

En vurdering av dødelighetsgrensene som benyttes - oppdatert med ny informasjon etter 2012

Ørjan Karlsen, Bengt Finstad og Frank Nilsen

Sammendrag

For å estimere dødeligheten på utvandrende postsmolt av laks benyttes grenseverdiene for dødelighet som ble foreslått som førstegenerasjons grenseverdier i rapporten «Forslag til førstegangs målemetode for miljøeffekt (effektindikatorer) med hensyn til genetisk påvirkning fra oppdrettslaks til villaks, og påvirkning av lakselus fra oppdrett på viltlevende laksefiskbestander» (Taranger mfl. 2012). De anbefalte at grenseverdiene oppdateres når ny kunnskap foreligger. Siden 2012 er det kommet noe ny kunnskap, og dette notatet gjennomgår tilgjengelig ny kunnskap på dette feltet.

Det er gjort undersøkelser på oppdrettet, kultivert (1 generasjon villfisk), samt villfanget smolt. Forsøkene med oppdrettet og kultivert fisk kan indikere noe høyere grenseverdier for dødelighet enn hva som blir benyttet. Disse forsøkene indikerer dødelighet fra ca. 0,2 lus/g, og økende opp mot ca. 0,6 lus/g. Fysiologiske effekter ses fra ca. 0,2 lus/g, og det er observert tapt tilvekst. Nullvekst ble det ene forsøket estimert fra 0,5 lus/g. Resultatene fra to av forsøkene med trålfanget vill laksesmolt, både naturlig og kunstig smittet, støtter opp under de grensene for dødelighet som er foreslått (Taranger mfl. 2012), mens det siste forsøket indikerer noe høyere grenseverdier (100% dødelighet ved > 11 lus per fisk, dvs. ca. 0,6 lus/g fisk).

To av de seks forsøkene som er gjennomgått har enten svært lave luseinfestasjoner, eller er designet med andre formål enn å studere fysiologi og dødelighet. Av de gjenværende støtter to av villfiskforsøkene opp om de tidligere foreslåtte grenseverdiene i indikatorrapporten, mens ett foreslår høyere grenseverdier for dødelighet, men indikerte også tydelig veksttap på lavere infestasjoner. Forsøket med kultivert fisk indikerer fysiologiske målbare effekter omtrent som i indikatorrapporten, men lavere dødelighet. Oppdrettet og kultivert fisk, samt de førete villfiskgruppene er større enn villfisk, og kondisjonen er i utgangspunktet bedre. Det er flere faktorer som vil kunne underestimere dødeligheten i naturen som ikke fanges opp i karforsøk, eksempelvis predasjon, tapt evne til beiting, effekt av redusert vekst, adferdsendringer, samtidig som karforsøk med villfanget fisk kan overestimere dødeligheten om denne fisken ikke tilvenner seg karforholdene.

Etter en gjennomgang av disse forsøkene, og sammenholdt med tidligere forsøk, og vurdert opp mot usikkerheten i overføringsverdien fra karforsøk til naturen, konkluderer vi med at vi ikke har grunnlag for å endre grensene foreslått av Taranger mfl. (2012).

Det anbefales videre forskning på sammenhengen mellom luseinfestasjon og effekter (vekst, atferd, dødelighet, fysiologi) på vill laksefisk, og da resultater fra karforsøk vanskelig kan overføres til naturen, anbefales videre forsøk også gjort i naturen.

Innledning

I rapporten «Forslag til førstegangs målemetode for miljøeffekt (effektindikatorer) med hensyn til genetisk påvirkning fra oppdrettslaks til villaks, og påvirkning av lakselus fra oppdrett på viltlevende laksefiskbestander» (indikatorrapporten) gjennomgås både forsøkene som ligger til grunn for de grenseverdiene som er valgt for fysiologisk effekt, samt hvordan dette kan tolkes opp mot populasjonseffekt. Denne informasjonen er en del av vurderingen i dette notatet, og vi har derfor nedenfor gjengitt ett komprimert utdrag av argumentasjonen som der ble brukt.

Forsøkene som ble benyttet i indikatorrapporten (Taranger mfl. 2012) er basert på laboratorieforsøk på eksperimentelt infestert laksefisk (Grimnes & Jakobsen 1996; Bjørn & Finstad 1997, 1998; Finstad mfl. 2000; Wagner mfl. 2003, 2004; Wells mfl. 2006, 2007). Eksperimentelle forsøk tydet på at ca. 0,1 lus/g fiskevekt er det nivået som påfører individuell fisk fysiologiske problemer (Nolan mfl. 1999; Wagner mfl. 2003; 2004, 2008; Tveiten mfl. 2010).

