

077

oppdragsmelding

Overlevelse og reproduksjon hos
Gyrodactylus salaris Malmberg,
1957 på laks (*Salmo salar* L.),
i relasjon til temperatur

Peder A. Jansen
Tor A. Bakke



NINA

NORSK INSTITUTT FOR NATURFORSKNING

Overlevelse og reproduksjon hos
Gyrodactylus salaris Malmberg,
1957 på laks (*Salmo salar* L.),
i relasjon til temperatur

Peder A. Jansen
Tor A. Bakke

Peder A. Jansen & Tor A. Bakke 1991. Overlevelse og reproduksjon hos Gyrodactylus salaris Malmberg, 1957 på laks (Salmo salar L.), i relasjon til temperatur.

ISSN 0802-4103
ISBN 82-426-0145-3

Copyright NINA
Norsk institutt for naturforskning
Oppdragsmeldingen kan siteres med kildeangivelse

Opplag: 150

Kontaktadresse:
NINA
Tungasletta 2
7005 Trondheim
Tlf (07) 58 05 00

FORORD

Vi vil rette en takk til Jon G. Backer ved NINAs Forskningsstasjon for Ferskvannsfisk, Ims, og til Erik Fagerlid-Olsen og Øivind Fladaas, Hellefossen Klekkeri og Settefiskanlegg, Hokksund, for at de stilte fisk til disposisjon til forsøkene. Vi vil også takke Direktoratet for Naturforvaltning, Trondheim, for økonomisk støtte til dette arbeidet, gjennom "Gyrodactylus prosjektet" som administreres fra Zoologisk Museum, Oslo.

REFERAT

Overlevelse og reproduksjon hos Gyrodactylus salaris Malmberg på laks (Salmo salar) ble undersøkt i relasjon til vanntemperatur (2.5 – 19.0 °C). Dette ble gjort ved: (1) registrering av gjennomsnittlig levealder, gjennomsnittlig antall unger født pr. parasitt, alder ved fødsel av de etterfølgende unger og beregning av potensiell G. salaris populasjonsvekst; (2) registrering av reell G. salaris populasjonsvekst både på isolerte fisk og på fisk i grupper. G. salaris levde lengst i kaldt vann (34 dager ved 2.5 °C, 4.5 dager ved 19.0 °C), fødte flest unger mellom 6.5 og 13.0 °C (2.4 pr. parasitt ved disse to temperaturene), fødte unger raskere i varmt vann, og hadde høyere potensiell populasjonsvekstrate i varmt vann. Reell populasjonsvekst, både på isolerte fisk og grupperte fisk, var også raskere i varmt vann. I alle forsøk med vekst av G. salaris populasjoner, fortsatte disse å vokse i antall under hele forsøksperioden.

INNHold

Innledning	5
Materiale og metoder	5
Forsøk 1; Forsøk 2		
Resultater	7
Forsøk 1; Forsøk 2		
Diskusjon	11
Litteratur	12

INNLEDNING

I en rekke norske elver er det rapportert epidemiske utbrudd av parasitten *Gyrodactylus salaris* Malmberg på laksunger, med det til følge at laksungene dør og laksebestander reduseres, endog trues (Johnsen, 1978; Heggberget & Johnsen, 1982; Johnsen & Jensen, 1986, 1988; Dolmen, 1987; Mo, 1989; Eken & Garnås, 1990). Halvorsen & Hartvigsen (1989) påpekte imidlertid behovet for registrering av parasittens infeksjonsforløp i de infiserte elvene, og eksperimentelle undersøkelser på grunnleggende populasjonsdynamiske trekk hos *G. salaris*, for å gi en sterkere vitenskapelig basis for å evaluere utviklingen av epidemiene.

Gyrodactylus salaris har tidligere vært hevdet å være en kaldtvannstilpasset parasitt (Malmberg, 1972, 1988). Dette er tidligere observert hos enkelte andre *Gyrodactylus* arter der man har funnet de høyeste infeksjonene ved lave temperaturer (Harris, 1982). Generelt virker vanntemperatur inn på både fødsels- og dødsratene til *Gyrodactylus* arter (Lester & Adams, 1974; Harris, 1982; Scott & Nokes, 1984), hvilket i sin tur er avgjørende for parasittens populasjonsvekst. Siden effekten av *Gyrodactylus* infeksjoner på fisk åpenbart er relatert til antallet (intensiteten) av parasitter på verten, har vanntemperaturen betydning for utviklingen av eventuelle epidemier og skadene disse medfører. Man kan også forvente å finne sesongmessige og geografiske variasjoner i populasjonsdynamikken til *G. salaris* i norske elver.

Denne eksperimentelle undersøkelsen i laboratoriet er foretatt med sikte på å undersøke vanntemperaturens betydning for reproduksjon og overlevelse av *Gyrodactylus salaris*, og hvilke implikasjoner dette vil ha for populasjonsveksten til parasitten. Forsøkene er utført med isolerte enkeltparasitter på isolerte laksunger, og med vekst av parasittpopulasjoner på isolerte enkeltfisk og på fisk i grupper.

MATERIALE OG METODER

Til forsøkene ble det benyttet to kunstig klekkede stammer av laks (*Salmo salar*) (årsyngel (0+), 5–8 cm), fra Loneelva og Drammenselva.

Gyrodactylus salaris infeksjoner ble etablert i laboratoriet ved at naturlig infiserte lakseunger fra Drammenselva ble satt sammen med uinfiserte lakseunger i yngelkar med vanntemperatur på 10–15 °C. Fisk som døde ble erstattet med uinfisert fisk.

