

1071

NINA Rapport

Effekter av lakselus på sjøørret

- en litteraturoppsummering

Eva B. Thorstad, Christopher D. Todd, Pål Arne Bjørn,
Patrick G. Gargan, Knut Wiik Vollset, Elina Halttunen, Steinar Kålås,
Ingebrigt Uglem, Marius Berg & Bengt Finstad



NINAs publikasjoner

NINA Rapport

Dette er en elektronisk serie fra 2005 som erstatter de tidligere seriene NINA Fagrapport, NINA Oppdragsmelding og NINA Project Report. Normalt er dette NINAs rapportering til oppdragsgiver etter gjennomført forsknings-, overvåkings- eller utredningsarbeid. I tillegg vil serien favne mye av instituttets øvrige rapportering, for eksempel fra seminarer og konferanser, resultater av eget forsknings- og utredningsarbeid og litteraturstudier. NINA Rapport kan også utgis på annet språk når det er hensiktsmessig.

NINA Temahefte

Som navnet angir behandler temaheftene spesielle emner. Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. NINA Temahefte gis vanligvis en populærvitenskapelig form med mer vekt på illustrasjoner enn NINA Rapport.

NINA Fakta

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. De sendes til presse, ideelle organisasjoner, naturforvaltningen på ulike nivå, politikere og andre spesielt interesserte. Faktaarkene gir en kort framstilling av noen av våre viktigste forskningstema.

Annen publisering

I tillegg til rapporteringen i NINAs egne serier publiserer instituttets ansatte en stor del av sine vitenskapelige resultater i internasjonale journaler, populærfaglige bøker og tidsskrifter.

Effekter av lakselus på sjørret

- en litteraturoppsummering

Eva B. Thorstad¹, Christopher D. Todd², Pål Arne Bjørn³,
Patrick G. Gargan⁴, Knut Wiik Vollset⁵, Elina Halttunen³, Steinar Kålås⁶,
Ingebrigt Uglem¹, Marius Berg¹ & Bengt Finstad¹

¹ Norsk institutt for naturforskning

² University of St Andrews, Skottland

³ Havforskningsinstituttet

⁴ Inland Fisheries Ireland, Irland

⁵ Uni Research Miljø

⁶ Rådgivende Biologer AS

Thorstad, E.B., Todd, C.D., Bjørn, P.A., Gargan, P.G., Vollset, K.W., Halttunen, E., Kålås, S., Uglem, I., Berg, M. & Finstad, B. 2014. Effekter av lakselus på sjøørret - en litteraturoppsummering. NINA Rapport 1071, 1-144.

Rapporten er også utgitt på engelsk:

Thorstad, E.B., Todd, C.D., Bjørn, P.A., Gargan, P.G., Vollset, K.W., Halttunen, E., Kålås, S., Uglem, I., Berg, M. & Finstad, B. 2014. Effects of salmon lice on sea trout - a literature review. NINA Report 1044, 1-162.

Trondheim november 2014

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-2689-9

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

KVALITETSSIKRET AV

Ola Ugedal, NINA

ANSVARLIG SIGNATUR

Ingeborg Palm Helland, forskningssjef (sign.)

OPPDRAGSGIVER

Fiskeri- og havbruksnæringens forskningsfond (FHF)

FHF prosjektnummer 900950

KONTAKTPERSON HOS OPPDRAGSGIVER

Kjell Maroni

FORSIDEBILDE

Sjøørret fra Espedalselva.

Foto: Tore Wiers, Uni Research Miljø

NØKKEWORD

Lakselus – *Lepeophtheirus salmonis* – parasitt – infestasjon

Sjøørret – *Salmo trutta* – anadrom laksefisk

Litteraturoppsummering – kunnskapsstatus

Akvakultur – lakseoppdrett – fiskeoppdrett

Livshistorie – sjøvandring

Fysiologi – vekst – dødelighet

Bestandseffekt

KONTAKTOPPLYSNINGER

NINA hovedkontor

Postboks 5685 Sluppen

7485 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00

NINA Oslo

Gaustadalléen 21

0349 Oslo

Telefon: 73 80 14 00

NINA Tromsø

Framsenteret

9296 Tromsø

Telefon: 77 75 04 00

NINA Lillehammer

Fakkalgården

2624 Lillehammer

Telefon: 73 80 14 00

www.nina.no

Innhold

SAMMENDRAG	6
UTVIDET SAMMENDRAG	8
Forord	15
1 Introduksjon	16
2 Livshistoriestrategier for sjøørret i sjøfasen	22
2.1 Livshistoriestrategier og sjøvandringens varighet	22
2.2 Tidspunkt for utvandring til sjøen	25
2.2.1 Smoltalder	26
2.2.2 Smoltstørrelse	26
2.2.3 Tidspunkt for utvandring av førstegangsvandrere	26
2.2.4 Tidspunkt for utvandring av veteranvandrere	29
2.3 Tidspunkt for retur fra sjøen	30
2.4 Distanse på sjøvandringer	31
2.5 Habitatbruk i sjøen	32
2.5.1 Habitatbruk	32
2.5.2 Saltvannstoleranse	33
2.5.3 Svømmedybde	33
2.5.4 Progresjon, svømmehastighet og døgnaktivitet	34
2.6 Diett og vekst	35
2.6.1 Diett	35
2.6.2 Vekst	37
2.7 Overlevelse	38
2.8 Spredning og hjemvandring	39
2.9 Oppsummering og konklusjoner	39
2.10 Kunnskapsbehov	41
3 Andre menneskeskapte påvirkningsfaktorer på sjøørret enn lakselus	42
3.1 Påvirkninger i ferskvann	43
3.2 Påvirkninger i sjøen	44
3.3 Påvirkninger som forekommer både i ferskvann og sjøen	45
3.4 Vekselvirkninger mellom påvirkningsfaktorer	45
3.5 Oppsummering og konklusjoner	46
3.6 Kunnskapsbehov	47
4 Historisk tilbakeblikk på undersøkelser av lakselus	48
5 Evaluering av innsamlings- og overvåkingsmetoder	49
5.1 Innsamling av sjøørret	49
5.2 Telling av lus og kvantifisering av lusenivå på sjøørret	51
5.3 Kvantifisering av det potensielle infestasjonstrykket av lakselus på sjøørret	53
5.4 Overvåkingsprogram av lakselusnivå på sjøørret	56
5.5 Utfordringer ved dataanalyser av lakselus på sjøørret	57
5.6 Oppsummering og konklusjoner	58
5.7 Kunnskapsbehov	58

6 Effekter av lakselus på individuelle sjørret i laboratorieundersøkelser	59
6.1 Mekanisk skade på fiskens skinn og vev	59
6.2 Problemer med osmoregulering og fysiologiske stressresponser	59
6.3 Vekst, atferd og sykdomsmotstand	61
6.4 Betydning av tidspunkt for overføring til saltvann og fiskens opprinnelse	62
6.5 Dødelighet.....	62
6.6 Terskelverdier for lakselus	63
6.7 Oppsummering og konklusjoner.....	64
6.8 Kunnskapsbehov.....	65
7 Effekter av lakselus på individuelle sjørret i feltundersøkelser	66
7.1 Mekanisk skade på fiskens skinn og vev	66
7.2 Problemer med osmoregulering og fysiologiske stressresponser	66
7.3 Vekst.....	67
7.4 Atferd og vandringsmønstre.....	67
7.4.1 Prematur tilbakevandring til ferskvann.....	68
7.5 Dødelighet.....	69
7.6 Lakselus og spredning av andre infektive organismer	70
7.7 Oppsummering og konklusjoner.....	70
7.8 Kunnskapsbehov.....	71
8 Lakselusnivå hos vill sjørret.....	72
8.1 Lakselusnivå i områder før eller uten lakseoppdrett.....	72
8.2 Lakselusnivå i områder med lakseoppdrett.....	78
8.3 Oppsummering og konklusjoner.....	79
8.4 Kunnskapsbehov.....	80
9 Sammenheng mellom oppdrettsaktivitet og lakselusnivå på sjørret i kystområder	81
9.1 Oppsummering og konklusjoner.....	82
9.2 Kunnskapsbehov.....	83
10 Bestandseffekter av lakselus.....	84
10.1 Effekter av lakselus på fiskebestander	84
10.2 Bestandsreducerende effekter på sjørret.....	85
10.3 Bestandsreducerende effekter på laks.....	87
10.4 Effekter av lakselus på ulike stadier av sjørretens livshistorie	91
10.5 Effekter av lakselus på sjørretens sjøoverlevelse	91
10.6 Effekter av oppholdstid i sjøen og prematur tilbakevandring til ferskvann.....	92
10.7 Effekt av redusert sjøvekst.....	93
10.8 Økning av ferskvannsstasjonær ørret	94
10.9 Effekt av økt predasjon	95
10.10 Effekter på genetisk forskjellige sjørretbestander	95
10.11 Hva er en sjørretbestand og hvordan kan de påvirkes av redusert overlevelse og vekst i sjøen på grunn av lakselus?	95
10.12 Oppsummering og konklusjoner	98
10.13 Kunnskapsbehov	100

11 Bruk av sjøørret som indikator på lakselusnivå hos laks	102
11.1 Har laks og sjøørret like immunresponser mot lakselus?	102
11.2 Har forskjeller i kroppsstørrelse mellom laks og sjøørret betydning for lakselusnivåene?.....	104
11.3 Vandrer laks og sjøørret fra elvene til sjøen til samme tid?.....	105
11.4 Har laks og sjøørret samme svømmehastigheter gjennom kystområdene?	107
11.5 Kan forskjeller i horisontal habitatbruk (f.eks. åpent vann og midtfjords versus nær land) mellom postsmolt laks og sjøørret påvirke lakselusnivåene?.....	108
11.6 Kan forskjeller i vertikal habitatbruk (dybde og salinitet) mellom laks og sjøørret påvirke lakselusnivåene?	109
11.7 Reflekterer lus på sjøørret som samles inn for overvåking lusnivået på laks med hensyn på fiskens progresjon fra elvemunningen og varighet på eksponering for lus?	111
11.8 Diskusjon	112
11.9 Oppsummering og konklusjoner.....	113
11.10 Kunnskapsbehov	114
12 Konklusjoner.....	117
13 Kunnskapsbehov	121
14 Referanser	125
Presentasjon av forfatterne	143

SAMMENDRAG

Thorstad, E.B., Todd, C.D., Bjørn, P.A., Gargan, P.G., Vollset, K.W., Halttunen, E., Kålås, S., Uglem, I., Berg, M. & Finstad, B. 2014. Effekter av lakselus på sjøørret - en litteraturoppsummering. NINA Rapport 1071, 1-144.

Lakselus er en ekstern parasitt på laksefisk i sjøen. Oppdrettslaks kan også være verter for lakselus, og åpne merder med oppdrettslaks bidrar derfor til økt produksjon av lakselus i kystområdene. Formålet med denne rapporten er å oppsummere kunnskap om effekter av lakselus på sjøørret basert på gjennomgang av internasjonale vitenskapelige publikasjoner i journaler og bøker med fagfelleevaluering (peer-review). Referanser til såkalt "grå litteratur", som tekniske rapporter, er i liten grad inkludert. Undersøkelsene som er gjennomgått omfatter alt fra laboratorie- og feltundersøkelser av effekter på individuelle fisk til undersøkelser av bestandseffekter.

Lakselus spiser vertsfiskens slim, skinn og vev og forårsaker sår og vevsskader. Laboratorie- og feltundersøkelser har vist at lakselus kan forårsake ubalanse i fiskens osmoregulering (dvs. saltregulering), fysiologisk stress, anemi, redusert appetitt og vekst, økt sårbarhet for sekundære infeksjoner, redusert sykdomsmotstand og økt risiko for dødelighet hos individer av sjøørret.

Sjøørret i oppdrettsfrie områder har generelt lave nivå av lakselus. I oppdrettsintensive områder varierer nivået betydelig mellom ulike undersøkelser og områder, fra lave nivå sammenlignbart med oppdrettsfrie områder til så høye nivå at de innebærer en risiko for betydelig økt dødelighet forårsaket av lakselus. Flere undersøkelser har vist høyere lakselusnivå på vill sjøørret nær oppdrettsanlegg sammenlignet med lengre unna. Dette er spesielt fremtredende i områder nærmere oppdrettsanlegg enn 30 km. Blant laksefisk er sjøørret særlig sårbar for lakselus fordi de oppholder seg nær kysten under hele sjøoppholdet, i samme type områder som oppdrettsanleggene gjerne er lokalisert.

Basert på undersøkelsene som er gjennomgått kan det konkluderes med at lakseoppdrett medfører økt mengde lakselus i sjøen, og at til tross for tiltak som rutinemessig gjennomføres av fiskeoppdrettsindustrien så har ville sjøørretbestander i intensive oppdrettsområder blitt negativt påvirket av lakselus ved redusert vekst og økt dødelighet i sjøen. Reduksjonen i ville sjøørretbestander på grunn av lakselus kan i de fleste tilfeller ikke tallfestes på grunn av mangel på omfattende overvåkingsdata og undersøkelser av bestandseffekter.

Bestandseffekter av lakselus har blitt kvantifisert hos laks ved å sammenligne vekst og overlevelse i sjøen hos grupper av utsatt fisk som har blitt kjemisk beskyttet mot lakselus med ubeskyttede kontrollfisk. Det finnes få slike undersøkelser hos sjøørret, men resultatene for laks tyder på en potensiell reduksjon i antall gytefisk på 12-29 % på grunn av lakselus i oppdrettsintensive områder. Undersøkelser hos laks representerer trolig minimumsestimat for dødelighet hos sjøørret ved de samme lokalitetene, fordi laksesmolt vandrer raskt gjennom kystnære områder på vei til oppvekstområdene i havet, mens sjøørreten forblir i de kystnære områdene under hele sjøoppholdet.

Lakselus medfører ikke økt fare for at ørret skal utryddes som art, men lakselus kan endre livshistoriestrategien hos sjøørreten. Siden bare en del av ørreten vandrer til sjøen, vil redusert vekst og overlevelse redusere fordelene med sjøvandring, og kan dermed resultere i seleksjon mot sjøvandring i områder med høye lusnivå. I ekstreme tilfeller kan slik seleksjon medføre at livshistoriestrategien med sjøvandring forsvinner lokalt. Bestander som utnytter små bekker og elver med ustabile miljøforhold i deler av året, og som dermed er

avhengige av å være i sjøen for å overleve gjennom slike perioder, er spesielt sårbare. Bestander i større vassdrag med stabile forhold for ørret gjennom året har mindre risiko for tap av ørreten. En betydelig reduksjon eller tap av sjøvandrende individer kan imidlertid medføre (1) redusert framtidig rekruttering, og (2) redusert eller tapt høstbart overskudd av ørret for fiske.

Tap av vekstmuligheter for ørret i sjøen og redusert rekruttering til gyting kan totalt sett medføre redusert produksjon av ørret, og at det blir færre storvokste individ som gjerne er målet for fiskere. Slike store individ bidrar i tillegg med betydelige bidrag til eggdeponering i bestanden. Effekter av lakselus kan også medføre endret genetisk sammensetning og diversitet blant sjøørret, samt at sjøørretbestander kan endres til å bli mer ferskvannssta-sjonære. Overvåking av ville bestander tyder på at slike endringer allerede har skjedd i noen vassdrag i oppdrettsintensive områder. Det finnes imidlertid få omfattende langtidstudier av sjøørretbestander og undersøkelser av bestandseffekter av lakselus, så kunnskapen om dette er mangelfull.

Hovedtema for denne rapporten er effekter av lakselus på sjøørret, men sjøørretbestander påvirkes også av andre menneskeskapte påvirkninger. Det er lokal og regional variasjon i betydningen av ulike påvirkningsfaktorer, og status for sjøørreten varierer innen utbredelsesområdet. Andre menneskeskapte påvirkningsfaktorer inkluderer klimaeffekter, forurensing, overfiske, og sykdommer forårsaket av virus, bakterier, sopp og andre parasitter. Noen av disse påvirkningene kan knyttes til økt oppdrettsaktivitet, vannkraftproduksjon og andre elvereguleringer, vandringshindre og habitatendringer. Effekter av vekselvirkninger mellom to eller flere slike påvirkningsfaktorer kan være komplekse og uforutsigbare. For sjøørretbestander som er utsatt for negative menneskeskapte påvirkninger både i ferskvann og sjøen, er det behov for koordinerte tiltak.

Det er et godt kunnskapsgrunnlag om effekter av lakselus på individuelle sjøørret, og de viktigste kunnskapsbehovene er knyttet til effekter på bestandsnivå. Tallfesting av reduksjon av ville sjøørretbestander på grunn av økt dødelighet og redusert vekst (og dermed fekunditet) bør være et prioritert forskningsområde. For bedre å forstå bestandseffekter, er det behov for mer detaljert og omfattende kunnskap om sjøørretens vandringsatferd i sjøen, hvilke områder i sjøen de benytter og sårbarhet for lakselusinfestasjon. Sammenlignet med laks er sjøørretbestander relativt dårlig undersøkt, overvåket og kartlagt. Dermed er status for sjøørreten og basiskunnskap om hvilke menneskeskapte faktorer som påvirker dem for mange vassdrag ikke godt nok kjent.

Eva B. Thorstad, Norsk institutt for naturforskning, eva.thorstad@nina.no

Christopher D. Todd, University of St Andrews, Skottland, cdt@st-andrews.ac.uk

Pål Arne Bjørn, Havforskningsinstituttet, paal.arne.bjorn@imr.no

Patrick G. Gargan, Inland Fisheries Ireland, Irland, paddy.gargan@fisheriesireland.ie

Knut Wiik Vollset, Uni Research Miljø, knut.vollset@uni.no

Elina Halttunen, Havforskningsinstituttet, elinah@imr.no

Steinar Kålås, Rådgivende Biologer AS, steinar.kalas@radgivende-biologer.no

Ingebrigt Uglem, Norsk institutt for naturforskning, ingebrigt.uglem@nina.no

Marius Berg, Norsk institutt for naturforskning, marius.berg@nina.no

Bengt Finstad, Norsk institutt for naturforskning, bengt.finstad@nina.no

UTVIDET SAMMENDRAG

Her gis det et sammendrag av hvert kapittel i rapporten.

Introduksjon

Lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) er en ekstern parasitt på laksefisk i sjøen. Oppdrettslaks kan også være verter for lakselus, og åpne merder med oppdrettslaks (*Salmo salar*) har ført til en sterk økning i antallet verter for lakselus. Dette bidrar dermed til økt produksjon av lakselus i kystområdene. Oppdrettsaktivitet har ikke utvidet utbredelsesområdet for lakselus, men effektene av lakselus på ville laksefisk er potensielt problematiske i områder med intensiv lakseoppdrett i Irland, Norge, Skottland og andre land. Formålet med denne rapporten er å oppsummere eksisterende kunnskap om effekter av lakselus på sjøørret (*Salmo trutta*) basert på gjennomgang av internasjonale vitenskapelige publikasjoner i journaler og bøker med fagfellevurdering (peer-review).

Lakselus klekkes som naupliuslarver fra eggstrengene til voksne hunnlus. De har to planktoniske og frittsvømmende naupliusstadier. Ved det tredje skallskiftet omdannes de til kopepoditter, som er det infektive stadiet der de må finne en vertsfisk for å overleve. Etter at de har festet seg til en vertsfisk, omdannes kopepoditten til det første av to fastsittende chalimusstadier, som etterfølges av ytterligere to skallskifter til preadult og voksent stadium. Lakselus bruker raspende munnleder til å spise av vertsfiskens slim, skinn og vev, og kan forårsake sår og vevsskader.

Ørret gyter i ferskvann, og det finnes både ferskvannsstasjonære og anadrome (sjøvandrende) bestander. Anadrom ørret kalles sjøørret. I anadrome bestander foretar en del av, eller alle, individene vandring til sjøen for å spise. Innen bestander er det liten genetisk forskjell mellom de sjøvandrende og ferskvannsstasjonære individene, og det kan være betydelig krysning mellom dem. Den anadrome livshistoriestrategien er et trekk som styres av flere gener og miljøpåvirkninger.

Livshistoriestrategier for sjøørret i sjøfasen

Kunnskap om hvor og når sjøørreten er i sjøen er nødvendig for å kunne evaluere sårbarheten for lakselusinfestasjoner, utvikle, forbedre og tolke overvåkningsmetoder, samt utvikle og evaluere tiltak for å redusere effekten av lakselus på ville bestander. Å forstå hvordan lakselus påvirker livshistorietrekk, som sjøvandring, er også viktig for å forstå effekter av lakselus på bestandsnivå.

Det er betydelig variasjon i livshistoriestrategier hos sjøørret, særlig knyttet til tidspunkt og varighet av sjøvandring. En større andel av sjøørreten er hunner enn hanner, trolig fordi hunner har større fordel av å oppnå stor kroppsstørrelse ved at de får økt eggantall.

Sjøørretsmolten forlater vanligvis elvene og kommer til sjøen for første gang om våren eller forsommeren, mellom februar og juni. Smolten er vanligvis 1-8 år gamle og 10-25 cm lange, og dette varierer med breddegrad og innen og mellom bestander. Sjøørret kan også vandre til sjøen for første gang på andre tider av året. Postsmolt av sjøørret kan oppholde seg i sjøen kun noen måneder om sommeren og deretter returnere til ferskvann for å overvintre, og deretter regelmessig vandre til sjøen og sommeren og tilbake til ferskvann om vinteren. De kan gyte etter første sommer i sjøen, men det er kanskje vanligere at de gyter i andre eller tredje året etter smoltifisering.

Sjøørreten returnerer ikke nødvendigvis til ferskvann etter første sommer i sjøen, men de kan bli værende kontinuerlig i sjøen gjennom sommer og vinter inntil de kjønnsmodnes og returnerer til ferskvann for gyting påfølgende år eller senere. Sjøørret forekommer vanlig i sjøen om vinteren, både i sørlige og nordlige deler av utbredelsesområdet. Varigheten og tidspunktet for sjøvandring er trolig et resultat av en balanse mellom gevinst i form av

vekstmuligheter og kostnader i form av økt dødelighetsrisiko i de ulike leveområdene, og den overordnet mest gunstige strategien kan variere både mellom individer og bestander. Strategien med å bli værende i sjøen om vinteren er trolig vanligere i bestander fra små vassdrag med ustabile og ugunstige forhold for sjøørreten om vinteren. Sjøørret fra små bekker og kystvassdrag med lite vann og perioder med tørke kan oppholde seg i ferskvann bare en liten periode etter klekking og deretter leve i sjøen resten av livet unntatt korte turer til ferskvann for å gyte.

Sjøørreten lever i kystområdene og foretar ikke lange vandringer til åpne havområder. De kan imidlertid vandre ut i åpent kystvann som i Østersjøen og Nordsjøen. Sjøørreten oppholder seg vanligvis innen 80 km eller mindre fra hjemelva si, men noen individer kan foreta lengre vandringer. Det er eksempler på gjenfangster av sjøørret mer enn 500 km fra elva hvor de ble merket. De fleste sjøørretene i sjøen oppholder seg trolig kun opp til noen kilometer fra hjemelva si.

Sjøørreten kan oppholde seg både i brakkvann, estuarier og i fullt sjøvann. Postsmolten kan ha en tendens til å oppholde seg nær elvemunninger og nær land, særlig i de første ukene og månedene av sjøoppholdet. Sjøørreten oppholder seg hovedsakelig nær vannoverflaten når de er i sjøen, i de øverste 1-5 m av vannmassene, men med dykk ned til nesten 30 m dybde. Dødelighet i sjøen synes å være påvirket av tetthetsuavhengige og ikke tetthetsavhengige faktorer.

Sjøørreten er blant de minst undersøkte laksefiskene i sjøfasen. Kun få sjøørretbestander har blitt langtidsovervåket. Det finnes lite informasjon om status for sjøørretbestander i mange områder på de britiske øyer og i Skandinavia. Det finnes også lite informasjon om naturlig variasjon i sjøoverlevelse, om hovedårsaker til dødelighet, og hvordan og hvorfor sjøoverlevelse varierer over tid og mellom områder.

Andre menneskeskapte påvirkningsfaktorer på sjøørret enn lakselus

Tilstanden for sjøørretbestander og fiske etter sjøørret varierer med påvirkninger av lokale og regionale faktorer gjennom utbredelsesområdet. Menneskeskapte faktorer som kan påvirke sjøørret i ferskvann er forsuring, annen forurensing (f.eks. fra landbruk, veier og bergverk), kraftregulering, andre reguleringer av vannføring, vandringshindre og habitatendringer. I sjøen, i tillegg til lakselus, kan mulige påvirkningsfaktorer være konstruksjoner som havner, moloer, bruer, oppdrettsanlegg og annen industri. Det finnes imidlertid lite kunnskap om hvordan slike strukturer og tilknyttet aktivitet kan påvirke sjøørreten. Klimaendring, overbeskatning i fiske, samt økt risiko for sykdommer forårsaket av økt mengde eller introduksjoner av nye virus, bakterier, sopp og parasitter knyttet til fiskeoppdrett, er også faktorer som kan påvirke sjøørreten både i ferskvann og i sjøen. Det er lokal og regional variasjon i hvilke menneskeskapte påvirkningsfaktorer som har størst betydning.

Flere menneskeskapte faktorer kan virke samtidig på sjøørretbestander, og det er ofte vanskelig å isolere og analysere effektene av enkeltfaktorer for ville bestander. Resultater av vekselvirkninger mellom ulike faktorer kan være komplekse, ikke-lineære og uforutsigbare.

Klimaendring er en faktor som vil ha betydning for effekten av mange andre menneskeskapte påvirkninger, inkludert effekter av lakselus. Negative effekter av lakselus kan bli mer alvorlig over større geografiske områder som et resultat av klimaendring, og nordlige sjøørretbestander kan i økende grad bli negativt påvirket. Sjøørretbestander med redusert bestandsstørrelse og genetisk variasjon, samt med redusert variasjon i livshistoriestrategier på grunn av andre påvirkninger, vil være mindre robuste til å tilpasse seg raske klimaendringer.

Historisk tilbakeblikk på undersøkelser av lakselus

I oppdrett forekom de første observerte lakselusutbruddene i norske oppdrettsanlegg på 1960-tallet, like etter at lakseoppdrett i sjøen startet. Lignende utbrudd forekom i skotske lakseoppdrettsanlegg fra midten av 1970-tallet. I Irland ble for første gang vill sjøørret med store mengder lakselus og i dårlig fysisk tilstand registrert å returnere prematurt til ferskvann i 1989-1991. Det samme fenomenet ble dokumentert i Norge fra tidlig på 1990-tallet. Siden da har et stort antall fysiologiske og økologiske undersøkelser blitt gjennomført, og disse utgjør grunnlaget for denne rapporten. Undersøkelsene omfatter effekter av lakselus på individuelle fisk i laboratorier, feltundersøkelser og analyser av bestandseffekter.

Evaluering av innsamlings- og overvåkingsmetoder

Innsamling av presise og representative data om lakselusnivå for vill sjøørret er utfordrende på grunn av variasjonen i livshistorie, atferd og interaksjoner både hos verten og parasitten. Som for mange andre parasitter, er lakselus ofte skjevt fordelt mellom individer av vertsfisken. Dette medfører at noen få individer av vertsfisken har veldig store antall lakselus. En av de grunnleggende utfordringene ved innsamling av fisk er at sannsynligheten for å fange individuelle fisk kan være avhengig av deres lusenivå. For eksempel kan tungt infiserte fisk ha returnert til ferskvann eller allerede dødd i sjøen på grunn av effektene av lakselus, og det er derfor fare for å ekskludere fiskene med de høyeste lusenivåene fra innsamlingen. Undersøkelser basert på innsamling av sjøørret i eller nær elvemunninger kan derimot medføre overestimat av lusenivåene hvis det er hovedsakelig prematurt tilbakevandret sjøørret til ferskvann som samles inn. Elvemunninger brukes imidlertid også av fisk som nettopp har kommet ut i sjøen og som ikke er smittet med lakselus enda, og innsamling av mye slik fisk kan medføre et underestimat av lusenivå. Denne naturlige variasjonen og kompleksiteten i utbredelse stiller krav til datainnsamling og analyser, og det er behov for en stor mengde data for å beskrive statistiske sammenhenger mellom parasittmengde og forekomst av lakselus på den ville fisken. I tillegg er det flere metodiske utfordringer knyttet til praktisk datainnsamling, som fangstredskap, telling av lus og analysemetoder, som må tas hensyn til under planlegging og gjennomføring av datainnsamlingen og overvåkingen.

Effekter av lakselus på individuelle sjøørret i laboratorieundersøkelser

Laboratorieundersøkelser har vist at lakselus kan forårsake ubalanse i osmoregulering (dvs. saltbalansen), fysiologisk stress, anemi, redusert appetitt og vekst, økt sårbarhet for sekundære infeksjoner, redusert sykdomsmotstand og dødelighet hos individer av sjøørret. Problemer med saltbalansen er trolig forårsaket både av den mekaniske skaden på skinn og vev, samt en mer generell fysiologisk stressrespons. Mekanisk skade på barrieren mellom fiskekroppen og sjøvannet medfører økt lekkasje av vann fra fisken, og påvirker dermed fiskens saltbalanse.

Et stort antall chalimuslarver på finnene kan forårsake stor vevsskade, men det er de såkalte mobile preadulte og voksne stadiene av lakselus som forårsaker de aller mest alvorlige vevsskadene. Fysiologiske stressresponser kan forårsakes av chalimuslarver, særlig for fisk med et stort antall larver. Stressresponser er mer alvorlige når lakselus har utviklet seg til mobile stadier. Dødelighet av sjøørret på grunn av lakselus begynner å skje 10-20 dager etter at fisken har blitt eksponert for kopepoditter i laboratorieundersøkelser, det vil si når lusene har utviklet seg til preadulte og voksne stadier.

Effekter av lakselus på individuelle sjøørret i feltundersøkelser

Det er samsvar mellom resultater fra laboratorie- og feltundersøkelser når det gjelder hvordan lakselus medfører mekanisk skade på vertsfisken, fysiologiske responser, og redusert vekst og overlevelse. Feltundersøkelser har bekreftet laboratorieundersøkelser som viser at lakselus kan forårsake problemer med saltbalansen, fysiologiske stressresponser, anemi, redusert vekst, økt sårbarhet for sekundære infeksjoner og økt dødelighet. Feltundersøkelser har også bekreftet at problemer med saltbalansen oppstår allerede ved mode-

rate nivå av lakselus. Vertsfiskens stressrespons øker med økende lakselusnivå. Chalimuslarver kan forårsake betydelig vevsødeleggelse hos vertsfisken når de forekommer i store antall.

Prematur tilbakevandring av sjøørret med store mengder lakselus til ferskvann har blitt dokumentert både i Irland, Skottland og Norge. Prematur tilbakevandring tolkes som en adaptiv respons hos vertsfisken på problemer med saltbalansen forårsaket av lakselus. Retur til ferskvann kan på kort sikt medføre at fisken gjenvinner saltbalansen og overlever. Retur til ferskvann medfører også at fisken etter hvert mister lakselusene, fordi lakselus har lav ferskvannstoleranse. På lang sikt blir imidlertid veksten og framtidig fekunditet for individer betydelig redusert når sjøvandringen blir forkortet på grunn av lakselus.

Lakselusnivå hos vill sjøørret

Lakselus på sjøørret i områder uten oppdrettsaktivitet, eller i områder undersøkt før etablering av oppdrettsanlegg, forekommer generelt i lave antall (dvs. med lave intensiteter, som er beregning av antall lus per fisk basert kun på de individene som har lus), selv om andel fisk med lus (dvs. prevalens) kan være høy mot slutten av sommeren. Naturlig nivå av lakselus på sjøørret i oppdrettsfrie områder kan være så lavt som 0-3 lus per fisk, med en prevalens på 0-20 % sent på vinteren og våren. Dette kan øke til en topp opp mot 4-8 lus per fisk og høyere prevalens på sensommeren og høsten. Selv i oppdrettsfrie områder kan noen få sjøørret ha lakselusnivå som er så høye at de kan ha negative effekter på vekst og overlevelse hos vertsfisken.

Det er ingen publiserte registreringer av store lakselusutbrudd (epizootier) på vill sjøørret i oppdrettsfrie områder. Det finnes imidlertid registreringer av slike utbrudd på andre ville laksefisk i Canada fra årene 1939-1940. Store utbrudd av lakselus ser ikke ut til å ha vært et vanlig fenomen i ville sjøørretbestander eller hos andre laksefisk i oppdrettsfrie områder.

Lakselusnivå for sjøørret i oppdrettsintensive områder varierer betydelig mellom undersøkelser, fra lave nivåer sammenlignbart med oppdrettsfrie områder til så høye nivå at det er en betydelig risiko for dødelighet forårsaket av lakselus. I områder der sjøørreten har høye lusenivå er det sjelden at det registreres voksne lus på fisken, og chalimusstadier dominerer. Dette kan skyldes høye nivå av luse-larver i området. Det kan også skyldes at fisk med preadulte og voksne stadier med lus ikke blir effektivt fanget fordi de allerede har dødd, eller de kan ha returnert til ferskvann før lusene utviklet seg til mobile stadier.

Storskala feltundersøkelser i Irland, Skottland og Norge har vist økt risiko for dødelighet hos sjøørret på grunn av lakselus i områder med høye lusenivå. På grunn av usikkerhet om hvor representative innsamlet fisk er for hele bestander, er det vanskelig å utlede disse dataene til tallfestede estimat av bestandseffekter i oppdrettsintensive områder.

Sammenheng mellom oppdrettsaktivitet og lakselusnivå på sjøørret i kystområder

Flere feltundersøkelser har vist en sammenheng mellom oppdrettsanlegg for laks og lakselusnivå hos vill sjøørret, med økte lusenivå for sjøørret nær oppdrettsanlegg. Flere undersøkelser har vist økte lusenivå hos sjøørret særlig innenfor 30 km fra de nærmeste oppdrettsanleggene. Økte lusenivå kan også registreres lengre unna oppdrettsanlegg enn dette, og modeller har vist at planktonstadiet av lakselus kan spres lengre enn 100 km. Hvor langt og i hvilken retning spredningen skjer kommer an på mange faktorer, som lusenenes utviklingshastighet, vanntemperatur, vannstrømmer og salinitet. Flere undersøkelser har også vist sammenhenger mellom lusenivå på vill sjøørret og hvilket stadium av produksjonssyklusen fisken i nærliggende oppdrettsanlegg er i. Det er også vist økte lakselusnivå med økt biomasse av oppdrettsfisk i nærliggende anlegg.

Bestandseffekter av lakselus

Storskala feltundersøkelser av vekst og overlevelse i sjøen hos grupper av utsatt fisk kjemisk beskyttet mot lakselus sammenlignet med ubehandlede kontrollgrupper har bidratt til

å kunne kvantifisere bestandseffekter av lakselus. Det er gjort få slike undersøkelser av sjøørret, men det er gjort flere relevante undersøkelser av laks. Som forventet er det stor variasjon i effekter av lakselus mellom år, regioner og elver, med det er generelt færre ubeskyttede fisk som returnerer til elvene etter sjøoppholdet enn blant dem som er kjemisk beskyttet mot lus (gjennomsnittlig rapportert relativ risiko fra 1.14:1-1.41:1). Resultatene viser at lakselus potensielt har en betydelig negativ effekt på sjøoverlevelsen hos laks. Metaanalyser og langtidsundersøkelser, og like resultater fra et økende antall undersøkelser i Irland og Norge, støtter at dette er nivåene (dvs. gjennomsnittlig 12-29 % færre gytefisk) som kan forventes for laks på grunn av lakselus. En omfattende metaanalyse av alle publiserte data viste at kjemisk behandling mot lakselus hadde en betydelig positiv effekt på overlevelse fra utsetting som smolt til de returnerte som voksne, med estimert relativ risiko mellom behandlet og ubehandlet fisk på 1.29:1.

Luseindusert dødelighet fra undersøkelser av laks, som beskrevet i avsnittet over, kan betraktes som minimumsestimat for dødelighet hos sjøørret på samme lokaliteter. Det finnes kun én lignende undersøkelse for sjøørret, der overlevelse for behandlet fisk var 3,4 % og for ubehandlet fisk 1,8 %. Selv om disse overlevelsesnivåene er lave så er de signifikant forskjellige mellom behandlet og ubehandlet sjøørret. Resultatene tyder på at det kan være en betydelig effekt av lakselus i form av redusert mengde voksne gytefisk i noen bestander, i dette tilfellet en halvering.

Økt dødelighet i sjøen, som dødelighet på grunn av lakselus, resulterer generelt i en proporsjonal reduksjon i antall voksne gytefisk. Siden sjøørreten i større grad er hunner enn hanner vil enhver reduksjon i sjøoverlevelse kunne medføre redusert eggdeponering og dermed redusert rekruttering i større grad enn om andelen sjøvandrende individer var lik mellom kjønnene.

Den store forekomsten og geografiske utbredelsen av ferskvannsstasjonær ørret medfører at en marin påvirkningsfaktor som lakselus ikke kan øke faren for at ørreten utrykkes som art. Siden ørreten er en delvis anadrom art, vil imidlertid redusert vekst og økt dødelighet i sjøen redusere fordelene med sjøvandring for individer i anadrome bestander, og dette kan føre til seleksjon mot anadromi i områder med høye lusenivå.

Reduksjon, og i noen tilfeller sammenbrudd av sjøørretbestander, har blitt knyttet til økt lakselusproduksjon fra oppdrettslaks i flere oppdrettsintensive områder i Irland, Skottland og Norge. Denne reduksjonen av ville sjøørretbestander på grunn av luseindusert dødelighet og redusert vekst kan imidlertid i de fleste tilfeller ikke kvantifiseres på grunn av mangel på overvåkingsdata og undersøkelser av effekter på bestandsnivå. I tillegg kan det også være stor variasjon i størrelse på gytebestander mellom år av andre årsaker enn effekter av lakselus fra oppdrettsanlegg. Selv om det er vist at effekter av lakselusinfestasjoner på sjøørretbestander kan være betydelige, er effekter vanskelig å isolere fra andre potensielle påvirkninger.

Bruk av sjøørret som indikator på lakselusnivå hos laks

Innsamling og analyser av sjøørret frambringer data på lakselusnivå mellom ulike områder og over tid som også er relevante og verdifulle for vurdering av risiko for effekter av lakselus på laks. Forskjeller i vandringsatferd og habitatbruk i sjøen mellom sjøørret og laks kan imidlertid medføre at artene har ulik risiko for å få lakselus.

For å bruke sjøørreten som en indikator for infeksjonsrisiko og kvantitative konklusjoner om lusenivå hos laks, bør kunnskap om lokale miljøforhold benyttes for å vurdere (1) hvordan kroppsstørrelse hos sjøørreten som fanges for overvåking kan påvirke lusenivået sammenlignet med mindre postsmolt av laks, (2) om utvandringen fra ferskvann til sjøen hos de to artene skjer til samme tid, (3) varigheten på eksponering for lakselus, (4) hvilke områder sjøørreten har vandret gjennom og oppholdt seg i før de ble fanget, (5) hvordan

ferskvannslag, brakkvann og fiskens vertikale vandringer i området kan ha påvirket lusnivåene, og (6) om sjøørreten som fanges kan ha oppholdt seg i lengre tid i ferskvannspåvirkede områder nær elvene.

For å øke presisjonen ved bruk av sjøørret som indikator på lusnivå hos laks, er det behov for å analysere data separat for postsmolt og større sjøørret, og også analysere de ulike lusestadiene hver for seg. Sjøørret kan ikke brukes i overvåking alene for å vurdere lusnivå hos postsmolt laks, men sjøørret kan brukes sammen med andre metoder for å analysere de generelle lusnivåene.

Konklusjoner

Undersøkelsene som er vurdert i denne rapporten viser at lakseoppdrett øker mengden lus i sjøen, og at lakselus i intensive oppdrettsområder har påvirket sjøørretbestander negativt. Effektene av lakselus på sjøørret kommer til uttrykk som økt dødelighet og redusert vekst i sjøen. Disse konklusjonene baseres på omfattende undersøkelser av effekter av lakselus og inkluderer:

- 1) Undersøkelser av individuelle sjøørret i laboratorie- og feltundersøkelser som dokumenterer (i) vevsødeleggelse, (ii) problemer med osmoregulering og andre fysiologiske stressresponser, (iii) redusert vekst, og (iv) økt sårbarhet for sekundære infeksjoner og redusert sykdomsmotstand.
- 2) Undersøkelser som dokumenterer prematur tilbakevandring til ferskvann av sjøørret med høye nivå av lakselus. Prematur tilbakevandring kan medføre økt overlevelse og redusert lusnivå for individer, men reduserer vekstpotensialet og dermed potensiell framtidig fekunditet fordi tiden de oppholder seg i sjøen blir redusert. Sjøørret med betydelige skader i skinnen kan også være mer sårbare for sopp og bakterieinfeksjoner i ferskvann enn uskadd fisk.
- 3) Undersøkelser basert på fangststatistikk og rutinemessig bestandsovervåking ved bruk av fiskefeller som har vist endringer i bestandsstørrelser og endrede livshistoriekarakteristikk knyttet til lakselus.
- 4) Overvåking av lusnivå hos vill fisk.
- 5) Sammenligning av lusnivå i oppdrettsintensive og mindre oppdrettsintensive områder.
- 6) Indikasjoner på bestandeffekter hos sjøørret basert på overvåking av lakselusnivå i feltundersøkelser sett i sammenheng med terskelnivå for fysiologisk stress og dødelighet hos individuelle fisk fastsatt ut fra eksperimentelle undersøkelser.

Kombinert kunnskap fra undersøkelsene som er gjennomgått i denne rapporten viser at lakselus har hatt en generell negativ effekt på sjøørret i intensivt oppdrettede områder i Irland, Skottland og Norge. Prematur tilbakevandring til ferskvann, redusert vekst og økt dødelighet i sjøen på grunn av økte lakselusnivå innebærer (1) reduksjon i antall og kroppsstørrelse for sjøørret som vandrer tilbake til ferskvann for gyting, og (2) et redusert eller eliminert høstbart overskudd for sportsfiske og kommersielt fiske.

I ekstreme tilfeller kan redusert vekst og økt dødelighet i sjøen resultere i tap av lokale sjøørretbestander, særlig i vassdrag som har ugunstige forhold i ferskvann for ørret i enkelte perioder av året. For større vassdrag med brukbare forhold for sjøørret gjennom hele året er det trolig ikke en stor risiko for totalt tap av ørretbestander, men en betydelig reduksjon eller tap av anadrom livshistoriestrategi (dvs. sjøvandring) kan resultere i endret genetisk sammensetning av bestanden, etablering av bestander karakterisert av ferskvannsstasjonaritet og kanskje redusert genetisk diversitet og mindre variasjon i livshistoriekarakteristikk. Tapet av gode vekstmuligheter i sjøen kan også medføre lavere total forekomst av ørret, redusert rekruttering og tap av de store individene som er populære blant fiskere. De store gytefiskene bidrar også uforholdsmessig mye til eggdeponering, og bør derfor kanskje være sentrale for bevaringsstrategier. Overvåkingsundersøkelser tyder på at økologiske endringer alt kan ha skjedd for sjøørretbestander og vassdrag i oppdrettsintensive

områder. En generell mangel på langtidsovervåking av sjøørretbestander og undersøkelser av bestandseffekter medfører at det generelt er vanskelig å vurdere faktiske bestandsendringer.

Kunnskapsbehov

Status for sjøørretbestander og forståelse av menneskeskapt påvirkningsfaktorer som potensielt kan påvirke dem er for mange vassdrag ikke godt nok kjent. Sammenlignet med laks har sjøørretbestander blitt lite undersøkt, overvåket og kartlagt. Spesielt når det gjelder atferd og overlevelse under sjøoppholdet finnes det lite kunnskap om sjøørreten sammenlignet med mange andre arter laksefisk. Det er behov for mer kunnskap om sjøvandring og hvilke områder de bruker, sett i sammenheng med marin akvakultur.

Effekter av lakselus på sjøørret er et relativt godt undersøkt tema, med et stort antall publiserte undersøkelser, som vist i denne rapporten. Effektene av lakselus på individer av sjøørret er godt dokumentert, både gjennom laboratorie- og feltundersøkelser, mens de viktigste kunnskapsbehovene er knyttet til effekter på bestandsnivå og til å kunne kvantifisere reduksjonen av ville bestander på grunn av økt dødelighet og redusert vekst for individuelle fisk på grunn av lakselus. For å kunne evaluere effekter av lakselus på sjøørretbestander er det behov for flere felteksperiment med sammenligning av overlevelse og vekst under sjøoppholdet mellom fisk behandlet kjemisk mot lakselus og ubehandlede kontrollgrupper.

Forord

Formålet med denne rapporten er å oppsummere kunnskap om effekter av lakselus på sjøørret, for å skaffe akvakulturnæring, forvaltning og forskere en oppdatert kunnskapsstatus. Kunnskapsmangler er også identifisert. Kunnskapsoppsummeringen er hovedsakelig basert på internasjonale publikasjoner i uavhengige journaler med fagfellevurdering (peer-review) og bøker som er alminnelig tilgjengelige via søkebasen og bibliotek. I noen tilfeller der de er spesielt relevante er observasjoner og data publisert i tekniske rapporter også referert til.

Forfatterne av rapporten utgjør en internasjonal gruppe av forskere fra ulike institusjoner i Irland, Norge og Skottland. En referansegruppe ble etablert som rådgivere for forfatterne av rapporten. Medlemmene av referansegruppa var Morten A. Bergan (NINA), Jan G. Davidsen (NTNU), Geir Magne Knutsen (Bremnes Seashore AS) and Ketil Rykhus (Fiskeri- og havbruksnæringens landsforening, FHL).

Prosjektet ble finansiert av Fiskeri- og havbruksnæringens forskningsfond (FHF, prosjektnummer 900950). Forfatterne av rapporten vil gjerne takke FHF for økonomisk støtte. I tillegg vil vi takke Kjell Maroni, FHF, for samarbeidet under gjennomføring av prosjektet. Vi takker også Torgeir B. Havn for hjelp med å redigere referanselista og NINA biblioteket, spesielt Ruth Bergmann, for hjelp med å framskaffe litteratur. Til slutt vil vi takke medlemmer av referansegruppa og Ola Ugedal (NINA) for å lese gjennom og gi kommentarer til tidligere versjoner av rapporten.

Rapporten ble opprinnelig skrevet og utgitt på engelsk (Thorstad et al. 2014, NINA Rapport nr. 1044). Oversettelsen til norsk fra originalutgaven er gjort av Eva B. Thorstad.

November 2014

Bengt Finstad
prosjektleder

1 Introduksjon

Lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) er en ekstern parasitt på laksefisk i sjøen (**boks 1**). Lakselus forekommer naturlig på villfisk i Nord-atlanteren og det nordlige Stillehavet. Akvakulturaktivitet har ikke bidratt til å utvide leveområdet, men oppdrettslaks i åpne merder har ført til en sterk økning i antallet verter for lakselus og dermed til økt produksjon av lakselus i mange kystområder. Effekter av lakselus på bestander av ville laksefisk er potensielt problematisk i områder med intensiv lakseoppdrett (*Salmo salar*) i Irland, Norge, Skottland og andre land (Finstad et al. 2011). Blant laksefisk er sjøørret (sjøvandrende form av ørret *Salmo trutta*, **boks 2**) kanskje mest sårbare for lakselus fordi de oppholder seg i kystområder under sjøvandringen, der tettheten av oppdrettsanlegg er størst. I motsetning til sjøørret så vandrer postsmolt av laks raskt gjennom de kystnære områdene på vei til oppvekstområdene i havet, selv om laksen i noen fjorder har lange vandringar på mer enn 100 km før de kommer ut i åpent hav.

Ørret har vært en av de mest populære fiskene blant europeiske fiskere gjennom århundrer, og er ettertraktet på grunn av at de er spreke sportsfisk og har god matkvalitet. Arten er derfor spredt av mennesker til mange land utenfor det naturlige utbredelsesområdet, og ørreten har nå en verdensomfattende utbredelse (Klemetsen et al. 2003). Sjøørret har høy kulturell og økonomisk verdi som ressurs for sportsfiske både i ferskvann og sjøen (Harris & Milner 2006, Butler et al. 2009). Siden sent på 1980-tallet og tidlig på 1990-tallet har en del sjøørretbestander i Vest-Europa, inkludert Norge, Skottland og Irland, blitt betydelig redusert, og dette har i mange tilfeller blitt knyttet til utviklingen av fiskeoppdrett i åpne merder med økt produksjon av lakselus og økte nivå av lus på vill sjøørret (Tully & Whelan, 1993, Gargan et al. 2003, 2006a,b, Butler & Walker 2006, Skaala et al. 2014b).

Formålet med denne rapporten er å oppsummere eksisterende kunnskap om effekter av lakselus på sjøørret. Oppsummeringen er basert på en gjennomgang av internasjonale vitenskapelige publikasjoner i journaler og bøker med fagfelleevaluering (peer-review). Det finnes en betydelig mengde såkalt «grå litteratur» om temaet. Grå litteratur inkluderer tekniske rapporter og annet materiale som ikke er tilgjengelig gjennom vanlige søkebasen og som ikke har en uavhengig fagfelleevaluering. For å etablere en solid og grunnleggende kunnskapsbase om effekter av lakselus på sjøørret har vi fokusert primært på internasjonale publikasjoner i vitenskapelige journaler og bøker som har gjennomgått uavhengig fagfelleevaluering før publisering, og som er tilgjengelig gjennom litteratursøkebasen og bibliotek. Observasjoner og data publisert i tekniske rapporter har blitt referert til kun i noen få tilfeller. Når slike referanser er brukt, er det påpekt i teksten at referansen er en teknisk rapport. Vi vil gjerne påpeke viktigheten av å publisere viktige data gjennom kvalitetskontrollerte kanaler, og dermed tilgjengeliggjøre resultater til et bredt vitenskapelig publikum. På denne måten blir resultater gjort tilgjengelig for mulig kritikk fra andre forskere etter publisering. Dette er ikke bare en oppfordring til andre forskere, men også til oppdragsgivere til å bidra med tilstrekkelig finansiering til at forskere kan publisere arbeidet i internasjonale journaler i tillegg til i tekniske rapporter.

Litteratursøk for denne rapporten ble gjort gjennom Thomson Reuters Web of Science database og ProQuest Biological Sciences database med ulike kombinasjoner av søkeordene "sea trout", "brown trout", "*Salmo trutta*", "salmon lice", "sea lice", "*Lepeophtheirus salmonis*" og "marine migration". I tillegg har flere av forfatterne av rapporten jobbet med forskning på lakselus og sjøørret i mange år, og deres samlinger av litteratur ble også benyttet. Referanselister i aktuelle publikasjoner ble også gjennomgått. Formålet var å dekke publikasjoner om effekter av lakselus på sjøørret så omfattende som mulig.

Det finnes flere tidligere kunnskapsoppsummeringer om effekter av lus på ville laksefisk publisert i internasjonale journaler eller bøker (f.eks. Pike & Wadsworth 1999, Todd 2007, Ford & Myers 2008, Costello 2009, Finstad et al. 2011, Finstad & Bjørn 2011, Torrissen et al. 2013). Denne rapporten skiller seg fra tidligere kunnskapsoppsummeringer ved at den i større grad dekker effekten av lakselus på sjøørret spesielt. Tidligere kunnskapsoppsummeringer har omfattet laksefisk og lus generelt, inkludert effekter av skottelus *Caligus elongatus*, og laks har gjerne vært grundigere dekket enn sjøørret. Denne rapporten omfatter altså primært, men ikke utelukkende, sjøørret og lakselus. For eksempel i kapittel 10 er det en oppsummering av resultater fra storskala undersøkelser av utsettinger av laks som er kjemisk beskyttet mot lakselus, fordi disse er relevante for sjøørret.

Formålene med rapporten er spesifikt å:

- Utarbeide en omfattende og oppdatert kunnskapsoppsummering om effekter av lakselus på sjøørret til bruk for aktører i akvakulturindustrien og blant forvaltere og forskere. Dette inkluderer fysiologiske og patologiske effekter på individuelle fisk undersøkt i laboratorieundersøkelser, verifisering av effekter fra feltundersøkelser og effekter på bestandsnivå (kapittel 6-10).
- Beskrive historisk utvikling av forskning på lakselusinfestasjoner og effekter av lakselus på sjøørret (kapittel 4).
- Evaluere innsamlingsmetoder for vill sjøørret samt metoder og analyser for overvåking av lusenivå i ville sjøørretbestander (kapittel 5).
- Evaluere bruk av resultater fra sjøørret for å estimere lakselusnivå hos vill laksesmolt (kapittel 11).
- Oppsummere kunnskap om livshistorie, habitatbruk og vandringsmønstre for sjøørret i sjøen, som er relevant for potensiell eksponering for, og effekter av, lakselus (kapittel 2).
- Diskutere effektene av lakselus versus andre påvirkninger på ville sjøørretbestander (kapittel 3, 10 og 12).
- Identifisere kunnskapsmangler og forskningsbehov (på slutten av hvert kapittel samt kapittel 13).

Boks 1 Lakselus og deres livssyklus

Lakselus, med det vitenskapelige navnet *Lepeophtheirus salmonis*, er en marin parasittisk copepode som tilhører familien Caligidae. De forekommer hovedsakelig på laksefisk i Nord-atlanteren, men også i det nordlige Stillehavet (Pike & Wadsworth 1999). Lakselus i Atlanterhavet og Stillehavet betraktes som ulike underarter (Skern-Mauritzen et al. 2014). Lakselus er planktoniske og frittlevende i sjøen i de første larvestadiene etter klekking, før de fester seg eksternt til vertsfisken ved senere livsstadier.



Livssyklusen for lakselus består av fem faser, som er nauplius, kopepoditt, chalimus, preadult og voksen (Johnson & Albright 1991b, Pike and Wadsworth 1999, Boxaspen 2006, Costello 2006, Hayward et al. 2009, **figur 1**). Disse beskrives nærmere nedenfor. Hver fase består av ett eller to livsstadier, og hele livssyklusen består av til sammen åtte livsstadier. Hvert livsstadium skilles ved et skallskifte, som innebærer at de mister ytre kutikula og ny kutikula eksponeres under den gamle. Livssyklusen ble tidligere inndelt i ti stadier, men det er nylig foreslått at det er kun to chalimusstadier, og ikke fire som tidligere antatt (Hamre et al. 2013).

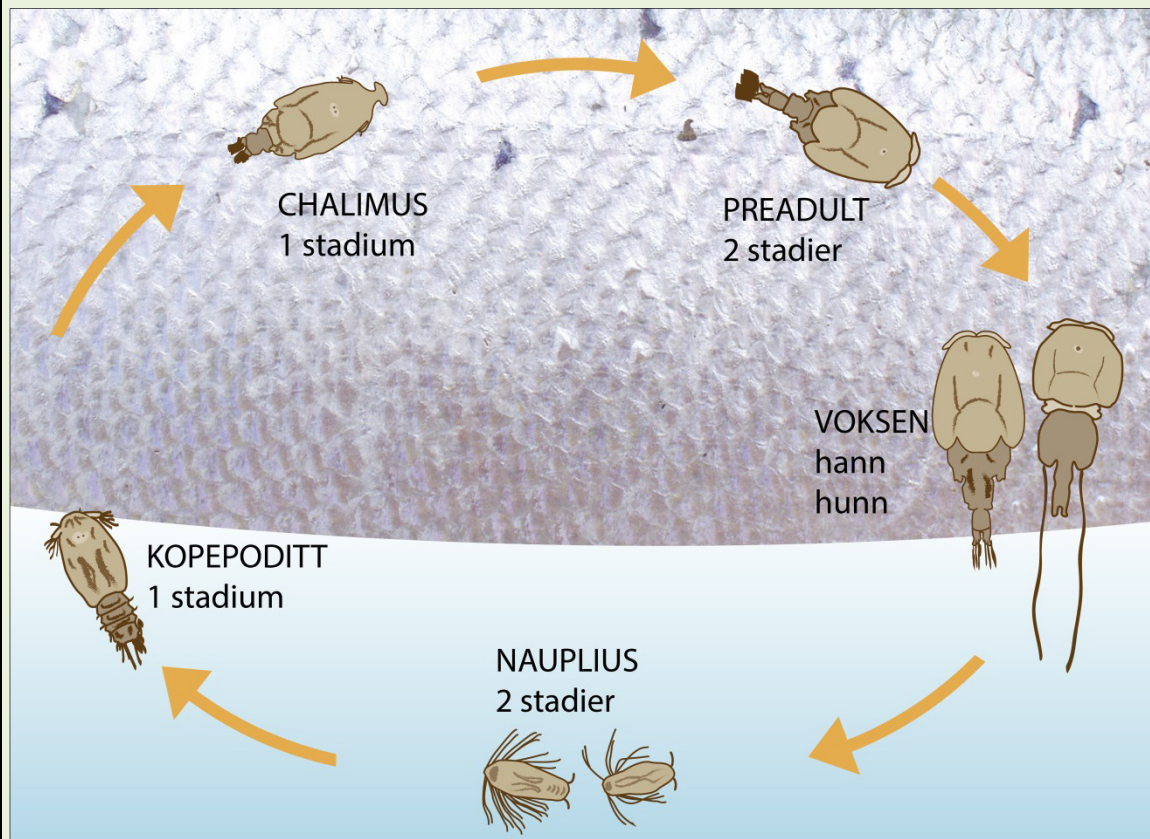
Den første fasen av livssyklusen (**figur 1**) er den frittlevende, planktoniske **naupliusfasen** (to stadier). Nauplius I-larver slippes ut i vannmassene fra hunnlus eggstrenger ved klekking. Etter det første skallskiftet til nauplius II-larver, skifter larvene igjen skall og omdannes til **kopepoditter** (ett stadium), som fortsatt er frittlevende, men som er det infektive stadiet der lusa må finne en vertsfisk for å overleve. Etter at kopepodittene har festet seg til en vertsfisk med frontalfilamentet har de et skallskifte til **chalimusfasen** (to stadier). De fastsittende chalimuslarvene forblir festet med frontalfilamentet og spising begrenses til vertens skinn nær festepunktet. Denne fasen etterfølges av en **preadult fase** (to stadier) og til slutt **voksen fase** (ett stadium). Lusa er mobil fra første preadult stadium og kan bevege seg over kroppsoverflata til vertsfisken. Preadulte og voksne lus kan være frittlevende i vannet i kortere perioder, og kan dermed også flytte seg til andre fisk. Verken nauplius I og II-stadiene eller kopepodittene spiser før de fester seg til vertsfisken, og larvene lever på reserver de har med seg fra morlusa via eggene. Kopepoditter som har festet seg til en vertsfisk, samt chalimuslarver, preadulte og voksne lus spiser på vertsfiskens slim, skinn og underliggende vev inkludert blod (Brandal et al. 1976, Costello 2006).

Lakselusa har raspende munnleder som de bruker til å beite på vertsfiskens slim, skinn og vev. Det er vanligvis mobile preadulte og voksne lus som forårsaker de største sårene og skadene, selv om chalimuslarver også kan forårsake alvorlige skader på huden og finnene når de forekommer i store antall. Når sårskader utvikles blir vertsfisken etterhvert sårbar for ubalanse i saltreguleringen, fysiologisk stress, sekundære infeksjoner og dødelighet (se kapittel 6 og 7).

Voksne lus har lysebrun til mørkebrun farge, og kjønnene kan skilles på morfologi og kroppsstørrelse (hunner 10-18 mm, hanner 5-7 mm, Pike & Wadsworth 1999, Hayward et al. 2011). Hunner har indre befruktning av eggene, før eggene føres ut i et par ytre eggstrenger som er opp til 2 cm lange. Hver av eggstrengene kan inneholde opp til 500 egg (Pike & Wadsworth 1999). Hver hunn kan produsere opp til 11 par eggstrenger med befruktete egg (Pike & Wadsworth 1999) over en periode på noen måneder. Et stort antall avkom kan dermed produseres av hver hunn gjennom deres levetid. Maksimum levetid for lakselus på villfisk er ikke kjent.

Planktonstadiet kan vare opp til 1-2 måneder (Heuch et al. 2005). Det betyr at frittstående og infektive stadier kan føres langt bort fra kilden i områder med sterk strøm (kanskje opp til 100 km eller mer; Asplin et al. 2011, 2014). Lakselus finnes ikke i områder med lav salinitet (Pike and Wadsworth 1999, Bricknell et al. 2006), og de sitter ikke på fisken mer enn noen dager eller uker hvis vertsfisken vandrer opp i ferskvann (McLean et al. 1990, Finstad et al. 1995) (se også **boks 3**).

En lavere forekomst av lakselus på sjørret på sen vinteren kan være forårsaket av redusert reproduksjon og overlevelse gjennom vinteren, som etterfølges av økt produksjon av lakselus når vanntemperaturen stiger om våren og sommeren (Boxaspen 2006). Lakselus kan imidlertid utvikles til infektive stadium ved lave temperaturer, selv om hastigheten på biologiske prosesser reduseres. En vanntemperatur på 4 °C eller høyere behøves trolig for at lakselus skal kunne fullføre livssyklusen. Effekten av høy temperatur på lakselus er lite kjent, men Boxaspen (2006) observerte at lakselus var borte fra oppdrettsanlegg når temperaturen var over 18 °C.



Figur 1. Livssyklus for lakselus. Figurdesign: Kari Sivertsen, NINA.

Boks 2 Ørret / Sjørret

Ørret, med det vitenskapelige navnet *Salmo trutta*, tilhører familien Salmonidae. Arten har opprinnelig utbredelse i Europa, Nord-Afrika og i det vestlige Asia, men har blitt introdusert til mange andre steder i verden (Klemetsen et al. 2003). Ørret finne i mange ulike leveområder, fra små bekker til store elver, innsjøer og kystnære områder i sjøen. De gyter kun i ferskvann. Anadrom ørret, det vil si de som har vandringer til sjøen, kalles sjørret.

Vandre eller ikke vandre?

Ørret forekommer både som ferskvannsstasjonære og anadrome bestander (Klemetsen et al. 2003, Solomon 2006, Jonsson & Jonsson 2011). Individuer i ferskvannsstasjonære bestander kan vandre mellom ulike leveområder i ferskvann, som mellom elver og innsjøer. I anadrome bestander har noen eller alle individene fødevandringer til sjøen, og de har ofte flere vandringer til sjøen gjennom livet. Sjøvandrende og ferskvannsstasjonære individer er vanskelige å gjenkjenne og skille basert på utseende (Koksvik & Steinnes 2005).

Innen bestander er det liten genetisk forskjell mellom anadrome og ferskvannsstasjonære individer, og det forekommer betydelig krysning mellom disse (Jonsson & Jonsson 2006a,b). Vandrende og stasjonære individer innen samme elv kan gyte hver for seg, eller de kan gyte sammen og krysse seg med hverandre (Jonsson & Jonsson 2006a,b). Ferskvannsstasjonære individer kan ha sjøvandrende mødre og omvendt (f.eks. Limburg et al. 2001). Anadromi er et kvantitativt trekk som kontrolleres av flere gener og miljø (Ferguson 2006). Innen vassdrag kan balansen mellom kostnader og fordeler med ferskvannsstasjonaritet og sjøvandring medføre at flere ulike livshistoriestrategier utvikles og forekommer i samme system, sannsynligvis som et resultat av frekvensavhengig seleksjon (Ferguson 2006, Solomon 2006).

Sjørretbestander er godt undersøkt bare i enkelte vassdrag (f.eks. Pemberton 1976b, Pratten & Shearer 1983a,b, Berg & Berg 1987a,b, 1989, Elliott 1993b, Byrne et al. 2004, Jonsson & Jonsson 2009a, Jensen et al. 2012a). Det finnes trolig noen tusen elver og bekker med sjørret, og sjørretbestander er generelt dårlig kartlagt og undersøkt. Det finnes ikke kunnskap om antall bestander, og kunnskap om andeler sjøvandrende versus ferskvannsstasjonære individer i de ulike bestandene mangler.



Sjørret fra Irland. Foto: William Roche

Hvorfor vandre til sjøen?

For anadrome fisk anses vandringen mellom ferskvann og sjøen som en adaptiv strategi der individer utnytter det optimale leveområdet i ulike deler av livssyklusen for å øke fitness (Gross et al. 1988, Lucas & Baras, 2001). Fordelene med sjøvandring for ørret er muligheten for tilgang på mer mat, som kan bidra til økt vekst, fekunditet og dermed økt evolusjonær fitness. Det er ofte større tendens til at hunner enn hanner av ørret vandrer til sjøen (se kapittel 2). Hunner kan ha større fordel enn hanner av å øke kroppsstørrelsen, fordi økt kroppsstørrelse øker eggproduksjonen. I motsetning til hunner så kan hanner enten benytte strategien med å bli stor og dominere i konkurransen på gyte plassene, eller de kan benytte som alternativ strategi å kjønnsmodnes som små og forsøke seg på en snikestrategi som kjønnsmodne gytepar under gytingen, og kan dermed oppnå en betydelig reprodusertiv suksess uten kostnader ved sjøvandring (Jonsson & Jonsson 2011). Kostnader ved sjøvandring kan være knyttet til fysiologiske prosesser ved smoltifiseringen, økt predasjonsrisiko og energikostnader ved selve vandringen.

Livshistoriestrategien som velges, og sammensetningen av ferskvannstasjonaritet og anadromi innen en bestand, reflekterer trolig strategien som på lang sikt maksimerer reprodusertivt potensial for individer i bestanden. Det synes å være stabilitet i slike mønstre, men en bestand kan også endre tendensen til anadromi versus stasjonaritet, særlig når de introduseres til nye områder eller miljøforholdene endres (Solomon 2006). Hvis dødeligheten i sjøen er høy og/eller det er dårlige vekstforhold i sjøen, kan ferskvannstasjonaritet bli favorisert som optimal livshistoriestrategi i stedet for anadromi (Solomon 2006).

Sjøørretens livssyklus

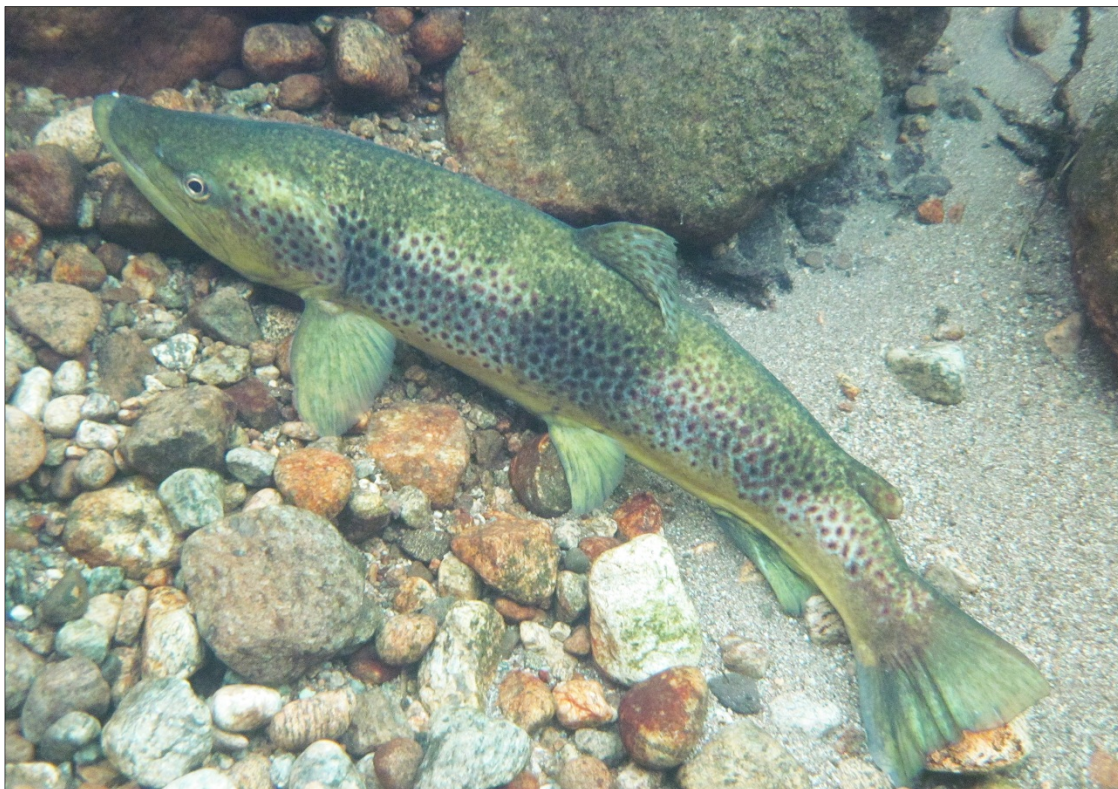
Ørret gyter i ferskvann i bekker og elver om høsten, og eggene klekker følgende vår. Gyting i innsjøer kan også forekomme. Sjøørret vokser opp i bekker, elver eller innsjøer i 1-8 år (vanligvis 2-4 år) før de foretar den første sjøvandringen. De er da vanligvis 11-25 cm lange, men dette varierer mellom bestander. De kan bli værende i fjorder eller nær kystområder gjennom sommeren før de returnerer til ferskvann om høsten, eller de kan bli værende i sjøen i ett eller to år før de returnerer til ferskvann. Vandringer til åpne havområder er ikke vanlig. Mange individer foretar flere sjøvandringer gjennom livet, og de kan gyte flere ganger i ulike år. De returnerer vanligvis til fødeelva si for gyting.

