

018

FAGRAPPORT

Lakselus
– nasjonal og internasjonal
kunnskapsstatus

Andrea Grimnes
Kjersti Birkeland
Per J. Jakobsen
Bengt Finstad



NINA • NIKU

NINA Norsk institutt for naturforskning

Lakselus
– nasjonal og internasjonal
kunnskapsstatus

Andrea Grimnes
Kjersti Birkeland
Per J. Jakobsen
Bengt Finstad

NINA•NIKUs publikasjoner

NINA•NIKU utgir følgende faste publikasjoner:

NINA Fagrapport

NIKU Fagrapport

Her publiseres resultater av NINAs og NIKUs eget forskningsarbeid, problemoversikter, kartlegging av kunnskapsnivået innen et emne, og litteraturstudier. Rapporter utgis også som et alternativ eller et supplement til internasjonal publisering, der tidsaspekt, materialets art, målgruppe m.m. gjør dette nødvendig.

Opplag: Normalt 300-500

NINA Oppdragsmelding

NIKU Oppdragsmelding

Dette er det minimum av rapportering som NINA og NIKU gir til oppdragsgiver etter fullført forsknings- eller utredningsprosjekt. I tillegg til de emner som dekkes av fagrapportene, vil oppdragsmeldingene også omfatte befaringsrapporter, seminar- og konferanseforedrag, årsrapporter fra overvåkningsprogrammer, o.a.

Opplaget er begrenset. (Normalt 50-100)

Temahefter

Disse behandler spesielle tema og utarbeides etter behov bl.a. for å informere om viktige problemstillinger i samfunnet. Målgruppen er "almenheten" eller særskilte grupper, f.eks. landbruket, fylkesmennenes miljøvernavdelinger, turist- og friluftlivskretser o.l. De gis derfor en mer populærfaglig form og med mer bruk av illustrasjoner enn ovennevnte publikasjoner.

Opplag: Varierer

Fakta-ark

Hensikten med disse er å gjøre de viktigste resultatene av NINA og NIKUs faglige virksomhet, og som er publisert andre steder, tilgjengelig for et større publikum (presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivåer, politikere og interesserte enkeltpersoner).

Opplag: 1200-1800

I tillegg publiserer NINA og NIKU-ansatte sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler, gjennom populærfaglige tidsskrifter og aviser.

Grimnes, A., Birkeland, K., Jakobsen, P.J. & Finstad, B. 1996. Lakselus - nasjonal og internasjonal kunnskapsstatus. - NINA Fagrapport 18: 1-20.

Trondheim, juli 1996

ISSN 0805-469X

ISBN 82-426-0664-1

Forvaltningsområde:

Naturovervåkning

Nature monitoring

Copyright ©:

Stiftelsen Norsk institutt for naturforskning

og kulturminneforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

Design og layout:

Klaus Brinkmann

NINA, Oslo

Sats: NINA

Trykk: Kosisentralen A/S, Fredrikstad

Opplag: 400

Kopiert på miljøpapir

Kontaktadresse:

NINA

Tungasletta 2

N-7005 Trondheim

Tel.: 73 580 500

Tilgjengelighet: Åpen

Prosjekt nr.: 13305

Ansvarlig signatur:

Vor G. Heggberget

Oppdragsgiver:

Direktoratet for naturforvaltning

Referat

Grimnes, A., Birkeland, K., Jakobsen, P.J. & Finstad, B. 1996. Lakselus -nasjonal og internasjonal kunnskapsstatus. - NINA Fagrapport 18: 1-20.

Formålet med denne rapporten er å gi en kunnskapsoversikt om lakselus og hvilke implikasjoner parasitten har for vertspopulasjoner. Dette for å kunne treffe forvaltningsrettede tiltak. Det er lagt mest vekt på generelle aspekter rundt parasittens biologi og sammenhengen mellom lusa og ville populasjoner av laksefisk. Situasjonen i oppdrettsnæringen og innvirkning av lusproblemet i oppdrettsnæringen på villfisk er diskutert og det er antydning enkelte forvaltningsmessige anbefalinger for å redusere lusproblemet.

Lakselusinfeksjoner kan variere mellom vertsarter, lokaliteter og år, men svært høye infeksjoner er sjeldne på villfisk. Lakselus har derimot vært et uttalt problem i oppdrettsnæringen siden midten av syttitallet. I Irland har en siden 1989 også årlig registrert epidemiske angrep av lakselus på villfisk. I Norge startet systematiske registreringer av lakselus på villfisk noe senere enn i Irland og hardt infisert villfisk har her vært rapportert årlig siden 1992. Både i Irland og Norge er hardt infisert villfisk først og fremst observert i områder med stor oppdrettsvirksomhet.

En vet for lite om konsekvenser av lakselus på villfisk. Det er imidlertid åpenbart at man både i Irland og Norge finner infeksjonstettheter på store deler av sjørretbestanden som ligger over dødelighetsgrensen for fisk av denne størrelsen. I Irland er høye lusinfeksjoner satt i sammenheng med en kraftig nedgang i sjørretbestanden. Felles for registreringene i Norge og i Irland er det høye antallet lakselusinfisert sjørret som vandrer prematurt tilbake til brakkvann og ferskvannsområder. Mye tyder på at denne premature tilbakevandringen er en respons på harde lakselusangrep i sjøen. Slik prematur tilbakevandring kan øke fiskens overlevelse, men tap av vekst som følge av redusert oppholdstid i sjø (hvor sjørretens vekst hovedsakelig foregår) vil sannsynligvis redusere dens fekunditet.

Fleire årsaker til lakselusproblemet, som økt vertstilgjengelighet for lusa, økte sjøtemperaturer med påfølgende reduksjon i lusas generasjonstid og endret vertsmottakelighet har enkeltvis eller i kombinasjon vært diskutert.

Det er mulig at seleksjonstrykket på lakselus er endret som følge av utbyggingen av oppdrettsnæringen. Et eksempel er avlusningen av oppdrettslaks, som tradisjonelt skjer når lusa er synlig eller har påført skade på fisken. Dette innebærer at de halvoksne stadier av lusa har høyest dødelighet og en slik seleksjon vil favorisere lus med lav generasjonstid. På villfisk som ikke avluses terapeutisk kan lakselusa, avhengig av at verten holder seg i live, produsere flere sett med eggstrenger. I oppdrettsnæringen vil hunnlusas mulighet for å produsere flere sett eggstrenger være redusert grunnet avlusningen. Det er forventet at dette seleksjonstrykket favoriserer lus med høy vertsutnyttelse for dermed å kunne vokse og produsere eggstrenger så raskt som mulig.

Oppdrettsnæringens innvirkning på situasjonen kan bare indikeres.

Dersom det er en sammenheng mellom situasjonen i oppdrettsnæringen og den en finner på villfisk, vil en reduksjon av lus i oppdrettsnæringen være viktig også for villfisksituasjonen. Ut fra dagens kunnskap og muligheter gjøres dette enklest ved samarbeid om gode behandlingsrutiner mellom oppdrettere i hele regioner. Da de fleste avlusningsmetoder er mindre effektive ved lave temperaturer, er det i de fleste oppdrettsanlegg en tendens til anrikning av voksne reproduserende lus i vintermånedene. Veksten og reproduksjonen av lusa vil også reduseres ved lavere temperaturer. Effektiv og synkronisert kontroll av lusa før vinteren kan dermed redusere lusproblemet frem til våren. En ytterlig synkronbehandling i forkant av temperaturstigningen om våren er imidlertid nødvendig for å redusere startpopulasjonen kommende sesong. Bruk av kjemikalier som cypermetrin og hydrogenperoksyd som er relativt effektiv ved lave temperaturer, kan være nødvendig.

Emneord: Lakselus - kunnskapsstatus - nasjonal - internasjonal.

Andrea Grimnes og Bengt Finstad, Norsk Institutt for Naturforskning, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim.

Kjersti Birkeland og Per Jakobsen, Universitetet i Bergen, Zoologisk institutt, Allégaten 41, N-5007 Bergen.

Abstract

Grimnes, A., Birkeland, K., Jakobsen, P.J. & Finstad, B. 1996. Salmon lice -national and international overview - NINA Fagrapport 18: 1-20.

The aim of this report is to give a status of the knowledge of salmon lice up to now and what implications this parasite have on host populations and thereby be able to give suggestions on management strategies. General aspects of the biology of salmon lice and the connections between the salmon lice and wild salmonid populations are given. The situation in fish farms and the spread of salmon lice from these to the wild fish are also discussed. Some management suggestions in order to reduce the salmon lice problem are given.

Infections of salmon lice may vary between host species, locations and years, but very high infections have rarely been seen on wild fish. The salmon lice problem have existed since the mid seventies. Since 1989, yearly epidemical registrations on wild salmonids have been reported from Ireland. In Norway these registrations started in 1992 and reports of wild salmonids with hard lice infections have been given. From both Ireland and Norway, heavily infested wild fish have been observed in areas with fish farms.

The consequences of salmon lice on wild fish are not so well known. However, both in Ireland and in Norway, infection densities on a major part of sea trout are well above the mortality limit for fish of this size. In Ireland, the high numbers of salmon lice on fish corresponds with the decrease in the sea trout populations. Common for the registrations in Norway and in Ireland are the high numbers of salmon lice infested sea trout prematurely returning to brackish- and fresh water. There is strong indications that this behaviour is caused by the salmon lice attacks in the sea. The prematurely return may increase the survival of the fish, but the loss of growth during the sea stay will probably reduce the fecundity.

Several causes such as increased number of hosts, increased temperatures in sea and thereby a reduction in generation time and changed host attraction have been discussed.

It may be that the selection pressure of salmon lice is changed as a fact of increased fish farm activity. One example is delousing of fish farms which are performed when the lice is visible (preadult and adult stages) or have caused damage to the fish. The implications here is that preadult stages of salmon lice have a high mortality and a selection will go towards lice with a shorter generation time. Lice on wild fish can survive and produce several eggstrings. In fish farms, the ability of the female salmon lice to produce several eggstrings are reduced because of the delousing process. It is expected that this selection pressure will favour lice with a high host utilization which will grow and produce eggstrings as fast as possible.

The effects of fish farms on the present situation are indications. However, if there is a connection between the situation in fish farms and what is found on wild fish, a reduction in the number

of salmon lice on farmed fish will be important factors for the wild fish. From the present knowledge and possibilities, the situation can be improved by cooperation and adequate delousing strategies between fish farms in regions. Because most of the delousing methods are less efficient at low temperatures, there will be an accumulation of adult reproductive salmon lice during the winter months. Growth and reproduction of salmon lice will also be reduced at low temperatures. An efficient and synchronized control of salmon lice during the winter can reduce the salmon lice problems in the spring. An additional synchronized treatment before the temperature rises in the spring seems to be necessary in order to reduce the start populations the coming season. Use of chemicals as cypermethrin and hydrogenperoxide which are efficient at low temperatures may be necessary.

Key words: Salmon - lice - literature review - national - international.

Andrea Grimnes og Bengt Finstad, Norsk Institutt for Naturforskning, Tungasletta 2, N-7005 Trondheim.

Kjersti Birkeland og Per Jakobsen, Universitetet i Bergen, Zoologisk institutt, Allégaten 41, N-5007 Bergen.

Forord

Målsetningen med denne rapporten har vært å gi en oversikt over den kunnskapen som fins om lakselus og hvilke implikasjoner denne parasitten har for vertspopulasjoner. Det er lagt mest vekt på generelle aspekt rundt parasittens biologi og sammenhengen mellom lusa og ville populasjoner av laksefisk. Situasjonen i oppdrettsnæringen og eventuell innvirkning av lusproblemet i oppdrettsnæringen på villfisken er også diskutert. Tilslutt har vi antydnet noen forvaltningsmessige anbefalinger for å redusere lusproblemet.

Prosjektet har vært et samarbeid mellom Norsk Institutt for Naturforskning (prosjektansvar) og Universitetet i Bergen og har vært finansiert av Direktoratet for Naturforvaltning.

Trondheim, mai 1996

Bengt Finstad
Prosjektleder

Innhold

	side
Referat	3
Abstract	4
Forord	5
1 Innledning	6
2 Generelle aspekter ved lusas biologi	7
2.1 Taxonomi.....	7
2.2 Utbredelse.....	7
2.3 Livssyklus.....	7
2.4 Utviklingstid, overlevelse og eggproduksjon.....	7
2.4.1 Salinitet.....	7
2.4.2 Temperatur og lys.....	7
2.4.3 Vertsart.....	8
2.5 Atferd og vertsløkalisering.....	9
2.6 Patologi.....	9
3 Lakselus og villfisk	11
3.1 Infeksjonsparametre.....	11
4 Konsekvenser av lakselusinfeksjoner	13
4.1 Mortalitet.....	13
4.2 Prematur tilbakevandring.....	13
5 Mulige årsaker til lakselusinfeksjoner	14
5.1 Økt vertstilgang.....	14
5.2 Temperatur.....	14
5.3 Økt vertsmottagelighet for lakselus.....	14
6 Evolusjon	15
7 Lus og avlusningsprosedyrer i oppdrettsnæringen	16
7.1 Kjemisk behandling.....	16
7.2 Biologisk kontroll.....	16
.....
.....
.....
.....
.....
.....
7.3 Driftsrutiner og plassering av anlegg.....	17
8 Anbefalinger	17
9 Referanser	18

1 Innledning

Lakselus har vært et uttalt problem i oppdrettsnæringen siden midten av syttitallet (Brandal & Egidius 1979) og i registret form på villfisk siden 1989 (Tully et al. 1993a, b, Birkeland et al. til vurdering, Birkeland & Jakobsen 1994, Finstad 1993, 1995, 1996, Finstad et al. 1994a, b, Karlsbakk et al. 1995). Mangel på tidligere rapporteringer av harde infeksjoner på villfisk kan tyde på at en de senere årene har hatt en oppblomstring av lakselus. I Irland har en mulig sammenheng mellom lusproblemene i oppdrett og smitteoverføring på villfisk ført til en tidels meget opphisset debatt. En saksrettet debatt fokuserer imidlertid mest på årsaker og konsekvenser av fenomenet, for å finne en løsning på problemet.