Lakseungene ble akklimatisert til de respektive vanntemperaturene i minimum to dager før de ble benyttet i forsøk. Temperaturen fluktuerte opptil 1 °C rundt de valgte forsøkstemperaturene (2.5, 6.5, 13.0, 16.5, 19.0 °C). Fisken ble holdt under konstant dunkel belysning i kullfiltrert og deklorinert vann, og de ble ikke foret under forsøkene. Vekst av parasittpopulasjonene ble beregnet ved telling av parasitter på bedøvet fisk (0.04 % klorbutanol), i vann i en petriskål under en lupe. Bedøvelsen hadde ingen synlige effekter på parasittene.

Fire typer tanker ble benyttet: (1) store (1 x 1 x 0.3 m), (2) intermediære (0.5 x 0.8 x 0.4 m), (3) små (0.27 x 0.38 x 0.12 m), og bokser (0.11 x 0.17 x 0.05 m). Boksene dannet et flytende system av 11 sammenlimte bokser med hull i bunn. Type 1 og 2 tanker hadde kontinuerlig vanntilførsel, i type 3 tanker ble vannet skiftet hver tredje dag, og boksene ble inkubert i type 2 tanker. Alle tanker ble kontinuerlig gjennomluftet og hadde tilnærmet lentske betingelser. To forsøk ble foretatt:

Forsøk 1

Registrering av antall avkom pr. parasitt, alder (i antall dager) ved hver etterfølgende fødsel og parasittens levealder for individuelle parasitter.

Parasittene stammet fra 6 naturlig infiserte lakseunger, og ble kultivert i opptil et år før forsøkene. Lakseungene stammet fra Loneelva. Hver lakseyngel ble infisert (på halefinnen) med en gravid *Gyrodactylus salaris* (med fullt utviklet unge i uterus). Når denne parasitten fødte en unge (født gravid) ble mordyret (nå med tom uterus) fjernet med pinsett, og forsøket initiert med et nyfødt *G. salaris* individ. Fisken ble så isolert, enten i små tanker (6.5, og 13.0 °C) eller i bokser (2.5, 16.5 og 19.0 °C), og senere undersøkt daglig. Alle *Gyrodactylus*-unger som senere ble født (identifisert ved at de selv har unge i uterus) ble fjernet, og dato for fødsel ble notert. På denne måten ble 10 parasitter fulgt ved 2.5, 6.5 og 19.0 °C, 12 ved 16.5 °C, og 32 ved 13.0 °C, gjennom hele sitt livsløp.

Forsøk 2

Registrering av reell populasjonsvekst på laks holdt isolert eller i grupper ved forskjellige temperaturer.

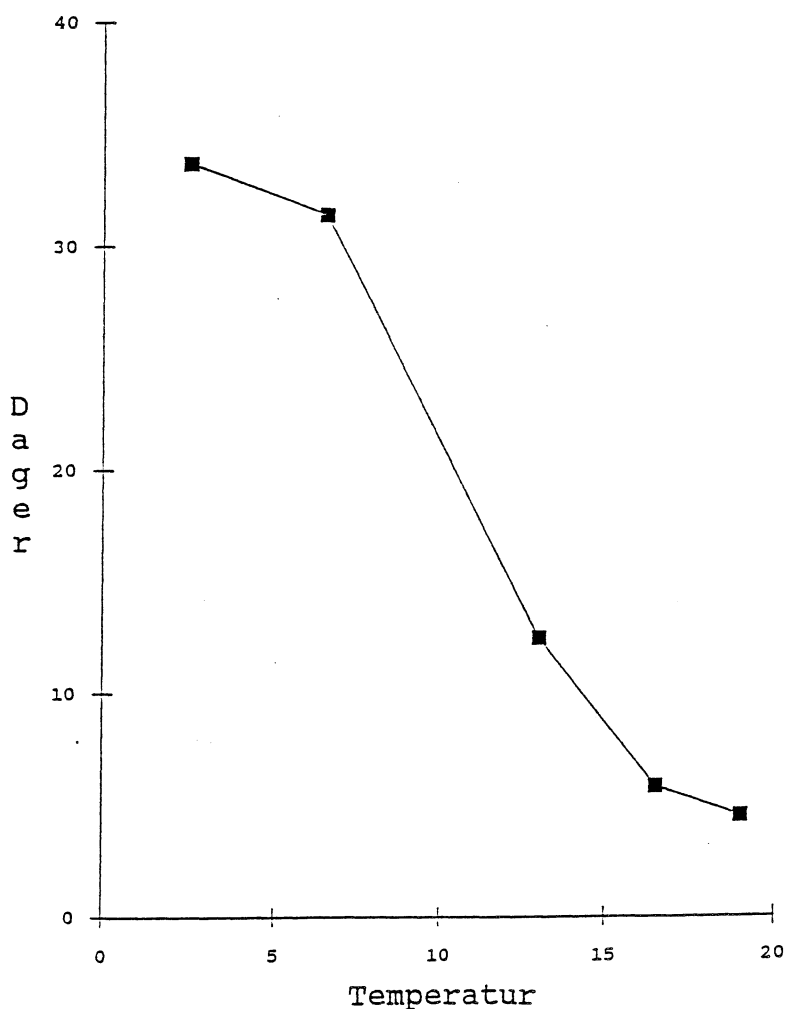
Parasittene stammet fra 8 naturlig infiserte lakseunger, og ble kultivert i en måned før forsøkene. Lakseyngelen stammet fra Drammenselva. To grupper av fisk ble

akklimatisert til 10 og 16 °C i store tanker, og smittet av infisert fisk over en periode på opptil 2 uker. Lakseungene som ble akklimatisert til 10 °C ble så skilt ut i to intermediære tanker med vanntemperaturer på 6.5 og 13.0 °C. Hver tank inneholdt to grupper av laks: 11 fisk isolert i bokser og 11 frittsvømmende fisk (grupperte). Samme prosedyre ble fulgt for laksen som ble akklimatisert ved 16 °C. Disse ble separert ut i to intermediære tanker med vanntemperaturer på 16.5 og 19.0 °C. Høy dødlighet på fisken i boksene hindret forsøk med isolerte fisk ved disse to temperaturene.