Det ble også gjort en del betraktninger av fordelingen av lakselus under gitte forhold. Ofte ser en at i området med lavt smittepress har mange fisk lus (høy prevalens), men de har få lus hver (lav intensitet). Lakselus, som andre parasitter, er ikke normalfordelt i populasjonen. Dette betyr at selv om de fleste har få eller ingen lus, kan noen individer ha mange lus. Resultatene fra kontrolllokalitetene uten oppdrettsaktivitet i nasjonal lakselusovervåking i 2010 og 2011 viste imidlertid at ingen av sjørørretene hadde > 0,1 lus per gram fiskevekt (Bjørn mfl. 2010, 2011). Den foreslåtte grenseverdien i HI sin risikovurdering med den laveste grenseverdien på < 10 % med > 0,1 lus/g fiskevekt tok derfor hensyn til at noen individer kan bli naturlig høyt infisert, men er ellers antakeligvis noe forhøyet i henhold til antatte historiske nivå og områder uten oppdrett (se Finstad mfl. 2011 og data fra kontrolllokalitetene i 2011).

Usikkerheten i datagrunnlaget, spesielt effekten på populasjonene over tid, gjorde at det ble valgt å inkludere en ytterligere vurdering (Taranger mfl. 2012). Dersom mellom 10–30 % av vill laksefisk i et område har > 0,1 lus/g ble sannsynligheten for bestandsreduserende effekt vurdert som moderat, men egentlig var dette først og fremst et usikkerhetsestimat. Dersom > 30 % av fisken har mer enn 0,1 lus/g ble sannsynligheten for bestandsreduserende effekt vurdert som høy. Data fra Tveiten mfl. (2010) viser at dette påfører modnende fisk store osmoregulatoriske påkjenninger og akutt dødelighet, og påvirker total fekunditet (eggproduksjon) negativt, kanskje med rundt 20 % i de individene som har denne infeksjonsdosen. De poengterte at når det gjelder datagrunnlaget på vill laksesmolt, både eksperimentelt og i feltundersøkelser, var mindre data tilgjengelig enn for sjørørret og sjørørøye. Deler av eksperimentene som indikerer begynnende fysiologiske problemer ved 0,1 lus/g fiskevekt er gjennomført på relativt små oppdrettet laksesmolt (Wagner mfl. 2003, 2004, 2008). I tillegg har det blitt gjennomført eksperimenter på lab og i felt på vill laksesmolt (dette er de samme som er omtalt nedenfor under nye resultater). Disse viser eksperimentelt (i lab) at vill laksesmolt fra Vestlandet dør med rundt 10 lus. I tillegg er det aldri blitt fanget postsmolt i åpent hav med mer enn 10 lus, og de som har hatt opp mot 10 lus har vært i dårlig forfatning. For å få en omforent indikator og grenseverdi for all vill laksefisk i Norge (i Havforskningsinstituttets risikovurdering), ble det benyttet samme grenseverdi for beregning av luseindeks for alle tre laksefiskartene.

Dødeligheten er i hovedsak registrert i relativt kortvarige forsøk, og det kan være grunn til å anta at vill fisk i naturen vil ha økt dødelighet på lavere nivåer enn forsøkene tilsier i forbindelse med additive påvirkningseffekter (Ibrahim mfl. 2000; Finstad mfl. 2007). Påslag av larvestadiene leder ikke til umiddelbar død, dødelighet hos fisk vil først inntreffe når larvene har utviklet seg til mobile stadier. Derfor må alle stadier av lakselus på fisk medregnes. I beregningen er det antatt at dødeligheten fra

larvestadiene (copepoditter og chalimus) til mobile stadier er tilnærmet lik null. Dette er vurdert senere.