Konsekvensene for oppdrettsnæringen er åpenbare og lett målbare. Estimater tyder på at norske oppdrettere med lusproblem reduserer fortjenesten med mellom kr. 0,50 til kr. 3,50 pr kilo produsert fisk. Dette tilsvarer opptil 160. mill kr. årlig i tapt fortjeneste for næringen som helhet (Maroni et al. 1994). Konsekvensene av lusinfeksjonene er mer uklare for villfisk. Årsaker til dette er bl.a. at en ikke har gode nok populasjonsestimater for sjørret i områder med varierende lusinfeksjoner. Det er imidlertid åpenbart at man i de fleste områdene fra Rogaland til Troms finner infeksjonstettheter på store andeler av sjørreten (Urdal 1992, Birkeland & Jakobsen 1994, Finstad 1993, 1995, 1996, Birkeland et al. til vurdering) som ligger over letalitetsgrensen for fisk av denne størrelsen (Grimnes & Jakobsen til trykking). Når det gjelder laks er det vanskeligere å kvantifisere problemet grunnet sparsomme fangster av utvandrende laksesmolt. En kan imidlertid ikke utelate at lakselus kan være en av flere faktorer som kan forklare de fallende fangstene av villaks de senere årene.

Flere årsaker til lakselusproblemet, som økt vertstilgjengelighet for lusa, økte sjøtemperaturer med påfølgende reduksjon i lusas generasjonstid og endret vertsmottakelighet har enkeltvis eller i kombinasjon vært diskutert. Endret vertsmottakelighet er den minst åpenbare forklaringen, da lusinfeksjoner svinger fra år til år og siden en ikke alltid finner forhold hos fisken som tilsier dette (Karlsbakk et al. 1995, Birkeland & Jakobsen til trykking). Økte vertstettheter pga. oppdrettsnæringen og økte sjøtemperaturer kan imidlertid hver for seg, eller i kombinasjon, forklare de høye lusinfeksjonene på villfisken. I 1992 da sjøtemperaturene var relativt høye, ble det også i Oslofjorden, som ikke har oppdrettsaktivitet, registrert fisk med harde lakseluspåslag (Mo 1992). Imidlertid var påslagene i 1992, mye høyere fra Hordaland til Troms, hvor oppdrettsaktiviteten er viktig (Urdal 1992, Birkeland et al. til vurdering). Intensiteten av lusepåslagene viser seg også å variere fra år til år, både i oppdrettsanleggene og på villfisken. I 1992 og 1995 hadde en harde lusepåslag i oppdrettsnæringen mens 1993 og 1994 viste lavere infeksjoner (Wallace pers.medd. Andersen og Kvenseth pers.medd.). Registeringer på villfisk tyder på tilsvarende årsvariasjon i infeksjonsgrad (Birkeland & Jakobsen 1994, Finstad et al. 1994a, Finstad 1995, 1996). Infeksjonene i områder med spesielt høy oppdrettstetthet viser imidlertid alltid høye infeksjonstettheter på villfisken. Høye vinterpopulasjoner av reproduserende lus synes å forårsake høyt infeksjonspress det

påfølgende året (Boxaspen pers.medd., Andersen og Kvenseth pers.medd., Wallace pers.medd.). Høye vinterpopulasjoner på oppdrettsfisken kan ha flere forklaringer og variere fra område til område, avhengig av forhold som avlusningsrutiner, ferskvannstilrenning og temperatur. Denne årsvariasjonen tyder imidlertid på at en ved å strukturere og anvende dagens kunnskapsnivå, har mulighet for å redusere problemet i oppdrett og dermed sekundært på villfisk.

Målsetningen med denne rapporten er å gi en oversikt over den kunnskapen som finnes om lakselus og hvilke implikasjoner denne parasitten har for vertspopulasjoner. Det er lagt mest vekt på generelle aspekter rundt parasittens biologi og sammenhengen mellom lusa og ville populasjoner av laksefisk. Situasjonen i oppdrettsnæringen og eventuell innvirkning av lusproblemet i oppdrettsnæringen på villfisken er også diskutert. Tilslutt har vi antydnet noen forvaltningsmessige anbefalinger for å redusere lusproblemet.

2 Generelle aspekter ved lusas biologi

2.1 Taxonomi

Lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) og fiskelus (*Caligus elongatus*) hører begge til underorden Siphonostomatoidea og familien Caligidae (Kabata 1979). Alle artene i denne familien er parasittiske. Preadulte og adulte stadier av disse artene har en karakteristisk flat kroppsform. Ved hjelp av ekstremitetene dannes et vakuum under parasittens thorax som fester disse stadiene til vertens overflate (Kabata & Hewitt 1971). Den flate kroppsformen gir minst mulig forstyrrelse av vannstrømmen over vertens overflate og gjør det lettere for parasitten å holde seg på verten. I motsetning til de mobile preadulte og adulte stadiene sitter de fire chalimus stadiene festet til verten ved hjelp av et frontalfilament.

Fiskelusa og lakselusa hører til slekten *Lepeophtheirus* har en relativ lik oppbygning, men fiskelusa har lanuler, noe lakselusa mangler. Fiskelusa er ellers lys pigmentert og mye mindre enn lakselusa. Hunnene blir bare 6 mm lange (ekskludert eggstrengene) og hannene 5 mm. Lakselusa er en stor mørk parasitt og hunnene kan bli opp til 18 mm, mens hannene ikke blir lengre enn 7 mm (Pike 1989).

2.2 Utbredelse

Lakselusa har en circumpolar utbredelse i den nordlige hemisfære og er vertsspesifikk for anadrom laksefisk av slektene *Salmo*, *Salvelinus* og *Oncorhynchus* (stillehavslaks). I norske farvann er det vanlig å finne lakselus både på Atlantisk laks (*Salmo salar*), sjørøret (*Salmo trutta*) og sjørøye (*Salvelinus alpinus*). Lakselusa er ikke artsspesifikk slik som f.eks. kveitelusa (*Lepeophtheirus hippoglossi*), men selv om lakselusa finnes på mange laksefisk er det mye som tyder på at den ikke etablerer seg like godt på alle verter (Johnson & Albright 1992a, Johnson 1993, Grimnes et al. 1996).

Fiskelusa som finnes i de fleste havområder er ikke vertsspesifikk og er rapportert fra over 80 arter fisk (Pike 1989). I norske farvann er det vanlig å finne den på arter som torsk, sei, hyse og anadrome laksefisk i tillegg til en rekke andre teleoster.

Begge artene er vanlig både på vill laksefisk og på laksefisk i oppdrett. Lakselusa er likevel den vanligste og den av de to parasittene som har gjort størst skade for oppdrettsnæringen grunnet epidemiske angrep. Det er også lakselus som er mest studert av de to artene.

2.3 Livssyklus

Livssyklusen til lakselusa er typisk for caligide copepoder. Den består av ti stadier, to frittlevende naupliuslarver, ett infektivt copepodittstadium, fire fastsittende chalimusstadier, to preadulte stadier og et adult (voksent) stadium (Johnson & Albright 1991a, Schram 1993, **Figur 1**).

Hvert stadium er separert med et skallskifte. Lakselusa gjennomgår en betydelig metamorfose ved skallskifte fra 2. nauplius til copepodittstadiet, mens utviklingen fra copepodittstadiet til det adulte stadiet går mer gradvis (Johnson & Albright 1991a). Utviklingstiden frem til det første preadulte stadiet er lik for begge kjønn, men hannene utvikler seg raskere til det adulte stadiet enn hunnene (henholdsvis 40 dager og 52 dager ved 10 °C) (Johnson & Albright 1991b).

2.4 Utviklingstid, overlevelse og eggproduksjon

Lusas utviklingstid, overlevelse og eggproduksjon varierer med miljømessige forhold som 1) salinitet, 2) temperatur og lys og med 3) vertsart.

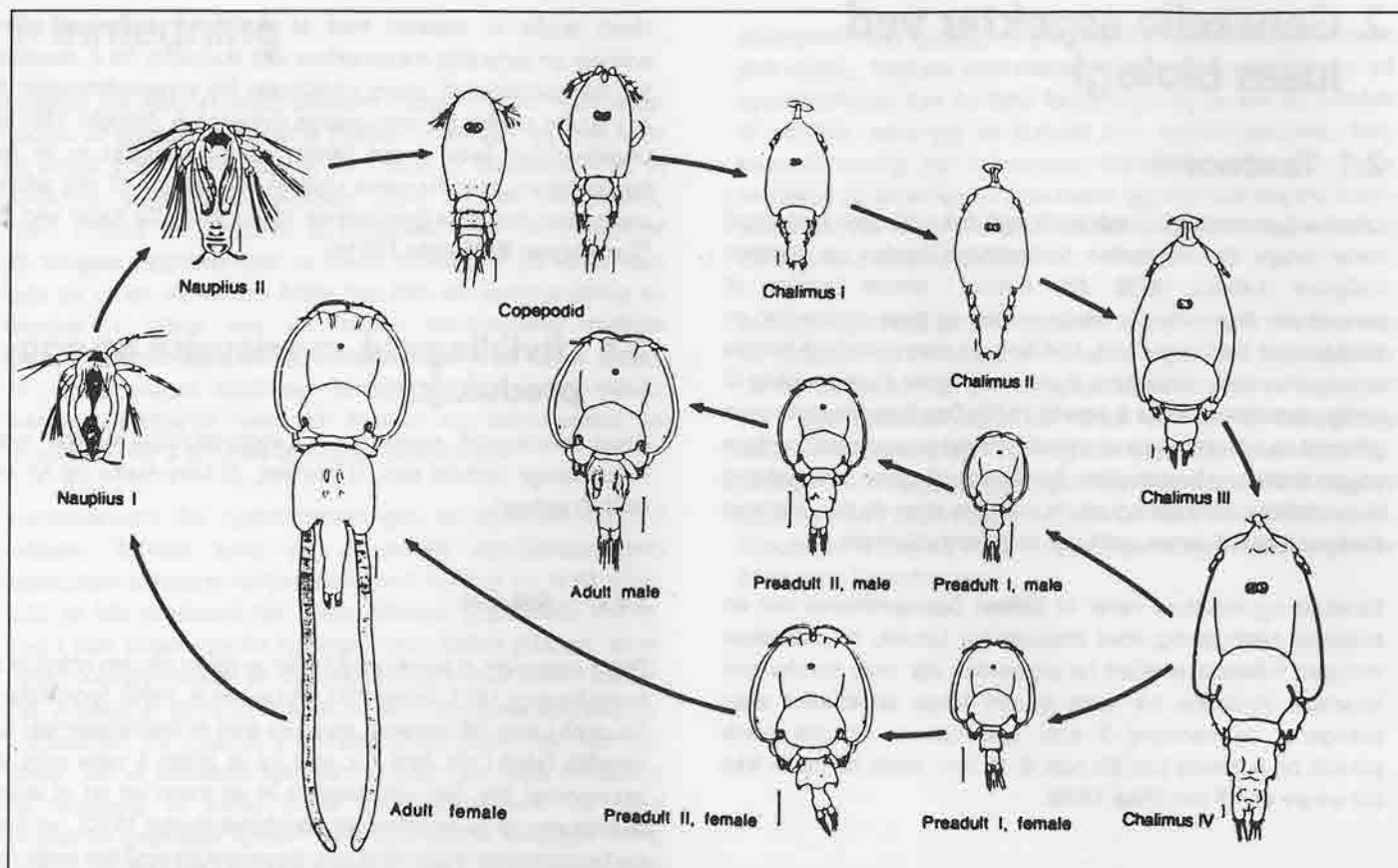
2.4.1 Salinitet

Det er rapportert at lakselus raskt faller av fisken når den entrer ferskvann (Hutton 1923, Ashby 1951, McLean et al. 1990). Sportsfiskere har også i lang tid betraktet lakselusa som et kvalitetsstempel for laksefisk fisket i elv, fordi fisk med lus er antatt å være nylig tilbakevandret fisk. Selv om lakselusa er en marin art og at lavere salinitet enn 16 ‰ medfører økt dødelighet (Berger 1970), har flere studier og registreringer vist at lusa i begrenset tid også kan holde seg levende i ferskvann. McLean (1990) fant i eksperimentelle studier, at det meste av lusa falt av fisken etter 48 timer i ferskvann, men at enkelte lus overlevde så lenge som 144 timer. Hahnenkamp & Fyhn (1985) fant at adulte lus som sitter på verten kan klare å opprettholde en stabil osmoalitet i ferskvann i minst en uke (168 timer), mens fritt-swømmende adulte lus startet å dø innen 8 timer. De antok at lusa klarte å opprettholde sin indre hyperosmoalitet i ferskvann ved vertsavhengige mekanismer knyttet til furasjering på vertens slim og blod og muligheten av å begrense diffusjon ved å grave seg ned i slimlaget. Det er også rapportert et tilfelle der lakselus overlevde på fisken i hele 25 dager i ferskvann (Ashby 1951). Eksperimentelle karstudier utført på sjørøye naturlig infisert med lakselus, har nylig vist at preadulte og adulte stadier av lakselusa kan overleve på fisken i opp til tre uker i ferskvann (Finstad et al. 1995).