Data over livsløpet til de individuelle parasittene ble satt inn i livstabeller, og parasittenes netto reproduksjonsrate (R_0) og generasjonstiden (G) ble beregnet i følge Krebs (1985). Parasittenes potensiale for populasjonsvekst (bestandens indre vekstrate, r_m) ble beregnet ved tilnærmet løsning av ligningen (Lotka, 1913, se Krebs, 1985):

$$\sum_{x=0}^{\infty} e^{-rx} l_x b_x = 1$$

der l_x er aldersspesifikk overlevelsesrate; b_x er aldersspesifikk fødselsrate og x er parasittens alder.



Figur 1. Gjennomsnittlig levealder for *Gyrodactylus salaris*, i relasjon til temperatur.

RESULTATER

Forsøk 1

Isolerte *Gyrodactylus salaris* på isolerte laksunger ved fem forskjellige vanntemperaturer.

Levealder

Levealderen til en parasitt ble beregnet fra og med dag 0 (1. observasjon av parasitt), til og med den dagen parasitten døde. Den gjennomsnittlige levealder til parasittene (Fig. 1, Tab.1) avtok signifikant med økende temperatur ($F = 34.97$; D.F. = 69; $p < 0.001$). Maksimal levealder registrert for individuelle parasitter var 8 dager ved 19.0 °C, 10 dager ved 16.5 °C, 24 dager ved 13.0 °C, 58 dager ved 6.5 °C, og 53 dager ved 2.5 °C.

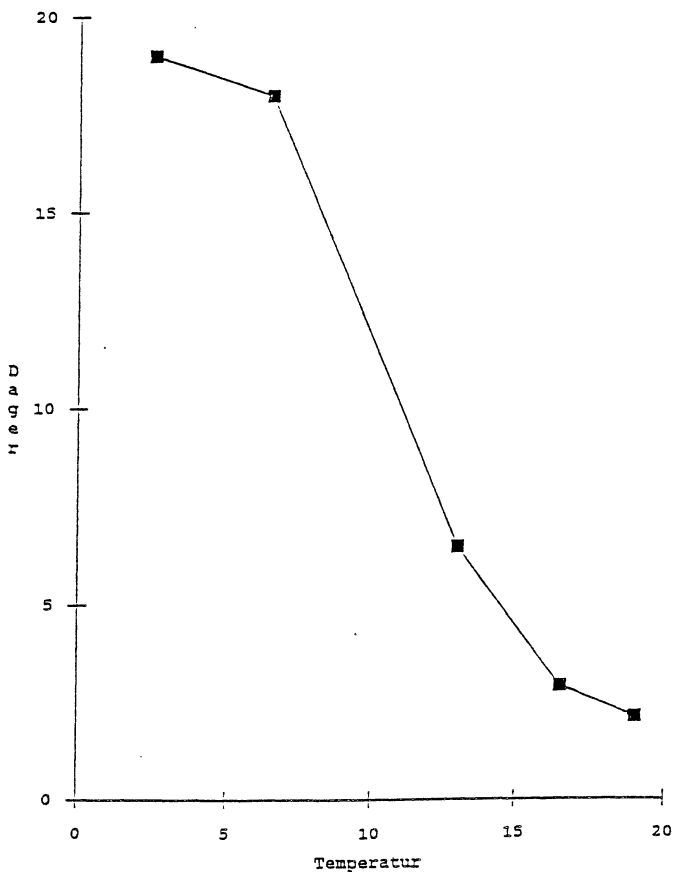
Følgende statistiske tester er foretatt (Sokal & Rolf, 1969): enveis variansanalyse på \log_{10} transformerte data for å se om vanntemperaturen influerte på den gjennomsnittlige levealder til parasittene; Kruskal-Wallis test (enveis) på temperaturens innvirkning på antall unger født pr. parasitt, og på forskjeller i vekst av parasittpopulasjoner på grupperte fisk ved forskjellige temperaturer; og Willcoxon Rank Sum test (to veis) på mulige forskjeller i populasjonsvekst på isolerte fisk og gruperte fisk ved 6.5 og 13.0 °C. Signifikansnivået ble satt til 95%.

Tabell 1. Resultater fra Forsøk 1: Isolerte parasitter på isolerte fisk (LA = gjennomsnittlig levealder; A = gjennomsnittlig antall avkom/parasitt; 1 - 4 Avkom = gjennomsnittlig alder (i dager) ved fødsel av etterfølgende avkom; R_0 = grunnleggende reproduksjonsrate (/parasitt); G = generasjonstid; og r_m = fundamental vekstrate (/parasitt/dag); SE = standard feil og SD = standard avvik).