Nye resultater 2012-2019

Det er nylig publisert ett arbeide med kunstig infeksjon med ulike antall voksne hunnlus på oppdrettet 90 g Atlantisk laks (Long mfl. 2019). Fisken ble holdt i kar med naturlig fotoperiode, 10,2 °C og 29,3 %. Forsøket ble gjennomført i duplikate kar med 20 fisk i hvert kar, og fisken smittet med lav (2 lus/fisk), medium (4,9 lus/fisk) og høy (9,1 lus/fisk) dose. I tillegg var det en usmittet kontrollgruppe. Fisken ble smittet med voksne hunnlus og fulgt til 7 dager etter smitte. Omsatt til lus/gram fiskevekt blir gruppene 0,02, 0,06 og 0,11 lus/g ved start, men det var en betydelig tap av lus i løpet av disse 7 dagene. Abundans (snitt antall lus på all fisken) i medium smittet gruppe falt fra 4,9 til 0,2 i løpet av 7 dager, i den høyest smittede gruppen fra 9,1 til 4,0 lus/fisk. Det ble observert skinnskader etter 5 dager i alle de smittede gruppene, primært skjelltap. Det ble ikke observert endringer i saltbalansen, med unntak av kalsium som var lavere i den høyest infiserte gruppen 7 dager etter smitte. Det ble diskutert om dette kunne indikere stress eller endringer i osmoregulatoriske funksjoner grunnet forlenget smitte. Nye forøk ble anbefalt for å studere dette nærmere. Konklusjonen er at disse relativt lave konsentrasjonene ikke hadde signifikant effekt på stressrespons, muligens en begynnende effekt på osmoreguleringen i den høyeste gruppen etter 7 dager, og det ble observert noe skjelltap som følge av beitingen av voksne hunnlus. Grunnet det store tapet av lus, og generelt lave smittenivåer, er det vanskelig å konkludere med om lus har effekt på fysiologi og dødelighet fra dette forsøket.

Villfanget, og tørrfôrtilvendt laks fra to ulike elver i tillegg til oppdrettsmolt ble smittet i «common garden» design (Lush mfl. 2019). Målet med undersøkelsen var å sammenligne motstandsdyktighet mot lusesmitte mellom ulike populasjoner, ikke fysiologiske effekter, men de har i tillegg rapportert dødelighet og tilvekst. Villfiskgruppene var før forsøksstart føret ca. 3 mnd. med oppdrettsfôr, og var ved forsøksstart 86 ± 33 og 95 ± 45 g i snitt. Oppdrettsfisken var i snitt 203 ± 52 g. Forsøkene ble gjort med 12 fisk fra hver gruppe i hver av 10 kar, hvorav fisken i 5 av karene ble smittet med lakselus. Fisken ble holdt i 24 dager før de ble prøvetatt, lusen var da hovedsakelig preadulte (92%). Tettheten av lus ble uttrykt som antall lus/cm² av kroppsoverflaten. Omregnet for gruppene (avlest fra figurene), blir dette i snitt omtrent fra 0,12 til 0,18 lus/g for villfisken, og 0,08 lus/g for oppdrettsfisken. Det var liten dødelighet i gruppene, 5% i de usmitede kontrollgruppene, 8-12 % for de to smittede villfiskgruppene og 0% for oppdrettsfisken. Forskjellen var ikke signifikant. Antall lus på død fisk ble ikke rapportert. Veksten (SGR) for usmittet og smittet oppdrettsfisk var $0,77 \pm 0,56$ og $0,52 \pm 0,58$ %/dag, og for den ene villfiskgruppen hhv. $0,37 \pm 0,86$ og $0,32 \pm 0,83$, den andre hhv. $0,79 \pm 0,75$ og $0,51 \pm 0,76$ %/dag. Forskjellen var ikke signifikant.

Det er gjort forsøk i lab med vill postsmolt av laks fanget i trål. En gruppe med naturlig infestert smolt fanget med trål i Hardanger fulgt opp i laben på Forskningsstasjon Matre over 5 uker (Andreassen 2013). Fisken ble holdt i individuelle 100 l kar og tørrfôrtilvent. Fisken ble delt opp i infeksjonsklassene $< 0,1$, $0,1-0,3$ og $> 0,3$ lus/g fiskevekt basert på antall lus ved start. Antall fisk benyttet var hhv. 10, 9 og 5. I forsøksperioden døde hhv. 30, 11 og 100% av fisken. Fisken vokste lite gjennom forsøksperioden i de to gruppene med overlevende fisk (0,05-0,08 %/dag), og i snitt tapte fisken i begge gruppene med overlevende fisk kondisjon.

