

# TEMARAPPORT FRA VITENSKAPELIG RÅD FOR LAKSEFORVALTNING

NR 3

Lakselus og effekter på vill laksefisk  
-fra individuell respons til  
bestandseffekter





TEMARAPPORT FRA  
VITENSKAPELIG RÅD  
FOR LAKSEFORVALTNING

NR 3

Lakselus og effekter på vill  
laksefisk  
– fra individuell respons til  
bestandseffekter

RAPPORTEN REFERERES SOM

Anon. 2012. Lakselus og effekter på vill laksefisk – fra individuell respons til bestandseffekter. Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 3, 56 s.

Trondheim september 2012

ISSN: 1891-5302

ISBN: 978-82-93038-10-8

RETTEGHETSHAVER

© Vitenskapelig råd for lakseforvaltning

REDAKSJON

Torbjørn Forseth, Bengt Finstad & Eva B. Thorstad

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

NØKKELOD

Laks - *Salmo salar* - sjøørret - *Salmo trutta* - sjørøye - *Salvelinus alpinus* - lakselus - *Lepeophtheirus salmonis* - infeksjonsnivå - oppdrett - overvåking - fysiologi - bestandseffekt

## Sammendrag

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning er et uavhengig råd opprettet av Direktoratet for naturforvaltning (DN), som gjennom årlige rapporter beskriver bestandsstatus for norsk villaks, vurderer trusler, og gir råd om beskatningsnivå og andre tema som berører villaksen. Medlemmene (12 forskere fra seks universiteter og forskningsinstitutt) er personlig oppnevnt i kraft av sin kompetanse, og ikke som representanter for de institusjonene de er ansatt i.

I denne temarapporten gis en oppsummering av kunnskapsgrunnlaget for hvordan lakselus påvirker sjøvandrende laksefisk, fra respons hos enkeltindivider i laboratorieforsøk til effekter på grupper av fisk i naturen og på bestandsnivå. Oppsummeringen er basert på publiserte enkeltundersøkelser, internasjonale oppsummeringsartikler, resultater fra nasjonale overvåkingsserier og kunnskap om bestandsdynamikk hos laksefisk.

Samlet sett er det sannsynliggjort gjennom vitenskapelige undersøkelser at lakselus fra oppdrett har gitt bestandseffekter i form av redusert innsig av gytelaks fra havet og redusert høstbart overskudd i de mest oppdrettsintensive områdene i Norge. Dette er basert på omfattende undersøkelser av individuelle effekter av lakselus på livsfunksjon (fysiologiske og patologiske effekter) hos laksefisk, metaanalyser av feltforsøk som sammenligner marin vekst og overlevelse hos grupper av laksesmolt med og uten medikamentell beskyttelse mot lakselus, sannsynliggjøring av bestandseffekter fra overvåking av infeksjonsnivå hos villfisk kombinert med etablerte tålegrenser, samt dokumentasjon av bestandseffekter ved analyser av fangststatistikk og lakseinnsig. Vedvarende høyt smittetrykk fra lakselus kan sammen med andre påvirkningsfaktorer true laksebestanders eksistens, særlig når overlevelsesforholdene i havet er så dårlige som de generelt har vært i de siste 20-30 år.

Smittepresset mot særlig sjørret, men også sjørøye, har vært og er fremdeles høyt i oppdrettsintensive kystområder og fjorder langs store deler av norskekysten. Disse artene drar på grunn av sitt levevis i mindre grad nytte av våravlusning i oppdrettsanleggene, som er spesielt rettet mot å redusere smittetrykket mot laksesmolt om våren. Det er å forvente at disse belastningene gir betydelige bestandseffekter og reduserer både høstbart overskudd og rekruttering hos sjørret og sjørøye i oppdrettsintensive kystområder.

Mulighetene for gode estimater og analyser av bestandseffekter er begrenset av at overvåkingen av villfisk, til tross for et omfattende program, ikke har tilstrekkelig geografisk og tidsmessig oppløsning. Videre er det en betydelig utfordring at viktige data fra oppdrettsaktiviteten er vanskelig tilgjengelig. Det er essensielt for analyser av bestandseffekter at nåtidige og historiske data for hvilke lokaliteter som er brukt til oppdrett, antall oppdrettsfisk i disse lokalitetene og infeksjonsnivåer på oppdrettsfisken, blir gjort tilgjengelig.