Livshistoriestrategier og sjøvandringer er nærmere beskrevet i kapittel 2.

2 Livshistoriestrategier for sjørret i sjøfasen

Kunnskap om hvor og når sjørreten er i sjøen er nødvendig for å kunne evaluere sårbarheten for lakselus, utvikle, forbedre og tolke overvåkingsmetoder og for å kunne vurdere tiltak for å redusere effekten av lakselus på ville bestander. Å forstå hvordan lakselus påvirker livshistorietrekk er også viktig for å kunne vurdere effekter av lakselus på bestandsnivå.

I dette kapitlet oppsummeres kunnskap om livshistoriestrategier, atferd og habitatbruk hos sjørret i sjøfasen, inkludert tidspunkt for og varighet av vandringer, vandringsdistanse, diett, vekst, overlevelse, spredning og hjemvandring. Dette er basisinformasjon om sjørret som danner grunnlag for senere kapitler i rapporten.



Sjørret fra Espedalselva. Foto: Ulrich Pulg

2.1 Livshistoriestrategier og sjøvandringens varighet

Ørreten er en bemerkelsesverdig tilpasningsdyktig art med stor livshistorievariasjon innen og mellom bestander (Klemetsen et al. 2003). Ørret, inkludert sjørret, gyter i ferskvann og oppholder seg i ferskvann som ungfisk. Sjørreten smoltifiserer etter 1-8 år i ferskvann (L'Abée-Lund et al. 1989, Jonsson & L'Abée-Lund 1993) og deretter foretar de korte eller lengre fødevandringar til sjøen gjennom resten av livet. Noen sjørret forblir i sjøen mesteparten av tida, unntatt korte gytevandringar til ferskvann (f.eks. Pemberton 1976a, Borgstrøm & Heggenes 1988, Järvi et al. 1996). En større andel hunner enn hanner blir sjørret og foretar vandringar til sjøen (Jensen 1968, Pemberton 1976b, Pratten & Shearer 1983a, Euzenat 1999, Knutsen et al. 2004, Olsen et al. 2006, Solomon 2006, Jensen et al. 2012a), men like andeler hunner og hanner blant sjøvandrerne er også rapportert for noen

bestander (Elliott 1993a). Sjørreten er mesteparten av sommeren i sjøen, men det er betydelig variasjon mellom individer og bestander i hvor lenge de blir i sjøen, og noen sjørret tilbringer også vinteren i sjøen.

Sjørreten viser altså stor variasjon i tidspunkt for og varigheten av sjøvandring. Noen kan gyte etter første sommer i sjøen, mens andre kan vente med gytingen til de har vært to, tre eller flere somre i sjøen (f.eks. Järvi 1940, Went 1962, Jensen 1968, Fahy 1978, L'Abée-Lund et al. 1989, Jonsson & L'Abée-Lund 1993, Euzenat 1999, Skaala et al. 2014a). Sjøalder ved første kjønnsmodning øker med økende breddegrad (L'Abée-Lund et al. 1989, Jonsson & L'Abée-Lund 1993) og er ikke avhengig av vekstraten i elvefasen men av vekstraten i sjøen (L'Abée-Lund 1994). En høyere alder ved smoltifisering kan medføre redusert alder ved kjønnsmodning (L'Abée-Lund et al. 1989, L'Abée-Lund 1994). Hanner kjønnsmodnes ofte ved yngre alder enn hunner (i 22 av 31 undersøkte bestander; L'Abée-Lund et al. 1989).

Ørret er en iteropar art, noe som betyr at individer kan gyte mer enn én gang i løpet av livet. Flere undersøkelser viser til at sjørret kan gyte årlig etter at de har gytt første gang (Jensen 1968, Pemberton 1976 b, Jonsson & Jonsson 2009b, L'Abée-Lund 1994). Individer kan gyte minst fem ganger i løpet av livet i følge Went (1962) og minst sju ganger i følge Euzenat (1999), og sjøalder opp til 13 år er registrert (L'Abée-Lund et al. 1989). Sjøalder ved 50 % kjønnsmodning var 0,5 år i sørlige og 3 år i nordlige bestander i Europa, fra 54 °N til 70 °N (Jonsson & L'Abée-Lund 1993).

Det typiske mønsteret for sjørret er å vandre nedover vassdragene og til sjøen første gang som smolt om våren eller tidlig på sommeren (Jensen 1968, Gargan et al. 2006a, Jonsson & Jonsson 2009b). Noen individer returnerer til ferskvann om høsten, etter noen måneder i sjøen, og disse er kjent som finnock, harvesters, whitling, juniors eller postsmolt i ulike land (Went 1962, Jensen 1968, Fahy 1978, Pratten & Shearer 1983a, Euzenat 1999, Gargan et al. 2006a). Dette er individer som regelmessig kan oppholde seg i sjøen om sommeren og ferskvann om vinteren, som beskrevet av Berg & Berg (1989) og Skaala et al. (2014a). I ei nordnorsk elv hadde sjørreten årlige vandring til sjøen i to måneder hver sommer, uansett om de var kjønnsmodne eller ikke (Berg & Berg 1989, Berg & Jonsson 1989, 1990). Oppholdet i sjøen varte gjennomsnittlig 68 dager, med variasjon mellom år fra 54 til 88 dager (Berg & Berg 1989). De som vandret tidligst til sjøen oppholdt seg lengst i sjøen, og varigheten på sjøoppholdet økte med økende sjøtemperatur (Berg & Berg 1989). I år med lav vannføring i elvene om høsten ble oppvandringen forsinket, og varigheten på sjøoppholdet tilsvarende forlenget (Berg & Berg 1989). Både i denne elva og i ei elv i Romsdalen (Jensen 1968) hadde hannene et kortere sjøopphold enn hunnene.

Sjørret registreres ofte i sjøen om vinteren i flere geografiske områder (Svårdson & Fagerström 1968, Pemberton 1976b, Knutsen et al. 2004, Olsen et al. 2006, Jensen & Rikardsen 2008, 2012). I motsetning til det typiske mønsteret beskrevet ovenfor, med regelmessige vandring til sjøen kun om sommeren, så kan sjørret også oppholde seg kontinuerlig i sjøen ett år eller mer, inntil de kjønnsmodnes og returnerer til ferskvann for gyting (se også Järvi 1949). I engelskspråklige land omtales disse som maidens, og ørret med en slik strategi er kjent for å utgjøre en viktig del av gytebestandene i Irland og Storbritannia (Went 1962, Fahy 1978, Pratten & Shearer 1983a, Gargan et al. 2006a). Den store variasjonen mellom individer i tidspunkt for og varighet av sjøvandring var også tydelig i undersøkelser i ei sørnorsk elv, der sjørreten har blitt overvåket siden 1976 (Jonsson & Jonsson 2002, 2009b). Jonsson & Jonsson (2002) registrerte utvandring av førstegangsvandrende sjørret både om våren og høsten. Varigheten av sjøvandringen var gjennomsnittlig 6-9 måneder for førstegangsvandrere som vandret til sjøen i januar-juni, og 8-18 måneder for de som vandret til sjøen i juli-desember (Jonsson & Jonsson 2009b). Gjennomsnittlig varighet av sjøvandringen var lengre for førstegangsvandrere enn for veteraner

som hadde vært i sjøen tidligere, og varigheten av sjøoppholdet for ulike individer varierte fra 1 måned til 3 år (Jonsson & Jonsson 2009b). En andel av bestanden overvintret i ferskvann, mens resten overvintret i estuariet eller i sjøen (Jonsson & Jonsson 2002).

Sjørret kan også ha en livshistoriestrategi som kan karakteriseres som en mellomting mellom det å være ferskvannsstasjonær og sjøvandrende, ved at de vandrer til estuarier, eller ved at de har korte, repeterte forflytninger mellom ferskvann og sjøen (Pratten & Shearer 1983b, Chernitsky et al. 1995, Koksvik & Steinnes 2005). Sjørret fanget i en stor skotsk innsjø om vinteren hadde stabile karbonisotoper som enten tydet på repeterte forflytninger mellom ferskvann og sjøen, eller at de hadde oppholdt seg i estuariet (Etheridge et al. 2008). En tredjedel av muskelvevet hadde spor etter marin diett (Etheridge et al. 2008). Hyppige forflytninger mellom ferskvann, estuariet og sjøen om vinteren ble også registrert for sjørret merket i ei nordnorsk elv (Jensen & Rikardsen 2012). Flesteparten av disse sjørretene (91 %) ble registrert i estuariet og sjøen om vinteren, men det var stor variasjon i habitatbruk og atferd. Det korteste oppholdet i sjøen varte kun noen timer og det lengste 39 dager. Individer forflyttet seg gjennomsnittlig 23 ganger mellom ferskvann, estuariet og/eller sjøen i løpet av vinteren. Gjennomsnittlig antall dager fisken oppholdt seg i estuariet i løpet av vinteren var 34 dager, og i sjøen 50 dager. Euzenat (1999) rapporterte at sjørret fra to franske elver kunne ha korte turer til estuarier og nedre deler av andre elver enn oppvekstelva si om vinteren. I ei russisk elv ved Barentshavet vandret en del av bestanden kun til estuariet for å spise der, mens en annen del av bestanden hadde lengre vandring ut i sjøen (Chernitsky et al. 1995). De som var i estuariet hadde forflytninger opp- og nedstrøms i estuariet to ganger daglig med tidevannet, og dermed oppholdt de seg alltid i ferskvann eller brakkevann og unngikk saltvann (Chernitsky et al. 1995). Fordelen med å oppholde seg i estuarier kan være knyttet til produktivitet og mattilgang, men det kan også være andre fordeler knyttet til en slik kort vandring, som for eksempel at de til en viss grad unngår marine predatorer og at saliniteten er lavere slik at fisken ikke behøver å tilpasse seg fullt sjøvann. Estuarier er imidlertid et variabelt habitat og kan variere betydelig med hensyn på fysiske og biologiske karakteristikk mellom vassdrag og mellom regioner, slik at det er vanskelig å generalisere med hensyn på disse.

Den spesifikke livshistoriestrategien og varigheten på sjøvandring som en sjørret benytter, og om de oppholder seg i sjøen, estuarier eller ferskvann om vinteren, er trolig bestemt av summen av kostnader og fordeler knyttet til de ulike habitatene og strategiene. Hva som er den mest fordelaktige strategien varierer både mellom individer og bestander, og avhenger i utgangspunktet av forskjeller i overlevelses- og vekstrater mellom ulike habitat. Hva som er den mest fordelaktige strategien kan også avhenge av individstatus knyttet til for eksempel kjønn, størrelse, alder og energistatus, som vist for laks (Halttunen et al. 2013). Jonsson & Jonsson (2009b) har også foreslått at sjørret velger vinterhabitat ut fra en tetthetsavhengig mekanisme som balanserer dødelighetsrisiko mot metabolsk kostnad. De foreslo at dersom dette stemmer så er andelen sjørret som tilbringer vinteren i ferskvann større i store elver enn i små bekker.

Strategien med å være i sjøen om vinteren kan være vanligere blant sjørret fra små enn fra store vassdrag. Små vassdrag kan ha mer ustabile og generelt dårligere vinterforhold for sjørret, mens store elver har mer stabil vannføring, og har store kulper og kanskje innsjøer der sjørreten kan oppholde seg om vinteren (Knutsen et al. 2004, Olsen et al. 2006, Östergren & Rivinoja 2008, Jensen & Rikardsen 2012). Lav vannføring og vanskelige isforhold kan medføre at det er mangel på egnede overvintringsplasser for sjørreten om vinteren. Lav vannføring kan også medføre økt predasjonsrisiko fra fugler eller pattedyr. Jensen & Rikardsen (2008, 2012) foreslo at sjørret fra vassdrag med og uten innsjøer kan ha systematisk ulike strategier, og at tendensen til å oppholde seg i sjøen om vinteren er større for sjørret fra elver der sjørreten ikke har tilgang på innsjøer. En betydelig andel av irske sjørretbestander overvintrer i innsjøer (Gargan pers. obs.). Östergren

& Rivinoja (2008) fant at sjøørret som gyttet i sideelver og i hovedelva av ei stor svensk elv alle overvintret i hovedelva under isen i dype hølter med sakteflytende vann der vanddybden var over 2 m.

Andre undersøkelser har vist at gytevandringen til ferskvann kan være av svært kort varighet, og kan være begrenset av lav og ustabil vannføring og tørkeperioder i noen bekker og elver (Pemberton 1976b, Borgstrøm & Heggenes 1988, Järvi et al. 1996). Knutsen et al. (2004) og Olsen et al. (2006) foreslo at sjøørreten de fanget i sjøen for sine undersøkelser stammet fra små elver og kystnære bekker med dårlige overvintringsforhold langs Skagerakkysten, og at disse fiskene etter smoltifisering kun var tilbake i ferskvann i korte perioder for å gyte. Siden sjøvandringen i form av lengdevekst var rask om sommeren, men ikke vedvarte gjennom høsten og vinteren, ble vinteroppholdet i sjøen knyttet til økt overlevelse og redusert kostnad med vandring heller enn økt vekstpotensial (Olsen et al. 2006). Økte lipidnivåer i form av lagringsenergi gjennom vintermånedene (November-April) i en undersøkelse i Nord-Norge tydet imidlertid på at matinntak i sjøen om vinteren representerte en verdifull kilde for å bedre kondisjonen (Rikardsen et al. 2006).

Noen kystnære bekker som benyttes av sjøørret kan være svært små og preget av lav og variabel vannføring, og kan til og med i noen perioder være tørrlagt (Titus & Mosegaard 1989, Järvi et al. 1996, Landergren & Vallin 1998, Limburg et al. 2001). Avhengigheten av sjøen gjennom livssyklusen vil være mye større for individer fra slike bekker enn for sjøørret fra store, stabile elver, og kystsonen kan innebære et viktig oppholdssted og oppveksthabitat særlig tidlig i livet for sjøørret fra slike små bekker (Järvi et al. 1996, Limburg et al. 2001). Utvandring til sjøen ved liten størrelse og ung alder antas å være en respons på lav og uforutsigbar vannføring i små bekker og elver (Borgstrøm & Heggenes 1988, Titus & Mosegaard 1989, Järvi et al. 1996). Fra slike små vannløp som drenerer til Østersjøen har det til og med blitt registrert at årsyngel parr har vandret fra ferskvann og ut i kystsonen (Limburg et al. 2001, Landergren 2004). I én undersøkelse var det de minste ørretungene som vandret ut, og dette kan være individer som ellers hadde blitt utkonkurrert av større territoriehevdende individer i bekken (Landergren 2004). I en annen undersøkelse var det ingen forskjell i kroppsstørrelse mellom de som vandret til sjøen og de som ble værende i bekken (Järvi 1996). Laboratorieundersøkelser viste at høy ungfisktetthet, og dessuten varierende og minkende vanddybde, økte antallet utvandrende ørretunger (Landergren 2004). Utvandring av laksunger fra disse små vannløpene kan dermed være forårsaket av konkurranse om mat og plass etter at de har kommet ut av gytegrøpa, og kan være utløst av variable hydrologiske forhold (Landergren 2004). Resultater fra laboratorieundersøkelser viste at vekst og overlevelse til årsyngel ikke var negativt påvirket av overføring fra ferskvann til brakkvann hvis saliniteten var så høy som 6,7 promille (Landergren 2001). Det har blitt spekulert i at sjøørret til og med gyter i brakkvann i Østersjøen, men eggutvikling hindres av saliniteter over 4,0, så gyting ved høyere salinitet medfører sannsynligvis ikke vellykket eggutvikling (Landergren & Vallin 1998). I bekkeutløp der saliniteten er lavere enn 4,0 promille kan imidlertid gyting medføre levedyktig avkom (Limburg et al. 2001).

2.2 Tidspunkt for utvandring til sjøen

Sjøørret som vandrer fra ferskvann til sjøen omfatter både førstegangsvandrere og veteranvandrere. Veteranvandrere kan ha nådd kjønnsmoden alder, men behøver ikke å ha gjort det. Førstegangsvandrere kalles smolt når de vandrer nedstrøms i ferskvann og postsmolt fra det tidspunktet de vandrer ut i sjøen. Smoltifisering er en prosess som innebærer fysiologiske, morfologiske og atferdsmessige endringer som forbereder dem på et liv i saltvann (Høgåsen 1998). Sjøørret kan også vandre mellom ferskvann og brakkvann uten å ha smoltifisert (Tanguy et al. 1994, Landergren 2001, Limburg et al. 2001). Selv om førstegangsvandrere til sjøen ikke nødvendigvis alltid kan defineres som smolt ut fra fysio-

logiske og morfologiske karakteristikk, så kalles de gjerne uansett smolt i den vitenskapelige litteraturen, og vi gjør også det i denne rapporten.

2.2.1 Smoltalder

Sjøørret smoltifiserer og vandrer til sjøen for første gang vanligvis når de er mellom 1 og 8 år gamle (Went 1962, Fahy 1978, L'Abée-Lund et al. 1989, Jonsson & L'Abée-Lund 1993). I en undersøkelse som omfattet 102 europeiske bestander (54-70 °N), økte gjennomsnittlig smoltalder fra 2,1 år i sør til 4,5 år i nord (Jonsson & L'Abée-Lund 1993). Langs norskekysten, fra 58 til 70 °N, varierte gjennomsnittlig smoltalder for ulike bestander mellom 1,5 og 5,6 år, og smoltalderen ble redusert med økt elve- og kysttemperatur (L'Abée-Lund et al. 1989). Britisk sjøørret har et lignende spenn i smoltalder, fra 1 til 6 år, og smoltalder økte med breddegrad, men smoltalder 5 og 6 år forekom sjelden (Fahy 1978). For irsk sjøørret ble smoltaldre fra 1-6 år registrert, men smoltalder fra 2 og 3 år var mest vanlig (Went 1962, Poole et al. 1996). I motsetning til disse undersøkelsene så hadde 75 % av sjøørreten som ble fanget i sjøen i en nederlandsk undersøkelse kun vært ett år i ferskvann før de vandret til sjøen, mens 20 % av sjøørreten var toårige smolt og 5 % treårige (de Leeuw et al. 2007). Også i franske elver var smoltalder typisk 1 eller 2 år, og treårige smolt var unntaket (Euzenat 1999). Variasjon i smoltalder innen vassdrag kan forekomme. L'Abée-Lund (1994) viste for eksempel at sjøørret fra øvre elvestrekninger hadde en tendens til å smoltifisere ved høyere alder enn de fra lavereliggende elvestrekninger.

2.2.2 Smoltstørrelse

Gjennomsnittlig smoltstørrelse varierte mellom 10,7 og 25,2 cm blant 102 europeiske bestander (Jonsson & L'Abée-Lund 1993), og det var ingen sammenheng mellom smoltstørrelse og breddegrad. Innen mer begrensede områder, som langs norskekysten, økte gjennomsnittlig smoltstørrelse med breddegrad, men ble redusert med økende sjøtemperatur (L'Abée-Lund et al. 1989). Størrelse hos individuelle smolt innen Norge varierte mellom 6 og 32 cm, med bestandsgjennomsnitt fra 10,7 til 22,6 cm (L'Abée-Lund et al. 1989). Britisk sjøørret hadde smoltstørrelser vanligvis mellom 15 og 23 cm (Fahy 1978, Pratten & Shearer 1983a), og i irske elver var vanlig smoltstørrelse mellom 17 og 25 cm (Went 1962). Gjennomsnittlig smoltstørrelse i noen franske elver var 20 cm og 90 g, med kroppslengder fra 11 til 33 cm (Euzenat 1999).

Innen bestander har smoltalder en tendens til å avhenge av vekstraten i ferskvann, ved at de raskest voksende ørretungene typisk smoltifiserer ved yngre alder og mindre størrelse enn mer saktevoksende parr (Økland et al. 1993). Det er dermed ikke en enkel terskelverdi som bestemmer alder ved smoltifisering. Det er heller en kompleks vekselvirkning mellom størrelse, alder og vekstrate som utgjør en avveining mellom forventede fordeler og kostnader knyttet til forskjeller i individuell vekstrate (Økland et al. 1993).

2.2.3 Tidspunkt for utvandring av førstegangsvandrere

Sjøørretsmolt vandrer typisk nedstrøms til sjøen om våren eller tidlig på sommeren, fra februar til juni (Pratten & Shearer 1983a, Byrne et al. 2004, Carlsen et al. 2004, Gargan et al. 2006a, Bohlin et al. 1993, Euzenat 1999, Jonsson & Jonsson 2009b, Jensen et al. 2012a). For laks er det vist at tidspunktet for smoltutvandringen har en stor betydning for postsmoltoverlevelsen i sjøen, og det antas at laksesmolt er tilpasset til å bruke signaler i elva som forutsier gunstige forhold i sjøen og som stimulerer dem til å starte utvandringen (Thorstad et al. 2012). Preferanse for spesifikke sjøtemperaturer kan være forårsaket av økt dødelighet på grunn av lav salttoleranse ved lave sjøtemperaturer (Thorstad et al. 2012). Økt overlevelse ved høyere sjøtemperaturer kan også henge sammen med tilpassing til og avveining av flere faktorer, som mattilgang og overlevelse. Vanntemperatur kan også være viktig for svømmekapasitet og predatorunngivelse, som kan være redusert ved lave vanntemperaturer. Det er derfor en rekke faktorer som kan påvirke hva som er det

beste tidspunktet for smoltutvandring hos laks, og bestander synes å være tilpasset å vandre ved det tidspunktet som er mest gunstig ut fra lokale forhold (Thorstad et al. 2012).

Lignende mekanismer som hos laks kan bidra til å styre tidspunktet for smoltutvandring hos sjøørret, men det finnes færre undersøkelser av sjøørretsmolt. Som beskrevet nedenfor, så er det en tendens også hos sjøørret til at smolt fra sørlige bestander vandrer tidligere til sjøen enn fra nordlige bestander, og årsaken kan være at sjøtemperaturen når optimale nivå på et senere tidspunkt i nord enn i sør. Det ser også ut til at sjøørret er tilpasset til å vandre til sjøen under de mest optimale forholdene. Kallio-Nyberg et al. (2007) fant for eksempel at klekkeriprodusert ørret som ble sluppet i Østersjøen ved høyere vanntemperaturer (4-16 °C) hadde høyere gjenfangstrater, som tydet på høyere overlevelse, enn de som ble sluppet ved de laveste vanntemperaturene. Videre fant de at gjenfangstrater var høyere for fisk sluppet i mai enn i april og juni. Kallio-Nyberg et al. (2006, 2007) antok at resultatene var knyttet til varierende mattilgang og ikke til vanntemperatur per se. Sjøørret, på samme måte som laks, er tilpasset å respondere på miljøforhold i elva som et signal for å starte nedvandringen for å komme ut i sjøen på et tidspunkt med mest mulig gunstige forhold i sjøen. Hos sjøørreten kan varigheten på smoltutvandringen vare i én-to måneder. Vandringsperioden synes generelt lengre, og foregår gjerne mer utstrakt med mindre definerte topper, enn det som er funnet for laks (Thorstad et al. 2011, 2012).

Starten på den fysiologiske smoltifiseringen utløses av daglengde, mens vanntemperaturen regulerer hastigheten og varigheten på smoltifiseringsprosessen (Høgåsen 1998, Byrne et al. 2004). Når fisken har smoltifisert og er i stand til å vandre til saltvann, vil et stimulus utløse selve vandringen (Høgåsen 1998, Byrne et al. 2004, Nielsen et al. 2006). Stimuli som utløser vandring hos sjøørretsmolt om våren kan være miljøforhold i elva som vanntemperatur og vannføring (Bohlin et al. 1993, Hembre et al. 2001, Aarestrup et al. 2002, Byrne et al. 2004, Carlsen et al. 2004, Jonsson & Jonsson 2009b, Jensen et al. 2012a).

I ei elv i sørlige Sverige var det antall døgngader (sum av gjennomsnittstemperaturen for alle dager > 4 °C fra 1. mars) og endringer i vannføring og vanntemperatur som medførte økt utvandring av sjøørretsmolt (Bohlin et al. 1993). I ei sørnorsk elv var det økt vanntemperatur, men ikke vannføring, som medførte økt smoltutvandring, men dette gjaldt kun for smolt og ikke for veteranvandrere om våren (Jonsson & Jonsson 2002). Jo lavere vanntemperatur i elva i februar og mars, jo senere vandret smolten ut til sjøen om våren (Jonsson & Jonsson 2009b). For høstvandrende sjøørret var det en økning i vannføring som stimulerte til nedvandring, særlig for smolt (Jonsson & Jonsson 2002). Sjøørretsmolt fra ei elv i Midt-Norge vandret til sjøen i løpet av en måneds tid, og flesteparten vandret i løpet av en 1-2 ukers periode (Hembre et al. 2001). Få smolt vandret ut når vannføringen var høyere enn $50 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ og vanntemperaturen lavere enn 4 °C. Den relative påvirkningen av høy vannføring og vanntemperatur for å stimulere smoltutvandringen varierte mellom år (Hembre et al. 2001). Smoltutvandring har blitt overvåket i 22 år i ei elv i Nord-Norge, og vannføring og vanntemperatur, samt endringer i disse faktorene, forklarte dag-til-dagutvandring av antall smolt (Jensen et al. 2012a). Hovedutvandringsperioden, definert som antall dager mellom første og tredje kvartil av det totale antallet smolt (dvs. midtre halvpart av smoltutvandringen i antall), strakte seg over en gjennomsnittlig periode på 28 dager (Jensen et al. 2012a). I denne elva foregikk smoltutvandring ved elvetemperatur ned i 0 °C, men få smolt vandret ved lavere vanntemperatur i elva enn 3 °C (Carlsen et al. 2004).

I ei irsk elv hvor smoltutvandringen ble overvåket i perioden 1971-2000, var det vannføring, endring i vannføring, vanntemperatur og daglengde som påvirket dag-til-dagutvandring av antall nedvandrende smolt (Byrne et al. 2004). Gjennomsnittlig varighet på hele smoltutvandringen var 118 dager, mens varigheten på halvparten av smoltutvandringen mellom første og tredje kvartil var 69 dager. Smoltutvandringen endret seg fra å foregå i veldefinerte perioder med tydelige topper på 1970-tallet til å være mer spredt i tid på

1990-tallet. For eksempel foregikk halvparten av utvandringen innen 57 dager på 1970-tallet, mens den strakte seg over 73 dager på 1990-tallet (Byrne et al. 2004). Smoltutvandringen foregikk ved vanntemperaturer mellom 5 og 13 °C (Byrne et al. 2004), og elvetemperatur alene kunne ikke forklare variasjoner og endringer i tidspunkt for smoltutvandring på verken kort eller lang sikt.

Andre undersøkelser, for eksempel i Sør-Sverige, har vist at smoltutvandringen foregikk hovedsakelig mellom 3. mai og 6. juni, men noen få individer startet utvandringen så tidlig som slutten av mars og de siste vandret ut tidlig i juli (Svårdson & Fagerström 1982). I en annen elv i Sør-Sverige vandret 90 % av smolten over en periode på 29 dager, med median utvandningsdato fra 26. april til 17. mai (Bohlin et al. 1993).

I sea lochs (skotsk type fjorder) på vestkysten av Skottland ble den første postsmolten registrert fra midt i mai (Pemberton 1976b). I ett undersøkelsesår var smoltutvandringen en måned senere enn normalt, sannsynligvis på grunn av tørre perioder med liten vannføring i elvene (Pemberton (1976b)). Smoltutvandring i skotske elver på vestkysten ble registrert fra slutten av mars til midt i mai, med variasjoner i hovedutvandringen mellom år fra april til første halvdel av mai (Pemberton 1976b). Variasjonen var sannsynligvis knyttet til variable miljøforhold, med mye regn i mars og april i året med tidligst smoltutvandring og en sjuukers tørkeperiode i året med senest smoltutvandring (Pemberton 1976b). I ei elv på den skotske østkysten foregikk hovedutvandringen av smolt så sent som i mai-juni, med utvandring av de første individene i april og de siste i august (Pratten & Shearer 1983a).

Smoltutvandringen i ei elv i Midt-Norge foregikk midt i eller i siste halvdel av mai (Hembre et al. 2001). I ei nordnorsk elv var median utvandningsdato så sent som 4. juli (Jensen et al. 2012a), men med betydelig variasjon mellom år med 30 dager mellom tidligste og seneste median utvandningsdato (Jensen et al. 2012a). I denne elva vandret sjøørretsmolten om lag to uker senere enn laksesmolten (Carlsen et al. 2004), noe som tyder på at utløsende faktorer for utvandringen ikke nødvendigvis var den samme for de to artene. I ei annen nordnorsk elv var hovedutvandringen i juni, men med noe nedvandring registrert også i mai (Berg & Berg 1989).

De største sjøørretsmoltene vandret tidligst både i ei svensk elv og i franske elver (Bohlin et al. 1993, 1996, Euzenat 1999). Et lignende mønster ble funnet i ei nordnorsk elv, hvor smoltlengden økte gjennom hovedutvandningsperioden, men ble redusert igjen senere utover sommeren (Jensen et al. 2012a). Svårdson & Fagerström (1982) registrerte at de tidligste vandrerne var den yngste smolten. I ei irsk elv på vestkysten dominerte den største smolten tidlig i utvandningsperioden i alle år, med en generell reduksjon i smoltstørrelse utover i sesongen (Gargan et al. 2006a).

I noen elver er det også registrert en høstutvandring av smolt til sjøen (Pemberton 1976b, Poole et al. 1996, Jonsson & Jonsson 2002, 2009b), og disse er typisk mindre enn smolt som vandrer om våren. En rekruttering av nyvandret smolt (10-17 cm lange) fra ferskvann til skotske fjorder (sea lochs) ble også registrert om høsten, mellom september og november (Pemberton 1976b). Disse var mindre, yngre og besto av en større andel hanner enn smolten som vandret om våren (Pemberton 1976b). I ei elv i Sør-Norge utvandret høstsmolten til samme tid som større sjøørret vandret tilbake til elva, og Jonsson & Jonsson (2002) foreslo at det kan være fordelaktig for ungfisken å forlate elva før de mer aggressive voksne samler seg på gyteplassene. Det er imidlertid ikke kjent om smolten som vandrer ut om høsten kun vandrer til estuariet og blir der om vinteren, eller om de vandret lengre ut i sjøen. Poole et al. (1996) betraktet disse høstvandrerne som usmoltifisert ørret basert på manglende sølvfarge, og alderen deres var fra 0+ til 3+ år. Overlevelse for disse høstutvandrerne var lav, og total andel merket fisk som returnerte til elva var kun 1,7 %.



Fiskefelle i elva Imsa i Rogaland (venstre) og i Burrishoole i Irland (høyre), hvor ville sjøørretbestander overvåkes. Foto: Eva B. Thorstad

2.2.4 Tidspunkt for utvandring av veteranvandrere

Veteranvandrere omfatter sjøørret som har vært i sjøen tidligere. De kan enten være umodne individer, eller kjønnsmodne individer som har vært oppe i ferskvann for gyting (såkalte støinger, eller kelts på engelsk).

Gytefisk kan bli i elva i varierende tid etter gyting, med variasjon både mellom individer og bestander i ulike vassdrag. I noen vassdrag overvintrer så godt som all sjøørreten i ferskvann (Jensen 1968, Berg & Berg 1989, Östergren & Rivinoja 2008). I andre vassdrag kan det være betydelig individuell variasjon, der noen individer returnerer til sjøen omtrent umiddelbart etter gyting, mens andre blir i ferskvann i uker eller måneder før de returnerer til sjøen (Aarestrup & Jepsen 1998, Euzenat 1999, Jensen & Rikardsen 2008). Aarestrup & Jepsen (1998) fant at merket fisk oppholdt seg gjennomsnittlig 70 dager (fra 2-163 dager) i ferskvann i tilknytning til gytingen i ei dansk elv, og variasjonen hadde ikke sammenheng med fiskens alder eller størrelse. Jensen & Rikardsen (2008) fant at flesteparten av merket sjøørret i ei nordnorsk elv vandret til sjøen igjen rett etter gyting sent i september eller tidlig i oktober, selv om enkelte individer ble værende i ferskvann til februar. I ei skotsk elv vandret sjøørret etter gyting til sjøen igjen over en lengre periode, fra november (dvs. umiddelbart etter gyting) til så sent som i mai året etter (Pratten & Shearer 1983a). Elvestørrelse og vannføring kan være viktige faktorer for om sjøørreten vandrer umiddelbart til sjøen igjen eller blir i ferskvann en lengre periode etter gytingen. For eksempel i små elver og bekker med lav og ustabil vannføring forlater flesteparten av gytefisker ferskvann like etter gyteperioden (Pemberton 1976b, Borgstrøm & Heggnes 1988).

Optimal varighet på oppholdet i ferskvann etter gyting kan også avhenge av andre faktorer enn vannføring og hvor stabil denne er, som for eksempel isforhold om vinteren og mattilgang og predasjonsrisiko i sjøen i forhold til i ferskvann. Videre kan forskjellen i vanntemperatur mellom ferskvann og sjøen også påvirke hva som er optimalt habitat i perioden etter gyting, fordi vanntemperaturen påvirker metabolske kostnader (Jobling 1994). Siden energireservene vanligvis er lave etter gyting (Jonsson & Jonsson 1998), så kan forskjeller mellom individer og mellom hunner og hanner i energireserver påvirke hvor lenge de blir i ferskvann etter gyting. For eksempel kan stabile miljøforhold i ferskvann innebære et gunstig habitat for sjøørret, med færre potensielle predatorer enn i sjøen. Selv om mattilgangen

i elva kan være lav om høsten og vinteren på grunn av lave vanntemperaturer, så vil også de metabolske kostnadene være lave inntil vanntemperaturen øker igjen neste vår. For laksestøinger ble det funnet at tidspunktet for utvandring til sjøen etter gyting var avhengig av individuelle energireserver (Halttunen et al. 2013). Individuer med lav energistatus hadde en tendens til å vandre til det farligere, men mer produktive habitatet i sjøen, mens individer med større energireserver ble lengre i elva, gjerne helt til våren til energikostnadene med økt vanntemperatur i elva økte (Halttunen et al. 2013). Det kan derfor være betydelige variasjoner mellom vassdrag avhengig av miljøforholdene om vinteren som påvirker om og hvor lenge sjørretten blir i ferskvann etter gyting. Individuell variasjon i utvandringstidspunkt kan i tillegg være et resultat av en adaptiv energistatusavhengig bruk av ulike habitat, knyttet både til individuelle forskjeller og kjønnsforskjeller i energibruk i forbindelse med gytingen. Sjørret hanner ble registrert å vandre til sjøen tidligere enn hunner (Jensen 1968, Östergren & Rivinoja 2008), på samme måte som tidligere registrert hos laks (Halttunen et al. 2013). Dette kan være på grunn av en lavere energistatus hos hanner etter gyting knyttet til forskjeller i energibruk mellom kjønnene i forbindelse med gytingen.

Om våren vandrer ofte store og eldre veteraner tidligere til sjøen enn smolten (Pemberton 1976b, Berg & Jonsson 1989, Jonsson & Jonsson 2002). Vannføring ser ikke ut til å ha betydning for utvandringstidspunktet hos veteraner av sjørretten om våren (Jonsson & Jonsson 2002, Östergren & Rivinoja 2008), noe som kan bety at de er mindre sårbare enn smolt for variasjoner i miljøforhold når det gjelder å tilpasse seg forholdene i sjøen.

For å oppsummere så kan vinterstøinger vandre til sjøen umiddelbart etter gyting, eller de kan bli værende i ferskvann noen måneder eller helt til neste vår eller sommer før de vandrer ut i sjøen igjen. Varigheten på oppholdet i ferskvann etter gyting varierer mellom individer (som for eksempel kan være knyttet til energistatus etter gytingen) og mellom vassdrag (som kan være knyttet til kvaliteten på vinterhabitatet i ferskvann i forhold til i sjøen).

2.3 Tidspunkt for retur fra sjøen

Sjørretten som returnerer fra sjøen til ferskvann kan være både umoden fisk som returnerer til ferskvann for vinteropphold og kjønnsmoden fisk som skal gyte. I ei elv i Sør-Norge, hvor sjørrettvandringer har blitt overvåket siden 1976, vandret sjørretten opp i elva i alle måneder fra april til desember, men med hovedoppvandring (72 %, Jonsson & Jonsson 2002) fra august til oktober. Det var ingen forskjell mellom liten og stor sjørretten i tidspunktet for oppvandring, og for veteraner var tidspunktet for oppvandring uavhengig av tidspunktet ved tidligere sjøvandring (Jonsson & Jonsson 2009b). Tidlig i oppvandringsperioden, da vannføringen generelt var høyere (Jonsson & Jonsson 2002), stimulerte økt vannføring til økt oppvandring. I ei elv i Vest-Norge foregikk oppvandringen fra juli til november (Jensen 1968). Hanner vandret gjerne opp i ferskvann tidligere enn hunner (Jensen 1968). I franske elver kom imidlertid en større andel hanner tilbake til elvene sent i sesongen (Euzenat 1999). I disse elvene skjedde oppvandringen fra mai til januar, og skjedde i to atskilte perioder, med færrest oppvandrende individer i august-september (Euzenat 1999). Den relative betydningen av de to oppvandringsperiodene varierte mellom elvene, og høstoppvandring var viktigst i elva som hadde ustabil og lav sommervannføring (Euzenat 1999). I ei skotsk elv returnerte førstegangsvandrere (såkalt finnock) til elva fra juli samme år som de vandret til sjøen til mars påfølgende år, med hovedoppvandring i august-oktober (Pratten & Shearer 1983a). Eldre sjørretten returnerte til elva i mai-oktober.

Sjørretten gyter om høsten, men eksakt tidspunkt varierer mellom bestander. I elver i Nord-Norge og i Sverige foregår gytingen i september og oktober (Berg & Jonsson 1990, Östergren & Rivinoja 2008, Jensen & Rikardsen 2012), mens i Skottland er det rapportert om gyting fra tidlig i november til første uka av desember (Campbell 1977). I norske elver hvor gytingen foregikk i oktober, returnerte gytefisker mellom juli og september (Berg &

Berg 1989, Berg & Jonsson 1990), mens observasjoner fra en skotsk fjord (sea loch) tydet på at oppvandringen foregikk like før gytetida og at gytefisken oppholdt seg så kort tid i elva som mulig, kanskje på grunn av ustabil vannføring i disse elvene (Pemberton 1976b).



Vill sjøørret fra Vefsna i Nordland. Foto: Eva B. Thorstad

2.4 Distanse på sjøvandringer

Sjøørret oppholder seg i kystområdene og foretar sjelden lange vandringer til åpne havområder (f.eks. Jensen 1968, Pemberton 1976b, Pratten & Shearer 1983b, Berg & Berg 1987a, Berg & Jonsson 1989, Davidsen et al. 2014, Jensen et al. 2014). Sjøørret er imidlertid registrert i ytre fjordområder langs norskekysten, og de er registrert pelagisk i åpen sjø opp til 5 km fra land (Rikardsen & Amundsen 2005). Rikardsen & Amundsen (2005) refererte til personlig kommunikasjon med J.C. Holst (Havforskningsinstituttet) og at det i alle år med tråling etter postsmolt laks i Nord-atlanteren flere mil fra kysten aldri hadde blitt fanget sjøørret. Eksempler på individer med lengre vandringer finnes imidlertid. En smolt merket i forbindelse med et stort merkeprogram på østkysten av Skottland krysset Nord-sjøen og ble gjenfanget i Sør-Norge, mens tre andre ble gjenfanget i Sverige, Danmark og i ei elv på den skotske vestkysten (Pratten & Shearer 1983b). Disse gjenfangstene var alle mer enn 500 km unna stedet de ble merket. I Østersjøen, Bottenvika og Finskebukta har også langdistanse vandringer over åpent hav blitt registrert (Svårdson & Fagerström 1982, Kallio-Nyberg 2002). Pratten & Shearer (1983b) foreslo at vandringer over åpent hav er mer vanlig enn det resultater fra merkeundersøkelser viser fordi det ikke er fiskerier i disse områdene der merket sjøørret kan bli gjenfanget.

Sjøørret merket i ei nordnorsk elv ble hovedsakelig gjenfanget opp til 40-80 km fra elvemunningen. Kun 0,3 % av gjenfangstene ble gjort mer enn 80 km unna, mens 53 % av gjenfangstene ble gjort innen tre km unna (Berg & Berg 1987a, Berg & Jonsson 1989). Noen få individer vandret lengre, og av 2628 gjenfangede fisk ble kun tre (to i sjøen og en i elv) fanget lengre enn 400 km unna merkestedet. Det var ingen sammenheng mellom fiskestørrelse og vandringslengde (Berg & Berg 1987a, Berg & Jonsson 1989). Sjøørreten som hadde de lengste vandringerne hadde fulgt kyststrømmen i nordlig retning (Berg & Berg 1987a). Grupper av klekkerismolt som ble sluppet i en fjord i Sør-Norge, ble gjenfanget gjennomsnittlig 21-72 km unna slippstedet (Jonsson et al. 1995). Fra merking i ei elv i Vest-Norge ble alle gjenfangster gjort innen 70 km fra slippstedet i elva, og de fleste innen 10-15 km (Jensen 1968). Fra et stort merkeprogram på østkysten av Skottland ble mange gjenfangster gjort innen 100 km fra elva der de ble merket (Pratten & Shearer 1983b). Av klekkerifisk sluppet i Finskebukta ble 83-89 % av gjenfangstene gjort i Finskebukta, mens de øvrige gjenfangster var fra Østersjøen og Bottenvika (Kallio-Nyberg 2002). Gjenfangstene var gjerne innen 200 km fra slippstedet, men 2,5-6 % av gjenfangstene var lengre unna enn 200 km. Gjenfangstene lengst unna var mer enn 800 km fra slippstedet (Kallio-Nyberg 2002). Noen undersøkelser har funnet at det er en sammenheng mellom alder og vandringsdistanse. Svårdson & Fagerström (1982) fant for eksempel at sjøørret i

det fjerde året etter første sjøvandring ble gjenfanget nærmere hjemelva enn yngre fisk, og de konkluderte med at disse eldre fiskene foretok kortere vandringer enn yngre fisk.

Vandringsdistanse hos sjøørret ser ut til å både være påvirket av miljøet og genetisk betinget (Svårdson & Fagerström 1982, Jonsson et al. 1995, Kallio-Nyberg et al. 2002). Avstand mellom slippsted og gjenfangster varierte mellom bestander (Jonsson et al. 1995). Slike forskjeller mellom bestander ble også funnet for klekkerismolt sluppet i Østersjøen i Finland (Kallio-Nyberg et al. 2002).

2.5 Habitatbruk i sjøen

2.5.1 Habitatbruk

Sjøørreten kan benytte en rekke ulike habitat i kystsonen, som estuarier og rent saltvann, og de kan forflytte seg hyppig mellom estuarier og områder med høyere salinitet (f.eks. Finstad et al. 2005, Pemberton 1976b, Middlemas et al. 2009, Jensen & Rikardsen 2012, Davidsen et al. 2014, Jensen et al. 2014). Sesongmessig variasjon i habitatbruk kan også forekomme. I Skottland forflyttet sjøørreten seg ut av fjordene (sea lochs) til ytre områder med rent saltvann om våren og tidlig på sommeren og returnerte til fjordene og områder nærmere elvene sent på sommeren og om høsten (Pemberton 1976b). En sesongmessig forskjell i habitatbruk ble også registrert i Østersjøen, hvor klekkerismolt oftere ble gjenfanget nær kysten enn i åpen sjø om høsten (september-november, Kallio-Nyberg et al. 2002). Det er imidlertid få undersøkelser der sjøørreten i et område er fulgt gjennom hele året, og de fleste undersøkelser er gjennomført enten om sommeren eller om vinteren, og få undersøkelser har vært av lengre varighet. Habitatbruk i sjøen kan også være bestandsspesifikk. Kallio-Nyberg et al. (2002) fant for eksempel at det var forskjeller mellom stammer av klekkerifisk i tendensen til å oppholde seg nær kysten i forhold til å foreta vandringer til mer åpne havområder.

Undersøkelser av postsmolt merket med akustiske sendere på den skotske vestkysten viste at sjøørreten oppholdt seg nær hjemelvane sine i de første to ukene etter at de vandret ut i sjøen, og at de deretter vandret lenger ut og viste stor individuell variasjon i habitatbruk (Middlemas et al. 2009). I norske undersøkelser har det imidlertid også blitt vist at sjøørret postsmolt kan forflytte seg mer enn 3 km bort fra elvemunningen i løpet av samme dag som de forlater elva (Thorstad et al. 2004). I en annen norsk undersøkelse der klekkeriprodusert postsmolt ble merket med akustiske sendere, oppholdt de seg hovedsakelig i fjorden innen 9 km fra elvemunningen der de ble sluppet i løpet av de første tre månedene, men 27 % av fisken vandret lengre og ble registrert opp til 48 km fra merkestedet (Finstad et al. 2005). I fjorder ser det ut til at postsmolten gjerne oppholder seg nær land heller enn å utnytte de mer åpne områdene midtfjords (Thorstad et al. 2004, 2007). Gjennomsnittlig avstand til land for postsmolt i de første timene etter at de kom ut i sjøen var 125 m (Thorstad et al. 2004). Samme resultat ble funnet i skotske fjorder (sea lochs), der sjøørreten hovedsakelig ble fanget 200 m fra land (Pemberton 1976b).

I en undersøkelse i Nord-Norge tydet resultatene på at sjøørret helst oppholdt seg i den indre (og varmere) delen av fjorden, i motsetning til sjørøye (*Salvelinus alpinus*) som forflyttet seg til de kaldere, ytre fjordområdene (Rikardsen et al. 2007, Jensen et al. 2014). Sjøørret merket med sensormerker viste variabel bruk av estuarier og sjøområder, og noen hadde også hyppige forflytninger mellom ferskvann og sjøen (Jensen & Rikardsen 2012). Om vinteren var noen av fiskene i sjøen ved så lave vanntemperaturer som 2 °C.

Sjøørret postsmolt fra Normandie/Picardy i Frankrike vandret nordover i løpet av de første månedene i sjøen, og var trolig også innom nedre deler av andre elver under vandringen

(Euzenat (1999). Oppvekstområdene deres var i den engelske kanalen og Nordsjøen, og gjenfangster lengst unna hjemelvne var fra vestkysten av Danmark.

2.5.2 Saltvannstoleranse

Sjørret parr kan overleve overføring fra ferskvann til brakkvann uten å ha gjennomgått en fysiologisk smoltifiseringsprosess (Parry 1960, Tanguy et al. 1994, Landergren 2001. Plommesekkkyngel kan være mer saltvannstolerante enn parr (Parry 1960). Saltvannstoleranse hos parr øker med økende kroppsstørrelse, men for å overleve overgang til rent sjøvann må de ha gjennomgått en fysiologisk smoltifiseringsprosess (Parry 1960).

Sjørreten utvikler saltvannstoleranse allerede mens de er i ferskvann, før de vandrer ut i sjøen (Hogstrand & Haux 1985, Tanguy et al. 1994, Lysfjord & Staurnes 1998, Ugedal et al. 1998, Nielsen et al. 2006). Dette stemmer overens med resultater fra undersøkelser av sjørret merket med akustiske sendere som viser at sjørreten åpenbart ikke behøver noen akklimatisering før de vandrer fra ferskvann til saltvann, basert på høye svømmehastigheter (Moore & Potter 1994, Moore et al. 1998). Raske vandringer fra ferskvann til rent saltvann ble også registrert hos sjørret merket med sensormerker (Jensen & Rikardsen 2012). Individuer som oppholdt seg i lange perioder i estuariet gjorde åpenbart ikke noen forsøk på å oppholde seg i deler av estuariet med middels salinitet, men forble ofte stasjonære på vanddybder der de opplevde store variasjoner i salinitet gjennom tidevannssyklusen (Jensen & Rikardsen 2012).

Saltvannstoleranse ser generelt ut til å øke med økende kroppsstørrelse hos ørret (Tanguy et al. 1994). For klekkerismolt fant Ugedal et al. (1998) at halvparten av variasjonen i saltvannstoleranse kunne forklares med kroppsstørrelse. Effekten av kroppsstørrelse kan forklares med at det er et mindre overflateareal per volum hos større fisk og/eller gradvis bedre osmo- og ioneregulerende kapasitet med økt kroppsstørrelse. Størrelseseffekter ble imidlertid ikke funnet hos smolt under nedvandring i elva (Ugedal et al. 1998), eller for klekkerismolt innenfor kroppsstørrelser 46-131 g (Hogstrand & Haux 1985).

Det har blitt antydnet at kombinasjonen av høy salinitet og lav vanntemperatur kan være fysiologisk stressende for sjørret (f.eks. Larsen et al. 2008). Sjørret kan imidlertid oppholde seg i rent sjøvann (salinitet 30-32 promille) ved vanntemperaturer ned i 1-2 °C (Rikardsen 2004, Jensen & Rikardsen 2012), noe som viser at sjørret kan tilpasse seg slike forhold i sjøen om vinteren. Saltvannstoleransen kan imidlertid variere mellom bestander. Larsen et al. (2008) viste at det var forskjeller innen sjørret i uttrykk av viktige stressrelaterte og osmoregulerende gener som mest sannsynlig reflekterer adaptive forskjeller mellom bestander på en regional skala, og dermed adaptive tilpasninger i saltvannstoleranse ut fra lokale forhold i sjøen.

Sjørret kan være mindre saltvannstolerante enn laks (Parry 1960, Lysfjord & Staurnes 1998). Tanguy et al. (1994) konkluderte med at smoltifisering ikke var så velutviklet hos sjørret som hos laks. Smoltifisering per se er imidlertid ikke strengt nødvendig for delvis saltvannstilpasning hos ørret, som beskrevet ovenfor.

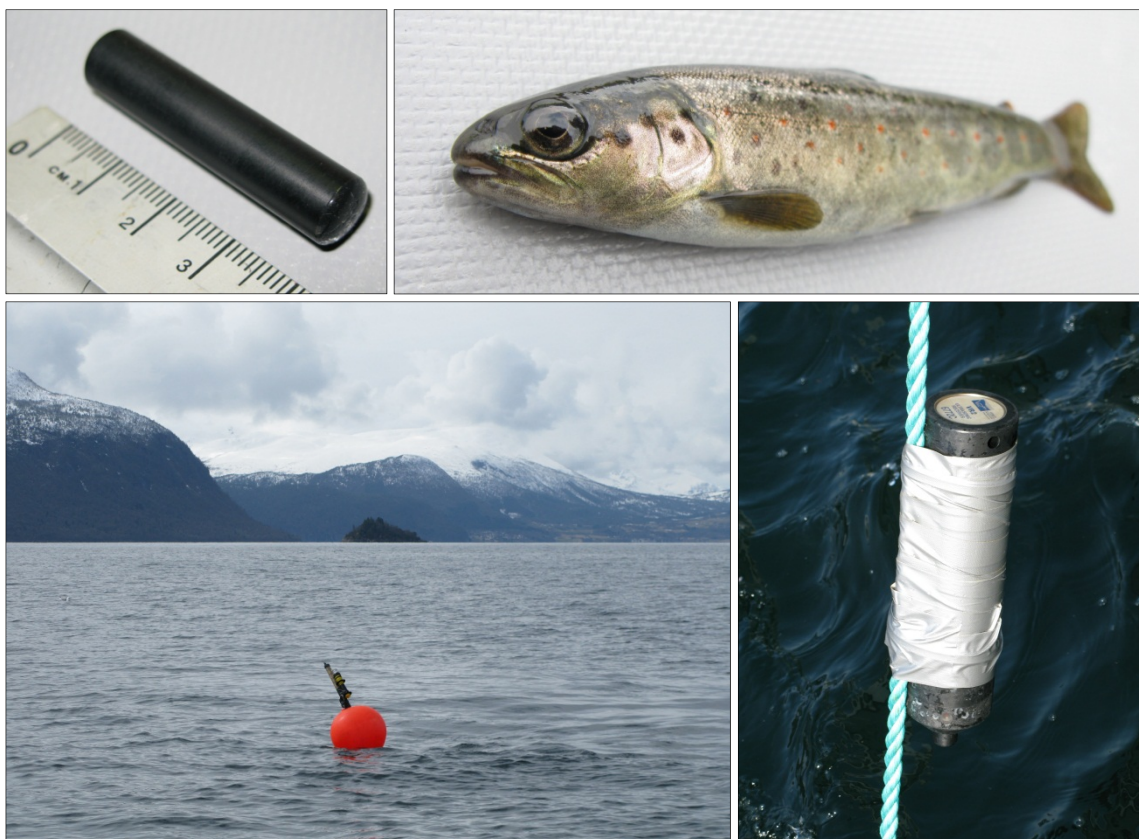
2.5.3 Svømmedybde

Sjørret ser ut til å oppholde seg nær overflata i sjøen, primært i de øverste 1-3 m (Lyse et al. 1998, Rikardsen et al. 2007) eller øvre 5 m (Sturlaugsson & Johannsson 1996 teknisk rapport, Gjelland et al. 2014) av vannkolonnen. Dykk ned til 26-28 m dybde er registrert for større sjørret i fjorder (37-65 cm kroppslengde, Sturlaugsson & Johannsson 1996, Rikardsen et al. 2007). Det finnes imidlertid få undersøkelser av dybdebruk hos sjørret i sjøen, og de få undersøkelsene som finnes dekker kun sommerperioden (Sturlaugsson & Johannsson 1996, Lyse et al. 1998, Rikardsen et al. 2007, Gjelland et al. 2014).

I en av undersøkelsene der sjøørret ble merket med dybdesensorer, oppholdt sjøørreten seg mer enn halvparten av tida 1-2 m under overflata, og mer enn 90 % av tida i de øverste 3 m (sjøørret med kroppslengde 37-59 cm, Rikardsen et al. 2007). Gjennomsnittlig dybde for disse individene gjennom hele sommeren var 1,8 m. I de første fem dagene i sjøen var de nærmere overflata, og oppholdt seg 46 % av tida på 0-1 m dybde. Det var en tendens til at de oppholdt seg dypere om dagen enn om natta. Mot slutten av sjøoppholdet gjorde de hyppigere dykk, ned til 28 m fra vannoverflata, som vanligvis varte 10-20 minutter. Rikardsen et al. (2007) foreslo at disse dykkene var knyttet til orientering og tilbakevandring til hjemelva (Rikardsen et al. 2007). Sturlaugsson & Johannsson (1996) gjennomførte en lignende undersøkelse og registrerte at sjøørret (kroppslengde 39-65 cm) gjerne oppholdt seg ved dybder ned til 5 m. Noen individer hadde en døgnrytme ved at de var nærmere overflata om natta enn om dagen.

2.5.4 Progresjon, svømmehastighet og døgnaktivitet

Sjøørretsmolt hadde lavere progresjon etter at de kom ut i sjøen enn de hadde i elva (Aarestrup et al. 2014). Progresjonen i sjøen like etter at de kom fra elva var gjennomsnittlig 3,2 km dag⁻¹, eller 0,02 kroppslengder s⁻¹ (Aarestrup et al. 2014). Sjøørreten brukte gjennomsnittlig 21 dager på å vandre ned en 17 km lang elvestrekning og ut en 29 km lang dansk fjord (Aarestrup et al. 2014). Forflytningene skjedde hovedsakelig om natta, men noen individer forflyttet seg også om dagen (Aarestrup et al. 2014). Moore & Potter (1994) og Koed et al. (2006) registrerte også at forflytninger i estuarier hovedsakelig skjedde om natta, mens Moore et al. (1998) registrerte at forflytninger skjedde både dag og natt.



Undersøkelser av vandringer hos sjøørret med akustiske sendere implantert i bukhulen (øverst) i Midt-Norge. Merket fisk ble registrert når de passerte lyttestasjoner som var oppankret ulike steder i sjøen (nederst). Foto: Eva B. Thorstad

I en norsk fjord der sjøørret postsmolt ble merket med akustiske sendere ble de registrert 9 km fra slippstedet i elvemunningen gjennomsnittlig 18 dager etter slipp, noe som tilsvarer en progresjon på $0,07 \text{ km t}^{-1}$, eller $0,11$ kroppslengder s^{-1} (Finstad et al. 2005). I en senere undersøkelse i samme området var gjennomsnittlig progresjon de første 9 km $0,03 \text{ km t}^{-1}$, eller $0,06$ kroppslengder s^{-1} (Thorstad et al. 2007). Forflytning hos enkeltindivider kan være mye raskere enn gjennomsnittsverdiene. Basert på merking og gjenfangst var gjennomsnittlig forflytning hos de fire raskeste postsmoltene 20, 8, 8 og 6 km per dag etter at de hadde forlatt elva, og 6, 6, 5 og 5 km per dag for eldre og større fisk (Berg & Berg 1987a).

Progresjonsrater referert til ovenfor er basert på forflytninger av fisk merket med akustiske sendere mellom fast monterte lyttestasjoner, eller forflytning mellom merking og gjenfangst hos merket fisk. I slike undersøkelser kan fisken ha svømt en mye lengre distanse enn korteste rute mellom lyttestasjoner eller mellom merking og gjenfangst, og fisken kan derfor ha hatt mye raskere forflytning over kortere avstander. Svømmehastighet hos sjøørret med akustiske sendere ble registrert over kortere tidsrom i undersøkelser av Lyse et al. (1998) og Thorstad et al. (2004). Gjennomsnittlig svømmehastighet for kontinuerlig peilet postsmolt varierte mellom $0,4$ and $5,7 \text{ cm s}^{-1}$ i forhold til bakken (Lyse et al. 1998). Den raskeste forflytningen i forhold til bakken over 30-minuttersperioder varierte mellom individer, fra $5,7$ to $55,5 \text{ cm s}^{-1}$ (Lyse et al. 1998). Forflytning i forhold til bakken er ikke korrigeret for hastighet og retning på vannstrømmen, og når slik korrigering ikke er gjort, så er den egentlige svømmehastigheten til fisken ukjent. Thorstad et al. (2004) målte derfor samtidig svømmehastigheter for postsmolt (181-245 mm total lengde) og vannstrømmen over 10-minuttersperioder. Gjennomsnittlig svømmehastighet i forhold til bakken var $0,56$ kroppslengder s^{-1} (individuelle gjennomsnitt fra $0,33$ to $0,88$ kroppslengder s^{-1}). Når svømmehastigheten ble korrigeret for fart og retning på vannstrømmen var fiskens virkelige svømmehastigheter $0,68$ kroppslengder s^{-1} (individuelle gjennomsnitt fra $0,48$ - $1,11$ kroppslengder s^{-1}). Fisken i denne undersøkelsen ble sluppet i elvemunningen og vandringsretningen for individuelle fisk ble fulgt i gjennomsnittlig 8,6 timer. Fisken fulgte ikke en rett linje utover fjorden. Posisjonen lengst unna elvemunningen registrert i løpet av timene fisken ble peilet var gjennomsnittlig 1687 m fra slippstedet (individuelle verdier fra 113 til 3702 m). Dette tilsvarer en gjennomsnittlig netto progresjon fra elvemunningen på $4,7 \text{ km dag}^{-1}$. Verken de observerte svømmeretningene i forhold til bakken, eller de virkelige retningene fisken svømte når det ble korrigeret for strømretningen, korrelerte med retningen på vannstrømmen.

2.6 Diett og vekst

Nedvandrende sjøørretsmolt og veteraner kan ha et stort energibehov (Jonsson & Jonsson 1998), og det er trolig viktig for disse fiskene å kunne starte energiinntaket så snart som mulig når de kommer til sjøen.

2.6.1 Diett

Sjøørreten er en generalistisk og opportunistisk predator i sjøfasen. De spiser en rekke fiskearter, krepsdyr (reker, amfipoder og krill), overflateinnsjekter og flerbørstemark (polychaeta) (Pemberton 1976b, Grønvik & Klemetsen 1987, Chernitsky et al. 1995, Lyse et al. 1998, Knutsen et al. 2001, 2004, Rikardsen et al. 2006, 2007). Sjøørreten ser ut til å være mer generalist i matveien enn laks, og spiser et større spekter av byttedyr og byttedyrstørrelser (Grønvik & Klemetsen 1987). Geografisk og sesongmessig variasjon i matinntak henger trolig sammen med geografiske forskjeller i byttedyrtilgang og variasjon gjennom sesongen (Pemberton 1996a, Haluch & Skóra 1997, Rikardsen et al. 2006). Byttedyrene som tas av sjøørret varierer med sesong, habitat og fiskens kroppsstørrelse (Pemberton 1976a, Knutsen et al. 2001, 2004, Rikardsen & Amundsen 2005, Rikardsen et al. 2006).

Fisk dominerer ofte dietten hos sjøørret (Grønvik & Klemetsen 1987, Haluch & Skóra 1997, Knutsen et al. 2001, 2004, Rikardsen & Amundsen 2005, Rikardsen et al. 2007), særlig hos større sjøørret (> 25 cm, Rikardsen et al. 2007). Pelagiske fisk som sild (*Clupea harengus*) var dominerende mageinnhold hos sjøørret fanget i Nord-Norge, men de hadde også ofte spist tobisfisk (*Ammodytes* sp., Grønvik & Klemetsen 1987, Rikardsen & Amundsen 2005, Rikardsen et al. 2004, 2007). Sild ser ut til å være et foretrukket bytte på steder og i år den er tallrik (Rikardsen et al. 2004, 2007). Også langs Skagerakkysten dominerte sildefisk og kutlinger (familiene Clupeidae og Gobiidae) i mageprøver fra sjøørret (Knutsen et al. 2001, 2004). Sild syntes også å være viktig for klekkerprodusert sjøørret i Østersjøen, siden overlevelse for ulike årganger samvarierte med forekomsten av 0+ sild (Kallio-Nyberg 2006, 2007). I en undersøkelse i Gdańskbukten hadde sjøørret med kroppslengde ≥ 40 cm stort sett spist fisk, hovedsakelig sild og brisling (*Sprattus sprattus*), men også tobisfisk (Haluch & Skóra 1997). Fisk var også viktig mat for sjøørret i skotske fjorder (sea lochs) på vestkysten, særlig Clupeidae (inkludert sild) og tobisfisk (Pemberton 1976a).

Jo større kroppsstørrelse en predator har, jo større byttedyr kan den spise. Pemberton (1976a) fant at det var en endring i fødevalg for sjøørret ved ca. 21 cm kroppslengde, og at sjøørret mindre enn dette hovedsakelig spiste krepsdyr og insekter mens større sjøørret hovedsakelig spiste fisk. Knutsen et al. (2001) fant insekter oftere i mager hos yngre sjøørret og flerbørstemark i mager hos eldre sjøørret, mens for fisk og krepsdyr var det imidlertid ingen forskjell i forekomst mellom ulike aldersgrupper sjøørret.

Mattilgangen varierer gjennom sesongen. I en undersøkelse i Nord-Norge (Rikardsen et al. 2006) hadde sjøørret hovedsakelig spist krepsdyr om vinteren og fisk om våren, sommeren og høsten (Rikardsen et al. 2006). Matinntaket var lavest sent på høsten og tidlig på vinteren (oktober-desember) og høyest i april-september. Dette samsvarte med sesongmessig variasjon i fiskens kondisjon og fettinnhold (Rikardsen et al. 2006). Det høyeste fettinnholdet ble registrert i juli/august for kjønnsmoden fisk og i september for umoden fisk. Deretter gikk fettinnholdet ned fram til november/desember, men det økte igjen i mars/april. Til tross for lave sjøtemperaturer og høy salinitet i undersøkelsesområdet spiste sjøørreten aktivt gjennom hele vinteren (Rikardsen et al. 2006). I Sør-Norge spiste sjøørreten mest intensivt om våren og tidlig på sommeren, mens matinntaket gikk ned fra høyeste nivå i mai-juni til et lavere nivå i juli (Knutsen et al. 2001). Sjøørret i dette området hadde også ofte mat i magen gjennom vinteren (Knutsen et al. 2004).

I skotske fjorder (sea lochs) var bentisk føde (bunndyr som krepsdyr og leddorm/annelider) vanligere om vinteren, mens små fisk og overflateinsekter i større grad ble foretrukket om sommeren (Pemberton 1976a). Bentisk føde syntes viktigere om dagen, mens spising i pelagialen og mot overflata økte rundt soloppgang og solnedgang i juni-september (Pemberton 1976a). Frekvensen av tomme mager var lavest om våren og tidlig på sommeren og høyest i november og desember. Det høyeste matinntaket ble registrert tidlig om sommeren og midt på vinteren (Pemberton 1976a).

Habitatet som benyttes påvirker trolig hvilke byttedyr sjøørreten spiser. Sjøørret kan utnytte ulike habitat som estuaries, andre områder nær land, eller mer pelagiske områder lengre fra land (Knutsen et al. 2001, Rikardsen & Amundsen 2005). I et russisk estuarie var det amfipoden *Gammarus oceanicus* og tobisfisk som utgjorde hoveddelen av dietten. Sjøørret fanget 500-5000 m fra nærmeste land over vanndybder 50-450 m i Nord-Norge hadde nesten bare spist fisk (Rikardsen & Amundsen 2005).

2.6.2 Vekst

Vekstraten hos sjøørret er betydelig høyere i sjøen enn i elva (L'Abée-Lund et al. 1989). Vekst synes positivt korrelert med varigheten på sjøoppholdet, varierer mellom år og kan være større i år med generelt høyere sjøtemperatur (Berg & Berg 1987b, Berg & Jonsson 1990). I en stor europeisk undersøkelse som inkluderte 102 sjøørretbestander, var veksten hos postsmolten gjennomsnittlig 12,5 cm i løpet av første året i sjøen (variasjon fra 8,0 til 21,8 cm; Jonsson & L'Abée-Lund 1993).

I ei elv i Sør-Norge var spesifikk vekstrate i sjøen de to første årene etter smoltifiseringen større for fisk som var hele perioden i sjøen enn for de som returnerte til ferskvann for overvintring (Jonsson & Jonsson 2009b). Dette var knyttet til kostnaden med gyting, ettersom mange av de som returnerte til ferskvann gyttet etter én sommer i sjøen. Førstegangsvandrere som returnerte fra sjøen i samme år som de vandret ut fra elva vokste under sjøoppholdet fra en gjennomsnittsstørrelse på 19 cm og 67 g, til 30 cm og 297 g (Jonsson & Jonsson 2009b). Førstegangsvandrere som ikke kom tilbake fra sjøen før etter 1-2 år var gjennomsnittlig 38 cm og 588 g, mens de som kom tilbake etter 3 år var gjennomsnittlig 43 cm og 834 g. Tidspunktet for nedvandring er også viktig, ettersom spesifikk vekstrate første sesong i sjøen var lavere for postsmolt som vandret til sjøen om våren enn om høsten, noe som syntes å være knyttet til bedre vekst i det påfølgende året. Vekstraten i sjøen var større for sjøørret som returnerte etter første sesong i sjøen enn for større fisk som hadde vært i sjøen tidligere. I ei elv i Vest-Norge var sjøørreten som returnerte om høsten etter én sommer i sjøen 20-35 cm (Skaala et al. 2014a). I ei elv i Sør-Sverige økte førstegangsvandrerne kroppslengden fra 14-19 cm ved utvandring i mai til 25-45 cm (gjennomsnittlig 38 cm) da de returnerte til elva om høsten (Svårdson & Fagerström 1982). De som ikke returnerte til elva første høst etter utvandring men returnerte som gytefisk høsten etter var ~50-55 cm. De som fortsatt ikke var kjønnsmodne og ble værene i sjøen var på dette tidspunktet ~60 cm, og da de returnerte til elva som gytefisk den tredje høsten etter utvandring var de ~65-70 cm (Svårdson & Fagerström 1982). Britisk sjøørret som ble værende i sjøen første vinter var vanligvis mellom 30 and 34 cm på slutten av første vinter i sjøen (Fahy 1978), men det var stor variasjon mellom bestander, med lengdeøkning på mellom 40 og 93 % gjennom denne perioden i sjøen (Fahy 1978).