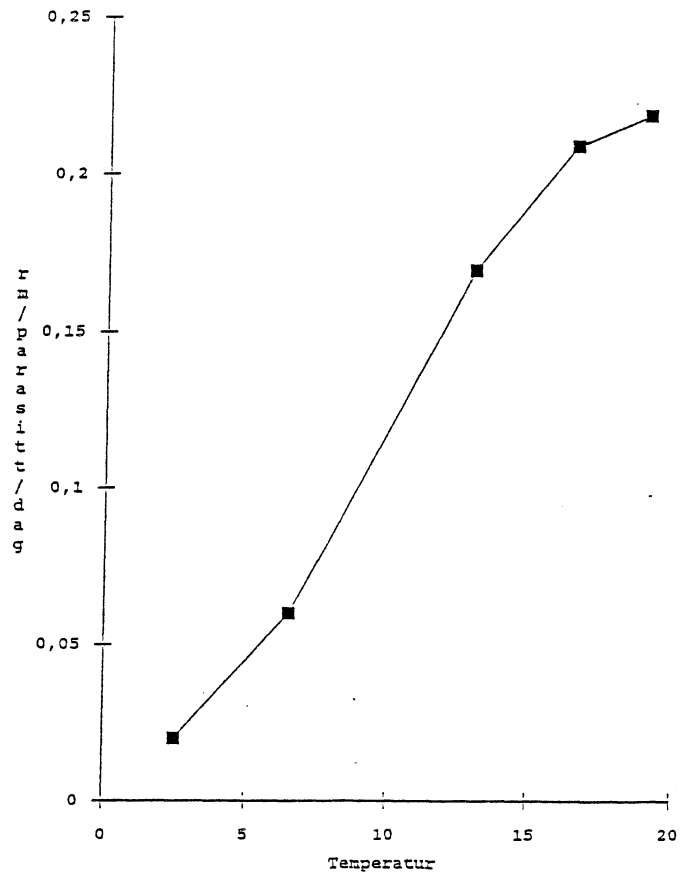
	Temperatur				
	19.0 °C	16.5 °C	13.0 °C	6.5 °C	2.5 °C
LA	4.5	5.8	12.5	31.4	33.7
± SE	0.7	0.6	0.8	4.6	3.6
A	1.50	1.67	2.38	2.40	1.40
± SE	0.16	0.14	0.12	0.29	0.21
1.Avkom	1.1	1.3	2.0	5.1	9.3
± SD	0.3	0.4	0.5	0.5	0.9
2.Avkom	4.0	5.4	7.5	19.4	36.6
± SD	0.0	0.5	0.8	0.9	2.6
3.Avkom			13.6	35.2	
± SD		1.4	1.2		
4.Avkom		21.5	49.0		
± SD		0.5			
R_0	1.50	1.67	2.38	2.40	1.40
G	2.1	2.9	6.5	18.0	19.0
r_m	0.22	0.21	0.17	0.06	0.02

Potensiell populasjonsvekst

Gyrodactylus salaris er tvekjønnet og føder unger som fester seg direkte på verten etter fødsel, og som allerede ved fødsel er gravide. Netto reproduksjonsrate (R_0) til *G. salaris* er dermed lik det gjennomsnittlige antall unger født pr. parasitt (Tab. 1). Generasjonstiden til parasitten minket med økende temperatur (Fig.4). Populasjonsveksten er en funksjon av fødsels- og dødsrater, slik at virkningen av temperatur best kommer til uttrykk gjennom bestandens indre vekstrate ($r_m = b - d$; b = fødselsrate, d = dødsrate) som inkorporerer både fødsel og død av parasitt, og er et mål på hvor raskt en populasjon kan vokse (pr. tidsenhet). Den indre vekstraten (r_m /parasitt/dag) økte med økende temperatur (Fig. 5). Basert på de beregnede verdier kan en *G. salaris* populasjon potensielt dobles i antall etter anslagsvis 3 dager ved 19.0 °C, 3 dager ved 16.5 °C, 4 dager ved 13.0 °C, 12 dager ved 6.5 °C, og 35 dager ved 2.5 °C, hvis man antar en stabil aldersstruktur, konstant vekstrate, og i fravær av inter- og/eller intraspesifikk konkurranse og migrasjon (Fig.6).



Figur 4. Generasjonstiden (G) til *Gyrodactylus salaris* i relasjon til temperatur.



Figur 5. Fundamental vekstrate (r_m) for *Gyrodactylus salaris* i relasjon til temperatur.

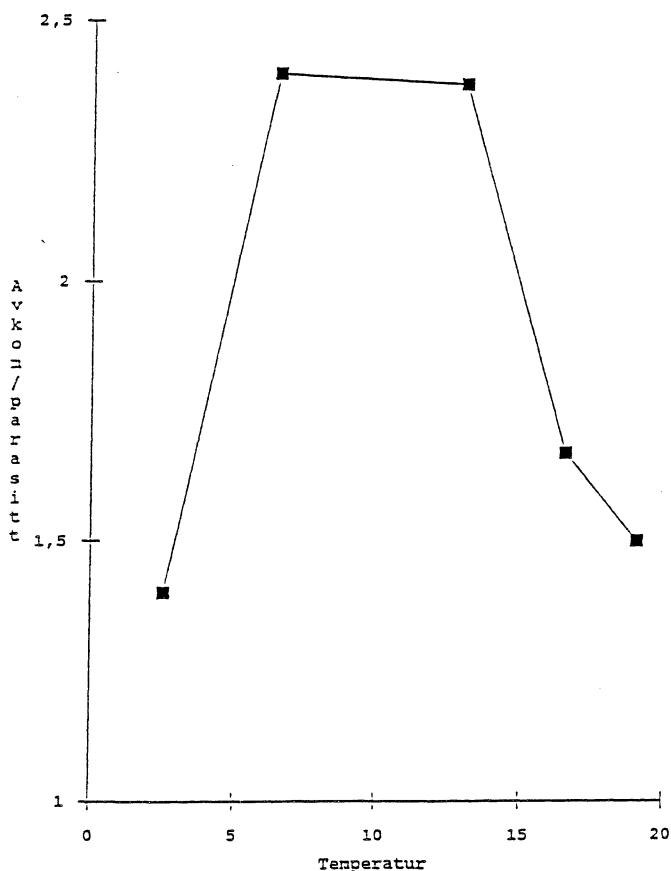
Forsøk 2

Reell *Gyrodactylus salaris* populasjonsvekst på isolerte fisk og på fisk i grupper.