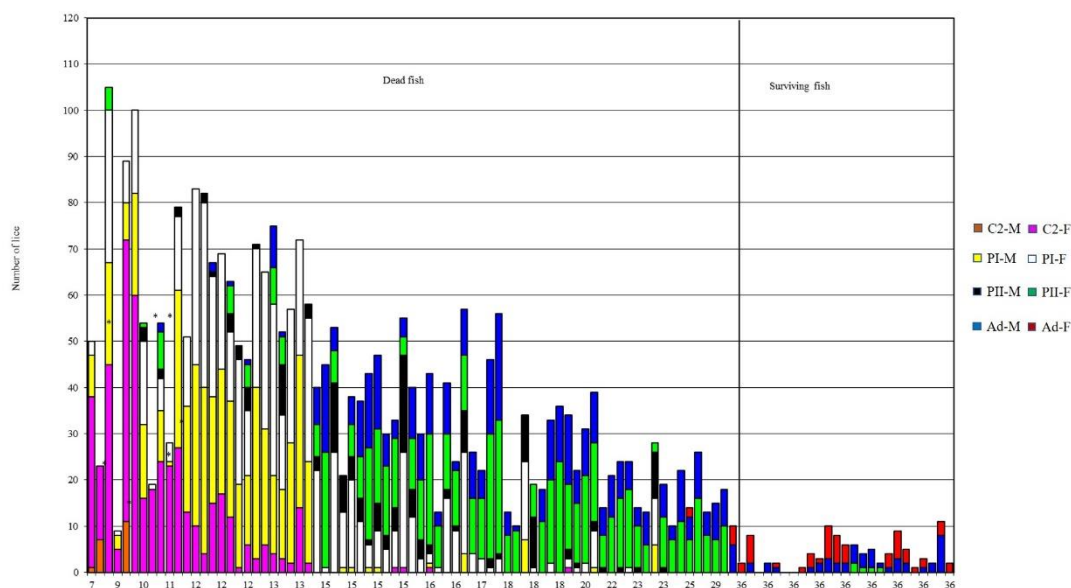
I ett senere forsøk med trålfanget vill laksesmolt uten lus, ble fisken smittet i laben. Fisken ble holdt i individuelle 100 l kar og tørrfôrtilvent. Fisken ble delt opp i infeksjonsgruppene $< 0,1$ lus/g, $0,1-0,2$,

0,2-0,3 og > 0,3 lus/g fiskevekt, med N = 10, 3, 2 og 19 basert på antall lus ved start. I løpet av den 5 ukers lange forsøksperioden døde hhv. 0, 33, 50 og 89% av fisken (Ø. Karlsen, upublisert).

Det er også nylig gjort forsøk med kultivert laks av Etnestammen (Fjelldal mfl. innsendt). Fisken var ved forsøksstart i snitt 40 g. Fisken ble smittet med lakselus i laboratoriet, og observert i 28 dager. Den smittede fisken hadde fra 0,09 til 0,90 lus/g observert ved forsøkslutt. Det ble observert redusert vekstrate og osmoregulatoriske problemer for infestert fisk. Dødeligheten siste dagen økte fra 0% for fisk med < 0,2 lus/g til 29% for fisk med > 0,6 lus/g (Fjelldal mfl. in prep). Det ble ikke talt lus ved forsøksstart, og fisken som døde i løpet av forsøket kan ikke knyttes til infestasjonsstatus. Det ble foreslått fysiologiske grenseverdier på noe i overkant av 0,2 lus/g for fysiologiske effekter, for nullvekst var grenseverdien 0,5 lus/g.

Det er også gjort forsøk med naturlig infestert postsmolt fanget med trål i Nordfjord, og transportert til laboratoriet i Bergen (F. Nilsen mfl. upublisert). Målet var å analysere effekten av naturlig smitte, og ble utført ved å sammenligne den infesterte gruppen med avlusket fisk fra samme gruppe.

Gruppene ble fulgt i 6 uker, ved 9°C i saltvann. Ved start var fisken i snitt 22,7 g, og med abundans av lus på 31 lus/fisk. Fisken ble holdt i samlekar 10 dager før forsøksstart for å kunne skille ut fisk skadd under fangst eller transport. Forsøket ble gjennomført med 5 kar for hver behandling, 20 fisk i hvert kar. Det ble observert dødelighet i den luseinfesterte gruppen fra lusen utviklet seg til preadulte (Figur 1). Figuren viser fordelingen av lus på de ulike fiskene som døde gjennom forsøksperioden, og for de som overlevde til dag 36, og er delt opp i de som døde og de som overlevde. De påfølgende dagene var dødeligheten høy i denne gruppen, men avtok etter dag 23. Det var en korrelasjon mellom infestasjon og når fisken døde, de mest infesterte døde først (Figur 1).



Figur 1. Antall lakselus og deres utviklingsstadium på død og overlevende postsmolt laks. C2-M (chalimus2 hann), C2-F (chalimus2 hunn), PI-M (pre-adult I hann), PI-F (pre-adult I hunn), PII-M (preadult II hann), PII-F (preadult II hunn), Ad-M (adult hann) Ad-F (adult hunn).