Blant norske bestander var det ingen sammenheng mellom lengdeøkning første året i sjøen og breddegrad (Jonsson & L'Abée-Lund 1993). I en tidligere undersøkelse av sjøørretbestander langs norskekysten (58-70°N) ble det imidlertid funnet at årlig lengdeøkning til sjøørret første året etter smoltifisering var mindre i nordlige enn sørlige bestander og økte med sjøtemperatur (L'Abée-Lund et al. 1989), men forskjellen i vekst mellom sørlige og nordlige bestander var liten. Lengre sør, i Nederland, hadde sjøørreten en lengdeøkning på 21-26 cm første år i sjøen (de Leeuw et al. 2007). Sjøørreten økte i lengde fra gjennomsnittlig 24 cm som postsmolt i mai-juni til 41 cm i oktober-november, noe som tilsvarte en vekst på 3,4 cm per måned. Fisk fanget etter første vinter i sjøen var gjennomsnittlig 51 cm. Slik rask vekst ved mer sørlige breddegrader tyder på at vekstkapasiteten er høyere i et varmere klima med en lengre vekstsesong og kanskje bedre mattilgang (Jonsson & Jonsson 2009b).

Vekstraten i sjøen varierer gjennom året og kan være raskest i de tidligste sommermånedene (Berg & Berg 1987b, Knutsen et al. 2001, 2004, Olsen et al. 2006). Veksten for førstegangsvandrerne i Nord-Norge var raskest i juni (Berg & Berg 1987b). Veksten økte gradvis fra fisken kom ut i sjøen og fram til i juni, og deretter ble den redusert igjen. For sjøørret som var hele året i sjøen i Sør-Norge var lengdeveksten rask om sommeren (mai-september), mens de ikke hadde noen særlig lengdevekst om høsten og vinteren (Olsen et al. 2006). Det var imidlertid variasjon blant individer i vekstmønsteret gjennom året (Olsen et al. 2006).

2.7 Overlevelse

Sjørørret er byttedyr for mange ulike predatorer i sjøen, og predasjonsrisikoen er størst under den første sjøvandringen. Postsmolt er mest utsatt for predasjon i den første perioden etter at de har vandret ut i sjøen (Dieperink et al. 2001, Koed et al. 2006, Middlemas et al. 2009, Aarestrup et al. 2014). Av 78 smolt merket med radiosendere i ei dansk elv, ble 65 % spist av storskarv (*Phalacrocorax carbo*) og gråhegre (*Ardea cinerea*) i løpet av de fire første ukene etter at de kom ut i sjøen (Dieperink et al. 2001). Predasjonen var særlig høy i de første dagene, med en daglig predasjonsrate i løpet av de to første dagene i sjøen på 25-30 %. Predasjonsraten var størst for de minste individene (Dieperink et al. 2001). I en annen dansk undersøkelse ble 12 % av merkede sjørørretsmolt spist av skarv i estuarier (Koed et al. 2006). I en tredje dansk undersøkelse var dødeligheten for utvandrende postsmolt 0,63-0,92 % per km under vandring gjennom fjorden, og total overlevelse for sjørørret med akustiske sendere var kun 79 % i løpet av 21 dagers vandring gjennom en 17 km lang elvestrekning og en 29 km lang fjordstrekning (Aarestrup et al. 2014). I en skotsk undersøkelse oppholdt postsmolten seg nær hjemelva de første 14 dagene etter at de kom ut i sjøen, og i denne perioden forsvant omtrent halvparten av fisken (Middlemas et al. 2009). Det må påpekes at alle undersøkelsene det er referert til i dette avsnittet er basert på fisk merket med telemetrisendere, og at dødelighetene må betraktes som maksimumsdødelighet ettersom merking og håndtering av fisk potensielt kan bidra til økt predasjonsrisiko.

I ei elv i Nord-Norge (1956-1963 og 1967-1970) var overlevelsen gjennom første sommer i sjøen minimum 37 % i løpet av sjøoppholdet, som varte gjennomsnittlig 70 dager (Berg & Jonsson 1990). Overlevelsen var større for små hanner enn for hunner. Overlevelsen for større fisk som hadde tidligere sjøopphold var 56-68 % (Berg & Jonsson 1990). Andelen voksen sjørørret med merker som returnerte til ferskvann etter én sommer i sjøen i en annen undersøkelse i Nord-Norge var 85 % i ett undersøkelsesår og 79 % i det påfølgende året (ulike individer var merket i de to undersøkelsesårene, Jensen et al. 2014). I ei elv i Midt-Norge estimerte Jensen (1968) at overlevelsen for sjørørret merket under utvandring om våren var 56 % fram til påfølgende høst (konfidensintervall 51-69 %). I franske elver ble det registrert en høy overlevelse etter gyting, der 30-50 % av sjørørreten merket som støinger kom tilbake på et senere tidspunkt, selv om det også var ei elv med lavere overlevelse der bare 14-20 % av sjørørreten merket som smolt kom tilbake (Euzenat 1999).

Tidspunktet for utvandring til sjøen påvirker overlevelsen hos sjørørret. I ei elv i Sør-Norge var overlevelsen for smolt som vandret til sjøen om våren større enn for de som vandret til sjøen om høsten (Jonsson & Jonsson 2009b). Overlevelsen var størst for de som vandret ut i mai, hvorav 15 % senere returnerte til elva for gyting. Denne andelen må betraktes som en minimumsoverlevelse siden estimatet er basert på eksterne Carlinmerker som er kan medføre økt risiko for dødelighet sammenlignet med umerket fisk (Jonsson & Jonsson 2009b). For eldre sjørørret som hadde vært i sjøen tidligere var gjennomsnittlig overlevelse 33 %, og overlevelsen var ikke avhengig av hvilken måned fisken vandret til sjøen (Jonsson & Jonsson 2009b).

Sjøoverlevelsen kan også variere mellom år. For eksempel i en norsk undersøkelse i perioden 1976-2005, ble de høyeste overlevelsene registrert for smolt som forlot elva i perioden 1979-2003, og den laveste overlevelsen i 1980. Sjøoverlevelsen var også relativt lav mellom 1993 og 2002 (Jonsson & Jonsson 2009b).

Lange tidsserier med data på sjøoverlevelse er tilgjengelig fra Burrishoole på den irske vestkysten, også fra perioden før fiskeoppdrett ble igangsatt i området. I perioden 1970-1987, før oppdrett, var overlevelsen fra smoltutvandring til samme høst 11-32 % for sjørørret som ikke ble værende i sjøen gjennom vinteren (såkalt finnock) (Poole et al. 2006).

Gargan et al. (2006b) registrerte 19 % overlevelse for finnock ved en annen irsk lokalitet der det ikke var fiskeoppdrett.

Selv om det ikke ser ut til at det er tetthetsavhengig overlevelse i sjøen for sjøørret (Elliott 1993b, Jonsson & Jonsson et al. 2009b), økte overlevelsen for utvandrende sjøørret om våren med økende antall laksesmolt som vandret ut samme år (Jonsson & Jonsson 2009b). Dette kan være knyttet til predasjon i sjøen, og at predasjonen ble redusert med et økende antall alternative byttedyr tilgjengelig. Ved å vandre ut samtidig som et stort antall laksesmolt med mindre kroppsstørrelse, kan det hende sjøørreten ble eksponert for mindre predasjonsrisiko fordi predatorer var mett ved å spise byttedyr som forekom i høyere antall (og kanskje var lettere å fange). I denne elva er sjøørret omtrent dobbelt så tung som laksesmolt, men kun halvparten så tallrik (Jonsson & Jonsson 2009b).

2.8 Spredning og hjemvandring

Returnerende sjøørret kan i større grad spre seg bort fra hjemelva si enn laks. For eksempel i Nord-Norge ble 16 % av merket sjøørret gjenfanget i en annen elv (Berg & Berg 1987a, Berg & Jonsson 1989). Det er imidlertid ikke kjent om sjøørreten gjenfanget i en annen elv faktisk gyttet i en annen elv enn hjemelva. Også i en merkeundersøkelse i North Esk på østkysten av Skottland ble en stor andel av gjenfangstene gjort i naboelva South Esk (Pratten & Shearer 1983b).

Genetiske forskjeller mellom ørretbestander i ulike vassdrag (Hansen et al. 2002, Hovgaard et al. 2006) tyder imidlertid på en begrenset effektiv spredning og genstrøm mellom vassdrag. Kjente spredningsrater for sjøørret er omlag to 1-3 % (altså andelen individer i ei elv som kommer fra andre elver og som gyter og bidrar til videre generasjoner i elva, Ferguson 2006, Jonsson & Jonsson 2006b), men det finnes lite data på dette. Hvis effektive spredningsrater var høyere enn noen få individer per generasjon, ville imidlertid genetiske forskjeller mellom bestander ikke vært så store som de er (Ferguson 2006). Et større antall individer kan spre seg mellom elver, men spredning resulterer ikke nødvendigvis i vellykket gyting og genetiske bidrag til senere generasjoner.

2.9 Oppsummering og konklusjoner

- Det er betydelig variasjon i livshistoriestrategier hos sjøørret, særlig knyttet til tidspunkt og varighet av sjøvandring, både mellom individer og mellom bestander.
- En større andel av sjøørreten er hunner enn hanner.
- Sjøørretsmolt forlater vanligvis elvene og kommer til sjøen for første gang om våren eller forsommeren, mellom mars og juni. Sjøørret kan også vandre til sjøen for første gang til andre tider av året.
- Sjøørret postsmolt kan oppholde seg i sjøen kun noen måneder om sommeren og deretter returnere til ferskvann for å overvintre, og deretter regelmessig vandre til sjøen og sommeren og tilbake til ferskvann om vinteren. Sjøørret kan imidlertid også bli værende kontinuerlig i sjøen gjennom både sommer og vinter inntil de kjønnsmodnes og returnerer til ferskvann for gyting.
- Sjøørret forekommer vanlig i sjøen om vinteren, både i sørlige og nordlige deler av utbredelsesområdet.
- Noen ørret har en vandringsstrategi som er en mellomting mellom det å være ferskvannsstasjonær og sjøvandrende, ved at de kun vandrer til estuarier eller har hyppige forflytninger mellom ferskvann, estuarier og sjøen.
- Varigheten og tidspunktet for sjøvandring er trolig et resultat av balanse mellom gevinst i form av vekstmuligheter og kostnader i form av økt dødelighetsrisiko i de ulike leveområdene.
- Strategien med å bli værende i sjøen om vinteren er trolig vanligst i bestander fra små vassdrag, eller elver med ustabile og dårlige forhold for sjøørret om vinteren,

kanskje med lav vannføring og vanskelige isforhold. Sjørøret fra små kystvassdrag med lite vann og perioder med tørke kan oppholde seg i ferskvann i kun en liten periode etter klekking og deretter i sjøen resten av livet unntatt korte opphold i ferskvann for å gyte.

- På grunn av stor individuell variasjon kan sjørøret innen et vassdrag vandre opp i og forlate vassdraget til alle tider av året. Den største utvandringen skjer imidlertid om våren og tidlig på sommeren, når både smolten og vinterstøingene som har gytt vandrer til sjøen. Tidspunktet på året som flest sjørøret returnerer til ferskvann ser ut til å være på sommeren og høsten når de kjønnsmodne individene returnerer for gyting og umodne fisk returnerer til ferskvann for vinteropphold.
- Sjørørreten forblir i kystområdene og foretar ikke lange vandringar til åpne havområder. De kan imidlertid vandre ut i åpent kystvann som i Østersjøen og Nordsjøen.
- Sjørørreten oppholder seg vanligvis innenfor 80 km eller mindre fra hjemelva si, men noen individer kan foreta lengre vandringar. Det er eksempler på gjenfangster av sjørøret mer enn 500 km fra elva hvor de ble merket. De fleste sjørøret i sjøen oppholder seg trolig kun opp til noen få kilometer fra hjemelva si.
- Sjørøret kan oppholde seg i mange ulike habitat i sjøen, både i brakkvann i estuarier og i fullt sjøvann, og kan foreta hyppige forflytninger mellom ulike habitat. Postsmolt kan ha en tendens til å oppholde seg nærmere elvemunninger og nært land, særlig i de første ukene og månedene av sjøoppholdet.
- Sjørøret parr er i noen grad saltvannstolerante, og kan overleve forflytning fra ferskvann til brakkvann uten en fysiologisk tilpasning gjennom smoltifisering. De er økende saltvannstolerante med økende kroppsstørrelse. For å kunne overleve forflytning til fullt sjøvann må de imidlertid være fysiologisk tilpasset gjennom en smoltifiseringsprosess.
- Sjørørretsmolt og voksne kan tolerere raske og hyppige forflytninger mellom ferskvann og saltvann, tilsynelatende uten behov for å bruke tid på akklimatisering til endret salinitet.
- I en del publikasjoner har det blitt antydnet at kombinasjonen av høy salinitet og lav vanntemperatur kan være fysiologisk stressende for sjørøret. I andre undersøkelser i nordlige områder er det imidlertid rapportert at sjørøret regelmessig oppholder seg i fullt sjøvann (salinitet 30-32 promille) og ved vanntemperaturer ned i 1-2 °C om vinteren.
- Det synes å være genetiske forskjeller i saltvannstoleranse mellom sjørøretbestander.
- Sjørøret oppholder seg hovedsakelig nær vannoverflaten når de er i sjøen, i de øverste 1-3 m, eller øverste 5 m av vannmassene. Korte dykk ned til 26-28 m dybde har blitt registrert.
- Gjennomsnittlig horisontal progresjon for postsmolt i sjøen varierer fra 0,7-3,2 km dag⁻¹, eller 0,02-0,11 kroppslengder s⁻¹. De raskeste individene kan imidlertid vandre mye raskere, og progresjonsrater opp til 20 km dag⁻¹ har blitt registrert for postsmolt. Fisken kan ha vandret lengre enn korteste vei mellom registreringer i slike undersøkelser, slik at svømmehastigheter over kortere distanser kan være betydelig høyere.
- Sjørørreten er en generalistisk og opportunistisk predator i sjøfasen. De spiser en rekke fiskearter, krepsdyr (reker, amfipoder og krill), overflateinnsjekter og flerbørstemark (polychaeta).
- Basert på mageanalyser er andre fisk ofte viktigste byttedyr, særlig for sjørøret større enn 21-25 cm kroppslengde. Sildefisk og tobisfisk er ofte viktige byttedyr, og særlig sild synes å være foretrukket byttedyr på steder og i år de er tallrike.
- Dietten varierer med kroppsstørrelse, tid på sesongen og hvilket habitat sjørørreten lever i. Geografiske og sesongmessige variasjoner i matinntak og byttedyrvalg re-

flekterer trolig forskjeller i byttedyrtilgjengelighet på ulike steder og til ulike tider av sesongen.

- Vekstrater for sjøørret er større i sjøen enn i ferskvann.
- Dødelighet i sjøen synes hovedsakelig å være påvirket av tetthetsuavhengige faktorer.
- Forflytningen fra ferskvann til sjøen som førstegangsvandrere (smolt) er en kritisk fase i sjøørrets liv, og høye dødeligheter i løpet av de første dagene i sjøen er registrert. Smolten er spesielt sårbare for predatorer (fugler og andre fiskearter) i denne fasen.
- Rapportert overlevelse gjennom første sommer i sjøen er opp til 37 %. Gjennomsnittlig overlevelse fra langtidsovervåking i ei sørnorsk elv var 15 % for Carlinmerket smolt som vandret ut fra elva i mai, men overlevelsen varierte mellom årsklasser. Fra langtidsovervåking i Irland i 1970-1987 varierte overlevelse fra utvandring som smolt til oppvandring i elva samme år fra 11 til 32 %, med et gjennomsnitt for alle år på 21 %. Overlevelse under sjøoppholdet for veteranvandrere er rapportert så høyt som 33-68 %.
- Genetiske undersøkelser tyder på at effektiv spredning og genstrøm mellom vassdrag er begrenset. Kjente spredningsrater er 1-3 % (dvs. andelen individer i ei elv som kommer fra andre elver og som gyter og bidrar med gener til kommende generasjoner). Et større antall individer kan spre seg mellom elver, men spredning resulterer ikke nødvendigvis i gyting og vellykket genbidrag til nye generasjoner.

2.10 Kunnskapsbehov

- Atferd og overlevelse i sjøen er relativt dårlig undersøkt hos sjøørret sammenlignet med laks og stillehavsarter som kongelaks (*Chinook*, *Oncorhynchus tshawytscha*), søvlaks (coho, *O. kisutch*) og rød laks (sockeye, *O. nerka*) (Drenner et al. 2012).
- Variasjonen i vandringsmønstre og livshistoriestrategier hos sjøørret er undersøkt i kun et fåtall vassdrag. Det er lite kunnskap om andelen individer og bestander med ulike livshistoriestrategier med hensyn på tidspunkt, varighet og lengde på sjøvandringer, og i hvilken grad anadromi er genetisk påvirket. Det er behov for undersøkelser av hvor stor andel av sjøørreten som overvintrer i sjøen i ulike bestander og geografiske områder.
- Kun få sjøørretbestander har blitt langtidsovervåket. Det finnes lite informasjon om status for sjøørretbestander i mange områder. Det finnes også lite informasjon om naturlig variasjon i sjøoverlevelse, om hovedårsaker til dødelighet, og hvordan og hvorfor sjøoverlevelse varierer over tid og mellom områder.
- Det behøves mer detaljert kunnskap om habitatbruk i sjøen, vandringsruter, vandringsdistanse og dybdebruk hos sjøørret gjennom året. Spesifikt er det behov for kunnskap om hvordan forskjeller og endringer i vanntemperatur og salinitet påvirker matinntak, vekst, atferd og vandringer. Kunnskap om hvordan lakselusinfestasjoner påvirker marin atferd er også nødvendig for å samle inn og tolke overvåkingsdata.

3 Andre menneskeskapte påvirkningsfaktorer på sjørret enn lakselus



Liten sjørret fra elva Imsa i Rogaland. Foto: Eva B. Thorstad

I dette kapitlet oppsummeres kunnskap om andre menneskepåvirkede faktorer enn lakselus som kan påvirke sjørret negativt.

En av hovedkonklusjonene fra the First International Sea Trout Symposium som ble arrangert i Cardiff i Storbritannia (Harris & Milner 2006) var at *“Sea trout stocks are apparently healthy in some regions, but in others there have been major collapses”* (oversatt: sjørretbestander synes i god tilstand i noen regioner, men har i andre regioner brutt sammen). Det ble videre konkludert med at tilstanden for sjørretbestander varierer gjennom utbredelsesområdet ut fra påvirkninger av lokale og regionale faktorer (Milner et al. 2006). Selv om dette er generelle konklusjoner, så ble lakselus spesielt identifisert som en negativ påvirkningsfaktor på sjørret vest på de britiske øyer, mens overbeskatning i kystfisket ble framhevet som en negativ faktor nord i Østersjøen. Videre ble en kombinasjon av ulovlig fiske på kysten og miljøpåvirkninger i ferskvann identifisert som hovedproblemer i Svartehavsregionen (Milner et al. 2006). Det ble konkludert med at i andre deler av utbredelsesområdet ser det ut til at status for sjørreten er bedre. Andre betydelige påvirkningsfaktorer som ble framhevet av foredragsholdere fra de fleste landene som var representert på konferansen var fysiske vandringshindre, redusert vannføring ved regulering, silting av gytegrøper, for høy næringstilførsel på grunn av landbruksaktivitet, forringelse av leveområder i elver og økt predasjon (Milner et al. 2006).

I Norge har det vært generelt lite overvåking og forskning på sjørretbestander, og få undersøkelser om effekter av ulike påvirkningsfaktorer er publisert i internasjonale vitenskapelige journaler. Siden Norge ikke ble inkludert i konklusjonene fra konferansen, kan det legges til her at ikke alle regioner av landet har sjørretbestander i god tilstand. Analyser i en teknisk rapport fra 2009 (Jonsson et al. 2009) samt offisiell fangststatistikk til og med 2013 viser at fangstene er mer enn halvert i Vest-Norge og Midt-Norge siden årtusenskiftet. I Nord-Norge økte fangstene på 1990-tallet, men har blitt redusert igjen fra 2005. I Sør-Norge, langs Skagerakkysten, har fangstene vært relativt stabile uten tidstrender i noen retning siden tidlig på 1990-tallet. Jonsson et al. (2009) konkluderte med at nedgangen i store deler av landet de senere årene er knyttet til lakselus, men kanskje også til andre påvirkningsfaktorer i sjøen som klimaendring og fiskesykdommer. Menneskeskapte påvirkningsfaktorer i ferskvann som forurensing, forsuring, kraftregulering og andre forringelser av habitat har sannsynligvis bidratt til å redusere sjørretbestander i mange vassdrag, men disse faktorene har enten vært stabile eller hatt redusert påvirkning de senere år, slik at de derfor trolig ikke er medvirkende årsak til nedgangen i sjørretbestandene de senere årene (Jonsson et al. 2009).

3.1 Påvirkninger i ferskvann

Menneskeskapte faktorer som kan påvirke sjøørret i ferskvann er forurensning, annen forurensning (f.eks. fra landbruk, veier og bergverk), kraftregulering, andre reguleringer av vannføring, vandringshindre og habitatendringer.

Forsuring av ferskvann fra sur nedbør på grunn av industriutslipp av svoveldioksid og nitrogenoksider til atmosfæren har forårsaket utryddelse eller tap av et betydelig antall fiskebestander, særlig i deler av Sør-Norge. Utslippene har blitt redusert, men mange elver er fortsatt påvirket av kronisk eller episodisk surt vann (f.eks. Kroglund et al. 2008, Rosseland & Kroglund 2011). Økt fiskedødelighet på grunn av forsuring kan knyttes både til økte H^+ nivå (dvs. redusert pH) og høye konsentrasjoner av giftig, uorganisk aluminium (Rosseland & Kroglund 2011). Det har vært særlig oppmerksomhet rundt effekter av forsuring på laksefisk, og spesielt laks (Hesthagen & Hansen 1991, Hesthagen et al. 2011). Reduksjonen av laksebestander på grunn av forsuring startet trolig tidlig på 1900-tallet, og rundt 1970 var mange laksebestander i det verst påvirkede området tapt (Hesthagen & Hansen 1991). Laksebestander ble utryddet eller betydelig redusert i mer enn 50 elver på grunn av forsuring (Hesthagen et al. 2011). Siden 1980-tallet har storskala kalking blitt iverksatt for å reetablere laks og ørretbestander i mange av de forsurede vassdragene i Sør-Norge (Hesthagen et al. 2011). Siden ørret er mindre påvirket av forsuring enn laks (Henrikson & Brodin 1995), er det sannsynlig at en kalkingsstrategi som er tilpasset laks vil innebære en tilstrekkelig god vannkvalitet for ørret. Kalkingsstrategier kan imidlertid optimaliseres for å bedre forholdene for ørret i små sideelver og bekker som ikke nødvendigvis er inkludert i de pågående kalkingsprogrammene.

I tillegg til forsuring så er det en rekke forurensende stoff fra landbruk, avskoging, bergverk og annen industri som kan ha en betydelig påvirkning på sjøørretbestander, både som en direkte effekt i ferskvannfasen, men også på grunn av redusert smoltkvalitet som kan redusere overlevelsen når smolten vandrer fra ferskvann og ut i sjøen (Rosseland & Kroglund 2011, McCormick et al. 1998). Mange forurensinger, i tillegg til metaller knyttet til forsuring, kan skade fiskens gjeller og redusere evnen til å regulere saltbalansen (McCormick et al. 1998, Kroglund et al. 2007). Påvirkninger av forurensing som ikke medfører dødelighet så lenge fisken er i ferskvann kan dermed medføre økt dødelighet når fisken kommer ut i sjøen. Forskning har i stor grad foregått på effekter på laks og i mindre grad på sjøørret, og vi finner få publikasjoner som omfatter effekter av forurensing på sjøørret (Thomson Reuters Web of Science database). Jonsson et al. (2011) undersøkte effekter av landbruk og vannkjemi i bekker og små elver i Skagerakområdet i Sør-Norge. Landbruksaktivitet medførte økt fiskeproduksjon, trolig på grunn av økt næringstilførsel, men kun opp til et nivå med 20 % dyrket areal i nedbørfeltet. Når landbruk dekket en større andel av nedbørfeltet var fiskeproduksjonen mindre. De foreslo at reduksjonen i fiskeproduksjon kunne skyldes tilførsel av kjemikalier fra landbruk som hadde negative effekter på fisk, sedimentering og/eller oksygenmangel. Jonsson et al. (2011) poengterte også at skog langs elvebredden kan ha en positiv effekt på fiskeproduksjonen. Videre understreket de at effektene av landbruk på fiskeproduksjon kan ha mindre betydning i store elver enn i bekkene og små elvene som inngikk i denne undersøkelsen.

Aktivitet knyttet til veier og jernbaner kan også bidra til forurensning av ferskvann, men det finnes lite kunnskap om dette knyttet til sjøørret. Meland et al. (2010) fant at forurensende stoffer i forbindelse med veiaktivitet, spesielt fra tunnelvask, medførte redusert vekst av sjøørret. Bygging av veier, jernbaner, bruer og andre installasjoner kan også innebære konstruksjon av vandringshindre for sjøørret. I noen tilfeller kan vandringsruter være fullstendig blokkert, mens i andre tilfeller kan kulverter og andre passasjer være dårlig konstruert slik at de forsinker og reduserer vandringer. Vi har ikke funnet internasjonalt publiserte undersøkelser som har dokumentert eller kartlagt slike påvirkninger på sjøørret. I en

undersøkelse (Cocchiglia et al. 2012) ble det stilt spørsmål om konstruksjoner av kulverter kan påvirke eggoverlevelse hos ørret på grunn av økt sedimentering. Fint sediment hadde en negativ effekt på eggoverlevelse i laboratoriet, men i feltundersøkelser ble det ikke funnet forskjeller i eggoverlevelse i områder oppstrøms og nedstrøms kulverter.

Regulering av vassdrag for kraftproduksjon kan påvirke vannføring, vanntemperatur og vannkvalitet. Kraftverk, dammer og terskler kan utgjøre vandringshindre og medføre betydelige habitatendringer. Vassdrag kan også reguleres for andre formål, som vanning, fiskelekkeri, kanalisering og sluser for båttrafikk, samt bygging av annen infrastruktur langs vassdrag, og alt dette kan medføre lignende påvirkninger på vandrende fisk som kraftregulering. I tillegg til direkte bortføring av vann, kan slike aktiviteter medføre oppstyking av leveområder i ferskvann på grunn av vandringshindre og betydelige endringer av miljøforholdene. Effekter av regulering varierer mellom elver og kan ha fra ubetydelige til svært store negative effekter på sjøørretbestander. Det finnes et betydelig antall internasjonalt publiserte vitenskapelige undersøkelser om effekter av regulering av vassdrag for kraftproduksjon og andre formål på laksefisk, og mange av undersøkelsene på andre arter er relevante også for sjøørret. Det finnes også mange undersøkelser spesifikt om sjøørret og effekter av for eksempel restaurering av gytehabitat, endring av miljøforhold om vinteren, stranding på grunn av raske endringer av vannstand, vandringshindre, turbiditet, og effekter av ulike vannførings- og vanntemperaturregimer på vekst, atferd og rekruttering av ungfisk (f.eks. Saltveit et al. 2001, Aarestrup & Koed 2003, Halleraker et al. 2003, Flodmark et al. 2004, 2006, Alonso-Gonzales et al. 2008, Barlaup et al. 2008, Östergren & Rivinoja 2008, Erkinaro et al. 2011, Pulg et al. 2013). Siden sjøørret kan gyte flere ganger i løpet av livet, og siden de viser stor variasjon i habitatbruk og tidspunkt for vandringer, har det vært økende oppmerksomhet på at bevaringstiltak må ivareta behovet for åpne vandringsveier mellom ulike habitat gjennom hele året (Calles & Greenberg 2009, Kraabøl et al. 2009). Det er ikke bare behov for å konstruere fiskepassasjer og iverksette andre tiltak for oppvandring, men det er også behov for å sikre trygge nedvandringsruter i ulike deler av året (Calles & Greenberg 2009, Kraabøl et al. 2009).

3.2 Påvirkninger i sjøen

Menneskeskapte faktorer som kan påvirke sjøørret i sjøen inkluderer lakselus, men også oppdrettsanlegg i seg selv, offshore vindmøller, havner, moloer, bruer og annen industri.

En mulig effekt av oppdrettsanlegg i sjøen er at sjøørretens atferd endres ved at de tiltrekkes av dem. Dette finnes imidlertid ikke vitenskapelig publiserte undersøkelser av om dette er tilfelle. I Norge har det blitt påvist at et stort antall marine fisk tiltrekkes av lakseoppdrettsanlegg og spiser overskuddspelletts. Sei (*Pollachius virens*) og torsk (*Gadus morhua*) er artene som oftest finnes ved oppdrettsanlegg (Dempster et al. 2009). Begge arter kan være predatorer på utvandrende postsmolt, men laksefisk ble ikke funnet i mager fra mer enn 300 sei og 200 torsk som ble samlet inn om sommeren (juni-august) ved ni oppdrettsanlegg langs norskekysten (Dempster et al. 2009). Om tiltrekking av marine predatorer til områder rundt oppdrettsanlegg representerer økt predasjonsrisiko for ville laksefisk er ikke kjent, men det kan være rimelig å anta at det kan medføre økt predasjonsrisiko der oppdrettsanlegg er lokalisert nært elvemunninger. Imidlertid kan det også være at oppdrettsanlegg medfører redusert predasjonsrisiko for sjøørret, fordi potensielle predatorer samles rundt oppdrettsanlegg og kanskje heller spiser pellets fra anlegget enn byttedyr som sjøørret.

Med unntak av de godt dokumenterte effektene av lakselus finnes lite vitenskapelig publisert litteratur om hvordan menneskeskapte faktorer påvirker sjøørretens overlevelse og atferd i sjøen. Det er ikke kjent om havner, moloer, bruer, oppdrettsanlegg, bergverksaktivitet eller annen industri påvirker sjøørreten. Tidevannskraftverk benyttes i økende grad,

og disse har roterende turbinblad som kan skade fisk. Et økende areal av havoverflata blir også kunstig opplyst om natta på grunn av lys ved havner, industri og andre installasjoner, og det er ikke kjent om dette kan påvirke sjørretet.

3.3 Påvirkninger som forekommer både i ferskvann og sjøen

Fiskeoppdrett kan påvirke sjørretbestander ved å introdusere nye infeksjonssykdommer forårsaket av virus, bakterier, sopp og parasitter, eller øke forekomsten av de som allerede er til stede. Slike sykdommer kan påvirke sjørretet både i ferskvannsfasen og sjøfasen av livssyklusen. Det finnes generelt lite kunnskap og overvåking av slike effekter av fiskeoppdrett på bestander av ville laksefisk (Bakke & Harris 1998).

Mulige effekter av klimaendringer på ørretbestander er grundig oppsummert og diskutert av Jonsson & Jonsson (2009a) og Elliott & Elliott (2010). Forventet klimaendring i den atlantiske regionen er mildere og våtere vintre, med mer nedbør i form av regn og mindre som snø, redusert lengde på perioder med isdekke og hyppigere episoder med ekstremvær. Jonsson & Jonsson (2009a) spår at sjørretets utbredelsesområde forflyttes nordover, med redusert produksjon og utryddelse av bestander i sørlige områder, samtidig som nye gyte- og oppvekstområder tas i bruk i nordlige vassdrag. Andre klimaeffekter som forventes av Jonsson & Jonsson (2009a) er: (1) Økte trusler fra parasitter og smittsomme fiske sykdommer på grunn av økte smitterater, raskere utvikling og økt virulens av sykdomsorganismer. (2) Økt vinterdødelighet av parr i nordlige og sørlige deler av utbredelsesområdet. (3) Senere gytetidspunkt om høsten og raskere utvikling av egg til klekking om våren. Lengden på vekstsesongen vil trolig øke, og økte vekstrater kan forventes hvis temperaturen er under optimum for vekst. (4) Økt årlig kroppsvekst og redusert alder ved kjønnsmodning, særlig i nordlige og midtre deler av utbredelsesområdet. (5) Tidligere smoltutvandring om våren og økt dødelighet av postsmolt i sjøen på grunn av at vanntemperaturen øker mer i elvene enn i sjøen. (6) Tidligere gytevandring. Ekstreme vannføringsforhold kan imidlertid forsinke gyteoppvandring og medføre redusert størrelse på gytebestander. (7) Redusert postsmoltvekst, overlevelse, alder ved kjønnsmodning og rekruttering. Slike effekter vil trolig bli størst i midtre og sørlige deler av utbredelsesområdet. Frekvensen av gyteparr kan øke. Ferskvannsstasjonære individer kan favoriseres i bestander med både ferskvannsstasjonære og sjøvandrende individer. (8) Mange av disse endringene kan representere relativt raske fenotypiske responser på endret klima. I et lengre perspektiv kan også genetiske endringer i trekk som alder ved smoltifisering, alder ved kjønnsmodning og sykdomsresistens forventes (Jonsson & Jonsson 2009a).

Sjørretet beskatnes både i ferskvann og i sjøen. Overbeskatning, det vil si når en bestand beskatnes i en slik grad at rekrutteringen ikke kan opprettholdes på grunn av mangel på gytefisk og dermed redusert eggdeponering, kan medføre store bestandsreduksjoner. Siden sjørreteten potensielt kan gyte flere ganger i løpet av livet, er det en tendens til at effekten av beskatning er kumulativ på eldre og større fisk (Solomon & Czerwinski 2006). Reguleringer av fiske og fisketradisjoner varierer over sjørretets utbredelsesområde, og det er vanskelig å trekke generelle konklusjoner om beskatningsnivå og graden av overbeskatning. Fangststatistikk og informasjon om fangst per innsats og beskatningsrater er viktig for å kunne overvåke sjørretbestander og vurdere beskatningsnivået. Kvalitet på fangststatistikken er tilstrekkelig god for noen fiskeri og i noen land, mens det er behov for forbedringer i andre land (Milner et al. 2006). Omfanget av ulovlig fiske etter sjørretet er generelt lite kjent.

3.4 Vekselvirkninger mellom påvirkningsfaktorer

Ofte kan flere menneskeskapte faktorer virke samtidig på sjørretbestander, men undersøkelser av hvordan slike faktorer virker sammen er ofte kompliserte og kostbare å gjennomføre, og det er få slike undersøkelser publisert for fiskebestander i det hele tatt. Dette

er en av årsakene til at det er vanskelig å isolere og analysere effekten av én spesiell faktor i ville fiskebestander. I tillegg kan resultater av vekselvirkninger mellom ulike faktorer være komplekse, ikke-lineære og uforutsigbare, og ikke åpenbare ut fra å kombinere kunnskap om effekter av én og én faktor hver for seg. Eksempler på dette er resultater fra undersøkelser av vekselvirkninger mellom lakselus og forsuring på laks (Finstad et al. 2007, 2012). Disse undersøkelsene viste at laksesmolt eksponert for forsuring i ferskvann var mer sårbare for lakselus enn kontrollfisk holdt i vann med god vannkvalitet. Sårbarheten for lakselus var imidlertid mindre hvis det var en restitusjonsperiode etter forsuringsepisoden før fisken ble eksponert for lakselus. Disse resultatene viser altså at det kan være variasjoner mellom år i hvordan disse faktorene vekselvirker som avhenger av tidspunktet for og intensiteten av både forsuring og risiko for lakselusinfestasjon.

Klimaendringer kan påvirke alle stadier av sjøørretens livssyklus, og er en faktor som åpenbart vil ha betydning for effekten av mange andre menneskeskapte påvirkninger. For eksempel vil effekter av lakselus ha komplekse vekselvirkninger med klimaendringer. Mengden lakselus i kystområder har vist seg å øke med vanntemperatur gjennom sommeren (Heuch et al. 2002). Klimaendring i form av økte havtemperaturer kan medføre økt mengde lakselus på grunn av raskere livssyklus for lakselus, og dermed flere lakselusgenerasjoner per år (Johnson & Albright 1991a, Boxaspen & Næss 2000). Negative effekter av lakselus kan dermed bli mer alvorlig over større geografiske områder som et resultat av klimaendring, og nordlige sjøørretbestander kan i økende grad bli negativt påvirket. Hvis smoltstørrelse reduseres på grunn av økt elvevekst og lavere smoltalder (se referanse til Jonsson & Jonsson 2009a i kapittel 3.3), så vil toleransenivå for antall lakselus per smolt også bli redusert. Effekter av de høyeste sjøtemperaturene på lakselus er dårlig undersøkt, og det bør undersøkes om vanntemperaturer over 18 °C kan ha negative effekter på lakselusproduksjonen (Boxaspen 2006). Endrede vanntemperaturer i kystområder kan også medføre endringer i geografisk utbredelse av andre *Caligus*-arter, som for eksempel vertsgeneralisten skottelus *Caligus elongatus*, slik at de i større grad berører nordlige bestander av sjøørret. Skottelus har lenge vært en problemart i akvakultur i Skottland (f.eks. Revie et al. 2002a), og med klimaendring kan dette være en parasitt som kan bli økende problematisk også i Skandinavia.

Sjøørretens evne til å tilpasse seg raske miljøendringer på grunn av klimaendring blir sannsynligvis redusert hvis de har redusert genetisk variasjon og bestandsstørrelser på grunn av andre påvirkningsfaktorer. Bestander med redusert bestandsstørrelse og genetisk variasjon, samt med redusert variasjon i livshistoriestrategier på grunn av andre påvirkninger, vil være mindre robuste til å tilpasse seg raske klimaendringer.

3.5 Oppsummering og konklusjoner

- Det er lokale og regionale forskjeller i hvilke menneskeskapte faktorer som påvirker sjøørretbestander, og hvilke av disse faktorene som har størst påvirkning.
- Tilstanden for sjøørretbestander varierer gjennom utbredelsesområdet ut fra lokale og regionale påvirkningsfaktorer.
- Menneskeskapte faktorer som kan påvirke sjøørret i ferskvann er forsuring, annen forurensing (f.eks. fra landbruk, veier og bergverk), kraftregulering, andre reguleringer av vannføring, vandringshindre og habitatendringer.
- Menneskeskapte faktorer som kan påvirke sjøørret i sjøen i tillegg til lakselus er havner, moloer, bruer oppdrettsanlegg i seg selv, og annen industri og aktivitet knyttet til disse. Det finnes imidlertid lite kunnskap om hvordan slike strukturer og aktiviteter knyttet til dem eventuelt påvirker sjøørret.
- Klimaendring er en viktig faktor som kan påvirke sjøørretbestander både i ferskvann og i sjøen.

- Overbeskatning i sportsfiske og kommersielt fiske, samt sykdommer forårsaket av virus, bakterier, sopp og parasitter knyttet til fiskeoppdrett, er også faktorer som kan påvirke sjøørret både i ferskvann og i sjøen.
- Ofte kan flere menneskeskapt faktorer påvirke sjøørretbestander samtidig. Undersøkelser av hvordan slike faktorer vekselvirker er ofte kompliserte og kostbare å gjennomføre, og få slike undersøkelser er publisert. Dette er en av årsakene til at det er vanskelig å isolere og analysere effekten av én spesiell faktor i ville fiskebestander. Resultater av vekselvirkninger mellom påvirkningsfaktorer kan være komplekse, ikke-lineære og uforutsigbare, og ikke åpenbare ut fra å kombinere kunnskap om effekter av én og én faktor hver for seg.
- Klimaendring er en faktor som åpenbart vil ha betydning for effekten av mange andre menneskeskapt påvirkninger. Effekter av lakselus vil også påvirkes av klimaendring. Negative effekter av lakselus kan bli mer alvorlig over større geografiske områder som et resultat av klimaendring, og nordlige sjøørretbestander kan i økende grad bli negativt påvirket.
- Sjøørretbestander med redusert bestandsstørrelse og genetisk variasjon, samt med redusert variasjon i livshistoriestrategier på grunn av andre påvirkninger, vil være mindre robuste til å tilpasse seg raske klimaendringer.

3.6 Kunnskapsbehov

- Effekter av ulike påvirkningsfaktorer og vekselvirkninger mellom dem er generelt lite undersøkt for sjøørret. Effekter av kraftregulering og andre vassdragsreguleringer synes bedre undersøkt enn andre påvirkninger, og undersøkelser av effekter på andre laksefisk kan i tillegg brukes til å vurdere effekter på sjøørret. Effekter av klimaendringer på sjøørret har blitt grundig oppsummert i nye publikasjoner. Effekter av forurensing og av patogener fra oppdrett som kan ha store negative effekter på villfisk, synes å være blant de minst undersøkte påvirkningsfaktorene for sjøørret.
- Undersøkelser av vekselvirkninger mellom ulike påvirkningsfaktorer mangler i stor grad.

4 Historisk tilbakeblikk på undersøkelser av lakselus

Vill sjøørret har generelt lave lakselusnivå i områder uten lakseoppdrett, og store utbrudd med høye nivå av lakselus (epizootier) ser ikke ut til å være et vanlig fenomen for sjøørret og andre ville laksefisk i oppdrettsfrie områder, eller i tidsperioder før oppdrett (kapittel 8). I oppdrett forekom de første utbruddene av lakselus i norske oppdrettsanlegg på 1960-tallet, like etter at lakseoppdrett i sjøen ble startet (Pike & Wadsworth 1999). Lignende utbrudd forekom i skotske lakseoppdrettsanlegg fra midten av 1970-tallet (Pike & Wadsworth 1999).

I Irland i 1989-1991 ble vill sjøørret med store mengder lakselus og i dårlig fysisk tilstand for første gang registrert å returnere prematurt til ferskvann (Whelan 1991, Tully et al. 1993b). Basert på disse observasjonene fra Irland ble feltundersøkelser igangsatt i Norge i 1992. Fenomenet med at sjøørret returnerer prematurt til ferskvann med store mengder lakselus og i dårlig fysisk tilstand ble dermed også registrert i Norge (Birkeland 1996, Birkeland & Jakobsen 1997). Undersøkelser i Norge tidlig på 1990-tallet viste høye nivå av lakselus på ville laksesmolt (Finstad et al. 2011).

Disse tidlige observasjonene av høye lakselusnivå medførte at forskning på lakselusbiologi og bekjempelse ble igangsatt. De fleste publikasjonene omhandler lakselus, *Lepeophtheirus salmonis*, fordi denne arten er en spesialist på å parasitere laksefisk og er den som oftest forekommer på laks og forårsaker størst skade på både oppdrettslaks og villaks (Pike & Wadsworth 1999). En annen art, skottelus, *Caligus elongatus*, er i større grad en vertsgeneralist, men har ofte blitt registrert på oppdrettslaks i Skottland og Irland sammen med lakselus, og de kan forårsake stor skade når de forekommer i store antall (Wootten et al. 1982). Denne rapporten omhandler lakselus og ikke skottelus.

Tidlig på 1990-tallet var kunnskapen om fysiologiske effekter av lakselus på laksefisk begrenset (Wootten et al. 1982), og det var få undersøkelser av effekter av lakselus på ville laksefisk (Finstad et al. 2011). De fysiologiske og økologiske konsekvensene av lakselus, og forholdet mellom fiskeoppdrett og luseinfestasjoner på ville laksefisk, var ikke klarlagt. Det var derfor behov for videre undersøkelser av fenomenet prematur tilbakevandring av sjøørret, og om de fysiologiske effektene av lakselus på ville laksefisk.

Den første fasen av forskningen omhandler testing av de fysiologiske effektene av lakselus på kunstig infisert postsmolt av sjøørret, laks og sjørøye (Finstad et al. 2011). Videre ble utvikling av lakselus og deres overlevelse og fordeling på vertsfisken beskrevet. Dette ble gjort ved å gjennomføre kontrollerte undersøkelser i laboratoriet og studere fysiologiske og patologiske effekter av lakselus på vertsfisken (kapittel 6). Den neste fasen av forskningen omhandler analyser av sammenhenger mellom økte lakselusnivå i ville fiskebestander og den voksende oppdrettsaktiviteten, og kartlegge andelen villfisk som hadde lakselusnivå som er så høye at de kan ha negative fysiologiske eller dødelige effekter. Dette ble gjennomført som feltundersøkelser der vill sjøørret, laks og sjørøye ble fanget i områder med og uten oppdrettsaktivitet og lusenivået ble kvantifisert (kapittel 7, 8 og 9). Den tredje fasen av forskningen har vært konsentrert om effekter av lakselus på villfiskebestander, særlig postsmolt av sjøørret og laks (kapittel 10). Dette har inkludert utsetting av merket laks- og sjøørretsmolt i elvemunninger og sammenligning av overlevelse for fisk som har fått kjemisk beskyttelse mot lakselus og ubehandlede kontrollfisk. Slik kjemisk behandling beskytter fisken mot lakselus i flere uker, og forutsatt at behandlingen ikke påvirker fisken på andre måter, kan slike eksperimenter gi indikasjoner på kvantitative bestandseffekter av lakselus på vertsfisken (kapittel 10). Den siste fasen av forskningen har også omfattet større undersøkelsesområder enn tidligere, og i Norge er det gjennomført undersøkelser av effekter av etablering av oppdrettsfrie områder.

5 Evaluering av innsamlings- og overvåkingsmetoder

I dette kapitlet evalueres og diskuteres innsamlings- og overvåkingsmetoder som benyttes til å vurdere lakselusnivå i ville sjøørretbestander. For å vurdere lakselusnivå i ville bestander er det nødvendig å samle inn representative prøver av både sjøørret og lakselus på disse fiskene. I praksis er oppnåelse av presise og representative data utfordrende fordi variasjonen er stor i livshistorie, atferd og vekselvirkninger mellom vert og parasitt. Som kjent for mange andre parasitter er lakselus skjevt fordelt mellom individer av vertsfisken. Dette medfører ofte av det er en skjev fordeling der noen få individer av vertsfisken har veldig store antall lakselus (se **boks 3** og kapittel 8). Denne naturlige og komplekse fordelingen stiller krav til datainnsamling og analyser, og en stor mengde data behøves for å kunne beskrive de statistiske forholdene mellom produksjon av luselarver og nivå av lus på villfisken. I tillegg er det metodologiske utfordringer som må tas hensyn til ved praktisk gjennomføring av innsamling av sjøørret, for eksempel knyttet til innsamlingsredskap, innsamlingsstrategi, samt telle- og analysemetoder.

5.1 Innsamling av sjøørret

Den beste strategien for innsamling av sjøørret avhenger av hvilken problemstilling man har. Uavhengig av dette så er en av hovedutfordringene for å kunne kartlegge forholdet mellom vert og parasitt for hele bestander å dekke alle vertens livsstadier på en representativ måte. Valg av fangstredskap, lokaliteter og tidspunkt for innsamling har betydning for om man samler inn tilstrekkelig omfattende og representative data. Valg av innsamlingsstrategi må derfor vurderes nøye. Uansett hvilken fangstmetode som benyttes, så er en av de grunnleggende utfordringene at sannsynligheten for å fange individuelle fisk avhengig av deres lusenivå. For eksempel kan sjøørret med mye lakselus ha returnert til ferskvann eller allerede dødd i sjøen på grunn av effektene av lakselus (se kapittel 7) og de blir dermed ikke fanget under innsamling i sjøen. Dette betyr at det kan være en skjevhet i innsamling i sjøen, kanskje i den grad at det er risiko for at de mest infiserte fiskene aldri fanges (Lester et al. 1984). Dette kan medføre en generell underestimering av lakselusnivåene. I tillegg er det en generell mangel på kvalitetskontroll av metoder. Det finnes få metodeundersøkelser der resultater fra ulike innsamlingsmetoder har blitt sammenlignet, og det er ikke utviklet standardiserte innsamlingsmetoder.

I vekstperioden etter at fisken har forlatt elva (se kapittel 2) kan sjøørreten oppholde seg både i brakkvann og i sjøen, og noen kan prematurt returnere til ferskvann igjen på grunn av høye lusenivå. Sjøørret fra alle disse habitatene bør samles inn hvis formålet er å dokumentere effekten av lakselus på sjøørretbestander (Bjørn et al. 2001). Hvordan innsamlingen gjøres og hvor redskap for å fange sjøørret plasseres kan påvirke om innsamlingen er representativ for bestanden eller ikke. Hvis innsamlingen for eksempel kun foregår i en fjord, vil færre små sjøørret med høye lusenivå bli samlet inn (Bjørn et al. 2001), mens innsamling i estuarier eller ferskvann kan inkludere fisk med de høyeste lusenivåene og delvis avluset fisk (Bjørn et al. 2001). Sjøørret med mye lus kan returnere til ferskvann eller estuarier i lengre perioder (se kapittel 7). Derfor kan undersøkelser som er basert på innsamling av sjøørret i eller nær elvemunninger medføre at lusenivået overestimeres. I slike munningsområder kan det imidlertid også være sjøørret som nettopp har kommet fra elva og som ikke har rukket å bli smittet med lakselus enda, og hvis slik fisk i stor grad inngår i fangsten kan det medføre en underestimering av lusenivået. Siden lakselus dør i ferskvann vil også antall lakselus på sjøørret som har returnert til ferskvann reduseres over tid.

Boks 3 Prevalens, abundans og intensitet av parasitter

Parasittologer bruker tre begrep for å definere mengden av parasitter på vertsfisk (Bush et al. 1997). “Prevalens” er andelen eller prosenten av innsamlet fisk som har parasitter. “Abundans” er gjennomsnittlig antall parasitter per innsamlet fisk. “Intensitet” er gjennomsnittlig antall parasitter blant fisk som har parasitten (innsamlede fisk uten parasitter inkluderes altså ikke i denne beregningen). Abundans og intensitet kan uttrykkes som en medianverdi i stedet for et gjennomsnitt (f.eks. Rikardsen 2004). Kvantitative biologer ønsker ofte å oppsummere variasjonen mellom individer med en enkel oppsummerende sentralverdi og sammenligne dette målet mellom innsamlede grupper eller bestander. Typisk måles en verdi for hvert innsamlet individ, for eksempel antall lus, og basert på dette beregnes gjennomsnittet eller medianen (midtverdien). Bruk av gjennomsnitt som en oppsummerende verdi for en gruppe innsamlet fisk gir imidlertid ikke en god beskrivelse hvis variabelen har en veldig skjev fordeling og dermed avviker fra normalfordeling. Shaw & Dobson (1995) og Shaw et al. (1998) oppsummerte og analyserte eksisterende datasett for 49 makroparasitter på ulike verter, og viste at parasittmengden per vert ofte hadde en skjev fordeling, og at data ofte matematisk kunne beskrives som en negativ binominal fordeling. En slik overspredning (“overdispersion” på engelsk) av parasitter blant verter karakteriseres av at en liten andel av vertsbestanden ikke har parasitter i det hele tatt, mens de fleste verter har få parasitter og noen få individer har veldig mange parasitter. Statistisk refereres dette mønsteret til som en negativ fordeling, eller en høyreforskjøvet fordeling, og gjennomsnittet av en slik fordeling vil overestimere en sentralverdi (dvs. at de fleste individer har færre parasitter enn gjennomsnittet). I slike tilfeller vil det gi en bedre beskrivelse av situasjonen å bruke medianverdi (f.eks. Rikardsen 2004), eller logtransformere data (f.eks. Todd et al. 2006), før de brukes i videre analyser.

Disse poengene er spesielt relevant for sammenligninger av lakselusnivå på sjørret mellom innsamlingsperioder eller ulike steder, fordi fordelinger av antall lus per fisk ofte har en slik negativ fordeling. Dette kan være spesielt viktig for innsamling av postsmolt med tidlige chalimusstadier av lakselus, der noen få postsmolt kan ha et eksepsjonelt høyt antall luselarver, kanskje flere hundre, og beregning av gjennomsnitt kan gi et overdrevent bilde av lakselusnivået for utvalget av postsmolt som er samlet inn. Det er eksempler både fra Skottland (f.eks. MacKenzie et al. 1998) og Norge (Bjørn et al. 2001) der noen innsamlede sjørret har hatt mer enn 200 lakselus, mens gjennomsnittlig eller median intensitet har vært svært lav.

De vanligst brukte redskapene for å fange sjørret i sjøen har vært garn, trål og ruser. Hver av disse metodene har fordeler og ulemper. Garn er effektive og enkle å bruke, men de gir en størrelsesselektiv fangst av sjørret ut fra hvilke maskevidder som brukes, og de minste og største sjørretene kan fanges i mindre grad. Dette kan ha betydning for overvåking av lakselus på sjørret, fordi de minste fiskene kan ha høye lusenivå (Bjørn et al. 2001). Ved garnfiske kan individer med de høyeste lusenivåene i mindre grad bli fanget hvis de er mindre mobile og dermed har mindre sannsynlighet for å svømme inn i et garn, og sjørret som har prematurt returnert til ferskvann vil naturlig nok ikke bli fanget av redskap i sjøen (Bjørn et al. 2001, Gjelland et al. 2014). Bruk av trål kan innebære effektiv fangst av de minste fiskene (postsmolt) som i mindre grad fanges i garn. Tråling etter postsmolt i sjøen kan imidlertid være ineffektivt (Bjørn et al. 2007), kostbart, og resultater kan overestimere forekomsten av tungt infisert sjørret, fordi fisk med de høyeste lusenivåene kan være de mest fangbare hvis svømmekapasiteten og evnen til å svømme unna en trål er redusert (se kapittel 6). Dette problemet er ikke så stort for postsmolt hovedsakelig smittet med kopepoditter og chalimuslarver (Finstad et al. 2000, Bjørn et al. 2007). Siden tråling vanligvis dekker et stort område er det sannsynlig at fisk fra flere bestander samles inn hvis det er flere sjørretelver i området. Garn kan settes nærmere elver som er

av spesiell interesse, og kan derfor skaffe mer lokalitetsspesifikke data (Bjørn et al. 2007). Ruser med små maskevidder, og hvor fisken kan svømme fritt inne i redskapen, er mindre størrelsesselektive enn garn og har i tillegg den fordel at fisken kan fanges i live og at de får minimalt med skader under fangst (Barlaup et al. 2013). Siden sjørretbestander er kritisk lave i mange områder, så er det en fordel at fisk kan fanges i live og settes ut igjen etter registrering. Egenskaper med de ulike fangstredskapene har medført at det har blitt samlet inn relativt mye små sjørret i overvåkingsprogrammene (Serra-Llinares et al. 2014). Imidlertid gir overvåking av lakselus på små, umodne sjørret trolig gode indikasjoner på lokale lusenivå siden disse individene ofte oppholder seg i kystområdene nær hjemelva (se kapittel 2).

I ferskvann og elvemunninger er de mest vanlige innsamlingsmetodene for sjørret elfiske og kastenot. Elfiske har blitt kritisert for å være ineffektivt i brakkvann ($> 500\text{-}800 \mu\text{S/cm}$), hvor sjørreten i mange tilfeller oppholder seg. Elfiske kan gi en indikasjon på lusenivå hvis fisk med store mengder lus fanges, men man kan ikke konkludere med at det er lave lusenivå hvis infestert fisk ikke fanges, fordi fisk med lus kan befinne seg utenfor rekkevidde av elfiskeapparatet eller nærmere elvemunningen. Kastenot er foretrukket metode for å fange sjørret i estuarier, men er mer tidkrevende å bruke. Som nevnt ovenfor kan innsamling av prematur tilbakevandret fisk til brakkvann og ferskvann overestimere lusenivået siden dette kan være den minste og mest lusebelastede fisken (Bjørn et al. 2001). Når metoden brukes til å sammenligne resultater mellom år og regioner (Skaala et al. 2014), eller kombinert med andre metoder (Bjørn et al. 2001), kan en slik tilnærming innebære en effektiv og rimelig metode til å vurdere lokalt lakselusnivå. Fast installerte feller i ferskvann har også blitt benyttet til å samle inn sjørret, og slik innsamling kan bidra med verdifulle data fra enkeltvassdrag og bestander. Slike feller er imidlertid bare installert i noen få elver på grunn av en høy kostnad ved installasjon og drift, og de kan ikke enkelt flyttes mellom lokaliteter. I tillegg kan de ha liten relevans for innsamling av prematur tilbakevandrende sjørret hvis fellene er installert et stykke opp i elva og fisken kanskje oppholder seg i nedre deler av elva.

Tidspunkt for innsamling av fisk for overvåking må vurderes, fordi sjørret normalt vandrer ut i sjøen om våren og tidlig på sommeren (se kapittel 2 for detaljer). En standardisert innsamling over tid er en fordel slik at utvikling av infestasjonen og smittetrykket kan overvåkes (Anderson & May 1982), og mer detaljerte undersøkelser kan gjennomføres ved ulike tidspunkt og med ulike innsamlingsmetoder innenfor overvåkingsperioden (Bjørn et al. 2001). Undersøkelser som dekker større geografiske områder kan baseres på en standardisert innsamlingsmetode, og kanskje omfatte to eller flere kritiske tidsperioder. Et eksempel er beskrevet av Serra-Llinares et al. (2014), der lakselusnivå ble undersøkt i norske nasjonale laksefjorder. Første innsamlingsperiode ble gjennomført få uker etter at smolten hadde vandret ut i sjøen og andre innsamlingsperiode omlag en måned senere med spesifikt mål å undersøke lakselusnivå på sjørreten midt i sesongen.

For å oppsummere så bør overvåkingen planlegges og utføres slik at de spesifikke målene med overvåkingen oppnås, og hvis mulig bør flere innsamlingsmetoder benyttes slik at et tilstrekkelig stort materiale av sjørretens ulike livsstadier samles inn til at statistiske analyser kan gjøres (Bjørn et al. 2001, Serra-Llinares et al. 2014). Dette er viktig for å kunne analysere bestandseffekter (se kapittel 5.5 for mer om analyser). Tatt i betraktning sjørretens kompleksitet og plastisitet i atferd og livshistoriestrategier, og logistiske utfordringer, er slik overvåking utfordrende.

5.2 Telling av lus og kvantifisering av lusenivå på sjørret

Hovedutfordringen med å kvantifisere lakselusnivå på sjørret er å sørge for at fisken ikke mister lus ved fangst og håndtering og å skille mellom de ulike stadiene lus som sitter på

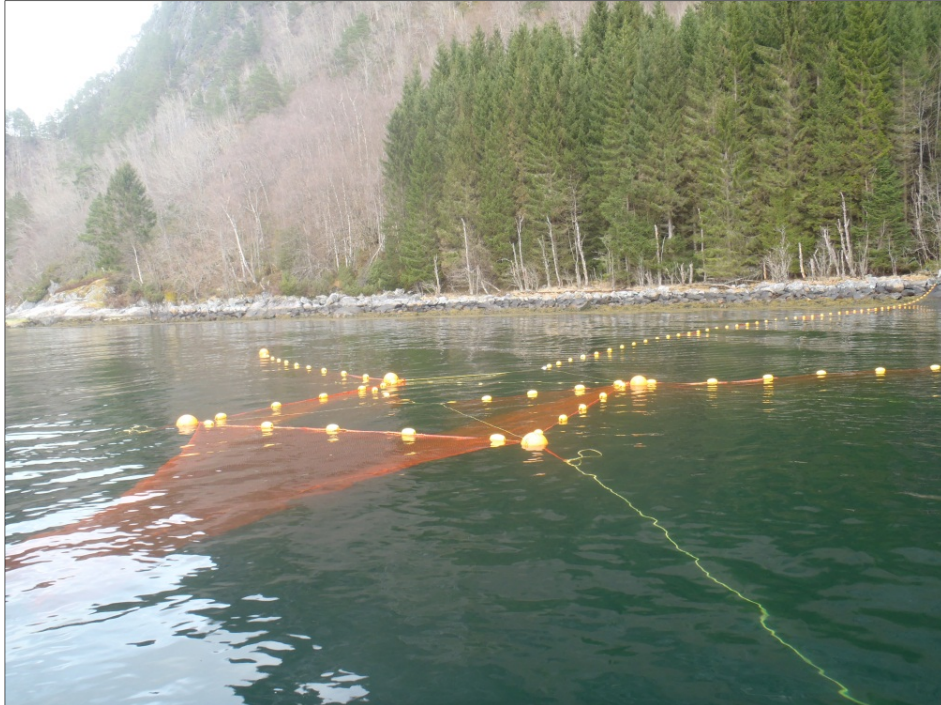
fisken. Det viktigste er å bruke innsamlingsmetoder som gir mest mulig representative data for lusnivået på fisken og å bruke tellemetoder som er sammenlignbare mellom undersøkelser.

Fiskeredskaper som benyttes kan påvirke luseregistreringene på ulike måter. Redskaper kan medføre at fisken mister lus under fangst. Redskaper kan også ta livet av fisken, noe som kan medføre at mobile lus løsner fra vertsfisken, og kanskje til og med flytter seg mellom fanget fisk. Fiskegarn har blitt mye brukt i overvåkingsprogram for lakselus, og fangst i garn kan medføre at fisken mister lus ved fangst, og at fisken dør. Begge faktorer kan reduseres ved å forkorte perioden garna er i vannet før de tas opp (Bjørn et al. 2001, Serra-Llinares et al. 2014). Bruk av tradisjonell trål kan også medføre at fisken mister lus under fangst, og at fisken dør. Holst et al. (2000) utviklet en FISH-LIFT-trål, som sorterer ut små postsmolt til et lukket akvarium som er montert i enden av trålen slik at et større antall fisk kan svømme fritt og uskadd i akvariet etter at de er fanget. Faststående storruser beskrevet av Barlaup et al. (2013) ankres til sjøbunnen og fanger alle slags størrelsesgrupper sjøørret uskadd. Siden det ikke brukes store masker i rusene som fisken kan sette seg fast i, gir disse de mest pålitelige registreringene av lakselusnivå på individuelle fisk (Barlaup et al. 2013). Ved å sammenligne fangster og lusetellinger mellom storruser og vanlige fiskegarn, viste Barlaup et al. (2013) at nivåene av voksne lus var høyere på sjøørret fanget i storruser enn de som var fanget med garn. Det var imidlertid ikke en signifikant forskjell mellom fisk fanget i de to redskapene i nivå av fastsittende lus. Barlaup et al. (2013) brukte garn som stod ute over natta, og såpass langvarig garnfiske blir normalt ikke brukt i overvåking på grunn av risikoen for tap av mobile lakselus og stor dødelighet på fisken (Bjørn et al. 2001, Bjørn & Finstad 2002, Bjørn et al. 2007, 2011, Serra-Llinares et al. 2014). En annen utfordring ved bruk av faststående ruser (og andre metoder som innebærer at fisken holdes i live tett sammen) er muligheten for at lus flytter seg mellom vertsfisk og dermed medfører en overestimert prevalens for den innsamlede fisken. Bruk av ruser i ferskvann kan medføre et underestimat av lusnivå på grunn av lusedødelighet.

Metoder for identifisering, klassifisering av stadier og telling av lus har variert mellom publiserte undersøkelser og overvåkingsprogram. Variasjonen i hva slags data som er tilgjengelig medfører at det er vanskelig å gjøre sammenligninger mellom undersøkelser, fordi kvaliteten på biologisk informasjon er avhengig av oppløsningen og presisjonen på tellingene. Norske myndigheter har derfor igangsatt en obligatorisk rapportering av lakselus fra oppdrettsindustrien, og vanlig praksis er å gjøre separate tellinger av fastsittende lus (chalimus), bevegelige stadier (preadulte og voksne), og voksne hunner for en del av fisken mens de er bedøvet, og basert på dette rapportere gjennomsnittlige lusnivå for hver av disse tre gruppene (Revie et al. 2009, Jansen et al. 2012). Det vitenskapelige miljøet har ikke utviklet en standard prosedyre for telling av lus, fordi tellemetoden i en gitt undersøkelse til en viss grad er avhengig av hvilket vitenskapelig spørsmål som skal besvares. Generelt er det en fordel å telle alle stadier av lakselus separat når dette er mulig, og deretter slå sammen data basert på dette. I det norske overvåkingsprogrammet for lakselus (se kapittel 5.4) er lakselus gruppert i fastsittende og bevegelige stadier, og av og til gjøres mer detaljerte registreringer (f.eks. Bjørn et al. 2001). Tidligere (Bjørn et al. 2001) var det vanlig prosedyre å telle lakselus ved hjelp av stereomikroskop i laboratoriet for frosset og tint sjøørret, eller i felt. Nå har telling av lus på nyfanget fisk i felt ved bruk av en håndholdt stereoskop (Serra-Llinares et al. 2014) blitt den anbefalte metoden. For prematur tilbakevandret sjøørret fanget i ferskvann ved elfiske, har registrering av lakselus blitt gjort på levende fisk holdt i en liten tank (Skaala et al. 2014). Denne tellemetoden er også foretrukket metode for sjøørret fanget i storruse, og da ved å bedøve fisken lett (sedasjon) (Barlaup et al. 2013, Serra-Llinares et al. 2014).

De ulike metodene for telling av lakselus kan gi ulik biologisk informasjon. Sammenhengen mellom lakselusnivå på innsamlet sjøørret og infestasjonstrykket blir trolig bedre når data

for tidlige stadier av lakselus legges til grunn, siden individuelle lakselus kan ha svært ulik utviklingstid (Stien et al. 2005). I tillegg vil de ulike tellemetodene stille ulike krav til statistiske analyser, og de innebære ulike begrensninger i analyser på grunn av forskjeller i fordelinger i datasettene (se kapittel 5.5. for mer om analyser).



Storruse (modifisert kilenot) som benyttes til å fange sjøørret for overvåking av lakselus i Midt-Norge. Foto: Marius Berg

5.3 Kvantifisering av det potensielle infestasjonstrykket av lakselus på sjøørret

En kvantifisering av lakselusnivå på sjøørret krever at et tilstrekkelig antall fisk er samlet inn i et gitt geografisk område. Dette er ikke alltid tilfelle. Siden høye nivå av lakselus kan påvirke atferd til individuelle sjøørret (som for eksempel ved prematur tilbakevandring til ferskvann, Birkeland & Jakobsen 1997, Bjørn et al. 2001, Gjelland et al. 2014), er det viktig å kunne kvantifisere det lokale infestasjonstrykket ved indirekte metoder, uavhengig av om det er fisk til stede eller ikke. Som diskutert ovenfor så kan registrering av lakselus på sjøørret potensielt gi ikke-representative data, og er også logistisk krevende. Her gis det en oppsummering av metoder som benyttes til indirekte kvantifisering av det potensielle lakselusinfestasjonstrykket for sjøørret i en gitt lokalitet eller område.

Infestasjonstrykket, som kan defineres som antall infektive kopepoditter av lakselus i vannkolonnen ved en gitt lokalitet, har vist seg vanskelig å måle. Hovedårsaken til dette er at konsentrasjonen av lakselus i forhold til planktonstadier av andre zooplankton vanligvis er lav, og dermed er luselarver vanskelige å telle i en planktoninnsamling, og kopepoditter er dessuten ujevnt fordelt i sjøen (Penston et al. 2004, 2008b).

Flere ulike metoder er utviklet for å vurdere konsentrasjonen av planktoniske nauplius og kopepodittstadier i vannkolonnen. For eksempel har horisontalt trekte planktonnett blitt brukt til å undersøke konsentrasjoner av lakselus langs land og i åpent vann i skotske fjor-

der (sea lochs, Penston & Davies 2009, McKibben & Hay 2004, Penston et al. 2008a). Resultater fra disse undersøkelsene har blitt korrelert til brakkleggingspraksis ved nærliggende oppdrettsanlegg og har vist at lusenivåer i kystsonen henger nært sammen med produksjonssyklusen av oppdrettsfisk (Penston & Davies 2009). I tillegg har de vist at kopepoditter kan ha en tendens til å konsentreres langs land og følge halokliner ved elvemunninger (McKibben & Hay 2004). Lysfeller (Flamarique et al. 2009) og planktonpumper (Kilburn et al. 2010) har også blitt testet og benyttet til å samle frittlevende planktonstadier av lakselus, men disse metodene har så langt vi vet ikke blitt brukt i overvåking med formål å dokumentere det lokale lakselusnivået. Et fellestrekk ved alle disse metodene er at identifisering av lakseluslarver i planktonprøver er veldig tidkrevende. Identifisering og telling av ulike livsstadier og arter i planktonprøver har generelt vært en tidkrevende oppgave og forvanskes av at det er krevende å sikkert identifisere alle arter.