Selv om preadulte og adulte lus som sitter på fisken kan tolerere lave saliniteter i kortere perioder, reproducerer ikke lakselusa suksessfullt ved lavere saliniteter enn 30 ‰ (Johnson & Albright 1991b). Ved 10‰ er det ingen utvikling av egg. Enkelte egg er observert å klekke ved 11,5 ‰ og 15 ‰, men naupliustadiet har svært kort levetid ved så lave saliniteter (Johannesen 1978, Johnson & Albright 1991b). Selv ved saliniteter på 20 til 25 ‰ døde de fleste av naupliene ved skallskiftet til copepodittstadiet (Johnson & Albright 1991b). Det frittlevende copepodittstadiet kan likevel etter klekking tolerere opphold i miljø med lavere salinitet enn 30 ‰ (Heuch 1995).

2.4.2 Temperatur og lys

Ved 10 °C er generasjonstiden for lakselus (fra eggdannelse til adult hunnlus) estimert til 7,5 - 8 uker (Johnson & Albright 1991b). Utviklingstiden er temperaturavhengig og få graders endringer vil ha stor



Figur 1
Oversikt over de ulike stadiene hos lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*). Skala: nauplius-chalimus = 0.1 mm, preadult-adult = 1mm.
The different stages of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*). Scale: nauplii larvaechalimus larvae = 0.1 mm, preadult lice-adult lice = 1 mm. From Schram (1993).

innvirkning på lusas generasjonstid (Tully 1989, Johnson & Albright 1991b, Tully 1992). Antall generasjoner lakselus vil derfor variere mellom årstider og mellom år ettersom sjøtemperaturen varierer. Johannesen (1975) fant at en reduksjon i temperaturen på 2,5 °C fra 11,5 °C til 9 °C blant annet resulterte i at hunnene bar eggstrengene 3 ganger lengre.

I tillegg til redusert antall generasjoner i vinterhalvåret sammenliknet med sommerhalvåret (Tully 1989, 1992) er det funnet sesongmessige variasjoner i eggstrenglengde, eggantall, eggstørrelse og størrelse på hunnlusa (Tully 1989, Ritchie et al. 1993). Eggstrengene er lengre og inneholder et større antall egg i vinterpopulasjonene (Tully 1989, Ritchie et al. 1993), men eggene er mindre enn i sommerpopulasjonene (Ritchie et al. 1993). Forandring i eggstrenglengde og eggantall er korrelert med temperatur, mens eggstørrelse korrelerer med fotoperiode. Da endring i eggstørrelse er funnet å oppstå før endringer i eggstrenglengde og eggantall, er det også antatt at fotoperiode kan være den utløsende faktor (direkte eller indirekte) for endring i reprodusiv investering. Størrelsen på hunnlusa er også negativt korrelert med temperatur (Tully 1989, Ritchie et al. 1993).

2.4.3 Vertsart

Utviklingstid, overlevelse og eggproduksjon kan også variere med vertstyp. Lakselus er blant annet funnet å utvikle seg

raskere på Atlantisk laks enn på chinook (*O. tshawytscha*) (Johnson & Albright 1992a, Johnson 1993). Preliminære infeksjonsstudier indikerer at lakselusa også utvikler seg noe raskere på Atlantisk laks enn på sjørøye. Allerede 19 dager etter infisering var stadiefordelingen på de to vertstypene signifikant forskjellig. Førtitre dager etter infisering (50-52 dager etter klekking) hadde nærmere 50 % av hunnlusa på laksen utviklet eggstrenger, mens bare 5 % av hunnlusa på sjørøy hadde utviklet eggstrenger ved samme tid (Grimnes et al. 1996). Lakselus på kjønnsmoden Atlantisk laks er også funnet å ha en mye større eggproduksjon enn lakselus på kjønnsmoden chinook laks (Johnson 1993). Forskjeller i lakselusas utviklingstid og suksess på ulike verter kan skyldes forskjeller i det generelle forsvar vertene har mot parasitten og parasittens evne til å overvinne dette. Mye tyder på at moderverten til lakselusa er avgjørende, slik at den gjennom sin mor kan kjenne vertens proteinstrukturer og dermed lettere overvinne vertens immunrespons. Det er blant annet vist at *L. pectoralis* smitter flatfisk selektivt, avhengig av hvilken moderverten den har (Boxhall 1976).

Forskjeller i reprodusiv suksess mellom lus på vill- versus oppdrettsfisk er også rapportert (Tully & Whelan 1993, Jackson & Minchin 1992). Lus på villfisk er observert med lengre eggstrenger og et større antall egg (gj.snitt på 965 egg pr hunn) sammenliknet med lus på oppdrettsfisk (gj.snitt på 758 og 297 egg pr hunn) (Jackson & Minchin 1992). I denne sammenheng

er det ikke diskutert hvilken innvirkning varierende tetthet av lus, alder og størrelse på hunnlusa og alder på fisken kan ha for lusas reproduktive suksess. Et høyere antall egg er blant annet observert på lakselus fra kjønnsmoden versus umoden coho laks *O. kisutch* (Johnson 1993). Det er dessuten funnet svært varierende gjennomsnitt i antall egg per hunnlus fra oppdrettsfisk, der alt fra 107 til 1220 egg per hunnlus er rapportert (Wootten et al. 1982, Taylor 1987, Hogans & Trudeau 1989, Tully 1989, Johnson & Albright 1991a, Ritchie et al. 1993, Tully & Whelan 1993).

Grunnet varierende resistens mot lakselus hos ulike verter varierer også lakselusas overlevelse med vertsart. Studier har vist at Atlantisk laks er mindre resistent for lakselus enn potensielle verter som coho og chinook (Johnson & Albright 1992a). Da serumsresponser på lus-antigen hos naturlig infisert Atlantisk laks er relativt lave (Grayson et al. 1990, MacKinnon 1991) er det lite sannsynlig at dødligheten av lus skyldes et spesifikt humoralt immunforsvar. Ikke-spesifikke vevsresponser, som epidermal hyperplasi og betennelsesreaksjoner er derimot viktige forsvarsmekanismer mot ektoparasitter hos mange vertsarter. Coho laks ble funnet å være mer resistent mot lakselus infeksjoner og viste større grad av ikke-spesifikke vevsresponser enn både chinook og Atlantisk laks (Johnson & Albright 1992a). I et komparativt infeksjonsstudium utført på Atlantisk laks og sjørøye, viste sjørøye en kraftig respons på gjelleinfeksjon, i form av hyperplasi og betennelsesreaksjoner (Grimnes et al. 1996). Liknende reaksjoner ble ikke observert på laks (A. Grimnes pers. obs.). Det er imidlertid funnet at slimlaget hos Atlantisk laks kan pakke copepoditter inn i slimballer og på den måten redusere parasittinfeksjonen (Taylor 1987).

2.5 Atferd og vertsløkalisering

Det infektive copepodittstadiet, som er frittlevende/planktonisk frem til det finner en vert å feste seg på, er ventet å ha en atferd som gjør at det oppholder seg i områder der vertsartene ferdes. Til tross for harde lakselusangrep i oppdrettsnæringen og på villfisk (som tyder på en stor produksjon av infektive copepoditter), har det vært svært vanskelig å finne copepoditter i sjøen.

Flere eksperimentelle studier har derimot vist at copepodittene er sterkt fototaktiske (Johannessen 1978, Wootten et al. 1982, Bron et al. 1991), og i utendørs mesokosmos-eksperiment er det vist at de foretar vertikal døgnvandring (DVM) (Heuch et al. 1995). Copepodittene var samlet nær overflaten om dagen og mer spredt fordelt i dypere vannlag om natten. Dette er et migrasjonsmønster som er det motsatte av hva en finner hos vill laksefisk og fører til at verten svømmer gjennom en populasjon av synkende (skumring) eller stigende (lysning) copepoditter to ganger pr. døgn. Heuch et al. (1995) antok at dette lettet vertsløkalisering for copepodittene, som en antar responderer på strømninger dannet av verten (Johannessen 1978, Bron et al. 1991).

Det er videre vist at copepodittenes vertikale døgnvandring modifiseres av vannsøylens mikrostruktur (Heuch 1995). Heuchs

(1995) eksperimentelle studier viste at copepodittene aggregerte i nærhet av trinnvise salinitets-gradienten. I kolonner med trinnvise forskjeller på 15 ‰ i salinitet, som økte i promille med dybde, samlet copepodittene seg rett under 15 ‰ trinnet. Sammenliknet med kontrollgruppen uten salinitetsgradienter, der flest copepoditter ble funnet i øvre vannlag nær lyskilden, ble det også funnet signifikant flere copepoditter i nærheten av trinnvise forskjeller så små som 5 og 2 ‰ (fra 30 til 25 ‰ og fra 30 til 28 ‰). Heuch (1995) antok at copepoditter fra lakselus samlet seg nær skarpe salinitetsgradienter også i sjøen. I den grad laksefisk bruker kjemisk informasjon for å finne mat, vil de bruke mer tid ved slike sterke tetthetsskiftninger enn andre steder i vannsøylen, da det er her luktspor finnes. Dette vil ytterligere kunne øke frekvensen av møte mellom parasitt og vert i skiftede vannmasser (Heuch 1995).

Det er for lakselus som for mange andre parasitter, vanlig å finne en negativ binominalfordeling i vertspopulasjoner. Det vil si at enkelte fisk er svært hardt infisert mens de fleste er lavt infisert. I eksperimentelle infeksjonsstudier er det observert økt aktivitet blant fisk som infiseres med infektive copepoditter (Grimnes & Jakobsen til trykking). Da copepoditter er antatt å respondere på strømninger dannet av verten (Bron et al. 1991), vil økt aktivitet av allerede infisert fisk kunne føre til nypåslag av copepoditter. Poulin et al. (1991) har blant annet funnet tendenser til at lite aktiv fisk er mindre mottakelig for copepoditter av den parasittiske copepoden *Salmincola edwardsii*, enn mer aktiv fisk. Dette kan være med å forklare hvorfor en har en negativ binominalfordeling av lakselus.

2.6 Patologi

Lakselusa furasjerer på vertens slim (Egidius 1985), skinn (Kabata 1974) og blod (Brandal et al. 1976). Mekaniske skader er kjent som følge av furasjeringsaktiviteten til alle parasittens stadier og en progressiv epidermal erosjon finner sted ettersom lusa utvikler seg på verten (Jones et al. 1990, Jónsdóttir et al. 1992). Det er likevel først ved de mobile preadulte og adulte stadiene at verten påføres alvorlige mekaniske skader (Wootten et al. 1982, Pike 1989, Grimnes & Jakobsen til trykking). Mekanismene for hvordan adulte lus påfører verten skader ble beskrevet av Kabata allerede i 1974. Han antok at lusas furasjering alene var ansvarlig for dannelse av sårskader, mens lusas feste og bevegelse på verten ikke hadde særlig patologisk effekt.

Chalimusstadiene er festet til verten med det samme frontalfilamentet gjennom all fire stadiene (Jones et al. 1990). Lengden på dette frontalfilamentet begrenser furasjeringsområdet og dermed skadeområdet (Pike 1989). Histopatologiske studier viser at chalimusstadienes furasjeringsaktivitet resulterer i en avgrenset erodert ring i epidermis som øker i radius ettersom chalimuslarvene utvikler seg på verten (Jones et al. 1990). Det er først og fremst i kanten av dette skadede området at vevsirritasjoner i form av hyperplasi og melanisering (observert som mørk pigmentering) er observert (Jones et al. 1990). Johnson & Albright (1992a) registrerte skader forårsaket av chalimusstadier både på gjeller, hud og finner. De fant også at graden av hyperplasi og

betennelsesreaksjoner var mer intens på gjellene enn på annet vev. Påslag av copepoditter på gjellene og utvikling av lusa på gjellene frem til preadulte stadier er rapportert fra flere eksperimentelle studier (Johnson & Albright 1992a, Johnson 1993, Grimnes et al. 1996, Bjørn 1996). Lusa har imidlertid en lavere preferanse for gjellene enn for fiskens finner og kropp (Bron et al. 1991). Skadene forårsaket av chalimusstadiene begrenses i omfang da det fjerde chalimusstadiet bare måler 3 mm. På hardt infisert fisk er det likevel vanlig med nedbeitete finner og frittstående finnestråler som følge av chalimuslarvenes furasjeringsaktivitet.