Veksten i de luseinfesterte gruppene var i snitt negativ, mens kontrollgruppene hadde positiv tilvekst. Overlevende postsmolt hadde infestasjoner mellom 2 og 11 lus. Dette indikerer at i dette forsøket var grenseverdien for lakselusindusert dødelighet 11 lus/fisk.

Diskusjon og konklusjon

Nye data fra oppdrettet (Lush mfl. 2019), kultivert (Fjelldal mfl. innsendt), og oppfôret villfisk (Lush mfl. 2019) kan indikere høyere toleranse enn hva som er observert på trålfanget villfisk holdt i separate kar som er naturlig smittet (Andreassen 2013) eller kunstig smittet (Ø. Karlsen, upublisert). Forsøk med trålfanget fisk holdt i samlekar (F. Nilsen, upublisert) indikerte 100% dødelighet ved 11 lus/fisk (ca. 0,6 lus/g).

De fleste forsøkene listet her viser tapt tilvekst for luseinfestert fisk. I en sammenfatning av de fleste norske utsett av lakselusbehandlet smolt (Vollset mfl. 2016), ble det vist at laksens overlevelse i sjø kan variere betydelig mellom år, sannsynligvis på grunn av naturlige svingninger i økosystemet. Effekten av lakselus var påvirket av den generelle overlevelsen til utsettingsgruppene i sjø. Når overlevelsen var høy, hadde ikke lakselus noen statistisk negativ effekt, men når overlevelsen til smolt i sjø var lav, økte overlevelsen i de beskyttede gruppene. Siden oppdrettet fisk har en høyere kondisjonsfaktor enn villfisk, kan forhold knyttet til vekst eller kondisjon være én årsak til at det ser ut til at oppdrettet fisk har noe høyere grenseverdier for lakselus, men kan også skyldes forhold ved immunsystemet, skinntykkelse, slimlag eller annet.

Effekten av luseinfeksjoner på fiskens evne til å ta til seg mat er oss bekjent ikke undersøkt for vill postsmolt av Atlantisk laks. I ett forsøk med rød laks (*Oncorhynchus nerka*) ble det vist at sterkt infestert fisk hadde en redusert konkurranseevne, som medførte lavere fôropptak (Goodwin mfl. 2015). I samme forsøk ble det også vist at konkurranseevnen økte med fiskestørrelsen. Dette kan bety at luseinfestert utvandrende vill postsmolt av laks vokser dårligere. Tapt tilvekst kan påvirke alder ved kjønnsmodning. En oppsummering av data fra prosjektene i Vosso og Daleelva har vist at det ofte er smålaksen som mangler når det kommer færre fisk tilbake fra kontrollgruppene, mens antallet flersjøvinterlaks gjerne er sammenlignbart. Dette skyldes muligens at noen smolt får lakselus og overlever, men bruker ett ekstra år på å oppnå energioverskudd for å bli kjønnsmoden på grunn av redusert veksthastighet (Vollset mfl. 2014). I nesten alle årene var tendensen at ubehandlet smolt var litt mindre (~0,1 kg) når den kom tilbake som smålaks etter ett år i sjø. Selv om disse analysene ikke kan si noe om grenseverdier for toleranse for lakselus, indikerer de at tapt tilvekst kan ha effekt på alder ved kjønnsmodning. Utsett av kultivert smolt er en viktig tilnærming for å gi innsikt i hvordan parasitter påvirker overlevelsen i sjø hos vill laksesmolt, men man skal være forsiktig med å overføre resultatene direkte fra kultivert fisk til villfisk.

En må også utvise forsiktighet i å direkte overføre observasjoner fra karforsøk til vill laksefisk. Villfisk som tas inn i laboratoriet må en forvente blir stresset av at de er tatt ut av sitt naturlige miljø, og en ser da også at det kan være vanskelig å tilvenne en slik fisk til oppdrett (manglende appetitt og vekst). Stress har potensiale til å påvirke fiskens fysiologi. Dette kan gjøre at lus vil samvirke med andre stressfaktorer, og at den reelle effekten i denne typen forsøk kan bli overvurdert. På den annen side kan smittet fisk svekkes. Det er gjort undersøkelser av hvordan svømmeevnen til smittet fisk påvirkes. Effekten av lus på laksens kritiske svømmehastighet (et mål på maksimal svømmehastighet og utholdenhet) har vist at infestert laks har noe lavere verdier (Wagner mfl. 2003), og at det er en økende effekt også for de tidligste stadiene av lus med økende infestasjon (Bui mfl. 2016). Det er derfor mulig at luseinfestert fisk vil være mer utsatt for naturlig dødelighet (predasjon) både ved svekkede evner, men også om laksesmolt smittet med lus har en avvikende atferd, bryter stimstrukturen og dermed er mer utsatt for predasjon. Dette vil da kunne medføre at eksperimenter i kar underestimerer dødeligheten. Det er oss bekjent ikke publisert arbeider som har analysert om luseinfeksjoner påvirker adferden til vill postsmolt laks i naturen. For sjøørret er det vist en slik