Alternative metoder for sikker artsbestemmelse av flere zooplanktonarter har blitt utviklet ved bruk av nye molekylærbiologiske metoder (Lindeque et al. 1999). Denne metodeutviklingen inkluderer også deteksjon av lakselus fra innsamlet materiale ved bruk av molekylære metoder som kvantitativ polymerase kjedereaksjon (quantitative polymerase chain reaction, QPCR, McBeath et al. 2006, Penston et al. 2011), og lignende tilnæringer har blitt brukt for andre krepsdyr (Jensen et al. 2012b). QPCR bruker spesifikke primers til å bestemme den relative mengden DNA fra den aktuelle arten i forhold til en standard. Til tross for muligheten ved bruk av denne metoden til å oppnå informasjon om relativ forekomst ved bruk av egnede kalibreringer, har ikke metoden blitt benyttet i særlig stor grad. Årsakene til dette er variasjon i analysestabilitet under ulike forhold som reduserer presisjonen i estimatene, og variasjon i "DNA target sequence:specimen" ratio som vil forekomme i prøver av organismer som vokser og øker i antall celler. Det er imidlertid klart at selv svært små mengder av spesifisert DNA kan kvalitativt detekteres ved bruk av PCR-baserte metoder (Skern-Mauritzen et al. 2014). Selv om denne tilnærmingen kan være for omstendig for rutineovervåking, kan den brukes på et begrenset antall prøver som behøves for eksempel til å validere hydrografiske modeller av utbredelse av lakseluslarver.

En alternativ metode som ikke er basert på identifisering av plankton, er å holde levende fisk i bur (Asplin et al. 2011, Bjørn et al. 2011). Denne metoden er brukt ved å utplassere et antall klekkerismolt i relativt små nettingbur ved ulike lokaliteter i fjorder over 1-3 ukers perioder og deretter telle lakselus på fisken. Metoden har blitt kritisert fordi vekselvirkningene mellom lakselus og fisk sannsynligvis påvirkes av det finmaskede nettet i burene, og at fisken ikke svømmer naturlig over et større område av sjøen og dermed ikke nødvendigvis smittes med kopepoditter på en slik måte at det representerer variasjonen i det lokale habitatet. Resultatene kan dermed ikke overføres direkte til konsentrasjonen av frittlevende stadier av lus, eller til det potensielle infestasjonstrykket som vill sjøørret utsettes for (Bjørn et al. 2011). Resultatene kan imidlertid brukes som en relativ indeks for å sammenligne smittetrykk innen og mellom sesonger i et område, og for å sammenligne mellom ulike områder og regioner (Bjørn et al. 2011). Videre kan resultatene brukes til å validere hydrografiske modeller av pelagisk spredning av lakselus (Asplin et al. 2011, se også nedenfor).

En lovende metode for indirekte kvantifisering av lokalt infestasjonstrykk er såkalt hydrodynamisk spredningsmodellering for lakselus. Modeller som kombinerer biologisk og hydrodynamiske faktorer som påvirker lusespredning har blitt tatt i bruk i de siste ti årene. Spredning av lakseluslarver har blitt simulert for områder i Norge og flere andre lakseproduserende land (Gillibrand & Willis 2007, Asplin et al. 2011, 2014, Adams et al. 2012, Johnsen et al. 2014), og internasjonalt samarbeid om slike spredningsmodeller pågår.

Numerisk modellering av havstrømmer og hydrografi, som er basis for spredningsmodeller for lakselus, utføres med den hydrodynamiske modellen ROMS (Regional Ocean Model

System, Haidvogel et al. 2008, Shchepetkin & McWilliams 2005). For fjordområdene gjøres modelleringen med høy geografisk oppløsning med et rutenett på 160 m x 160 m rutenett horisontalt og 35 lag vertikalt. Fjordmodellene blir drevet av en grovere modell (NorKyst800 som dekker hele norskekysten med 800 m rutenett, Albretsen et al. 2011, teknisk rapport) som gir inngangsdata langs de åpne rendene i modellområdet: timesverdier for strømhastighet og -retning, saltinnhold, temperatur og overflatehevning. NorKyst800 inkluderer tidevannsverdier som er basert på en global invers barotropisk modell av tidevann (TPXO7.2). Videre er fjordmodellene drevet av høyoppløselige vinddata (3 km rutenett) fra WRF mesoskala atmosfærisk modell (www.wrf.model.org), som tar hensyn til topografien rundt fjordene og gir representative vinddata lokalt (Myksvoll et al. 2012). Inngangsdata for ferskvannstilførsel fra land kommer fra Norges vassdrags- og energidirektorat (NVE) (Beldring et al. 2003). Havmodellen gir informasjon om havstrømmer, temperatur og salinitet som lagres hver time i hver celle i alle lag. Disse brukes til å modellere horisontal spredning av lakseluslarver med en modifisert versjon av Lagrangian Advection and Diffusion Model (LADIM, Ådlandsvik & Sundby 1994, Asplin et al. 2011, 2014, Johnsen et al. 2014). LADIM beregner horisontal spredning av lakseluslarver, representert i modellen som individuelle partikler med en definert atferd, vekst og dødelighet. Disse partiklene kan være representative for "superpartikler" som representerer ulike kohorter med lakseluslarver med ulik dødelighet. Modellpartiklene har vertikale vandringar som respons på lys, temperatur og salinitet. Detaljer om modellparameterene er gitt i Johnsen et al. (2014). Partiklenes utvikling er beregnet som døgngader, der det infeksjøs kopepodittstadiet er estimert til å vare fra 50 til 150 døgngader. Med en konstant vanntemperatur på 10 °C, vil for eksempel det infeksjøs stadiet nås 5 dager etter klekking og vare til dag 15 etter klekking. En konstant dødelighetsrate på 0,17 d⁻¹ benyttes, etter beregninger av Stien et al. (2005), og partiklene defineres som "døde" etter 150 døgngader. Partiklene som representerer lakselus "slippes" i modellen på faktiske steder der det er oppdrettsanlegg. Antallet naupliuslarver som slippes på hvert sted er beregnet etter Stien et al. (2005) og Jansen et al. (2012), basert på ukentlige rapporter av lakselustellinger fra Mattilsynet og biomassedata fra Fiskeridirektoratet (Jansen et al. 2012).

Modellert utbredelse og mengde lakselus i fjordsystemene avhenger av vannstrømmer som sprer luselarvene (partiklene), spredning av luselarver (vannomrøring, virvelstrømmer, konvergens-/divergenssoner etc.), kvaliteten på naupliuslarvene som slippes fra anleggene, beliggenheten til anleggene, temperatur (som påvirker vekst og utvikling), salinitet (vertikal vandring, unngå brakkevann), og parameteriseringen av vekst og dødelighet i modellen. Videre arbeid vil omfatte sammenligning av modellert utvikling av lakselus med data fra innsamlingssteder for ville laksefisk gjennom overvåkingsprogrammet, klekkerismolt satt ut i bur, samt fra planktonprøver, og ut fra dette finne statistiske sammenhenger mellom datasettene. Dette kan oppnås ved telling av modellpredisert antall infeksjøs kopepoditter fra oppdrettsanlegg innen én eller flere celler i rutenettet (160x160 m) ved innsamlingssteder for ville laksefisk, og korrelere antallet med antall lakselus på ville laksefisk som samles inn, på fisk i bur og resultater fra planktonprøver. I tillegg kan temperatur, salinitet og vannstrømmer i fjordsystemet kartlegges for å validere de fysiske komponentene av modellen (Asplin et al. 2014, Taranger et al. 2014). Hvis man kan utlede mengde og utbredelse av lakselus fra oppdrettsanlegg i tid og rom ved bruk av hydrodynamiske modeller (Asplin et al. 2011), og også bestemme kritisk terskelnivå for skade på ville laksefisk, kan dette danne grunnlaget for en arealforvaltning basert på "maksimum bærekraftige lusnivå" eller "lusekvoter" (Serra-Llinares et al. 2014). Til tross for potensialet til hydrodynamiske modeller, så er det usikkerheter som er nødvendig å vurdere nøye, særlig ved kalibrering og validering av modellene og overføring av modellene til nye områder.

5.4 Overvåkingsprogram av lakselusnivå på sjørret

Hovedformålet med overvåkingsprogram av lakselus på sjørret er å oppnå sammenlignbare data over tid og fra ulike steder og være i stand til å vurdere det lokale lusenivået (for eksempel sammenligne områder med og uten lakseoppdrett, og gjennom sesonger og mellom år), om dette kan ha effekter på ville laksefisk, og mulige effekter av avbøtende tiltak iverksatt av forvaltningsmyndigheter og oppdrettsindustri (Serra-Llinares et al. 2014). På grunn av logistiske utfordringer med feltinnsamlinger og skjeve fordelinger av lakselus mellom individuelle fisk, er overvåking ofte basert på både direkte og indirekte metoder, og med ulike kombinasjoner av metoder. Analyser basert på en kombinasjon av ulike metoder gir den mest robuste analysen av lusenivået i en gitt region. Det ligger i overvåkingsprogrammenes natur (primært utformet for å utarbeide vitenskapelige råd til myndigheter eller kontrolltilsyn som for eksempel Mattilsynet) at resultatene generelt rapporteres i tekniske rapporter (såkalt grå litteratur) heller enn som fagfellevurderte artikler i internasjonale vitenskapelige journaler. Noen slike internasjonale vitenskapelige publikasjoner finnes allikevel basert på data samlet inn i overvåkingsprogram både i Norge (Bjørn et al. 2001, 2007, 2011, Bjørn & Finstad, 2002, Finstad & Bjørn 2011, Serra-Llinares et al. 2014, Taranger et al. 2014), Irland (Tully et al. 1993b, 1999, Gargan et al. 2003, se kapittel 10 for detaljer) og Skottland (Butler & Watt 2002, Butler & Walker 2006, Hatton-Ellis et al. 2006, se kapittel 10 for detaljer).

Siden midt på 1990-tallet har Norge hatt et nasjonalt lakselusovervåkingsprogram som del av en nasjonal strategi for å beskytte viktige villaksstammer (Finstad & Bjørn 2011). Lakselusnivå på ville laksefisk har blitt systematisk overvåket og rapportert til norske myndigheter siden 1992 (Finstad & Bjørn 2011). Programmet har variert i omfang gjennom årene, men har vært mer omfattende siden 2010 og inkludert opp til 41 innsamlingslokaliteter fordelt på 15 fjordsystem langs norskekysten (Serra-Llinares et al. 2014). Programmet omfatter en kombinasjon av innsamling av fisk med garn (Bjørn et al. 2001, Serra-Llinares et al. 2014), storruser (Barlaup et al. 2013), utplassering av fisk i bur (Bjørn et al. 2011, Asplin et al. 2011), innsamling av fisk med tråling (Finstad et al. 2000), og elfiske og undersøkelser av fisk som prematurt vandrer tilbake til ferskvann (Birkeland 1996, Bjørn et al. 2001, Skaala et al. 2014). En viktig del av overvåkingen har vært årlig innsamling i de samme lokalitetene i områder med intensiv oppdrettsaktivitet og kontrollområder uten oppdrett. Det har vært særlig oppmerksomhet på nasjonale laksefjorder for å belyse spørsmål om sammenhengen mellom lakseoppdrett og lakselusnivå, vurdere konsekvensene av lakselus på ville bestander av laksefisk og evaluere effekten av tiltak gjennomført av myndighetene og oppdrettsindustrien.

I Irland er det gjennomført langtidsovervåking av sjørret langs vassdrag på vestkysten siden 1991 (se kapittel 10). Årlig siden 1991 er 10-12 elver overvåket for sjørret som prematurt returnerer til ferskvann. Et større nasjonalt overvåkingsprogram som inkluderte 15-52 elver nært og lengre unna oppdrettsanlegg ble gjennomført i perioden 1992-2001 (Gargan et al. 2003), med innsamling av sjørret primært ved garnfiske i estuarier og elvemunninger. Siden 2002 har innsamlingen foregått ved elver langs vestkysten som renner ut i områder med oppdrettsanlegg (se kapittel 10 for detaljer).

Effektive og storskala overvåkingsprogram krever betydelig logistikk og investering i utstyr for å skaffe data av tilstrekkelig kvalitet, og er spesielt ressurskrevende hvis de gjennomføres over lengre tidsperioder (f.eks. Gargan et al. 2003, Serra-Llinares et al. 2014). Til tross for den åpenbare verdien av innsamling av standardiserte kvalitetsdata over lengre perioder, er det påtrykk for å utvikle indirekte metoder for å estimere lakselusnivået på ville laksefisk. En tilnærming foreslått av Serra-Llinares et al. (2014) er å bruke lusetellingsdata og biomassedata fra oppdrettsanlegg, og koble disse med hydrodynamiske og biologiske spredningsmodeller for lakselus (se ovenfor) som et grunnlag for å estimere det regio-

nale infestasjonstrykket over tid for å forutsi lusesmitte, risiko og konsekvenser for bestander av ville laksefisk. I Norge utvikles overvåkingsprogrammet i en slik retning (Serra-Llinares et al. 2014), og en foreløpig versjon kan trolig tas i bruk langs norskekysten våren 2015 (Taranger et al. 2014).



*Tråling for innsamling av sjøørret for overvåking av lakselus i Sognefjorden.
Foto: Steinar Kålås.*

5.5 utfordringer ved dataanalyser av lakselus på sjøørret

I tillegg til utfordringer med å samle inn representative data både av fisk og lakselus, er det også en utfordring å analysere og tolke data fra tellinger av lakselus på sjøørret på grunn av dataenes natur. Ulike statistiske tilnærminger er mulige, men ingen er ideelle. Det er tre statistiske mål for lakselus som brukes i analyser og tester. Disse er forekomst av lakselus eller ikke (binær responsvariabel), andelen fisk med et visst nivå lakselus (proporsjonal responsvariabel) og det totale antall lus på hver fisk (poisson eller negativ binominal som vanligvis har nullinflasjon). Disse tre responsvariablene varierer i krav til datakvalitet og nøyaktighet, og valget av statistisk mål avhenger derfor av det vitenskapelige spørsmålet som skal besvares. For eksempel, hvis spørsmålet er å sammenligne to regioner, er det kanskje tilstrekkelig å bruke forekomst av lakselus eller ikke og en mindre utvalgsstørrelse, men hvis målet er å estimere antall lakselus på fisk av en viss årsklasse for å sammenligne med et gitt terskelnivå, er det behov for en mye større presisjon i datasettet.

En annen utfordring i analyser av effekter av lakselus er autokorrelasjon, der for eksempel fisk som fanges nær hverandre ikke nødvendigvis kan betraktes som uavhengige data. Registreringer av lakselus kan være autokorrelert både i tid og rom, siden smittepresset bygger seg opp og sprer seg geografisk over tid. Teoretisk sett kan dette korrigeres for i statistiske modeller med å introdusere stokastiske variabler. Slike statistiske utfordringer må vurderes under planleggingen av innsamlingsprogrammet.

Helland et al. (2012, teknisk rapport), analyserte alle data fra det norske luseovervåkingsprogrammet samlet inn i perioden 2004-2010, som inkluderte 4890 fisk (sjøørret og sjør-

øye) fra 41 innsamlingsstasjoner og 15 fjordsystem. De konkluderte med at til tross for tilgang på et så stort datasett var det vanskelig å trekke konklusjoner om forholdet mellom lakselusinfestasjoner og miljøforholdene på grunn av den store individuelle variasjonen i lakselusnivåene. De foreslo at: (1) flere fisk bør undersøkes ved hver stasjon, (2) det er behov for å bekrefte terskelnivå for lakselusinfestasjoner, (3) innsamlingen bør kobles mot hydrodynamisk modellering, og (4) det bør være en kobling av slike modeller og tellinger av lus på oppdrettsfisk. I Norge er disse anbefalingene allerede iverksatt (Serra-Linnares et al. 2014), eller underveis (Taranger et al. 2014).

5.6 Oppsummering og konklusjoner

- Fisken vil miste lus under fangst med både trål og garn, med mindre fangstperioden er svært kort. Begge metodene kan medføre en selektiv innsamling av visse størrelsesgrupper fisk. FISH-LIFT-trålen er en god fangstredskap med hensyn på minimalt tap av parasitter fra fanget fisk.
- Storruser fanger sjøørret med representativ fordeling av størrelsesgrupper fisk, og uten at fisken mister lus i særlig grad. Det er også en metode der fisken kan fanges i live, og kan derfor brukes i områder med reduserte bestander. Fangst av levende fisk kan imidlertid innebære at de er sårbare for predasjon når de er stengt inne i et fangstkammer, og lakselus kan flytte seg mellom fanget fisk, noe som kan påvirke beregninger av prevalens og abundans.
- Innsamlings- og overvåkingsstrategier som benyttes bør omfatte kombinasjoner av ulike innsamlingsmetoder for å oppnå mest mulig representative og presise data over tid og i ulike geografiske områder.
- Statistiske krav til data bør vurderes allerede under planleggingen av innsamlings- og overvåkingsprogram.
- Hydrodynamiske spredningsmodeller for lakselus med utgangspunkt i geografisk plassering av oppdrettsanlegg, biomasse i anleggene og lusetellinger fra anleggene har stort potensial for å brukes i framtidige overvåkingsprogram og faglig rådgiving, gitt at modellene er tilstrekkelig kalibrert og testet.

5.7 Kunnskapsbehov

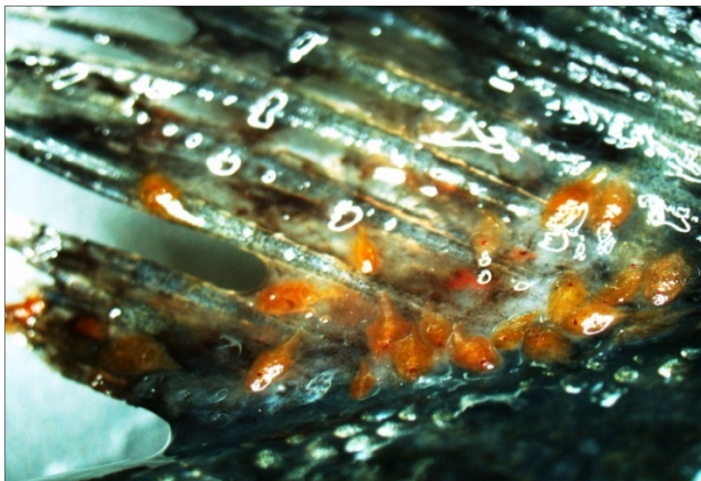
- Få av fangstmetodene som brukes i overvåkingsprogram er kvalitetskontrollert. Det er derfor behov for metodetesting og sammenligning av de ulike metodene, fangstredskapene, plassering av redskapene og tidspunkter for innsamling for å sikre at representative data for sjøørretbestander samles inn.
- Det er generelt mangel på standardisering av metoder og analyser mellom undersøkelser.
- Innsamling av data bør omfatte et større antall fisk enn det som har vært vanlig for å kunne gjøre bedre statistiske analyser og trekke bedre konklusjoner.
- Undersøkelser av vandringsruter og habitatbruk hos sjøørret som kan knyttes til atferd i områder med oppdrettsanlegg og i forhold til lakselusmitte er nødvendig for å bedre kunne analysere og tolke data.
- Hydrodynamiske spredningsmodeller for lakselus bør utvikles, valideres og kalibreres og benyttes i undersøkelser og risikoanalyser i kystområder med stor oppdrettsaktivitet.

6 Effekter av lakselus på individuelle sjørret i laboratorieundersøkelser

I dette kapitlet gis en oversikt over resultater fra laboratorieundersøkelser av fysiologiske og patologiske effekter av lakselus på individuelle sjørret. Disse undersøkelsene inkluderer både klekkeriproduserte og ville postsmolt, og de er basert på at fisken eksponeres for lakselus ved at kopepoditter tilsettes vannet i tanken i laboratoriet som et engangstilfelle og ikke ved repetert smitteeksponering (klekkeriprodusert fisk: Bjørn & Finstad 1997, 1998, Dawson 1998, Dawson et al. 1998, villfisk: Wells et al. 2006, 2007). I disse undersøkelsene ble utviklingen av lakselus gjennom ulike livsstadier og fiskens respons registrert over perioder på 28-35 dager. Standardiserte eksperiment med akutt eksponering av fisk med store konsentrasjoner av lakselus er nødvendig for å kunne undersøke utvikling av parasitter med lik alder, men undersøkelsene representerer ikke nødvendigvis naturlige situasjoner der lusenivå kan være lavere og der fisken kan bli kontinuerlig smittet med nye luselarver.

6.1 Mekanisk skade på fiskens skinn og vev

Lakselus spiser fiskens slim, skinn og underliggende vev, inkludert blod (Brandal et al. 1976, Costello 2006). Chalimuslarver kan forårsake omfattende vevsskade ved høye lusenivå (Bjørn & Finstad 1998), særlig på finnene, men det er generelt de mobile, voksne stadiene av lakselus (preadulte og voksne) som forårsaker de mest alvorlige vevsskadene. Laboratorieundersøkelser med kunstig smitte av postsmolt sjørret har vist at kopepodittene har en tendens til å feste seg på gjellelokkene og finnene, særlig ryggfinnen. Dette medfører at skadene forårsaket av chalimuslarver er relativt små, bortsett fra at det kan være alvorlige skader på ryggfinnen og rundt denne (Bjørn & Finstad 1998, Dawson 1998, Dawson et al. 1997, 1998, Wells et al. 2006, 2007). De mobile voksne stadiene kan forårsake betydelig mer omfattende skader på fiskens hud, særlig på hodet og ved ryggfinna, men også ved gattet. Vevsskade forårsaket av de mobile stadiene av lakselus medfører til slutt dødelighet for fisk med de største lusenivåene (Bjørn & Finstad 1998, Dawson 1998, Dawson et al. 1998, Wells et al. 2006, 2007).



6.2 Problemer med osmoregulering og fysiologiske stressresponser

Undersøkelser har vist osmotisk og ionemessig ubalanse hos sjørret med lakselus, noe som kan være forårsaket både av den mekaniske vevsødeleggelsen i seg selv, og som et resultat av en mer generell stressrespons (Bjørn & Finstad 1997, Wells et al. 2006).

Stressresponser kan påvirke fisken negativt på mange ulike måter. Effekten av både mekanisk skade i seg selv og de ulike stressresponser er beskrevet nedenfor.

Hos ferskvannsfisk har kroppsvæskene høyere saltinnhold enn vannet fisken lever i. Vann tas opp av fisken ved osmose, mens de samtidig mister salt. Fisken ville blitt gradvis hydrert hvis de ikke kompenserte ved utskillelse av fortynnet urin og et aktivt saltopptak (Na^+ and Cl^-) over gjellene (Evans 1979, Marshall & Grosell 2006). Anadrome fisk som sjøørret opplever betydelige miljøendringer når de vandrer fra ferskvann til saltvann og må tilpasse seg til den økte saliniteten. I sjøvann, der lakselusene forekommer, er fiskens kroppsvæsker mindre konsentrert enn vannet de lever i (fisk 340 mOsm, sjøvann 1000 mOsm, noe som vil si at fisken er hypo-osmotisk), og fisken mister vann ved osmose. Fisken ville blitt gradvis dehydrert hvis de ikke kompenserte for dette, noe de fleste fisk (inkludert sjøørret) gjør ved å drikke sjøvann og aktivt skille ut overskuddssalt over gjellene (Na^+ and Cl^-) og nyrene (Mg^{2+} , Ca^{2+} and SO_4^{2-}) (Evans 1979, Marshall & Grosell 2006). Prosessen med å drikke saltvann og aktivt skille ut salt er grunnlaget for osmoreguleringen.

Den mekaniske skaden av skinn, slim og vev som forårsakes av lakselus ødelegger den mekaniske beskyttelsen mellom fiskens kropp og sjøvannet, og forårsaker økt lekkasje av vann fra fisken og dermed en osmotisk og ionisk ubalanse (dvs. forstyrrelser i saltbalansen) (Bjørn & Finstad 1997). Redusert hematokritt (volumprosent av røde blodceller i blodet) har blitt observert hos syk og døende fisk etter lakselusangrep (Bjørn & Finstad 1997, Wells et al. 2006) og kan være forårsaket av blødninger på grunn av skader på skinn og vev, sannsynligvis kombinert med krymping av røde blodceller ved dehydrering (Bjørn & Finstad 1997).

Lakselus kan utløse kroniske stressresponser hos fisk (Bjørn & Finstad 1997, Dawson 1998, Wells et al. 2006, 2007). Fysiske, kjemiske og sanseopplevde stressorer kan utløse ikke-spesifikke responser som betraktes som en kompensasjon og/eller er adaptive slik at fisken skal kunne takle forstyrrelsen og opprettholde likevekt (homeostase) (Pickering 1981, Wendelaar Bonga 1997). Hvis stresspåvirkningen er alvorlig eller langvarig slik at fisken ikke lenger kan opprettholde likevekt, kan imidlertid responsen i seg selv bli skadelig og påvirke fiskehelsen (Pickering 1981, Wendelaar Bonga 1997). Fysiologiske responser på stress kan grupperes i (1) primære responser, som inkluderer aktivering av hjernesentre og endokrine endringer av sirkulerende katekolaminer og korticosteroider (hormoner), (2) sekundære responser, som er effektene av disse hormonene på blod og vevsnivå, inkludert endringer av egenskaper knyttet til metabolisme, hydromineralbalanse, og kardiovaskulære, respiratoriske og immunfunksjoner, og (3) tertiære responser, som oppstår fra primære og sekundære responser og berører hele dyret, som endringer i vekst, sykdomsmotstand, atferd, kapasitet til å tolerere nye stresspåvirkninger og predasjonsrisiko (Pickering 1981, Wendelaar Bonga 1997). Lakselus kan forårsake alle tre nivåene av stressresponser hos sjøørret (klekkeriproduisert: Bjørn & Finstad 1998, Dawson 1998, Wells et al. 2006, 2007).

Økt konsentrasjon av plasmakortisol er en primær stressrespons og den vanligst brukte indikatoren på stress hos fisk (Wendelaar Bonga 1997). Når en stresspåvirkning er kronisk vil konsentrasjonene av dette hormonet forbli på et høyt nivå (Wendelaar Bonga 1997). Måling av basishnivået for kortisol er vanskelig på grunn av stress som utløses ved fangst og håndtering av fisken ved prøvetaking (Poole et al. 2000), og små økninger i kortisol på grunn av stress fra lakselus kan maskeres fordi kortisolnivåene sammenlignes med kontrollgrupper som også kan ha forhøyet kortisolnivå på grunn av håndtering (Bjørn & Finstad 1997). Sjøørret med lakselus i laboratorieundersøkelser har typisk høyere konsentrasjoner av plasmakortisol sammenlignet med kontrollfisk uten lus selv kort tid etter eksponering, allerede når lakselusene er på chalimusstadiet (Bjørn & Finstad 1997, Wells et al. 2007). Selv ved de tidligste stadiene når kopepodittene holdt på å feste seg til fisken, ble

akutt stress i form av økte kortisolnivå påvist (Wells et al. 2006). Både de fastsittende chalimusstadiene, og særlig mobile preadulte og voksne lus, kan altså forårsake en stressreaksjon hos fisken målt ved økte kortisolnivå.

Forstyrrelser av saltbalansen (osmoreguleringen) i form av økte plasmakloridnivå har blitt observert når lusene har nådd sent chalimusstadium, og effektene har vært mer alvorlige ved økte chalimustettheter (Bjørn & Finstad 1997). Chalimuslarvene kan altså forårsake mindre forstyrrelser av osmoreguleringen hos sjørret med mye lus. Alvorlige problemer med osmoreguleringen, med større økninger i plasmakloridnivå og økt plasmaosmolalitet, har oppstått når lusene har nådd preadulte og voksne livsstadier (Bjørn & Finstad 1997, Dawson 1998, Wells et al. 2006, 2007). Plasmakloridnivåene økte med økende tettheter av preadulte og voksne lus, noe som bekrefter at sjørret med mye lus var mest negativt påvirket (Bjørn & Finstad 1997). Døende fisk hadde nær fullstendig sammenbrudd i osmoreguleringen (Bjørn & Finstad 1997).

Forstyrrelser av saltbalansen i form av økte plasmakloridnivå kan altså, som beskrevet ovenfor, være forårsaket av skade på fiskens skinn og vev påført av lakselus, men også av sekundære stressresponser knyttet til regulering av saltbalansen. Forstyrrelse av hydromineralbalansen er en av de mest karakteristiske stressresponser hos fisk (Wendelaar Bonga 1997). Osmoregulering i saltvann avhenger av aktiv saltutskillelse via kloridceller i gjellene. Primære stressresponser, som utskillelse av katekolaminer og kortisol, kan forårsake strukturelle endringer i gjellevevet, og forstyrrelse av osmoreguleringen kan dermed oppstå som en sekundær respons på slike strukturendringer forårsaket av stress (Wendelaar Bonga 1997, Wells et al. 2007).

Akutt og kronisk stress medfører økt metabolsk rate som en sekundær stressrespons fordi responsen på en stressbelastning er energikrevende. Økte nivå av plasmaglukose (hyperglykemi), nedgang i leverglykogen og økt plasmalaktat har derfor blitt brukt som indikatorer på stress hos fisk (se referanser i Wells et al. 2006, 2007). Nivåer av disse kan også påvirkes av metabolsk status hos vertsfisken og i hvilken grad de har spist. Når preadulte og voksne lus har utviklet seg på sjørret i laboratorieeksperiment, har økt plasmaglukose og plasmalaktat (Wells et al. 2006, 2007), samt redusert leverglykogen (Wells et al. 2007) på grunn av lakselus, blitt registrert.

6.3 Vekst, atferd og sykdomsmotstand

Primære og sekundære stressresponser som beskrevet ovenfor kan på lang sikt medføre tertiære stressresponser som påvirker hele dyret som atferdsendringer, redusert vekst og økt sårbarhet for sykdommer (Pickering 1981, Wendelaar Bonga 1997). Sjørret med lakselus har hatt redusert kroppsmasse og kondisjonsfaktor sammenlignet med kontrollfisk uten lus i laboratorieeksperiment (Bjørn & Finstad 1997, Dawson 1998). Dette kan være forårsaket av skadelige stressresponser og dehydrering av fisken (Bjørn & Finstad 1997). Redusert spiseaktivitet hos sjørret på grunn av lakselus har også blitt registrert, spesielt når lakselusene har nådd preadulte og voksne stadier (Dawson 1998, Wells et al. 2006, 2007). Redusert spiseaktivitet har imidlertid også blitt registrert allerede fra ti dager etter eksponering for luselarver, før lusene hadde utviklet seg til mobile stadier (Wells et al. 2006).

Andre atferdseffekter av lakselus enn spiseatferd er ikke godt undersøkt i laboratorieundersøkelser. Wells et al. (2006, 2007) og Birkeland & Jakobsen (1997) observerte imidlertid en karakteristisk atferd i de første to-tre dagene etter eksponering for kopepoditter ved at fisken snudde seg sideveis, hadde perioder med uvanlige økninger i svømmehastighet, og hadde økt hoppeaktivitet. Denne atferden opphørte etter sju dager, men ble senere ob-

servert igjen da lusene hadde nådd de mobile stadiene. Lignende atferd hos fisk er også tidligere beskrevet som en respons på fiskelus (Wootten et al. 1982).

Fiskens slim og skinn er mekaniske barrierer som beskytter fisken fra infeksjoner, og skader forårsaket av lakselus kan redusere denne beskyttelsen. Bakterie- og soppinfeksjoner av sjøørret som hadde hatt lakselus ble registrert da fisken ble flyttet fra saltvann til ferskvann i en laboratorieundersøkelse (Wells et al. 2007). Redusert sykdomsmotstand på grunn av lakselus har ikke blitt godt undersøkt hos sjøørret. Både mekanisk skade på skinnen og primære og sekundære stressresponser som beskrevet ovenfor tyder på at immunsystemet er redusert og at faren for sekundære infeksjoner har økt. Primære og sekundære stressresponser kan resultere i redusert sykdomsmotstand, som vist ved redusert lymfocyt-leukocytandel hos sjøørret med lakselus i tidlige chalimusstadier. Redusert lymfocyt-leukocytandel tyder på et redusert immunsystem, noe som trolig var forårsaket av de økte kortisolnivåene (Bjørn & Finstad 1997).

6.4 Betydning av tidspunkt for overføring til saltvann og fiskens opprinnelse

De første laboratorieundersøkelsene av effekter av lakselus på sjøørret ble gjennomført med saltvannsakklimert postsmolt av klekkeriopprinnelse (Bjørn & Finstad et al. 1997, 1998). I tillegg ble det gjort en sammenligning mellom postsmolt eksponert for lakselus 2 og 6 uker etter overføring til saltvann, også denne undersøkelsen basert på klekkeriprodusert sjøørret (Dawson et al. 1998). Fysiologiske effekter, redusert appetitt og sårskader forårsaket av lakselus var mer alvorlige for fisk eksponert for lakselus 2 uker etter overføring til saltvann enn for de som ble eksponert etter 6 uker, noe som tyder på at lakselus har en mer skadelig effekt på sjøørret kort tid etter ankomst til sjøen enn når de har tilbragt flere uker i saltvann.

Uavhengig av effekter av lakselus, så er fysiologisk tilpasning til saltvann en stressende prosess i seg selv, og smitte med lakselus tidlig i sjøfasen utgjør enn tilleggsstressfaktor. Wells et al. (2006, 2007) argumenterte med at det var en mer realistisk laboratorieundersøkelse å utsette postsmolt for eksponering for lus umiddelbart etter overføring til saltvann fordi sjøørret i naturen ofte kan bli eksponert for lakselus umiddelbart når de kommer ut i sjøvann. I tillegg kan det være forskjeller mellom klekkerismolt og vill smolt når det gjelder en del trekk (Finstad & Jonsson 2001), slik at resultater fra laboratorieundersøkelser basert på klekkerismolt er ikke nødvendigvis representative for vill smolt. Wells et al. (2006, 2007) baserte derfor undersøkelsene på vill postsmolt. Resultater fra undersøkelser basert på klekkerismolt og vill smolt, samt undersøkelser basert på godt sjøvannstilpassede smolt og smolt nylig overført til saltvann, har generelt vist seg å være sammenlignbare og relativt like (Bjørn & Finstad 1997, 1998, Dawson et al. 1998, Wells et al. 2006, 2007).

6.5 Dødelighet

Dødelighet forårsaket av lakselus begynte å forekomme fra 10-20 dager etter eksponering for larver, da lusene hadde utviklet seg til de mobile preadulte og voksne stadiene, både hos klekkeriprodusert (Bjørn & Finstad 1997, 1998) og vill (Wells et al. 2006, 2007) sjøørret postsmolt. Utviklingshastigheten hos lakselus øker generelt med økende vanntemperatur (Wootten et al. 1982, Johnson & Albright 1991a, Stien et al. 2005). Ved vanntemperaturer rundt 10 °C hadde de fleste (80 %) lakselusene på klekkeriprodusert sjøørret utviklet seg til preadult stadium etter 19 dager (Bjørn & Finstad 1998). Tid fra eksponering til utvikling av voksne lus var kortere for hannlus (~29 dager) enn for hunnlus (~38 dager) (Bjørn & Finstad 1998). Utviklingshastigheten var lik, eller litt raskere, på ville sjøørret postsmolt ved vanntemperatur rundt 14 °C (Wells et al. 2006, 2007). Færre enn 40 % av lakselusene overlevde og utviklet seg til voksent stadium, noe som kan være forårsaket av at fisken

aktivt avviste parasitten ved å gni seg mot tanken og dermed mistet lus og/eller naturlig dødelighet hos lusene (Bjørn & Finstad 1997, 1998).

6.6 Terskelverdier for lakselus

Bjørn & Finstad (1997) viste for sjørret med gjennomsnittsvekt på 91 g at fiskene med mest lus døde på grunn av lakselusene. De konkluderte med at relativ tetthet av lakselus på døende fisk tydet på at > 1.0 lus g^{-1} kroppsmasse hos fisken, eller 50 preadulte og voksne lus per fisk, kan forårsake dødelighet hos små (60 g) sjørret postsmolt. Gitt en gjennomsnittlig overlevelse hos lusene på 63 %, så kan ca. 1,6 chalimuslarver per gram fiskevekt, eller > 90 larver for en liten sjørret postsmolt (60 g), være dødelig nivå (Bjørn & Finstad 1997, Finstad & Bjørn 2011). Tetthetsavhengig dødelighet av lakselus på fisken kan imidlertid ha en effekt på estimater av slike terskelnivå, og antakelsen om en enkel lineær sammenheng mellom antall lus og lusedødelighet er ikke nødvendigvis oppfylt.

Wells et al. (2006) konkluderte med at 12-13 preadulte og voksne lakselus (såkalt mobile lus) per fisk var kritisk nivå for å utløse ikke-dødelige stressresponser hos sjørret postsmolt (kroppsvikt 19-70 g). Basert på denne undersøkelsen, og undersøkelser referert til ovenfor, har det blitt foreslått at et enkelt, konservativt og føre-var-nivå for å forvalte og beskytte ville bestander av sjørret er et terskelnivå på < 10 mobile lus per fisk for sjørret i deres første år i sjøen (Finstad & Bjørn 2011, Finstad et al. 2011).

Forskere fra Havforskningsinstituttet, Veterinærinstituttet og Norsk institutt for naturforskning har foreslått et klassifiseringssystem for forventet dødelighet på grunn av lakselus for førstegangsvandrere til sjøen, basert på eksisterende kunnskap (teknisk rapport av Taranger et al. 2012 og beskrevet i vitenskapelige publikasjoner Serra-Llinares et al. 2014 og Taranger et al. 2014). De forventer ingen dødelighet hos fisken ved 0-0,1 lus per gram kroppsvikt, 20 % ekstra dødelighet for sjørret med 0,1-0,2 lus per gram kroppsvikt, 50 % ekstra dødelighet for sjørret med 0,2-0,3 lus per gram kroppsvikt og 100 % ekstra dødelighet for sjørret med $> 0,3$ lus per gram. Det mangler undersøkelser av effekter av lakselus på veteranvandrere av sjørret (dvs. større fisk som har vært i sjøen tidligere) og kjønnsmoden fisk, men resultater fra en undersøkelse av sjørøye (Tveiten et al. 2010) tyder på at effekter av lakselus kan være mer alvorlige for fisk under kjønnsmodning enn for førstegangsvandrere. Basert på denne undersøkelsen utarbeidet Taranger et al. (2012) grenseverdier for veteranvandrere og kjønnsmoden sjørret og antok at det var ingen ekstra dødelighet for sjørret med $< 0,025$ lus per gram kroppsvikt, 20 % ekstra dødelighet for sjørret med 0,025-0,05 lus per gram kroppsvikt, 50 % ekstra dødelighet for sjørret med 0,05-0,10 lus per gram, 75 % ekstra dødelighet for sjørret med 0,10-0,15 lus per gram kroppsvikt og 100 % ekstra dødelighet for sjørret med $> 0,15$ lus per gram kroppsvikt.

Terskelnivåene referert til ovenfor (Taranger et al. 2012, 2014, Serra-Llinares et al. 2014) er basert på relativt kortvarige laboratorieforsøk, og verdiene må betraktes som veiledende og ikke absolutte. Som påpekt av Taranger et al. (2012) behøver disse verdiene videre verifisering og validering, særlig når formålet er å bestemme kritiske nivå av lakselus som grunnlag for bevaring og forvaltning. Dødelighet i naturen kan være høyere enn det som registreres i laboratorieundersøkelser. Effektene av lakselus har for eksempel vist seg å være mer alvorlige for postsmolt av laks som er påvirket også av andre faktorer som for eksempel dårlig vannkvalitet (Finstad et al. 2007). Videre kan svekket fisk i naturen utsettes for en økt predasjonsrisiko (Thorstad et al. 2012). Et redusert immunsystem (Bjørn & Finstad 1997) kan derfor på lang sikt resultere i økt dødelighet på grunn av tilleggsfaktorer i naturen som fisken er beskyttet mot i laboratoriet, og dette kan ha betydning for fastsettelse av kritiske terskelnivå for dødelighet.



Vill sjøørret med chalimusstadier av lakselus. Foto: Steinar Kålås

6.7 Oppsummering og konklusjoner

- Lakselus spiser vertsfiskens slim, skinn og vev og forårsaker sår og vevsskader. Mobile preadulte og voksne lus forårsaker generelt større vevsskader enn fastsittende chalimuslarver.
- Laboratorieundersøkelser har vist at lakselus kan forårsake ubalanse i osmoreguleringen (dvs. saltbalansen), fysiologisk stress, anemi, redusert appetitt og vekst, økt sårbarhet for sekundære infeksjoner, redusert sykdomsmotstand og dødelighet hos individer av sjøørret.
- Problemer med saltbalansen er trolig forårsaket både av den mekaniske skaden på skinn og vev, samt en mer generell fysiologisk stressrespons. Mekanisk skade på barrieren mellom fiskekroppen og sjøvannet medfører økt lekkasje av vann fra fisken, og påvirker dermed fiskens saltbalanse.
- Fysiologiske stressresponsen kan forårsakes av chalimuslarver, særlig for fisk med et stort antall larver. Stressresponsen er mer alvorlige når lakselusene har utviklet seg til mobile stadier (dvs. preadulte og voksne).
- Dødelighet av sjøørret på grunn av lakselus begynner å skje 10-20 dager etter at fisken har blitt eksponert for kopepoditter i laboratorieundersøkelser, det vil si når lusene har utviklet seg til preadulte og voksne stadier.
- Preadulte og voksne lakselus er generelt mer skadelige for fisken enn de tidligere chalimusstadiene.
- Effekter av lakselus på postsmolt av sjøørret vist i laboratorieundersøkelser er generelt lik effekter vist for postsmolt av laks i lignende undersøkelser (oppsummert av Finstad & Bjørn 2011, Finstad et al. 2011).
- Laboratorieundersøkelser av sjøørret tyder på at $> 1,0$ lus per gram kroppsvekt kan forårsake dødelighet hos sjøørret postsmolt på rundt 90 g, eller 50 preadulte og voksne lus per fisk kan forårsake dødelighet hos små sjøørret postsmolt på 60 g.
- Kritisk nivå for ikke-dødelige stressresponsen hos vill sjøørret postsmolt var 12-13 mobile lakselus per fisk (kroppsvekt 19-70 g).
- Resultater fra laboratorieundersøkelser kan være påvirket av stresseffekter ved at fisk holdes i tanker. Estimater av terskelnivå for dødelighet basert på korttidsundersøkelser i laboratoriet kan imidlertid også tenkes å være konservative. Minimumsnivåene for dødelighet på grunn av lakselus i naturen kan være påvirket av tilleggseffekter som ikke virker i laboratoriet, som økt predasjon av svekkede individer, langtidseffekter på grunn av svekket immunsystem og økt risiko for sekundære infeksjoner av bakterier og sopp i sår fra lakselus.

6.8 Kunnskapsbehov

- Datagrunnlaget for å fastsette terskelnivå for dødelighet bør styrkes for å kunne justere klassifiseringene for ulike størrelser fisk og fisk av ulike livsstadier. Effekter av variasjon i salinitet og vanntemperaturer i naturen bør også innarbeides. Undersøkelser som terskelnivåene er basert på er typisk gjennomført ved en salinitet på 34 promille (dvs. fullt sjøvann), mens det typiske habitatet for sjørret en del steder kan ha en betydelig lavere salinitet. Det er også behov for mer kunnskap om bestandsdynamikk hos lakselus og mulige tetthetsavhengige effekter på vertsfisk for å overføre tallfesting av terskelverdier mellom ulike stadier av lakselus.
- De fleste undersøkelser som danner grunnlaget for terskelnivå er basert på å eksponere klekkeriproduserte postsmolt for lakseluslarver som et engangstilfelle, og deretter følge utviklingen av lusene de ble smittet med. Det er behov for undersøkelser av stress og dødelighet hos vill sjørret som utsettes for naturlige nivå av lus, og som dermed har lus av ulike utviklingsstadier.
- Det er ikke kjent hvor godt terskelnivå for dødelighet basert på laboratorieundersøkelser er representative for felldata. En måte å styrke laboratorieestimatene på er å analysere frekvensfordelinger av preadulte og voksne lus som finnes på vill sjørret innsamlet i feltundersøkelser i Irland, Skottland og Norge.
- Laboratorieundersøkelser av effekter av lakselus på individer av sjørret er hovedsakelig basert på postsmolt som ikke har vært i sjøen tidligere. Det mangler dermed kunnskap om effekter av lakselus på større og eldre sjørret som har vært i sjøen tidligere (såkalte veteraner).

7 Effekter av lakselus på individuelle sjøørret i feltundersøkelser

I dette kapitlet gis en oversikt over resultater fra feltundersøkelser av effekter av lakselus på individer av sjøørret. Feltundersøkelser er viktige for å verifisere om laboratorieundersøkelser er representative for villfisk i naturen. Feltundersøkelser er også viktige for å forstå effekter av lakselus på bestandsnivå. Det finnes flere typer feltundersøkelser. Effekter av lakselus har blitt undersøkt med hensyn på mekanisk skade på skinn og vev, forstyrrelser av saltbalansen (osmoregulering) hos fisken, fysiologiske stressresponser, vekst og overlevelse. Prematur tilbakevandring av sjøørret med mye lakselus til ferskvann har også blitt overvåket og undersøkt. Nivå av lakselus på sjøørret fanget under overvåking i naturen og bestandseffekter gjennomgås i senere kapitler (kapittel 8, 9 og 10).

7.1 Mekanisk skade på fiskens skinn og vev

De fastsittende chalimuslarvene kan forårsake betydelige sårskader i fiskens skinn når de forekommer i store antall, og likt resultatene fra laboratorieundersøkelser (kapittel 6), så har skader på og ved ryggfinnen ofte blitt observert hos vill sjøørret som har blitt fanget i sjøen med store antall chalimuslarver (McVicar et al. 1993, Dawson 1998, MacKenzie et al. 1998). Skaala et al. (2014a) rapporterte for eksempel at mellom 80 og 90 % av sjøørreten som kom tilbake til ei norsk elv hadde skader på ryggfinnen på grunn av lakselus. Mønsteret som er observert i laboratorieundersøkelser, med chalimuslarver gjerne festet til ryggfinnen og mobile stadier lengre fram på kroppen og bakover langs ryggen, er bekreftet av mange feltundersøkelser i Skottland og Irland (Tully et al. 1993a,b, Dawson 1998, MacKenzie et al. 1998, Marshall 2003, Urquhart et al. 2008). Sår og vevsskader på hodet og gjellelokkene, samt på undersiden av fisken, har også blitt beskrevet (McVicar et al. 1993, Tully et al. 1993b). Tully et al. (1993b) observerte blødninger fra sår forårsaket av lakselus når fisken ble tatt opp av vannet.



*Vill sjøørret med preadulte og voksne lakselus fanget på Vestlandet.
Foto: Steinar Kålås*

7.2 Problemer med osmoregulering og fysiologiske stressresponser

Primære og sekundære fysiologiske stressresponser har blitt dokumentert hos vill sjøørret postsmolt fanget i sjøen, som for eksempel økte konsentrasjoner av plasmakortisol, plasmaklorid og glukose i blodet (Poole et al. 2000, Bjørn et al. 2001). De økte kortisolnivåene var lik de som har blitt funnet i laboratorieundersøkelser (kapittel 6), og stressresponser økte med høyere lusenivå også for feltinnsamlet sjøørret (Bjørn et al. 2001, Poole et al. 2000). Siden chalimuslarver var dominerende stadium og kun begrensede sårskader ble observert, konkluderte Bjørn et al. (2001) med at tendensen til ubalanse i saltreguleringen (osmoreguleringen) og dermed behov for mobilisering av energireserver kan ha vært for-

årsaket av stressresponser heller enn et resultat av mekanisk skade på skinn og vev. Kroppsstørrelsen på sjøørreten i disse undersøkelsene var < 150 g (Bjørn et al. 2001), eller gjennomsnittlig 18 cm (Poole et al. 2000).

Blodplasma fra sjøørret fanget i sjøen (gjennomsnittlig gaffellengde 23 cm, kroppsvekt 126 g) med mobile stadier av lus hadde redusert totalt proteininnhold, serum albumin og kolesterol sammenlignet med sjøørret uten lus eller med kun kopepoditt- og chalimusstadier av lus (Dawson 1998). Plasmaglukose økte med økende antall lus når alle stadier lus ble slått sammen (Dawson 1998). Ingen andre fysiologiske effekter av lakselus ble funnet i denne undersøkelsen (Dawson 1998).

I kontrollerte felteksperimenter i Norge ble nedstrøms vandrende sjøørret fanget i ferskvann og holdt i tanker, hvorav ei gruppe ble eksponert for sjøvann og dermed naturlig konsentrasjon av luselarver, og den andre gruppen ble holdt i filtrert sjøvann uten luselarver (Birkeland & Jakobsen 1997). Dødelighet på grunn av lakselus forekom fra 11 dager etter eksponering for ufiltrert sjøvann, da lakselusene hadde utviklet seg til preadulte stadier (vanntemperatur 17-20 °C, gjennomsnittlig abundans og intensitet av lakselus per fisk 59). Fisk i den eksponerte gruppen hadde store problemer med osmoreguleringen på dette tidspunktet, med økte nivå av plasmaklorid og reduserte nivå av total plasmaprotein og albumin.

De høyeste estimerte kortisolnivåene hos villfanget sjøørret forekom i perioden da postsmolt nylig hadde kommet ut i sjøen i en undersøkelse av Poole et al. (2000). De foreslo at postsmolt kan være mer sårbare for lakselus i tidlig sjøfase, når de er i ferd med å fysiologisk tilpasse seg overgangen fra ferskvann til sjøvann.

7.3 Vekst

Sjøørretens vekstmønstre i ferskvann og saltvann er generelt komplekse, og selektiv dødelighet på grunn av lakselus kan maskere andre potensielle effekter på vekst. Det er særlig vanskelig i feltundersøkelser og tidsserier med data å isolere effekter av lakselus fra andre mulige menneskeskapt påvirkninger fordi flere faktorer kan ha virket sammen i hele eller deler av undersøkelsesperioden. Fjørtoft et al. (2014) sammenlignet likevel vekst hos sjøørret i ei elv på Vestlandet basert på skjellanalyser i perioden 1976-82, da det ikke var lakseoppdrett, med perioden 2000-2007, da det var intensiv lakseoppdrett i området. De viste at sjøørreten vokste saktere både første og andre sommer i sjøen i den siste tidsperioden, men at det ikke var noen forskjell mellom periodene i vekst i ferskvannsfasen. Vekstreduksjonen etter første sommer i sjøen tilsvarte en redusert kroppsmasse på 20-40 %. Forfatterne av undersøkelsen konkluderte med at selv om endringer i mattilgjengelighet kan ha spilt en rolle for den reduserte veksten under sjøoppholdet, så var den negative endringen i vekst mest sannsynlig knyttet til de høye lakselusnivåene i området.

En gradvis reduksjon i sjøveksten ble også registrert ved skjellanalyser av sjøørret fra ei skotsk elv med oppdrettsanlegg nær elvemunningen (data fra 1980 til 1989-1990, 1992-1993 og 1997-2001; Butler & Walker 2006). Fra 1980 til 1997-2001 ble maksimum sjøalder redusert fra 11 til 5 år. Når skjellprøver fra 1926 ble sammenlignet med prøver fra 1980 så var imidlertid ikke sjøalder og sjøvekst veldig forskjellig. Butler & Walker (2006) konkluderte med at reduksjonen i vekst etter 1980 i alle fall delvis var forårsaket av lakselus fra oppdrettsanleggene som ble etablert 4 og 7 km fra elvemunningen i 1987.

7.4 Atferd og vandringsmønstre

Det finnes få undersøkelser av effekter av lakselus på atferd og vandringsmønstre hos sjøørret, med unntak av observasjoner av prematur tilbakevandring til ferskvann.

7.4.1 Prematur tilbakevandring til ferskvann

Sjørret smolt og voksne vandrer ofte til sjøen om våren og tidlig på sommeren og returnerer til ferskvann om høsten for å gyte og/eller overvintre. Det kan imidlertid være betydelig variasjon i livshistoriemønstre og tidspunkt for vandringer både innen og mellom bestander (**boks 2** og kapittel 2). Prematur tilbakevandring til ferskvann av sjørret med mye lus har ofte blitt registrert hos sjørret etter at de har vært kun få dager eller uker i sjøen. Dette har blitt tolket som en adaptiv atferdsrespons på problemer med osmoreguleringen forårsaket av lakselus (Birkeland 1996, Birkeland & Jakobsen 1997, Bjørn et al. 2001, Wells et al. 2007). Retur til ferskvann kan medføre at fisken gjenvinner osmotisk balanse og overlever. Retur til brakkvann eller ferskvann kan også medføre at fisken avluses ettersom luse-ner har lav toleranse for brakkvann og ferskvann (Birkeland 1996).

De første registreringer av sjørret postsmolt som returnerte prematurt til ferskvann i dårlig fysisk tilstand og med store mengder lakselus etter kun noen uker i sjøen ble gjort i Irland sent på 1980- og tidlig på 1990-tallet (Whelan 1991, Tully et al. 1993a,b, Tully & Whelan 1993). Senere publikasjoner fra Irland, Norge og Skottland har vist til lignende observasjoner og beskrivelser av fenomenet (Birkeland 1996, Birkeland & Jakobsen 1997, Gargan 2000, Bjørn et al. 2001, Butler & Walker 2006, Hatton-Ellis et al. 2006, Pert et al. 2009, Gjelland et al. 2014). Prematur tilbakevandring til ferskvann kan forekomme så tidlig som etter de første dagene eller 1-2 ukene i sjøen (Birkeland & Jakobsen 1997, Bjørn et al. 2001).

Prematur tilbakevandring skjer ikke bare som et resultat av chalimus og voksne stadier av lus, men kan skje også ved høye nivå av kopepoditter (Birkeland & Jakobsen 1997). Birkeland (1996) konkluderte med at de høye lakselusnivåene som ble registrert i undersøkelsen hennes tydet på at postsmolten som returnerte til ferskvann ikke hadde overlevd om de ikke hadde returnert til ferskvann. Prematur tilbakevandring til ferskvann har imidlertid en kostnad i form av redusert vekst for individuelle fisk (Birkeland 1996), som medfører reduksjon i ressurser til eggproduksjon, og dermed redusert fekunditet og reproduktiv suksess for hunnfisk.

Tidspunktet for retur til ferskvann ble overvåket ved å installere en fiskefelle i nedre del av ei norsk elv (Birkeland 1996, Birkeland & Jakobsen 1997). Nær halvparten (41 %) av prematurt tilbakevandret postsmolt vandret til sjøen på nytt i løpet av samme sommersesong, etter et ferskvannsopphold av median varighet på 38 dager (Birkeland 1996). De som senere returnerte til sjøen igjen var blant de minste postsmoltene som kom prematurt tilbake til elva. Ved andre gangs utvandring hadde de fleste fiskene mistet lakselusene, men de hadde også mistet en fjerdedel av kroppsmassen under ferskvannsoppholdet. Birkeland (1996) beregnet at postsmolten som returnerte til sjøen hadde mistet 30 % av vekstpotensialet sitt det året, mens postsmolt som ble værende i ferskvann resten av sesongen hadde mistet hele resten av vekstpotensialet for sesongen. Noen få individer ble funnet døde i elva. Eldre sjørret returnerte til ferskvann senere i sesongen enn postsmolt, og det er tvilsomt om dette kunne karakteriseres som prematur tilbakevandring til ferskvann (Birkeland 1996). Eldre sjørret hadde imidlertid stor dødelighet etter retur til ferskvann, og innen ei uke etter at de hadde vandret opp i elva ble 20 % av eldre sjørret funnet døde med store sårskader på grunn av lakselus og med sekundære sopp eller bakterieinfeksjoner. Postsmolten hadde hovedsakelig kopepoditt- og chalimusstadier av lakselus, mens eldre sjørret hadde større andeler med preadulte og voksne lus.

De fysiologiske konsekvensene av prematur tilbakevandring til ferskvann ble undersøkt i en laboratorieundersøkelse (Wells et al. 2007). Intensiteten av lakselus ble redusert da fisken ble overført fra sjøvann til ferskvann 19 dager etter eksponering for lakselus, og en rekke fysiologiske parametere returnerte til nivå som hos kontrollgruppene uten lus. Wells et al. (2007) konkluderte med at infisert fisk som ble overført til ferskvann hadde kortsiktige

fordeler ved at fysiologiske parametere knyttet til saltregulering, metabolisme og andre stressresponser ble normalisert og at dødeligheten ble redusert sammenlignet med fisk som ble holdt i sjøvann. Mange av sjøørretene som ble overført til ferskvann fikk imidlertid bakterie- og soppinfeksjoner.



*Innsamling av sjøørret ved elfiske for overvåking i en elvemunning på Vestlandet.
Foto: Bernt Olav Økland*

7.5 Dødelighet

Dødelighet av fritt svømmende fisk i naturen er vanskelig å observere direkte. Tully et al. (1993a,b), Tully & Whelan (1993) og Birkeland (1996) rapporterte om direkte observasjoner av død og døende fisk i estuarier knyttet til lakselusinfestasjoner. Fisk i sjøen dør imidlertid trolig ofte på grunn av andre årsaker knyttet til at de er svekket, særlig predasjon, heller enn som en direkte årsak av parasittinfestasjon og andre sykdommer (Thorstad et al. 2013).

Utvikling av telemetrimetoder har medført at det har blitt enklere å undersøke forflytninger, atferd og overlevelse hos individuelle fisk i sjøen, ved å merke dem med akustiske sendere. En slik undersøkelse viste at klekkerismolt av laks eksponert for lakselus ikke hadde økt dødelighet under fjordvandringen sammenlignet med kontrollfisk uten lus (Sivertsgård et al. 2007). Denne undersøkelsen dekket bare en kort periode av fjordvandringen, og lusene hadde dermed ikke utviklet seg lenger enn til chalimusstadiet i tidsperioden som undersøkelsen varte. Telemetriundersøkelser av lengre varighet er nødvendig for å kunne evaluere effektene av alle livsstadiene av lakselus på postsmolt og voksne sjøørret. Det er også praktiske og kostnadmessige begrensninger knyttet til undersøkelser av atferd hos individuelle fisk over lengre tidsrom og større geografiske områder.

7.6 Lakselus og spredning av andre infektive organismer

Den relativt nyoppdagete mikrosporidien *Desmozoon lepeophtherii* (= *Paranucleospora theridion*, Freeman & Sommerville 2011) er en parasitt som har både laks og lakselus som verter gjennom livssyklusen. Den første delen av livssyklusen finner sted i laksen i blod-årenes endotelceller og i leukocytter, og parasitten kan ha en immunedsettende effekt slik av verten blir mer utsatt for sykdommer forårsaket av andre infektive organismer (Nylund et al. 2011). *D. lepeophtherii* har blitt knyttet til proliferativ gjellebetennelse som forårsaker dødelighet hos oppdrettslaks i anlegg både i Norge og Skottland (proliferative gill inflammation, PGI; Matthews et al. 2011, Nylund et al. 2011). Laks blir trolig smittet med *D. lepeophtherii* via sporer i vannet (Sveen et al. 2012). Lakselus blir infisert om høsten, sannsynligvis når de spiser på infisert fisk. Lus som dør om vinteren og våren kan være kilde til sporer i vannet (Sveen et al. 2012).

Parasitten er også funnet hos sjøørret (Nylund et al. 2011). Det er ikke kjent i hvilken grad *D. lepeophtherii* kan påvirke overlevelse og reproduksjon av vill laks og sjøørret, men negative effekter kan ikke utelukkes.



Vill sjøørret med skadet ryggfinne på grunn av lakselus. Foto: Bengt Finstad

7.7 Oppsummering og konklusjoner

- Det er samsvar mellom resultater fra laboratorie- og feltundersøkelser når det gjelder hvordan lakselus medfører mekanisk skade på vertsfisken, fysiologiske responser og redusert vekst og overlevelse.
- Feltundersøkelser har bekreftet laboratorieundersøkelser som viser at lakselus kan forårsake problemer med saltbalansen, fysiologiske stressresponser, anemi, redusert vekst, økt sårbarhet for sekundære infeksjoner og økt dødelighet.
- Lakselus kan forårsake betydelige skader og sår på finner, skinn og annet vev, særlig på ryggfinnen når de er på chalimusstadiet og på fremre deler av kroppen når de har nådd mobile livsstadier. Skader og sår på hodet, gjellelokk, bakre deler av kroppen og på undersiden av fisken forekommer også.
- Chalimuslarver kan forårsake betydelig vevsødeleggelse hos vertsfisken når de forekommer i store antall.
- Primære og sekundære fysiologiske stressresponser har blitt dokumentert hos vill sjøørret postsmolt fanget i sjøen, og resultatene samsvarer med resultater fra gjentatte kontrollerte laboratorieundersøkelser.
- Feltundersøkelser har også bekreftet at problemer med saltbalansen oppstår allerede ved moderate nivå av lakselus, og fra lusene har nådd chalimusstadier.
- Vertsfiskens stressrespons øker med økende lakselusnivå.
- Mobile preadulte lakselus kan forårsake alvorlige problemer med saltbalansen hos vertsfisken, og dødelighet skjer fra 11 dager etter eksponering for lakselus ved vanntemperaturer 17-20 °C.
- Prematur tilbakevandring av sjøørret med store mengder lakselus til ferskvann har blitt dokumentert både i Irland, Skottland og Norge. Prematur tilbakevandring tolkes

som en adaptiv respons hos vertsfisken på problemer med saltbalansen forårsaket av lakselus. Retur til ferskvann kan på kort sikt medføre at fisken gjenvinner saltbalansen og overlever. Retur til ferskvann medfører også at fisken etter hvert mister lakselusene, fordi lakselus har lav ferskvannstoleranse. På lang sikt blir imidlertid veksten og framtidig reproduksjon betydelig redusert når sjøvandringen blir forkortet på grunn av lakselus.

- Bakterie- eller soppinfeksjoner i sår forårsaket av lakselus kan oppstå og forårsake dødelighet hos sjøørret etter at de har returnert til ferskvann.
- Dødelighet av fisk er vanskelig å observere og registrere i sjøen, fordi man sjelden finner død fisk. Svekkede fisk i sjøen kan også dø på grunn av predasjon før de dør som et direkte resultat av skadene og de fysiologiske responsene fra lakselus.

7.8 Kunnskapsbehov

- Feltundersøkelser har hovedsakelig omfattet postsmolt, og det finnes få undersøkelser av effekter av lakselus på eldre og større sjøørret.
- Telemetrimetoder har åpnet muligheter for å undersøke atferd og dødelighet hos individuelle fisk i kystområdene. Dette muliggjør undersøkelser av effekter av lakselus på atferd, overlevelse og predasjonsrisiko.
- Fenomenet med prematur tilbakevandring til ferskvann er dårlig undersøkt, og det er behov for informasjon om overlevelse og vekst hos slike fisk og om det er en geografisk variasjon eller forskjell mellom bestander i hvilken grad sjøørret foretar prematur tilbakevandring til ferskvann.
- Det er behov for mer omfattende undersøkelser av effekter av lakselus på fiskens vekst ved å benytte skjellanalyser.
- Bruk av individbaserte modeller sammen med feltdata kan benyttes til å belyse potensielt komplekse ikke-lineære sammenhenger mellom direkte årsaker av lakselus på vekst og selektiv dødelighet, eller mellom atferd, kjønnsmodning og fekunditet.



Vill sjøørret med skader forårsaket av lakselus på hodet og ryggfinnen. Foto: Steinar Kålås

8 Lakselusnivå hos vill sjørret

I dette kapitlet oppsummeres informasjon om nivå av lakselus registrert hos vill sjørret innsamlet i områder med og uten lakseoppdrett. Publiserte undersøkelser av nivå av lakselus hos sjørret i ulike områder og tidsperioder er oppsummert i **tabell 1**.

8.1 Lakselusnivå i områder før eller uten lakseoppdrett

For å vurdere om det er økt forekomst av lakselus i villfiskbestander i områder med lakseoppdrett, er det behov for informasjon om lusenivå gjennom året før etablering av lakseoppdrett eller fra områder uten lakseoppdrett. Historiske nivå av lakselus på sjørret før etablering av lakseoppdrettsindustrien (Boxshall 1974), og data fra områder uten lakseoppdrett (Tingley et al. 1997, Schram et al. 1998, Heuch et al. 2002, Rikardsen 2004, Urquhart et al. 2010), viser generelt at lakselus forekommer på relativt mange av fiskene (dvs. relativt høy prevalens), men i lave antall lus per fisk. Det naturlige basisnivået av lakselus på sjørret kan være så lavt som på 0-3 lus per fisk (intensitet), og med lus på 0-20 % av fisken (prevalens) sent på vinteren og om våren (Schram et al. 1998, Heuch et al. 2002, Rikardsen, 2004). Tilgjengelige data tyder på at intensiteten kan øke opp til 4-8 lus per fisk, samt at en større andel av fisken har lus sent på sommeren og om høsten (Tingley et al. 1997, Schram et al. 1998, Rikardsen 2004, Urquhart et al. 2010). I områder uten oppdrettsanlegg kan prevalens være opp i 100 %, men er ofte lavere enn 80 % (**tabell 1**). Maksimum lusenivå på sjørret nås gjerne 1-2 måneder senere i nordlige enn i sørlige områder, kanskje på grunn av forskjeller i vanntemperatur og dermed utviklingshastigheter for lakselus. I Nord-Norge forekommer de høyeste lusenivåene ofte i august-oktober (Bjørn & Finstad 2002, Rikardsen 2004), mens i Sør-Norge nås de høyeste nivåene allerede i juni-august (Mo & Heuch 1998, Schram et al. 1998, Heuch et al. 2005).

Laks, sjørret og sjørøye er alle naturlige verter for lakselus, og på grunn av sesongvariasjon i vandringsatferden deres er det få av disse vertsfiskene i sjøen i kystområdene om vinteren. Laksen har oppvekstområder i mer åpne havområder i Nord-atlanteren og Østersjøen og passerer kystområdene relativt raskt som postsmolt om våren og forsommeren på vei ut til disse havområdene (Thorstad et al. 2011). Vandringshastigheten for voksne laks på vei tilbake til elvene for gyting er også relativt rask gjennom kystområdene. Tilbakevandringen av voksne laks skjer vanligvis i mai-september i Norge, men med betydelig mer variasjon i tidspunktet for tilbakevandringen i Skottland og andre sørlige områder (Thorstad et al. 2011). I motsetning til laks så oppholder sjørret og sjørøye seg i mange uker og måneder i fjordene og andre kystområder om sommeren og gjerne resten av året i ferskvann, selv om en andel av sjørreten er i sjøen gjennom hele året (**boks 2**, kapittel 2). Siden lakselus ikke overlever lenge i ferskvann (McLean et al. 1990, Finstad et al. 1995), så er parasitten avhengig av de vertsfiskene som er i sjøen om vinteren for å overleve gjennom vinteren. For ville bestander av vertsfisk så gjelder dette laks som er ute i det åpne havet, og andelen sjørret og sjørøye som befinner seg i sjøen i kystområdene om vinteren. I områder uten lakseoppdrett har lakselus dermed få tilgjengelige vertsfisk om vinteren og ser ut til å gjennomgå en flaskehals med mangel på vertsfisk (Schram et al. 1998, Heuch et al. 2002, Rikardsen 2004). For eksempel ble prevalens av lakselus redusert fra desember til mars-april på Skagerakkysten i Sør-Norge (Schram et al. 1998, Heuch et al. 2002). I Nord-Norge har også prevalens og antall lus per fisk vært lave om vinteren (13-20 % av fisken hadde lus og gjennomsnittlig antall lus per innsamlede fisk var 0,1-0,4 i november-april), og voksne stadier av lakselusene var dominerende. Lusenivåene økte gjennom sommeren fra mai-september til et maksimumsnivå for prevalens på 80-81 % og antall lus per innsamlede fisk på 3,6-6,8. Et økende antall chalimuslarver ble registrert, noe som tyder på at fisken nylig var eksponert, og maksimumsnivået ble nådd i september-oktober (Rikardsen 2004). Et annet eksempel på viktigheten av sesongdynamikk for å forstå lusedynamikken i områder uten lakseoppdrett finnes fra den engelske kysten

mot Nordsjøen i East Anglia og Yorkshire. Nivået av lakselus på sjøørret var lavt og relativt stabilt over flere år (innsamling i 1972-1973 og 1992-1993, Tingley et al. 1997; data fra 1972 også publisert av Boxshall 1974), men det var en betydelig sesongvariasjon ved at antall lakselus per fisk varierte betydelig gjennom året. Prevalens var 67-81 % i 1972-1973 og 81-89 % i 1992-1993, og gjennomsnittlig antall lus per innsamlet fisk var 1,17-3,19 i 1972-1973 og 4,42-4,66 i 1992-1993 (Tingley et al. 1997).