Populasjonsveksten til *G. salaris*, uttrykt ved den relative økning av parasitter mellom to undersøkelser, økte signifikant med økende temperatur ($p < 0.025$, for grupperte fisk ved fire temperaturer). Ved 13 °C var populasjonsveksten på isolerte fisk raskere enn på grupperte fisk ($p < 0.05$). Samme tendens ble funnet ved 6.5 °C, men her var ikke forskjellen signifikant ($0.05 < p < 0.1$). Gjennomsnittlig intensitet av parasitter ved 13.0 °C ble anslått utover dag 28. Første dager etter første undersøkelse var den gjennomsnittlige intensiteten ca. 1000 parasitter pr. fisk isolert, og ca. 800 pr. fisk i gruppe (Fig.6, Tab.2).

Fødsler

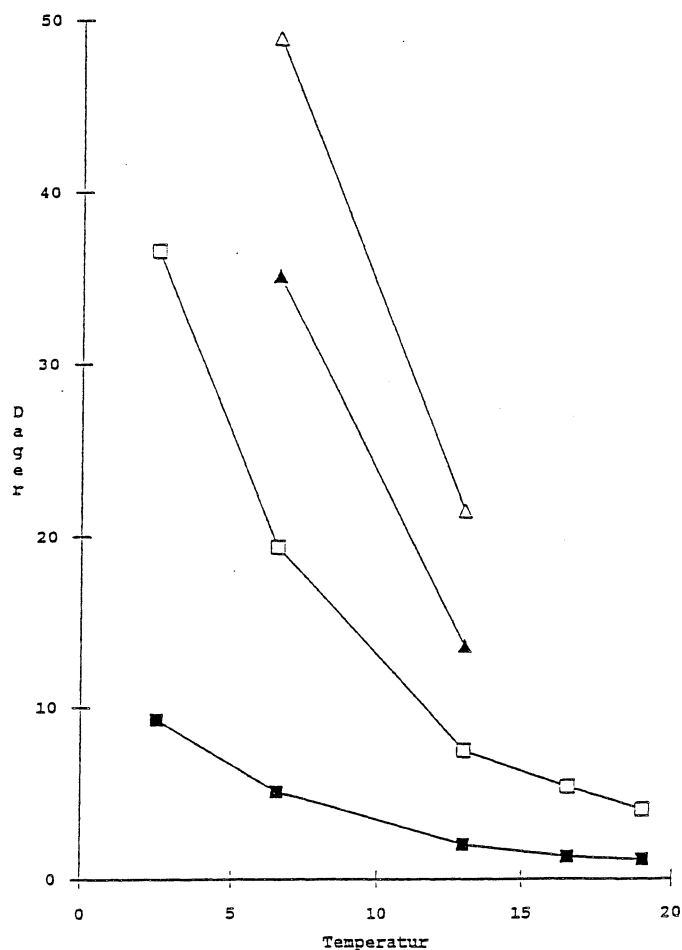
Gjennomsnittlig antall unger som ble født pr. parasitt (Fig. 2) var høyere ved 6.5 og 13.0 °C (ca. 2.4), enn ved de øvrige temperaturer i undersøkelsen. Maksimalt antall unger som ble observert født av en parasitt var 4, både ved 6.5 og 13 °C. Ved de øvrige temperaturer var 2 unger det observerte maksimum.



Figur 2. Gjennomsnittlig antall avkom *Gyrodactylus salaris* i relasjon til temperatur.

Tid mellom avkom

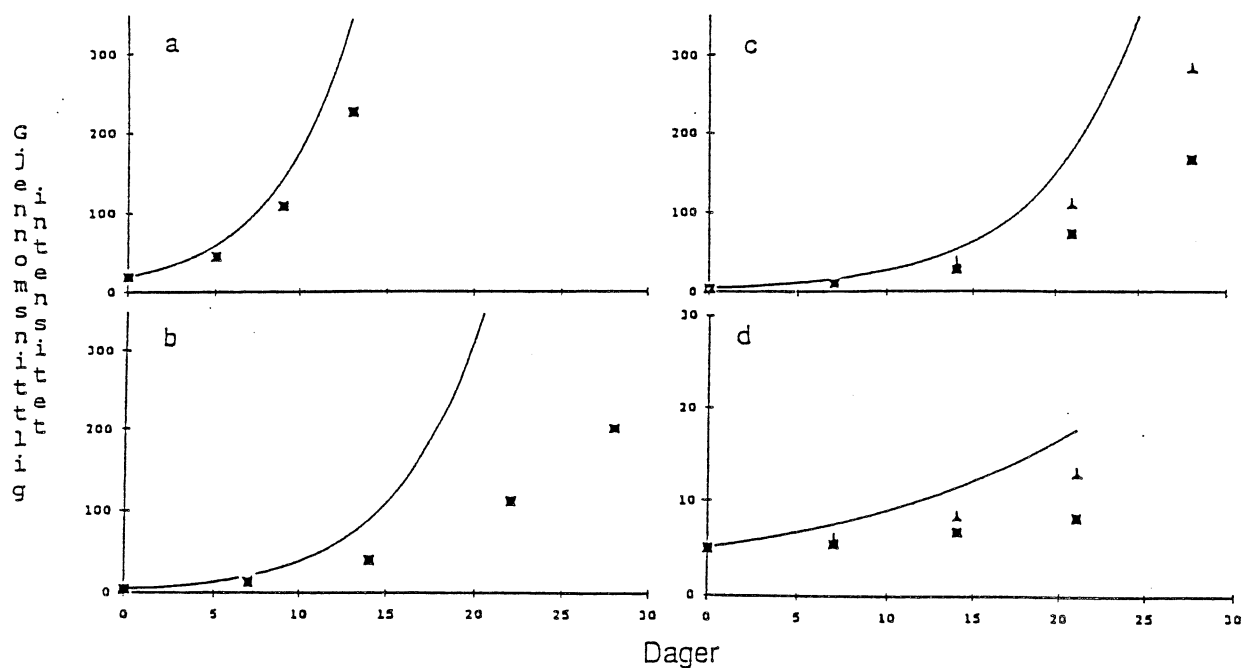
Tiden som forløp frem til fødsel av de etterfølgende avkom minket med økende temperatur (Fig. 3). Forskjellene var spesielt tydlige opp til 13 °C. Tiden som forløp mellom fødsel av de etterfølgende avkom varierte lite mellom parasitter holdt ved samme temperatur (se SD verdier i Tab. 1).