# Innhold

Sammendrag .....	4
Innhold .....	5
Vitenskapelig råd for lakseforvaltning .....	6
Medlemmer av vitenskapelig råd for lakseforvaltning .....	7
<b>1 Innledning .....</b>	<b>9</b>
<b>2 Historisk tilbakeblikk.....</b>	<b>10</b>
<b>3 Overordnet metodisk tilnærming.....</b>	<b>12</b>
<b>4 Individuelle fysiologiske og patologiske effekter fra laboratoriestudier.....</b>	<b>13</b>
4.1 Laks .....	13
4.2 Sjørret .....	14
4.3 Sjørøye .....	14
4.4 Samlet vurdering av grenseverdier på individnivå .....	15
<b>5 Verifisering av effekter i feltstudier .....</b>	<b>16</b>
5.1 Fysiologisk effekter i feltstudier.....	16
5.2 Effekter på vekst og overlevelse hos grupper av smolt i naturen .....	17
<b>6 Sammenhenger mellom oppdrettsvirksomhet og smittepress.....</b>	<b>20</b>
<b>7 Overvåking av infeksjonsnivå på villfisk .....</b>	<b>22</b>
7.1 Metodiske utfordringer, løsninger og begrensninger .....	22
7.2 Sjørret og sjørøye .....	23
7.3 Laks .....	26
<b>8 Betydning av utvandringstidspunkt og oppholdstid i fjord- og kystområder.....</b>	<b>30</b>
<b>9 Effekter på bestandsnivå .....</b>	<b>32</b>
9.1 Parasitters effekt på fiskebestander .....	32
9.2 «Bestandsregulerende» effekt .....	33
9.3 Fra individuell respons til bestandseffekter – teori .....	37
9.4 Dokumentasjon av bestandseffekter.....	37
9.4.1 Estimer av bestandseffekter.....	37
9.4.2 Utfordringen med variabel havoverlevelse .....	39
9.4.3 Oppdrettspåvirkning og trender i bestandsstørrelse .....	41
<b>10 Hovedfunn.....</b>	<b>44</b>
<b>11 Konklusjoner .....</b>	<b>46</b>
<b>12 Referanser.....</b>	<b>47</b>

## Vitenskapelig råd for lakseforvaltning

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning er et uavhengig råd opprettet av Direktoratet for naturforvaltning (DN) i 2009. Det vitenskapelige rådet har som hovedoppgaver å:

- 1) beskrive bestandsstatus for laks i forhold til gytebestandsmål og trusselnivå,
- 2) utarbeide prognoser for innsig av laks,
- 3) gi råd om beskatningsnivået, og
- 4) gi råd om andre spesifiserte tema.

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning skal foreta sine analyser og vurderinger innenfor rammene av NASCO (den nordatlantiske organisasjonen for vern av atlantisk laks) sine retningslinjer for føre-var tilnærmingen, ICES (det internasjonale havforskningsrådet) sine tilrådninger, samt vedtatte nasjonale målsettinger for lakseforvaltning jf. føringene i St.prp. nr. 32 (Om vern av villaksen og ferdigstilling av nasjonale laksevassdrag og laksefjorder). Basert på eksisterende vitenskapelig kunnskap skal det gis vitenskapelige råd i henhold til mandat og årlige spørsmål.

Leder og medlemmer av Vitenskapelig råd for lakseforvaltning er oppnevnt av DN. Rådet er sammensatt slik at de viktigste problemstillingene som skal belyses er dekket med minst ett medlem med spesialkompetanse innenfor feltet. Medlemmene i rådet er personlig oppnevnt og representerer således ikke den institusjonen de er ansatt i. Rådets medlemmer oppnevnes for fem år av gangen. Norsk institutt for naturforskning (NINA) ivaretar sekretariatsfunksjonen for rådet.

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning utarbeider en årlig rapport i egen rapportserie, som beskriver status og utvikling for bestanden av villaks. Rapporten skal være forvaltningens sentrale dokument når det gjelder sammenstilling av kunnskapsgrunnlaget for forvaltning av villaks. Rådet kan ved behov hente inn bidrag fra eksperter utenfor rådet. Disse svarer ikke for de råd som gis ut over sitt identifiserte bidrag. Rådet skal søke å bli enige om teksten i rapporten uten at dette går på bekostning av dens tydelighet. Ved eventuell uenighet om teksten vektlegges synspunkter fra den/de av rådets medlemmer som er eksperter på det/de aktuelle tema. Det skal gis en konkret beskrivelse av hva uenigheten består av. I tillegg til årlig rapport utarbeider vitenskapsrådet temarapporter som dekker ulike tema, etter oppdrag fra forvaltningen eller eget initiativ, i en egen temarapportserie.

I 2012 har rådet følgende sammensetning:

**LEDER:**

Torbjørn Forseth

**MEDLEMMER:**

Bjørn T. Barlaup, Morten Falkegård, Bengt Finstad, Peder Fiske, Harald Gjosæter, Kjetil Hindar, Frode Kroglund, Tor Atle Mo, Audun H. Rikardsen, Eva B. Thorstad og Vidar Wennevik

**SEKRETARIAT:**

Eva B. Thorstad (leder), Peder Fiske, Torbjørn Forseth og Laila Saksgård

## Medlemmer av vitenskapelig råd for lakseforvaltning



**Torbjørn Forseth, Dr. scient.**

**Stilling:** Seniorforsker, Norsk institutt for naturforskning (NINA)

**e-post:** torbjorn.forseth@nina.no

**Hovedarbeidsområder, laksefisk:** Effekter av vassdragsreguleringer, klimaeffekter, lokal forvaltning, gytebestandsmål, habitatbruk og vekst.

**Har også jobbet med:** Parasitter og sykdom, sur nedbør, fiskevandring og laksetrapper. 49 internasjonale publikasjoner og 81 tekniske rapporter.



**Bjørn T. Barlaup, Dr. scient.**

**Stilling:** Forskningsleder ved Laboratorium for ferskvannøkologi og innlandsfiske (LFI) v/ Uni Miljø, Bergen.

**e-post:** bjorn.barlaup@uni.no

**Hovedarbeidsområder, laksefisk:** Gytebiologi, bestandsovervåking, effekter av vassdragsregulering, effekter av akvakultur, restaureringsbiologi, sur nedbør og kalking.