adferdsendring (Halttunen mfl. 2018; Serra-Llinares mfl. 2018), og det er også vist for oppdrettslaks i merder (Bui mfl. 2016).

I de opprinnelige arbeidene ble det antatt neglisjerbar dødelighet fra påslag til mobile lus, og det ble derfor anbefalt å telle og vektlegge alle stadiene likt (Taranger mfl. 2012). Det er publisert arbeider som indikerer at kanskje bare 60% av lusen overlever fra fastsittende til mobile stadier (Tucker mfl. 2000; Dawson mfl. 1997; Grimnes & Jakobsen, 1996; Bjørn & Finstad 1997, 1998), og dette vil naturligvis ha konsekvenser for valg av grenseverdier (Wagner mfl. 2008). I flere av de siterte arbeidene er fisken (og lusen) bedøvd relativt hyppig. På den annen side er det også observert langt lavere dødeligheter, og vi ser ikke bort ifra at tilfeldige effekter av at fisk holdes i kar kan medvirke til de observerte dødelighetene. Dødeligheten til lus som sitter på vill laksefisk i sjøen er ukjent, og vi velger derfor å ikke hensynta en eventuell dødelighet av lus mellom de fastsittende og de mobile stadiene.

Vi konkluderer derfor med at vi ikke har grunnlag for å endre grensene tidligere foreslått. Det anbefales videre forskning på sammenhengen mellom luseinfestasjon og effekter (vekst, atferd, dødelighet og fysiologi) på vill laksefisk, fortrinnsvis gjort i naturen.

Referanser

- Andreassen, K. B. 2013. Effekter av infeksjon med lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) på vill smolt av laks (*Salmo salar* L.) og ørret (*Salmo trutta* L.). Masteroppgave, Universitetet i Tromsø, 61 s.
- Bjørn, P. A., Nilsen, R., Serra Llinares, R.M., Asplin, L., Boxaspen, K., K., Finstad, B., Uglem, I., Kålås, S., Barlaup, B. & Wiik Vollset, K. 2011. Sluttrapport til Mattilsynet over lakselusinfeksjonen på vill laksefisk langs norskekysten i 2011.- Rapport fra Havforskningen nr 19-2011. 34 s.
- Bjørn, P.A. & Finstad, B. 1997. The physiological effects of salmon lice infection on sea trout post smolts. *Nordic Journal of Freshwater Research* 73: 60-72.
- Bjørn, P.A. & Finstad, B. 1998. The development of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) on artificially infected post smolts of sea trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Zoology* 76: 970-977.
- Bjørn, P.A., Finstad, B. & Kristoffersen, R. 2001. Salmon lice infection of wild sea trout and Arctic char in marine and freshwaters: the effects of salmon farms. *Aquaculture Research* 32: 947-962.
- Bjørn, P.A., Finstad, B., Asplin, L., Skilbrei, O., Nilsen., R., Serra Llinares, R.M. & Boxaspen, K.K. 2011. Metodeutvikling for overvåking og telling av lakselus på viltlevende laksefisk. Rapport fra Havforskningen 8-2011, 58 s.
- Bjørn, P.A., Finstad, B., Nilsen, R., Uglem, I., Asplin, L., Skaala, Ø. & Hvidsten, N.A. 2010. Nasjonal lakselusovervåking 2009 på ville bestander av laks, sjøørret og sjørøye langs Norskekysten samt i forbindelse med evaluering av nasjonale laksevassdrag og laksefjorder. NINA Rapport 547, 50 s.
- Bui, S., Dempster, T., Remen, M. & Oppedal, F. 2016. Effect of ectoparasite infestation density and life-history stages on the swimming performance of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture Environment Interactions* 8: 387-395.
- Bui, S., Oppedal, F., Stien, L. & Dempster, T. 2016. Sea lice infestation level alters salmon swimming depth in sea-cages. *Aquaculture Environment Interactions* 8: 429-435.
- Bui, S., Oppedal, F., Stien, L. & Dempster, T. 2016. Sea lice infestation level alters salmon swimming depth in sea-cages. *Aquaculture Environment Interactions* 8: 429-435.
- Dawson, L.H.J., Pike, A.W., Houlihan, D.F. & McVicar, A.H. 1997. Comparison of the susceptibility of sea trout (*Salmo trutta* L.) and Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) to sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837)) infections. *ICES Journal of Marine Science* 54: 1129-1139.