I det lakselusa når det første preadulte stadiet går den fra en ikke-mobil til en mobil fase av livssyklusen. Mens chalimusstadiene sitter festet til skjell over hele verten, med en preferanse for finnenes epidermis (Johannesen 1975, Bron et al. 1991), har de mobile preadulte og adulte stadiene en preferanse for hode, gjellelokk, rygg og det postanale området (bak gattfinnen) av verten (White 1940, Johannesen 1975, Jaworski & Holm 1992). På villaks er området bak ryggfinnen og bak gattfinnen funnet hardest infisert av mobile stadier (Johannesen 1975). På oppdrettsfisk er hode og gjellelokk hos ung laks funnet å være hardest infisert med mobile stadier, mens det postanale området er hardest infisert hos større laks (Jaworski & Holm 1992). Spesielt hode og gjellelokk er sårbare områder fordi disse mangler skjell og har tynn hud. Håstein & Bergsjø (1976) antok at dette var grunnen til at nettopp disse områdene ble påført sårdannelser og blødninger som følge av lusas furasjeringsaktivitet på hardt infisert fisk. Jónsdóttir et al. (1992) mener at preadulte og adulte lus har preferanse for slike sårbare områder nettopp fordi næringskomponenter som skinn og blod er lett tilgjengelig.

Infeksjonsforsøk utført på smolt av laks (Grimnes & Jakobsen til trykking), sjørøye (Grimnes et al. 1996) og sjørret (Bjørn 1996) viser alle at det er først ved de preadulte og adulte stadiene av lusa at hardt infisert fisk blir påført skader med alvorlige osmoregulatoriske og dødelige konsekvenser. Sårskader på hode og gjellelokk er observert på infisert fisk kort tid etter at lusa har nådd preadulte stadier. Samtidig økning i plasmaklorid og reduksjon i plasmaproteiner og hematokritt, tyder på at fisken har problemer med ioneregulering og at dette blant annet skyldes lekkasjer til omgivelsene, som følge av mekaniske skader (Grimnes & Jakobsen til trykking). I tillegg til sårskader på hode og gjellelokk kan en på fisk under vann lett observere slimskader som mørke felt på hode, gjellelokk og området foran, rundt og bak ryggfinnen.

Mekaniske skader forårsaket av de festsittende chalimusstadiene er ikke vist å resultere i alvorlige osmoregulatoriske problemer selv ikke for hardt infisert fisk (opp til 250 larver på en laksesmolt) (Grimnes & Jakobsen til trykking). Studier har derimot vist at infisert fisk utsettes for et betydelig stress i form av økte kortisolverdier kort tid etter infisering (Grimnes et al. 1996). Mye tyder også på at fisken stresses allerede under infisering. Det er blant annet rapportert at fiskens aktivitet øker under eksponering for infektive copepoditter (Grimnes & Jakobsen til trykking). Kort tid (ca. et døgn) etter infisering er det også rapportert en tydelig epidermal reaksjon, observert som svarte prikker (Grimnes & Jakobsen til trykking). Dette er mest sannsynlig en melanisering som følge av vevsirritasjon der copepoditten har festet seg.

Høye kortisolverdier i plasmaet kan føre til nedsatt immunforsvar og dermed nedsatt sykdomsmotstand (Ellis 1981, Maule et al. 1989, Pickering & Pottinger 1989). Dette er også funnet hos lakselusinfisert sjørret som fikk nedsatt immunforsvar i form av redusert antall lymfocytter i forhold til leukocytter (Bjørn 1996). Nedsettelse av immunforsvaret og åpne sårskader kan gjøre lakselusinfisert fisk mer mottakelig for sekundærinfeksjoner som furunkulose og ILA. Dette er patogener som lakselus selv kan være spredde for (Nylund et al. 1991, Nylund et al. 1992, Nylund et al. 1993). Johnson & Albright (1992b) har vist at implantering av hydrokortisol økte mottakeligheten for lakselusinfeksjoner hos coho laks. De fant også at denne økningen i kortisol resulterte i at ikke-spesifikke forsvarsmekanismer ble undertrykket.

Det har vært hevdet av Wootten et al. (1982) at 5 adulte lus kan være nok til å påføre nylig utgått smolt alvorlige skader. Infeksjonsstudier utført på smolt av laks og røye har vist at det er stor variasjon i overlevelse av lus på fisken og i fiskens toleranse for lakselusinfeksjoner (Grimnes & Jakobsen til trykking, Grimnes et al. 1996). Basert på en overlevelse av lus på 60 % fra chalimus I til preadult II, indikerte disse studiene at infeksjonsintensiteter ned i 30 til 50 lakseluslarver kan ha dødelige konsekvenser for smolt på rundt 40 gram allerede før lusa når adulte stadier på verten. Et liknende infeksjonsstudie utført på sjørretsmolt viser en større variasjon i fiskens toleransegrense (Bjørn 1996). Kalkulert med en overlevelse av lus på 63 % frem til preadult II, viste dette forsøket at alt fra 26 til 98 (median på 63) lakseluslarver var dødelig for en 40 gram sjørretsmolt, før lusa nådde adulte stadier på verten. Det er mulig at et lavere antall lus vil ha letale konsekvenser for fisken ettersom lusa utvikler seg til adulte stadier på fisken. Infisert fisk vil dessuten som følge av sårskader og stress bli mer mottakelig for sekundærinfeksjoner. Endret atferd hos lakselusinfisert fisk sammenliknet med uinfisert fisk, vil også gjøre den infiserte fisken mer utsatt for predasjon. Dette vil i tillegg til direkte konsekvenser av infeksjonen som osmoreguleringsproblem utsette infisert fisk for ytterligere dødelighet.

I eksperimentelle feltstudier utført i Lønningdalen ble vill sjørretsmolt naturlig infisert med gjennomsnittlig 58,9 lus pr fisk (SD = 23 n = 10). Av denne sjørretten var flere døende like etter at lusa nådde preadulte stadier på fisken. Blodprøver viste at den infiserte fisken i samme periode hadde alvorlige osmoregulatoriske problemer sammenliknet med uinfisert fisk (Birkeland & Jakobsen til trykking). I feltstudier fra Vesterålen ble det verken for hardt infisert sjørret fanget i ferskvann, eller for hardt infisert sjørret fanget i saltvann, funnet avvik i kloridverdier fra normalverdier gitt for sjørret. Denne villfiske var imidlertid først og fremst infisert med copepoditter og chalimusstadiene (Grimnes et al. 1996). Infeksjonsstudiene referert til ovenfor stemmer overens med disse feltstudiene. Alvorlige osmoregulatoriske konsekvenser for hardt infisert fisk er først ventet i det lusa når preadulte og adulte stadier på verten (Grimnes & Jakobsen til trykking, Grimnes et al. 1996). Ved tidlige stadier av lusa vil hardt infisert fisk likevel utsettes for et betydelig stress som er vist å resultere i økte kortisolverdier (Grimnes et al. 1996). Økt kortisolverdier ble også registrert hos den hardt infiserte sjørretsmolten fra Vesterålen (Grimnes et al. 1996). Det er imidlertid mulig at fangstmetodene brukt her har medvirket til økte kortisolverdier.

3 Lakselus og villfisk

3.1 Infeksjonsparametre

Lakselusinfeksjoner kan variere mellom vertarter (Johnson & Albright 1992a), lokaliteter og år (Tully et al. 1993a,b), men svært høye infeksjoner synes sjeldne på villfisk. Boxhall (1974) fant at de fleste sjørret fanget utenfor kysten av England var infisert med lakselus (prevalens 81%). Antallet lus per fisk var imidlertid lavt, med et gjennomsnitt på 4 (range 1-12). Også på Atlantisk laks er det vanlig å finne lakselus i et lavt antall. Templemann (1967) fant en gjennomsnittlig infeksjon på 4-8 lus mens Wootten et al. (1982) observerte opp til 20 adulte hunnlus på enkelte laks. Frem til slutten av 1980-tallet var kun et tilfelle av lakselusepidemi beskrevet fra villfisk. Voksen laks som returnerte til Moser River (Nova Scotia) hadde et høyt antall lakselus og mange var døende (White 1940). De kraftigste infeksjonene på fisken forekom i perioder med lav vannstand i elven, og fiskene ble da gående i stimer utenfor elvemunningen, hvor de ble utsatt for infektive lakseluslarver.

I 1989 ble det for første gang rapportert om høye lusinfeksjoner på den Irske sjørreten, og tilsvarende lakselusinfeksjoner har siden vært observert årlig (Tully et al. 1993a,b). Spesielt postsmolt av sjørret ser ut til å være hardt rammet av lakselus, mens det ikke er registrert spesielt høye infeksjoner verken på eldre sjørret eller på andre arter av laksefisk. De kraftigste lusinfeksjonene observeres om våren og på postsmolt av sjørret som returnerer til vassdrag og estuarier. Postsmolten har ofte ikke vært i sjøen mer enn to-tre uker før den vandrer tilbake til elven, og på grunn av den tidlige tilbakevandringen blir dette omtalt som prematur tilbakevandring (premature return). Mange postsmolt som returnerer prematurt er hardt lakselusinfisert. I 1992 varierte prevalensen fra 14,3 % til 100 % og den gjennomsnittlige infeksjonen fra 7 til 124,7 lus. I motsetning til tidligere registreringer av lakselus er det chalimusstadiene som dominerer på fisken, mens antallet preadulte og adulte lus er relativt lavt (Tully et al. 1993b).

Høye lakselusinfeksjoner i Irland er hovedsaklig avgrenset til de midtre deler av vestkysten i et område hvor det drives oppdrett av Atlantisk laks. I andre deler av landet har lusinfeksjonene på sjørreten derimot ikke økt tilsvarende. En mulig sammenheng mellom lusinfeksjoner på villfisk og oppdrettsvirksomhet er derfor antydnet (Tully et al. 1993b).

I Norge startet registreringen av lakselus på villfisk noe senere enn i Irland. I 1990 og 1991 ble det i regi av Universitetet i Bergen foretatt sporadiske innsamlinger fra enkeltelver i Hordaland. Tildels høye infeksjoner ble da observert på den innsamlede sjørreten. På enkelte fisk ble det registrert mer enn 200 lakselus (P. Jakobsen, pers. medd.). I 1992 ble det for første gang gjennomført en systematisk innsamling av lakselusinfisert fisk. Elver og fjordssystemer fra Finnmark til Akershus ble undersøkt for lakselusinfisert fisk. For å studere en eventuell sammenheng mellom oppdrettsanlegg og lusinfeksjoner på villfisk ble både elver med kort og lang avstand til oppdrettsanlegg undersøkt (Birkeland et al. til vurdering) samt at det ble foretatt prøvofiske i både oppdrettsbelastede og oppdrettsfrie fjordsys-

temer (Finstad 1993, Finstad et al. 1994a). I NINA's fiskefeller i Talvik og på Ims ble det registrert lus på oppvandrende laksefisk.

Elveregistreringer fra Nordland til Sogn og Fjordane i juni-juli 1992 viste at mye luseskadd fisk hadde vandret prematurt tilbake til elver og estuarier (elveoser), særlig i områder nær oppdrettsanlegg. I flere elver var infeksjonene mer enn dobbelt så høye som på den Irske sjørreten. Andelen av lakselusinfiserte fisk (prevalens) i elver nær oppdrettsanlegg varierte fra 47 % til 94 %, og median intensitet fra 38 til 322 lus. Prevalens i elver med lang avstand til anlegg varierte fra 0 til 50 % og median intensitet var på 2 lus. Som på den Irske sjørreten var det hovedsaklig chalimusstadier som ble registrert på fisken (Birkeland et al. til vurdering). I 1993 ble elver i Hordaland inkludert i undersøkelsen. Høye infeksjoner ble funnet på fisken i dette fylket både i 1993 (Birkeland & Jakobsen 1994) og 1994 (Karlsbakk et al. 1995), selv om det i de øvrige fylkene var generelt lavere infeksjoner i 1993 og 1994 enn i 1992 (Birkeland & Jakobsen 1994, Karlsbakk et al. 1995). I 1993 var gjennomsnittlig infeksjon på den tilbakevandrende fisken fra 13 til 135 lus (Birkeland & Jakobsen 1994) og i 1994 fra 12 til 181 lus (Karlsbakk et al. 1995). Disse to årene ble det generelt registrert færre prematurt tilbakevandret fisk i elvene sammenlignet med 1992.

Færre prematurt tilbakevandret fisk og lavere lakselusinfeksjoner i 1993 og 1994 kan skyldes at villfisken disse årene var lavt infisert, og derfor ikke ble tvunget tilbake til elvene. Det må imidlertid understrekes at hver elv ble undersøkt en gang per år og tilbakevandring av luseskadd fisk ser ut til å være begrenset til en kort periode på vårparten. Det kan derfor ikke utelukkes at fisken var sterkt infisert også disse årene, men at den ikke var på elven da den ble undersøkt. I Hordaland hvor hver elv ble undersøkt flere ganger ble det også i 1993 og 1994 funnet tildels sterkt luseskadd og prematurt tilbakevandret sjørret (Birkeland & Jakobsen 1994, Karlsbakk et al. 1995).