**Har også jobbet med:** Uttak av rømt oppdrettslaks og relikts laks. 21 internasjonale publikasjoner og > 120 tekniske rapporter.



**Bengt Finstad, Dr. scient.**

**Stilling:** Seniorforsker, Norsk institutt for naturforskning (NINA)

**e-post:** bengt.finstad@nina.no

**Hovedarbeidsområder, laksefisk:** Økofysiologi, smoltproduksjon og utsettinger av fisk, forurensing og forsurening, biotelemetri (fiskevandring), oppdrett og havbeite, laks i åpent hav og fiske sykdommer og parasitter. Arbeid både i felt og på laboratoriet og sammen med nasjonale og internasjonale samarbeidspartnere innen forskning, forvaltning og industri.

83 internasjonale publikasjoner og > 100 tekniske rapporter og populærvitenskapelige artikler.



**Peder Fiske, Dr. scient.**

**Stilling:** Seniorforsker, Norsk institutt for naturforskning (NINA)

**e-post:** peder.fiske@nina.no

**Hovedarbeidsområder, laksefisk:** Overvåking av bestandssammensetning, estimering av bestandsstørrelse, effekter av rømt oppdrettslaks og beskatning.

**Har også jobbet med:** Vandring i ferskvann og sjøen, atferd, effekter av vassdragsregulering og fang og slipp fiske. Medlem i ICES Working Group on North Atlantic Salmon som årlig vurderer bestandssituasjonen for atlantisk laks.

31 internasjonale publikasjoner og 56 tekniske rapporter.



**Harald Gjosæter, Dr. philos.**

**Stilling:** Forsker, Havforskningsinstituttet

**e-post:** harald.gjosater@imr.no

**Hovedarbeidsområder, laksefisk:** Estimering av bestandsstørrelser.

**Har også jobbet med:** Fiskeøkologi i Barentshavet, bestandsvurdering, rådgiving, lodde og bunnfisk i Barentshavet. Er medlem i ICES Arctic Fisheries Working Group og ICES Working Group on North Atlantic Salmon. 43 internasjonale publikasjoner og > 200 andre publikasjoner, inkludert bokkapitler, populærvitenskapelige artikler, rapporter etc.



**Kjetil Hindar, Dr. philos.**

**Stilling:** Forskningsjef, Norsk institutt for naturforskning (NINA)

**e-post:** kjetil.hindar@nina.no

**Hovedarbeidsområder, laksefisk:** Genetisk struktur, genetiske og økologiske effekter av rømt oppdrettslaks, hybridisering mellom laks og ørret, gytebestandsmål, reetablering og genmodifisert laksefisk.

**Har også jobbet med:** Effekter av fiske, vassdragsreguleringer, parasitter og sykdommer, andre laksefisk, og internasjonal rådgivning (OECD, IUCN). 72 internasjonale publikasjoner og > 100 tekniske rapporter og populærvitenskapelige artikler.





**Morten Falkegård, Dr. scient.**

**Stilling:** Forsker, Norsk institutt for naturforskning (NINA)

**e-post:** morten.falkegard@nina.no

**Hovedarbeidsområder, laksefisk:** Habitatbruk, diett, atferd og vandringer, produksjon, beskatning, forvaltning og overvåkning.

**Har også jobbet med:** Introduerte arter og ferskvannsbunndyr.

7 internasjonale publikasjoner og 13 tekniske rapporter.



**Frode Kroglund, Cand. real.**

**Stilling:** Forsker, Norsk institutt for vannforskning (NIVA)

**e-post:** frode.kroglund@niva.no

**Hovedarbeidsområder, laksefisk:** Hvordan vannkjemi påvirker fiskens fysiologi og hvordan svekket fysiologisk status påvirker dødelighet, vekst, vandring, smoltifisering, saltvannstoleranse, og marin overlevelse og følsomhet for sekundære stressorer (lakselus).

**Har også jobbet med:** Effekter av vassdragsregulering, relikts laks, og gruveavrenning.

44 internasjonale publikasjoner og > 100 tekniske rapporter.



**Tor Atle Mo, Dr. scient.**

**Stilling:** Seksjonsleder, Seksjon for parasittologi, Veterinærinstituttet

**e-post:** tor.a.mo@vetinst.no

**Hovedarbeidsområder, laksefisk:** Forekomst og effekt av fiskeparasitter hos villfisk og oppdrettsfisk, særlig hos laksefisk. Referanseekspert på *Gyrodactylus salaris* for verdens dyrehelseorganisasjon (OIE) og har ansvar for friskmeldingsprogrammet for *G. salaris* i Norge. Medlem i ICES Working Group on the Pathology and Disease of Marine Organisms som rapporterer forekomst og endringer av agens og sykdommer hos marine organismer hos medlemslandene. 48 internasjonale publikasjoner og > 50 tekniske rapporter.



**Audun H. Rikardsen, Dr. scient.**

**Stilling:** Professor ved Universitetet i Tromsø, Vitenskapelig rådgiver ved Norsk institutt for naturforskning (NINA) (20 %)

**e-post:** audun.rikardsen@uit.no

**Hovedarbeidsområder, laksefisk:** Vandringer til laksefisk (laks, sjørret og sjørøye) i alle stadier av sjø- og ferskvannsfasen, næringsøkologi, habitat, parasittering, vekst, beskatning og menneskelig påvirkning, med spesiell vekt på nordlige bestander.