Figur 3. Gjennomsnittlig alder til *Gyrodactylus salaris* ved fødsel av etterfølgende avkom, i relasjon til temperatur (■, 1. avkom; □, 2. avkom; ▲, 3. avkom; △, 4. avkom).

Tabell 2. Resultater fra Forsøk 2: *Gyrodactylus salaris* populasjonsvekst på laks, enten isolerte eller grupperte, ved 4 forskjellige temperaturer (n = antall fisk som inngår i forsøket ved tilsvarende dag for undersøkelse av parasittantall; x mean = gjennomsnittlig antall parasitter pr. fisk; SE = standard feil. Dag nummer 0 = første dagen der parasittantallet ble undersøkt.)

	Dag nummer	0	5	9	13	
Grupperte fisk 19.0 °C	n	11	9	9	8	
	x mean	19.8	45.6	109.9	227.7	
	± SE	2.3	4.3	9.3	26.1	
	Dag nummer	0	7	14	22	28
Grupperte fisk 16.5 °C	n	11	11	8	7	6
	x mean	4.8	13.7	40.5	114.6	204.7
	± SE	0.6	1.4	4.2	19.2	22.8
	Dag nummer	0	7	14	21	28
Grupperte fisk 13.0 °C	n	11	11	11	11	11
	x mean	5.0	10.9	28.8	73.8	168.4
	± SE	0.8	1.9	5.2	8.0	19.4
	Dag nummer	0	7	14	21	28
Isolerte fisk 13.0 °C	n	11	11	11	11	11
	x mean	5.0	12.5	39.2	112.5	286.5
	± SE	0.5	1.7	5.0	13.6	38.7
	Dag nummer	0	7	14	21	
Grupperte fisk 6.6 °C	n	11	11	11	11	
	x mean	5.0	5.5	6.8	8.3	
	± SE	0.6	0.9	1.0	1.6	
	Dag nummer	0	7	14	21	
Isolerte fisk 6.6 °C	n	11	11	11	11	
	x mean	5.0	6.2	8.6	13.2	
	± SE	0.7	1.0	1.0	2.2	



Figur 6. Gjennomsnittlig intensitet av parasitter på grupperte fisk (■) og isolerte fisk (▲) (a = 19.0 °C, b = 16.5 °C, c = 13.0 °C og d = 6.5 °C). Heltrukne kurver viser potensiell eksponentiell populasjonsvekst basert på de fundamentale vekstrater (r_m) fra Tab. 1 ved de tilsvarende temperaturer.

DISKUSJON

De viktigste resultatene av Forsøk 1 og 2 er: (1) Den gjennomsnittlige levealder til *G. salaris* er høyest (ca. 5 uker) ved den laveste temperaturen (2.5 °C) i undersøkelsen; (2) parasittene føder flest unger (ca. 2.4 i gjennomsnitt) ved 6.5 og 13 °C; (3) Parasittenes generasjonstid reduseres nær 10 ganger over den undersøkte temperaturgradient (2.5° – 19.0 °C); (4) parasittenes potensielle for populasjonsvekst er positiv i hele temperaturgradienten, men langt raskere ved de høyere temperaturer; (5) den reelle populasjonsveksten er lavere enn den potensielle populasjonsvekst basert på bestandens indre vekstrater, men allikevel nær eksponentiell.

Vanntemperaturen influerer sterkt på både fødsels- og dødsratene til *G. salaris*, og har derved avgjørende betydning for parasittens populasjonsvekst. Fødselsratene er en funksjon av både antall unger som fødes pr. parasitt og hyppigheten av fødselene. Ved temperaturene 6 og 13 °C føder *G. salaris* ca. 2.4 unger pr. parasitt, noe som er mye i forhold til andre undersøkte arter av *Gyrodactylus* (Lester & Adams, 1974; Scott, 1982). Ved 16 og 19 °C føder parasitten i gjennomsnitt ca. 1.5 unger. Til tross for dette var parasittens populasjonsvekst, både den potensielle fra Forsøk 1 og den reelle fra Forsøk 2, raskest ved 19 °C. Dette har sammenheng med fødselshyppigheten som er betraktelig raskere ved de høyere temperaturer. Spesielt viktig for populasjonsveksten er alder ved første reproduksjon (Dublin & Lotka, 1925; Birch, 1948; Cole, 1954), som er lav hos *Gyrodactylus* arter siden individene blir født gravide, med en nesten voksen unge som praktisk talt er klar til å fødes. Dette gir *G. salaris* dens høye vekstpotensialer, med doblings-tider på helt ned til 3 dager.