I 1995 ble kun elver i Hordaland registrert (bortsett fra elver i Vesterålen som blir presentert nedenfor). I registreringsperioden fra mai til og med juli ble lakselusinfisert og tilbakevandrende sjørret funnet i nesten samtlige elver. Det eneste området i Hordaland hvor ørreten synes uberørt av lakselusa er det sterkt ferskvannspåvirkede Osterfjordområdet. I dette området ble det ikke registrert tilbakevandrende ørret, og følgelig ingen infeksjoner på fisken (Birkeland pers. medd.). Resultater fra fjorårets undersøkelse skiller seg imidlertid noe fra foregående år ved at det ikke bare var postsmolt som hadde vandret prematurt til elv. I Granvinselven ble det f.eks. i i siste halvdel av mai fanget fem sjørret på mellom 47 og 79 cm. Minimumsinfeksjoner på disse fiskene var på mer enn 2 000 lus, og en kalkyle basert på stadiefordelingen til lusa og utviklingstid ved gjeldende temperaturer viste at fiskene som ble fanget i Granvinselven hadde vært i sjøen mellom tre og fire uker (Jakobsen pers. medd.).

I Vesterålen har det helt siden 1992 vært gjort observasjoner og registreringer i flere vassdrag som tyder på at sjørret, sjørøye og laks også i dette området har blitt utsatt for betydelige lusangrep. I 1992 var all tilbakevandret sjørret som ble registrert, betydelig skadet etter luspåslag og i de fleste lakseførende vassdrag i området hadde 50 til 100 % av den returnerende laksen skader etter

lus (Finstad 1993). Registreringer utført i samme område i 1993 og 1994, viste liknende resultater (Finstad et al. 1994a, Finstad 1995). Til tross for at sjørøreten ble fanget i ferskvannskulper og muligens allerede var begynt å avluses, ble harde påslag av lus registrert. I Gårdselva der 100 % av sjørøreten hadde skader etter luspåslag, var 86 % av fisken fremdeles infisert med en gjennomsnittssintensitet på 84 lus. Prevalensen var helt ned i 50-25 % i enkelte elver (Finstad et al. 1994a). I 1994 var påslag av lus på den returnerende sjørøreten betydelig større. I Oshaugelva var gjennomsnittssintensiteten på 32 lus i 1993 mot hele 112 lus i 1994 og prevalensen var økt fra 62 til 75 % (Finstad et al. 1994a, Finstad 1995). Også i 1995 viste registreringer fra flere vassdrag i Vesterålen høy prevalens og relativt harde påslag av lus på returnerende sjørøret (Finstad 1996).

Laks fanget i kilenoter i fjorden utenfor lms (Rogaland) fra juli til og med oktober 1992 (Finstad 1993) viste, som registreringer ellers i 1992, harde angrep av lakselus. Prevalensen var på 89,4% og enkelte uker i juli og august var fisken infisert med et gjennomsnitt på rundt 70 lus per fisk (Finstad 1993). Av den fisken som ble fanget i utløpet av lms og som passerte fiskefella på lms, ble det registrert lus på kun få individer, men alle hadde tydelige merker etter tildels harde lusangrep (Finstad 1993). Heller ikke i fiskefella i Talvik (Finnmark) ble det registrert større antall lus på den tilbakevandrende sjørøyen og sjørøreten i 1992, 1993, 1994 og 1995, men merker etter lusangrep tyder på at fisken også her hadde vært hardere infisert (Finstad 1993, 1995, 1996, Finstad et al. 1994a). Mest sannsynlig har fisk registrert for lus i oppgangsfellene på lms og i Talvik, blitt avluset under oppholdet i brakkvann- og ferskvannssonen før de passerte fella. Sjørøye fanget i Altafjorden (på ulike stasjoner i området utenfor Talvik) i 1992 og 1993 var hardere infisert enn hva som ble registrert i fella i samme periode (Finstad 1993, Finstad et al. 1994a). Dette indikerer også at fisk som returnerte til fella muligens hadde vært hardere infisert enn det som ble registrert.

Registreringer av lakselus på kilenotfanget laks fra lms i Rogaland til Hasvik i Finnmark (totalt 10 lokaliteter) i 1993 (Finstad et al. 1994a), viste høy prevalens av lus på fisken. Fra 83 til 100 % av fisken var infisert ved hver lokalitet og gjennomsnittlig infeksjonsintensitet gjennom registreringsperioden varierte lite fra lokalitet til lokalitet (fra 10 til nærmere 30 lus per fisk). Tidligere registreringer av lakselus på laks fanget med kilenot utenfor Sotra (Hordaland) i 1973 (Johannessen 1975), 1988 og 1992 (Berland 1993), viste høyere infeksjonsintensitet (20 lus per fisk) i 1992 enn 1973 (12 lus per fisk) og 1988 (7 lus per fisk). Prevalensen var også disse årene høy (93-100 %). Registreringene i 1993 (Finstad et al. 1994a) startet i begynnelsen av juni og varte ut juli ved alle stasjonene bortsett fra lms der registreringer ble gjennomført til ut i oktober. lms som var den sørligste stasjonen, var den eneste som viste harde lusangrep tidlig i registreringsperioden. Ved flere av de andre stasjonene var det derimot en tendens til økning i antall lus pr. fisk mot slutten av registreringsperioden. I de perioder der laksen var hardest infisert var det også en tendens til at unge stadier av lusa (chalmus stadier) dominerte på fisken (copepodittstadier ble ikke registrert). Dette indikerer at fisken nylig har blitt utsatt for et relativt hardt infeksjonspress og at denne reinfeksjonen har skjedd kystnært.

Registreringer av lakselus på kilenotfanget laks ble fulgt opp i samme periode (juni og juli) av 1994 og 1995 (Finstad 1995, 1996).

Også disse årene var prevalensen høy ved alle lokalitetene og bortsett fra lokaliteten Reinstad i Kvæfjord, var det ikke store forskjeller i infeksjonsintensitet fra 1993. I Kvæfjord var fisken hardere infisert i 1994 og 1995, med en gjennomsnittssintensitet på henholdsvis 76,5 og 94 lus. Registreringene i Kvæfjord viste en klar økning i lakselusangrep utover i registreringsperioden av 1994 og andelen av chalmusstadier økte betydelig. Dette mønsteret var derimot ikke så klart ved de andre lokalitetene dette året (Finstad 1995). Ved den sørligste lokaliteten (lms) fra 1993, ble det ikke gjort registreringer i 1994 og 1995. Registreringer av lakselus på returnerende laks til Figgjo-elva i Rogaland i august, september og oktober 1994 viste derimot at laksen var relativt hardt infisert, med en gjennomsnittssintensitet på 57,8 lus og en prevalens på 100 % (Finstad 1995). Også i 1995 var 100% av laksen infisert og snittintensiteten dette året var hele 71,6 lus per fisk (Finstad 1996). Liknende registreringer fra Figgjo-elva i 1992 (Finstad 1993) viste en lavere prevalens (40 %), men den infiserte fisken var hardere infisert enn i 1994 og 1995.

Postsmolt av Atlantisk laks fanget med partrål i Trondheimsfjorden, uke 20 til og med 23 i 1992 (Finstad et al. 1994b), 1993 (Finstad et al. 1994a), 1994 og 1995 (Finstad 1995, 1996), viser alle årene lave infeksjoner. I 1992 var påslag av lakselus høyest i uke 22. Gjennomsnittlig antall lus pr. fisk registrert var da 7,4 lus (prevalensen var 55% og gj.snitts intensitet på 12,3 lus). I sammenlignbare soner av fjorden var påslag av lakselus betydelig lavere i 1993, 1994 og 1995. I de perioder der det ble funnet lus på fisken var prevalensen også svært lav (rundt 10 %). En sone ytterst i Trondheimsfjorden, der registreringer på utvandrende postsmolt ble gjort for første gang i 1994, viste høyere prevalens og høyere infeksjoner på fisken enn hva en fant lengre inne i fjorden (Finstad 1995). Dette kan forklares som følge av en akkumulering av lus på fisken, men også som følge av et høyere smittepress i dette området som er en intensiv oppdrettsregion.

Fjordfangster i oppdrettsbelastede og oppdrettsfrie områder viste at høyere lusinfeksjoner ble funnet på fisken i de oppdrettsbelastede områdene (Finstad 1993, Finstad et al. 1994a). Imidlertid var infeksjonene betydelig lavere på fjordfanget fisk enn det som ble registrert på prematurt tilbakevandret ørret i 1992 (Birkeland et al. til vurdering). Dette kan skyldes reelle forskjeller i smittepress mellom lokaliteter. En annen mulig forklaring er forskjeller i migrasjonsatferd mellom ulikt infisert fisk, dvs. at hardt infisert fisk vandrer tilbake mot ferskvann mens mindre infisert fisk blir i marine fjordsystemer. Langs Skagerakkysten og Oslofjorden er oppdrettsvirksomheten svært begrenset. Høye infeksjoner ble likevel funnet på enkelte fisk i Oslofjorden (Mo 1992) mens fisk fanget langs Skagerakkysten i 1993 var relativt lavt infisert. Maksimalt antall lakselus registrert på ørreten i dette området var 46 lus (Schram et al. 1994).

4 Konsekvenser av lakselus- infeksjoner

4.1 Mortalitet

Både i Irland og i Norge er store deler av sjøørreten så hardt infisert av lakselus at infeksjonene kan karakteriseres som dødelige, i henhold til utførte tålestudier (Grimnes og Jakobsen til trykking, Grimnes et al. 1996). Selv om døende, lusinfisert fisk er observert i elver og estuarier, er andelen av sjøørret som dør pga. luseskader ikke kjent. I tillegg til å påføre verten en direkte mekanisk skade (Johannesen 1975, Jones et al. 1990, Jønsdøttir et al. 1992), kan lusa også indirekte øke fiskens mortalitetsrisiko. Den kan f.eks. føre til nedsatt immunforsvar (Bjørn 1996) eller lette overføring av andre fiskepatogener, som infeksjøs lakseanemi (Nylund et al. 1993, 1994). Det er derfor vanskelig å forutsi hvilke konsekvenser de registrerte lusinfeksjonene har på sjøørretbestandene. I Irland er imidlertid høye lusinfeksjoner sett i sammenheng med en kraftig nedgang i ørretbestanden (Whelan 1991, 1993). I samme periode som lakselusinfeksjonene økte på sjøørreten i de midtre deler av den Irske vestkysten, registrerte Irene en kraftig nedgang i ørretpopulasjonene i det samme området. Fangststatistikk viser at ørretfangster de siste årene har vært nede i 1/10 av gjennomsnitt fra tidligere år. I 1985 ble det fanget et gjennomsnitt på 780 sjøørret i "fiskerier" langs vestkysten av Irland, mens det i det samme området i 1989 ble fanget mindre enn 70 sjøørret (Whelan 1991). Som et eksempel kan det nevnes at i Invermore i 1985 og 1986 ble det fanget henholdsvis 1481 og 1345 sjøørret på stang, mens det i 1990 og 1991 ikke ble fanget en eneste sjøørret i denne elven (Anon 1992). I andre deler av Irland har sjøørret-populasjonene ikke avtatt tilsvarende (Whelan 1993).

4.2 Prematur tilbakevandring

En fellesnevner med alle undersøkelsene er det høye antallet lakselusinfisert postsmolt som vandrer prematurt tilbake til brakkvann og ferskvannsområder. Tully et al. (1993a) antydte en mulig sammenheng mellom lakselusinfeksjoner og prematur tilbakevandring av postsmolt av sjøørret til elver og estuarier. Garnfiske etter sjøørret fra marine og estuarine lokaliteter i Hardangerfjorden i mai 1992 viste forskjeller i infeksjonsparametre mellom lokalitetene (K. Birkeland og A. Grimnes upubliserte data). Den estuarine ørreten hadde omlag 10 ganger høyere infeksjoner enn den marine. I tillegg hadde den noe eldre lusstadier. Mens det kun ble funnet copepoditter og chalimuslarver på den marine fisken, var fisken som ble fanget i estuariene også infisert med noen preadulte lus. En mulig forklaring på denne forskjellen i lusedemografi er at ørreten vandrer til vann med lavere salinitet hvis den er infisert med et høyt antall larver eller eldre lusestadier. Dette ble videre testet i et eksperimentelt feltforsøk i Lønningdalselven i Hordaland (Birkeland & Jakobsen til trykking), hvor grupper med infiserte og uinfiserte sjøørret ble sluppet fri et par hundre meter fra elveutløpet. Gruppen med infisert postsmolt var da infisert med et høyt antall copepoditter, chalimus og preadulte stadier av

lusa (median = 62,5 lus). Umiddelbart etter slippet samlet en høy andel av den infiserte fisken seg i brakkvannslaget like utenfor elvemunningen. Få av de uinfiserte fiskene vandret tilbake til elven samme dag som de ble sluppet fri, men ca. 20 prosent av fiskene fra denne gruppen returnerte til elv de fire påfølgende dagene. Fisken var da blitt kraftig infisert med copepoditter med en median på 150 lus (Birkeland & Jakobsen til trykking). Blodprøver som ble tatt av infiserte og uinfiserte fisk like før de ble sluppet fri, viste at infiserte fisk hadde osmotiske problemer (Birkeland & Jakobsen til trykking). Osmotiske problemer i saltvann kan derfor være en årsak til at lakselusinfiserte postsmolt vandrer prematurt tilbake til estuarier. Selv hos hardt infiserte fisk oppstår det ikke osmoreguleringsproblemer før lusa når preadulte og adulte stadier (Grimnes & Jakobsen til trykking, Grimnes et al. 1996). Osmotiske problemer i saltvann kan derfor sannsynligvis ikke forklare hvorfor fisk infisert med bare copepoditter returnerer prematurt. Det er imidlertid mulig at disse fiskenes tilbakevandring skyldes en reaksjon mot et høyt antall infektive lakseluslarver i sjøen. Eksperimentelle studier har vist at fisk stresses når de blir eksponert for luseelarver (Grimnes & Jakobsen til trykking, Grimnes et al. 1996).