**Har også jobbet med:** *Gyrodactylus salaris*, lakselus, fysiologi, fang- og slipp, fiskemerking, fangstteknikker, restaurering av vassdragsinngrep, EU's vandndirektiv, egnethetsanalyser for oppdrettsanlegg, rømt oppdrettsfisk, konsekvensanalyser. 43 internasjonale publikasjoner og > 50 tekniske rapporter.



**Eva B. Thorstad, PhD**

**Stilling:** Forsker, Norsk institutt for naturforskning (NINA)

**e-post:** eva.thorstad@nina.no

**Hovedarbeidsområder, laksefisk:** Vandringer i ferskvann og sjøen, atferd, habitatbruk, effekter av vassdragsregulering, fang og slipp fiske, beskatning, effekter av rømt oppdrettslaks, merking, relikts laks, bestandsovervåking og effekter av sur nedbør og andre forurensinger.

**Har også jobbet med:** Effekter av introduerte arter, interaksjoner mellom arter og energetikk. 80 internasjonale publikasjoner og > 120 tekniske rapporter og populærvitenskapelige artikler.



**Vidar Wennevik, PhD**

**Stilling:** Forsker, Havforskningsinstituttet

**e-post:** vidar.wennevik@imr.no

**Hovedarbeidsområder, laksefisk:** Populasjonsstruktur av laks, laks i havet, anvendelse av genetiske metoder i identifikasjon av individer, interaksjoner mellom vill og rømt laks.

**Har også jobbet med:** Populasjonsstruktur av torsk og sild, og generell lakseøkologi. Medlem i ICES Working Group on North Atlantic Salmon som årlig vurderer bestandssituasjonen for atlantisk laks. 12 internasjonale publikasjoner og > 15 tekniske rapporter.

# 1 Innledning

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning konkluderte i sin gjennomgang av trusselfaktorer mot laks i Norge i 2010 (Anon. 2010) at lakselus fra oppdrettsaktivitet er én av to ikke-stabiliserte eksistensielle trusler mot laksebestander. I denne temarapporten gis en systematisk oppsummering av kunnskapsgrunnlaget for hvordan lakselus påvirker sjøvandrende (anadrome) laksefisk, fra respons hos enkeltindivider i laboratorieforsøk til effekter på grupper av fisk i naturen og på bestandsnivå. Vi beskriver også hva slags metodisk tilnærming forskerne har brukt når de har undersøkt hvordan lakselus fra oppdrettsfisk kan påvirke ville bestander av laksefisk. Oppsummeringen er basert både på publiserte enkeltstudier og på internasjonale oppsummeringsartikler (Revie mfl. 2009, Finstad & Bjørn 2011, Bjørn mfl. 2011a), og inkluderer også resultater fra nasjonale overvåkingsserier og generell kunnskap om bestandsdynamikk hos laks. Oppsummeringen refererer til undersøkelser av arten lakselus *Lepeophtheirus salmonis*, unntatt noen få steder hvor annen art er spesifisert.

## 2 Historisk tilbakeblikk

Tidlig på 1990-tallet ble det registrert at i områder med fiskeoppdrett langs norskekysten vendte en del sjørret tilbake til elver og elvemunninger kort tid etter utvandring (såkalt prematur tilbakevandring). Disse sjørretene var sterkt infisert med lakselus og hadde betydelige hudskader. Utmagrede individer ble også observert (Jakobsen mfl. 1992, Sivertsen mfl. 1993, Finstad 1993, Finstad mfl. 1992, 1994a, Birkeland & Jakobsen 1994, 1997, Birkeland 1996). Samtidig så det ut til, fra vurdering av fangststatistikk, at sjørretens overlevelse i sjøen var betydelig redusert i enkelte oppdrettsintensive områder, som vist fra Irland (Gargan mfl. 2003). Noen norske utredninger tidlig på 90-tallet tydet i tillegg på at laks som vandret ut gjennom de lange og oppdrettsintensive fjordene på Vest- og Nordvestlandet, også ble smittet av lakseluslarver (Finstad mfl. 1994b, Holst mfl. 2003). Andre undersøkelser tydet på at nordnorsk sjørøye kunne bli sterkt infisert i områder med lakseoppdrettsanlegg (Finstad 1993, Langseth 2004). På bakgrunn av disse undersøkelsene ble det foreslått at epidemier av lakselus kunne være en av årsakene til nedgangen i enkelte bestander av vill laksefisk langs norskekysten.

Tidlig på 1990-tallet var kunnskapen om de fysiologiske effektene av lakselusinfeksjon generelt begrenset (Wootten mfl. 1982), og det var bare utført noen få feltundersøkelser av lakselusinfeksjon på vill laksefisk (Boxhall 1974, Johannesen 1975, Jakobsen mfl. 1992, Tully mfl. 1993, Finstad mfl. 1994ab, Sharp mfl. 1994). Det var ikke særlig støtte for en årsakssammenheng mellom fiskeoppdrett og lakselusinfeksjon, og de bestandsmessige konsekvensene av de observerte infeksjonene hos vill laksefisk var ikke avklart. Det var derfor behov både for bedre kartlegging av fenomenet prematur tilbakevandring til ferskvann, og for mer informasjon om de fysiologiske effektene av lakselusinfeksjon på laksefisk. Det var også behov for grundige undersøkelser av smittepresset fra lakselus, både i områder med og uten oppdrett, og av mulige bestandsmessige konsekvenser av observerte lusenivåer på vill laksefisk. På bakgrunn av dette har forskere i Norge og utlandet studert de fysiologiske og bestandsmessige følgene av lakselusinfeksjon på sjøvandrende laksefisk.