- Fast, M.D., Ross, N.W., Muise, D.M. & Johnson, S.D. 2006. Differential gene expression in Atlantic salmon, *Salmo salar*, infected with sea lice *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae). *Journal of Aquatic and Animal Health* 18: 116-127.
- Finstad, B. & Bjørn, P.A. 2011. Present status and implications of salmon lice on wild salmonids in Norwegian coastal zones. I: *Salmon Lice: An Integrated Approach to Understanding Parasite Abundance and Distribution*. (Jones, S. & Beamish, R. red). Wiley-Blackwell, Oxford, UK, s. 281-305.
- Finstad, B., Bjørn, P.A., Grimnes, A. & Hvidsten, N.A. 2000. Laboratory and field investigations of salmon lice [*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer)] infestation on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) postsmolts. *Aquaculture Research* 31: 795-803.
- Finstad, B., Bjørn, P.A., Todd, C.D., Whoriskey, F., Gargan, P.G., Forde, G. & Revie, C. 2011. The effect of sea lice on Atlantic salmon and other salmonid species (Kap. 10). I: *Atlantic Salmon Ecology* (Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. red). Wiley-Blackwell, Oxford, UK, s. 253-276.
- Finstad, B., Kroglund, F., Strand, R., Stefansson, S.O., Bjørn, P.A., Rosseland, B.O., Nilsen, T.O. & Salbu, B. 2007. Salmon lice or suboptimal water quality - Reasons for reduced postsmolt survival? *Aquaculture* 273: 374-383.
- Godwin, S.C., Dill, L.M., Reynolds, J.D. & Krkošek, M. 2015. Sea lice, sockeye salmon, and foraging competition: lousy fish are lousy competitors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 72: 1113-1120.
- Grimnes, A. & Jakobsen, P. 1996. The physiological effects of salmon lice infection on post-smolt of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Fish Biology* 48: 1179-1194.
- Grimnes, A., Finstad, B. & Bjørn, P.A. 1996. Økologiske og fysiologiske konsekvenser av lus på laksefisk i fjordsystem. NINA Oppdragsmelding 381, 37 s.
- Halttunen, E., Gjelland, K.Ø., Hamel, S., Serra-Llinares, R.M., Nilsen, R., Arechavala-Lopez, P., Skarðhamar, J., Johnsen, I.A., Asplin, L., Karlson, Ø., Bjørn, P.A. & Finstad, B. 2018. Sea trout adapt their migratory behaviour in response to high salmon lice concentrations. *Journal of Fish Diseases* 41: 953-967.
- Holm, M., Holst, J.C. & Hansen, L.P. 2000. Spatial and temporal distribution of post-smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *ICES Journal of Marine Sciences* 57: 955-964.
- Holst, J.C. & Jakobsen, P.J. 1999. Ny forskning påstår: Lakselusa knekker vestlandslaksen. *Norsk fiskeoppdrett* 16: 38-39.
- Holst, J.C., Jakobsen, P.J., Nilsen, F., Holm, M., Asplin, L. & Aure, J. 2003. Mortality of seaward-migrating post-smolts of Atlantic salmon due to salmon lice infection in Norwegian salmon stocks. In: D. Mills (red.) *Salmon at the Edge*. Oxford: Blackwell Publishing, s. 136-137.
- Ibrahim, A., MacKinnon, B.M. & Burt, M.D.B. 2000. The influence of sub-lethal levels of zinc on smoltifying Atlantic salmon *Salmo salar* and on their subsequent susceptibility to infection with *Lepeophtheirus salmonis*. *Contributions to Zoology* 69: 119-128.
- Johnson, S.C. & Fast, M.D. 2004. Interactions between sea lice and their hosts. I: *Host Pathogen Interactions* (Flik, G. mfl. red). SEB Symposium Series, s. 131-160.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* 67: 751-762.
- Long, A., Garver, K. A. & Jones, S. R. M. (2019). Differential effects of adult salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* on physiological responses of Sockeye salmon and Atlantic salmon. *Journal of Aquatic Animal Health* 31: 75-87.
- Lush, L., Marshall, K., Eaves, A., Salvo, F., Murray, H. M. & Hamoutene, D. 2019. Susceptibility of farmed and two origins of wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) to experimental infestations with sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*). *Aquaculture* 503: 602-608.