De høyeste nivåene av lakselus på sjøørret som er publisert fra områder uten lakseoppdrett var gjennomsnittlig 10,9 lus per innsamlet fisk, og gjennomsnittlig intensitet 11,6 lus per fisk (Oslofjorden, Mo & Heuch 1998). Ved de fleste innsamlingene i denne undersøkelsen var imidlertid nivåene på 0,5-8 lus per fisk. Andel av fisken som hadde lus var 51 %. Fire individer sjøørret (av totalt 102 innsamlede fisk) hadde så mange som 33-84 lus hver (hvorav 43-72 % av lusene var voksne). Dette mønsteret med en skjevfordeling av lakselus på fisken viser at selv i områder uten lakseoppdrett kan det være et lavt antall sjøørret med så mange lakselus at det i følge laboratorieundersøkelser (kapittel 6) kan medføre stressresponser hos vertsfisken.

Så vidt vi kjenner til er det ingen publikasjoner som rapporterer om episoder med store utbrudd av lakselus (epizootier) på bestander av sjøørret før etableringen av lakseoppdrett, eller i områder uten oppdrettsanlegg. Det forekom imidlertid slike utbrudd av lakselus på laks og bekkerøye (*Salvelinus fontinalis*) i 1939-1940 ved Moser River i Nova Scotia på den canadiske østkysten (White 1940, 1942). Det lave antallet kjente og rapporterte store utbrudd av lakselus i områder uten lakseoppdrett tyder på at dette ikke er et vanlig fenomen i ville sjøørretbestander eller for andre ville bestander av laksefisk (selv om det kan være en skjevhet i publiseringen).

Tabell 1. Oversikt over undersøkelser av lakselusnivå på vill sjørret som er publisert i internasjonale journaler med fagfellevurdering og bokkapitler. Abundans er gjennomsnittlig antall lakselus per fisk fanget. Intensitet er gjennomsnittlig eller median antall lakselus per infisert fisk i fangsten (fisk uten lus er altså ikke medberegnet i dette målet). Prevalens er andel av fisken i fangsten som hadde lus. I kolonnen for abundans er maksimum (maks) antall lus for individer i fangsten gitt hvis denne informasjonen er gitt i publikasjonen det refereres til. Informasjon om lakselusenes livsstadium, tidsperiode for når undersøkelsen ble gjennomført, fangstmetoder for å samle inn sjørret, fiskens størrelse, studieområde og omfang av lakseoppdrett i området er også oppsummert.

Abundans (gjennomsnitt)	Intensitet	Prevalens	Lusenes livsstadium	Undersøkellesperiode	Fangstmetode	Fiskens størrelse	Studieområde	Omfang av lakseoppdrett i området	Referanse
3,2	Gj.snitt 4,0	81 %	Ikke spesifisert	1972-1973, måned ikke spesifisert	Forskningsbåt	Gj.snitt 520 mm	Nordsjøen utenfor Yorkshire	Ingen oppdrettsanlegg	Boxshall (1974)
1,0-77,5 (maks 325)	Gj.snitt 7,0-104,8	14,3-100 %	Dominert av chalimusstadier	Mai 1992	Garn	Gj.snitt 164-273 mm	Elvene Clifden, Costello, Gowla, Owengarve, Burrishoole, Newport, Inny River, Owenduff, Ballynahinch, Killary, Currane, Dowras, Drumcliffe, Argideen på vestkysten av Irland	Oppdrett i området, men variasjon i omfang mellom lokaliteter i studieområdet	Tully et al. (1993a)
5,0-8,0 (maks 46)	Gj.snitt 5,0-10,7	75-100 %	20-26 % chalimus	Juni-august 1991 og 1992	Stangfiske	Opplysninger ikke gitt	Elvene Eachaig og Argyll på vestkysten av Skottland	Informasjon ikke gitt	Sharp et al. (1994)
7,0-63,9 (maks 216)	Gj.snitt 7,0-63,9	75-100 %	0-79 % chalimus, økt andel chalimus med økt abundans	Juni-august 1991 og 1992	Stangfiske	Opplysninger ikke gitt	Elvene Morar, Ewe og Burn på nordvestkysten av Skottland	Informasjon ikke gitt	Sharp et al. (1994)
1,4-5,0 (maks 11)	Gj.snitt 1,4-5,0	25-100 %	6-55 % chalimus	Juni-august 1991 og 1992	Stangfiske	Opplysninger ikke gitt	Elvene Don, Ythan og Hope på nord- og nordøstkysten av Skottland	Informasjon ikke gitt	Sharp et al. (1994)
89,8-260,8 (maks 1002)	103,0-272,4	87-96 %	Hovedsakelig chalimus	Juni-juli 1992	Felle i nedre del av elva der prematurt tilbakevandret sjørret ble fanget	Postsmolt gj.snitt totalengde 174 mm, gj.snitt vekt 42,3 g, eldre fisk gj.snitt totalengde 374 mm, gj.snitt vekt 581 g	Lønningdalselven, Hordaland	Intensiv oppdrett	Birkeland (1996)
53,5-623,0 (maks 1179)	53,5-623,0	88-100 %	Hovedsakelig kopepoditter og chalimus	Juni 1992	Felle i nedre del av elva der prematurt tilbakevandret sjørret ble fanget	Gj.snitt totalengde 160 mm, gj.snitt vekt 30 g	Lønningdalselven, Hordaland	Intensiv oppdrett	Birkeland & Jakobsen (1997)

Abundans (gjennomsnitt)	Intensitet	Prevalens	Lusenes livsstadium	Undersøkellesperiode	Fangstmetode	Fiskens størrelse	Studieområde	Omfang av lakseoppdrett i området	Referanse
4,66 og 4,42 (maks 41 og 55)	Gj.snitt 5,26 (variasjonsbredde 1-41) og 5,47 (variasjonsbredde 1-55)	96 % begge år	Hovedsakelig preadulte og voksne	Juni-november 1992 og 1993	Garn og fiskemarked	Gj.snitt 29-32 cm gaffellengde (variasjonsbredde 25-64)	East Anglia	Ingen oppdrettsanlegg	Tingley et al. (1997)
3,19 og 1,17 (maks 12 og 4)	Gj.snitt 3,96 (variasjonsbredde 1-12) og 1,75 (variasjonsbredde 1-4)	67 and-81 %	Ikke spesifisert	1972-1973, måned ikke spesifisert	Opplysning ikke gitt	Opplysninger ikke gitt	Nordsjøen utenfor Yorkshire	Ingen oppdrettsanlegg	Tingley et al. (1997). Data fra 1972 ble også publisert av Boxshall (1974)
42 (SE 35)	Ikke gitt i publikasjonen og ikke beregnet her fordi prevalens ikke er gitt separat for hvert distrikt men for distriktene Ballinacill og Connemara slått sammen	82 %	Hovedsakelig chalimus	Mai 1996	Garn	Gj.snitt gaffellengde 228 mm, 126 g	Elvene Bunowen, Bundorragha, Erriff, Culfin, Dawros og Owenglin i Ballinacill District, Irland	Opplysninger ikke gitt	Dawson (1998)
71 (SE 45)	Ikke gitt i publikasjonen og ikke beregnet her fordi prevalens ikke er gitt separat for hvert distrikt men for distriktene Ballinacill og Connemara slått sammen	82 %	Hovedsakelig chalimus, men også preadulte og voksne	Mai 1996	Garn	Gj.snitt gaffellengde 206 mm, 82 g	Elvene Gowla, Invermore, Furnace and Cashla i Connemara District, Irland	Opplysninger ikke gitt	Dawson (1998)
0,5-10,9 (maks 84)	Gj.snitt 2,7-26,7	20-85 %	Fordeling mellom larver og mobile stadier varierte mellom innsamlinger. Andel mobile stadier alltid > 30 %	August-oktober 1992. Mai-september 1993.	Elfiske i elvemunning og garn i	Gj.snitt lengde 245 mm i elva og 426 mm i fjorden	Akerselva og Oslofjorden	Ingen oppdrettsanlegg	Mo & Heuch (1998)
0-72,7 (maks 207)	Gj.snitt 0-46,4	0-100 %	Hovedsakelig kopepoditter og chalimus, men økende andel mobile stadier fra sent i mai og videre utover ved mange lokaliteter	April-september 1994	Not, stangfiske, garnfiske	101-559 mm gaffellengde	17 lokaliteter på vestkysten, to på østkysten og en i nord i Skottland	Både fra områder med og uten intensiv oppdrettsaktivitet	MacKenzie et al. (1998)
Ikke gitt	Median <3-8	20-100 %	Mars-april hovedsakelig preadulte og voksne. Dominert av voksne også resten av sommeren, men også med forekomst av chalimuslarver i april-oktober (aldre over 15 % chalimus)	Mars-desember 1992-1995	Strandnot	Gj.snitt lengde 320 mm, gj.snitt vekt 440 g	Skagerrakkysten i Sør-Norge	Ingen oppdrettsanlegg	Schram et al. (1998)
20,1 (maks 253)	Gj.snitt 27,9	72 %	Informasjon ikke gitt	Mai-juni 1995	Garn, elfiske og fiskefelle	Opplysninger ikke gitt	North Mayo, South Mayo, Galway og Kerry, totalt ti lokaliteter i Irland	Opplysninger ikke gitt	Byrne et al. (1999)
0-111	Gj.snitt 0-156	0-100 %	Informasjon ikke gitt	Mai-juni 1993-1997	Hovedsakelig garn. Noen fisk ble også fanget med feller, dranot og elfiske	Bare fisk < 260 mm gaffellengde ble inkludert i analysene	42 estuarier i Irland	Både fra områder med og uten intensiv oppdrettsaktivitet	Tully et al. (1999)

Abundans (gjennomsnitt)	Intensitet	Prevalens	Lusenes livsstadium	Undersøkellesperiode	Fangstmetode	Fiskens størrelse	Studieområde	Omfang av lakseoppdrett i området	Referanse
49,3-194,9 (maks 471)	Gj.snitt 53-203	89-96 %	Chalimuslarver dominerte i hele perioden	Juni-september 1997	Garn	Gj.snitt 119-209 g	Vesterålen	Intensiv oppdrett	Bjørn et al. (2001)*
0,6-8,9 (maks 36)	Gj.snitt 1-13	55-89 %	Chalimuslarver dominerte i juni, men opp til 50 % preadulte og voksne senere på sommeren.	Juni-september 1997	Garn	Gj.snitt 119-464 g	Ofoten	Lite oppdrettsaktivitet	Bjørn et al. (2001)*
0,1-23,6 (maks134)	Gj.snitt 0-29,5	0-95 %	Hovedsakelig chalimuslarver	Juni-august 1992-1993	Garn	Opplysninger ikke gitt (maskevidde garn 19-35 mm)	Altafjorden	Intensiv oppdrett	Bjørn & Finstad (2002)*
0,2-13,0 (maks 84)	Gj.snitt 0-17,3	0-83 %	Hovedsakelig chalimuslarver i juli og økende mengde preadulte og voksne i august	Juni-august 1992-1993	Garn	Opplysninger ikke gitt (maskevidde garn 19-35 mm)	Lille Porsanger	Lite oppdrettsaktivitet	Bjørn & Finstad (2002)*
0,75 og 0,33 (maks 11)	Median 1-2	0-49 %	Hovedsakelig preadulte og voksne	Oktober 1998-april 1999, Oktober 1999-mars 2000	Garn	Gj.snitt 328 g (SD 63)	Skagerrakkysten i Sør-Norge	Ingen oppdrettsanlegg	Heuch et al. (2002)
0-68,4 (maks 500)	0-46,4	0-100 %	Hovedsakelig chalimus, men økt andel mobile stadier i juli-september	Mars-oktober 1998-2001	Dranot	Opplysninger ikke gitt	Laxford Bay, Sutherland, Skottland	Både gjennom brakklegingsperioder og produksjonsperioder i nærliggende oppdrettsanlegg	Marshall (2003)
0-6,8 (maks 33)	Gj.snitt 0-8,6	0-81 %	Preadulte og voksne dominerte om vinteren, chalimus i september-oktober	Mars-desember 2001	Garn	Gj.snitt 668 g (SD 432)	Ranafjorden	Ingen oppdrettsanlegg	Rikardsen (2004)
0,1-3,6 (maks 28)	Gj.snitt 1,0-4,7	6-80 %	Preadulte og voksne dominerte om vinteren, chalimus i september-oktober	Mars-desember 2001	Garn	Gj.snitt 340 g (SD 314)	Balsfjord	Ingen oppdrettsanlegg	Rikardsen (2004)
1,3 (juni) - 21,2 (august) (maks 59)	Gj.snitt 6,4 (juni) - 26,5 (august)	21 (juni) – 88 % (august)	Chalimus dominerte i juni-juli og preadulte og voksne begynte å forekomme i august	Juni-august 2000	Garn	Gj.snitt 240 g	Løksefjord og Malangsbotten	Lite oppdrettsaktivitet	Bjørn et al. (2007)*
0 (juni) - 16,7 (august) (maks 78)	Gj.snitt 0 (juni) - 18,9 (august)	0 (juni) – 80 % august	Chalimus dominerte i juni-juli og preadulte og voksne begynte å forekomme i august	Juni-august 2000	Garn	Gj.snitt 170 g	Altafjorden	Intensiv oppdrett	Bjørn et al. (2007)*
7,8 (95% CI 6,0-10,0)	Gj.snitt 7,8	100 %	Preadulte og voksne	Mai og juni 2005	Kilenot	Gj.snitt 1,16 kg (SD 0,32)	North Esk, østkysten av Skottland	Ingen oppdrettsanlegg?	Urquhart et al. (2008)
30 (maks 69)	Gj.snitt 30	100 %	Kun kopepoditter og chalimus	Mai 2007	Elfiske ved retur til ferskvann	Gj.snitt 155 mm, 35 g	Elva Shieldaig i Skottland	Opplysninger ikke gitt	Pert et al. (2009)
0,82-7,87	Gj.snitt 0,24-7,87	29-100 %	Informasjon ikke gitt	Juli-desember 2006-2007	Garn	Gj.snitt 440-480 mm, 1,06-1,21 kg	Elvene Annan og Carron, vestkysten av Skottland	Nær oppdrettsanlegg	Urquhart et al. (2010)
0,03-0,37	Gj.snitt 0,00-0,09	3-23 %	Informasjon ikke gitt	Mai-august 2005, 2006	Kilenot,	Gj.snitt 221-308	Upper Forth Estuary,	Ingen	Urquhart et al. (2010)

Abundans (gjennomsnitt)	Intensitet	Prevalens	Lusenes livsstadium	Undersøkellesperiode	Fangstmetode	Fiskens størrelse	Studieområde	Omfang av lakseoppdrett i området	Referanse
				og 2007	dranot og garn	mm, 0,16-0,31 kg	North Esk og Stonehaven Bay, østkysten av Skottland	oppdrettsanlegg	
0,2-20,5 (maks 186)	Gj.snitt 3,5-30,2	4-77 %	Alle stadier i mai, hovedsakelig chalimus i juni, og økt andel voksne etter det	Mai-august 2003-2004	Garn	Gj.snitt 97-383 g, 210-270 mm	Eresfjord i Romsdalsfjorden	Beskyttet område med lite oppdrettsaktivitet	Bjørn et al. (2011)
3,3-52,8 (maks 130)	Gj.snitt 4,6-52,8	73-100 %	Alle stadier i mai, hovedsakelig chalimus i juni, og økt andel voksne etter det	Mai-august 2003-2004	Garn	Gj.snitt 364-490 g, 310-320 mm	Karlsøyfjord i Romsdalsfjorden	Intensiv oppdrett	Bjørn et al. (2011)
0-8,1 (maks 44)	Gj.snitt 0-12,0	0-83 %	Informasjon ikke gitt	Mai-august 2008-2012	Garn	Gj.snitt vekt 131-457 g	Fem store fjordområder i Norge med status som Nasjonale laksefjorder	> 30 km til nærmeste oppdrettsanlegg	Serra Llinares et al. (2014)
0-106 (maks 689)	Gj.snitt 1,8-114,8	0-100 %	Informasjon ikke gitt	Mai-august 2008-2012	Garn	Gj.snitt vekt 85-823 g	Fem små fjordområder i Norge med status som Nasjonale laksefjorder	< 30 km til nærmeste oppdrettsanlegg	Serra Llinares et al. (2014)
2-254 (maks 759)	Gj.snitt 6-254	13-100 %	Alle stadier. Dominans av chalimusstadier under utbrudd av lus i mars 2014	Mars-juni 2013-2014	Kilenot	Gj.snitt 31-35 cm, 263-405 g	Sognefjorden	Intensiv oppdrett	Vollset & Barlaup (2014)

*Lusenivå er gitt for ørret og sjørøye slått sammen i denne publikasjonen, fordi lusenivåene ikke var forskjellig mellom artene.

8.2 Lakselusnivå i områder med lakseoppdrett

Nivå at lakselus i områder med høy oppdrettsaktivitet varierer betydelig mellom områder (**tabell 1**). Dette er som forventet, ettersom undersøkelser varierer betydelig med hensyn på hvilken tid på året de er gjennomført, hvilken størrelse fisk som er samlet inn, innsamlingsmetoder og antall fisk som inngår i undersøkelsen. Det er en risiko for skjevhet i slike data, og innsamlet fisk behøver ikke å være representativ for lusenivåene i hele den lokale bestanden (kapittel 5). For eksempel er det bare fisk som har overlevd luseinfestasjonen som blir fanget, og fiskens atferd og fangbarhet vil i noen grad avhenge av hvor mye lus de har. Fiskeredskap som brukes for innsamling av fisk kan være størrelsesselektive, kan fange fisk fra bestemte habitat eller dybder, og kan også påvirke om fisken mister lus ved fangst. Fisk som er fanget i garn eller not kan miste lus ved fangst, eller når de tas ut av garnet. Hvis fisken fanges i not der de svømmer fritt i et notrom, så kan lus flytte seg mellom individuelle fisk (kapittel 5). Sted og tidspunkt for innsamlingen behøver ikke være representativ for den lokale sjørretbestanden. Dette kan spesielt være tilfelle der undersøkelsen er basert på innsamling av sjørret i elvemunninger. På slike steder kan lakselusnivået bli overestimert hvis bare fiskene med de høyeste lusenivåene som returnerer prematurt til ferskvann blir fanget. I motsatt fall kan lusenivået bli underestimert på slike steder hvis fisken som samles inn nylig har kommet fra elva og ut i sjøen og ikke rukket å få lakselus enda. Underestimert av lakselusnivå kan også forekomme hvis sjørreten har oppholdt seg i brakkvann så lenge at de har mistet lakselusene på grunn av lav salinitet. Alle disse faktorene som kan påvirke om innsamlet fisk og innsamlede lusedata er representative gjelder både for områder med og uten lakseoppdrett. Nivåene av lakselus er imidlertid betydelig mer variable i områder med lakseoppdrett enn i områder uten (**tabell 1**). Når det gjelder områder med lakseoppdrett så er det også sannsynligvis stor variasjon mellom undersøkelser med hensyn på antall og biomasse fisk i nærliggende anlegg, og dermed i lusenivåene. Faktorer som påvirker lusenivåene hos ville sjørretbestander er ytterligere belyst i kapittel 9.

Mange irske, skotske og norske undersøkelser fra områder med lakseoppdrett viser at chalimuslarver dominerer på våren og tidlig på sommeren, mens preadulte og voksne stadier av lusene hovedsakelig har blitt registrert på sjørret sent på sommeren og høsten (Tully et al. 1993a, MacKenzie et al. 1998, Bjørn et al. 2001, 2007, 2011, Bjørn & Finstad 2002). I områder med lokalt høye lusenivå dominerer imidlertid chalimuslarver hele tiden, og fisk med voksne lus registreres sjelden (Tully et al. 1993a, Sharp et al. 1994, Birkeland & Jakobsen 1997, Gargan 2000, Bjørn et al. 2001, Butler 2002, Gargan et al. 2003). Dominansen av chalimuslarver i områder med høye lusenivå kan skyldes at fisk med stor lusebelastning dør i sjøen eller returnerer prematurt til ferskvann og dermed unngår å bli samlet inn for overvåking før lusene har nådd voksne stadier (Tully et al. 1993a, Birkeland & Jakobsen 1997, Bjørn et al. 2001).

Hvis andelen fisk som har potensielt dødelige nivå av lakselus er kjent, så kan konsekvensene av lus for vertsbestanden estimeres. Bjørn et al. (2001) fant at 32 % av sjørret postsmolt fanget i sjøen ved en lokalitet i Nord-Norge hadde et antall lakselus som var over kritisk nivå for dødelighet ut fra laboratorieforsøk. Av sjørret som returnerte prematurt til ferskvann var det 47 % som hadde mengde lakselus over kritisk nivå for dødelighet (Bjørn et al. 2001). Selv om det ikke er kjent i hvilken grad terskelnivå basert på laboratorieundersøkelser er direkte overførbare til felldata så konkluderte Bjørn et al. (2001) med at betydelig dødelighet sannsynligvis fant sted blant de mest infiserte fiskene i dette området. Denne konklusjonen ble baserte på at det var en betydelig reduksjon i lakselusnivåene i august til nivåer under kritiske for dødelighet, en stor reduksjon i relativ tetthet og forholdet mellom varians og gjennomsnitt fra juli til august, samt fravær av voksne stadier av lakselus sent i sesongen.

Flere andre undersøkelser har rapportert om økte lakselusnivå på vill sjøørret i områder med lakseoppdrett. I en storskala irsk undersøkelse som omfattet innsamling av 4600 sjøørret ved 15-52 lokaliteter i perioden 1992-2001, hadde 3,4 % av sjøørreten fra områder uten oppdrettsanlegg lakselus over et kritisk nivå på 0,7 chalimuslarve per gram fiskevekt, mens i områder med oppdrettsanlegg hadde 31 % av sjøørreten lakselus over dette nivået (Gargan et al. 2003). Det kritiske nivået som ble benyttet i den undersøkelsen var ≥ 55 lus per fisk og var basert på nivået som ble funnet å forårsake fysiologiske problemer og forstyrrelser av saltbalansen hos fisken i laboratorieundersøkelser (Bjørn & Finstad 1997). I en norsk storskala undersøkelse i områder < 30 km fra de nærmeste oppdrettsanleggene (43 innsamlingslokaliteter i fem fjordområder i 2008-2012), varierte lusenivåene mellom år. Ved minst én innsamlingsrunde ble det ikke funnet økt risiko for dødelighet, men samtidig ble det funnet maksimum økning i dødelighetsrisiko for 12-90 % av innsamlet fisk ved én eller flere innsamlingsrunder i alle fem fjordområdene (Serra-Llinares et al. 2014). Risiko for dødelighet ble basert på terskelnivå utarbeidet av Taranger et al. (2012, 2014) (se også beskrivelse i kapittel 6 og Serra-Llinares et al. 2014). Taranger et al. (2014) fant at ved 67 av 109 undersøkte lokaliteter langs norskekysten hadde innsamlet sjøørret så høye lusenivå at det tydet på moderat til høy risiko for dødelighet. I en stor skotsk undersøkelse som inkluderte innsamling av nesten 5000 sjøørret fra 48 lokaliteter langs vestkysten og de ytre Hebridene i 2003-2009, hadde 13 % av sjøørreten lus over et kritisk nivå på 13 mobile lus per fisk (Middlemas et al. 2013, som brukte terskelnivå foreslått av Wells et al. 2006).

I områder med oppdrettsanlegg kan antall vertsfisk i sjøen teoretisk sett begrense den naturlige flaskehalsen som lakselus opplever om vinteren og forårsake store lakselusutbrudd (epizootier) på villfisk selv ved lave vanntemperaturer. Det finnes imidlertid få undersøkelser av lakselusnivå på sjøørret om vinteren i områder med lakseoppdrett. En ny undersøkelse av Vollset & Barlaup (2014) viste høye nivå av lakselus i en fjord med intensiv lakseoppdrett i mars. De påpekte at det er lite kunnskap om hvordan sjøørret som overvintrer i sjøen berøres av lakselus fra oppdrettsanlegg. Disse individene kan være viktige for på opprettholde stabiliteten i sjøørretbestandene (kapittel 2.3), særlig i små vassdrag som fryser til eller tørker ut i løpet av vinteren.

8.3 Oppsummering og konklusjoner

- Lakselus på sjøørret i områder uten oppdrettsaktivitet, eller i områder undersøkt før etablering av oppdrettsanlegg, forekommer generelt i lave antall (dvs. med lave intensiteter, som er beregning av antall lus per fisk basert kun på de individene som har lus), selv om andel fisk med lus (dvs. prevalens) kan være høy mot slutten av sommeren. Naturlig nivå av lakselus på sjøørret i oppdrettsfrie områder kan være så lavt som 0-3 lus per fisk, med en prevalens på 0-20 % sent på vinteren og våren. Dette kan øke opp mot 4-8 lus per fisk og høyere prevalens på sensommeren og høsten. I oppdrettsfrie områder ser det ut til at lakselusbestanden går gjennom en flaskehals om vinteren, mens de høyeste nivåene ofte nås i juni-august sør i Norge, eller i august-oktober i mer nordlige områder.
- De høyeste nivåene av lakselus rapportert for sjøørret i oppdrettsfrie områder i Norge var gjennomsnittlig abundans på 10,9 lus per fisk, og gjennomsnittlig intensitet på 11,6 lus per fisk. Selv i oppdrettsfrie områder kan noen få sjøørret ha lakselusnivå som er så høye at de kan ha negative effekter på vekst og overlevelse hos vertsfisken.
- Det er ingen publiserte registreringer av store utbrudd av lakselus (epizootier) på vill sjøørret i oppdrettsfrie områder. Det finnes imidlertid registreringer av slike utbrudd på andre ville laksefisk i Canada fra årene 1939-1940. Store utbrudd av lakselus ser ikke ut til å ha vært et vanlig fenomen i ville sjøørretbestander eller hos andre laksefisk i oppdrettsfrie områder.

- Lakselusnivå for sjøørret i oppdrettsintensive områder varierer betydelig mellom undersøkelser, fra lave nivå sammenlignbart med oppdrettsfrie områder til så høye nivå at det er en betydelig risiko for dødelighet forårsaket av lakselus.
- I områder der sjøørreten har høye lakselusnivå er det sjelden at det registreres voksne lus på fisken, og chalimusstadier dominerer. Dette kan skyldes høye nivå av lusearver i området. Det kan også skyldes at fisk med preadulte og voksne stadier med lus ikke blir effektivt fanget fordi de allerede har dødd, eller de kan ha returnert til ferskvann før lusene utviklet seg til mobile stadier.
- Storskala feltundersøkelser i Irland, Skottland og Norge har vist økt risiko for dødelighet hos sjøørret på grunn av lakselus i områder med høye lusenivå. På grunn av usikkerhet om hvor representative innsamlet fisk er for hele bestander, er det vanskelig å utlede disse dataene til tallfestede estimat av bestandseffekter i oppdrettsintensive områder.

8.4 Kunnskapsbehov

- Overvåking av lakselusnivå i ville sjøørretbestander behøver å styrkes for analyser av hvilke faktorer som påvirker den store variasjonen i lakselusnivå i områder med lakseoppdrett. Videre er det behov for flere undersøkelser av detaljerte vandringsruter for sjøørret knyttet til lokalisering av oppdrettsanlegg, samt kartlegge hvilke nivå av lakseluslarver de eksponeres for.
- Det er også behov for mer detaljert kunnskap om hvor og når innsamling og overvåking av vill sjøørret bør foregå. Slik informasjon kan benyttes til å vurdere hvor representative resultater fra feltinnsamlinger er for hele bestander (se også kapittel 5). Kunnskap om sjøørretens atferd og forflytninger i sjøen er også nødvendig for å bedre kunne vurdere effekter av lakselus på bestandsnivå.



Sjøørret fra Hardangerfjorden. Foto Bjørn T. Barlaup

9 Sammenheng mellom oppdrettsaktivitet og lakselusnivå på sjørret i kystområder

Lakseoppdrett medfører økt vertstettheten og dermed økt bestandsvekst og overføring av lakselus (Jansen et al. 2012, Torrissen et al. 2013). I kystområder med intensiv lakseoppdrett innebærer det store antallet oppdrettsfisk i forhold til villfisk i sjøen at hovedproduksjonen av luse-larver må ha opprinnelse fra oppdrettsfisk og ikke fra villfisk (Tully & Whelan 1993, Heuch & Mo 2001, Butler 2002, Heuch et al. 2005, Penston & Davies 2009). Det er dermed mer sannsynlig at lakselus fra oppdrettsfisk smitter villfisk enn omvendt, selv om alle vertsfisk potensielt kan smitte hverandre (Todd et al. 2004), og vill sjørret, sjørøye og laks også kan være vektorer for lakselus. Flere undersøkelser har knyttet lakselusnivå til oppdrettsaktivitet ved å undersøke lusenivå i forhold til avstand fra oppdrettsanlegg, eller ved å sammenligne resultater fra oppdrettsintensive områder med oppdrettsfrie kontrollområder. Resultater fra disse undersøkelsene er oppsummert i dette kapitlet.

Flere undersøkelser av vill sjørret i Irland, Norge og Skottland har vist økte nivå av lakselus med redusert avstand til oppdrettsanlegg (Tully et al. 1999, Gargan 2000, Bjørn et al. 2001, Bjørn & Finstad 2002, Gargan et al. 2003, Bjørn et al. 2011, Middlemas et al. 2013, Serra-Llinares et al. 2014). Disse undersøkelsene tyder på at det er en sammenheng mellom oppdrettsanlegg og høye nivå av lakselus på sjørret. Resultatene fra disse undersøkelsene samsvarer med andre undersøkelser som har vist økte konsentrasjoner av luse-larver i vannmassene med redusert avstand til oppdrettsanlegg (Gillibrand et al. 2005, Penston et al. 2008a,b). Sammenhenger mellom konsentrasjonen av lakseluslarver i sjøen og antallet gravide hunnlus i nærliggende oppdrettsanlegg har også blitt funnet (Penston & Davies 2009).

Sammenhengen mellom lakseoppdrett og luseproduksjon er også tydelig i oppdrettsområder med en synkronisert produksjonssyklus mellom anlegg. Lakseoppdrettsanlegg i Skottland og i en del andre områder opererer med en synkronisert toårig produksjonssyklus, og gjennom denne syklusen øker total biomasse av fisk i anleggene over tid, og dermed potensialet for produksjon av lakseluslarver (Butler 2002, Revie et al. 2002b, Gillibrand et al. 2005). Flere undersøkelser har vist en sammenheng mellom produksjonssyklusen i lakseoppdrettsanlegg og nivået av lakselus på vill sjørret i samme område, med høyere nivå av lakselus i andre år av produksjonssyklusen (Butler 2002, Marshall 2003, Hatton-Ellis et al. 2006, Middlemas et al. 2010, 2013). Disse undersøkelsene støtter dermed en sammenheng mellom oppdrettsanlegg og lusenivå hos vill sjørret. Toårige sykler av store lakselusutbrudd (epizootier) hos villfisk har blitt registrert i områder med synkronisert lakseproduksjon i toårige sykler i anleggene, mens årlige utbrudd om våren er observert i områder der oppdrett foregår med en blanding av årsklasser mellom anlegg (Butler 2002).

Middlemas et al. (2013), Gargan et al. (2003) og Serra-Llinares et al. (2014) gjennomførte undersøkelser som omfattet et stort antall lokaliteter med overvåking av lakselusnivå på vill sjørret over flere år. I alle tre undersøkelsene (som ble gjennomført i Skottland, Irland og Norge), ble de høyeste nivåene av lakselus funnet på sjørret samlet inn i kystområder innen 20-30 km fra de nærmeste oppdrettsanleggene. På vestkysten av Skottland hadde ikke avstanden til nærmeste oppdrettsanlegg noen betydning for sannsynligheten for lusenivå som innebar fysiologiske forstyrrelser (basert på Wells et al. 2006, Bjørn & Finstad 1997) i områder lenger unna anlegg enn om lag 31 km (95 % konfidensintervall: 13-149 km, Middlemas et al. 2013). I den irske undersøkelsen (Gargan et al. 2003) ble det funnet mindre lus på vill sjørret samlet inn fra lokaliteter som var mer enn 30 km fra oppdrettsanlegg. Chalimuslarver var dominerende stadium på sjørret samlet inn nærmere enn 30 km fra oppdrettsanlegg, mens preadulte og voksne lus dominerte på sjørret samlet inn mer enn 100 km fra nærmeste anlegg. I den norske undersøkelsen (Serra-Llinares et al. 2014)

kunne 41 % av variasjonen i gjennomsnittlig antall lus per sjøørret forklares av luseproduksjonen i anleggene som var nærmere enn 30 km fra innsamlingsstedet.

Økte nivå av lakselus på vill sjøørret har også blitt registrert lenger unna nærmeste oppdrettsanlegg enn 25-30 km (Bjørn & Finstad 2002, Bjørn et al. 2011). Hvor langt og i hvilken retning luselarver kan transporteres bort fra opprinnelsesstedet avhenger av mange faktorer, som lusenes utviklingshastighet, vanntemperatur, vannstrømmer og vindpåvirkning (Gillibrand et al. 2005, Asplin et al. 2011, 2014). Utviklingshastighet for lakselus øker med økt vanntemperatur (Wootton et al. 1982, Johnson & Albright 1991a, Stien et al. 2005). Lakseluslarvene har derfor potensiale til å spre seg lengre ved lavere temperatur enn ved høyere temperatur hvis forholdene ellers er like. Lakseluslarvene har en pelagisk fase i vannmassene opp til en måned etter klekking, avhengig av vanntemperaturen, og i løpet av denne perioden må de lokalisere og feste seg til en vertfisk (Heuch et al. 2005). Naupliuslarver og kopepoditter kan transporteres opp til 100 km fra stedet der de klekkes, selv om numeriske modeller tyder på at typisk spredningslengde er opp til 25 km (Asplin et al. 2011, 2014). Salinitet påvirker lakselusenes overlevelse og atferd (Heuch 1995), som også påvirker tettheten av lakselus i et gitt område. Det er potensielt stor variasjon i effektiv spredningsdistanse for lakselus, selv om flesteparten av lusene sannsynligvis forblir relativt nært opprinnelsesstedet. Under gitte forhold er imidlertid de største forekomstene av lus ikke nødvendigvis begrenset til opprinnelsesstedet (Asplin et al. 2011, 2014). For eksempel kan det skje en opphoping av larver i visse områder, som nær land og i bukter og viker (Asplin et al. 2014), og forekomsten av larver er vanligvis geografisk og tidsmessig ujevnt fordelt innen et gitt område (Murray 2002). Forflytning av vill sjøørret i kystområdene (kapittel 2) vil også bidra til variasjon i risiko for å bli eksponert for lakselus. Sjøørret kan flytte seg mellom områder med høy og lav risiko for eksponering og blir ikke nødvendigvis fanget for overvåking i det samme området som de har fått lakselus. Dette kan for eksempel gjelde sjøørret med mye lus som vandrer tilbake til brakkvann i estuarier eller opp i ferskvann som en respons på problemer med saltbalansen på grunn av lusene (Birkeland 1996, Birkeland & Jakobsen 1997). Den store variasjonen i lusenivå på vill sjøørret som for eksempel er registrert nær oppdrettsanlegg i Irland (Gargan et al. 2003), er dermed som forventet. Slike komplekse forhold kan også være forklaringen på at det i noen få undersøkelser ikke er funnet en sammenheng mellom nivå av lakselus på vill sjøørret og nivå av lus i nærliggende oppdrettsanlegg (f.eks. MacKenzie et al. 1998, Marshall 2003).

9.1 Oppsummering og konklusjoner

- Flere feltundersøkelser har vist en sammenheng mellom oppdrettsanlegg for laks og lakselusnivå hos vill sjøørret, med økte lusenivå for sjøørret nær oppdrettsanlegg.
- Flere undersøkelser har vist økte lusenivå hos sjøørret særlig innenfor 30 km fra de nærmeste oppdrettsanleggene.
- Flere undersøkelser har også vist sammenhenger mellom lusenivå på vill sjøørret og hvilket stadium av produksjonssyklusen fisken i nærliggende oppdrettsanlegg er på. Det er også vist økte lakselusnivå med økt biomasse av oppdrettsfisk i nærliggende anlegg.
- Økte lusenivå kan også registreres lenger unna oppdrettsanlegg enn 25-30 km, og modeller har vist at planktonstadiet av lakselus kan spres lengre enn 100 km. Hvor langt og i hvilken retning spredningen skjer kommer an på mange faktorer, som lusenes utviklingshastighet, vanntemperatur, vannstrømmer og salinitet. Forflytning av sjøørret i kystområdene vil også bidra til variasjon i risiko for å få lakselus fordi sjøørret kan flytte seg mellom områder med høy og lav risiko og blir ikke nødvendigvis fanget i det samme området som de har fått lakselus.

9.2 Kunnskapsbehov

- Numeriske modeller og datagrunnlaget for slike modeller med hensyn på produksjon, utslipp og distribusjon av lakseluslarver fra oppdrettsanlegg behøver å forbedres. Det er også behov for mer kvantitativ kunnskap om hvordan lakseluslarver spres i kystområdene, og hvilke miljøfaktorer som påvirker nivået av lakselus på vill sjøørret i et gitt område. Slik kunnskap er nødvendig for å optimalisere og evaluere tiltak som oppdrettsfri områder, og for å evaluere eksisterende oppdrettslokaliteter og forutsi effekten på ville sjøørretbestander.



Oppdrettsanlegg i Midt-Norge. Foto: Eva B. Thorstad

10 Bestandseffekter av lakselus

10.1 Effekter av lakselus på fiskebestander

Utbrudd av store mengder lakselus (epizootier) har blitt registrert i ville sjørretbestander etter etablering av oppdrettsanlegg både i Irland, Skottland og Norge (Revie et al. 2009 teknisk rapport, Finstad et al. 2011), og har blitt knyttet til spredning av lakseluslarver fra oppdrettslaks i anlegg (Tully & Whelan 1993, Heuch & Mo 2001, Butler 2002). Disse utbruddene kan ha en effekt på vertsfisken både på individnivå (f.eks. vevsskader, fysiologisk stress, redusert vekst i sjøen og dermed redusert kondisjonsfaktor, se kapittel 6 og 7), og på bestandsnivå (f.eks. knyttet til prematur tilbakevandring til ferskvann og endring i bestandsstruktur på grunn av økt dødelighet).

Innhenting av kvantitative data om bestandsstørrelser og bestanders aldersstruktur er krevende selv i små vassdrag. Metoder som benyttes til bestandsovervåking av sjørret og laks i elver omfatter bruk av automatiske tellere, video, drivtelling ved snorkling, merking-gjenfangstmetoder og fellefangster. I tillegg brukes elfiske av ungfisk og gytegroptelling for å overvåke produksjonen i en del vassdrag. Merkeundersøkelser krever gjerne fangst, merking og gjenfangst av et stort antall fisk. Feller som fanger all opp- og nedvandrende fisk er ideelle for å overvåke hele bestander, men drift av slike installasjoner er kostbare og krever ettersyn hele året. Slike fiskefeller finnes derfor i et fåtall europeiske elver, og for mange sjørret- og laksebestander er den eneste formen for overvåking registrering av fangster i sportsfiske og kommersielt fiske.

Estimat av bestandsstørrelse basert på sportsfiskedata før og etter etablering av nærliggende oppdrettsaktivitet kan brukes til å vurdere effekten av lakselus på sjørretbestander. Slike sammenligninger forutsetter i utgangspunktet at etablering av lakseoppdrett er eneste endring i regionen som kan tenkes å påvirke bestandene, selv om det er mulig å modellere bestandsdata og isolere effekter av ulike faktorer. I Irland har sportsfiskefangster blitt overvåket i 18 vassdrag på vestkysten i distriktet Connemara siden 1974. I gjennomsnitt ble rundt 10 000 sjørret fanget årlig i dette distriktet i perioden 1974-86, mens fangstene gikk ned i 1987-1988, og nådde et lavmål i 1990 da bare 240 sjørret ble fanget (Whelan & Poole 1996, Gargan et al. 2006a). Overvåking av sjørret i estuarier ble igangsatt på den irske vestkysten i 1990, og smolt med høye nivå av lakseluslarver ble registrert i alle undersøkte estuarier (Tully et al. 1993b). Sammenbruddet i sjørretfangstene skjedde samtidig med etableringen av lakseoppdrettsanlegg i viker og estuarier i dette området midt på 1980-tallet, og ble knyttet til lakselus fra oppdrettsanlegg (Tully & Whelan 1993, Tully et al. 1999, Gargan et al. 2003).

For å fastslå om reduserte sportsfiskefangster reflekterer en redusert bestandsstørrelse er det viktig å vurdere fangst per innsats (CPUE) i fisket. Innføring av forskrift om gjenutsetting som ble innført i Irland i 1990 kan ha hatt en effekt på fangstinnsatsen noen steder. Gargan et al. (2006b) analyserte fangst per innsats for fisket i tre områder i Connemara for en periode på mer enn femti år og fant at de reduserte fangstene av sjørret mellom 1988 og 1990 ikke kunne skyldes redusert fangstinnsats, selv om en betydelig redusert fangst per innsats fant sted.

I Skottland ble også uvanlige reduksjoner i sportsfiskefangster av sjørret registrert langs vestkysten sent på 1980-tallet (Walker 1994, Northcott & Walker 1996). Loch Maree er en stor innsjø i Wester Ross som er forbundet med sjøen via elva Ewe. Loch Maree har vært blant de fremste lokalitetene for sjørretfiske i Skottland og var berømt for store bestander av storvokst sjørret. Sportsfiskefangstene av sjørret i Ewe kollapset fra 1988 og dette ble knyttet til utbrudd av lakselus etter at lakseoppdrettsanlegg ble etablert nær elvemunningen (Butler & Walker 2006). Butler (2002) estimerte at oppdrettslaks sannsynligvis var

den primære kilden for lakselus i området (78-97 % av parasittene), og at oppdrettsanlegg utgjorde en stor risiko for lusesmitte til vill laks og sjøørret om våren på vestkysten av Skottland. Som en indikasjon på potensiell dødelighet på grunn av lakselus fant Gargan et al. (2003) at 31 % av vill sjøørret som de samlet inn i områder nær oppdrettsanlegg i Irland i 1992-2001 hadde potensielt dødelige nivå av lakselus på seg.

10.2 Bestandsreducerende effekter på sjøørret

Ford & Myers (2008) undersøkte tidstrender i forekomst og overlevelse av ville laksefisk for å fastslå globale nivå av bestandseffekter av lakseoppdrett på ville laksefisk. De sammenlignet områder med oppdrett med områder som trolig var upåvirket av oppdrett. Analysene tydet på en redusert overlevelse i bestander i oppdrettspåvirkede områder, og ved regionale analyser fant de at gjennomsnittlig reduksjon i overlevelse eller størrelse på ville bestander påvirket av oppdrett var mer enn 50 % per generasjon. De brukte fangstdata som indikator på bestandsstørrelser, og som poengtert i kapittel 10.1 så bør fangstdata strengt tatt knyttes til fangsttinningsgrad. For de skotske dataene analysert av Ford & Myers (2008) så hadde fangsttinningsgraden i kommersielt fiske gått betydelig ned i tidsperioden inkludert i analysene på grunn av stenging av garnfiske mange steder, og dette vil påvirke estimatet for bestandseffekt både for laks og sjøørret. Ford & Myers (2008) inkluderte ikke Norge i analysene fordi de fant at lakseoppdrett var så utbredt at det var vanskelig å finne egnede kontrollområder, mange bestander har store andeler rømt oppdrettslaks, samt at det kan være vanskelig å isolere effekter av forurengning og andre sykdommer. Hvilke områder som er egnet for lakseoppdrett er begrenset av miljøfaktorer. Mange norske fjorder har egnede områder for lakseoppdrett, mens på de britiske øyer er det bare vestkysten av Irland og Skottland som har beskyttede kystområder som er egnet for oppdrettsanlegg. På grunn av at generelle geografiske og fysiske forskjeller mellom øst og vestkysten av Irland og Skottland samvarierer med tilstedeværelse og fravær av oppdrettsanlegg, kan det være vanskelig å skille disse faktorene i storskala sammenligninger.

Bjørn et al. (2001) kvantifiserte lusnivå for to sjøørretbestander, hvor den ene bestanden var i et område med intensiv lakseoppdrett og den andre bestanden i et oppdrettsfritt område. I området med lakseoppdrett hadde 47 % av fisken fanget i ferskvann og 32 % av fisken fanget i sjøen mengde lakselus over det nivået som har vist seg å medføre dødelighet i laboratorieundersøkelser (Bjørn & Finstad 1997). I tillegg hadde nesten halvparten av fisken fra lokaliteten med lakseoppdrett nivå av lakselus som trolig medførte problemer med saltbalansen. Bjørn et al. (2001) konkluderte med at høye nivå av lakselus kan ha negative effekter på ville laksebestander på grunn av (i) redusert vekst på grunn av prematur tilbakevandring til ferskvann, (ii) fysiologiske stresseffekter, og (iii) økt risiko for dødelighet blant fisken med de høyeste nivåene av lakselus.

Serra-Llinares et al. (2014) evaluerte effekten av oppdrettsfrie fjorder som er etablert for å beskytte ville bestander av laksefisk ved å kvantifisere lusnivå på ville laksefisk fanget i disse fjordene. Effekten av små oppdrettsfrie fjorder var sterkt avhengig av oppdrettsproduksjonen i nærliggende områder, og de fant en klar sammenheng mellom nivå av lakselus på ville laksefisk og produksjonen av lakselus i nærliggende oppdrettsanlegg. Serra-Llinares et al. (2014) brukte indeksen utarbeidet av Taranger et al. (2012) til å vurdere økt risiko for dødelighet for sjøørret med ulike nivå av lakselus. Nivået av lakselus på sjøørret fanget i små oppdrettsfrie områder var høyt i det meste av undersøkelsesperioden, og vill sjøørret hadde ofte nivå av lakselus som tilsvarte medium til høy risiko for dødelighet. Risikonivået varierer sannsynligvis mellom år i henhold til biomasse og årsklassestruktur på oppdrettsfisken i nærliggende anlegg. Mange områder har synkroniserte toårssykluser for produksjon av oppdrettslaks (Revie et al. 2002b). I Skottland var det et sammenfall mellom produksjonssyklusen i oppdrettsanleggene i området og forekomst av sjøørret med luseni-

vå over kritisk nivå som i følge Wells et al. (2006) medfører fysiologisk stress og potensiell dødelighet.

Samtidige data på lakselusnivå i oppdrettsanlegg og ville sjøørretbestander, sammen med observasjoner av prematur tilbakevandring av sjøørret, tyder på at lakselus fra oppdrettsanlegg var en betydelig årsak til de observerte sammenbruddene av sjøørretbestander i Irland (Tully & Whelan 1993, Tully et al. 1999, Gargan et al. 2003). Det ble konkludert med at lakselus hadde en negativ effekt på bestander og bestandsstørrelser. Bestandsreduserende effekter av lakselus på sjøørret kan imidlertid best evalueres der hele bestander har blitt overvåket ved bruk av fangstfeller før og etter etablering av oppdrettsanlegg. I Irland har oppvandring av sjøørret blitt registrert i slike fangstfeller siden 1970 i Burrishoole og nedvandring siden 1985 i Tawnyard (Erriff). Begge disse tidsseriene strekker seg tilbake i tid til før etablering av lakseoppdrett nær disse elvene. Sportsfiskefangster og fellefangster fra disse vassdragene tydet på en stabil bestandsstruktur hos sjøørret før 1989, som typisk for irske elver (Poole et al. 1996, Gargan 2000). Etter bestandssammenbruddene på vestkysten av Irland i 1989 endret den typiske bestandsstrukturen seg betydelig, og bestandene ble karakterisert av en lav tilbakevandring av finnock (dvs. sjøørret som returnerer til ferskvann etter noen måneder i sjøen samme år som de vandret ut som smolt), og det ble færre eldre veteranvandrere (Whelan 1993, Poole et al. 1996, Poole et al. 2006, Gargan 2000). Langtidsovervåking av bestandsstrukturen i disse to vassdragene viste de første dokumenterte tilfellene av fullstendige bestandssammenbrudd og en endring i bestandsstrukturen som kunne knyttes til lakselus og prematur tilbakevandring til ferskvann.

I Skottland er det gjennomført flere undersøkelser av reduksjonen i sjøørretbestander på vestkysten av Skottland, og Butler (2002) vurderte muligheten for at utbrudd av høye nivå av lakselus i bestander av ville laksefisk stammet fra nærliggende oppdrettsanlegg. Et sammenbrudd i sjøørretfangstene i Ewe/Loch Maree systemet i Wester Ross ble registrert i 1988, sammen med en reduksjon i marin vekst og overlevelse og en betydelig endring i bestandsstrukturen (Butler & Walker 2006). Fra 1980 til 1997-2001 ble maksimal sjøalder redusert fra 11 til 5 år og vekstrater i sjøen ble redusert. Fisken som ble fanget under sportsfiske i elva Ewe gikk ned i størrelse fra gjennomsnittlig 0,54 kg i 1971-1980 til 0,34 kg i 1992-2001. Endringer i bestandsstrukturen i Ewe kunne knyttes til redusert sjøoverlevelse og vekst som ble antatt i alle fall delvis å være knyttet til høye nivå av lakselus fra oppdrettsanlegg i nærheten (Butler & Walker 2006). Dette ble støttet i en senere publisering (Walker et al. 2006) der det ble gjort sammenligninger med samtidige data fra sjøørretbestander på den skotske østkysten. Østkysten av Skottland er stort sett uten kommersielle oppdrettsanlegg, og bestandsstrukturer hos vill sjøørret på østkysten har vært stabile i den perioden det ble registrert sammenbrudd i bestander på vestkysten. Flere rapporter om sammenbrudd i andre, mindre sjøørretfiskeri på vestkysten av Skottland inkluderer elver som renner ut i Loch Torridon (McKibben & Hay 2004). Ved slike sammenligninger må det tas hensyn til at østkysten og vestkysten av Skottland har andre ulikheter enn tilstedeværelse og fravær av lakseoppdrett. Ideelt burde det blitt gjort sammenligninger av bestander i områder med og uten oppdrett innenfor vestkysten, men store upåvirkede kystarealer som egner seg for sammenligning finnes ikke i dette området. Selv sammenligninger mellom sea lochs (skotsk type fjorder) innen vestkysten kan være vanskelig siden disse kan være svært forskjellige i størrelse, dybde og hydrografi. Fraværet av egnede kontrollområder uten oppdrettsanlegg på vestkysten av Skottland er en begrensning for vitenskapelige undersøkelser av effekten av oppdrett på ville sjøørret- og laksebestander. Manglende tilgang til detaljert informasjon om lusenivå og antall og størrelse på fisk i oppdrettsanlegg begrenser også analyser av sannsynlige effekter av lakseoppdrett på bestander av laks og sjøørret.

10.3 Bestandsreducerende effekter på laks

I Irland og Norge har det i de senere årene blitt gjennomført undersøkelser av effekter av lakselus på utvandrende laksesmolt ved å sammenligne fisk som har fått en kjemisk behandling som skal beskytte mot lakselus og ubeskyttet kontrollfisk. Disse undersøkelsene har hovedsakelig blitt gjennomført i områder nær oppdrettsanlegg, med den forutsetning at lakselus fra oppdrettsanlegg i nærmiljøet vil øke risikoen for dødelighet for ubeskyttede kontrollfisk, og at undersøkelsene kan representere effekter på ville laksebestander. Disse undersøkelsene er oppsummert i dette kapitlet fordi de er relevante også for sjørørret.

To ulike tilnærminger er benyttet for å beskytte klekkeriproduserte laksesmolt mot lakselus før de har blitt sluppet ut i elva slik at de kan foreta en naturlig utvandring mot havet. I alle forsøkene har ei gruppe smolt blir kjemisk behandlet for å få en kortvarig beskyttelse mot lakselus, mens ei gruppe fisk med ubehandlet smolt har blitt brukt som kontrollgruppe. To ulike kjemiske stoff har blitt benyttet. Substance EX (Alpharma) er et stoff som blir tilsatt vannet som fisken bades i, mens emamectin benzoate (Slice™, Schering-Plough) tilsettes fóret i dager eller uker før smolten slippes i elva. Emamectin kan også settes inn i fisken med en sprøyte (Skilbrei et al. 2013). Både emamectin og Substance EX utgjør en korttidsbeskyttelse mot lakselus, og er mest effektiv i de første 1-2 måneder etter behandling (Stone et al. 2002). Slipp av laks behandlet med Substance EX i områder med intensiv oppdrettsproduksjon i Norge resulterte i høyere gjenfangster (0,90 %) sammenlignet med ubeskyttet kontrollfisk (0,03 %) (Finstad & Jonsson 2001). Skilbrei & Wennevik (2006) sammenlignet gjenfangster mellom smolt behandlet med emamectin og ubehandlede kontrollfisk ved tre anledninger om våren i en stor, norsk fjord og fant at beskyttet fisk i det tredje slippet hadde betydelig høyere gjenfangstrater når de returnerte som førstegangsgytere. Andre undersøkelser av laks i Midt-Norge (Hvidsten et al. 2007) og på Sør-Vestlandet (Finstad & Jonsson 2001) har vist at gjenfangstrater av kjemisk beskyttet fisk har vært høyere i år med høye lakselusnivå.



Klekkeriprodusert laks med preadulte lus. Foto: Bengt Finstad

Jackson et al. (2011a) merket og slapp ut laksesmolt behandlet med emamectin og kontrollgrupper ved 10 utsetninger over 9 år ved samme lokalitet i nærheten av oppdrettsanlegg på vestkysten av Irland. Selv om gjenfangstraten var høyere for behandlet enn ubehandlet fisk for ni av ti utsetninger, konkluderte de med at effekter av lakselus kun utgjorde en liten andel av dødeligheten i sjøen for den undersøkte bestanden. I en publikasjon som inkluderte flere slipplokaliteter gjentok Jackson et al. (2011b) denne konklusjonen, men ble imøtegått av Krkošek et al. (2013, 2014, se nedenfor). Resultater fra gjenfangster av smolt behandlet med emamectin og kontrollgrupper som ble sluppet ved tre andre lokaliteter vest i Irland (Gargan et al. 2012) viste at dødelighet på grunn av lakselus kan være betydelig. Gargan et al. (2012) konkluderte med at lakselus har potensiale til å være en viktig faktor som kan redusere bestandsstørrelser hos laks. Krkošek et al. (2013) gjennomførte en metaanalyse med data fra alle utsetninger i Irland og Norge for å kvantifisere den potensielle effekten av lakselus på sjøoverlevelsen hos laks. Datasettet inkluderte 24 utsetninger av fisk i ti ulike områder vest i Irland og i Norge, og omfattet totalt 283 347 fisk i pe-

rioden 1996-2008. Behandling mot lakselus hadde en signifikant positiv effekt på overlevelse fra utsetting til gjenfangst og estimert relativ risiko mellom behandlet og ubehandlet gruppe var 1.29:1, noe som tilsvarer en reduksjon i voksne gytefisk på 39 % (Krkošek et al. 2013). Siden den kjemiske beskyttelsen bare virker under de første ukene under utvandringen som postsmolt (Stone et al. 2002), ble det konkludert med at resultatene for behandlet sammenlignet med ubehandlet fisk var forårsaket av lakselus de fikk i første fase av utvandringen. Resultatene tyder altså på at parasitter kan ha stor effekt på sjøoverlevelsen hos laksefisk, og dermed har betydning for deres forvaltning og bevaring.

Forsøkene omtalt ovenfor er gjort med bruk av klekkeriprodusert laks. Klekkeriproduserte smolt er oftest større enn ville smolt og har gjerne lavere sjøoverlevelse, kanskje på grunn av en dårligere smoltkvalitet (Jonsson et al. 2003), men det at de er større kan delvis utligne en lavere overlevelse på grunn av dårligere smoltkvalitet. En konsekvens av en slik forskjell i overlevelse mellom ville (små) og klekkeriproduserte (større) smolt er at reduksjonen i rekruttering av voksne fisk på grunn av lakselus estimert av Krkošek et al. (2013) på basis av sammenligninger mellom beskyttet og ubeskyttet fisk kan være større for vill smolt av mindre størrelse. Siden sjøørret ofte er større enn laksesmolt (kapittel 2.2.2), kan lakselus på et gitt nivå ha en mindre prosentvis påvirkning på tidlig overlevelse av sjøørretsmolt som vandrer til sjøen.

Jackson et al. (2013) har publisert en utvidet reanalyse av data fra sine slipp av laksesmolt behandlet med emamectin sammenlignet med kontrollgrupper på vestkysten av Irland. De fant en signifikant effekt av behandlingen, men hevdet at siden nivået av dødelighet på grunn av lakselus bare utgjorde 1 % av smolten, så vil en slik dødelighet kun representere en ubetydelig del av laksens totale dødelighet i havet. Sjøoverlevelsen fra smoltutvandring til retur som voksne etter én vinter i sjøen i området for Southern North East Atlantic Commission i NASCO (den nordatlantiske organisasjonen for vern av atlantisk laks) var gjennomsnittlig 6 % i perioden 2000 til 2008 (Anon. 2014, teknisk rapport fra ICES, det internasjonale havforskningsrådet), altså i perioden da disse eksperimentene foregikk. Nettopp fordi naturlig dødelighet i sjøen er så høy vil en liten andel ekstra dødelighet fra lakselus utgjøre en stor forskjell i antall laks som returnerer som gytefisk etter sjøoppholdet. For å konkretisere en gjennomsnittlig 1 % forskjell i overlevelse fra smolt til retur som voksne, som funnet av Jackson et al. (2013), så kan vi gjøre følgende beregning: hvis vi har en naturlig dødelighet i sjøen for laks fra smoltutvandring til de kommer tilbake som gytefisk, og vi har ei elv som under disse forholdene har en tilbakevandring på 3000 gytelaks til elva, så vil en reduksjon i overlevelse til 6 % til 5 % medføre 17 % færre gytefisk tilbake til elva, som altså medfører at det kommer 510 færre gytefisk til elva (altså en gytebestand på 2490 i stedet for 3000). Dette nivået av ekstra dødelighet kan resultere i at laksebestander blir redusert under størrelsen som er nødvendig for å opprettholde dem, og hvis det vedvarer over tid kan det resultere i en betydelig kumulativ reduksjon i bestandsstørrelse. Gyldigheten av både analysene og tolkingen av data som ble gjort av Jackson et al. (2011a,b, 2013) har blitt kritisert av Krkošek et al. (2014), som viste til minst tre fundamentale feil i publikasjonene av Jackson et al., og Krkošek et al. (2014) viste ved en metaanalyse av samme data at dødelighet på grunn av lakselus kan resultere i en 34 % reduksjon i antallet gytefisk som returnerer fra havet til kystområdene. I tilsvaret tok Jackson et al. (2014) opp flere statistiske spørsmål, men svarte ikke eksplisitt på de fundamentale feilene påpekt av Krkošek et al. (2014). De påpekte at Krkošek et al. (2014) ikke tok hensyn til heterogenitet (variasjon i estimert effektstørrelse) i metaanalysen og kritiserte presentasjonen av et estimat av effekten av beskyttelsesbehandling av lus som én verdi. Sagt på en enklere måte så vil det å beskytte fisk mot lakselus medføre en større andel voksne fisk som returnerer til kysten, men i noen eksperimentelle slipp vil effekten være liten, og i andre grupper veldig stor.

Skilbrei et al. (2013) sammenlignet gjenfangster av laksesmolt beskyttet mot lakselus med emamectin benzoate eller Substance EX med ubeskyttede kontrollgrupper i Daleelva på Vestlandet. Effekten av behandlingen var signifikant og det var større andeler gjenfangster av fisk beskyttet mot lakselus enn i kontrollgruppen (relativ risiko 1.17:1). Torrissen et al. (2013) refererte også til lignende estimat fra Irland og Norge i gjenfangster av beskyttede laksesmolt sammenlignet med ubeskyttede. Den nyeste undersøkelsen som sammenlignet gjenfangster av beskyttet og ubeskyttet laksesmolt (Vollset et al. 2014) konkluderte med at effekter av lakselus kan medføre en økning i gjennomsnittlig sjøalder for gytelaks, enten ved å påvirke alder ved kjønnsmodning eller ved en større økt dødelighet for fiskene som kjønnsmodnes tidlig enn de som kjønnsmodnes senere.

Beskyttelsen mot lus hos laks og sjøørret ved å behandle dem med Substance EX eller emamectin benzoate før de slippes i ferskvann varer bare i de første ukene av sjøoppholdet. Sjøørret vil bli værende i kystområdene under hele sjøoppholdet, og potensielt bli eksponert for økte nivå av lakselus i slike områder gjennom hele sjøoppholdet. Laksen som vandrer relativt raskt gjennom kystområdene vil i motsetning til sjøørreten bli eksponert kun for de lavere nivåene av lakselus ute i det åpne havet under resten av sjøoppholdet. En signifikant forskjell i gjenfangster mellom beskyttet og ubeskyttet laksesmolt når de returnerer til ferskvann etter ett år eller mer i sjøen tyder på at dødelighet på grunn av lakselus i de første ukene av utvandringen kan være betydelig og kan ha effekter på bestandsnivået (Krkošek et al. 2013, 2014). En økt dødelighet i tidlig postsmoltfase kan redusere muligheten for at en bestand kan respondere positivt på eventuelle bedringer i mattilgang og predasjonsforhold i senere faser av vandringen. Bestander der det er økt dødelighet av postsmolt på grunn av lakselus kan derimot respondere enda mer negativt på eventuelle forverringer i for eksempel mattilgang under senere faser av sjøoppholdet, eller ved andre årsaker til økt risiko for dødelighet.

I alle undersøkelser som har sammenlignet fisk som er beskyttet mot lakselus med kontrollgrupper er det funnet større gjenfangster blant fisk beskyttet mot lakselus, men ikke på hver lokalitet hvert år. Estimert gjennomsnittlig relativ risiko for beskyttet fisk å returnere til elvene sammenlignet med ubeskyttet fisk varierte fra 1.14-1.41:1 (Jackson et al. 2013, Gargan et al. 2012, Krkošek et al. 2013, 2014, Skilbrei et al. 2013). En gitt gruppe med relativ risiko 1.14-1.41:1 tilsvarer at 14-41 % flere beskyttede enn ubeskyttede fisk blir gjenfanget som voksne, eller 12-29 % færre ubeskyttede enn beskyttede. Disse estimatene varierer imidlertid innen undersøkelser, og dette reflekterer sannsynligvis både variasjonen i hvor effektiv behandlingen er og variasjon i eksponering for lakselus. Skilbrei & Wennevik (2006) viste for eksempel at når emamectin tilføres fiskeforet så kan dette resultere i betydelig variasjon i opptak mellom individuelle fisk, slik at en del individer i behandlet gruppe ikke nødvendigvis har full beskyttelse. I undersøkelser med behandling av laksesmolt med emamectin i Irland fant Gargan et al. (2012) at noen individer i behandlet gruppe sannsynligvis ikke hadde høye nok konsentrasjoner av emamectin til at de var beskyttet mot lakselus. Ut fra dette vil dødeligheten på grunn av lakselus være høyere i virkeligheten enn det disse eksperimentene tyder på, siden ikke alle individer i behandlede grupper har oppnådd beskyttelse mot lakselus gjennom behandlingen.

Undersøkelsene med sammenligning av beskyttet og ubeskyttet fisk mot lakselus representerer et øyeblikksbilde i tid og rom. Til tross for de høye antallene smolt som slippes, er antallet som gjenfanges gjerne lavt, og man må derfor være forsiktig med å ekstrapolere data fra slike undersøkelser til bestandsnivå. Likevel har det vært klare og konsistente signifikante forskjeller mellom gruppene i slike forsøk. Metaanalyser, langtidsundersøkelser og like resultater fra et økende antall undersøkelser støtter at dette er nivå av ekstra dødelighet (dvs. 12-29 % færre gytefisk) som kan forventes for laks på grunn av lakselus i oppdrettsintensive områder. Det overordnede resultatet er derfor at det er en signifikant effekt av beskyttelse mot lakselus, og hvor stor effekten er avhenger av en rekke faktorer som

forskjell mellom elver, plassering og størrelse av oppdrettsanlegg, nivået av lakselus under smoltutvandringen, strømpåvirket spredning av lakseluslarver og påvirkning av brakkvann og ferskvann. Sjørørret oppholder seg nær kysten under hele sjøoppholdet (Klemetsen et al. 2003), i motsetning til laks som vandrer over større avstander og ut til åpne havområder. Overvåking av lakselus på voksen laks som kommer tilbake fra havet viser at laksen kan bli vedvarende smittet med lakselus under oppholdet i havet, men ved lave nivå (Jacobsen & Gaard 1997, Todd et al. 2000). Den kystnære utbredelsen til sjørørret og potensiell smitte fra høye nivå av lakselus under hele sjøoppholdet medfører at risiko for effekter av lakselus er mye større enn hos laks. Når bestandsreducerende effekter blir påvist for utvandrende postsmolt av laks, så vil det større totale lakselustrykket som en sjørørret utsettes for i kystområdene sannsynligvis ha en større bestandsreducerende effekt hos sjørørret. For sjørørret i motsetning til hos laks, kan imidlertid brakkvann og ferskvann i noen områder medføre at de kan oppholde seg i mer beskyttede områder.



Tråling etter postsmolt laks utenfor kysten av Irland. Foto: Patrick G. Gargan

I sin oppsummering av effekter av lakselus fra oppdrett på vill laks og sjørørret, påpekte Todd (2007) at det i tidligere faser av forskningen var indirekte belegg for effekter av lakselus på ville bestander. Revie et al. (2009, teknisk rapport) gjennomgikk nylig litteraturen som var tilgjengelig. Til tross for at resultater fra sammenligning av gjenfangster mellom beskyttede og ubeskyttede grupper laks enda ikke forelå på det tidspunktet konkluderte de med at det er sannsynlig at lakselus fra oppdrettsanlegg noen steder og for noen vertsbestander kan utgjøre en betydelig trussel, og at det er nødvendig med en felles føre-var-tilnærming til kontroll med lakselus i akvakulturindustrien og til forvaltningen av interaksjoner mellom oppdrettsfisk og villfisk. Disse konklusjonene er betydelig styrket med resulta-

ter fra storskala eksperimenter beskrevet i dette kapitlet, der gjenfangster av fisk beskyttet mot lus med Substance EX og emamectin benzoate er sammenlignet med ubeskyttede kontrollfisk.