Første fase var undersøkelser av de fysiologiske effektene av lakselusinfeksjon på eksperimentelt infisert smolt av sjørret, laks og sjørøye. Videre ble lakselusens utvikling på de infiserte vertsfiskene, smoltens utvikling og dødelighet, infeksjonsintensitet og smittespredning beskrevet. Dette ble først gjort ved å studere fysiologiske effekter av lakselusinfeksjoner hos eksperimentelt infisert laksefisk i laboratorieforsøk (Grimnes & Jakobsen 1996, Bjørn & Finstad 1997, 1998, Finstad mfl. 2000, Wagner mfl. 2003, 2004, Wells mfl. 2006, 2007). Neste fase i forskningen var konsentrert om å demonstrere en eventuell årsakssammenheng mellom epidemier av lakselus hos vill laksefisk og den raske veksten i lakseoppdrettsnæringen. Det var også viktig å finne ut hvor utbredt skadelige eller dødelige lusenivåer er hos bestander av vill laksefisk. Dette ble gjort ved å gjennomføre omfattende feltundersøkelser hvor sjørret, laks og sjørøye ble fanget og lusenivåer sammenlignet mellom oppdrettsintensive områder og kontrollområder (Finstad mfl. 1994a, Birkeland & Jakobsen 1997, Schram mfl. 1998, Bjørn mfl. 2001a, Bjørn & Finstad 2002, Holst mfl. 2003, Rikardsen 2004, Heuch mfl. 2005, Revie mfl. 2009, Bjørn mfl. 2008, 2009, 2010ab). I forskningens tredje fase ble det designet forsøk som skulle bidra med kunnskap som kunne brukes som grunnlag for å estimere effekter på bestandsnivå hos vill laksefisk. Dette ble gjort ved å beskytte grupper av individuelt merket (Carlinmerke eller snutemerke) lakse- og sjørretsmolt mot lakselus ved hjelp av medisinfôr, badebehandling eller stikkmedisinering, før de ble sluppet løs sammen med ubehandlet fisk i

nærheten av sine respektive hjemmeelver. Slik behandling beskytter fisken mot lakselusinfeksjoner i flere uker, og så lenge behandlingen ikke forstyrrer fisken på andre måter, gir eksperimentene resultater om effektene av lus i form av vekst og overlevelse på gruppenivå (Finstad & Jonsson 2001, Hazon mfl. 2006, Skilbrei & Wennevik 2006, Hvidsten mfl. 2007, Skilbrei mfl. 2008, Jackson mfl. 2011, Gargan mfl. 2012).

### 3 Overordnet metodisk tilnærming

Det er krevende å studere og kvantifisere hvordan parasitter påvirker vertsfiskbestander, og å avdekke om og hvor mye økningen i antall verter for lakselus i oppdrett påvirker ville bestander av laksefisk. Gode forskningsprogrammer kombinerer studier av mekanismer i kontrollerte laboratoriestudier, verifisering ved feltforsøk, modellering og storskala feltstudier (Morin 1998, Werner 1998, Aas mfl. 2011a). Både den internasjonale forskningen på lakselus og den nasjonale forskningen og overvåkingen har dekket disse elementene:

- Laboratoriestudier av fysiologiske og patologiske effekter av lakselus på laksefisk og hvordan disse påvirkes av miljøforhold.
- Verifisering av fysiologiske effekter i feltstudier.
- Komparative feltstudier i kontroll og oppdrettsintensive områder
- Overvåking av infeksjonsnivå på villfisk
- Analyser av effekter på bestandsnivå.

Fram til nå har det i liten grad vært presentert studier som modellerer effekter på bestandsnivå. Det generelle kunnskapsnivået om bestandsdynamikk og bestandsregulering hos laks er imidlertid høyt (se flere kapitler i Aas mfl. 2011b), og kunnskapen tilsier at oppskalering fra effekter på individ- og gruppenivå til bestandsnivå (i alle fall innenfor en laksegenerasjon) i teorien er relativt enkelt. Vi omhandler dette i et eget kapittel (**kapittel 9**).

Det er det samlede kunnskapsgrunnlaget, bygd opp fra effekter på individnivå, via effekter på gruppenivå til bestandsnivå, komparative studier og generell kunnskap om atferd og bestandsregulering hos laksefisk som tilsier at det er stor sannsynlighetsovervekt for at lakselus fra oppdrett er en vesentlig trussel mot bestander av laksefisk i oppdrettsintensive områder. Nedenfor presenteres dette kunnskapsgrunnlaget steg for steg.