Feltregistreringer viser at den tilbakevandrende fisken som oftest er infisert med flere lakselusstadier, men at chalimusstadiene dominerer. I 1995 (K. Birkeland pers. obs.), samt i feltforsøket ovenfor, ble det også observert at sjøørret infisert utelukkende med copepoditter vandrer prematurt tilbake til elv (K. Birkeland pers. obs.). Mye tyder derfor på at den hardt infiserte fisken vandrer tilbake før en større andel av lusa når preadulte og adulte stadier, dvs. før fisken får alvorlige osmoregulatoriske problemer. Ved lavere infeksjoner returnerer fisken senere til elva, og med en større andel av preadulte og adulte stadier (Tully et al. 1993a).

Prematur tilbakevandring reduserer oppholdstid i sjø hvor sjøørretens vekst hovedsakelig foregår (Jonsson 1985). Studier av prematurt tilbakevandet ørret viser at etter en median oppholdstid på 34 dager i elv hadde disse fiskene et median vekttap på 23,5 %, og ingen lengdevest hadde forekommet (Birkeland til trykking). Ørretens fekunditet er knyttet til størrelse og alder ved kjønnsmodning (Jonsson 1985, L'Abée-Lund & Hindar 1990), og prematur tilbakevandring kan derfor påvirke viktige livshistorievariabler hos den infiserte fisken.

Foreløpige resultater fra Irske og Norske studier viser at høye lusinfeksjoner er observert på vill sjøørret, særlig i områder med stor oppdrettsvirksomhet. Lakselus kan utgjøre et betydelig problem for ville bestander av sjøørret og forårsake dødelighet hos infisert fisk. Mange av sjøørretene som returnerte prematurt var infisert med mange ganger flere luseelarver enn hva som ansees som dødelig. Prematur tilbakevandring til elv og estuarier kan derfor øke fiskens overlevelse, men kostnaden er lavere vekst og dermed sannsynligvis redusert fekunditet.

5 Mulige årsaker til lakselusinfeksjoner

5.1 Økt vertstilgang

Harde infeksjoner på villfisk er hovedsaklig begrenset til områder med oppdrettsvirksomhet, og en mulig sammenheng mellom vekst i oppdrettsnæringen og lakselusinfeksjoner er derfor påpekt (Tully et al. 1993a, Birkeland et al. til vurdering). Mens det i Irland i 1982 ble produsert i underkant av 500 tonn oppdrettsfisk var tilsvarende produksjon i 1990 i overkant av 6000 tonn (Anon 1992). Tilsvarende tall for Norge viser at næringen også her har vært i rask vekst. I 1982 var den årlige lakseproduksjonen på ca. 2000 tonn, mens den i 1990 var steget til over 180.000 tonn (Whelan 1992). I 1995 ble det produsert 280 000 tonn laks og prognosene for år 2005 er på hele 1 200 000 tonn (Hjelme & Blaaid 1995). Vertstilgjengeligheten har dermed økt betraktelig for lakselusa, hvilket kan ha medført en økning i produksjonen av lakseluslarver. Tully & Whelan (1993) estimerte at i midt-vest Irland var 95 % av lakseluslarvene i sjøen produsert på oppdrettsfisk. I individuelle bukter og vikene som ble undersøkt ble det daglig produsert mellom 0 til $3,8 \times 10^7$ nuplier fra oppdrettsanlegg i disse områdene (Tully & Whelan 1993). Jackson & Minchin (1992) fant at det relative bidraget av lakseluslarver er lavere fra oppdrettsfisk enn fra villfisk, siden lus på villfisk produserer flere egg enn på oppdrettsfisk. Pga. det store antall oppdrettsfisk, sammenlignet med villfisk (Ståhl & Hindar 1988), er det likevel sannsynlig at det totale bidraget av lakseluslarver fra oppdrettsfisk er større enn larveproduksjonen på villfisken. Det kan også ha betydning for lakselusproduksjonen at oppdrettsfisk forblir i sjøen om vinteren, mens en stor andel av villfisken enten er i havet eller i ferskvann. Dermed har lakselusa nå vertstilgang gjennom hele året, og kan opprettholde en populasjon på fisken også om vinteren.

5.2 Temperatur

Milde vintre de senere årene (økte sjøtemperaturer) kan også hatt en gunstig effekt på lakselusa, fordi lusas generasjonstid reduseres og lusas vinteroverlevelse øker. Estimert fra Irland, basert på utviklingsrater fra Johnson & Albright (1991b), viser at antall lusgenerasjoner har økt fra 5,5 i 1985 til 7 i perioden 1989-91. Jakobsen (1993) har gjort tilsvarende estimat for Norge og fant i samme periode en økning i antall lusgenerasjoner fra 4,4 til 5,9. Mo (1992) foreslo at de høye lusinfeksjonene på enkelte fisk i Oslofjorden i 1992 kunne skyldes den varme forsommeren. Det har likevel vært generelt lavere lusinfeksjoner på villfisken i områder med lite oppdrettsvirksomhet (Scram et al. 1994), til tross for at det i disse områdene også har vært en økning i sjøtemperaturen.

5.3 Økt vertsmottagelighet for lakselus

I stedet for at økte lakselusinfeksjoner skyldes en økning i antall

lakseluslarver kan det være egenskaper ved villfisken som har endret seg slik at den blir lettere infisert med lakselus enn tidligere. Det er f.eks. isolert furunkulosebakterier fra lusinfisert villfisk i Irland, og det har blitt hevdet høye lakselusinfeksjoner kunne være en sekundæreffekt av andre patogener som f.eks. furunkulose (McArdle et al. 1993). I Norge har imidlertid slike patogener ikke vært isolert fra lusinfisert villfisk (Birkeland & Jakobsen til trykking, A. Nylund pers. medd.).

En foreløpig konklusjon er derfor at ingen av de nevnte faktorer kan utelates på det nåværende tidspunkt, men gunstige sjøtemperaturer, kombinert med flere verter for lusa og vertstilgang hele året ser ut til å være av stor betydning for de høye lusinfeksjonene som er registrert på villfisk de senere årene.

6 Evolusjon

Tusener av års samliv mellom laksefisk og lakselus tilsier det har foregått en samevolusjon mellom dem. Det er uklart om sjørret, laks eller begge disse artene historisk sett har vært hovedvert for parasitten i Nordatlantiske farvann. Infeksjonspresset fra lusa er høyest kystnært (White 1942), noe som kan tyde på at sjørret, som tilbringer hele sin anadrome periode i disse områdene, har vært hovedentrepør for lusas evolusjonære utvikling som spesialist på laksefisk. Sjørreten er imidlertid kjent for å vandre inn til ferskvann eller svært ferskvannspåvirkede områder vinterstid. Spesielt i kalde vintre vil dette medføre en sterk reduksjon i lakseluspopulasjonen fordi parasitten ikke overlever et lengre ferskvannsopphold. Resultatet av dette kan ha vært at lakselus rekruttert fra sjørret har hatt en lav populasjonstetthet det påfølgende året. Følgelig kan reproduserende lus fra innvandrende laks tidvis ha vært hovedbidragsyter for neste års luspopulasjon.

Den evolusjonære utformingen av lusas biologi kan derfor være en helgardering for å tilpasse seg begge vertene. En ensidig tilpasning til sjørret ville innebære at lusas ferskvannstoleranse var høy samtidig som vertsutnyttelsen og produksjonen av spredningsstadier var tilpasset kystnære forhold. En tilpasning til laks som eneste vert betyr at lusa i det minste i perioder får spredt spredningsstadiene i store vannvolum med lav vertstilgang. Dette krever en høy vertsutnyttelse for å få ressurser til å produsere mange spredningsstadier. Ett mulig evolusjonært utfall av dette kompromisset er at lusa er plastisk og endrer strategi avhengig av vertstype og eller miljøforhold for å begrense den manglende tilpasningen til hver vertstype.

Gjennom de siste tyve årene er det mulig at seleksjonspresset på lakselusa er endret som følge av utbyggingen av oppdrettsnæringen. Oppdrettslaksen holdes i sjøen gjennom hele sesongen noe som resulterer i forhøyede vinterpopulasjoner av lus. Dette kan gi en raskere vekst og høyere tetthet av luspopulasjonene gjennom vår og sommersesongen. Samtidig har oppdretterne tradisjonelt avluset fisken først når lusa er blitt synlig eller har påført skade på fisken. Dette betyr at halvoksnestadier av lusa har den høyeste dødeligheten i oppdrettsanlegg. En slik seleksjon vil favorisere lus med lav generasjonstid fordi dette øker sannsynligheten for reproduksjon før avlusning. Det er svært usikkert om en slik seleksjon kan ha hatt effekt innenfor en tidsramme på rundt 20 år. Innslag av lus rekruttert på villfisk til oppdrettsanlegget vil også senke evolusjonshastigheten. Imidlertid er det vist at lusa har utviklet resistens mot diclorvos (Jones 1992), noe som sannsynliggjør evolusjon av andre egenskaper.

Siden en ikke kjenner til hvilken vert som evolusjonært har vært viktigst for lusa, er det også vanskelig å stille opp hypoteser når det gjelder livshistorie, spredningsstrategi for luselarver og adaptasjoner til miljøet generelt. Ett pågående prosjekt ledet av Are Nylund ved Inst. For Marin og Fiskeribiologi, Avd.fiskehelse ved Universitetet i Bergen har utviklet metodikk som bruker ribosomalt DNA for å indentifisere lokale populasjoner av lakselus. Hvis det viser seg at lokale populasjoner forekommer, vil det være sannsynlig at sjørret har vært hovedvert for lusa.

Videre vil en sammenligning av gensekvenser mellom mer enn hundre år gammelt museumsmateriale og dagens luspopulasjon også klargjøre om det har foregått evolusjon som følge av oppdrettsnæringen.

Parasitter vil vanligvis ha en begrenset utnyttelse av den verten de produserer sine spredningsstadier på for å unngå å drepe verten og dermed lide samme skjebne. Dette gjelder spesielt for parasitter som er avhengig av vertens ressurser gjennom en lengre reproduksjonsperiode. På villfisk som ikke blir terapeutisk behandlet kan lakselusa produsere flere sett med eggstrenger (Ritchie et al. 1993). Lakselusa er dermed avhengig av at verten holder seg i live. I oppdrettsnæringen derimot, vil antall sett med eggstrenger en hunn produserer være redusert grunnet avlusning. En skal kunne forvente at dette seleksjonstrykket favoriserer lus med en høy vertsutnyttelse, dvs. som vokser og produserer eggstrenger så raskt som mulig. En eventuell evolusjon kan dermed ha medført at lus i oppdrett er mer patogen enn den oppinnelige lusa.

7 Lus og avlusningsprosedyrer i oppdrettsnæringen

Lakselusa påfører oppdrettsnæringen i Norge estimerte tap på mer enn 160 millioner kr. årlig (Kvenseth pers.medd.) og faller derfor inn under betegnelsen "pest". For enkelte oppdrettere kan tapene overstige kr. 3,50 pr.kilo produsert fisk (Maroni et al. 1994). Årsaken til tapene er kostnader ved avlusning av fisken, at lakselusa svekker og dreper laks samt overfører microbielle patogener.

Den første responsen ovenfor en pest er å kontrollere den. Kontroll i denne sammenhengen betyr å kontrollere skadevirkninger. En pest er å definere som kontrollert når den ikke lenger forårsaker store økonomisk skadeverk. Som for pestbekjempelse generelt er det flere hovedteknikker som blir brukt for å kontrollere lusa. Valget av kontrollmetode avhenger av dens effektivitet, grad av stress som blir påført fisken, effekt på omgivelsene, kostnader, potensiell fare for oppdretterne, markedssituasjon og hvor lett metoden er å bruke. Hvis bare mobile stadier fjernes under behandlingen vil videre behandling være nødvendig i løpet av få uker, idet de fastsittende stadiene er utviklet til preadulte eller adulte lus. Kortidsbehandling som kjemoterapeutisk behandling har høyest effekt når en har predulte lus, og før adulte eggbærende lus forkommer. Hvis ikke alle lusene fjernes under behandlingen er det sannsynlig at de mest tolerante lusene overlever. Kjemisk behandling kan dermed selektere for resistens (Jones et al. 1992), eller mot en forkortning av generasjonstiden.