10.4 Effekter av lakselus på ulike stadier av sjøørretens livshistorie

Effekten av parasitter på sjøørretbestander kan undersøkes på ulike livsstadier hos vertsfisken. I to vassdrag vest i Irland (Burrishoole og Tawnyard) har det vært en økt andel av finnock (sjøørret med sjøalder 0+) blant returnerende fisk og det er færre eldre fisk i bestanden etter bestandssammenbruddet knyttet til lakselus (Poole et al. 2006, Gargan 2000). Sammenbruddet i bestandene vest i Irland i 1989 medførte redusert eggdeponering og redusert rekruttering (Poole et al. 2006). Antallet egg deponert årlig av sjøørret i Burrishoolesystemet ble estimert til mellom 0,49 og 1,61 millioner før 1987, mens dette ble redusert til mindre enn 60000 egg i 2000 og nådde en bunn på 27500 egg i 2003 (Poole et al. 2006). O'Farrell et al. (1989) undersøkte kjønnsratio, prosent kjønnsmodning, fekunditet og relativt antall fisk for hver sjøaldergruppe med hensyn på eggdeponering i Tawnyardvassdraget. De beregnet at andel egg fra fisk med sjøalder 0+ var 5,6 %, mens andel egg fra fisk med sjøalder 1+ var 40,6 % og fra fisk med sjøalder 2+ og eldre 53,7 %. Redusert sjøoverlevelse for større og eldre gytefisk som bidrar til en uforholdsmessig stor andel av total eggdeponering kan medføre en betydelig og rask endring på bestandsnivå. De store veteranvandrerne bør kanskje derfor i større grad bli beskyttet som en bevaringsstrategi.

I en norsk undersøkelse (Birkeland 1996) ble konsekvensen av prematur tilbakevandring til ferskvann vurdert, og det ble konkludert med at hvis fisken ikke har en kompensatorisk vekst når de returnerer til sjøen igjen, så må veksten til fisk som har returnert til ferskvann være redusert sammenlignet med fisk som har vært i sjøen i hele vekstsesongen. Redusert kroppsstørrelse og vekst på grunn av lakselus vil redusere tilgjengelige ressurser for eggproduksjon og redusere individens fekunditet og bestandenes reproduktive suksess. I Skottland ble det registrert en markert reduksjon i andel eldre og større sjøørret i fangstene fra sent på 1980-tallet til tidlig på 1990-tallet i Ewe/Loch Maree-systemet i Wester Ross (Butler & Walker 2006). De viste at maksimum levealder var redusert fra maksimum 11 til 5 år og konkluderte med at kombinasjonen av redusert antall fisk, redusert størrelse på fisken og redusert levealder sannsynligvis hadde en stor effekt på total eggdeponering. Siden antall fisk og maksimum sjøalder ble ytterligere redusert mellom 1992-93 og 1997-2001, så ble total eggdeponering trolig ytterligere redusert (Butler & Walker 2006). Slike data tyder på at sammenbruddene i sjøørretbestandene, og særlig reduksjonen av eldre årsklasser som er observert på vestkysten av både Irland og Skottland, har hatt en betydelig negativ effekt på eggdeponeringen og bestandsstrukturen hos sjøørreten.

Effekten av lakselus på sjøørret har vist seg å ha effekter på smoltproduksjonen. Til tross for stor variasjon mellom år var det ikke en signifikant endring i smoltproduksjonen fra Burrishoole vest i Irland mellom 1970 og 1989. Etter sammenbruddet i gytebestanden av sjøørret ble imidlertid smoltproduksjonen kraftig redusert til lavere nivå enn noen gang tidligere registrert (Poole et al. 1996). En reduksjon i smoltproduksjonen ble også registrert for nærliggende Owengowla etter at sjøoverlevelsen ble betydelig redusert (Gargan et al. 2006b).

10.5 Effekter av lakselus på sjøørretens sjøoverlevelse

Langtidsovervåkingsdata fra Irland som også dekker tidsperioder før utviklingen av intensiv akvakultur kan brukes til å sammenligne forholdene før og etter påvirkning (Smith et al. 1993). I Burrishoole vest i Irland, før etablering av lakseoppdrett, varierte andelen sjøørret som overlevde fra smoltutvandringen til de kom tilbake senere samme år som såkalte finnock (sjøørret med sjøalder 0+) fra 11,4 til 32,4 %, med et gjennomsnitt på 21 %. I 1988 ble sjøoverlevelsen (basert på fellefangster av vandrende fisk) redusert til 8,5 %, noe som

inntil da var det laveste nivået registrert noen gang, og året etter var det et bunnår med sjøoverlevelse på 1,5 %. Gjennom 1990-tallet varierte sjøoverlevelsen mellom år, men økte til 16,7 % i 1999, som var høyeste registrering siden 1986. Gjennomsnittet for 1990-tallet før 1999 var 6,8 %, noe som var tre ganger lavere enn gjennomsnittet for alle år før etableringen av intensiv lakseoppdrett (Poole et al. 2006). Inkludert i denne dødeligheten var også dødelighet på grunn av lus fra oppdrettsanlegg (Tully & Whelan 1993, Gargan et al. 2003, Poole et al. 2006). Det finnes også data på sjøoverlevelse etter sammenbruddet i sjøørretbestandene fra to andre lokaliteter med fellefangst vest i Irland. Sjøoverlevelsen var mindre enn 1 % i sju av ti år i Owengowla, og mindre enn 2 % i sju av åtte år i Invermore (Gargan et al. 2006b). Den høyeste sjøoverlevelsen (19 %) i perioden var i Owengowla i 1994, noe som sammenfalt med synkron brakklegging av alle oppdrettsanleggene i området om våren. Selv om overlevelsesestimater for brakkleggingsperioder krever flere års gjentakelse for en grundig vurdering, så tyder likevel disse resultatene på at lakselus fra oppdrettsanlegg bidro betydelig til sammenbruddet i sjøørretbestandene på vestkysten av Irland (Gargan et al. 2006b). Det finnes ikke data på sjøoverlevelse for elver på den skotske vestkysten før sammenbruddet i bestandene på slutten av 1980-tallet. Overlevelser for smolt fra utvandring til tilbakevandring samme år har vært lave etter dette, og for elvene Tournai og Shildaig var sjøoverlevelsen henholdsvis 0,8-8,1 % og 1,0-4,6 % i 1999-2001 (Butler & Walker 2006), og disse lave overlevelsene har vært knyttet til effekter av lakselus.

Sjøoverlevelsen for sjøørret fra Guddalselva i Hardangerfjorden ble undersøkt av Skaala et al. (2014a), som testet hypotesen om at bestander i dette området er redusert på grunn av effekter av lakselus. Fra 2001 til 2011 ble all opp- og nedvandrende sjøørret fanget i felle. Grupper av smolt ble behandlet med Substance EX for å forhindre tidlige påslag av lakselus og smolten ble også merket individuelt med merker. Resultatene viste en svært lav sjøoverlevelse for merkede smolt, på 0,6-3,4 %, med størst overlevelse i år med de laveste registreringene av lakselus hos oppdrettslaks om våren. Overlevelsen av smolt behandlet med Substance EX og kontrollfisk var henholdsvis 3,41 % og 1,76 %, og overlevelsen for behandlet smolt var signifikant høyere. Disse resultatene tyder på at lakselus er en betydelig medvirkende årsak til den store dødeligheten av sjøørret i Hardangerfjorden, og er en av de første undersøkelsene som presenterer slike kvantitative data på effekter av lakselus på bestandsnivå for sjøørret.

10.6 Effekter av oppholdstid i sjøen og prematur tilbakevandring til ferskvann

Sjøørret ble observert i nedre hølør av Delphi-fisket i Connemara vest i Irland sent i mai 1989 med store antall lakseluslarver. Dette var sjøørret postsmolt som hadde returnert prematurt til ferskvann etter kort tid i sjøen, før de hadde hatt noen særlig marin vekst. Dette var den første dokumentasjonen av prematur tilbakevandring av sjøørret med høye nivå lakselus i Irland (Tully et al. 1993a). I 1990 ble undersøkelser igangsatt i flere irske elver for å undersøke om dette var et omfattende fenomen. Sjøørret postsmolt og noen eldre sjøørret med lakselus ble registrert i alle elver, og unge stadier av lakselus dominerte og tydet på at fisken nettopp hadde blitt infestert. Død og døende fisk ble registrert i de estuarier hvor lusenivåene var høyest (Tully et al. 1993a). Tully et al. (1993a) foreslo at prematur tilbakevandring kan være adaptivt i evolusjonær sammenheng fordi fisken slipper unna parasittene og øker sjansen for å overleve, selv om dette har en kostnad i form av redusert vekst og senere reproduksjon. Tully et al. (1993a) kommenterte videre at for en andel av den prematurt tilbakevandrede sjøørreten var den fysiologiske effekten av lakselusinfestasjonen alvorlig og fisken kan ha vandret tilbake til ferskvann som en respons på osmotisk stress.

Birkeland (1996) og Bjørn et al. (2001) rapporterte om prematur tilbakevandring av sjøørret med lakselus i Norge, og Butler & Watt (2003) og Hatton-Ellis et al. (2006) i Skottland (se også kapittel 7.4.1). Butler & Walker (2006) fant at tidspunktet for tilbakevandring av sjøørret til ferskvann generelt endret seg til én måned tidligere, fra juli til juni, og at finnock (sjøørret med sjøalder 0+) returnerte tidligere i mai og juni til elva Ewe vest i Skottland. De påpekte at utbrudd av høye nivå med lakselus i sjøen utenfor Ewe knyttet til produksjonssyklusen i oppdrettsanleggene kunne være hovedårsaken til prematur tilbakevandring av postsmolt, finnock og eldre sjøørret. Et felteksperiment i Lønningdalselven på Vestlandet våren 1992 (Birkeland & Jakobsen, 1997) støttet hypotesen om at høye nivå av lakselus forårsaket prematur tilbakevandring av sjøørret, enten til estuariet med brakkvann eller til ferskvann i elva. I alle disse tilfellene, selv om infestert fisk overlevde retur til ferskvann, så har forkortet sjøopphold medført redusert marin vekst og dermed redusert framtidig fekunditet.



Vill sjøørret med lakselus. Foto: Rune Nilsen

10.7 Effekt av redusert sjøvekst

For sjøørretbestanden i Burrishoole i Irland var det ingen trender i forholdet mellom vekst i sjøen og ferskvann fram til 1990, men etter dette ble denne forholdsverdien markert redusert i 1990-1992, og reduksjonen i marin vekst var sannsynligvis knyttet til prematur tilbakevandring av sjøørret med lakselus (Poole et al. 1996). Fjørtoft et al. (2014) undersøkte veksten i ferskvann og sjøen både for laks og sjøørret fra Etneelva i sammenheng med temperaturer i elv, fjord og havet i periodene 1976-1982 og 2000-2007. I motsetning til laks så vokste sjøørreten saktere i første og andre sommer i sjøen i den siste tidsperioden sammenlignet med den første, og det var flere vekststopp (eller hiatuses) indikert i skjellene fra andre periode. Den reduserte lengdeveksten tilsvarer en vektreduksjon på ca. 20-40 %. De konkluderte med at denne negative utviklingen i sjøveksten sannsynligvis var knyttet til de høye nivåene av lakselus i midtre og ytre deler av Hardangerfjorden. I Irland i

1990-1992 sammenfalt økt dødelighet av hovedsakelig postsmolt og sjøørret med 1+ sjøalder med dårlig vekst hos de overlevende sjøørretene (Poole et al. 1996). Butler & Walker (2006) registrerte signifikant reduksjon i sjøveksten hos sjøørreten samtidig med sammenbruddet i fangstene i Ewe/Loch Maree systemet vest i Skottland etter etableringen av oppdrettsanlegg i området. Alle disse resultatene tyder dermed på at lakselusinfestasjoner av postsmolt og eldre sjøørret har potensiale til å betydelig påvirke sjøørretbestander i form av endringer i tidspunktet for sjøvandring, vandringsatferd, vekst og overlevelse. Det må imidlertid påpekes at det ofte er en korrelasjon mellom vekst og rekruttering i marine fiskebestander som sannsynligvis er uavhengig av parasitter, og at effekten av lakselus på sjøvekst kan være vanskelig å isolere fra andre påvirkninger.



Innsamling av sjøørret ved elfiske i en elvemunning på Vestlandet. Foto: Bjart Are Hellen

10.8 Økning av ferskvannsstasjonær ørret

Avkom av sjøørret kan benytte ulike livshistoriestrategier avhengig av miljøforholdene (Walker 1994, Klemetsen et al. 2003), og økt vekstrate hos ungfisk i ferskvann kan redusere tendensen til å smoltifisere og vandre til sjøen (Morgan & Paveley 1993). Butler & Walker (2006) registrerte en økning i forekomsten av ferskvannsstasjonær (ikke-anadrom) ørret etter bestandssammenbruddet i Ewe/Loch Maree-systemet vest i Skottland. Ut fra reduksjonen i eggdeponering som skjedde etter bestandssammenbruddet av voksen sjøørret, så kan det hende redusert konkurranse og dermed økt vekstrate i ferskvann, kan ha medført større forekomst av ferskvannsstasjonær ørret i noen bestander (Butler & Walker 2006). Poole et al. (2006) spekulerte i at reduksjonen i antall sjøørret i Burrishoole kunne være en respons på endrede miljøforhold der konkurransen i ferskvann, og dermed fordelene med sjøvandring, hadde blitt betydelig redusert.

I en undersøkelse av smoltproduksjon og sjøoverlevelse etter sammenbruddet i bestandene på den irske vestkysten registrerte Gargan et al. (2006b) at betydelig smoltutvandring fant sted i flere år til tross for at et veldig lavt antall voksne sjøørret returnerte fra sjøen. Trendanalyser viste en redusert smoltproduksjon, og dette tyder på at selv om ferskvannsstasjonær ørret kan bidra til å produsere sjøvandrende ørret, så kan en redusert smoltproduksjon forventes etter en relativt kort periode med redusert sjøoverlevelse. Hvis individer som velger en anadrom strategi har veldig lav overlevelse vil det være en seleksjon i favør av de som har en større genetisk tilbøyelighet for å være ferskvannsstasjonære. Redusert antall smolt produsert av en ferskvannsbestand kan dermed forklares med en slik seleksjon mot anadrom livshistoriestrategi innen bestanden, kanskje til den ytterlighet at de forsvinner fra bestanden (Gargan et al. 2006b).

10.9 Effekt av økt predasjon

For pelagiske fisk i sjøen varierer risikoen for dødelighet på grunn av predasjon med dybdebruk, svømmeatferd og aktivitet gjennom døgnet. Slik atferd, og dermed predasjonsrisiko, kan påvirkes av parasitter. Gjelland et al. (2014) fant for eksempel at sjøørret med mye lakselus svømte nærmere vannoverflata i en undersøkelse i Etnefjorden. For sjøørret kan det å svømme nær overflata være en avveining mellom å redusere eksponeringen for parasitter og økt predasjonsrisiko fra fugler (Ward & Hvidsten 2011). Lakselusinfestasjoner kan også øke predasjonsrisiko på grunn av redusert årvåkenhet for predatorer og redusert svømmekapasitet (f.eks. Wagner et al. 2008, Krkošek et al. 2011).

10.10 Effekter på genetisk forskjellige sjøørretbestander

Effekter av lakselus på sjøørretbestander kan variere mellom genetisk forskjellige bestander av sjøørret. Glover et al. (2001) fant en klar forskjell i sårbarhet for lakselus mellom en ferskvannsstasjonær bestand og en sjøvandrende bestand, målt som antall lakselus på fisken, og mente at denne forskjellen måtte være knyttet til genetiske forskjeller. Glover et al. (2003) fant signifikante forskjeller i antall, tetthet og utviklingshastighet for lus mellom tre sjøørretbestander. Resultatene tyder på at forskjeller i lakselusnivå på fisk fra ulike bestander reflekterer genetiske forskjeller hos vertsfisken, og kan være knyttet til lokale tilpasninger. Coughlan et al. (2006) samlet DNA fra skjell fra sjøørret i Burrishoole vest i Irland i perioder før og under fiskeoppdrettsaktivitet i området. Allelvariasjon ved en mikrosatelittmarkør nært knyttet til et locus kritisk for immunresponser (Satr-UBA) ble sammenlignet med variasjonen ved seks nøytrale mikrosatelittloci. Det ble ikke funnet forskjeller mellom prøver fra før og under oppdrettsaktivitet i variasjon i genetisk signal for immunresponsgener ved nøytrale mikrosatelittloci. En signifikant reduksjon i allelrikhet og genetisk diversitet ble imidlertid funnet ved Satr-UBA markørlocuset. Disse resultatene tyder på at sykdom knyttet til lakseoppdrett kan indirekte påvirke genetisk struktur hos laksebestander ved å redusere variasjonen i vevsforlikelighetsantigener (dvs. major histocompatibility gener).

10.11 Hva er en sjøørretbestand og hvordan kan de påvirkes av redusert overlevelse og vekst i sjøen på grunn av lakselus?

Lakselus kan medføre redusert sjøoverlevelse og vekst hos individer av sjøørret, som beskrevet i tidligere kapitler. For å vurdere resultater av redusert overlevelse og vekst for individer, for ørret som art og for sjøørretbestander er det nødvendig å diskutere hva en sjøørretbestand er. Den følgende diskusjonen følger grundige oppsummeringer av Ferguson (2006), Jonsson & Jonsson (2006b, 2011) og Solomon (2006). Ut fra dette vurderer vi mulige resultater av redusert overlevelse og vekst på grunn av lakselus for ørret generelt, og for sjøørret spesielt, i de siste avsnittene av kapitlet.

Ørretbestander overlevde ikke gjennom siste istid i det meste av det nordvestlige Europa (Ferguson 2006). Rekolonisering av disse områdene etter istida var av overlevende sjøør-

ret som spredte seg fra små isfrie områder, eller fra større isfrie områder i sør. Sjøvandrende ørret er derfor den opprinnelige formen for ørret over mye av det nordvestlige Europa i et evolusjonært perspektiv etter siste istid. Evolusjon fra sjøørret til ferskvannsstasjonær ørret har derfor forekommet uavhengig i hvert eneste vassdrag der ferskvannsstasjonær ørret forekommer i løpet av de siste 10 000 til 14 000 år. Som poengtert av Ferguson (2006), så betyr dette at det er vanskelig å generalisere om forholdet mellom ferskvannsstasjonær og sjøvandrende ørret siden ferskvannsstasjonær ørret har utviklet seg uavhengig i hvert eneste vassdrag, og det som gjelder i ett vassdrag behøver derfor ikke være tilfelle i andre.

Ørretbestander på elvestrekninger som er tilgjengelig fra sjøen er genetisk forskjellige mellom vassdrag (Hansen et al. 2002, Hovgaard et al. 2006), noe som tyder på at spredning og genflyt mellom dem er begrenset. Selv sideelver innen et vassdrag kan ha genetisk forskjellige bestander (Hindar et al. 1991). Noe av denne variasjonen er trolig et resultat av lokal tilpasning til forholdene i de ulike elvene og sideelvene (Hansen et al. 2002, Ferguson 2006, Jonsson & Jonsson 2006b), slik det har vist seg å være for andre laksefisk, inkludert laks (Garcia de Leaniz et al. 2007). Kjente spredningsrater (dvs. andelen individer i ei elv som opprinnelig kommer fra ei annen elv og som gyter og bidrar genetisk til senere generasjoner i elva; Ferguson 2006, Jonsson & Jonsson 2006b) for sjøørret er rundt 1-3 %. Hvis effektiv spredningsrate var større enn noen få individer per generasjon, ville vi ikke hatt de genetiske forskjellene som finnes dokumentert mellom bestander (Ferguson 2006). Et større antall individer kan spre seg mellom elver, men all spredning behøver ikke nødvendigvis resultere i vellykket gyting og genetiske bidrag til kommende generasjoner.

Innen bestander og elver er det liten genetisk forskjell mellom sjøvandrende og ferskvannsstasjonære individer (oppsummert av Ferguson 2006, Jonsson & Jonsson 2006b, 2011, se også Hindar et al. 1991, Charles et al. 2005, 2006). Dette betyr at det er krysning mellom disse to typene ørret, og at de vanligvis ikke utgjør reproduktivt isolerte bestander (Ferguson 2006). Imidlertid kan sjøvandrende og ferskvannsstasjonær ørret innen elver gyte hver for seg, eller de kan gyte med hverandre og utgjøre en bestand der de to typene ørret krysser seg med hverandre (Jonsson & Jonsson 2006b). Blant sjøvandrende individer er andelen hunner som foretar sjøvandringer større enn andelen hanner, sannsynligvis på grunn av den større fordelingen de har av sjøvandring ved økt kroppsstørrelse og fekunditet (se kapittel 2). Utstrakt krysning mellom de to typene sjøørret må nødvendigvis foregå i elver der den ferskvannsstasjonære ørreten hovedsakelig er hanner.

At det ikke er store genetiske forskjeller mellom sjøvandrende og ferskvannsstasjonær ørret betyr ikke at det ikke er en genetisk basis for sjøvandring. Det er for eksempel en genetisk basis for de fysiologiske tilpasningene som er nødvendig for å vandre til sjøen og for atferdsprosesser knyttet til vandring. Genetiske effekter som kommer til uttrykk som tidspunkt for kjønnsmodning, energieffektivitet og andre proksimate trekk kan også indirekte påvirke sjøvandringen (oppsummert av Ferguson 2006). Andre tegn på at det er en genetisk basis for vandringsatferd hos ørret er observasjoner av tap av sjøvandring hos ørretbestander over totale vandringshindre, at ulike bestander av sjøørret har ulike vandringsmønstre i sjøen, og at flere sjøvandrende avkom blir produsert av sjøvandrende enn av ferskvannsstasjonære foreldre (oppsummert av Ferguson 2006). Det finnes imidlertid ikke estimat av relativt bidrag av genetisk og miljømessig påvirkning av forekomst av anadromi hos ørret (Ferguson 2006).

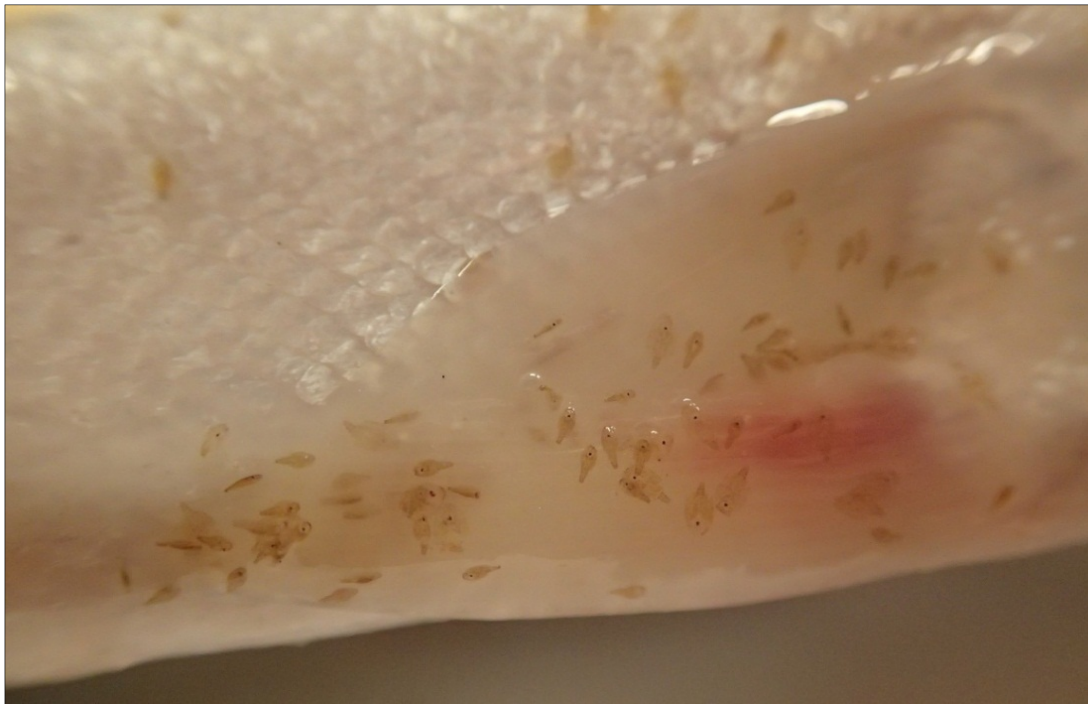
Ferguson (2006) forklarte anadromi hos ørret som et kvantitativt trekk som både kontrolleres av flere ulike gener og miljøpåvirkning, og som kommer til uttrykk slik at anadromi forekommer når denne kombinasjonen av faktorer overstiger et terskelnivå. Anadromi utvikles som en respons på avveining mellom kostnader og fordeler ved vandring sammenlignet med å være ferskvannsstasjonær, og kostnadene og fordelene balanseres gjennom sin

effekt på fitness (Bohlin et al. 2001, Ferguson 2006, Jonsson & Jonsson 2006b, Solomon 2006). Ulike kombinasjoner av genetiske og miljømessige forhold kan resultere i at terskelverdien overstiges, og en lav genetisk tilbøyelighet til sjøvandring kan utlignes av en sterk miljøpåvirkning for sjøvandring og omvendt (Ferguson 2006). Energinivåer som utløser vandring er sannsynligvis forskjellige mellom bestander, og en energistatus som utløser vandring i én bestand kan resultere i ferskvannsstasjonaritet i andre (Jonsson & Jonsson 2006b).

I et gitt vassdrag kan balansen mellom kostnader og fordeler resultere i evolusjon av ulike livshistoriestrategier (som ferskvannsstasjonaritet og anadromi) som eksisterer sammen i ett system og oppstår på grunn av frekvensavhengig seleksjon (Ferguson 2006, Solomon 2006). Frekvensavhengig seleksjon refererer til en bestemt strategi som er fordelaktig kun når en andel av bestanden benytter den, og fordelene reduseres når frekvensen av trekket økes. Anadromi kan også være omvendt tetthetsavhengig, men dette kan være forårsaket kun av miljømessige forhold, selv om det potensielt også kan være en genetisk komponent knyttet til tetthet, der for eksempel høyere overlevelse er genetisk basert (Ferguson 2006).

Forskjellene i forekomst av ferskvannsstasjonære og sjøvandrende typer innen og mellom vassdrag, og stabiliteten knyttet til miljøfaktorer over tid, tyder på at kostnader og fordeler er i balanse (Ferguson 2006, Solomon 2006). At sjøørret kan være til stede i ei elv, og sjelden eller fraværende i andre, og at sjøvandrende og ferskvannsstasjonære individer kan eksistere sammen i samme system, tyder på at fitnessfordelen knyttet til de to livshistoriestrategiene er lik, og at det er en hårfin balanse (Ferguson 2006, Solomon 2006). Små endringer i miljøforhold eller gener kan dermed resultere i endringer i livshistoriestrategi. Sannsynligheten for moderat arvbarhet av anadromi som trekk, og den høyere fekunditeten til stor ørret, betyr at store bestandsendringer kan skje over få generasjoner. Økt dødelighet i sjøen og redusert vekst hos sjøørret på grunn av lakselus kan endre den selektive balansen i favør av en ferskvannsresident livshistorie.

Den utstrakte forekomsten av ferskvannsstasjonære ørretbestander (Klemetsen et al. 2003) sikrer at en påvirkningsfaktor som lakselus ikke kan øke risikoen for å utrydde ørret som art. Anadromi som et trekk kan være hvilende hos en bestand og bare komme til uttrykk når miljøforholdene endres (Ferguson 2006). Hvis det er slik så vil fenomenet med sjøvandrende ørret ikke lett gå tapt selv om alle eksisterende sjøørretbestander forsvinner (Gargan et al. 2006b, Kallio-Nyberg et al. 2010). Redusert sjøoverlevelse og vekst på grunn av økte lakselusnivå i områder med intensiv lakseoppdrett vil imidlertid sannsynligvis medføre en redusert forekomst av sjøørret og en tilsvarende økning av ferskvannsstasjonær ørret (som vist av Gargan et al. 2006b), og kan til og med resultere i at sjøørret forsvinner fra noen vassdrag hvis det er en betydelig kronisk økt dødelighet i sjøen. Vassdrag med dårlige miljøforhold for ørret gjennom perioder av året (for eksempel på grunn av tørke eller frost) vil ha størst risiko for å kunne miste ørretbestanden. For større vassdrag med tilstrekkelig gode forhold for ørret gjennom hele året er det mindre risiko for at ørreten kan forsvinne helt, men en betydelig reduksjon eller tap av sjøørreten vil medføre endret genetisk sammensetning av bestanden (som kan betraktes som at bestanden går tapt og blir erstattet med en ferskvannsstasjonær bestand med andre bestandsgenetiske karakteristikk), redusert genetisk diversitet og mindre variasjon i livshistoriekarakteristikk. Tappet av de bedre vekstmulighetene i sjøen sammenlignet med i ferskvann vil også medføre en lavere forekomst av ørret, redusert rekruttering og tap av de store sjøvandrende individene som er populære blant fiskere.



Vill sjøørret fra Vestlandet med chalmusstadier av lus. Foto: Bjørnar Skår

10.12 Oppsummering og konklusjoner

- Reduksjon, og i noen tilfeller sammenbrudd av sjøørretbestander, har blitt knyttet til økt lakselusproduksjon fra oppdrettslaks i flere oppdrettsintensive områder i Irland, Skottland og Norge.
- I Irland skjedde et tydelig sammenbrudd av flere sjøørretbestander på vestkysten på slutten av 1980-tallet. Registreringer av lakselusnivå i oppdrettsanlegg og på vill sjøørret, samt observasjoner av prematur tilbakevandring til ferskvann av sjøørret med mye lakselus, tydet på at effekter av lakselus bidro betydelig til disse bestandssammenbruddene.
- I Skottland sent på 1980-tallet skjedde en markert nedgang i fangster i sportsfisket etter sjøørret på vestkysten. Beregninger viste at oppdrettslaks var den primære kilden for lakselus på ville laks og sjøørret, og at oppdrettsanlegg utgjorde en risiko for overføring av lus til utvandrende vill laks og sjøørret om våren langs vestkysten.
- Langtidsovervåking av bestandsstruktur for sjøørret i to vassdrag på vestkysten av Irland dokumenterte et sammenbrudd i bestandene sent på 1980-tallet og en endret bestandsstruktur som ble knyttet til lakselusinfestasjon.
- Sammenbruddet i bestandene vest i Irland i 1989 reduserte både eggdeponeringen og rekrutteringen til bestandene.
- I det Irske vassdraget Burrishoole var andelen smolt som overlevde fra de vandret ut i sjøen til de returnerte til elva samme høst 11,4-32,4 % i årene før utviklingen av lakseoppdrett, men et gjennomsnitt på 21 %. I 1988 ble sjøoverlevelsen redusert til 8,5 %, og i 1989 ytterligere redusert til et bunnivå på 1,5 %. Gjennomsnittet for 1990-tallet fram til 1999 var 6,8 %, noe som var tre ganger lavere overlevelse enn det historiske gjennomsnittet.
- I Skottland ble det registrert store reduksjoner i sjøørretfangster langs vestkysten sent på 1980-tallet, i områder der den skotske akvakulturindustrien er lokalisert.
- En undersøkelse i en skotsk fjord (sea loch) viste nylig at det er en sammenheng mellom produksjonssyklusen i oppdrettsanleggene (som gjerne medfører variasjon

i lakselusproduksjonen) og forekomsten av sjørret med nivå av lakselus over terskelverdier for fysiologiske stress effekter.

- For vassdraget Ewe/Loch Maree i Wester Ross i Skottland skjedde en uvanlig reduksjon i sjørretens vekst og overlevelse i sjøen sent på 1980-tallet, samt betydelige endringer i bestandsstrukturen før og etter sammenbruddet av bestanden. Mellom 1980 og 1997-2001 ble maksimum sjøalder for sjørret redusert fra 11 til 5 år.
- Effekten av sammenbruddet i sjørretbestandene i Skottland og reduksjonen i levealder og maksimum kroppsstørrelse for individer ble beregnet til å tilsvare en reduksjon i eggdeponering gjennom livet for en typisk sjørrethunn fra 30 000 egg i 1980 til 6000 egg i 1993.
- Langs østkysten av Skottland der det ikke er særlig påvirkning av kommersielt lakseoppdrett har sjørretbestandene vært stabile over den samme tidsperioden som det var et sammenbrudd i bestandene langs vestkysten.
- I Norge har høye andeler av vill sjørret samlet inn i områder med intensiv lakseoppdrett blitt registrert med lakselusnivå over terskelverdier som tyder på dødelighet ut fra laboratorieundersøkelser. Vest i Irland hadde 31 % av sjørreten samlet inn i områder med lakseoppdrettsanlegg potensielt dødelige nivå av lakselus.
- Storskala feltundersøkelser av vekst og overlevelse i sjøen hos grupper av utsatt fisk kjemisk beskyttet mot lakselus sammenlignet med ubehandlede kontrollgrupper har bidratt til å kunne kvantifisere bestandseffekter av lakselus. Flere slike undersøkelser er gjennomført i de senere årene både i Norge og Irland. Grupper av smolt som er beskyttet og ubeskyttet mot lakselus er merket og satt ut. Rapportering av gjenfangster når de kommer tilbake til kysten igjen etter sjøoppholdet gir grunnlag for statistiske analyser av effekten av lakselus på andeler fisk som returnerer.
- Det generelle resultatet er at færre ubeskyttede fisk returnerer til elvene etter sjøoppholdet enn blant dem som er kjemisk beskyttet mot lus. Effekten av lakselus avhenger av en rekke faktorer som lokalisering og størrelse på oppdrettsanlegg, produksjonen av luselarver under smoltutvandringen, strømdrevet spredning av luselarver og ferskvannspåvirkning.
- Alle disse felteksperimentene med sammenligning av grupper fisk beskyttet og ubeskyttet mot lakselus er basert på klekkeriprodusert fisk. Disse er gjerne større enn vill smolt, og de har ofte en generelt lavere sjøoverlevelse. Estimert gjennomsnittlig relativ risiko for beskyttet fisk å returnere til elvene sammenlignet med ubeskyttet fisk varierte fra 1.14-1.41:1 Metaanalyser og langtidsundersøkelser, og like resultater fra et økende antall undersøkelser i Irland og Norge, støtter at dette er nivåene av ekstra dødelighet (dvs. 12-29 % færre gytefisk) som kan forventes for laks på grunn av lakselus i oppdrettsintensive områder.
- Laksesmolt vandrer relativt raskt gjennom kystområdene til det åpne havet. Sjørret tilbringer hele sjøoppholdet i kystområdene og kan derfor være eksponert for høye nivå av luselarver over en mye lengre tidsperiode enn laksen.
- Det er få undersøkelser av effekter av behandling mot lakselus i store felteksperiment av sjørret. En slik undersøkelse av sjørret viste en gjenfangstrate på 3.41 % for sjørret beskyttet mot lakselus og 1,76 % for ubehandlede kontrollfisk, og gjenfangstraten var signifikant høyere for den behandlede gruppen enn for kontrollgruppen. Disse resultatene tyder på at lakselus kan være en viktig faktor for økt dødelighet for sjørret under sjøoppholdet. Denne undersøkelsen var den første som presenterte kvantitative data for effekter av lakselus på bestandsnivå for sjørret.
- Prematur tilbakevandring til ferskvann kan være en adaptiv strategi for fisk med så høye nivå av lakselus at det kan medføre fysiologiske stressresponser, problemer med saltbalansen og økt risiko for dødelighet. Retur til ferskvann er potensielt adaptivt fordi parasitten ikke overlever i brakkvann og ferskvann. Prematur tilbake-

vandring har imidlertid en energetisk kostnad for fisken på grunn av redusert vekst i sjøen. Denne kostnaden kan komme til uttrykk som redusert fekunditet og gytesuksess.

- Prematur tilbakevandring av sjøørret med mye lus og dermed redusert vekst er registrert i flere undersøkelser både i Irland, Skottland og Norge. Disse resultatene viser at lakselus har et potensiale til å ha en negativ effekt på bestander i form av endret tidspunkt for vandring, endret atferd, redusert vekst og overlevelse. Dette kommer til uttrykk som reduksjon i antall sjøørret, endring i størrelses- og alderssammensetning og i total eggproduksjon.
- Etter sammenbruddet i bestandene vest i Skottland på 1980-tallet, har flere undersøkelser bekreftet at det har vært en økning i andel ferskvannsstasjonær ørret. En slik endring i bestandssammensetning og vandringsatferd kan forklares med en reduksjon i antall ørret, og dermed konkurranse i ferskvann, som kanskje reduserer vekstfordelen med å vandre til sjøen.
- Genetiske data tyder på at sykdom fra lakseoppdrett indirekte kan påvirke den genetiske strukturen hos sjøørretbestander ved å redusere variasjon i vevsforlikelighetsantigener (dvs. major histocompatibility gener).
- Evolusjon og opprettholdelse av anadromi versus ferskvannsstasjonaritet innen bestander er kompleks og sannsynligvis påvirket både av gener og miljøfaktorer.
- Hvis individer av ørret med en anadrom strategi har veldig lav sjøoverlevelse, vil det trolig bli en seleksjon i favør av individer med en genetisk større tilbøyelighet til å bli værende i ferskvann.
- Innen bestander og elver er det liten genetisk forskjell mellom sjøvandrende og ferskvannsstasjonære individer. Dette betyr at det er en betydelig kryssing mellom disse to typene, og at de vanligvis ikke utgjør reproduktivt isolerte bestander. Vandrende og stasjonær ørret kan imidlertid gyte hver for seg, eller de kan gyte sammen og utgjøre en bestand der de to typene ørret krysser seg med hverandre.
- I et gitt vassdrag kan balansen mellom kostnader og fordeler resultere i evolusjon av forskjellige livshistoriestrategier (som ferskvannsstasjonaritet og anadromi) som eksisterer sammen og opprettholdes på grunn av frekvensavhengig seleksjon.
- Den store forekomsten og geografiske utbredelsen av ferskvannsstasjonær ørret medfører at en marin påvirkningsfaktor som lakselus ikke kan øke faren for at ørreten utrykkes som art. Siden ørreten er en delvis anadrom art, vil imidlertid redusert vekst og økt dødelighet i sjøen redusere fordelene med sjøvandring for individer i anadrome bestander, og dette kan føre til seleksjon mot anadromi og kanskje tap av sjøørret i områder med kronisk høye lusenivå.

10.13 Kunnskapsbehov

- Mer detaljerte, omfattende og standardiserte overvåkingsdata av lakselusnivå på ville sjøørretbestander behøves for å gjennomføre mer omfattende analyser av hvilke faktorer som bidrar til variasjonen i nivå av lakselus i områder med lakseoppdrett.
- De viktigste kunnskapsbehovene er knyttet til effekter av lakselus på bestandsnivå og til å kvantifisere reduksjonen i ville sjøørretbestander på grunn av dødelighet og redusert vekst i områder med oppdrettsaktivitet.
- Effekten av lakselus på livshistorietrekk, særlig på alder og størrelse ved kjønnsmodning, og seleksjon mot anadromi i favør av ferskvannsstasjonaritet, er ikke godt kjent.
- For å bedre evaluere effekter av lakselus på bestander av sjøørret er det behov for flere felteksperiment med sammenligninger av gjenfangstrater og vekst for grupper av smolt som slippes ut med og uten kjemisk behandling mot lakselus. Slike eksperiment må inkludere et stort antall fisk, ha kontrollgrupper med ubehandlet fisk som slippes samtidig, og eksperimentene bør repeteres i flere elver over flere år for å

inkludere miljøvariasjon. Ideelt sett bør slike eksperimenter inkludere en kvalitetskontroll av om fisken har tatt opp den kjemiske behandlingen og hvilke fysiologiske status de har ved slipp. Undersøkelse av smoltstatus ved slipp er spesielt viktig hvis andel overlevelse for kohorten eller bestanden er et spesifikt formål med undersøkelsen.

- Individbaserte og evolusjonsbiologiske modeller (f.eks. «dynamic state-variable modells») kan bidra til innsikt i effekter av lakselus på bestandsnivå og på variasjon i livshistorietrekk. For å utvikle slike modeller er det behov for å innhente data fra felt- og laboratorieundersøkelser som kan bidra som parametere i modellene.
- Sammenlignet med laks så har sjøørretbestander generelt blitt lite undersøkt, overvåket og kartlagt, selv om det er forskjeller mellom vassdrag, regioner og land. Status for sjøørretbestandene og hvilke menneskeskapte faktorer som påvirker dem er for mange vassdrag ikke kjent.
- Atferd og overlevelse i sjøfasen er mindre kjent hos sjøørret enn for mange andre laksefisk. Det er behov for mer kunnskap om sjøørretens vandringer og habitatbruk knyttet til lakseoppdrett. Vandringsavstander fra hjemelva er ikke godt undersøkt, og det er behov for mer kunnskap for å kunne vurdere potensielle effekter av lakselus fra oppdrett på sjøørretbestander fra elver nær og lengre unna slike anlegg. Slik kunnskap er nødvendig for å kunne vurdere om sjøørret fra elver langt unna oppdrettsanlegg foretar vandringer slik at de likevel kan påvirkes av oppdrettsaktivitet. Slik kunnskap er vesentlig for å kunne tolke data om nivå av lakselus på oppdrettsfisk og villfisk, for å evaluere effekten av tiltak og for å utforme vitenskapelige råd om mulige tiltak.

11 Bruk av sjørret som indikator på lakselusnivå hos laks

For å overvåke nivå av lakselus på utvandrende postsmolt av laks, bør postsmolten ideelt sett fanges i ytre kyststrøk for å registrere mengden lus de har fått i løpet av vandringen gjennom de oppdrettsintensive områdene. Trål har blitt benyttet til å samle inn postsmolt av laks, men fangstene har vært lave (f.eks. Bjørn et al. 2007, Serra-Llinares et al. 2014), noe som er som forventet tatt i betraktning de store områdene og vannvolumene et relativt lite antall postsmolt kan spre seg i. Fangst av sjørret er ofte mindre arbeidskrevende enn å fange postsmolt av laks, og fangst av sjørret kan også ofte gjennomføres med bruk av mindre båter. Fangst av sjørret er dermed mindre kostnadskrevende. Nivå av lakselus på sjørret kan potensielt brukes som en indikator på nivå av lakselus hos laks. Dette brukes i de vitenskapelige råd som gis til norsk forvaltning (Taranger et al. 2012, 2014, Serra-Llinares et al. 2014), men er ikke en tilnærming som brukes i Skottland. Den årlige overvåkingen av lakselus på prematurt tilbakevandret sjørret til elver i områder med oppdrett på vestkysten av Irland benyttes som informasjon for den irske forvaltningen om potensiell effekt av lakselus på utvandrende vill postsmolt av laks.

I dette kapitlet oppsummerer og diskuterer vi hvor godt lusenivå på sjørret fanget langs kysten reflekterer risiko for lus og lusenivå hos postsmolt av laks under utvandringen til havet. For å bruke sjørret som indikator på lakselusnivå hos laks er det viktig å vurdere om de to artene er utsatt for lakselusinfestasjon i samme grad med hensyn på om artene er like sårbare for lakselus, samt om størrelsen på fisken, tidspunkt for utvandring, varighet på eksponering for lakselus, og fiskens atferd og habitatbruk i sjøen før fangst er lik, eller om disse faktorene kan påvirke mengden lus på laks og sjørret forskjellig. De følgende spørsmålene er derfor vurdert i kapitlet:

1. Har laks og sjørret like immunresponser mot lakselus?
2. Har forskjeller i kroppsstørrelse mellom postsmolt av laks og sjørret noen betydning for lakselusnivåene?
3. Vandrer laks og sjørret fra elvene til sjøen til samme tid?
4. Har laks og sjørret samme svømmehastigheter gjennom kystområdene?
5. Kan forskjeller i horisontal habitatbruk (f.eks. åpent vann og midtfjords versus nær land) mellom postsmolt laks og sjørret påvirke lakselusnivåene?
6. Kan forskjeller i vertikal habitatbruk (dybde og salinitet) mellom laks og sjørret påvirke lakselusnivåene?
7. Reflekterer sjørret som samles inn for overvåking lusenivået på laks med hensyn på fiskens progresjon fra elvemunningen og varighet på eksponering for lus?

11.1 Har laks og sjørret like immunresponser mot lakselus?

Fiskens mottakelighet for lakselus påvirker det relative antallet parasitter som fester seg til fisken (MacKinnon 1998). Vertsmottakeligheten påvirkes av en rekke faktorer som vertens stressnivå, energistatus og immunresponser, og disse faktorene påvirkes ikke bare av miljøet men har også en genetisk komponent (MacKinnon 1998). Ulike arter laksefisk kan ha forskjellig mottakelighet for lakselus (Johnson & Albright 1992, MacKinnon 1998). Noen arter har immunresponser mot lakselus, og fisken kan dermed avvise eller kvitte seg med de fleste lusene før de utvikler seg til mobile stadier (Wagner et al. 2008). Laks er mer mottakelig for lakselus enn kongelaks (*Chinook salmon*) og søvlaks (*Coho salmon*) (Johnson & Albright 1992). Søvlaks ble i utgangspunktet infestert med like mye lakselus som laks, men antallet lus på søvlaksen ble redusert i løpet av de 10-14 første dager etter eksponering (Johnson & Albright 1992, Fast et al. 2002). Søvlaksen hadde en cellebasert immunrespons, som tok livet av mange av chalimuslarvene og medførte at søvlaksen var mer motstandsdyktig mot lakselus enn de to andre artene (Johnson & Albright 1992). Det

er også vist at lakselus reagerer forskjellig på slim fra de ulike lakseartene, og det har blitt foreslått at sølvlaksens motstandsdyktighet mot lakselus kan være knyttet til egenskaper og innhold i slimlaget deres (Fast et al. 2003). Wagner et al. (2008) konkluderte i en oppsummeringsartikkel med at det er lite som tyder på at det er vevsresponser mot lakselus hos laks, uavhengig av utviklingsstadium, og at betennelsesresponsen hos sølvlaks ved angrep fra lus ser ut til å være den primære mekanismen som medfører at de i motsetning til laks kvitter seg med lusene i løpet av de første ukene etter eksponering.

Laks og sjøørret tilhører samme slekt (*Salmo*) og er nærmere beslektet med hverandre enn laks er beslektet med artene av stillehavslaks (som tilhører slekten *Oncorhynchus*), som det er referert til i avsnittet over. Basert på en undersøkelse av utvikling av lakselus på sjøørret postsmolt (Bjørn & Finstad 1997) ble det konkludert med at lakselus ser ut til å ha samme utviklingshastigheter, fordeling på vertsfisken og sykdomseffekt på sjøørret som på laks. Sjøørret virket ikke mer eller mindre mottakelige for lakselus, og resultatene tydet ikke på noen forskjell i evnen til å kvitte seg med lus. I denne undersøkelsen ble det imidlertid ikke gjennomført eksperimenter for å sammenligne artene direkte, og konklusjonene var basert på en sammenligning av resultatene for sjøørret med tidligere publiserte resultater for laks.

Det finnes få undersøkelser med direkte sammenligninger av motstand mot lakselus mellom laks og sjøørret. Dawson et al. (1997) undersøkte imidlertid motstandsdyktigheten mot lakselus hos klekkeriproduisert laks og sjøørret i laboratoriet. I de to første ukene etter eksponering var gjennomsnittlig antall chalimuslarver høyere hos sjøørret enn hos laks, noe som tydet på at kopepoditter i mindre grad festet seg til laks eller at det var lavere overlevelse av kopepoditter eller chalimuslarver hos laksen. Da eksperimentet ble avsluttet var det flere lakselus på sjøørreten enn på laksen. Det var ingen forskjell i utviklingsstadiene av lakselusene, og ingen forskjell i skader på grunn av lusene mellom de to artene. Dawson et al. (1997) diskuterte om lakselus som var produsert på en art kanskje foretrakk å feste seg til samme art etter de frittlevende stadiene. De avviste imidlertid dette som en forklaring på at det var mer lakselus på sjøørreten enn på laksen i undersøkelsen, fordi kopepodittene som ble brukt i eksperimentet var klekket fra egg fra lakselus hentet fra oppdrettslaks. Dawson et al. (1997) konkluderte derfor med at enten så var det en større vertsspesifitet for sjøørret hos lakselusene, eller så har laks utviklet bedre immunstrategier mot lakselus enn sjøørret.

Glover et al. (2003) fant at oppdrettslaks hadde flere lus og større tettheter av lus enn sjøørret, noe som er motsatt resultat av det som ble funnet av Dawson et al. (1997) (beskrevet i avsnittet over). Lakselusnivå og utviklingsrater av lakselus på vertsfisken er imidlertid forskjellig mellom forskjellige bestander av sjøørret (Glover et al. 2003), og dette kan være forklaringen på de forskjellige resultatene mellom ulike undersøkelser. Glover et al. (2003) foreslo at forskjeller i lakselusnivå mellom sjøørretbestander er knyttet til genetiske forskjeller, og bestanden med de laveste nivåene og seneste utviklingshastighetene av lus var den som oftest hadde blitt eksponert for høye lakselusnivå i naturen av bestandene som inngikk i undersøkelsen. De kunne ikke fastslå om forskjellene mellom bestander var på grunn av forskjeller i hvor mange lus som festet seg til fisken, forskjeller i dødelighet hos lusene etter at de hadde festet seg til fisken, eller en kombinasjon av begge. Innen bestander var det ikke forskjeller i nivå av lakselus mellom kjønnsmodne og umodne fisk, eller mellom kjønnene. For laks inkludert i forsøket var det ingen forskjeller i lusnivå mellom fettfinneklippet og ikke fettfinneklippet fisk. I en tidligere undersøkelse hadde fisk fra en ferskvannsbestand av ørret som ikke hadde blitt utsatt for lus i sitt naturlige leveområde høyere nivå av lakselus enn ørret fra en anadrom bestand som hadde lakselus i leveområdet sitt (Glover et al. 2001). Også hos laks kan det være genetiske forskjeller mellom bestander i hvor mottakelige de er for lakselus (Glover et al. 2004).

Det har ikke blitt undersøkt om veteranvandrere som har blitt utsatt for lakselus tidligere, eller sjøørret som har blitt avluset ved prematur tilbakevandring til ferskvann, kan utvikle motstandsdyktighet mot lakselus. Hvis tidligere infestert fisk kan utvikle immunresponser mot nye eksponeringer for lakselus, så kan det ha en betydning for resultatene fra overvåkingsprogram og konklusjoner om lokalt infestasjonstrykk i hvilken grad veteranvandrere og prematur tilbakevandret fisk inngår i innsamlet materiale.

I Nord-atlanteren er det ingen eller kun svak genetisk bestandsvariasjon hos lakselus, og det finnes ikke resultater som tyder på noen isolasjon av genetisk forskjellige bestander mellom lus på oppdrettsfisk og lus på villfisk (Todd et al. 2004, Todd 2007, Glover et al. 2011). Det forventes dermed ikke forskjeller i nivå av lakselus mellom laks og sjøørret på grunn av genetisk variasjon hos lakselusene.

For å oppsummere så er det få undersøkelser av immunresponser mot lakselus hos sjøørret, og få undersøkelser som sammenligner immunresponser mellom laks og sjøørret. De eksisterende undersøkelsene viser delvis motstridende resultater med hensyn på mottakeligheten for lakselus mellom laks og sjøørret. En av grunnene til dette kan være at det er bestandsforskjeller hos sjøørret og laks i immunresponser mot lakselus. De fysiologiske og sykdomsmessige responsene på lakselus, som oppsummert i kapittel 6 og 7, virker generelt veldig like mellom laks og sjøørret.



Smolt av vill sjøørret (øverst) og laks (nederst) fanget i felle under nedvandring i Eira, som renner ut innerst i Romsdalsfjorden. Foto: Eva B. Thorstad

11.2 Har forskjeller i kroppsstørrelse mellom laks og sjøørret betydning for lakselusnivåene?

Fiskens kroppsstørrelse påvirker nivåene av lakselus hos salmonider ved at antall lus øker med økende fiskestørrelse (Jaworski & Holm 1992, Tucker et al. 2002, Genna et al. 2005, Todd et al. 2006). Stor fisk har større kroppsoverflate tilgjengelig for lakselus å feste seg på. Siden overflateareal øker omtrent med kvadratet av fiskelengde, kan antallet lakselus øke mer enn proporsjonalt med fiskens lengde (Jaworski & Holm 1992). Jaworski & Holm (1992) foreslo derfor å uttrykke intensitet av lakselus som antall lus per enhet kroppsoverflate. Sammenlignende undersøkelser kan kompliseres av at det kan være forskjeller mellom bestander i forholdet mellom fiskens lengde og vekt.

Kroppsstørrelse og form (= lengde/vekstforhold) hos smolt av både sjøørret og laks kan variere betydelig mellom vassdrag. Gjennomsnittslengde hos sjøørretsmolt varierte mellom 10,7 cm og 25,2 cm i 102 europeiske bestander (Jonsson & L'Abée-Lund 1993). Gjennomsnittsstørrelsen for laksesmolt kan variere mellom 10 cm og 20 cm, med individuelle minimum og maksimumsstørrelser fra 7 til 30 cm (Thorstad et al. 2011). Went (1962) antydte at det er vanlig for britisk og irsk sjøørretsmolt at de er betydelig større enn laksesmolt. Britisk sjøørret har smoltstørrelser vanligvis mellom 15 og 23 cm (Fahy 1978). I Irske elver er det rapportert om smoltstørrelser for sjøørret på gjennomsnittlig 17-25 cm (Went 1962).

I to nordnorske elver var sjøørretsmolten større enn laksesmolten i samme elv (Berg & Jonsson 1989, Jensen et al. 2012a). I Vardneselva var gjennomsnittsstørrelse for sjøørretsmolt 18,7 cm og for laksesmolt 13,7 cm. I Halselva var gjennomsnittsstørrelse for sjøørretsmolt 19,5 cm og for laksesmolt 14,3 (Jensen et al. 2012a). Innen Norge varierer gjennomsnittsstørrelser for sjøørretsmolt fra 10,7 cm til 22,6 cm mellom bestander (individer fra 6 til 32 cm), og gjennomsnittlig smoltstørrelse økte med breddegrad men ble redusert med sjøtemperaturen i området (L'Abée-Lund et al. 1989). Gjennomsnittet for laks innen Norge varierte mellom 11,5 og 16,2 cm (oppsummert i en teknisk rapport av Ugedal et al. 2014). Gjennomsnittlig smoltstørrelse var generelt størst i sør og i nord, og minst på Vestlandet og i Midt-Norge (Ugedal et al. 2014). Laksunger som har vokst opp i innsjøer kan smoltifisere ved en større størrelse enn de som vokser opp i elver (Klemetsen et al. 2003).

Tucker et al. (2002) sammenlignet grupper av laks med gjennomsnittlig kroppsvekt 43, 173 og 644 g som ble gitt lik eksponering for lakselus. De fant at de største fiskene ble infestert med de høyeste antallene lakselus, sannsynligvis på grunn av det større overflatearealet deres, men den minste fisken hadde den største tettheten av lakselus per overflateareal. Overflateareal var korrelert med kroppslengde ($r^2 = 0,93$, lineær analyse), og i enda større grad med kroppsvekt ($r^2 = 0,99$). Tucker et al. (2002) forklarte den høyere tettheten av lus hos de minste fiskene med det større overflatearealet av finner sammenlignet med totalt overflateareal hos denne gruppen. Finnene areal utgjorde 33 % av totalt kroppsareal for den minste gruppen fisk, 26 % for den mellomstore gruppen og 23 % for gruppen med store fisk. Mer enn 65 % av lusene satt på finnene hos fisken i alle de tre størrelsesgruppene.

For å oppsummere så er sjøørretsmolt ofte større enn laksesmolt, men dette kan variere innen og mellom vassdrag og geografiske regioner. Sjøørret og laks har også forskjellig kroppsfasong. Det er sannsynlig at sjøørreten har større overflateareal enn laks av samme lengde. Finnearealet hos laks kan imidlertid være større, og dette kan påvirke antall lakselus. Hvis postsmolt sjøørret som fanges for overvåking av lakselus er større enn utvandrende laksesmolt de skal representere, så kan de ha høyere antall lus men lavere tetthet av lus per areal kroppsoverflate. Dette er også tilfelle når eldre og større sjøørret fanges for overvåking.

11.3 Vandrer laks og sjøørret fra elvene til sjøen til samme tid?

Lakselusnivåene på kysten er oftest lavest om vinteren, og øker gjennom våren og sommeren (Bjørn & Finstad 2002, Bjørn et al. 2007, 2011). Chalimuslarver dominerer på vertsfisk som samles inn på våren og tidligsommeren, mens preadulte og voksne stadier ofte utvikles senere på sommeren og om høsten (MacKenzie et al. 1998, Bjørn et al. 2001, 2007, 2011), med mindre lusenivåene er veldig høye og chalimuslarver dominerer gjennom hele sesongen (Sharp et al. 1994, Bjørn et al. 2001, Butler 2002, Gargan et al. 2003). Nivåene av lakselus på vill postsmolt av laks og sjøørret avhenger dermed av tidspunktet for utvandring til sjøen.

Med få unntak skjer smoltutvandringen av laks om våren og tidlig på sommeren (Thorstad et al. 2012). Generelt strekker smoltutvandringen fra norske elver seg over en tre- til sju-ukers periode i april-juli, med den tidligste utvandringen i sørlige bestander. Hovedparten av individene kan imidlertid vandre ut konsentrert over en relativt kort periode (1-2 uker). Det antas at laksesmolt bruker miljøforholdene i elvene som informasjon til å forutsi når det er gode forhold i sjøen og til å starte nedvandringen i elvene (Hvidsten et al. 1998, 2009). Smolt fra norske elver vandrer ut i sjøen til ulik tid av sesongen, og selv om utvandringen utløses av ulike miljøfaktorer i elva så ser det ut til at de ulike bestandene har tilpasninger til å vandre ut i sjøen når visse sjøtemperaturer er nådd (Hvidsten et al. 1998, 2009). Dette innebærer at smolt fra sørlige bestander vandrer ut i sjøen tidligere enn fra nordlige bestander, der sjøtemperaturen øker senere i sesongen. Preferanse for visse sjøtemperaturer kan oppstå på grunn av økt dødelighet på grunn av lav salttoleranse ved lave sjøtemperaturer (Sigholt & Finstad 1990). Økt overlevelse ved høyere vanntemperaturer kan også knyttes til økt mattilgjengelighet og vekstmuligheter i sjøen (Rikardsen & Dempson 2011), kanskje i kombinasjon med økt svømmekapasitet ved økte temperaturer som medfører at predasjonsrisikoen reduseres (Hvidsten et al. 2009). Tidspunktet for smoltutvandring hos laks er dermed trolig tilpasset gjennom naturlig seleksjon, slik at de kommer ut i sjøen under mest mulig gunstige forhold.

Sjørretsmolt vandrer ut til sjøen om våren og forsommeren, generelt fra mars til juni (se kapittel 2.2.3). Tidspunktet for smoltutvandring kan være tilpasset gjennom naturlig seleksjon, som hos laks, slik at de kommer ut i sjøen når det er best mulige miljøforhold der. Det er imidlertid få undersøkelser av dette hos sjørret (kapittel 2.2.3). Som for laks vandrer sjørret fra sørlige bestander til sjøen tidligere enn sjørret fra nordlige bestander (kapittel 2.2.3).

I ei elv med både laks og sjørret var det stort overlapp mellom artene i tidspunktet for smoltutvandring, selv om det var en tendens til at laksesmolten vandret tidligere enn sjørretsmolten (median dato for utvandring, dvs. dato da halvparten av molten hadde vandret ut, var 22. juni vs. 4. juli for de to artene, Jensen et al. 2012a). Hovedutvandringen – beregnet som antall dager mellom 25 % og 75 % kvartilene for antall utvandret smolt – varte gjennomsnittlig 25 dager for laks og 28 dager for ørret (Jensen et al. 2012a). Det var en betydelig variasjon i median utvandringsdato mellom år, men denne variasjonen var korrelert mellom artene, slik at i år med tidlig utvandring av laks var det også tidlig utvandring av sjørret. Vannføring var inkludert i modellen som forklarte dag-til-dag variasjon i smoltutvandring for begge arter, men mens vannføring per se var viktigst for å forklare variasjon i utvandringen hos laks så var endring i vannføring viktigst for sjørret (Jensen et al. 2012a). For ørret var også vanntemperatur inkludert i modellen. Dette, kombinert med en mer utstrakt og lengre vandringsperiode for ørret, tydet på at smoltutvandringen var noe mindre spesifisert i tid for sjørreten enn for laksen (Jensen et al. 2012a).

Det finnes bare noen få undersøkelser der tidspunktet for smoltutvandring hos laks og sjørret er sammenlignet. I en teknisk rapport oppsummerte Ugedal et al. (2014) data om smoltutvandring fra flere andre tekniske rapporter, og konkluderte med at tidspunktet for smoltutvandring hos laks og sjørret var relativt lik i de undersøkte vassdragene. I noen tilfeller var det imidlertid en forskjell i tidspunktet for utvandring mellom artene, med både tidligere og senere utvandring for sjørret enn for laks. I de fleste tilfeller der de ikke hadde likt utvandringstidspunkt vandret imidlertid sjørreten senere enn laksen.

For noen vassdrag har en mer spredt og utstrakt utvandringsperiode blitt registrert for sjørret (Jensen et al. 2012a, Byrne et al. 2004, Jonsson & Jonsson 2009b). Om utvandringsperioden er utstrakt over en lengre periode, eller mer konsentrert i en 1-2 ukers periode (Hembre et al. 2001) som hos laks, kan imidlertid være forskjellig mellom vassdrag. De

største sjøørretsmoltene kan vandre tidligere i sesongen enn mindre smolt (Bohlin et al. 1993, Gargan et al. 2006a, Jensen et al. 2012a).

For å oppsummere så er utvandningsperioden for lakse- og sjøørretsmolt relativt lik innen vassdrag, men kan noen steder også være forskjellig. Det er lite informasjon om tidspunktet for utvandring for mange vassdrag og om mulig variasjon mellom år. For overvåking av risiko for luseinfestasjon, og for å bruke lakselusnivå på sjøørret som indikator for lakselusnivå hos laks, er det viktig å ha kunnskap om hvor lenge sjøørret postsmolt har vært i sjøen og potensielt blitt eksponert for lakselus.

Eldre og større sjøørret har større variasjon i bruken av marine habitat, og i noen områder kan de oppholde seg i sjøen hele vinteren, eller de kan nylig ha kommet ut i sjøen om våren og tidlig på sommeren (se kapittel 2). Når slike individer inngår i overvåkingen må det derfor tas hensyn til at de kan reflektere lusnivå de har blitt utsatt for over en lengre tidsperiode. De tidlige stadiene av lakselus på eldre og større sjøørret vil sannsynligvis reflektere lusnivåene i områdene fisken har oppholdt seg i den siste tiden før de ble samlet inn.

11.4 Har laks og sjøørret samme svømmehastigheter gjennom kystområdene?

Bron et al. (1991) foreslo at kopepodittene tiltrekkes fisken stimulert ved reotaksis, det vil si at de tiltrekkes av en vannstrøm, og at fiskens svømmehastighet dermed spiller en viktig rolle med hensyn på lakselusinfestasjon. Lakselusenes evne til å feste seg på en fisk kan også bli påvirket av lokal strømhastighet rundt fisken (Bron et al. 1991). Fiskens svømmehastighet gjennom vannet kan derfor ha en betydning for lakselusnivået på en gitt vertsfisk.

Heuch & Karlsen (1997) viste at kopepoditter av lakselus responderte på laminære og lineære akselerasjoner av vannstrømmer, likt de som oppstår foran en svømmende fisk. De foreslo at kopepodittene reagerer på slike vannstrømmer når de kommer innenfor de nærmeste centimeterne foran fisken ved å svømme raskt slik at de kan komme bort til og feste seg til den potensielle verten. Genna et al. (2005) antok at kopepodittenes respons med rask svømming kan øke sjansen til feste seg til en fisk ved at de fysisk kommer nærmere en vert, eller at de kommer inn i grenseflaten mot fisken der det er et vannlag rundt fiskekroppen med redusert vannhastighet og uten skjærkrefter (dvs. uten vannstrømmer med krefter som virker i ulike retninger). Kopepodittene kan utnytte egenskapene i dette vannlaget rundt fisken til å få festet seg til fiskens overflate, og dynamikken i denne grenseflaten i vannet mot fisken kan dermed påvirke fordelingen av kopepoditter som fester seg. Dette vannlaget er tykkere ved lavere svømmehastigheter, og lave svømmehastigheter kan dermed være gunstig for kopepoditter som vil feste seg til fisken. I tråd med dette fant Genna et al. (2005) at flest lus festet seg til fisken ved lave svømmehastigheter ($0,2 \text{ cm s}^{-1}$), mens noen festet seg ved medium svømmehastigheter ($7,0 \text{ cm s}^{-1}$), og få ved relativt høye svømmehastigheter ($15,0 \text{ cm s}^{-1}$).

Postsmolt av laks synes å ha en mer retningsbestemt og raskere utvandring gjennom kystområdene enn sjøørreten (Thorstad et al. 2004, Sivertsgård et al. 2007, Aarestrup et al. 2014). En forskjell i progresjon utover i kystområdene betyr ikke nødvendigvis at det er forskjeller i svømmehastigheten deres. Sjøørret hadde for eksempel bevegelser fram og tilbake i flere retninger enn laks etter at de kom ut i sjøen, noe som vil bidra til en saktere progresjon (Thorstad et al. 2007).

Når svømmehastigheter måles relativt til bunnen, så er svømmehastighetene ikke korrigeret for hastighet og retning på vannstrømmen, og uten å korrigere for dette så er ikke den virkelige svømmehastigheten gjennom vannkolonnen kjent. Thorstad et al. (2004) målte der-

for samtidig svømmehastigheten til ville sjøørretsmolt (18-25 cm total kroppslengde) og vannstrømmen for å kunne beregne den virkelige svømmehastigheten. Gjennomsnittlig svømmehastighet gjennom vannkolonnen var 0,68 kroppslengder s^{-1} (individuelle gjennomsnitt 0,48-1,11 kroppslengder s^{-1}). Klekkeriprodusert laks (23-30 cm total kroppslengde) som ble undersøkt samtidig hadde gjennomsnittlig svømmehastighet gjennom vannkolonnen på 1,32 kroppslengder s^{-1} (individuelle gjennomsnitt fra 1,10-1,79 kroppslengder s^{-1}) (Thorstad et al. 2004). Villaks (13-20 cm total kroppslengde) hadde gjennomsnittlig svømmehastigheter på 1,17 kroppslengder s^{-1} (individuelle gjennomsnitt fra 0,33-1,89 kroppslengder s^{-1} , Økland et al. 2006).

Undersøkelsene referert til ovenfor tyder på at postsmolt laks har raskere svømmehastigheter gjennom vannkolonnen enn postsmolt sjøørret, og dette kan ha en betydning for sannsynligheten for kontakt med individer av lakselus og for deres muligheter til å feste seg til fisken. Disse telemetriundersøkelsene omfatter imidlertid kun få individer ved én lokalitet. Større sjøørret kan forventes å ha raskere maksimumshastigheter enn postsmolt av laks på grunn av større kroppslengde. Svømmehastigheter som sjøørret faktisk benytter i sjøen er lite kjent, og selv om større sjøørret kan ha muligheter for å oppnå større svømmehastigheter enn postsmolt laks, så er det svømmehastighetene de faktisk benytter det meste av tida som har en betydning for risikoen for lakselusinfestasjon.

11.5 Kan forskjeller i horisontal habitatbruk (f.eks. åpent vann og midtfjords versus nær land) mellom postsmolt laks og sjøørret påvirke lakselusnivåene?

Den største andelen lakselus fra et oppdrettsanlegg vil befinne seg relativt nær kilden, men ikke nødvendigvis med den største tettheten nær opprinnelsesstedet, i følge modellprediksjoner (Amundrud & Murray 2009, Asplin et al. 2014). Hvordan lakselus sprer seg fra opprinnelsesstedet avhenger av en rekke faktorer (se kapittel 9). Opphopping av larver kan skje i enkelte områder, typisk nær land eller i bukter og vikene, både i følge modellprediksjoner og feltinnsamling av luselarver (Penston et al. 2004, Amundrud & Murray 2009, Asplin et al. 2014). Hvis dette er tilfelle så vil lusnivå på individuelle fisk avhenge av fiskens horisontale forflytning og habitatbruk i sjøen. Hvis oppdrettsanlegg er lokalisert nær littoralsonen, kan dette medføre at det produseres større konsentrasjoner av luselarver i disse habitatene.