## 4 Individuelle fysiologiske og patologiske effekter fra laboratoriestudier

Lakselusangrep forstyrrer fiskens saltbalanse fordi parasitten spiser vertsfiskens slim, hud (Kabata 1974, Bjørn & Finstad 1998) og blod (Brandal mfl. 1976). Spisingen fører til mekanisk skade på hud og finner (Wootten mfl. 1982, Jones mfl. 1990, Bjørn & Finstad 1998). Dette medfører osmotisk stress på grunn av "lekkasje" gjennom huden, og individer kan få så høy infeksjonsbelastning at de dør (Grimnes & Jakobsen 1996, Grimnes mfl. 1996, Bjørn & Finstad 1997). Videre gir infeksjon med både yngre og eldre lusestadier en tilleggspåvirkning på fisken (f.eks. høyere kortisolverdier, Bjørn & Finstad 1997, Finstad mfl. 2000) som er en stressreaksjon (Wendelaar Bonga 1997, Iwama mfl. 2006) som ytterligere forstyrrer saltbalansen hos fisken. Flere laboratorieundersøkelser har dokumentert de fysiologiske effektene av lakselusinfeksjon på laks, sjørøret og sjørøye (f.eks. Grimnes & Jakobsen 1996, Grimnes mfl. 1996, Bjørn & Finstad 1997, 1998, Nolan mfl. 1999, Finstad mfl. 2000, Bjørn mfl. 2001a, Wagner mfl. 2003, 2004, Wells mfl. 2006, 2007, Finstad mfl. 2007a). Effekter som redusert vekst, redusert reproduksjonsevne, nedsatt svømmeevne og svekket immunforsvar er også dokumentert (Bjørn & Finstad 1997, Nolan mfl. 1999, 2000, Finstad mfl. 2000, Bjørn mfl. 2001a, Wagner mfl. 2003, 2004, Tveiten mfl. 2010). Vertsfisken ser ut til å ha varierende genetisk motstandskraft mot lakselus (Glover mfl. 2001, 2003, 2004). Sentrale litteraturgjennomganger som beskriver effekter av lakselus, er Pike & Wadsworth (1999), Tully & Nolan (2002), Johnson mfl. (2004), Heuch mfl. (2005), Costello (2006), Boxaspen (2007), Boxaspen mfl. (2007), Wagner mfl. (2008), Revie mfl. (2009), Finstad mfl. (2010) og Finstad & Bjørn (2011). Nedenfor går vi nærmere inn på funnene med fokus på grenseverdier for effekt hos laks, sjørøret og sjørøye.

*Fysiologiske effekter* er et begrep som omfatter alle effekter på ulike kroppsfunksjoner og beskrives som forstyrrelser i fiskens homeostase (likevekt). Kroppsfunksjonene omhandler blant annet mekanismer fra stoffskifte til regulering av saltbalanse, sirkulasjonssystemer (blod og lymfe), immunforsvar og kontrollsystemer (nerver og hormoner).

*Patologiske effekter* brukes om effekter som følge av en sykdom og beskriver særlig strukturelle og funksjonelle forandringer i organer, vev og celler.

### 4.1 Laks

En infeksjonsintensitet på over 30 lakseluslarver per fisk kan være dødelig for laksesmolt på ca. 40 gram (Grimnes & Jakobsen 1996). Den fysiologiske stressresponsen viste seg gjennom høyere plasmakloridnivåer og en reduksjon i totale protein-nivåer, albumin og hematokritt hos den infiserte fisken. Grimnes & Jakobsen (1996) og Finstad mfl. (2000) viste at osmoreguleringsevnen til lakselusinfisert fisk først reduseres etter at lusene når de halv voksnestadiene. Imidlertid økte kortisolverdier hos infisert fisk (Finstad mfl. 2000) allerede i den første prøvetakingen (7 dager) etter infisering (lus i chalimus-stadiene). Omregnet til intensitet per gram fiskevekt (30 larver delt på 40 gram = 0,75) tyder resultatene på at infeksjon med i størrelsesorden 11 chalimuslarver kan ta livet av en vill laksesmolt på ca. 15 gram (Finstad mfl. 2000).

Wagner mfl. (2003, 2004) undersøkte subletale nivåer av lakselus (0,02–0,13 lakselus per gram kroppsvekt) på større laks (600–700 gram) og fant at laksens svømmeevne ble betydelig redusert hos individene med mest lus. Dette tyder på at selv lave lusenivåer kan være skadelig for laks.

Studiene viser altså at laks rammes av stress (primæreffekt) før den opplever osmotiske forstyrrelser (sekundæreffekt). Det er godt kjent at økte kortisolnivåer (stressrespons) svekker immunforsvaret, slik at fisken blir mer mottakelig for smittsomme sykdommer (Ellis 1981, Pickering & Pottinger 1989, Wedemeyer 1996). Det er vist at injeksjon av kortikosteroider i fisk øker deres mottakelighet for flere parasittsykdommer. I en laboratorieundersøkelse var cohollaks (*Oncorhynchus kisutch*) med injisert kortisol mer mottakelig for lakselusinfeksjon enn fisk som ikke hadde blitt stresset (Johnson & Albright 1992a). Det ser ut til at laks har begrenset immunitet mot både skottelus, *Caligus elongatus*, (MacKinnon 1993, 1998) og lakselus, *Lepeophtheirus salmonis* (Grayson mfl. 1991, Johnson & Albright 1992b). Stress forårsaket av lakselusinfeksjon vil derfor trolig øke vertsfiskens mottakelighet for reinfeksjon med lakselus samt for andre infeksjoner.