Både kjemikaliet alene og metoden brukt (bad, dypping osv) kan stresse fisken. Stresset kan igjen føre til redusert vekst, økt forfaktor og større mottakelighet for andre infeksjoner.

Bruk av pesticider kan også være farefullt for oppdretterne, og ved hyppig bruk av slike kjemikalier kan medisinsk overvåking være nødvendig. Videre kan en del metoder for avlusning være problematisk å bruke under barske værforhold. For eksempel har forsøk på å lukke store merder inne med presenning under forhold som sterk strøm eller vind flere ganger resultert i tap av fisk og kjemikalier.

Markedet er også følsomt for negativ omtale av behandling mot sykdommer som miljøeffekter eller restprodukter i fiskevev. Tilbakeholdelsestiden av fisk før salg må derfor være så lang at det ikke finnes restprodukter igjen i fisken. Lang tilbakeholdelsestid kan resultere i at oppdretteren får nye påslag av lus som krever ytterlig behandling og forlenget tilbakeholdelsestid. Miljøeffektene og spesielt bruk av kjemisk behandling må også være minimale.

Hver metode har fordeler og svakheter som vil variere med oppdrettsbetingelsene i det enkelte anlegg. Generelt er det nødvendig med flere alternativer som i kombinasjon tilpasses det enkelte anlegg, og forhindrer utvikling av resistens hos lusa. Tatt i betraktning forskjeller mellom oppdrettslokaliteter, anleggsutforming og mannskapsressurser, er det vanskelig å finne en universell avlusningsmetodikk

7.1 Kjemisk behandling

Behandling av lus i oppdrett har hovedsakelig vært utført ved bruk av kjemikalier. Det er gitt en oversikt over effektivitet av ulike kjemikalier og giftigheten av disse i Roth et al. (1993) og i Costello (1993).

Metoder som har vært brukt, eller forsøkt brukt, er kjemiske bad med diklorvos, triclofon, azamethiphos, carbaryl og hydrogenperoksyd og cypermetrin. Videre har en føret med triklorfon, ivermectin, løk, hvitløk, og di- og triflubezuron. Endelig har man dyppet lusinfisert fisk i pyretrum og diclorvos.

Når det gjelder kjemisk behandling mot lusa har en mest informasjon om giftighet og miljøeffekter for bruk av diklorvos som er den aktive komponenten i de hyppigst brukte avlusningsmidlene Nuvan og Aquagard. Miljøeffekter kan være vanskelig å registrere. Videre gikk det nesten ti år før en testet for effektene av dette kjemikaliet. Dette gav av miljømessige hensyn grunnlag for omfattende kritikk av oppdrettsnæringen.

Diklorvos nedbrytes innen 4,5 dager i oksygenrikt sjøvann. Det vil ikke opphopes i levende vev og nedbrytningsproduktene er heller ikke giftige. Feltstudier har vist at effektene på marine organismer begrenses til en avstand på 25 meter fra oppdrettsanlegget, grunnet en hurtig fortykning av løsningen. Nuvan og Aquagard består av 50 % diklorvos, er en bæresubstans (Di-butylphthalate) og emulgator. Det har vært vist at bæresubstansen og emulgatoren er mer giftig for planteplankton enn diklorvos. Videre har det vært antydnet at krypdyr rundt oppdrettsanlegget har utviklet resistens mot Nuvan ferskvannsekspesimenter er det funnet at svært lave konsentrasjoner av stoffet på lang sikt kan redusere plankton og fiskeproduksjonen.

I Triklorfon, som består av triclofon, bæresubstans og emulgator, er den aktive substansen av det første nedbrytningsproduktet av triclofon dvs. diclorvos. Triiclofon har bare vært godkjent og hyppig brukt til avlusning av oppdrettslaks i Norge, men er brukt for andre fiskeslag i andre land. Triiclofon er brukt som badebehandling i 300 ganger høyere konsentrasjoner enn diklorvos. Nedbrytningen til triiclofon er raskere under høye temperaturer og en har hatt tilfeller der konsentrasjonene av diklorvos har økt til så høye konsentrasjoner at det har ført til massedødelighet av laksen og tydelige effekter på omgivelsene. De siste årene har en fått overgang til bruk av diklorvos i Norge. I Norge vil anbefalt behandlingsskonsentrasjon av diclorvos variere med temperaturen fra 0,5-2 mg/l, mens kun en konsentrasjon på 1 mg/l er godkjent i Storbritannia.

De siste fire årene har også hydrogenperoksyd vært et mye brukt avlusningsmiddel. Fordi hydrogenperoksyd hurtig nedbrytes til vann og oksygen er det lite trolig at den skader miljøet. Imidlertid må store kvanta av dette sterkt etsende kjemikaliet transporteres til oppdrettsanleggene, og spesiell varsomhet må derfor utvises.

7.2 Biologisk kontroll

I Costello (1993) er det gitt en oversikt over metoder for biologisk kontroll av lakselus.

Den mest brukte metoden for biologisk kontroll er plassering av leppefisk i merder. I Norge, Shetland, Skottland og Irland er det omfattende bruk av leppefisk for å kontrollere lakselusa i oppdrettsanlegg. Akvarieforsøk i Norge viste at flere arter (bl.a. bergnebb og gressgylt) var effektive avlusere. Videre viste merdforsøk at leppefisk også bidro til å rense merdveggene. Aktiviteten til leppefisk er dessverre lav om vinteren og effekten mindre på stor enn på liten laks.

Leppefisk er vanligst forekommende nær strandsonen. Den blir fisket med ruser. Etter sykdomskontroll blir den plassert i merdene i forholdet 1 til 50-150 laks. Rømning er et problem og øker med økende maskestørrelse. Leppefisk mindre enn 10 cm rømmer fra de minste smoltmerdene (12*12 mm.). Ettersyn og supplement av nye fisk er derfor nødvendig. Dødeligheten av leppefisk er størst de første fire ukene etter at den er plassert i merdene og er svært høy under mekanisk sortering av laksen. Leppefisk kan være mottakelig for furunkulosebakterien. Stammer fra denne bakterien er vanlig i marine fisk inkludert laks. Det er derfor uttrykt bekymring for at bruk av leppefisk kan medføre økt smitterisiko på oppdrettslaksen. En kjenner heller ikke til hvilke encelledede parasitter som kan smittes til laksen via leppefisk.

7.3 Driftsrutiner og plassering av anlegg

Forsøk med skygging av merdene har gitt en viss effekt. Brakklegging av enkeltanlegg er også forsøkt med begrenset hell. Riktig plassering av anleggene synes imidlertid å kunne redusere problemet, da det er stor variasjon i lusepåslag mellom anlegg.

8 Anbefalinger

Registreringer av luspopulasjoner i oppdrettsanlegg (Andersen & Kvenseth pers.medd., Boxaspen & Holm pers. medd., Wallace til trykking) tyder på at det er en sammenheng mellom høye vinterpopulasjoner av lus på oppdrettsfisk og store problemer med lusinfeksjoner det påfølgende året. Det ser også ut til at den selvproduserte smitten i hvert enkelt anlegg er relativt lav, og at lusa vesentlig tilføres fra naboanlegg (Wallace pers. medd.). Gode behandlingsrutiner i enkeltanlegg har derfor relativt liten effekt for å redusere det totale smittepresset på oppdrettet og vill fisk. Med andre ord er det nødvendig med samarbeid mellom oppdrettere i hele regioner for å få bukt med problemet. Kjemikalier som diklorvos er mindre effektiv og leppefisk mindre aktiv ved temperaturer under 8°C. I de fleste oppdrettsanlegg er det derfor en tydelig tendens til anriking av voksne reprodukerende lus i vintermånedene (Wallace pers. medd.). Imidlertid vil veksten og reproduksjon av lusa også reduseres ved lavere temperaturer. Effektiv og synkronisert kontroll av lusa før vinteren kan dermed redusere lusproblemen frem til våren (Tully 1992). En ytterlig synkronbehandling i forkant av temperaturstigningen om våren er imidlertid nødvendig for å redusere startpopulasjonen kommende sesong. Bruk av kjemikalier som cypermetrin, hydrogenperosyd osv. som er rimelig effektive ved lave temperaturer kan være nødvendig. Forutsatt at lusproblemen i oppdrettsnæringen overføres på villfisk, vil den ovenfornevnte strategi ha positiv effekt også for villfisksituasjonen.

9 Referanser

- Anonymous (1992). The sea trout action group (STAG). 1991 Report. - Sea Trout News No. 3. Fed. 1992. pp. 24.
- Ashby, A.B. (1951). Sea lice on salmon. Period of survival in freshwater. *Salmon and Trout Magazine* 131: 82-85.
- Berger, V. J.A. (1970). The effect of marine water of different salinity on *Lepeophtheirus salmonis*, ectoparasite of salmon. - *Parasitologiya (Leningrad)* 4: 136-138.
- Berland, B. (1993). Salmon lice on wild salmon (*Salmo salar* L.) in western Norway. pp. 179-187. In: Pathogens of wild and farmed fish: sea lice (ed. by G.A. Boxhall and D. Defaye). - Ellis Horwood, New York.
- Birkeland, K. (til trykking). Consequences of premature return by sea trout (*Salmo trutta* L.) infested with the salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis* Krøyer): migration, growth and mortality. - *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*
- Birkeland, K. & Jakobsen, P.J. (1994). Omfanget av lakselus hos vill laksefisk i fylkene Nordland, Nord- og Sør-Trøndelag, Møre & Romsdal, Sogn & Fjordane og Hordaland i 1993. - Direktoratet for Naturforvaltning, Trondheim. pp. 14.
- Birkeland, K. & Jakobsen, P.J. (til trykking). Salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis*, infestation as a causal agent of premature return to rivers and estuaries by sea trout, *Salmo trutta*, post smolts. - *Env. Biol. Fish.*
- Bjørn, P.A. 1996. The effects of Salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis* Krøyer) infestation on sea trout (*Salmo trutta* L.) post smolts. Thesis candidata Scientiarum. Departement of aquatic biology/freshwater biology. University of Tromsø. pp. 1-40.
- Boxhall, G.A. (1974). Infections with parasitic copepods in North sea marine fishes. - *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 54: 355-372.
- Boxhall, G.A. (1976). The host specificity of *Lepeophtheirus pectoralis* (Müller, 1776) (Copepoda: Caligidae). - *J. Fish Biol.* 8: 255-264.
- Brandal, P.O. & Egidius, E. (1979). Treatment of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis* Krøyer) with Neguvon - description of method and equipment. - *Aquaculture* 18: 183-188.
- Brandal, P.O., Egidius, E. & Romslo, I. (1976). Host blood: A major food component for the parasitic copepod *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer, 1838 (Crustacea: Caligidae). - *Norw. J. Zool.* 24: 341-343.
- Bron, J.E., Sommerville, C., Jones, M. & Rae, G.H. (1991). The settlement and attachment of early stages of the salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae) on the salmon host, *Salmo salar*. - *J. Zool. (London)* 225: 201-212.
- Costello, M.J. (1993). Review of methods to control sea lice (Caligidae: Crustacea) infestations on salmon (*Salmo salar*) farms. - Pp. 219-252 in: Pathogens of wild and farmed fish: sea lice (ed. by G.A. Boxhall and D. Defaye). Ellis Horwood, New York.
- Egidius E. (1985). Salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis*. Identification Leaflets for Diseases and Parasites of Fish and Shellfish, No. 26. - International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen.
- Ellis, A.E. (1981). Stress and the modulation of the defence mechanisms in fish. - Pp. 147-169 in: Stress and Fish (ed. by A.D. Pickering). Academic Press, London.
- Finstad B. (1993). Økologiske og fysiologiske konsekvenser av lus på laksefisk i fjordsystem. - NINA Oppdragsmelding 213: 1-18.
- Finstad, B., Bjørn, P.A., Nilsen, S.T. & Hvidsten, N.A. (1994a). Registreringer av lakselus på laks, sjøørret og sjørøye. - NINA Oppdragsmelding 287: 1-32.
- Finstad, B., Johnsen, B.O. & Hvidsten, N.A. (1994b). Prevalence and mean intensity of salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer, infection on wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., postsmolts. - *Aquacult. Fish. Manage.* 25: 761-764.
- Finstad, B., Bjørn, P.A. & Nilsen, S.T. (1995). Survival of salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer, on Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in fresh water. - *Aquacult. Res.* 26: 791-795.
- Finstad, B. (1995). Registreringer av lakselus på laks, sjøørret og sjørøye. - NINA Oppdragsmelding 356: 1-32.
- Finstad, B. 1996. Registreringer av lakselus på laks, sjøørret og sjørøye. - NINA Oppdragsmelding 395: 1-27.
- Gayson, T.H., Jenkins, P.G., Wrathmell, A.B. & Harris, J.E. (1991). Serum responses to salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1838), in naturally infected salmonids and immunised rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), and rabbits. - *Fish & Shellfish Immunology* 1: 141-155.
- Grimnes, A. & Jakobsen, P.J. (til trykking). The physiological effects of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infection on post smolt of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - *J. Fish Biol.*
- Grimnes, A., Finstad, B. & Bjørn, P.A. (1996). Økologiske og fysiologiske konsekvenser av lus på laksefisk i fjordsystem. - NINA Oppdragsmelding 381: 1-37.
- Hahnenkamp L. & Fyhn, H.J. (1985). The osmotic response of salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae), during transition from sea water to fresh water. - *J. Comp. Physiol. B* 155: 357-365.
- Heuch, P.A. (1995) Experimental evidence for aggregation of salmon louse copepodids (*Lepeophtheirus salmonis*) in step salinity gradients. - *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 75: 927-939.
- Heuch, P.A., Parsons, A. & Boxaspen, K. (1995). Diel vertical migration: A possible host-finding mechanism in salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis*) copepodids? - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 681-689.
- Hjelme, A.M. & Blaaid, G.E. (1995). Scenario 2005. - *Norsk Fiskeoppdrett* 14: 24-26.
- Hogans, W.E. & Trudeau, D.J. (1989). Preliminary studies on the biology of sea lice, *Caligus elongatus*, *Caligus curtus* and *Lepeophtheirus salmonis* (copepoda: Caligida) parasitic in cage-cultured salmonids in lower Bay of Fundy. - *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1715: iv + 14p.
- Hutton J.A. (1923). The parasites of salmon. - *Salmon and Trout Magazine* 34: 302-312.
- Håstein, T. & Bersjø, T. (1976). The salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* as the cause of disease in farmed salmonids. - *Riv. It. Piscic. Ittiop. A.* XI - N. 1.
- Jackson, D. & Minchin D. (1992) Aspects of the reproductive output of two caligid copepod species parasitic on cultivated salmon. - *Invertebrate Reprod. Develop.* 22: 1-3, 87-90.
- Jakobsen, P. J. (1993). Lakselusinfeksjoner på sjøørret: Kunnskap og årsaks-sammenhenger. -pp. 55-58 i: Fagseminar om lakselusproblematikken og tiltaksstrategier (red. A. Sivertsen, Ø. Walsø og W. Venås). - DN-notat, nr. 1993-3.
- Jaworski, A. & Holm, J.C. (1992). Distribution and structure of the population of sea lice, *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer, on Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under typical rearing conditions. - *Aquacult. Fish. Manage.* 23: 577-589.