Sjøørret i kystområdene utnytter en rekke ulike habitat og kan oppholde seg i estuarier, i fullt sjøvann, eller forflytte seg fram og tilbake mellom estuarier og mer marine områder (e.g. Finstad et al. 2005, Pemberton 1976b, Middlemas et al. 2009, Jensen & Rikardsen 2012, Davidsen et al. 2014). Innen fjorder ser det ut til at sjøørret postsmolt har en preferanse for å være nær land heller enn å utnytte mer åpne pelagiske områder midtfjords (Thorstad et al. 2004, 2007, Jensen et al. 2014). Gjennomsnittlig avstand til land for postsmolt i en fjord umiddelbart etter at de kom ut i fjorden var 125 m (Thorstad et al. 2004). Likedan ble sjøørret i en skotsk fjord (sea loch) hovedsakelig fanget nærmere land enn 200 m (Pemberton 1976b). I undersøkelser i Nord-Norge tydet resultatene på at sjøørreten hovedsakelig oppholdt seg i de indre og varmere deler av fjorden om sommeren, i motsetning til sjørøye som vandret til ytre og kaldere områder av fjorden (Rikardsen et al. 2007, Jensen et al. 2014).

I noen undersøkelser er det funnet at postsmolt av laks vandret nær kystlinja (Lacroix et al. 2004). I andre undersøkelser ble postsmolten funnet både i midten av bukter og fjorder og nærmere land (Thorstad et al. 2007, Davidsen et al. 2009, Kocik et al. 2009). Thorstad et al. (2007) konkluderte med at laksesmolt vandret i midten av fjorden like gjerne som ved land, men med stor individuell variasjon. Resultatene tydet imidlertid på at det var noen mønstre i vandringsrutene som ble benyttet, med flere fisk som benyttet den ene siden av

fjorden enn den andre. Det er ikke kjent om dette mønsteret var påvirket av miljøfaktorer, som for eksempel vannstrømmer i fjordsystemet. For voksen laks som returnerer til elvene er det vist at den horisontale fordelingen i fjorden kan påvirkes av vindpåvirket spredning av elvevannet i fjorden (Davidsen et al. 2013). Det er gjort få undersøkelser der vandringsmønsteret til sjørret og laks sammenlignes i samme område i den samme tidsperioden. En slik undersøkelse ble imidlertid gjennomført av Thorstad et al. (2007), og viste at postsmolt laks fordelte seg både langs land og i midten av fjorden, mens sjørreten hovedsakelig ble registrert nær land.

Bjørn et al. (2011) fant at kopepoditter var fordelt både i pelagiske og littorale deler av en norsk fjord, og at postsmolt av både laks og sjørret hadde risiko for å smittes. Ved noen lokaliteter fant de imidlertid forskjeller i lakselusnivå på fisk som ble holdt i bur nær land og i pelagiske områder.

Hvis lakselus er ujevnt horisontalt fordelt i kystområdene, for eksempel på grunn av strømmønstre, ferskvannstilførsel og andre påvirkninger, kan er forskjell i horisontal habitatbruk mellom laks og sjørret medføre forskjeller i lakselusnivå mellom artene. Hvis det er større tetthet av luselarver nær land kan det medføre høyere lakselusnivå for sjørret enn for laks, hvis sjørreten i større grad oppholder seg i disse områdene. Fordeling av lakselus og vandringsmønstre og habitatbruk hos fisken kan være komplekse, variable i tid og være forskjellig mellom ulike kystområder. Det er derfor ikke åpenbart i hvilken grad forskjeller i horisontal habitatbruk mellom postsmolt laks og sjørret kan medføre forskjeller i lusenivå.

11.6 Kan forskjeller i vertikal habitatbruk (dybde og salinitet) mellom laks og sjørret påvirke lakselusnivåene?

Kopepodittene er det infektive stadiet av lakselus, og disse larvene ser ut til å være konsentrert nær vannoverflata, i de øverste 3 m av vannkolonnen om dagen, og litt dypere om natta (Heuch 1995, Heuch et al. 1995, Hevrøy et al. 2003, **boks 4**). En fisk som svømmer nær overflata vil derfor være mer sårbar for å få lakselus enn de som oppholder seg på dypere vann. Nær kysten i områder der det er et overflatelag med ferskvann på grunn av snøsmelting og/eller stor vannføring i elvene om våren, befinner kopepodittene seg dypere i vannsøylen, der vannet er saltet og det dermed er bedre egnede miljøforhold for dem (**boks 4**). I slike tilfeller vil en fisk som svømmer nær overflata være mindre sårbar for lakselus enn de som svømmer dypere. Eksponeringen for lakselus vil uansett bli påvirket av hvilke dybder fisken svømmer på.

Postsmolt laks svømmer vanligvis nær overflata (1-3 m dybde) i tidlig fase av sjøvandringen, men har dykk ned til minst 6,5 m dybde (LaBar et al. 1978, Davidsen et al. 2008, Plantalech Manel-la et al. 2009). De svømmer nærmere overflata om natta (0-0,5 m) enn om dagen (McCleave 1978, Reddin et al. 2006, Davidsen et al. 2008). Ulike faktorer som predasjonsrisiko (fuglepredatorer fra lufta og fiskepredatorer fra dypet), orienteringsmekanismer og spising kan alene eller sammen påvirke dybdebruk for laksen i sjøen (Thorstad et al. 2012). Det kan også hende postsmolt laks foretrekker å svømme på dybder som medfører mest mulig effektiv energibruk, enten for bevegelsessevne eller for fundamentale metabolske og fysiologiske prosesser. I en kald, norsk fjord (7-12 °C), så den vandrende postsmolten ut til å velge det varmeste vannlaget som var tilgjengelig (Plantalech Manel-la et al. 2009). I denne fjorden var det et tynt ferskvannslag ved overflata, men smolten viste ikke noen preferanse for spesifikke saliniteter og beveget seg ofte mellom lag med ulik salinitet, og ved vandringsdybden deres var det en gjennomsnittlig salinitet på 19 (Plantalech Manel-la et al. 2009). Dybdefordeling hos postsmolt laks kan være en avveining mellom summen av fordeler og kostnader ved å oppholde seg i ulike dybdelag med ulike karakteristikk (Thorstad et al. 2012).

Sjørørret postsmolt er, på samme måte som laks, registrert i de øvre 1-3 m av vannkolonnen, med noen få individ med gjennomsnittsdyp ned til 4-5 m (Gjelland et al. 2014). Også større sjørørret (kroppslengde 37-65 cm) ble hovedsakelig registrert i de øvre 1-3 m (Rikardsen et al. 2007) eller øvre 5 m (Sturlaugsson & Johannsson 1996, teknisk rapport) av vannkolonnen, men med korte dykk ned til 26-28 m. Sjørørret med lakselus så ut til å oppholde seg noe nærmere vannoverflata (Gjelland et al. 2014). Rikardsen et al. (2007) fant en tendens til at sjørørreten var dypere om dagen enn om natta, men undersøkelsen ble gjennomført om sommeren i Nord-Norge der nettene var lyse og det var relativt små forskjeller i lys mellom natt og dag. Det er generelt få undersøkelser av dybdebruk hos sjørørret i sjøen.

For å oppsummere så svømmer både laks og sjørørret nær overflata i sjøen, der lakseluslarvene gjerne også befinner seg. De vertikale forflytningene mellom dag og natt ser ut til å være i motsatt retning for laksen og kopepodittene, ved at kopepodittene er nærmere overflata om dagen, mens laksen er nærmere overflata om natta. Dette kan bety at postsmolt laks svømmer gjennom laget med de største tetthetene av kopepoditter to ganger i døgnet. For sjørørret er døgnvandringer i sjøen ikke godt nok undersøkt.

I kystområder med overflatelag av ferskvann og økt salinitet med økt dybde, kan nivå av lakselus på laks og sjørørret bli betydelig påvirket av variasjon i dybdebruk både hos fisken og luselarvene selv på en fin skala. I en vannsøyle med trinnvis økning i salinitet med dybde samlet kopepodittene seg i eller like nedenfor sjikt med endringer i salinitet, uavhengig av lysforhold (Heuch 1995). Det er behov for mer kunnskap om dybdebruk både hos laks og sjørørret, men særlig hos sjørørret, for å kunne evaluere hvordan eventuelle forskjeller i deres dybdebruk kan påvirke om de har ulik risiko for lakselusinfestasjon.



Vill postsmolt laks fanget med trål i sjøen utenfor Irland. Foto: Patrick G. Gargan

11.7 Reflekterer lus på sjøørret som samles inn for overvåking lusenivået på laks med hensyn på fiskens progresjon fra elvemunningen og varighet på eksponering for lus?

Når konklusjoner trekkes om lakselusnivå basert på villfisk samlet inn for overvåking, er det nødvendig å ha informasjon om hvor lenge fisken har vært i sjøen og dermed blitt utsatt for lakselus. Rasktvandrende laks kan for eksempel allerede ha rukket å vandre gjennom kystområdene og ut til åpent hav før lakselus de har fått i kystområdene har utviklet seg til de mest skadelige preadulte og voksne stadiene (Sivertsgård et al. 2007). Det er også viktig å vite hvor lenge fisk som fanges for overvåking i kystområdene har oppholdt seg i elvemunninger, hvor de kan ha oppholdt seg i ferskvann og brakkvann og dermed vært mer beskyttet mot lakselus, og hvor lenge de har oppholdt seg i fullt sjøvann. Lakselusnivåene kan også være påvirket av om fisken har returnert prematurt til ferskvann og dermed mistet lusene før de har vandret tilbake til mer marine områder igjen (se kapittel 7.4.1). Forskjeller mellom laks og sjøørret i progresjon i vandringen fra elvene kan dermed påvirke nivåene av lakselus når de fanges for overvåking på ulike steder i kystområdene.

Sjøørret postsmolt i en dansk fjord hadde redusert progresjon etter at de kom ut i sjøen sammenlignet med nedvandringen i elva (Aarestrup et al. 2014). Progresjonen den første tiden i sjøen var gjennomsnittlig $3,2 \text{ km dag}^{-1}$, eller $0,02 \text{ kroppslengder s}^{-1}$ (Aarestrup et al. 2014). I en norsk fjord ble vill sjøørret postsmolt merket med akustiske sendere registrert 9 km fra slippstedet i elvemunningen gjennomsnittlig 18 dager etter slipp (tilsvarer en progresjon på $0,07 \text{ km t}^{-1}$, eller $0,11 \text{ kroppslengder s}^{-1}$, Finstad et al. 2005). Klekkeriprodusert laks i den samme undersøkelsen hadde en mye raskere progresjon, og brukte kun 28 timer før de ble registrert på det samme stedet 9 km fra elvemunningen (tilsvarer en progresjon på $0,54 \text{ km t}^{-1}$, eller $0,41 \text{ kroppslengder s}^{-1}$, Finstad et al. 2005).

I en senere undersøkelse i samme området brukte ville sjøørret postsmolt gjennomsnittlig 15 dager på å nå det samme stedet med akustiske lyttestasjoner 9 km fra elvemunningen (tilsvarer $0,03 \text{ km t}^{-1}$, eller $0,06 \text{ kroppslengder s}^{-1}$, Thorstad et al. 2007). Villaks hadde en raskere progresjon, og brukte 6 dager på å nå lyttestasjonene 9 km fra elvemunningen (tilsvarer $0,07 \text{ km h}^{-1}$, eller $0,53 \text{ kroppslengder s}^{-1}$). I begge undersøkelser var det en mindre andel sjøørret enn laks som ble registrert ved lyttestasjoner 37 km og mer fra elvemunningen (Finstad et al. 2005, Thorstad et al. 2007).

På grunn av forskjeller mellom artene i progresjon kan sjøørret ha hatt en lengre eksponeringstid for lakselus enn laks når de fanges på et gitt sted i sjøen for overvåking. Imidlertid kan sjøørreten ha tilbrakt lengre tid i brakkvann enn i mer saltholdige områder etter at de forlot elva, og dermed blitt mindre eksponert for lakselus.

Siden sjøørreten typisk forblir i de nære kystområdene og gjerne nær elva de kommer fra, så reflekterer ikke nødvendigvis sjøørreten den totale luserisikoen som laksen utsettes for, som vandrer hele strekningen gjennom fjordene og kystområdene til havet. Overvåking i midtre og indre deler av fjorder reflekterer ikke nødvendigvis lakselusnivåene i de ytre områdene, som kan være forskjellig fra indre områder. Hvis det er oppdrettsfri områder i de indre kystområdene, kan lusenivåene være høyere i de ytre områdene, og overvåking av sjøørret i indre kystområder kan dermed underestimere det totale lusenivået for laks. Gitt at sjøørreten i mange tilfeller ikke vandrer lange avstander fra elvemunningene i de første ukene av sjøvandringen, vil et overvåkingsprogram basert på fangst av sjøørret i ytre fjorder primært samle inn sjøørret fra nærliggende elver, og dermed ikke reflektere eksponeringen for lus for fisk som vandrer fra elver innerst i fjordområdet. Gjennom innsamling i laksens utvandningsperiode kan større og eldre sjøørret i større grad enn sjøørret postsmolt ha vandret ut i mer salt vann, og kan ha unge stadier av lus som reflekterer lak-

selusnivået i denne perioden. I noen områder er det ikke noen stor grad av brakkvann i sjøen utenfor elvene, og da vil fisken komme raskt ut i fullt sjøvann når de forlater elva.

For å oppsummere så vil verken postsmolt av sjøørret eller eldre sjøørret nødvendigvis alene reflektere vandringsatferd og det resulterende lakselusnivået på postsmolt av laks. Det er dermed nødvendig å samle inn både sjøørret postsmolt og eldre sjøørret for å oppnå så god informasjon som mulig om lakselusnivået som en utvandrende laks utsettes for i et gitt område.

11.8 Diskusjon

Innsamling av sjøørret skaffer verdifulle data om lakselusnivå over tid, og mellom ulike områder, som også er relevante for postsmolt laks. Gjennomgangen i dette kapitlet viser imidlertid at det er ulike karakteristikk ved sjøørret og laks som kan medføre at de i ulik grad utsettes for lakselus.

For å bruke sjøørret som indikator på kvantitative nivå av lakselus hos laks er det nødvendig å bruke lokal kunnskap for å vurdere (1) hvordan kroppsstørrelsen til innsamlet sjøørret kan påvirke lusenivåene sammenlignet med postsmolt laks, (2) om vandringen foregår til samme tid for de to artene, (3) hvilke områder sjøørreten kan ha brukt i perioden før de ble samlet inn, (4) hvordan ferskvannslag og brakkvann i området og fiskens dybdebruk kan ha påvirket resultatene, og (5) muligheten for at sjøørreten har oppholdt seg i lengre tid i indre områder, nær land og i ferskvannspåvirkede områder. Det er også behov for å bruke lokal kunnskap for å vurdere om sjøørret fanget på et gitt sted reflekterer lakselusnivåene i hele utvandningsruten til laksen fra elvemunningene til ytre kystområder.

For sjøørret om våren som er større og eldre enn postsmolt er det uforutsigbart hvor lenge de har oppholdt seg i sjøen før de ble fanget. Noen kan ha vært i sjøen gjennom hele vinteren og våren (se kapittel 2). Større sjøørret kan imidlertid ha forflyttet seg over større områder og mellom flere ulike habitattyper i perioden før de ble fanget sammenlignet med postsmolt. Eldre sjøørret kan derfor mer effektivt bidra med data som reflekterer lusenivået i større regioner enn postsmolt. Eldre sjøørret kan dermed være mer egnede indikatorer på lokale lakselusnivå enn sjøørret postsmolt fanget langs vandringsruten til laksesmolten. Ved å sortere lakselus på eldre sjøørret som samles inn i ulike livsstadier, er det mulig å bruke modeller som forutsier hvilke perioder sjøørreten har fått på seg lusene, noe som vil bidra med verdifull informasjon om det generelle lusenivået i området.

For å øke presisjonen i bruk av data fra sjøørret som indikator på kvantitative nivå av lakselus på laks, er det behov for å analysere data fra postsmolt og eldre sjøørret separat, og også å skille mellom de ulike utviklingsstadiene av lakselus. Sjøørret som indikatorer kan ikke brukes alene for å evaluere lusenivåene til postsmolt laks, men data fra sjøørret kan brukes sammen med andre metoder for å analysere det generelle lusenivået. Siden sjøørretbestander er i tilbakegang og på lave nivå mange steder, er det behov for å utvikle metoder for å fange fisk i live slik at de kan slippes ut igjen uskadd etter at lusenivået er registrert.

Økt kunnskap om atferd og habitatbruk hos laks og sjøørret vil bedre presisjonen i bruk av sjøørret som indikator for kvantitative lusenivå hos laks. Det er derfor behov for undersøkelser som sammenligner vandringshastighet, progresjonsrater og horisontal habitatbruk mellom de to artene. I tillegg er det behov for økt kunnskap om dybdebruk, særlig hos sjøørret. Det er også behov for undersøkelser av mulige forskjeller i motstandsdyktighet mot lakselus mellom de to artene og mellom bestander.

11.9 Oppsummering og konklusjoner

- For å bruke sjøørret som indikator på lokale nivå av lus på laks, er det viktig å vurdere om de to artene i lik grad blir smittet med og er sårbare for lakselus.
- Undersøkelser som har sammenlignet immunresponser mot lakselus hos sjøørret og laks har delvis vist motsatte resultater mellom undersøkelser. De fysiologiske responsene og skadene på grunn av lakselus (beskrevet i kapittel 6 og 7) synes imidlertid å være like for de to artene.
- Fiskens kroppsstørrelse påvirker nivået av lakselus. Antallet lakselus på en fisk øker gjerne med økende fiskestørrelse fordi de har større kroppsoverflate. Kroppsoverflaten øker med kvadratet av fiskelengde, og antallet lus vil dermed øke i større grad enn proporsjonalt med fiskens lengde. Hvis sjøørret som fanges for overvåking er større enn laksen de skal representere, kan de ha et større antall lakselus.
- Nivå av lakselus avhenger av tidspunktet når fisken kommer ut i sjøen. Om tidspunktet for ankomst til sjøen er forskjellig mellom postsmolt av laks og sjøørret, varierer mellom vassdrag. I noen vassdrag kan sjøørreten ha en mer utstrakt utvandningsperiode. Eldre sjøørret kan ha vært i sjøen gjennom hele vinteren, eller kan nylig ha kommet ut i sjøen. Hvis sjøørret brukes som indikator på lusenivå hos laks er det viktig å ha informasjon om hvor lenge fisken har vært i sjøen og potensielt kan ha blitt eksponert for lakselus.
- Lakselusenes evne til å feste seg til fisken kan påvirkes av hastigheten på vannstrømmen rundt fisken. Postsmolt laks kan generelt ha høyere svømmehastigheter enn sjøørret postsmolt, og dette kan redusere kopepodittenes evne til å feste seg til laks sammenlignet med sjøørret. Større sjøørret kan ha kapasitet til høyere svømmehastigheter enn postsmolt. Undersøkelser av de faktiske svømmehastighetene som fisken bruker, og hvordan dette kan påvirke lusenivået deres, er få.



Modifisert kilenot som brukes til å fange sjøørret for overvåking av lakselus i Hardangerfjorden. Foto: Bjørn T. Barlaup

- Hvis luselarvene er ujevnt fordelt i kystområdene på grunn av vannstrømmer, ferskvannstilførsel og andre miljøfaktorer, kan forskjeller i habitatbruk mellom laks og sjøørret medføre ulike nivå av lakselus mellom artene. Høyere lusnivå i strandnære områder kan medføre mer lus på sjøørreten enn på laksen hvis sjøørreten bruker disse områdene i større grad. Fordeling av lakselus og fiskens vandringsruter kan imidlertid være komplekse og variere over tid og mellom områder.
- Laks og sjøørret svømmer generelt nær overflata, der kopepodittene også gjerne befinner seg. I kystområder med et ferskvannslag øverst kan kopepodittene samle seg dypere i vannkolonnen der det er høyere salinitet. I områder med ferskvann på overflata og økt salinitet med dybde, kan det være små variasjoner i dybdebruk hos fisken og kopepodittene som avgjør mengden lus på fisken.
- På grunn av saktere progresjon i kystområdene kan sjøørret postsmolt ha en lengre eksponeringsperiode for lakselus enn postsmolt laks fanget på samme overvåkingslokalitet. Sjøørreten kan imidlertid oppholde seg i lengre tid i brakkvann utenfor elvemunningene enn i områder med høyere salinitet. Siden sjøørret postsmolt i større grad oppholder seg nær elva de kommer fra, representerer de ikke nødvendigvis det totale lusnivået laksen utsettes for under hele utvandringen gjennom kystområdene til åpent hav. Ved overvåking under utvandningsperioden for laks kan eldre sjøørret i større grad ha vandret lengre ut i kystområdene og til områder med høyere salinitet, og de tidligste stadiene lakselus på disse kan reflektere lusnivået i denne tidsperioden. Dette vil imidlertid avhenge av lokale forhold. I noen områder er det ikke mye brakkvann utenfor elvene, og fisken kan komme umiddelbart ut i høy salinitet når de kommer fra elva.
- Verken sjøørret postsmolt eller eldre individ alene reflekterer ikke nødvendigvis atferd og nivå av lakselus hos postsmolt laks. Det er derfor viktig å samle inn både postsmolt og eldre sjøørret for å oppnå så fullstendig informasjon som mulig om lakselusnivåene hos postsmolt laks.
- Innsamling og analyser av sjøørret frambringer data på lakselusnivå mellom ulike områder og over tid som også er relevante og verdifulle for vurdering av risiko for effekter av lakselus på laks. Forskjeller i vandringsatferd og habitatbruk i sjøen mellom sjøørret og laks kan imidlertid medføre at artene har ulik risiko for å få lakselus.
- For å bruke sjøørreten som en indikator for infeksjonsrisiko og konklusjoner om lusnivå hos laks, bør kunnskap om lokale miljøforhold benyttes til å vurdere (1) hvordan kroppsstørrelse hos sjøørreten som fanges for overvåking kan påvirke lusnivået sammenlignet med mindre postsmolt av laks, (2) om utvandringen fra ferskvann til sjøen hos de to artene skjer til samme tid, (3) varigheten på eksponering for lakselus, (4) hvilke områder sjøørreten har vandret gjennom og oppholdt seg i før de ble fanget, (5) hvordan ferskvannslag, brakkvann og fiskens vertikale vandringer i området kan ha påvirket lusnivåene, og (6) om sjøørreten som fanges kan ha oppholdt seg lengre tid i ferskvannspåvirkede områder nær elvene.
- For å øke presisjonen ved bruk av sjøørret som indikator på lusnivå hos laks, er det behov for å analysere data for postsmolt og større sjøørret hver for seg, og for å analysere de ulike lusestadiene hver for seg.
- Sjøørret kan ikke brukes i overvåking alene for å vurdere lusnivå hos laks, men kan brukes sammen med andre metoder for å analysere generelle lusnivå.

11.10 Kunnskapsbehov

- For å bedre presisjonen ved bruk av sjøørret som indikator for estimat av lusnivå hos laks, er det behov for flere undersøkelser som sammenligner vandringshastighet, vandringsruter, progresjon og habitatbruk mellom artene. Hos sjøørret er det behov for slik informasjon både for postsmolt og eldre fisk. I tillegg er det behov for økt kunnskap om dybdebruk, særlig hos sjøørret. Det er også behov for undersø-

kelser av mulige forskjeller i resistens mot lakselus mellom de to artene og mellom bestander.

Boks 4 Atferd og salttoleranse hos lakselus

Kopepodittene, som er det infektive stadiet av lakselus der de må finne en vertsfisk for å overleve, har en vertikal døgnvandring i vannkolonnen ved at de samler seg nær overflata om dagen (øverste 0-3 m) og sprer seg ned til dypere vannlag om natta (ned til 3-7 m). Dette synes å være styrt av lys (Heuch et al. 1995). Kopepoditter som ble holdt i homogen salinitet i eksperimenter samlet seg nær overflata som en respons på 1 time med lys ovenfra, og de spredte seg nedover i vannkolonnen som en respons på 4 timers mørke (Heuch 1995). Denne fordelingen av lakselus ble bekreftet av observasjoner av oppdrettslaks som ble holdt i merder, der laks holdt på 0-4 m dyp hadde mer lakselus enn de som ble holdt på dypere vann (4-8 m og 8-12 m, Hevrøy et al. 2003).

I en feltinnsamling ble naupliuslarver funnet dypere enn kopepodittene (8-9 m dybde), og de hadde mindre variasjon i dybde mellom dag og natt (Heuch et al. 1995). I en vannkolonne med trinnvise økninger i salinitet med dybde, samlet kopepodittene seg ved eller like nedenfor dyp der det var sjikt med trinnvis endring i salinitet, uavhengig av lysforhold (Heuch 1995).

Både naupliuslarver og kopepoditter har blitt observert å svømme aktivt oppover i vannkolonnen, etterfulgt av en passiv fase der de synker igjen (Wootten et al. 1982). Kopepoditter kan forsøke å unngå saliniteter < 27 promille ved endringer i både svømme- og synkeatferd (Bricknell et al. 2006).

Lakselus er marine parasitter og kan ikke fullføre livssyklusen ved lav salinitet eller i ferskvann. I laboratorieundersøkelser foregikk ingen eggutvikling ved salinitet på 10 promille ved vanntemperaturer på 12 °C og 10 °C (Wootten et al. 1982, Johnson & Albright 1991a). Ved salinitet på 15 promille utviklet eggene seg, men produserte ikke aktive naupliuslarver (Johnson & Albright 1991a). Ved høyere salinitet (20-30 promille), ble aktive naupliuslarver produsert, men ved salinitet mellom 20 og 25 promille døde de fleste naupliuslarvene ved overgangen til kopepodittstadiet. Kopepoditter ble produsert ved salinitet 30 (Johnson & Albright 1991a).

Kopepoditter overlevde i mindre enn én dag ved salinitet 10 eller mindre. Ved høyere salinitet (15-30 promille) og vanntemperaturer på 5, 10 og 15 °C overlevde de gjennomsnittlig mellom 2 og 8 dager (Johnson & Albright 1991a). Bricknell et al. (2006) fant at overlevelse hos frittsvømmende kopepoditter var betydelig redusert ved saliniteter < 29 promille. Om de satt fast på en vert eller ikke hadde ingen betydning for overlevelsen hos kopepoditter ved lav salinitet, men redusert salinitet så ut til å redusere kopepodittenes evne til å forbli fastsittende på verten (Bricknell et al. 2006). Eksponering for lave saliniteter reduserte kopepodittenes påfølgende evne til å feste seg til en vertsfisk, og det ble foreslått at dette kunne skyldes at lav salinitet reduserte kopepodittenes evne til å oppdage og respondere på nærværet av en vertsfisk (Bricknell et al. 2006). Synkehastigheter i vannkolonnen var også raskere ved redusert salinitet (Bricknell et al. 2006). Voksne lakselus overlevde gjennomsnittlig 9,5 dager etter at de ble fjernet fra vertsfisken ved salinitet på 10 promille og vanntemperatur 10 °C (Johnson & Albright 1991a).

Lakselus festet på voksne laks var levedyktige opp til 6 dager når en returnerende laks ble overført

fra sjøvann til ferskvann, men de fleste lusene var kun levedyktige de første 48 timene (McLean et al. 1990). I motsetning til dette resultatet fant Finstad et al. (1995) at lakselus overlevde og ble værende på vill sjørøye som returnerte til ferskvann opp til tre uker i ferskvann.

12 Konklusjoner

I denne rapporten er kunnskap om effekter av lakselus på sjøørret oppsummert. Hovedformål med rapporten er å vurdere effekter av lakselus på sjøørret. Publiserte undersøkelser som er gjennomgått omfatter alt fra laboratorie- og feltundersøkelser av effekter på individuelle fisk til undersøkelser av bestandseffekter i naturen.

Undersøkelsene som er vurdert viser at lakseoppdrett øker mengden lus i sjøen, og at lakselus i intensive oppdrettsområder har påvirket sjøørretbestander negativt. Effektene av lakselus på sjøørret kommer til uttrykk som økt dødelighet og redusert vekst i sjøen. Disse konklusjonene baseres på omfattende undersøkelser av effekter av lakselus og inkluderer:

- 1) Undersøkelser av individuelle sjøørret i laboratorie- og feltundersøkelser som dokumenterer (i) vevsødeleggelse, (ii) problemer med osmoregulering og andre fysiologiske stressresponser, (iii) redusert vekst, og (iv) økt sårbarhet for sekundære infeksjoner og redusert sykdomsmotstand. En eller flere av disse effektene er ofte rapportert som resultat av høye nivå av lakselus.
- 2) Undersøkelser som dokumenterer prematur tilbakevandring til ferskvann av sjøørret med høye nivå av lakselus. Prematur tilbakevandring kan medføre økt overlevelse og redusert lusenivå for individer, men reduserer vekstpotensialet og dermed potensiell framtidig reproduksjon fordi tiden de oppholder seg i sjøen blir redusert. Sjøørret med betydelige skader i skinnen kan også være mer sårbare for sopp og bakterieinfeksjoner i ferskvann enn uskadd fisk.
- 3) Undersøkelser basert på fangststatistikk og rutinemessig bestandsovervåking ved bruk av fiskefeller som har vist endringer i bestandsstørrelser og endrede livshistoriekarakteristikk knyttet til lakselus.
- 4) Overvåking av lusenivå hos vill fisk.
- 5) Sammenligning av lusenivå i oppdrettsintensive og mindre oppdrettsintensive eller oppdrettsfrie områder.
- 6) Indikasjoner på bestandseffekter hos sjøørret basert på overvåking av lakselusnivå i feltundersøkelser sett i sammenheng med terskelnivå for fysiologisk stress og dødelighet hos individuelle fisk fastsatt ut fra eksperimentelle undersøkelser.

Kombinert kunnskap fra undersøkelsene som er gjennomgått i denne rapporten viser at lakselus har hatt en generell negativ effekt på sjøørret i intensivt oppdrettede områder i Irland, Skottland og Norge. Prematur tilbakevandring til ferskvann, redusert vekst og økt dødelighet i sjøen på grunn av økte lakselusnivå innebærer reduksjon i antall og kroppsstørrelse for sjøørret som vandrer tilbake til ferskvann for gyting, og et redusert eller eliminert høstbart overskudd for sportsfiske og kommersielt fiske.

• **Kvantifisering av dødelighet på grunn av lakselus**

Lakselusnivå varierer over tid og mellom ulike lokaliteter i områder med oppdrettsanlegg. Undersøkelser oppsummert i denne rapporten har vist at særlig sjøørret som bruker områder opp til 30 km fra oppdrettsanlegg kan bli negativt påvirket av lakselus, men at sjøørret lengre unna også kan bli påvirket fordi lakseluslarvene kan bli transportert med strømmen mer enn 100 km fra opprinnelsesstedet. Spredningsdistanse av lakselus i planktonfasen er lokalt variabel og avhenger av lokale miljøforhold og variasjon i både tidevannsstrømmer og vindpåvirket sirkulasjon. Reduksjonen i ville sjøørretbestander på grunn av økt dødelighet og redusert vekst forårsaket av lakselus i oppdrettsintensive områder kan i de fleste tilfeller ikke kvantifiseres på grunn av mangel på felldata og undersøkelser av bestandseffekter av lakselus. Når det konkluderes med generelt negative effekter av lakselus på ville bestander, må det også påpekes at det kan være stor variasjon i gytebestander av sjøørret mellom år også av andre årsaker enn lakselus fra oppdrettsanlegg. Det er vist at effekter

av lakselus potensielt kan være betydelige, men effekter på ville bestander er vanskelig å isolere fra andre mulige påvirkningsfaktorer.

Omfattende storskala feltundersøkelser av vekst og overlevelse hos grupper av fisk som er kjemisk beskyttet mot lakselus sammenlignet med ubeskyttede kontrollgrupper har muliggjort en tallfesting av dødelighet på grunn av lakselus. Slike undersøkelser er kostbare, arbeidskrevende, tar lang tid og de kan underestimere effekten av lakselus av to årsaker. For det første gir middelet som tilsettes fiskeforet (emamectin benzoate) ikke nødvendigvis full beskyttelse for alle individene i den behandlede gruppen, siden dette forutsetter at fisken spiser en tilstrekkelig mengde pellets. For det andre er slike undersøkelser basert på klekkeriproduert laks for å kunne inkludere et stort nok antall fisk. På grunn av forskjeller i størrelse og egenskaper mellom klekkeriproduert og vill laksesmolt krever overføring av resultater fra slike eksperimenter til ville bestander nøye vurdering. Slike undersøkelser er også avhengig av gjenfangster av returnerende fisk, enten fra kommersielt fiske, sportsfiske eller fra fangstfeller. Selv om dette er vitenskapelig og logistisk krevende å oppnå, så har det vært mulig å gjennomføre slike undersøkelser, og de har vært viktige for en objektiv tallfesting av potensielle effekter av lakselus på ville laksebestander. Det finnes få slike undersøkelser av sjøørret, men det er flere relevante undersøkelser av laks som er gjennomført i flere elver og over flere år i både Irland og Norge (Jackson et al. 2011a,b, 2013, 2014, Gargan et al. 2012, Krkošek et al. 2013, 2014, Skilbrei et al. 2013). Alle undersøkelsene har resultert i større gjenfangstandeler for returnerende laks av de som har blitt beskyttet mot lakselus enn av ubeskyttede kontrollgrupper, men ikke på hver lokalitet hvert år. Relativ risiko, altså overlevelse i behandlet gruppe / overlevelse i ubehandlet gruppe fra slipp som smolt til retur til elvene som voksne for gyting, er gjennomsnittlig estimert til 1.14-1.41:1 i de ulike undersøkelsene. Metaanalyser og langtidsundersøkelser, og like resultat fra et økende antall undersøkelser, støtter at dette er nivå av ekstra dødelighet (dvs. 12-29 % færre voksne gytefisk) som kan forventes for laksebestander i oppdrettsintensive områder. Resultater fra metaanalyser som inkluderte alle publiserte undersøkelser viste at beskyttelse mot lakselus hadde en betydelig positiv effekt på overlevelse fra smoltstadiet til de returnerte som voksne gytefisk, med en relativ risiko i form av overlevelse i behandlet gruppe i forhold til overlevelse i ubehandlet gruppe på 1.29:1 eller 1.41:1 (Krkošek et al. 2013, 2014). Dette tilsvarer i følge forfatterne en reduksjon i antall gytefisk som returnerer til elvene på 34-39 %, eller med andre ord, en redusert overlevelse fram til gyting på omlag en tredjedel.

Laksesmolt vandrer gjennom oppdrettspåvirkede områder langs kysten kun om våren og befinner seg i disse områdene i en periode på noen dager eller uker på vei til oppvekstområdene i havet (Thorstad et al. 2011, 2012). Undersøkelser av laks i havet, inkludert informasjon om forekomst av chalimus og preadulte stadier av lakselus, tyder på vedvarende men lave nivå av reinfestering av fisk med lakselus når de er i åpent hav (Jacobsen & Gaard 1997, Todd et al. 2000). Dødelighet på laks forårsaket av lakselus som funnet i undersøkelser referert til i avsnittet ovenfor kan betraktes som minimumsestimat for dødelighet hos sjøørret på samme lokaliteter, hvis beskyttede og ubeskyttede grupper av sjøørret hadde blitt sammenlignet. Sjøørret vil normalt oppholde seg i uker, måneder og i noen tilfeller år i kystområder der lakseoppdrett typisk kan medføre høye tettheter av luselarver, og blir dermed sannsynligvis mer utsatt for negative effekter av lakselus enn laks. Sjøørreten blir også værende i kystområdene senere på våren og om sommeren sammenlignet med laksesmolt, og blir dermed også mer eksponert for økte mengder lakselus utover i sesongen. Sjøørreten kan også bli værende i sjøen i lengre perioder enn den kjemiske beskyttelsen virker (f.eks. emamectin benzoate, som kanskje er effektiv i 1-2 måneder, Stone et al. 2002, se kapittel 10). Resultater fra slike undersøkelser som benytter kjemisk beskyttelse mot lakselus vil dermed trolig underestimere potensialet for dødelighet på grunn av lakselus. Det finnes kun én publisert undersøkelse der sjøoverlevelsen er sammenlignet mellom sjøørret som er kjemisk beskyttet mot lakselus og ubeskyttede kontrollgrupper

(Skaala et al. 2014a). Denne undersøkelsen viste generelt en lav overlevelse fra slipp til sjøørreten returnerte til elva, med 3,41 % overlevelse for beskyttet fisk og 1,76 % overlevelse for ubeskyttet kontrollfisk. Selv om disse overlevelsene er lave, så er de signifikant forskjellige mellom gruppene og viser i hvilken grad gytebestander av sjøørret kan reduseres på grunn av ekstra dødelighet forårsaket av lakselus (i dette tilfellet nesten en halvering).

Generelt er effekter av lakselus på sjøørret, som oppsummert i denne rapporten, relativt lik effekter av lakselus vist i lignende undersøkelser av laks, særlig når det gjelder effekter på individuelle fisk (Finstad & Bjørn 2011, Finstad et al. 2011). På grunn av forskjeller i livshistorie mellom artene og ulik habitatbruk under sjøoppholdet, forventes lakselus å være mer utsatt for redusert sjøoverlevelse og vekst på grunn av lakselus enn laks. Hos sjøørret kan disse effektene i noen grad reduseres hvis de returnerer til brakkvann og ferskvann og bruker disse områdene som tilfluktssted mot lakselus for å overleve. Det er imidlertid en uunngåelig kostnad ved en slik strategi knyttet til reduserte vekstmuligheter i sjøen for de individene som overlever, som kommer til uttrykk som redusert reproduksjon.

- **Mulige effekter av økt dødelighet og redusert vekst i sjøen på bestandsnivå og for ørreten som art**

I motsetning til tetthetsavhengig dødelighet som foregår i ferskvann, særlig i de første stadiene etter klekking, ser det ikke ut til at dødelighet hos sjøørret og laks i sjøfasen er tetthetsavhengig. Dødelighet i ferskvannsfasen kan derfor ha en *bestandsregulerende* effekt, mens dødelighet i sjøfasen (inkludert dødelighet som skyldes lakselus) ikke er regulerende men kan ha en *bestandsreduserende* effekt (se for eksempel Milner et al. 2003, Einum & Nislow 2011). Økt dødelighet i ferskvannsfasen kan, i varierende grad, bli kompensert for ved økt vekst og overlevelse for gjenværende individer, mens det er ingen kompenserende mekanismer for økt dødelighet i sjøfasen. Økt dødelighet i sjøfasen, som dødelighet forårsaket av lakselus, kan resultere i en proporsjonal reduksjon i antall voksne fisk. Siden sjøørret i større grad er hunner enn hanner, vil økt dødelighet i sjøfasen potensielt kunne redusere rekrutteringen mer negativt enn om kjønnsbalansen hadde vært lik.

Den store forekomsten og geografiske utbredelsen av ferskvannsstasjonær ørret (Klemetsen et al. 2003) medfører at en marin påvirkningsfaktor som lakselus ikke kan øke faren for at ørreten utrykkes som art. Siden ørreten er en delvis anadrom art, vil imidlertid redusert vekst og økt dødelighet i sjøen redusere fordelene med sjøvandring for individer i anadrome bestander, og dette kan føre til seleksjon mot anadromi i områder med høye lusnivå (se kapittel 10). I ekstreme tilfeller kan redusert vekst og økt dødelighet i sjøen resultere i tap av lokale sjøørretbestander, særlig i vassdrag som har ugunstige forhold i ferskvann for ørret i enkelte perioder av året. For større vassdrag med brukbare forhold for sjøørret gjennom hele året er det trolig ikke en stor risiko for totalt tap av ørretbestander, men en betydelig reduksjon eller tap av anadrom livshistoriestrategi (dvs. sjøvandring) kan resultere i endret genetisk sammensetning av bestanden, etablering av bestander karakterisert av ferskvannsstasjonaritet og kanskje redusert genetisk diversitet og mindre variasjon i livshistoriekaraktistikker. Tapet av gode vekstmuligheter i sjøen kan også medføre lavere total forekomst av ørret, redusert rekruttering og tap av de store individene som er populære blant fiskere. De store gytefiskene bidrar også uforholdsmessig mye til eggdeponering, og bør derfor kanskje være sentrale for bevaringsstrategier. Noen økologiske endringer kan ha skjedd allerede for sjøørretbestander og vassdrag i oppdrettsintensive områder, slik overvåkingsundersøkelser tyder på (se kapittel 10). En generell mangel på langtidsovervåking av sjøørretbestander og undersøkelser av bestandseffekter medfører at det er generelt vanskelig å vurdere dette.

- **Andre påvirkninger enn lakselus**

Andre faktorer enn lakselus kan påvirke sjøørretbestander negativt, og det er lokal og regional variasjon i hvilke faktorer som er de viktigste. Status for sjøørretbestander varierer over utbredelsesområdet i henhold til påvirkninger av lokale og regionale faktorer. Disse inkluderer klimaendringer, forurensing, overfiske, sykdommer (forårsaket av virus, bakterier, sopp og parasitter, som også kan være knyttet til økt forekomst på grunn av opprett), kraftregulering, andre reguleringer av vassdrag, vandringshindre og habitatendringer. Noen faktorer, som kraftregulering, er påvirkninger i bestemte vassdrag, mens andre (som ferskvannsforsuring, lakselus og klimaendringer) kan påvirke flere bestander over større geografiske områder. Ofte kan flere menneskeskapte faktorer påvirke ørretbestander samtidig. Effekten av to samvirkende faktorer kan være komplekse, ikke-lineære og uforutsigbare, og den samlede effekten er ikke nødvendigvis klar ut fra kunnskap om effekten av hver av faktorene alene. Klimaendring er spesielt en viktig faktor som vil samvirke med andre påvirkningsfaktorer, inkludert lakselus. Negative effekter av lakselus kan bli mer alvorlige på grunn av klimaendringer. Sjøørretbestander med redusert bestandsstørrelse og redusert genetisk variasjon og variasjon i livshistorietrekk på grunn av andre faktorer vil være mindre robuste til å tilpasse seg klimaendringer.

- **Behov for koordinerte tiltak**

Der sjøørretbestander påvirkes negativt av menneskeskapte faktorer, både i ferskvann og i sjøen, er det behov for koordinerte forvaltningstiltak for å opprettholde bestander. Hvis risiko for negative effekter av lakselus reduseres, så kan sjøørretbestander fremdeles reduseres under sitt maksimale produksjonspotensial hvis andre påvirkninger i ferskvann reduserer smoltproduksjonen til under maksimalt potensial for vassdraget. Motsatt, hvis negative påvirkninger i ferskvann fjernes eller reduseres og maksimal smoltproduksjon oppnås, så vil sjøørretbestander fremdeles reduseres på grunn av ekstra dødelighet i sjøen, enten dette er dødelighet på grunn av lakselus eller andre påvirkninger. På grunn av tetthetsavhengig regulering av noen faser av ferskvannsfasen vil påvirkninger i ferskvann bare redusere sjøørretbestander om de medfører redusert smoltproduksjon slik at maksimum potensial for vassdraget ikke nås. Ekstra dødelighet i sjøen vil derimot alltid ha en proporsjonal negativ effekt på bestandsstørrelse av gytefisk. En økt dødelighet i sjøfasen kan derfor ha betydelige konsekvenser for sjøørret ved (1) redusert eller eliminert høstbart overskudd for fiske, og (2) redusert framtidig rekruttering av bestanden hvis den økte dødeligheten reduserer bestanden under nivå som behøves for å opprettholde bestanden.

13 Kunnskapsbehov

Effekter av lakselus på sjøørret er et relativt godt undersøkt tema, med et stort antall publiserte undersøkelser, som vist i denne rapporten. Effektene av lakselus på individer av sjøørret er godt dokumentert, både gjennom laboratorie- og feltundersøkelser. Kunnskapsbehov er vurdert for hvert kapittel i rapporten, og vi henviser til disse delkapitlene om kunnskapsbehov for detaljer. De største kunnskapsbehovene er knyttet til:

- Effekter av lakselus på bestandsnivå.
- Kvantifisering av reduksjonen av ville sjøørretbestander som et resultat av økt dødelighet og redusert vekst, og effekter dette har på livshistorietrekk inkludert anadromi.
- Kunnskap om sjøørretens vandringer i sjøen og fødeområder for både førstegangsvandrere og eldre sjøørret.

De viktigste kunnskapsbehovene er knyttet til å kunne kvantifisere reduksjonen av ville bestander på grunn av økt dødelighet og redusert vekst for individuelle fisk på grunn av lakselus. Effektene av lakselus på livshistorietrekk, særlig bestandenes aldersstruktur og størrelse ved kjønnsmodning, og seleksjon mot sjøvandring i favør av ferskvannsstasjonære individer, er heller ikke godt kjent. Det er også behov for mer kunnskap om hvordan lakselus vekselvirker med andre påvirkningsfaktorer som regulerer eller reduserer bestander.

Kunnskapsoppsummeringen viser også at det er behov for mer omfattende data for å kunne forstå og finjustere terskelverdiene for lakselusrelatert dødelighet som er utledet fra laboratorieundersøkelser og brukes for å tolke felldata fra ville bestander. Det er også behov for mer detaljerte og omfattende data om lakselusnivå på vill sjøørret. Slike data vil kunne bidra til mer detaljerte analyser av de ulike faktorene som sannsynligvis bidrar til variasjonen i lakselusnivå i områder med oppdrettsanlegg.

For å kunne evaluere effekter av lakselus på sjøørretbestander er det behov for flere felteksperiment med sammenligning av overlevelse og vekst under sjøoppholdet mellom fisk beskyttet kjemisk mot lakselus og ubehandlede kontrollgrupper. Slike eksperiment må omfatte et stort antall fisk og bør repeteres i flere elver og år for å dekke miljøvariasjonen. Siden naturlig dødelighet i sjøen er stor er det viktig at antallet fisk som inngår i undersøkelsene er stort nok til at antallet gjenfangster er stort nok for statistiske analyser. Ideelt sett bør slike eksperiment også inkludere grupper av vill fisk, og ikke bare klekkeriprodusert fisk, samt en kvalitetskontroll av om individene i beskyttet gruppe faktisk har tatt opp den kjemiske beskyttelsen og en måling av deres fysiologiske status ved slipp. Det siste er viktig hvis andel overlevende av en årsklasse på bestandsnivå er et spesifikt formål med undersøkelsen og i undersøkelser som omfatter flere lokaliteter og år. Individbaserte og evolusjonsbiologiske modeller (f.eks. «dynamic state-variable models») er metoder som bør benyttes til å klarlegge effekter av lakselus på bestandsnivå og på livshistorietrekk. For å bruke slike modeller er det behov for empiriske data for de ulike parameterne i modellene, både fra felt- og laboratorieundersøkelser.

Det er behov for mer detaljert og kvantitativ kunnskap om hvordan planktoniske lakseluslarver spres i kystområdene, og hvordan miljøfaktorer dermed påvirker nivået av lakselus på vill sjøørret i et gitt område. Numeriske modeller og deres datagrunnlag for produksjon og fordeling av larver fra oppdrettsanlegg til vill sjøørret behøver å utvikles videre. Slik kunnskap er nødvendig både for å evaluere og optimalisere tiltak som oppdrettsfrie områder, for å kunne evaluere eksisterende og framtidige oppdrettslokaliteter og for å forutsi deres sannsynlige påvirkning på ville bestander. Gode partikkelspredningsmodeller som kan forutsi spredning av lakseluslarver fra kilden kan trolig overføres mellom regioner og bidra til å forbedre rådgiving knyttet til tiltak.

Sammenlignet med laks har sjøørretbestander blitt lite undersøkt, overvåket og kartlagt, selv om det er forskjeller mellom vassdrag, regioner og land. Status for sjøørretbestander og forståelse av menneskeskapt faktorer som potensielt kan påvirke dem er for mange vassdrag ikke godt nok kjent. Spesielt når det gjelder atferd og overlevelse under sjøopp-holdet finnes det lite kunnskap om sjøørreten sammenlignet med mange andre arter laksefisk. Det er behov for mer kunnskap om sjøvandringer og hvilke områder sjøørreten bruker, sett i sammenheng med marin akvakultur. Vandringsavstand og vandringsruter brukt av sjøørret i sjøen er ikke godt kjent og det er behov for mer kunnskap for å kunne vurdere potensiell påvirkning av lakselus fra oppdrett på sjøørretbestander nært og lengre unna oppdrettsanlegg. Slik kunnskap er nødvendig for å kunne vurdere om sjøørret fra elver langt unna oppdrettsanlegg kan foreta vandringer som likevel kan eksponere dem for lakselus fra oppdrettsanlegg. Slik kunnskap er også viktig for tolking av overvåkingsdata om nivå av lakselus på oppdrettsfisk og villfisk, for å evaluere den sannsynlige effekten av tiltak og for å utarbeide relevante vitenskapelige råd knyttet til mulige tiltak.

Individer og bestander av sjøørret er ofte karakterisert av variasjon i atferd og økologi, og bestandsstruktur og livshistoriestrategier varierer betydelig mellom vassdrag og innen regioner. Årsaken til denne variasjonen kjenner vi ofte ikke. Mange undersøkelser av sjøørret gjennomføres i allerede påvirkede og reduserte bestander, og det er en generell mangel på referansedata fra mer upåvirkede områder.

Langtidsundersøkelser og omfattende datasett fra systematisk overvåking er særlig verdifulle, men er tilgjengelig kun fra få vassdrag og bestander. Innsamling av lange tidsserier med data bør være prioritert. Investering i slike program bør ikke utelukke nye forskningstema som kan framskaffe empiriske data til utvikling av generelle statistiske og matematiske modeller som kan bidra til at resultater kan overføres mellom regioner og land og brukes til å gi råd til forvaltningen.

Ordliste



Abundans – Gjennomsnittlig antall parasitter beregnet for all innsamlet fisk, dvs. fisk uten parasitter er også inkludert i beregningen. Abundans kan også beregnes som prevalens multiplisert med intensitet og delt på 100.

Anadrome fisk – Fisk som vandrer mellom gyteområder i ferskvann og oppvekstområder i sjøen.

Epizooti – Et sykdomsutbrudd som berører mange dyr av samme type på samme tid. Epidemi er betegnelse av det samme når sykdommen rammer mennesker.

Ferskvannsstasjonær ørret – Ørret som forblir i ferskvann hele livet. De kan imidlertid foreta vandring i ferskvann, for eksempel mellom gyteområder i ei elv og oppvekstområder i en innsjø.

Fysiologi – Læren om organismenes funksjoner, hvordan biokjemiske, metabolske og fysiske funksjoner fungerer sammen hos et levende dyr.

Fysiologiske effekter – Forstyrrelse av kroppsfunksjoner eller fiskens likevekt (homeostase). Funksjoner kan være mekanismer som metabolisme, saltregulering, blod og lymfesirkulasjon, immunforsvar og kontrollsystem med nerver og hormoner.

Infestasjon – Det å få dyreparasitter som midd, flått, lus og mark (infeksjon brukes om protozoer, sopp og bakterier).

Intensitet – Gjennomsnittlig eller median antall parasitter per infestert fisk, dvs. at individer uten parasitter er ekskludert fra beregningen.

Iteropar – Organismer som kan produsere avkom flere ganger i ulike sesonger eller år gjennom livet. Semelpare organismer reproducerer kun én gang i livet og dør deretter.

Mobile lus – Preadulte og voksne livsstadier av lakselus.

Parasitt – En organisme som lever på en annen og som har en fordel av dette på bekostning av den andre organismen, som kalles verten. I dette tilfellet er lakselusene parasitten og sjøørreten verten.

Parr – Ungfiskstadium av anadrome laksefisk, inkludert sjøørret, i elva etter at de har spredt seg fra gytegroppene og før de smoltifiserer og vandrer ut til sjøen.

Patogen – Sykdomsfremkallende. Kan være mikroorganisme som forårsaker sykdom, i videste forstand virus, bakterie, protozo, sopp eller parasitt.

Patologiske effekter – Effekter som knyttes til en sykdom, og spesielt beskrivelse av strukturelle og funksjonelle endringer i organer, vev og celler.

Postsmolt – Marint livsstadium hos laksefisk etter smoltstadiet, fra de forlater elva og kommer ut i sjøen til slutten på første vinter i sjøen.

Prevalens – Andelen fisk som har parasitter.

Salmonide – Fisk i fiskefamilien Salmonidae. Familien inkluderer blant annet laks, ørret og ulike arter stillehavslaks.

Sea loch – En skotsk beskrivelse av et langstrakt sjøinnløp (kan delvis sammenlignes med norske fjorder). Sea lochs består av brakkvann eller sjøvann og er ikke det samme som loch når det brukes om ferskvann og refererer til en innsjø.

Smolt – Livsstadium hos anadrome laksefisk, inkludert sjøørret, mens de enda er i ferskvann, når ungfiskstadiet er over og fisken har gått gjennom smoltifiseringsprosessen og er klar til å vandre til sjøen.

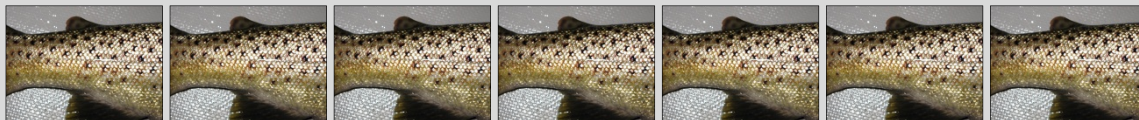
Smoltifiseringsprosess – Den forberedende prosessen forut for sjøvandringen hos anadrome laksefisk som omfatter morfologiske, biokjemiske, fysiologiske og atferdsmessige endringer som tilpassinger til livet i saltvann. De fysiologiske endringene forbereder smolten på saltregulering i sjøen. De morfologiske endringene omfatter en slankere kroppsform og endringer i kroppsfarge (mørkere finner, mørk rygg, lys underside og sølvblanke kroppssider) som bidrar til at de blir mindre synlige for predatorer i sjøen.

Stasjonær ørret – Ørret som forblir i det samme habitatet (f.eks. ferskvann) gjennom hele livet uten å foreta vandringer mellom ulike habitat.

Støing – Livsstadium hos sjøørret og laks etter gyting inntil de vandrer ut i sjøen igjen.

Sykdom – Refererer bredt til tilstander som medfører avvik fra normal funksjon, og er dermed knyttet til dysfunksjon av normal likevekt (homeostase). Begrepet sykdom brukes ofte spesifikt for å referere til infeksjonssykdommer som er kliniske sykdommer som forårsakes av ulike patogener. En infeksjon som ikke resulterer i en tydelig klinisk svekkelse av normal funksjon betraktes ikke som en sykdom.

Veteranvandrere – Ørret som vandrer til sjøen som har vært i sjøen én eller flere turer tidligere.



14 Referanser

- Aarestrup, K. & Jepsen, N. 1998. Spawning migration of sea trout (*Salmo trutta* (L)) in a Danish river. *Hydrobiologia* 371/372, 275-281.
- Aarestrup, K. & Koed, A. 2003. Survival of migrating sea trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts negotiating weirs in small Danish rivers. *Ecology and Freshwater Fish* 12, 169-176.
- Aarestrup, K., Nielsen, C. & Koed, A. 2002. Net ground speed of downstream migrating radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta*) smolts in relation to environmental factors. *Hydrobiologia* 483, 95-102.
- Aarestrup, K., Baktoft, H., Koed, A., del Villar, D. & Thorstad, E.B. 2014. Comparison of the riverine and early marine migration behaviour and survival of wild and hatchery-reared sea trout *Salmo trutta* smolts. *Marine Ecology Progress Series* 496, 197-206.
- Adams, T., Black, K., MacIntyre C., MacIntyre I. & Dean, R., 2012. Connectivity modelling and network analysis of sea lice infection in Loch Fyne, west coast of Scotland. *Aquaculture Environment Interactions* 3, 51-63.
- Albretsen, J., Sperrevik, A.K., Staalstrøm, A., Sandvik, A.D., Vikebø, F. & Asplin, L. 2011. NorKyst-800 report no. 1: User manual and technical descriptions. *Fisken og Havet, Institute of Marine Reserch* 2/2011, 51 s.
- Alonso-Gonzalez, C., Gortazar, J., Sanz, D.B. & de Jalon, D.G. 2008. Dam function rules based on brown trout flow requirements: design of environmental flow regimes in regulated streams. *Hydrobiologia* 609, 253-262.
- Amundrud, T.L. & Murray, A.G. 2009. Modelling sea lice dispersion under varying environmental forcing in a Scottish sea loch. *Journal of Fish Diseases* 32, 27-44.
- Anderson, R.M. & May, R.M. 1982. Coevolution of hosts and parasites. *Parasitology* 85, 411-426.
- Anon 2014. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 19-28 March 2014, Copenhagen, Denmark. ICES CM 2014/ACOM:09. 433 s.
- Asplin, L., Boxaspen, K.K. & Sandvik, A.D. 2011. Modeling the distribution and abundance of planktonic larval stages of *Lepeophtheirus salmonis* in Norway. In: *Salmon lice: An integrated approach to understanding parasite abundance and distribution* (red. S. Jones & R. Beamish), s. 31-50. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Asplin, L., Johnsen, I.A., Sandvik, A.D., Albretsen, J., Sundfjord, V., Aure, J. & Boxaspen, K. 2014. Dispersion of salmon lice in the Hardangerfjord. *Marine Biology Research* 10, 216-225.
- Bakke, T.A. & Harris, P.D. 1998. Diseases and parasites in wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Suppl. 1), 247-266.
- Barlaup, B.T., Gabrielsen, S.E., Skoglund, H. & Wiers, T. 2008. Addition of spawning gravel - a means to restore spawning habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), and anadromous and resident brown trout (*Salmo trutta* L.) in regulated rivers. *River Research and Applications* 24, 543-550.
- Barlaup, B.T., Gabrielsen, S.-E., Løyland, J., Schläppy, M.-L., Wiers, T., Vollset, K.W. & Pulg, U. 2013. Trap design for catching fish unharmed and the implications for estimates of sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) on anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Fisheries Research* 139, 43-46.
- Beldring, S., Engeland, K., Roald, L.A., Sæltun, N.R. & Voksø, A. 2003. Estimation of parameters in a distributed precipitation-runoff model for Norway. *Hydrology and Earth System Sciences* 7, 304-316.
- Berg, O.K. & Berg, M. 1987a. Migrations of sea trout, *Salmo trutta* L., from the Vardnes River in Northern Norway. *Journal of Fish Biology* 31, 113-121.
- Berg, O.K. & Berg, M. 1987b. The seasonal pattern of growth of the sea trout (*Salmo trutta* L.) from the Vardnes River in northern Norway. *Aquaculture* 62, 143-152.
- Berg, O.K. & Berg, M. 1989. The duration of sea and freshwater residence of the sea trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River in northern Norway. *Environmental Biology of Fishes* 24, 23-32.

- Berg, O.K. & Jonsson, B. 1989. Migratory patterns of anadromous Atlantic salmon, brown trout, and Arctic charr from the Vardnes river in northern Norway. In Proceedings of the Salmonid Migration and Distribution Symposium (red. E. Brannon & B. Jonsson), s. 106-115. Seattle, School of Fisheries, University of Washington.
- Berg, O.K. & Jonsson, B. 1990. Growth and survival rates of the anadromous trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River, northern Norway. *Environmental Biology of Fishes* 29, 145-154.
- Birkeland, K. 1996. Consequences of premature return by sea trout (*Salmo trutta*) infested with the salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis* Krøyer): migration, growth, and mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53, 2808-2813.
- Birkeland, K. & Jakobsen, P.J. 1997. Salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis*, infestation as a causal agent of premature return to rivers and estuaries by sea trout, *Salmo trutta*, juveniles. *Environmental Biology of Fishes* 49, 129-137.
- 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. 2002. Salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer), infestation in sympatric populations of Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.), and sea trout, *Salmo trutta* (L.), in areas near and distant from salmon farms. *ICES Journal of Marine Science* 59, 131-139.
- 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., Kristoffersen, R., McKinley, R.S. & Rikardsen, A.H. 2007. Differences in risks and consequences of salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) infestation on sympatric populations of Atlantic salmon, brown trout and Arctic charr within northern fjords. *ICES Journal of Marine Science* 64, 386-393.
- Bjørn, P.A., Sivertsgård, R., Finstad, B., Nilsen, R., Serra-Llinares, R.M. & Kristoffersen, R. 2011. Area protection may reduce salmon louse infection risk to wild salmonids. *Aquaculture Environment Interactions* 1, 233-244.
- Bohlin, T., Dellefors, C. & Faremo, U. 1993. Timing of sea-run brown trout (*Salmo trutta*) smolt migration: effects of climate variation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 1132-1136.
- Bohlin, T., Dellefors, C. & Faremo, U. 1996. Date of smolt migration depends on body-size but not age in wild sea-run brown trout. *Journal of Fish Biology* 49, 157-164.
- Bohlin, T., Pettersson, J. & Degerman, E. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. *Journal of Animal Ecology* 70, 112-121.
- Borgstrøm, R. & Heggenes, J. 1988. Smoltification of sea trout (*Salmo trutta*) at short length as an adaptation to extremely low summer stream flow. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 35, 375-384.
- Boxaspen, K. 2006. A review of the biology and genetics of sea lice. *ICES Journal of Marine Science* 63, 1304-1316.
- Boxaspen, K. & Næss, T. 2000. Development of eggs and the planktonic stages of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) at low temperatures. *Contributions to Zoology* 69, 51-55.
- Boxshall, G.A. 1974. Infections with parasitic copepods in North Sea marine fishes. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 54, 355-372.
- Brandal, P.O., Egidius, E. & Romslo, I. 1976. Host blood: A major food component for the parasitic copepod *Lepeophtheirus salmonis* Krøyeri, 1838 (Crustacea: Caligidae). *Norwegian Journal of Zoology* 24, 341-343.
- Bricknell, I.R., Dalesman, S.J., O'Shea, B., Pert, C.C. & Luntz, A.J.M. 2006. Effect of environmental salinity on sea lice *Lepeophtheirus salmonis* settlement success. *Diseases of Aquatic Organisms* 71, 201-212.

- 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*. *Journal of Zoology*, London 224, 201-212.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M. & Shostak, A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83, 575-583.
- Butler, J.R.A. 2002. Wild salmonids and sea louse infestations on the west coast of Scotland: sources of infection and implications for the management of marine salmon farms. *Pest Management Science* 58, 595-608.
- Butler, J.R.A. & Walker, A.F. 2006. Characteristics of the sea trout *Salmo trutta* (L.) stock collapse in the River Ewe (Wester Ross, Scotland), in 1988-2001. In: *Sea Trout: Biology, Conservation and Management* (red. G. Harris & N. Milner), s. 45-59. Blackwell Publishing, Oxford.
- Butler, J.R.A. & Watt, J. 2003. Assessing and managing the impacts of marine salmon farms on wild Atlantic salmon in western Scotland: identifying priority rivers for conservation. In: *Salmon on the edge* (red. D. Mills), s. 93-118. Blackwell Science, Oxford.
- Butler, J.R.A., Radford, A., Riddington, G. & Laughton, R. 2009. Evaluating an ecosystem service provided by Atlantic salmon, sea trout and other fish species in the River Spey, Scotland: The economic impact of recreational rod fisheries. *Fisheries Research* 96, 259-266.
- Byrne, C.J., Holland, C. & Tully, O. 1999. Metazoan parasite community structure of sea trout on the west coast of Ireland. *Journal of Fish Biology* 55, 127-134.
- Byrne, C.J., Poole, R., Dillane, M., Rogan, G. & Whelan, K.F. 2004. Temporal and environmental influences on the variation in sea trout (*Salmo trutta* L.) smolt migration in the Burishoole system in the west of Ireland from 1971 to 2000. *Fisheries Research* 66, 85-94.
- Calles, O. & Greenberg, L. 2009. Connectivity is a two-way street - the need for a holistic approach to fish passage problems in regulated rivers. *River Research and Applications* 25, 1268-1286.
- Campbell, J.S. 1977. Spawning characteristics of brown trout and sea trout *Salmo trutta* L. in Kirk Burn, River Tweed, Scotland. *Journal of Fish Biology* 11, 217-229.
- Carlsen, K.T., Berg, O.K., Finstad, B. & Heggberget, T.G. 2004. Diel periodicity and environmental influence on the smolt migration of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in northern Norway. *Environmental Biology of Fishes* 70, 403-413.
- Charles, K., Roussel, J.-M., Lebel, J.-M. & Baglinière, J.-L. 2006. Genetic differentiation between anadromous and freshwater resident brown trout (*Salmo trutta* L.): insights obtained from stable isotope analysis. *Ecology of Freshwater Fish* 15, 255-263.
- Charles, K., Guyomard, R., Hoyheim, B., Ombredane, D. & Baglinière, J.-L. 2005. Lack of genetic differentiation between anadromous and resident sympatric brown trout (*Salmo trutta*) in a Normandy population. *Aquatic Living Resources* 18, 65-69.
- Chernitsky, A.G., Zabruskov, G.V., Ermolaev, V.V. & Shkurko, D.S. 1995. Life history of trout, *Salmo trutta* L., in the Varsina River estuary, (The Barents Sea). *Nordic Journal of Freshwater Research* 71, 183-189.
- Cocchiglia, L., Curran, S., Hannigan, E., Purcell, P.J. & Kelly-Quinn, M. 2012. Evaluation of the effects of fine sediment inputs from stream culverts on brown trout egg survival through field and laboratory assessments. *Inland Waters* 2, 47-58.
- Costello, M.J. 2006. Ecology of sea lice parasitic on farmed and wild fish. *Trends in Parasitology* 22, 475-483.
- Costello, M.J. 2009. How sea lice from salmon farms may cause wild salmonid declines in Europe and North America and be a threat to fishes elsewhere. *Proceedings of the Royal Society B* 276, 3385-3394.
- Coughlan, J., McGinnity, P., O'Farrell, B., Dillane, E., Diserud, O., de Eyto, E., Farrell, K., Whelan, K., Stet, R.J.M. & Cross, T.F. 2006. Temporal variation in an immune response gene (MHC 1) in anadromous *Salmo trutta* in an Irish river before and during aquaculture activities. *ICES Journal of Marine Science* 63, 1248-1255.

- Davidson, J.G., Daverdin, M., Arnekleiv, J.V., Rønning, L., Sjørnsen, A.D. & Koksvik, J.I. 2014. Riverine and near coastal migration performance of hatchery brown trout *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology* doi:10.1111/jfb.12439.
- Davidson, J.G., Rikardsen, A.H., Halttunen, E., Thorstad, E.B., Økland, F., Letcher, B.H., Skarðhamar, J. & Næsje, T.F. 2009. Migratory behaviour and survival rates of wild northern Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts: effects of environmental factors. *Journal of Fish Biology* 75, 1700-1718.
- Davidson, J.G., Rikardsen, A.H., Thorstad, E.B., Halttunen, E., Mitamura, H., Præbel, K., Skardhamar, J. & Næsje, T.F. 2013. Homing behaviour of Atlantic salmon (*Salmo salar*) during final phase of marine migration and river entry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 70, 794-802.
- Davidson, J.G., Plantalech Manel-la, N., Økland, F., Diserud, O.H., Thorstad, E.B., Finstad, B., Sivertsgård, R., McKinley, R.S. & Rikardsen, A.H. 2008. Changes in swimming depths of Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts relative to light intensity. *Journal of Fish Biology* 73, 1065-1074.
- Dawson, L.H.J. 1998. The physiological effects of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infections on returning post-smolt sea trout (*Salmo trutta* L.) in western Ireland, 1996. *ICES Journal of Marine Science* 55, 193-200.
- 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.
- Dawson, L.H.J., Pike, A.W., Houlihan, D.F. & McVicar, A.H. 1998. Effects of salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* on sea trout *Salmo trutta* at different times after seawater transfer. *Diseases of Aquatic Organisms* 33, 179-186.
- Dempster, T., Uglem, I., Sanchez-Jerez, P., Fernandez-Jover, D., Bayle-Sempere, J., Nilsen, R. & Bjørn, P.A. 2009. Coastal salmon farms attract large and persistent aggregations of wild fish: an ecosystem effect. *Marine Ecology Progress Series* 385, 1-14.
- Dieperink, C., Pedersen, S. & Pedersen, M.I. 2001. Estuarine predation on radiotagged wild and domesticated sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts. *Ecology of Freshwater Fish* 10, 177-183.
- Drenner, S.M., Clark, T.D., Whitney, C.K., Martins, E.G., Cooke, S.J. & Hinch, S.G. 2012. A synthesis of tagging studies examining the behaviour and survival of anadromous salmonids in marine environments. *PLoS ONE* 7(3), e31311.
- Einum, S. & Nislow, K.H. 2011. Variation in population size through time and space: Theory and recent empirical advances from Atlantic salmon. In: *Atlantic salmon ecology* (red. Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen & J. Skurdal), s. 277-298. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Elliott, J.M. 1993a. A 25-year study of production of juvenile sea trout, *Salmo trutta*, in an English Lake District stream. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 118, 109-122.
- Elliott, J.M. 1993b. The pattern of natural mortality throughout the life cycle in contrasting populations of brown trout, *Salmo trutta* L. *Fisheries Research* 17, 123-136.
- Elliott, J.M. & Elliott, J.A. 2010. Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change. *Journal of Fish Biology* 77, 1793-1817.
- Erkinaro, J., Laine, A., Mäki-Petäys, A., Karjalainen, T.P., Laajala, E., Hirvonen, A., Orell, P. & Yrjänä, T. 2011. Restoring migratory salmonid populations in regulated rivers in the northernmost Baltic Sea area, Northern Finland - biological, technical and social challenges. *Journal of Applied Ichthyology* 27, 45-52.
- Etheridge, E.C., Harrod, C., Bean, C. & Adams, C.E. 2008. Continuous variation in the pattern of marine v. freshwater foraging in brown trout *Salmo trutta* L. from Loch Lomond, Scotland. *Journal of Fish Biology* 73, 44-53.
- Euzenat, G. 1999. Sea trout (*Salmo trutta* L.) in Normandy and Picardy. In: *Biology and ecology of the brown trout and sea trout* (red. J. L. Bagliniere & G. Maisse, G.), pp 175-203. Springer-Praxis series in Aquaculture and Fisheries, Berlin.