Sammenlignet med andre parasittiske helminter føder *Gyrodactylus* spp. få avkom, noe som gir seg utslag i lav netto reproduksjonsrate (R_0). Betingelsen for at en populasjon skal bestå er at R_0 er større eller lik 1, d.v.s. at hvert individ i gjennomsnitt erstatter seg selv med minst ett nytt individ. Netto reproduksjonsrate var større enn 1 over hele det undersøkte temperaturområdet, slik at parasittene hadde et kontinuerlig potensial for populasjonsvekst.

Den reelle populasjonsvekst av parasitter som ble observert, både på isolert fisk og på grupper av fisk, var positivt korrelert med vanntemperatur. De observerte vekstratene var imidlertid noe begrenset i forhold til den

potensielle vekst av parasitter som ble estimert (c.f. Jansen & Bakke, 1990).

Resultater fra tidligere eksperimentelle undersøkelser på populasjonsvekst av *Gyrodactylus* spp. (Lester & Adams, 1974a; Scott, 1982; Scott & Anderson, 1984; Scott & Robinson, 1984; Cusack, 1986; Cusack & Cone, 1986; Cone & Cusack, 1989) og temperaturens innvirkning på populasjonsveksten (Hoffman & Putz, 1964; Kamiso & Olson, 1986; Gelnar, 1987), viser generelt at etter en startfase med vekst av parasittpopulasjonene følger en fase med reduksjon i antall parasitter, trolig som et resultat av ervervet resistens mot parasitten fra verten (Scott & Robinson, 1984). Vanntemperaturen er bestemmende for hvor raskt man når maksimal intensitet av parasitter (Gelnar, 1987). En slik infeksjonsutvikling ble ikke observert for *G. salaris*. Parasittintensiteten økte ved alle temperaturer under hele forsøksperioden, med en vekst som var nær eksponentiell. Dette støtter tidligere observasjoner, der norsk laks er meget mottagelig for infeksjon av *G. salaris*, og at de tilsynelatende mangler evne til funksjonell respons mot parasitten (Bakke, Jansen & Hansen, 1990).

Temperaturområdet som ble undersøkt i disse eksperimentene innbefatter praktisk talt de temperaturene en finner i norske lakseelver gjennom en sesong. Av spesiell interesse er det reduserte potensialet for populasjonsvekst hos *G. salaris* ved lave temperaturer. Dette kan indikere en negativ populasjonsvekst vinterstid i norske elver, der temperaturene oftest vil ligge mellom 0 og 1 °C. Eksperimentelle undersøkelser peker også i denne retning (upubl.). Dette kan forklare, helt eller delvis, stabiliseringen av eller nedgangen i infeksjonsnivåene (gjennomsnittlige intensiteter) av parasitten over vinteren, som er observert i Batnfjordelva, Drammenselva og Lierelva (Mo, pers. komm.; Eken & Garnås, 1990; upubl.). En reell nedgang i infeksjonsintensiteter kan forårsakes enten av redusert parasitt reproduksjon, økt parasitt dødlighet eller tap av parasitter ved effektive vertsresponser eller at de av andre grunner lettere mister festet til verten ved lave temperaturer. Våre forsøk viser klart redusert reproduksjon i kaldt vann, men samtidig øker levealderen til parasittene. Dette reduserer tapet av parasitter over vinteren, men sansynligvis representerer vinteren allikevel en negativ vekst av infrapopulasjonene. En reduksjon av gjennomsnittlig parasitt intensitet i en suprapopulasjon kan imidlertid også forårsakes av økt parasittdødlighet som følge av økt dødlighet av sterkt infiserte verter. Dette understreker betydningen av å få kvantifisert både populasjonsutviklingen til *G. salaris* ved lave tempera-

turer, og parasitt induert dødlighet av lakseunger, både eksperimentelt og under naturlige forhold. Dette vil ha stor betydning for forståelsen av det generelle infeksjonsforløpet man observerer i norske elver.

De geografiske variasjoner i vanntemperatur i norske lakseelver er betydelige. Ifølge disse forsøkene kan man forvente raskere populasjonsvekst av *G. salaris* i forholdsvis varme elver (f.eks. Drammenselva). Slike elver har imidlertid lang vekstsesong for lakseunger og vanntemperaturen er positivt korrelert med ungenes vekst opp til 15 °C (Jensen, 1990). Da det er rimelig å anta at parasittindusert dødlighet er relatert til vertens størrelse (basert på vertens overflateareal, eventuell vertsresponskapasitet og alder ved smoltifisering), trengs det flere parasitter til å drepe en stor fisk enn en mindre. Dette vil kunne redusere temperaturens epidemiologiske betydning.