- Johannesen, A. (1975). Lakselus, *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer (Copepoda: Caligidae). Frittlevende larvestadier, vekst og infeksjon på laks (*Salmo salar* L.) fra oppdrettsanlegg og kommersielle fangster i vestnorske farvann 1973-1974. - Hovedfagsoppgave, Universitetet i Bergen. pp. 1-113.
- Johannesen, A. (1978). Early stages of *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda, Caligidae). - Sarsia 63: 169-176.
- Johnson S.C. & Albright L.J. (1991a). The developmental stages of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1937) (Copepoda: Caligidae). - Can. J. Zool. 69: 929-950.
- Johnson S.C. & Albright L.J. (1991b). Development, growth, and survival of *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae) under laboratory conditions. - J. Mar. Biol. 71: 425-426.
- Johnson, S.C. & Albright, L.J. (1992a). Comparative susceptibility and histopathology of the response of naive Atlantic, chinook and coho salmon to experimental infection with *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae). - Dis. Aquat. Org. 14: 179-193.
- Johnson, S.C. & Albright, L.J. (1992b). Effects of cortisol implantation on the susceptibility and the histopathology of the responses of naive coho salmon *Oncorhynchus kisutch* to experimental infection with *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae). - Dis. Aquat. Org. 14: 195-205.
- Johnson, S.C. (1993). A comparison of development and growth rates of *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae) on naive Atlantic (*Salmo salar*) and chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) salmon. - Pp. 68-80 in: Pathogens of wild and farmed fish: sea lice (ed. by G.A. Boxhall and D. Defaye). Ellis Horwood, New York.
- Jones, M.W., Sommerville, C. & Bron, J. (1990). The histopathology associated with the juvenile stages of *Lepeophtheirus salmonis* on the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - J. Fish Dis. 13: 303-310.
- Jones, M.W., Sommerville, C. & Wootten, R. (1992). Reduced sensitivity of the salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis*, to the organophosphate dichlorvos. - J. Fish Dis. 15: 197-202.
- Jonsson, B. (1985). Life History Patterns of Freshwater Resident and Sea-Run Migrant Brown Trout in Norway. - Trans. Am. Fish. Soc. 114: 182-194.
- Jönsdóttir, H., Bron, J.E., Wootten, R. & Turnbull, J.F. (1992). The histopathology associated with the preadult stages of *Lepeophtheirus salmonis* on the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. - J. Fish Dis. 15: 521-527.
- Kabata, Z., & Hewitt, G.C. (1971). Locomotory mechanisms in Caligidae (Crustacea: Copepoda). - J. Fish. Res. Bd. Can. 28: 1143-1151.
- Kabata, Z. (1974). Mouth and mode of feeding of Caligidae (Copepoda), parasites of fishes, as determined by light and scanning electron microscopy. - J. Fish. Res. Bd. Canada 31 (10): 1583-1588.
- Kabata, Z. (1979). Parasitic Copepoda of British Fishes. - The Ray Society.
- Karlsbakk, E., Hodneland, K., Kolås, S. & Nylund, A. (1995). Lakselus på vill laksefisk i fylkene Nordland, Nord- og Sør-Trøndelag, Møre og Romsdal, Sogn og Fjordane og Hordaland i 1994. - Direktoratet for Naturforvaltning, Trondheim. pp. 14.
- L'Abée-Lund, J.H. & Hindar, K. (1990). Interpopulation variation in reproductive traits of anadromous female brown trout, *Salmo trutta* L. - J. Fish Biol. 37: 755-763.
- MacKinnon, B.M. (1991). Sea lice and Atlantic salmon: Absence of immunoprotection in *Salmo salar* to *Caligus elongatus*. - Bull. Aquacult. Assoc. Canada 3, 58-60.
- Maroni, K., Steinshylla, K., Willumsen, V. & Rudi, H. (1994). Driftsmessige og økonomiske konsekvenser av lus i oppdrettsanlegg. - NFR - rapport. pp. 73.
- Maule, A.G., Schreck, C.B., Kaatari, S.L. & Schreck, C.B. (1989). Stress alters immune function and disease resistance in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). - J. Endocrinol. 120: 135-142.
- Mo, T.A. (1992). Lakselusundersøkelsene - Oslofjorden som referansefjord. - Direktoratet for Naturforvaltning, Trondheim. pp. 7.
- McArdle, J.F., Dooley-Martyn, C., Greoghegan, F., McKiernan, F. & Rodger, H. (1993). Furnuculosis as a possible factor in decline of sea trout in the West of Ireland. - Fish. Res. 17: 201-207.
- McLean P.H., Smith G.W. & Wilson, M.J. (1990). Residence time of the sea louse, *Lepeophtheirus salmonis* K., on Atlantic salmon, *Salmo salar* L., after immersion in fresh water. - J. Fish Biol. 37: 311-314.
- Nylund, A., Bjørknes, B. & Wallace, C. (1991). *Lepeophtheirus salmonis*: a possible vector in the spread of diseases on salmonids. - Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol. 11: 213-216.
- Nylund, A., Økland, S. & Bjørknes, B. (1992). Anatomy and ultrastructure of the alimentary canal in *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Siphonostomatodia). - J. Crustacean Biol. 3: 423-437.
- Nylund, A., Wallace, C. & Hovland, T. (1993). The possible role of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) in the transmission of Infectious Salmon Anaemia. - Pp. 367-373 in: Pathogens of wild and farmed fish: sea lice (ed. by G. A. Boxhall & D. Defaye). Ellis Horwood, New York & London).
- Nylund, A., Hovland, T., Hodneland, K., Nilsen, F. & Løvil, P. (1994). Mechanisms for transmission of Infectious Salmon Anaemia (ISA). - Dis. Aquat. Org. 19: 95-100.
- Pike, A.W. (1989). Sea lice - major pathogens of farmed Atlantic salmon. - Parasitology Today 5 (9): 291-297.
- Pickering, A.D. & Pottinger, T.G. (1989). Stress responses and disease resistance in salmonid fish: effects of chronic elevation of plasma cortisol. Fish. Physiol. Biochem. 7: 253-258.
- Poulin, R., Rau, M.E. & Curtis, M.A. (1991). Infection of brook trout fry, *Salvelinus fontinalis*, by ectoparasitic copepods: the role of host behaviour and initial parasite load. Anim. Behav. 41: 467-476.
- Ritchie, G., Mordue, A.J., Pike, A.W. & Rae, G.H. (1993). The reproductive output of *Lepeophtheirus salmonis* adult females in relation to seasonal variability of temperature and photoperiod. - Pp. 153-165 in: Pathogens of wild and farmed fish: sea lice (ed. by G.A. Boxhall and D. Defaye), Ellis Horwood, New York.
- Roth, M., Richards, R.H. & Sommerville, C. (1993). Current practices in the chemotherapeutic control of sea lice infestations in aquaculture: a review. - J. Fish Dis. 16: 1-26.

- Schram T.A. (1993). Supplementary descriptions of the developmental stages of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837) (Copepoda: Caligidae). - Pp. 30-47 in: Pathogens of wild and farmed fish.: sea lice (ed. by G.A. Boxhall and D. Defaye). Ellis Horwood, New York.
- Schram, T., Knutsen, J.A. & Mø, T.A. (1994). Copepodelus på sjøørret langs Skagerrakkysten og spesielt i Arendalsområdet 1992-93. - Direktoratet for Naturforvaltning, Trondheim. pp. 6.
- Ståhl, G. & Hindar, K. (1988). Genetisk struktur hos norsk laks: Status og perspektiver. - Direktoratet for Naturforvaltning, Trondheim. pp.1-57.
- Taylor, R. (1987). The biology and treatment of sea lice on a commercial Atlantic salmon farm. - MSC thesis. National University of Ireland.
- Templemann, W. (1967). Distribution and characteristics of Atlantic salmon over oceanic depths on the bank and shelf slope areas off Newfoundland, March-May, 1966. - ICNAF Res. Doc. 67-65, Serial No. 1856, Annual Meeting, June 1967.
- Tully, O. (1989). The succession of generations and growth of the caligid copepods *Caligus elongatus* and *Lepeophtheirus salmonis* parasitising farmed Atlantic salmon smolts (*Salmo salar* L.). - J. Mar. Biol. Ass. U.K. 69: 279-287.
- Tully, O. (1992). Predicting infestation parameters and impacts of caligid copepods in wild and cultured fish populations. - Invertebrate Reprod. Develop. 22: 1-3, 91-102.
- Tully, O., Poole, W.R. & Whelan, K.R. (1993a). Infestation parameters for *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) (Copepoda: Caligidae) parasitic on sea trout, *Salmo trutta* L., off the west coast of Ireland during 1990 and 1991. - Aquacult. Fish. Manage. 24 (4): 545-555.
- Tully, O., Poole, W.R., Whelan, K.F. & Merigoux, S. (1993b). Parameters and possible causes of epizootics of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) infesting sea trout (*Salmo trutta* L.) off the west coast of Ireland. - Pp. 202-213 in Pathogens of wild and farmed fish: sea lice (Boxshall, G. A. & Defaye, D., eds.). Ellis Horwood, New York.
- Tully, O. & Whelan, K.F. (1993). Production of nauplii of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) (Copepoda: Caligidae) from farmed and wild salmon and its relation to the infestation of wild sea trout (*Salmo trutta* L.) off the west coast of Ireland in 1991. - Fish. Res. 17: 187-200.
- Urdal, K. (1992). Omfanget av lakselus på vill laksefisk i fylka Norland, Nord- og Sør Trøndelag, Møre og Romsdal og Sogn og Fjordane. - Sluttrapport til Direktoratet for Naturforvaltning. pp. 17.
- Whelan, K. (1991). Disappearing Sea Trout: Decline or Collapse? - Salmon Net 23: 24-31.
- Whelan, K.F. (1992). Management of salmon and sea trout stocks. Environment and development in Ireland. Conference proceedings, pp. 457-466. - Environmental Institute, University College, Dublin.
- Whelan, K.F. (1993). Decline of sea trout in west of Ireland: an indication of forthcoming marine problems for salmon? Proc. 4th Int. - Atlantic Salmon Symp., St Andrews, New Brunswick, June 1992. 171-183.
- White, H.C. (1940). Sea lice (*Lepeophtheirus*) and death of salmon. - J. Fish. Res. Bd. Canada 5 (2): 172-175.
- Wootton R., Smith J.W. & Needham E.A. (1982). Aspects of the biology of the parasitic copepods *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* on farmed salmonids, and their treatment. - Proc. of the Royal Soc. Edinburgh (B) 81: 185-197.

ISSN 0805-469X
ISBN 82-426-0664-1

018

NINA
FAGRAPPORT

NINA Hovedkontor:
Tungasletta 2
7005 TRONDHEIM
Telefon: 73 58 05 00
Telefax: 73 91 54 33

NINA
Norsk institutt
for naturforskning