Hvis fisken har oppholdt seg i ferskvann av dårlig kvalitet, kan mottakeligheten for lakselusinfeksjon øke. Dette ble vist i en studie gjennomført av Finstad mfl. (2007a, 2012), hvor laksesmolt ble eksponert for forskjellige grader av surt, aluminiumsholdig vann og deretter for lakselus. Dødeligheten var lav hos ikke-infiserte kontrollgrupper og betydelig høyere i de luseinfiserte gruppene. Plasmakloridnivåer var innenfor normalområdet hos de ikke-infiserte gruppene, mens fisk i de infiserte gruppene, som var blitt utsatt for henholdsvis veldig surt og litt surt vann, hadde forhøyede plasmakloridnivåer. I tillegg fikk gruppene holdt i de dårligste vannkvalitetene høyere lusepåslag enn gruppene holdt i god vannkvalitet (Finstad mfl. 2007a).

#### 4.2 Sjørret

En økning i fiskedødelighet ble registrert da Bjørn & Finstad (1997) infiserte anleggsproduisert sjørretsmolt (gjennomsnittsvikt 91 gram) for å undersøke de fysiologiske effektene av lakselusinfeksjon. Lusenes chalimusstadier medførte bare små forstyrrelser i fiskens osmoregulering, men infisert fisk hadde høye nivåer av stresshormonet kortisol og et betydelig redusert lymfocytt-leukocyt-forhold. Infisert fisk fikk store osmoreguleringsproblemer og anemi etter at de første halvoksne lusestadiene utviklet seg. Dette kunne sees gjennom forhøyede plasmakloridnivåer og reduserte hematokrittverdier. Dødelighet ble observert i den mest infiserte gruppen. Ut fra denne undersøkelsen ble det anslått at infeksjonsintensiteter på ca. 50 halvoksne eller voksne lus kan være dødelige for små sjørretsmolt (60 gram). I en senere undersøkelse konkluderte Wells mfl. (2006) at 13 fritt bevegelige lus per fisk var det kritiske nivået som utløste subletale stressresponser hos sjørretsmolt med kroppsvekt 19-70 g.

#### 4.3 Sjørøye

Det er gjennomført noen undersøkelser på effekten av lakselus på sjørøye. I en laboratorieundersøkelse (Grimnes mfl. 1996) fant man at sjørøye opplevde stress og fikk hudskader, noe som forstyrret osmoreguleringen, reduserte veksten og økte fiskedødeligheten. I likhet med laks og sjørret viste sjørøye en tendens til forhøyede kortisolverdier allerede syv dager etter infisering. Hudskader og økte kloridverdier ble først registrert etter at lusene hadde blitt halvoksne.

Det har også blitt vist at lakselus skader reproduksjonsevne hos sjørøye. Fysiologiske målinger har avdekket reduserte nivåer av testosteron og oestradiol-17 $\beta$  i hunnrøyer med høy

infeksjonsintensitet i forhold til de med moderat eller lav infeksjonsintensitet, noe som reduserer gytesuksessen, forsinker ovulasjon og reduserer total fekunditet hos gyttende individer (Tveiten mfl. 2010). Disse symptomene er trolig forårsaket av stress (Pankhurst & Van Der Kraak 1997).

#### **4.4 Samlet vurdering av grenseverdier på individnivå**

Wagner mfl. (2008) oppsummerte mange av de internasjonale studiene, inkludert de norske, og presenterte en samlet oversikt over fysiologiske grenseverdier og dødelighet ved ulike infeksjonsnivå målt som lus per fisk og lus per gram fiskevekt. Sammen med feltobservasjoner (se nedenfor) har denne oppsummeringen gitt grunnlag for å etablere grenseverdier for fysiologisk effekt og dødelighet. Nylig konkluderte Vitenskapelig råd for lakseforvaltning (Anon. 2011b) og forskere ved Havforskningsinstituttet (Taranger mfl. 2010) med at en relativ infeksjonsintensitet på 0,1 lus per gram fiskevekt er en grenseverdi for begynnende fysiologisk effekt, og at for infeksjonsnivåer høyere enn dette vil effekten gradvis øke til det oppstår kliniske symptomer og dødelighet.

Vitenskapsrådet påpeker at dødeligheten i hovedsak er registrert i relativt kortvarige forsøk og at det kan være grunn til å anta at vill fisk i naturen vil ha økt dødelighet på lavere nivåer enn forsøkene tilsier i forbindelse med additive påvirkningseffekter (Ibrahim mfl. 2000, Finstad mfl. 2007a), samt at en svekket fisk i naturen kan oppleve økt predasjonsrisiko. Vitenskapsrådet foreslo at infeksjonsintensiteter på over 0,3 lus per gram fiskevekt gir stor effekt (Anon. 2011b). Våren 2012 foreslo Havforskningsinstituttet og Veterinærinstituttet, med bidrag fra Norsk institutt for naturforskning, effektindikatorer for lakselus basert på de samme men ytterligere nyanserte grenseverdier (Taranger mfl. 2012). Grenseverdiene tilsier at for smolt gir mindre enn 0,1 lus/g fisk ingen dødelighet, mellom 0,1 og 0,2 lus/g gir 20 % dødelighet, mellom 0,2 og 0,3 gir 50 % dødelighet og dødeligheten er total for smolt med mer enn 0,3 lus/g.