LITTERATUR

- BAKKE, T.A., JANSEN, P.A. & HANSEN, L.P. (1990a). Differences in the host resistance of Atlantic salmon (*Salmo salar*) stocks to the monogenean *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957. *Journal of Fish Biology* 37: 577–587.
- BIRCH, L.C. (1948). The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology* 17: 1526.
- COLE, L.C. (1954). The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology* 29: 103–137.
- CONE, D.K. & CUSACK, R. (1989). Intrapopulation dispersal of *Gyrodactylus colemanensis* Mizell and Kritsky, 1967 (Monogenea) and the effect on fry of *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of parasitology* 75: 702–706.
- CUSACK, R. (1986). Development of infections of *Gyrodactylus colemanensis* Mizelle and Kritsky, 1967 (Monogenea) and the effect on fry of *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Parasitology* 72: 663–668.
- CUSACK, R. & CONE, D.K. (1986). *Gyrodactylus salmonis* (Yin and Sproston, 1948) parasitizing fry of *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). *Journal of Wildlife Diseases* 22: 209–213.
- DOLMEN, D. (1987). *Gyrodactylus salaris* (Monogenea) in Norway; infestations and management. In: *Parasites and diseases in natural waters and aquaculture in Nordic countries* (eds. Stenmark, A. & Malmberg, G.). Stockholm 1987. Proceedings Zoo-Tax-Symposium, Stockholm 1986.
- DUBLIN, L.I. & LOTKA, A.J. (1925). On the true rate of natural increase as exemplified by the population of the United States, 1920. *Journal of the American Statistical Association* 20: 305–339.
- EKEN, M. & GARNÅS, E. (1990). Overvåking av lakseparasitten *Gyrodactylus salaris* på Østlandet 1989. *Fylkesmannen i Buskerud Rapport nr. 7-1990*.
- GELNAR, M. (1987). Experimental verification of the effect of water temperature on micropopulation growth of *Gyrodactylus katharineri* Malmberg, 1964 (Monogenea) parasitizing carp fry (*Cyprinus carpio* L.). *Folia Parasitologica* 34: 19–23.

- HALVORSEN, O. & HARTVIGSEN, R. (1989). A review of the biogeography and epidemiology of Gyrodactylus salaris. NINA Utredning 2: 1-14.
- HARRIS, P.D. (1982). Studies on the biology of gyrodactylidea (Monogenea). Ph.D. thesis, University of London. 317pp.
- HEGGBERGET, T.G. & JOHNSEN, B.O. (1982). Infestations by Gyrodactylus sp. of Atlantic salmon, Salmo salar L. in Norwegian rivers. Journal of Fish Biology 21: 15-26.
- HOFFMAN, G.L. & PUTZ R.E. (1964). Studies on Gyrodactylus macrochiri n. sp. (Trematoda, Monogenea) from Lepomis macrochiri. Proceedings of the Helminthological Society Washington 31: 76-82.
- JANSEN, P.A. & BAKKE, T.A. (1990). Temperature-dependent reproduction and survival of Gyrodactylus salaris Malmberg, 1957 (Platyhelminthes: Monogenea) on Atlantic salmon (Salmo salar L.). Parasitology (in print).
- JENSEN, A.J. (1990). Effects of water temperature on early life history, juvenile growth and prespawning migrations of Atlantic salmon (Salmo salar) and brown trout (Salmo trutta). Dr. philos. theses, University of Trondheim. 21pp.
- JOHNSEN, B.O. (1978). The effect of an attack by the parasite Gyrodactylus salaris on the population of salmon parr in the river Lakselva, Misvaer in Northern Norway. Astarte 11: 7-9.
- JOHNSEN, B.O. & JENSEN, A.J. (1986). Infestations of Atlantic salmon, Salmo salar, by Gyrodactylus salaris in Norwegian rivers. Journal of Fish Biology 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 Vefsna Northern Norway. Journal of Fish Diseases 11: 35-45.
- KAMISO, H.N. & OLSON, R.E. (1986). Host-parasite relationships between Gyrodactylus stellatus (Monogenea, Gyrodactylidea) and Parophrys vetulus (Pleuronectidae-English sole) from coastal waters of Oregon. Journal of Parasitology 72: 125-129.
- KREBS, C.J. (1985). Ecology. The experimental analysis of of distribution and abundance. 3rd edition. Harper and Row, New York.
- LESTER, R.J.G. & ADAMS, J.R. (1974a). Gyrodactylus alexanderi: reproduction, mortality, and effect on its host Gasterosteus aculeatus. Canadian Journal of Zoology 56: 827-833.
- LESTER, R.J.G. & ADAMS J.R. (1974b). A simple model of a Gyrodactylus population. International Journal for Parasitology 4: 497-596.
- LOTKA, A.J. (1913). A natural population norm. Journal of the Washington Academy of Sciences 24: 199-216.
- MALMBERG, G. (1973). Gyrodactylus infestations on species of Salmo in Danish and Swedish hatcheries. Norwegian Journal of Zoology 21: 325-326.
- MALMBERG, G. (1988). Gyrodactylus salaris-infeksjoner, laxfisktransporter och odling i Norden. Vattenbruk 2: 22-29.
- MO, T.A. (1989). Fiskeparasitter i slekten Gyrodactylus for årsaker problemer for oppdrett og forvaltning. Norsk Veterinærtidsskrift 101: 523-527.

- SCOTT, M.E. (1982). Reproductive potential of Gyrodactylus bullatarudis (Monogenea) on guppies (Poecilia reticulata). Parasitology 85: 217–236.
- SCOTT, M.E. & ROBINSON, M.A. (1984). Challenge infections of Gyrodactylus bullatarudis (Monogenea) on guppies, Poecilia reticulata Peters, following treatment. Journal of Fish Biology 24: 581–586.
- SCOTT, M.E. & ANDERSON, R.M. (1984). The population dynamics of Gyrodactyls bullatarudis (Monogenea) within laboratory populations of the fish host Poecilia reticulata. Parasitology 89: 159–194.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1969). Biometry. W.H. Freeman and Company, U.S.A.

077

nina
oppdrags-
melding

ISSN 0802-4103
ISBN 82-426-0145-3

Norsk institutt for
naturforskning
Tungasletta 2
7004 Trondheim
Tel. (07) 58 05 00