- Evans, D.H. 1979. Fish. In: Comparative physiology of osmoregulation in animals (ed G.M.O. Maloiy) vol. 1, s. 305-390. Academic Press, New York.
- Fahy, E. 1978. Variation in some biological characteristics of British sea trout, *Salmo trutta* L. Journal of Fish Biology 13, 123-138.
- Fahy, E. 1983. Food and gut parasite burden of migratory trout (*Salmo trutta* L.) in the sea. Irish Naturalist 21, 11-18.
- Fast, M.D., Burka, J.F., Johnson, S.C. & Ross, N.W. 2003. Enzymes released from *Lepeophtheirus salmonis* in response to mucus from different salmonids. Journal of Parasitology 89, 7-13
- Fast, M.D., Ross, N.W., Mustafa, A., Sims, D.A., Johnson, S.C., Conboy, D.A., Speare, D.J., Johnson, G. & Burka, J.F. 2002. Susceptibility of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*, coho salmon *Oncorhynchus kisutch* and Atlantic salmon *Salmo salar* to experimental infection with sea lice *Lepeophtheirus salmonis*. Diseases of Aquatic Organisms 52, 57-68.
- Ferguson, A. 2006. Genetics of sea trout, with particular reference to Britain and Ireland. In: Sea Trout: Biology, Conservation and Management (red. G. Harris & N. Milner), s. 157-182. Blackwell Publishing, Oxford.
- Finstad, B. & Bjørn, P.A. 2011. Present status and implications of salmon lice on wild salmonids in Norwegian coastal zones. In: Salmon lice: An integrated approach to understanding parasite abundance and distribution (red. S. Jones & R. Beamish), s. 281-305. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Finstad, B. & Jonsson, N. 2001. Factors influencing the yield of smolt releases in Norway. Nordic Journal of Freshwater Research 75, 37-55.
- 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. Aquaculture Research 26, 791-795.
- Finstad, B., Grimnes, A., Bjørn, P.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., Økland, F., Thorstad, E.B., Bjørn, P.A. & McKinley, R.S. 2005. Migration of hatchery-reared Atlantic salmon and wild anadromous brown trout post-smolts in a Norwegian fjord system. Journal of Fish Biology 66, 86-96.
- 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. In: Atlantic salmon ecology (red. Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen & J. Skurdal), s. 253-276. Wiley-Blackwell, Oxford.
- 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.
- Finstad, B., Kroglund, F., Bjørn, P.A., Nilsen, R., Pettersen, K., Rosseland, B.O., Teien, H.-C., Nilsen, T.O., Stefansson, S., Salbu, B., Fiske, P. & Ebbesson, L.O.E. 2012. Salmon lice-induced mortality of Atlantic salmon postsmolts experiencing episodic acidification and recovery in freshwater. Aquaculture 362-363, 193-199.
- Fjørtoft, H.B., Borgstrøm, R. & Skaala, Ø. 2014. Differential changes in growth patterns of anadromous brown trout and Atlantic salmon from the River Etneelva over a 25-year period. Marine Biology Research 10, 301-307.
- Flamarique, I.N., Gulbransen, C., Galbraith, M. & Stucchi, D. 2009. Monitoring and potential control of sea lice using an LED-based light trap. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 66, 1371-1382.
- Flodmark, L.E.W., Vøllestad, L.A. & Forseth, T. 2004. Performance of juvenile brown trout exposed to fluctuating water level and temperature. Journal of Fish Biology 65, 460-470.
- Flodmark, L.E.W., Forseth, T., L'Abée-Lund, J.H. & Vøllestad, L.A. 2006. Behaviour and growth of juvenile brown trout exposed to fluctuating flow. Ecology of Freshwater Fish 15, 57-65.
- Ford, J.S. & Myers, R.A. 2008. A global assessment of salmon aquaculture impacts on wild salmonids. PLoS Biology 6(2).

- Freeman, M.A. & Sommerville, C. 2011. Original observations of *Desmozoon lepeophtherii*, a microsporidian hyperparasite infecting the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis*, and its subsequent detection by other researchers. *Parasites & Vectors* 4, 231.
- Garcia de Leaniz, C., Fleming, I.A., Einum, S., Verspoor, E., Jordan, W.C., Consuegra, S., Aubin-Horth, N., Lajus, D., Letcher, B.H., Youngson, A.F., Webb, J., Vøllestad, L.A., Villanueva, B., Ferguson, A. & Quinn, T.P. 2007. A critical review of inherited adaptive variation in Atlantic salmon. *Biological Reviews* 82, 173-211.
- Gargan, P. 2000. The impact of the salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis*) on wild salmonid stocks in Europe and recommendations for effective management of sea lice on salmon farms. In: *Aquaculture and the Protection of Wild Salmon* (red. P. Gallagher & C. Orr), s. 37-46. Workshop Proceedings, July 2000, Simon Fraser University, Vancouver, British Columbia, Canada.
- Gargan, P.G., Poole, W.R. & Forde, G. 2006a. A review of the status of Irish sea trout stocks. In: *Sea Trout: Biology, Conservation and Management* (red. G. Harris & N. Milner), s. 25-44. Blackwell Publishing, Oxford.
- Gargan, P.G., Tully, O. & Poole, W.R. 2003. The relationship between sea lice infestation, sea lice production and sea trout survival in Ireland, 1992-2001. In *Salmon at the Edge* (red. D. Mills), chapter 10, s. 119-135. Proceedings of the 6th International Atlantic Salmon Symposium, Edinburgh, UK, July 2002. Atlantic Salmon Trust/Atlantic Salmon Federation.
- Gargan, P.G., Roche, W.K., Forde, G.P. & Ferguson, A. 2006b. Characteristics of the sea trout (*Salmo trutta* L.) stocks from the Owengowla and Invermore fisheries, Connemara, Western Ireland, and recent trends in marine survival. In: *Sea Trout: Biology, Conservation and Management* (red. G. Harris & N. Milner), s. 60-75. Blackwell Publishing, Oxford.
- Gargan, P.G., Forde, G., Hazon, N., Russel, D.F. & Todd, C.D. 2012. Evidence for sea-lice induced marine mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in western Ireland from experimental releases of ranched smolts treated with emamectin benzoate. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69, 343-353.
- Genna, R.L., Mordue, W., Pike, A.W. & Mordue (Luntz), A.J. 2005. Light intensity, salinity, and host velocity influence presettlement intensity and distribution on hosts by copepodids of sea lice, *Lepeophtheirus salmonis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62, 2675-2682.
- Gillibrand, P.A. & Willis, K.J. 2007. Dispersal of sea louse larvae from salmon farms: modelling the influence of environmental conditions and larval behaviour. *Aquatic Biology* 1, 63-75.
- Gillibrand, P., Hay, D., Penston, M. & Murray, A. 2005. Sea lice and sea trout. Are salmon farms causing increased parasitism on wild salmonids in Scotland? *Ocean Challenge* 14, 24-30.
- Gjelland, K.Ø., Serra-Llinares, R.M., Hedger, R.D., Arechavala-Lopez, P., Nilsen, R., Finstad, B., Uglem, I., Skilbrei, O.T. & Bjørn, P.A. 2014. How does salmon lice affect the marine phase of sea trout behaviour? *Aquaculture Environment Interactions* 5, 221-233.
- Glover, K.A., Hamre, L.A., Skaala, Ø & Nilsen, F. 2004. A comparison of sea louse (*Lepeophtheirus salmonis*) infection levels in farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) stocks. *Aquaculture* 232, 41-52.
- Glover, K.A., Nilsen, F., Skaala, Ø., Taggart, J.B. & Teale, A.J. 2001. Differences in susceptibility to sea lice infection between a sea run and a freshwater resident population of brown trout. *Journal of Fish Biology* 59, 1512-1519.
- Glover, K.A., Skaala, Ø., Nilsen, F., Olsen, R., Teale, A.J. & Taggart, J.B. 2003. Differing susceptibility of anadromous brown trout (*Salmo trutta* L.) populations to salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837)) infection. *ICES Journal of Marine Science* 60, 1139-1148.
- Glover, K.A., Stolen, A.B., Messmer, A., Koop, B.F., Torrissen, O. & Nilsen, F. 2011. Population genetic structure of the parasitic copepod *Lepeophtheirus salmonis* throughout the Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* 427, 161-172.

- Gross, M.R., Coleman, R.M. & McDowall, R.M. 1988. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science* 239, 1291-1293.
- Grønvik, S. & Klemetsen, A. 1987. Marine food and diet overlap of co-occurring Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.), brown trout *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon *S. salar* L. off Senja, N. Norway. *Polar Biology* 7, 173-177.
- Haidvogel, D.B., Arango, H., Budgell, W.P., Cornuelle, B.D., Curchitser, E., Di Lorenzo, E., Fennel, K., Geyer, W.R., Hermann, A.J., Lanerolle, L., Levin, J., McWilliams, J.C., Miller, A.J., Moore, A.M., Powell, T.M., Shchepetkin, A.F., Sherwood, C.R., Signell, R.P., Warner, J.C., Wilkin, J. 2008. Ocean forecasting in terrain-following coordinates: Formulation and skill assessment of the Regional Ocean Modeling System. *Journal of Computational Physics* 227, 3595-3624.
- Halleraker, J.H., Saltveit, S.J., Harby, A., Arnekleiv, J.V., Fjeldstad, H.P. & Kohler, B. 2003. Factors influencing stranding of wild juvenile brown trout (*Salmo trutta*) during rapid and frequent flow decreases in an artificial stream. *River Research and Applications* 19, 589-603.
- Halttunen, E., Jensen, J.L.A., Næsje, T.F., Davidsen, J.G., Thorstad, E.B., Chittenden, C.M., Hamel, S., Primicerio, R. & Rikardsen, A.H. 2013. State-dependent migratory timing of post-spawned Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 70, 1063-1071.
- Haluch, M. & Skóra, K. 1997. Food of sea trout (*Salmo trutta m. trutta* L.) caught in the Gulf of Gdansk in 1994-1995 (Baltic Sea). *Bulletin of the Sea Fisheries Institute* 3, 55-71.
- Hamre, L.A., Eichner, C., Caipang, C.M.A., Dalvin, S.T., Bron, J.E., Nilsen, F., Boxshall, G. & Skern-Mauritzen, R. 2013. The salmon louse *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae) life cycle has only two chalimus stages. *PLoS ONE* 8(9), e73539.
- Hansen, M.M., Ruzzante, D.E., Nielsen, E.E., Bekkevold, D., Mensberg, K.-L.D. 2002. Long-term effective population sizes, temporal stability of genetic composition and potential for local adaptation in anadromous brown trout (*Salmo trutta*) populations. *Molecular Ecology* 11, 2523-2535.
- Harris, G. & Milner, N. 2006. *Sea trout: Biology, conservation and management*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Hatton-Ellis, M., Hay, D.W., Walker, A.F. & Northcott, S.J. 2006. Sea lice *Lepeophtheirus salmonis* infestations of post-smolt sea trout in Loch Shiel, Wester Ross, 1999-2003. In: *Sea Trout: Biology, Conservation and Management* (red. G. Harris & N. Milner), s. 372-376. Blackwell Publishing, Oxford.
- Hayward, C.J., Andrews, M. & Nowak, B.F. 2009. *Lepeophtheirus salmonis* – a remarkable success story. In: *Salmon Lice. An integrated approach to understanding parasite abundance and distribution* (red. Jones, S. & Beamish, R.), s. 1-28. Wiley-Blackwell, UK.
- Helland, I.P., Finstad, B., Uglem, I., Diserud, O.H., Foldvik, A., Hanssen, F., Bjørn, P.A., Nilsen, R. & Jansen, P.A. 2012. Hva avgjør lakselusinfeksjon hos vill laksefisk? Statistisk bearbeiding av data fra nasjonal lakselusovervåking, 2004-2010. NINA Rapport 891, 1-51. (In Norwegian)
- Hembre, B., Arnekleiv, J.V. & L'Abée-Lund, J.H. 2001. Effects of water discharge and temperature on the seaward migration of anadromous brown trout, *Salmo trutta*, smolts. *Ecology of Freshwater Fish* 10, 61-64.
- Henrikson, L. & Brodin, Y.W. 1995. *Liming of acidified surface waters*. Springer, Berlin.
- Hesthagen, T. & Hansen, L.P. 1991. Estimates of the annual loss of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Norway due to acidification. *Aquaculture and Fisheries Management* 22, 85-91.
- Hesthagen, T., Larsen, B.M. & Fiske, P. 2011. Liming restores Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations in acidified Norwegian rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68, 224-231.
- Heuch, P.A. 1995. Experimental evidence for aggregation of salmon louse copepodids (*Lepeophtheirus salmonis*) in step salinity gradients. *Journal of the Marine Biology Association U.K.* 75, 927-939.

- Heuch, P.A. & Karlsen, H.E. 1997. Detection of infrasonic water oscillations by copepodids of *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligida). *Journal of Plankton Research* 19, 735-747.
- Heuch, P.A. & Mo, T.A. 2001. A model of salmon louse production in Norway: effects of increasing salmon production and public management measures. *Diseases of Aquatic Organisms* 45, 145-152.
- Heuch, P.A., Parsons, A. & Boxaspen, K. 1995. Diel vertical migration: A possible host-finding mechanism in salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis*) copepodids? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52, 681-689.
- Heuch, P.A., Knutsen, J.A., Knutsen, H. & Schram, T. 2002. Salinity and temperature effects on sea lice over-wintering on sea trout (*Salmo trutta*) in coastal areas of the Skagerrak. *Journal of the Marine Biological Association U.K* 82, 887-892.
- Heuch, P.A., Bjørn, P.A., Finstad, B., Holst, J.C., Asplin, L. & Nilsen, F. 2005. A review of the Norwegian 'national action plan against salmon lice on salmonids': the effect on wild salmonids. *Aquaculture* 246, 79-92.
- Hevrøy, E.M., Boxaspen, K., Oppedal, F., Taranger, G.L. & Holm, J.C. 2003. The effect of artificial light treatment and depth on the infestation of the sea louse *Lepeophtheirus salmonis* on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) culture. *Aquaculture* 220, 1-14.
- Hindar, K., Jonsson, B., Ryman, N. & Ståhl, G. 1991. Genetic relationships among landlocked, resident, and anadromous brown trout *Salmo trutta* L. *Heredity* 66, 83-91.
- Hogstrand, C. & Haux, C. 1985. Evaluation of the sea-water challenge test on the sea trout, *Salmo trutta*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 82A, 261-266.
- Holst, J.C. & McDonald, A. 2000. FISH-LIFT: a device for sampling live fish with trawls. *Fisheries Research* 48, 87-91.
- Hovgaard, K., Skaala, Ø. & Nævdal, G. 2006. Genetic differentiation among sea trout, *Salmo trutta* L., populations from western Norway. *Journal of Applied Ichthyology* 22, 57-61.
- Hvidsten, N.A., Heggberget, T.G. & Jensen, A.J. 1998. Sea water temperature at Atlantic salmon smolt entrance. *Nordic Journal of Freshwater Research* 74, 79-86.
- Hvidsten, N.A., Finstad, B., Kroglund, F., Johnsen, B.O., Strand, R. & Arnekleiv, J.V. 2007. Does increased abundance of sea lice influence survival of wild Atlantic salmon post-smolt? *Journal of Fish Biology* 71, 1639-1648.
- Hvidsten, N.A., Jensen, A.J., Rikardsen, A.H., Finstad, B., Aure, J., Stefansson, S., Fiske, P. & Johnsen, B.O. 2009. Influence of sea temperature and initial marine feeding on survival of Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts from the Rivers Orkla and Hals, Norway. *Journal of Fish Biology* 74, 1532-1548.
- Høgåsen, H.R. 1998. Physiological changes associated with the diadromous migration of salmonids. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 127, 1-128.
- Jackson, D., Cotter, D., Newell, J., O'Donohoe, P., Kane, F., McDermott, T., Kelly, S. & Drumm, A. 2014. Response to M Krkošek, C W Revie, B Finstad and C D Todd's comment on Jackson et al. 'Impact of *Lepeophtheirus salmonis* infestations on migrating Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts at eight locations in Ireland with an analysis of lice-induced marine mortality'. *Journal of Fish Diseases* 37, 419-421.
- Jackson, D., Cotter, D., Newell, J., McEvoy, S., O'Donohoe, P., Kane, F., McDermott, T., Kelly, S. & Drumm, A. 2013. Impact of *Lepeophtheirus salmonis* infestations on migrating Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts at eight locations in Ireland with an analysis of lice-induced marine mortality. *Journal of Fish Diseases* 36, 273-281.
- Jackson, D., Cotter, D., Ó'Maoiléidigh, N., O'Donohoe, P., White, J., Kane, F., Kelly, S., McDermott, T., McEvoy, S., Drumm, A. & Cullen, A. 2011b. Impact of early infestation with the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis* on the subsequent survival of outwardly migrating Atlantic salmon smolts from a number of rivers on Ireland's south and west coasts. *Aquaculture* 319, 37-40.
- Jackson, D., Cotter, D., Ó'Maoiléidigh, N., O'Donohoe, P., White, J., Kane, F., Kelly, S., McDermott, T., McEvoy, S., Drumm, A., Cullen, A. & Rogan, G. 2011a. An evaluation of the impact of early infestation with the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis* on

- the subsequent survival of outward migration Atlantic salmon *Salmo salar* L., smolts. *Aquaculture* 320, 159-163.
- Jacobsen, J.A. & Gaard, E. 1997. Open-ocean infestation by salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*): comparison of wild and escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *ICES Journal of Marine Science* 54, 1113-1119.
- Jansen, P.A., Kristoffersen, A.B., Viljugrein, H., Jimenez, D., Aldrin, M. & Stien, A. 2012. Sea lice as a density-dependent constraint to salmonid farming. *Proceedings of the Royal Society B* 279, 2330-2338.
- Järvi, T.H. 1940. Sea-trout in the Bothnian Bay. *Acta Zoologica Fennica* 29, 1-29.
- Järvi, T., Holmgren, K., Rubin, J.-F., Pettersson, E., Lundberg, S. & Glimsäter, C. 1996. Newly emerged *Salmo trutta* fry that migrate to the sea - an alternative choice of feeding habitat? *Nordic Journal of Freshwater Research* 72, 52-62.
- 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. *Aquaculture and Fisheries Management* 23, 577-589.
- Jensen, A.J., Finstad, B., Fiske, P., Hvidsten, N.A., Rikardsen, A.H. & Saksgård, L. 2012a. Timing of smolt migration in sympatric populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69, 711-723.
- Jensen, J.L.A. & Rikardsen, A.H. 2008. Do northern riverine anadromous Arctic charr *Salvelinus alpinus* and sea trout *Salmo trutta* overwinter in estuarine and marine waters? *Journal of Fish Biology* 73, 1810-1818.
- Jensen, J.L.A. & Rikardsen, A.H. 2012. Archival tags reveal that Arctic charr *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta* can use estuarine and marine waters during winter. *Journal of Fish Biology* 81, 735-749.
- Jensen, J.L.A., Rikardsen, A.H., Thorstad, E.B., Suhr, A.H., Davidsen, J.G. & Primicerio, R. 2014. Water temperatures influence the marine area use of *Salvelinus alpinus* and *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology* 84, 1640-1653.
- Jensen, K.W. 1968. Seatrout (*Salmo trutta* L.) of the River Istra, western Norway. Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm 48, 187-213.
- Jensen, P.C., Purcell, M.K., Morado, J.F. & Eckert, G.L. 2012b. Development of a real-time PCR assay for detection of planktonic red king crab (*Paralithodes camtschaticus* (Tilesius 1815)) larvae. *Journal of Shellfish Research* 31, 917-924.
- Jepsen, N., Pedersen, S. & Thorstad, E. 2000. Behavioural interactions between prey (trout smolts) and predators (pike and pikeperch) in an impounded river. *Regulated Rivers: Research & Management* 16, 189-198.
- Jepsen, N., Aarestrup, K., Økland, F. & Rasmussen, G. 1998. Survival of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) smolts passing a reservoir during seaward migration. *Hydrobiologia* 372, 347-353.
- Jobling, M. 1994. Fish bioenergetics. Chapman & Hall, London.
- Johnsen, I.A., Fiksen, Ø., Sandvik, A.D. & Asplin, L. 2014. Vertical salmon lice behaviour as a response to environmental conditions and its influence on regional dispersion in a fjord system. *Aquaculture Environment Interactions* 5, 127-141.
- Johnson, S.C. & Albright, L.J. 1991a. Development, growth, and survival of *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae) under laboratory conditions. *Journal of the Marine Biological Association U.K.* 71, 425-436.
- Johnson, S.C. & Albright, L.J. 1991b. The developmental stages of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837) (Copepoda: Caligidae). *Canadian Journal of Zoology* 69, 929-950.
- Johnson, S.C. & Albright, L.J. 1992. Comparative susceptibility and histopathology of the response of naive Atlantic, chinook and coho salmon to experimental infection with *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae). *Diseases of Aquatic Organisms* 14, 179-193.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2006a. Life-history effects of migratory costs in anadromous brown trout. *Journal of Fish Biology* 69, 860-869.

- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2006b. Life history of the anadromous trout *Salmo trutta*. In: Sea Trout: Biology, Conservation and Management (red. G. Harris & N. Milner), s. 196-223. Blackwell Publishing, Oxford.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2009a. A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology* 75, 2381-2447.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2009b. Migratory timing, marine survival and growth of anadromous trout *Salmo trutta* in the River Imsa, Norway. *Journal of Fish Biology* 74, 621-638.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2011. Ecology of Atlantic salmon and brown trout - Habitat as a template for life histories. Springer, New York.
- Jonsson, B. & L'Abée-Lund, J.H. 1993. Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. *Journal of Fish Biology* 43 (Supplement A), 1-16.
- Jonsson, B., Jonsson, N. & Ugedal, O. 2011. Production of juvenile salmonids in small Norwegian streams is affected by agricultural land use. *Freshwater Biology* 56, 2529-2542.
- Jonsson, B., Sægrov, H., Finstad, B., Karlsen, L.R., Kambestad, A., Langåker, R. & Gausen, D. 2009. Bestandsutvikling hos sjøørret og forslag til forvaltningstiltak. DN Notat 2009-1, 1-28. (In Norwegian)
- Jonsson, N. & Jonsson, B. 1998. Body composition and energy allocation in life-history stages of brown trout. *Journal of Fish Biology* 53, 1306-1316.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. 2002. Migration of anadromous brown trout *Salmo trutta* in a Norwegian river. *Freshwater Biology* 47, 1391-1401.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Hansen, L.P. 2003. The marine survival and growth of wild and hatchery-reared Atlantic salmon. *Journal of Applied Ecology* 40, 900-911.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Aass, P. & Hansen, L.P. 1995. Brown trout *Salmo trutta* released to support recreational fishing in a Norwegian fjord. *Journal of Fish Biology* 46, 70-84.
- Kallio-Nyberg, I., Saura, A. & Ahlfors, P. 2002. Sea migration pattern of two sea trout (*Salmo trutta*) stocks released into the Gulf of Finland. *Annales Zoologici Fennici* 39, 221-235.
- Kallio-Nyberg, I., Jutila, E., Jokikokko, E. & Saloniemi, I. 2006. Survival of reared Atlantic salmon and sea trout in relation to marine conditions of smolt year in the Baltic Sea. *Fisheries Research* 80, 295-304.
- Kallio-Nyberg, I., Saloniemi, I., Jutila, E. & Saura, A. 2007. Effects of marine conditions, fishing, and smolt traits on the survival of tagged, hatchery-reared sea trout (*Salmo trutta trutta*) in the Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64, 1183-1198.
- Kallio-Nyberg, I., Jutila, E., Koljonen, M.-L., Koskiniemi, J. & Saloniemi, I. 2010. Can the lost migratory *Salmo trutta* stocks be compensated with resident trout. *Fisheries Research* 102, 69-79.
- Kilburn, R., Bricknell, I.R., Cook, P., Pert, C.C., Dunn, J. & Matejusova, I. 2010. Design and application of a portable, automated plankton sampler for the capture of the parasitic copepods *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer 1837) and *Caligus elongatus* (Von Nordmann 1832). *Journal of Plankton Research* 32, 967-970.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F. & Mortensen, E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* 12, 1-59.
- Knutsen, J.A., Knutsen, H., Gjørseter, J. & Jonsson, B. 2001. Food of anadromous brown trout at sea. *Journal of Fish Biology* 59, 533-543.
- Knutsen, J.A., Knutsen, H., Olsen, E.M. & Jonsson, B. 2004. Marine feeding of anadromous *Salmo trutta* during winter. *Journal of Fish Biology* 64, 89-99.
- Kocik, J.F., Hawkes, J.P., Sheehan, T.F., Music, P.A. & Beland, K.F. 2009. Assessing estuarine and coastal migration and survival of wild Atlantic salmon smolts from the Narraguagus River, Maine using ultrasonic telemetry. *American Fisheries Society Symposium* 69, 293-310.
- Koed, A., Baktoft, H. & Bak, B.D. 2006. Causes of mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) smolts in a restored river and its estuary. *River Research and Applications* 22, 69-78.

- Koksvik, J.I. & Steinnes, E. 2005. Strontium content of scales as a marker for distinguishing between sea trout and brown trout. *Hydrobiologia* 544, 51-54.
- Kraabøl, M., Johnsen, S.I., Museth, J. & Sandlund, O.T. 2009. Conserving iteroparous fish stocks in regulated rivers: the need for a broader perspective! *Fisheries Management and Ecology* 16, 337-340.
- Krkošek, M., Revie, C.W., Finstad, B. & Todd, C.D. 2014. Comment on Jackson et al. 'Impact of *Lepeophtheirus salmonis* infestations on migrating Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts at eight locations in Ireland with an analysis of lice-induced marine mortality'. *Journal of Fish Diseases* 37, 415-417.
- Krkošek, M., Revie, C., Gargan, P., Skilbrei, O.T., Finstad, B. & Todd, C.D. 2013. Impact of parasites on salmon recruitment in the Northeast Atlantic Ocean. *Proceedings of the Royal Society B* 280, 20122359. doi: 10.1098/rspb.2012.2359.
- Krkosek, M., Connors, B.M., Ford, H., Peacock, S., Mages, P., Ford, J.S., Morton, A., Volpe, J.P., Hilborn, R., Dill, L.M. & Lewis, M.A. 2011. Fish farms, parasites, and predators: implications for salmon population dynamics. *Ecological Applications* 21, 897-914.
- Kroglund, F., Rosseland, B.O., Teien, H.-C., Salbu, B., Kristensen, T. & Finstad, B. 2008. Water quality limits for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) exposed to short term reductions in pH and increased aluminum simulating episodes. *Hydrology and Earth System Sciences* 12, 491-507.
- Kroglund, F., Finstad, B., Stefansson, S.O., Nilsen, T.O., Kristensen, T., Rosseland, B.O., Teien, H.C. & Salbu, B. 2007. Exposure to moderate acid water and aluminium reduces Atlantic salmon post-smolt survival. *Aquaculture* 273, 360-373.
- LaBar, G.W., McCleave, J.D. & Fried, S.M. 1978. Seaward migration of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in the Penobscot River estuary, Maine: open water movements. *Journal du Conseil international pour l' Exploration de la Mer* 38, 257-269.
- L'Abée-Lund, J.H. 1994. Effect of smolt age, sex and environmental conditions on sea age at first maturity of anadromous brown trout, *Salmo trutta*, in Norway. *Aquaculture* 121, 65-71.
- L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B., Jensen, A.J., Sættem, L.M., Heggberget, T.G., Johnsen, B.O. & Næsje, T.F. 1989. Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* 58, 525-542.
- Lacroix, G.L., McCurdy, P. & Knox, D. 2004. Migration of Atlantic salmon postsmolts in relation to habitat use in a coastal system. *Transactions of the American Fisheries Society* 133, 1455-1471.
- Landergren, P. 2001. Survival and growth of sea trout parr in fresh and brackish water. *Journal of Fish Biology* 58, 591-593.
- Landergren, P. 2004. Factors affecting early migration of sea trout *Salmo trutta* parr to brackish water. *Fisheries Research* 67, 283-294.
- Landergren, P. & Vallin, L. 1998. Spawning of sea trout, *Salmo trutta* L., in brackish waters - lost effort or succesful strategy? *Fisheries Research* 35, 229-236.
- Larsen, P.F., Nielsen, E.E., Koed, A., Thomsen, D.S., Olsvik, P.A. & Loeschcke, V. 2008. Interpopulation differences in expression of candidate genes for salinity tolerance in winter migrating anadromous brown trout (*Salmo trutta* L.). *BMG Genetics* 9, article number 12.
- de Leeuw, J.J., ter Hofstede, R. & Winter, E.H. 2007. Sea growth of anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Journal of Sea Research* 58, 163-165.
- Lester, R.J.G. 1984. A review of methods for estimating mortality due to parasites in wild fish populations. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 37, 53-64.
- Limburg, K.E., Landergren, P., Westin, L., Elfman, M. & Kristiansson, P. 2001. Flexible modes of anadromy in Baltic sea trout: making the most of marginal spawning streams. *Journal of Fish Biology* 59, 682-695.
- Lindeque, P.K., Harris, R.P., Jones, M.B. & Smerdon, G.R. 1999. Simple molecular method to distinguish the identity of *Calanus* species (Copepoda: Calanoida) at any developmental stage. *Marine Biology* 133, 91-96.
- Lucas, M. & Baras, E. 2001. Migration of freshwater fishes. Blackwell Science, Oxford.

- Lyse, A.A., Stefansson, S.O. & Fernö, A. 1998. Behaviour and diet of sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Journal of Fish Biology* 52, 923-936.
- Lysfjord, G. & Staurnes, M. 1998. Gill Na⁺-K⁺-ATPase activity and hypoosmoregulatory ability of seaward migrating smolts of anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*), sea trout (*Salmo trutta*) and Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in the Hals river, northern Norway. *Aquaculture* 168, 279-288.
- MacKenzie, K., Longshaw, M., Begg, G.S. & McVicar, A.H. 1998. Sea lice (Copepoda: Caligidae) on wild sea trout (*Salmo trutta* L.) in Scotland. *ICES Journal of Marine Science* 55, 151-162.
- MacKinnon, B.M. 1998. Host factors important in sea lice infections. *ICES Journal of Marine Science* 55, 188-192.
- Marshall, S. 2003. The incidence of sea lice infestations on wild sea trout compared to farmed salmon. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists* 23, 72-79.
- Marshall, W.S. & Grosell, M. 2006. Ion transport, osmoregulation, and acid-base balance. In: *The Physiology of Fishes* (red. D.E. Ewans & J.B. Claiborne), s. 177-230. CRC Press, Boca Raton.
- Matthews, C.G.G., Richards, R.H., Shinn, A.P. & Cox, D.I. 2013. Gill pathology in Scottish farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., associated with the microsporidian *Desmozoon lepeophtherii* Freeman et Sommerville, 2009. *Journal of Fish Diseases* 36, 861-869.
- McBeath, A.J.A., Penston, M.J., Snow, M., Cook, P.F., Bricknell, I.R. & Cunningham, C.O. 2006. Development and application of real-time PCR for specific detection of *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* larvae in Scottish plankton samples. *Diseases of Aquatic Organisms* 73, 141-150.
- McCleave, J.D. 1978. Rhythmic aspects of estuarine migration of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Journal of Fish Biology* 12, 559-570.
- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P., Saunders, R.L. 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Suppl. 1), 77-92.
- McKibben, M.A. & Hay, D.W. 2004. Distributions of planktonic sea lice larvae *Lepeophtheirus salmonis* in the inter-tidal zone in Loch Torridon, Western Scotland in relation to salmon farm production cycles. *Aquaculture Research* 35, 742-750.
- McLean, P.H., Smith, G.W. & Wilson, M.J. 1990. Residence time of sea louse, *Lepeophtheirus salmonis* K., on Atlantic salmon, *Salmo salar* L., after immersion in fresh water. *Journal of Fish Biology* 37, 311-314.
- McVicar, A.H., Sharp, L.A., Walker, A.F. & Pike, A.W. 1993. Diseases of wild sea trout in Scotland in relation to fish population decline. *Fisheries Research* 17, 175-185.
- Meland, S., Borgstrom, R., Heier, L.S., Rosseland, B.O., Lindholm, O. & Salbu, B. 2010. Chemical and ecological effects of contaminated tunnel wash water runoff to a small Norwegian stream. *Science of the Total Environment* 408, 4107-4117.
- Middlemas, S.J., Fryer, R.J., Tulett, D. & Armstrong, J.D. 2013. Relationship between sea lice levels on sea trout and fish farm activity in western Scotland. *Fisheries Management and Ecology* 20, 68-74.
- Middlemas, S.J., Stewart, D.C., Mackay, S. & Armstrong, J.D. 2009. Habitat use and dispersal of post-smolt sea trout *Salmo trutta* in a Scottish sea loch system. *Journal of Fish Biology* 74, 639-651.
- Middlemas, S.J., Raffell, J.A., Hay, D.W., Hatton-Ellis, M. & Armstrong, J.D. 2010. Temporal and spatial patterns of sea lice levels on sea trout in western Scotland in relation to fish farm production cycles. *Biology Letters* 6, 548-551.
- Milner, N.J., Elliott, J.M., Armstrong, J.D., Gardiner, R., Welton, J.S. & Ladle, M. 2003. The natural control of salmon and trout populations in streams. *Fisheries Research* 62, 111-125.
- Milner, N.J., Harris, G.S., Gargan, P., Beveridge, M., Pawson, M.G., Walker, A. & Whelan, K. 2006. Perspective on sea trout science and management. In: *Sea Trout: Biology, Conservation and Management* (red. G. Harris & N. Milner), s. 480-490. Blackwell Publishing, Oxford.

- Mo, T.A. & Heuch, P.A. 1998. Occurrence of *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae) on sea trout (*Salmo trutta*) in the inner Oslo Fjord, south-eastern Norway. *ICES Journal of Marine Science* 55, 176-180.
- Morgan, R.I & Paveley, D.S. 1993. Sea trout rearing - the food connection. *Fish Farmer* 28, 58-9.
- Moore, A. & Potter, E.C.E. 1994. The movement of wild sea trout, *Salmo trutta* L., smolts through a river estuary. *Fisheries Management and Ecology* 1, 1-14.
- Moore, A., Ives, M., Scott, M. & Bamber, S. 1998. The migratory behaviour of wild sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts in the estuary of the River Conwy, North Wales. *Aquaculture* 168, 57-68.
- Murray, A.G. 2002. Using observed load distributions with a simple model to analyse the epidemiology of sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) on sea trout (*Salmo trutta*). *Pest Management Science* 58, 585-594.
- Myksvoll, M., Sandvik, A.D., Skarøhamar, J. & Sundby, S. 2012. Importance of high resolution wind forcing on simulation of dispersion and eddy activity in a Norwegian fjord. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 113, 293-304.
- Nielsen, C., Aarestrup, K. & Madsen, S.S. 2006. Comparison of physiological smolt status in descending and nondescending wild brown trout (*Salmo trutta*) in a Danish stream. *Ecology of Freshwater Fish* 15, 229-236.
- Northcott S.J. & Walker A.F. 1996. Farming salmon, saving sea trout: a cool look at a hot issue. In: *Aquaculture and Sea Lochs* (red. K.D. Black), s. 72-81. The Scottish Association for Marine Science, Dunstaffnage.
- Nylund, A., Bjørknes, B. & Wallace, C. 1991. *Lepeophtheirus salmonis* - A possible vector in the spread of diseases in salmonids. *Bulletin of the European Association of Fish Pathology* 11, 213-216.
- Nylund, S., Andersen, L., Sævareid, I., Plarre, H., Watanabe, K., Anesen, C.E., Karlsbakk, E. & Nylund A. 2011. Diseases of farmed Atlantic salmon *Salmo salar* associated with infections by the microsporidian *Paranucleospora theridion*. *Diseases of Aquatic Organisms* 94, 41-57.
- O'Farrell, M.M., Whelan, K.F. & Whelan, B.J. 1989. A preliminary appraisal of the fecundity of migratory trout (*Salmo trutta*) in the Erriff catchment, Western Ireland. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 36, 273-281.
- Olsen, E.M., Knutsen, H., Simonsen, J.H., Jonsson, B. & Knutsen, J.A. 2006. Seasonal variation in marine growth of sea trout, *Salmo trutta*, in coastal Skagerrak. *Ecology of Freshwater Fish* 15, 446-452.
- Östergren, J. & Rivinoja, P. 2008. Overwintering and downstream migration of sea trout (*Salmo trutta* L.) kelts under regulated flows - northern Sweden. *River Research and Applications* 24, 551-563.
- Parry, G. 1960. The development of salinity tolerance in the salmon, *Salmo salar* (L.) and some related species. *Journal of Experimental Biology* 37, 425-434.
- Pemberton, R. 1976a. Sea trout in North Argyll sea lochs: II. diet. *Journal of Fish Biology* 9, 195-208.
- Pemberton, R. 1976b. Sea trout in the North Argyll Sea lochs, population, distribution and movements. *Journal of Fish Biology* 9, 157-179.
- Penston, M.J. & Davies, I.M. 2009. An assessment of salmon farms and wild salmonids as sources of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) copepodids in the water column in Loch Torridon, Scotland. *Journal of Fish Diseases* 32, 75-88.
- Penston, M.J., McBeath, A.J.A. & Millar, C.P. 2011. Densities of planktonic *Lepeophtheirus salmonis* before and after an Atlantic salmon farm relocation. *Aquaculture Environment Interactions* 1, 225-232.
- Penston, M.J., Millar, C.P. & Davies, I.M. 2008a. Reduced *Lepeophtheirus salmonis* larval abundance in a sea loch on the west coast of Scotland between 2002 and 2006. *Diseases of Aquatic Organisms* 81, 109-117.
- Penston, M.J., McKibben, M.A., Hay, D.W. & Gillibrand, P.A. 2004. Observations on open-water densities of sea lice larvae in Loch Shiel, Western Scotland. *Aquaculture Research* 35, 793-805.

- Penston, M.J., Millar, C.P., Zuur, A. & Davies, I.M. 2008b. Spatial and temporal distribution of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) larvae in a sea loch containing Atlantic salmon, *Salmo salar* L., farms on the northwest coast of Scotland. *Journal of Fish Diseases* 31, 361-371.
- Pert, C.C., Raffell, J., Urquhart, K., Weir, S.J., Kantola, K.M.H. & Bricknell, I.R. 2009. The pathogen burden of early returning sea trout (*Salmo trutta* L.) infected with *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837), in the River Shieldaig, Scotland. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists* 29, 210-216.
- Pickering, A.D. 1981. *Stress and fish*. Academic Press, London.
- Pike, A.W. & Wadsworth, S.L. 1999. Sea lice on salmonids: their biology and control. *Advances in Parasitology* 44, 253-337.
- Plantalech Manel-Ia, N., Thorstad, E.B., Davidsen, J.G., Økland, F., Sivertsgård, R., McKinley, R.S. & Finstad, B. 2009. Vertical movements of Atlantic salmon post-smolts relative to measures of salinity and water temperature during the first phase of the marine migration. *Fisheries Management and Ecology* 16, 147-154.
- Poole, W.R., Nolan, D. & Tully, O. 2000. Modelling the effects of capture and sea lice [*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer)] infestation on the cortisol stress response in trout. *Aquaculture Research* 31, 835-841.
- Poole, W.R., Whelan, K.F., Dillane, M.G., Cooke, D.J. & Matthews, M. 1996. The performance of sea trout, *Salmo trutta* L., stocks from the Burrishoole system western Ireland, 1970-1994. *Fisheries Management and Ecology* 3, 73-92.
- Poole, W.R., Dillane, M., DeEyto, E., Rogan, G., McGinnity, P. & Whelan, K. 2006. Characteristics of the Burrishoole sea trout population: census, marine survival, enhancement and stock-recruitment relationship, 1971-2003. In: *Sea Trout: Biology, Conservation and Management* (red. G. Harris & N. Milner), s. 107-114. Blackwell Publishing, Oxford.
- Pratten, D.J. & Shearer, W.M. 1983a. Sea trout of the North Esk. *Fisheries Management* 14, 49-65.
- Pratten, D.J. & Shearer, W.M. 1983b. The migrations of North Esk sea trout. *Fisheries Management* 14, 99-113.
- Pulg, U., Barlaup, B.T., Sternecker, K., Trepl, L. & Unfer, G. 2013. Restoration of spawning habitats of brown trout (*Salmo trutta*) in a regulated chalk stream. *River Research and Applications* 29, 172-182.
- Reddin, D.G., Downton, P. & Friedland, K.D. 2006. Diurnal and nocturnal temperatures for Atlantic salmon post-smolts (*Salmo salar* L.) during their early marine life. *Fishery Bulletin* 104, 415-428.
- Revie, C.W., Dill, L., Finstad, B. & Todd, C. 2009. Sea Lice Working Group Report. NINA Special Report 39, 1-117.
- Revie, C.W., Gettinby, G., Treasurer, J.W. & Rae, G.H. 2002a. The epidemiology of the sea lice, *Caligus elongatus* Nordmann, in marine aquaculture of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Scotland. *Journal of Fish Diseases* 25, 393-399.
- Revie, C.W., Gettinby, G., Treasurer, J.W., Rae, G.H. & Clark, N. 2002b. Temporal, environmental and management factors influencing the epidemiological patterns of sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infestations on farmed Atlantic salmon (*Salmo trutta*) in Scotland. *Pest Management Science* 58, 576-584.
- Rikardsen, A.H. 2004. Seasonal occurrence of sea lice *Lepeophtheirus salmonis* on sea trout in two north Norwegian fjords. *Journal of Fish Biology* 65, 711-722.
- Rikardsen, A.H. & Amundsen, P.-A. 2005. Pelagic marine feeding of Arctic charr and sea trout. *Journal of Fish Biology* 66, 1163-1166.
- Rikardsen, A.H. & Dempson, J.B. 2011. Dietary life-support: the marine feeding of Atlantic salmon. In: *Atlantic Salmon Ecology* (red. Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen & J. Skurdal), s. 115-144. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Rikardsen, A.H., Amundsen, P.-A., Knudsen, R. & Sandring, S. 2006. Seasonal marine feeding and body condition of sea trout (*Salmo trutta*) at its northern distribution. *ICES Journal of Marine Science* 63, 466-475.

- Rikardsen, A.H., Dempson, J.B., Amundsen, P.-A., Bjørn, P.A., Finstad, B. & Jensen, A.J. 2007. Temporal variability in marine feeding of sympatric Arctic charr and sea trout. *Journal of Fish Biology* 70, 837-852.
- Rosseland, B.O. & Kroglund, F. 2011. Lessons from acidification and pesticides. In *Atlantic Salmon Ecology* (Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J., red.), s. 387-407. Blackwell Publishing, Oxford.
- Saltveit, S.J., Halleraker, J.H., Arnekleiv, J.V. & Harby, A. 2001. Field experiments on stranding in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) during rapid flow decreases caused by hydropeaking. *Regulated Rivers Research & Management* 17, 609-622.
- Schram, T.A., Knutsen, J.A., Heuch, P.A. & Mo, T.A. 1998. Seasonal occurrence of *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* (Copepoda: Caligidae) on sea trout (*Salmo trutta*), off southern Norway. *ICES Journal of Marine Science* 55, 163-175.
- Serra-Llinares, R.M., Bjørn, P.A., Finstad, B., Nilsen, R., Harbitz, A., Berg, M. & Asplin, L. 2014. Salmon lice infection on wild salmonids in marine protected areas: an evaluation of the Norwegian 'National Salmon Fjords'. *Aquaculture Environment Interactions* 5, 1-16.
- Sharp, L., Pike, A.W. & McVicar, A.H. 1994. Parameters of infection and morphometric analysis of sea lice from sea trout (*Salmo trutta*, L.) in Scottish waters. In: *Parasitic Diseases of Fish* (red. A.W. Pike & J.W. Lewis), s. 151-170. Samara Publishing Limited, Treasaith.
- Shaw, D.J. & Dobson, A.P. 1995. Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review. *Parasitology* 111, S111-S133.
- Shaw, D.J., Grenfell, B.T. & Dobson, A.P. 1998. Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. *Parasitology* 117, 597-610.
- Shchepetkin, A.F. & Williams, J.C. 2005. The regional oceanic modeling system (ROMS): a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model. *Ocean Modelling* 9, 347-404.
- Sigholt, T. & Finstad, B. 1990. Effect of low temperature on seawater tolerance in Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Aquaculture* 84, 167-172.
- Sivertsgård, R., Thorstad, E.B., Økland, F., Finstad, B., Bjørn, P.A., Jepsen, N., Nordal, T. & McKinley, R.S. 2007. Effects of salmon lice infection and salmon lice protection on fjord migrating Atlantic salmon and brown trout post-smolts. *Hydrobiologia* 582, 35-42.
- Skaala, Ø., Kålås, S. & Borgstrøm, R. 2014a. Evidence of salmon lice-induced mortality of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in the Hardangerfjord, Norway. *Marine Biology Research* 10, 279-288.
- Skaala, Ø., Johnsen, G.H., Lo, H., Borgstrøm, R., Wennevik, V., Hansen, M.M., Merz, J.E., Glover, K.A. & Barlaup, B.T. 2014b. A conservation plan for Atlantic salmon (*Salmo salar*) and anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in a region with intensive industrial use of aquatic habitats, the Hardangerfjord, western Norway. *Marine Biology Research* 10, 308-322.
- Skern-Mauritzen, R., Torrissen, O. & Glover, K.A. 2014. Pacific and Atlantic *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1838) are allopatric subspecies: *Lepeophtheirus salmonis salmonis* and *L. salmonis oncorhynchi* subspecies novo. *BMC Genetics* 15, 32.
- Skilbrei, O.T. & Wennevik, V. 2006. Survival and growth of sea-ranched Atlantic salmon treated against sea lice prior to release. *ICES Journal of Marine Science* 63, 1317-1325.
- Skilbrei, O.T., Finstad, B., Urdal, K., Bakke, G., Kroglund, F. & Strand, R. 2013. Impact of early salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis*, infestation and differences in survival and marine growth of sea-ranched Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts 1997-2009. *Journal Fish Diseases* 36, 249-260.
- Smith, P.E., Orvos, D.R. & Cairns, J. 1993. Impact assessment using the before-after-control-impact (BACI) model: concerns and comments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, 627-637.
- Solomon, D.J. 2006. Migration as a life-history strategy for the sea trout. In: *Sea Trout: Biology, Conservation and Management* (red. G. Harris & N. Milner), s. 224-233. Blackwell Publishing, Oxford.

- Solomon, D.J. & Czerwinski, M. 2006. Catch and release, net fishing and sea trout fisheries management. In: Sea Trout: Biology, Conservation and Management (red. G. Harris & N. Milner), s. 434-440. Blackwell Publishing, Oxford.
- Stien, A., Bjørn, P.A., Heuch, P.A. & Elston, D.A. 2005. Population dynamics of salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* on Atlantic salmon and sea trout. Marine Ecology Progress Series 290, 263-275.
- Stone, J., Roy, W.J., Sutherland, I.H., Ferguson, H.W., Sommerville, C. & Endris, R. 2002. Safety and efficacy of emamectin benzoate administered in-feed to Atlantic salmon *Salmo salar* L., smolts in freshwater, as a preventative treatment against infestations of sea lice, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer). Aquaculture 210, 2-34.
- Sturlaugsson, J. & Johannsson, M. 1996. Migratory pattern of wild sea trout (*Salmo trutta* L.) in SE-Iceland recorded by data storage tags. ICES C.M. 1996/M:5.
- Svårdson, G. & Fagerström, Å. 1982. Adaptive difference in the long-distance migration of some trout (*Salmo trutta* L.) stocks. Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm 60, 51-80.
- Sveen, S., Overland, H., Karlsbakk, E. & Nylund, A. 2012. *Paranucleospora theridion* (Microsporidia) infection dynamics in farmed Atlantic salmon *Salmo salar* put to sea in spring and autumn. Diseases of Aquatic Organisms 101, 43-49.
- Tanquy, J.M., Ombredane, D., Baglinière, J.L. & Prunet, P. 1994. Aspects of parr-smolt transformation in anadromous and resident forms of brown trout (*Salmo trutta*) in comparison with Atlantic salmon (*Salmo salar*). Aquaculture 121, 51-63.
- Taranger, G.L., Svåsand, T., Bjørn, P.A., Jansen, P.A., Heuch, P.A., Grøntvedt, R.N., Asplin, L., Skilbrei, O., Glover, K., Skaala, Ø., Wennevik, V. & Boxaspen, K.K. 2012. Forslag til førstegenerasjons målemetode for miljøeffekt (effektindikatorer) med hensyn til genetisk påvirkning fra oppdrettslaks til villaks, og påvirkning av lakselus fra oppdrett på villlevende laksefiskbestander. Rapport fra Havforskningsinstituttet Nr. 13-2012, Veterinærinstituttets rapportserie Nr. 7-2012. (In Norwegian)
- Taranger, G.L., Karlsen, Ø., Bannister, R.J., Glover, K.A., Husa, V., Karlsbakk, E., Kvamme, B.O., Boxaspen, K.K., Bjørn, P.A., Finstad, B., Madhun, A.S., Craig Morton, H. & Svåsand, T. 2014. Risk assessment of the environmental impact of Norwegian Atlantic salmon farming. ICES Journal of Marine Science, in press.
- Thorstad, E.B., Whoriskey, F.G., Rikardsen, A.H. & Aarestrup, K. 2011. Aquatic nomads: the life and migrations of the Atlantic salmon. In: Atlantic Salmon Ecology (red. Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen & J. Skurdal), s. 1-32. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Thorstad, E.B., Økland, F., Finstad, B., Sivertsgård, R., Bjørn, P.A. & McKinley, R.S. 2004. Migration speeds and orientation of Atlantic salmon and sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system. Environmental Biology of Fishes 71, 305-311.
- Thorstad, E.B., Whoriskey, F., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A.H. & Finstad, B. 2012. A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. Journal of Fish Biology 81, 500-542.
- Thorstad, E.B., Økland, F., Finstad, B., Sivertsgård, R., Plantalech, N., Bjørn, P.A. & McKinley, R.S. 2007. Fjord migration and survival of wild and hatchery-reared Atlantic salmon and wild brown trout post-smolts. Hydrobiologia 582, 99-107.
- Thorstad, E.B., Todd, C.D., Bjørn, P.A., Gargan, P.G., Vollset, K.W., Halttunen, E., Kålås, S., Uglem, I., Berg, M. & Finstad, B. 2014. Effects of salmon lice on sea trout - a literature review. NINA Report 1044, 1-162.
- Thorstad, E.B., Uglem, I., Finstad, B., Kroglund, F., Einarsdottir, I.E., Kristensen, T., Diserud, O., Arechavala-Lopez, P., Mayer, I., Moore, A., Nilsen, R., Björnsson, B.T. & Økland, F. 2013. Reduced marine survival of hatchery Atlantic salmon post-smolts exposed to aluminium and moderate acidification in freshwater. Estuarine, Coastal and Shelf Science 124, 34-43.
- Tingley, G.A., Ives, M.J. & Russell, I.C. 1997. The occurrence of lice on sea trout (*Salmo trutta* L.) captured in the sea off the East Anglian coast of England. ICES Journal of Marine Science 54, 1120-1128.

- Titus, R.G. & Mosegaard, H. 1989. Smolting at age 1 and its adaptive significance for migratory trout, *Salmo trutta* L., in a small Baltic-coast stream. *Journal of Fish Biology* 35 (Supplement A), 351-353.
- Todd, C.D. 2007. The copepod parasite (*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer), *Caligus elongatus* Nordmann) interactions between wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and wild sea trout (*Salmo trutta* L.): a mini review. *Journal of Plankton Research* 29, i61-i71.
- Todd, C.D., Whyte, B.D.M., MacLean, J.C. & Walker, A.M. 2006. Ectoparasitic sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus*) infestations of wild, adult, one sea-winter Atlantic salmon returning to Scotland. *Marine Ecology Progress Series* 328, 183-193.
- Todd, C.D., Walker, A.M., Ritchie, M.G., Graves, J.A. & Walker, A.F. 2004. Population genetic differentiation of sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) parasitic on Atlantic and Pacific salmonids: analyses of microsatellite DNA variation among wild and farmed hosts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61, 1176-1190.
- Todd, C.D., Walker, A.M., Hoyle, J.E., Northcott, S.J., Walker, A.F. & Ritchie, M.G. 2000. Infestations of wild adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) by the ectoparasitic copepod sea louse *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer: prevalence, intensity and the spatial distribution of males and females on the host fish. *Hydrobiologia* 429, 181-196.
- Torrissen, O., Jones, S., Asche, F., Guttormsen, A., Skilbrei, O.T., Nilsen, F., Horsberg, T.E. & Jackson, D. 2013. Salmon lice - impact on wild salmonids and salmon aquaculture. *Journal of Fish Diseases* 36, 171-194.
- Tucker, C.S., Sommerville, C. & Wootten, R. 2002. Does size really matter? Effects of fish surface area on the settlement and initial survival of *Lepeophtheirus salmonis*, an ectoparasite of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Diseases of Aquatic Organisms* 49, 145-152.
- 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. *Fisheries Research* 17, 187-200.
- Tully, O., Poole, W.R. & Whelan, K.F. 1993b. 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. *Aquaculture and Fisheries Management* 24, 545-557.
- Tully, O., Gargan, P., Poole, W.R. & Whelan, K.F. 1999. Spatial and temporal variation in the infestation of sea trout (*Salmo trutta* L.) by the caligid copepod *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) in relation to sources of infection in Ireland. *Parasitology* 119, 41-51.
- Tully, O., Poole, W.R., Whelan, K.F. & Merigoux, S. 1993a. Parameters and possible causes of epizootics of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) infesting sea trout (*Salmo trutta* L.) off the west coast of Ireland. In: *Pathogens of Wild and Farmed Fish: Sea Lice* (red. G.A. Boxhall & D. Defaye), s. 202-213. Ellis Horwood, Chichester.
- 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.
- Ugedal, O., Finstad, B., Damsgård, B. & Mortensen, A. 1998. Seawater tolerance and downstream migration in hatchery-reared and wild brown trout. *Aquaculture* 168, 395-405.
- Ugedal, O., Kroglund, F., Barlaup, B. & Lamberg, A. 2014. Smolt - en kunnskapsoppsummering. Miljødirektoratets rapport M136-2014, 1-128. (in Norwegian)
- Urquhart, K., Pert, C.C., Kilburn, R., Fryer, R.J. & Bricknell, I.R. 2008. Prevalence, abundance, and distribution of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837) and *Caligus elongatus* (Nordmann, 1832) on wild sea trout *Salmo trutta* L. *ICES Journal of Marine Science* 65, 171-173.
- Urquhart, K., Pert, C.C., Fryer, R.J., Cook, P., Weir, S., Kilburn, R., McCarthy, U., Simons, J., McBeath, S.J., Matejusova, I. & Bricknell, I.R. 2010. A survey of pathogens and metazoan parasites on wild sea trout (*Salmo trutta*) in Scottish waters. *ICES Journal of Marine Science* 67, 444-453.

- Vollset, K.W. & Barlaup, B.T. 2014. First report of winter epizootic of salmon lice on sea trout in Norway. *Aquaculture Environment Interactions* doi: 10.3354/aei00110.
- Vollset, K.W., Barlaup, B.T., Skoglund, H., Normann, E.S. & Skilbrei O.T. 2014. Salmon lice increase the age of returning Atlantic salmon. *Biological Letters* 10, 20130896.
- 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.
- Walker, A.F. 1994. Sea trout and salmon stocks in the Western Highlands. In: *Problems with Sea trout and salmon in the Western Highlands*, s. 6-18. Atlantic Salmon Trust, Pitlochry, Perthshire.
- Walker, A.M., Pawson, M.G. & Potter, E.C.E. 2006. Sea trout fisheries management: should we follow the salmon? In: *Sea Trout: Biology, Conservation and Management* (red. G. Harris & N. Milner), s. 466-479. Blackwell Publishing, Oxford.
- Ward, D.M. & Hvidsten, N.A. 2011. Predation: compensation and context dependence. In: *Atlantic Salmon Ecology* (red. Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen & J. Skurdal), s. 199-220. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Wells, A., Grierson, C.E., MacKenzie, M., Russon, I.J., Reinardy, H., Middlemiss, C., Bjørn, P.A., Finstad, B., Wendelaar Bonga, S.E., Todd, C.D. & Hazon, N. 2006. 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*) post-smolts infested with sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64, 1360-1369.
- Wendelaar Bonga, S.E. 1997. The stress response in fish. *Physiological Reviews* 77, 591-625.
- Went, A.E.J. 1962. Irish sea trout, a review of investigations to date. *Scientific Proceedings A of the Royal Dublin Society* 10, 265-296.
- Whelan, K. 1991. Disappearing Sea trout: Decline or collapse. *The Salmon Net* 23, 24-31.
- Whelan, K.F. 1993. Decline of sea trout in the west of Ireland: an indication of forthcoming marine problems for salmon? In: *Salmon in the Sea and New Enhancement Strategies* (red. D. Mills), s. 171-183. Fishing News Books, Oxford.
- Whelan, K.F. & Poole, W.R. 1996. The sea trout stock collapse, 1989-1992. In: *The Conservation of Aquatic Systems, proceedings of a Seminar held on 18-19 February 1993* (red. J. Reynolds), s. 101-110. Royal Irish Academy.
- White, H.C. 1940. "Sea lice" (*Lepeophtheirus*) and death of salmon. *Journal of Fishery Research Board Canada*, 5, 172-175.
- White, H.C. 1942. Life history of *Lepeophtheirus salmonis*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 6, 24-29.
- 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. *Proceeding of the Royal Society of Edinburgh* 81B, 185-197.
- Økland, F., Jonsson, B., Jensen, A.J. & Hansen, L.P. 1993. Is there a threshold size regulating seaward migration of brown trout and Atlantic salmon? *Journal of Fish Biology* 42, 541-550.
- Økland, F., Thorstad, E.B., Finstad, B., Sivertsgård, R., Plantalech, N., Jepsen, N. & McKinley, R.S. 2006. Swimming speeds and orientation of wild Atlantic salmon post-smolts during the first stage of the marine migration. *Fisheries Management and Ecology* 13, 271-274.
- Ådlandsvik, B. & Sundby, S. 1994. Modelling the transport of cod larvae from the Lofoten area. *ICES Marine Science Symposia* 198, 379-92.

Presentasjon av forfatterne

Forfatterne av rapporten er en internasjonal gruppe forskere fra Norge, Skottland og Irland som har en omfattende erfaring med forskning og rådgiving for forvaltning og fiskeoppdrettsindustrien på lakselus, sjøørret og andre tema knyttet til akvakultur. Forfatterne er presentert nedenfor, med en detaljert beskrivelse av institusjonstilknytning og forskningserfaring.



Eva B. Thorstad, PhD

**Forsker ved Norsk institutt for naturforskning,
Professor II ved Universitetet i Tromsø**

epost: eva.thorstad@nina.no

Arbeidsområder: Biologi hos laksefisk, beskatning og forvaltning av fiskeressurser, effekter av akvakultur på ville fiskebestander, kraftregulering, vandringshindre, forurensing og andre menneskeskapte påvirkninger, ål, fang og slipp fiske, introduserte arter og telemetrimetoder. Har arbeidet med fiskeøkologi og fiskevandring både i ferskvann og sjøen i Norge og andre europeiske, afrikanske og asiatiske land. Medlem av og sekretariatsleder for Vitenskapelig råd for lakseforvaltning.

Publikasjoner: 98 internasjonale vitenskapelige publikasjoner, 6 bokkapitler og > 130 tekniske rapporter og populærvitenskapelige artikler.



Christopher D. Todd, PhD

Professor i marin økologi ved University of St Andrews, Skottland

epost: cdt@st-andrews.ac.uk

Arbeidsområder: Marin økologi, populasjonsbiologi, biologisk oseanografi, parasittologi, fiskebiologi, økologiske problemstillinger knyttet til larver av marine invertebrater og marine bentiske system. Har arbeidet med laks, lakselus og økofysiologi på laksefisk sammen med samarbeidspartnere i Storbritannia, Nederland, Irland, Norge og Canada.

Publikasjoner: 104 internasjonale vitenskapelige publikasjoner, 5 bokkapitler, 1 bok, samt populærvitenskapelige artikler.



Dr. Pål Arne Bjørn, Dr. scient.

Seniorforsker ved Havforskningsinstituttet

epost: paal.arne.bjorn@imr.no

Arbeidsområder: Leder for den norske lakselusovervåkingen inkludert rådgiving for myndighetene samt forskningsprogram som omfatter ville laksefisk. Seniorrådgiver for Mattilsynet, Nærings- og fiskeridepartementet og andre myndigheter. Forskningsaktivitet hovedsakelig knyttet til økologi og menneskeskapte påvirkninger på marine økosystem, særlig knyttet til effekter av akvakultur og lakselus.

Publikasjoner: > 50 internasjonale vitenskapelige publikasjoner, > 80 tekniske rapporter og populærvitenskapelige artikler.



Patrick G. Gargan, PhD

Forsker ved Inland Fisheries Ireland, Irland

epost: paddy.gargan@fisheriesireland.ie

Arbeidsområder: Bestandsvurderinger av laks, sjøørretbiologi og effekter av akvakultur. Har arbeidet med en rekke EU-finansierte prosjekter om laks og sjøørret, inkludert the Celtic Sea Trout Project og Sustainable management of interactions between aquaculture and wild salmonid fish (SUMBAWS). Medlem av Irish Sea Trout Working Group. Chairman for Standing Scientific Committee on Salmon of Inland Fisheries Ireland.

Publikasjoner: 18 internasjonale vitenskapelige publikasjoner, 2 bokkapitler og > 120 tekniske rapporter og populærvitenskapelige artikler.



Knut Wiik Vollset, PhD

Forsker ved UNI Research Miljø, LFI

epost: knut.vollset@uni.no

Arbeidsområder: Tidlige livsstadier hos fisk, planktonøkologi, marinbiologi, effekter av miljøpåvirkninger, predasjon, laksebiologi med vekt på marin overlevelse, fiskevandring og effekter av kraftregulering. Har ekspertise i eksperimentell biologi, feltundersøkelser og modellering (individbaserte modeller). Hovedarbeidsområde siste årene har vært effekter av lakselus på overlevelse hos laks og sjøørret.

Publikasjoner: 15 internasjonale vitenskapelige publikasjoner, > 10 tekniske rapporter og populærvitenskapelige artikler.



Elina Halttunen, PhD

Post Doc ved Havforskningsinstituttet

epost: elina.halttunen@uit.no

Arbeidsområder: Marinbiologi, ferskvannsøkologi, biologi og atferd hos laksefisk, telemetrimetoder, og effekter av lakselus hos sjøørret.

Publikasjoner: 9 internasjonale vitenskapelige publikasjoner, 2 tekniske rapporter og populærvitenskapelige artikler.



Steinar Kålås, Cand. Scient.

Forsker ved Rådgivende Biologer AS

epost: steinar.kalas@radgivende-biologer.no

Arbeidsområder: Ulike aspekter ved ferskvannsbiologi knyttet til forvaltning og overvåking som biodiversitet, miljøpåvirkninger, konsekvensanalyser og introduserte arter.

Publikasjoner: 5 internasjonale vitenskapelige publikasjoner, 280 tekniske rapporter og populærvitenskapelige artikler.

**Ingebrigt Uglem, PhD****Forsker ved Norsk institutt for naturforskning****epost:** ingebrigt.uglem@nina.no**Arbeidsområder:** Krepsdyrøkologi og akvakultur, atferdsøkologi hos marine fisk, fiskevelferd hos oppdrettsfisk, vandring og habitatbruk hos rømt oppdrettsfisk, miljøeffekter av akvakultur både marint og i ferskvannshabitat, fangst og slipp av fiske, telemetri og fiskemerking, videoanalyser, og overvåking av lakselus på ville laksefisk. Har vært involvert i samarbeidsprosjekter med forskning på hummer, grønngylt, laks, torsk og andre arter i Spania, Irland, Canada, Sverige, Storbritannia og USA.**Publikasjoner:** 46 internasjonale vitenskapelige publikasjoner, 2 bokkapitler og > 40 tekniske rapporter og populærvitenskapelige artikler.**Marius Berg, MSc****Overingeniør ved Norsk institutt for naturforskning****epost:** marius.berg@nina.no**Arbeidsområder:** Prosjektkoordinator og feltleder for ulike lakselusovervåkingsprogram og feltundersøkelser langs kysten, med hovedvekt på sjørret. Dette inkluderer vitenskapelige undersøkelser av effekter av oppdrett og lakselus på ville bestander av laksefisk. Bred erfaring med undersøkelser i regulerte vassdrag i Midt-Norge, og prosjektleder for flere overvåkingsprogram for gytefisk med formål å estimere størrelser på laks- og sjørretbestander.**Publikasjoner:** Førsteforfatter eller medforfatter av 22 rapporter, vitenskapelige artikler og populærvitenskapelige publikasjoner.**Bengt Finstad, Dr. scient.****Seniorforsker ved Norsk institutt for naturforskning****epost:** bengt.finstad@nina.no**Arbeidsområder:** Økofysiologi, akvakultur, smoltproduksjon, forsøk med eksperimentelle slipp av store grupper fisk, forurensning og andre menneskeskapt påvirkninger, laksefisk i sjøen, fiskesykdommer og parasitter, biotelemetri. Har arbeidet med disse temaene i Norge, Canada, Skottland og Russland. Medlem av Vitenskapelig råd for lakseforvaltning. Medredaktør for den vitenskapelige journalen Aquaculture Environment Interactions.**Publikasjoner:** 94 internasjonale vitenskapelige publikasjoner, 4 bokkapitler og > 140 tekniske rapporter og populærvitenskapelige artikler.



Norsk institutt for naturforskning (NINA) er et nasjonalt og internasjonalt kompetansesenter innen naturforskning. Vår kompetanse utøves gjennom forskning, utredningsarbeid, overvåking og konsekvensutredninger.

NINAs primære aktivitet er å drive anvendt forskning. Stikkord for forskningen er kvalitet og relevans, samarbeid med andre institusjoner, tverrfaglighet og økosystemtilnærming. Offentlig forvaltning, næringsliv og industri samt Norges forskningsråd og EU er blant NINAs oppdragsgivere og finansieringskilder.

Virksomheten er hovedsakelig rettet mot forskning på natur og samfunn, og NINA leverer et bredt spekter av tjenester gjennom forskningsprosjekter, miljøovervåking, utredninger og rådgiving.

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-2689-9

Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Sluppen, 7485 Trondheim

Besøks/leveringsadresse: Høgskoleringen 9, 7034 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00, Telefaks: 73 80 14 01

E-post: firmapost@nina.no

Organisasjonsnummer 9500 37 687

<http://www.nina.no>

Samarbeid og kunnskap for framtidens miljøløsninger