988. Mutual impact of wild and cultured Atlantic salmon in Norway. - I.C.E.S. C.M. 1988/Mini No. 5, 16 pp.
- Halvorsen, O. & Hartvigsen, R. A review of the biogeography and epidemiology of Gyrodactylus salaris. - NINA Utredning 2: 1-41.
- Hansen, L.P., Lund, R.A. & Hindar, K. 1987. Possible interaction between wild and reared Atlantic salmon in Norway. - I.C.E.S. C.M. 1987/M:14, 18 pp.
- Heggberget, T.B. & Johnsen, B.O. 1982. Infestations by Gyrodactylus sp. of Atlantic salmon, Salmo salar L. in Norwegian rivers. - J. Fish Biol. 21: 15-26.
- Johnsen, B.O. 1978. The effect of an attack by the parasite Gyrodactylus salaris on the population of salmon parr in the river Lakselva, Misvær in Northern Norway. - Astarte 11: 7-9.
- Johnsen, B.O. & Jensen, A.J. 1985. Parasitten Gyrodactylus salaris på lakseunger i norske vassdrag, statusrapport. Direktoratet for Vilt og Ferskvannsfisk, Reguleringsundersøkelsene. - Rapport 2: 1-145.
- Johnsen, B.O. & Jensen, A.J. 1986. Infestations of Atlantic salmon, Salmo salar, by Gyrodactylus salaris in Norwegian rivers. - J. Fish Biol. 29: 233-241.
- Johnsen, B.O. & Jensen, A.J. 1988. Introduction and establishment of Gyrodactylus salaris Malmberg, 1957, on Atlantic salmon Salmo salar L., fry and parr in the river Vefсна, northern Norway. - J. Fish Dis. 11: 35-45.
- Madhavi, R. & Anderson, R.M. 1985. Variability in the susceptibility of the fish host, Poecilia reticulata, to infection with Gyrodactylus bullatarudis (Monogenea). - Parasitology 91: 531-544.
- Malmberg, G. 1957. Om förekomsten av Gyrodactylus på svenska fiskar. - Skr. Södra Sveriges FiskFören. Årsskr. 1956: 19-76.
- Malmberg, G. 1987. Gyrodactylus salaris Malmberg, 1957 and G. truttae Gläser, 1974 - two problematic species. - In Actual Problems in Fish Parasitology. 2nd Int. Symp. Ichtyoparasit., Tihany: 56.
- Malmberg, G. 1988. Gyrodactylus salaris-infektioner, laxfisktransporter och odling i Norden. - Vattenbruk 2: 22-24, 26-29.
- Malmberg, G. 1989. Salmonid transports, culturing and Gyrodactylus-infections in Scandinavia. - In Parasites of freshwater fishes of North-west Europe. Inst. Biol. USSR Acad. Sci., Karelian Branch, Petrozavodsk: 88-104.
- Mo, T.A. 1989. Fiskeparasitter i slekten Gyrodactylus forårsaker problemer for oppdrett og forvaltning. - Norsk Vet.Tidsskr. 101: 523-527.
- Paperna, J.D., Diamant, A. & Overstreet, R.M. 1984. Monogenean infestations and mortality in wild and cultured Red Sea fishes. - Helgoländer Meerunters. 37: 445-462.
- Petrushevski, G.K. & Shulman, S.S. 1961. The parasitic diseases of fishes in natural waters of the USSR. -

In Dogiel, V.A., Petrushevski, G.K. & Polyanski, Y. I., eds. Parasitology of fishes. Oliver & Boyd, Edinburgh and London: 299-319.

Scott, M.E. 1985. Experimental epidemiology of Gyrodactylus bullatarudis (Monogenea) on guppies (Poecilia reticulata): short- and long-term studies. - In Rollinson, D. & Anderson, R.M., eds. Ecology and genetics of host-parasite interactions New York: Academic Press: 21-38.

Ståhl, G. 1987. Genetic population structure of Atlantic salmon. - In Ryman, N. & Utter, F., eds. Population genetics & fishery management. University of Washington Press, Seattle and London: 121-140.

Ståhl, G. and Hindar, K. 1988. Genetisk struktur hos norsk laks: status og perspektiver. - Rapp. Fiskeforsk. (1): 1-57.