- Nolan, D.T., Reilly, P. & Wendelaar Bonga, S.E. 1999. Infection with low numbers of the sea louse *Lepeophtheirus salmonis* induces stress-related effects in postsmolt Atlantic salmon (*Salmo salar*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56: 947-959.
- Serra-Llinares, R.M., Freitas, C., Nilsen, R., Elvik, K.M.S., Albretsen, J., Bøhn, T., Karlsen, Ø. & Bjørn, P.A. 2018. Towards direct evidence of the effects of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis* Krøyer) on sea trout (*Salmo trutta* L.) in their natural habitat: proof of concept for a new combination of methods. Environmental Biology of Fishes 101: 1677-1692.
- Taranger, G.L., Svåsand, T., Bjørn, P.A., Jansen, P.A., Heuch, P.A., Grøntvedt, R.N., Asplin, L., Skilbrei, O.T., Glover, K.A., Skaala, Ø., Wennevik, V. & Boxaspen, K.K. 2012. Forslag til førstegangs målemetode for miljøeffekt (effektindikatorer) med hensyn til genetisk påvirkning fra oppdrettslaks til villaks, og påvirkning av lakselus fra oppdrett på viltlevende laksefiskbestander Rapport fra Havforskningen Nr. 13-2012 / Veterinærinstituttets rapportserie Nr. 7-2012, 40 s.
- Taranger, G.L., Svåsand, T., Madhun, A.S., Boxaspen, K.K., and (red.) 2011. Oppdatering - Risikovurdering - miljøvirkning av norsk fiskeoppdrett. Fisken og havet, nr. 3-2010.
- Tucker, C.S., Sommerville, C. & Wootten, R. 2000. The effect of temperature and salinity on the settlement and survival of copepodids of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837) on Atlantic salmon, *Salmo salar* L. Journal of Fish Diseases 23: 309-320.
- Tveiten, H., Bjørn, P.A., Johnsen, H.K., Finstad, B. & McKinley, R.S. 2010. Effects of the sea louse *Lepeophtheirus salmonis* on temporal changes in cortisol, sex steroids, growth and reproductive investment in Arctic charr *Salvelinus alpinus*. Journal of Fish Biology 76: 2318-2341.
- Vollset, K.W., Krontveit, R.I., Jansen, P.A., Finstad, B., Barlaup, B.T., Skilbrei, O.T., Krkošek, M., Romunstad, P., Aunsmo, A., Jensen, A. J. & Dohoo, I. 2016. Impacts of parasites on marine survival of Atlantic salmon: a meta-analysis. Fish and Fisheries 17: 714-730.
- Wagner, G.N., Fast, M.D. & Johnson, S.C. 2008. Physiology and immunology of *Lepeophtheirus salmonis* infections of salmonids. Trends in Parasitology 24: 176-183.
- Wagner, G.N., McKinley, R.S., Bjørn, P.A. & Finstad, B. 2003. Physiological impact of sea lice on swimming performance of Atlantic salmon. Journal of Fish Biology 62: 1000-1009.
- Wagner, G.N., McKinley, R.S., Bjørn, P.A. & Finstad, B. 2004. Short-term freshwater exposure benefits sea lice-infected Atlantic salmon. Journal of Fish Biology 64: 1593-1604.
- Wells, A., Grierson, C.E., MacKenzie, M., Russon, I.J., Reinardy, H., Middlemiss, C., Bjørn, P., Finstad, B., Wendelaar Bonga, S.E., Todd C.D. & Hazon, N. 2006. The physiological effects of simultaneous, abrupt seawater entry and sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infestation of wild, sea-run brown trout (*Salmo trutta*) smolts. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 63: 2809-2821.
- Wells, A., Grierson, C.E., Marshall, L., MacKenzie, M., Russon, I.J., Reinardy, H., Sivertsgård, R., Bjørn, P.A., Finstad, B., Wendelaar Bonga, S.E., Todd, C.D. & Hazon, N. 2007. Physiological consequences of "premature freshwater return" for wild sea-run brown trout (*Salmo trutta*) postsmolts infested with sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 64: 1360-1369.