Slike grenseverdier er ikke absolutte og må betraktes som veiledende estimater. For eksempel kan andre miljøforhold påvirke slike grenseverdier ved at effekten av lakselus er større hos en svekket smolt (f.eks. pga. forsurening; Finstad mfl. 2007a, 2012), eller dersom levevilkårene i havet er dårlige.



## 5 Verifisering av effekter i feltstudier

Det har vært gjennomført to typer feltstudier som har hatt som formål å teste funn gjort i laboratorieforsøkene. Slike studier er nødvendige for å verifisere om laboratoriestudiene er relevante og representative for det som skjer i naturlige system. Den ene typen forsøk verifiserer de fysiologiske effektene og gir støtte for grenseverdiene, mens den andre typen forsøk måler effekten på vekst og overlevelse hos grupper av fisk. Disse forsøkene er spesielt viktige fordi det er svært vanskelig å studere effektene av en parasitt som lakselus direkte på bestandsnivå (se **kapittel 9**), og man må sannsynliggjøre effekt gjennom å kombinere kunnskap om effekter på individnivå i laboratorier og effekter på gruppenivå i feltforsøk med overvåkingsserier av infeksjonsnivå fra naturen.

### 5.1 Fysiologisk effekter i feltstudier

Fysiologiske effekter av lakselusinfeksjon har blitt undersøkt i naturlige bestander av sjørørret og sjørøye i områder med og uten oppdrettsaktivitet i Nord-Norge (Bjørn mfl. 2001a). Fisken ble fanget med garn i sjøen og ved elektrofiske i elvemunninger (prematurt tilbakevandret fisk til ferskvann). Blodprøver tatt av sjørørret på lokaliteten med høy oppdrettsaktivitet viste en positiv korrelasjon mellom infeksjonsintensitet og økninger i plasmakortisol-, klorid- og blodsukkerkonsentrasjoner (Bjørn mfl. 2001a). Hos prematur tilbakevandret sjørørret i ferskvann ble det funnet en negativ sammenheng mellom antall halv vokste og voksne lakselus og vertsfiskens plasmakloridnivåer (Bjørn mfl. 2001a). En senere undersøkelse, gjennomført av Wells mfl. (2007) på vill sjørørret i Nord-Norge, viste at den fysiologiske ubalansen forårsaket av lusepåslag i saltvann ble stabilisert igjen dersom fisken vandret tilbake til ferskvann, mens fisk som fortsatte å oppholde seg i saltvann, opplevde betydelige, vedvarende negative effekter. Også for sjørøye ble det avdekket en positiv sammenheng mellom relativ tetthet av lus (lus/fiskevekt) og plasmaklorid, glukose og kortisol, noe som bekrefter at lus fremkaller stressresponser og forårsaker fysiologiske forstyrrelser hos sjørøye (Bjørn mfl. 2001a).

Finstad mfl (2000) sin prediksjon, basert på laboratoriestudier, om at 11 chalimuslarver kan ta livet av en vill laksesmolt på ca. 15 gram har fått indirekte støtte av to funn basert på trålinnsamlet (Ocean Fish Lift) vill laksesmolt. Holst mfl. (2003) undersøkte 3000 laksesmolt fanget i Norskehavet i perioden 1998-2002 for lus uten å finne et eneste individ med flere enn ti voksne lus. Gitt de infeksjonsnivåene som ellers ble observert i denne perioden er dette påfallende, og resultatene kan tyde på at laksesmolt med mer enn ti lakselus ikke hadde overlevd vandringsen fram til fangststedet i Norskehavet. Andre forklaringer på observasjonen kan imidlertid ikke utelukkes, for eksempel at smoltgruppen det ble samlet fra aldri hadde hatt høyere infeksjonsnivåer enn 10 lus, eller at noe lus kan ha falt av før eller i forbindelse med fangsten. Det er det imidlertid lite sannsynlig at ingen fisk i utgangspunktet hadde høyere infeksjon enn 10 lus gitt en typisk negativ binominalfordeling av lakselusinfeksjoner (Costello 1993). Videre støtte for grenseverdien for dødelighet av vill laksesmolt på 11 chalimuslarver ble gitt fra forsøk basert på trålfangst naturlig infisert utvandrende laksesmolt i Sognefjorden. Halvparten av fisken ble avluset som kontroll, og helsen til de to fiskegruppene ble fulgt over tid i oppdrettskar. Bare fisk med mindre enn 11 lus overlevde i gruppen som ikke ble avluset, og dødeligheten i denne gruppen var generelt svært stor (i overkant av 70 %). Dødeligheten i avluset gruppe var omlag 10 % (Holst & Jakobsen 1999). Selv om forsøksdesignen kan kritiseres for å mangle replikater, er forholdet mellom luseinfeksjon hos fisk som døde og overlevde påfallende, og gir støtte til den etablerte grenseverdien.

## 5.2 Effekter på vekst og overlevelse hos grupper av smolt i naturen

En prediksjon (forutsigelse) fra laboratorieforsøkene er at laksefisk som blir sterkt infisert av lakselus vil oppleve redusert vekst og/eller redusert overlevelse i løpet av oppholdet i sjøen. For å teste denne prediksjonen har det vært gjennomført en rekke forsøk i Norge og Irland hvor individuelt merkede smolt av laks og sjøørret har blitt beskyttet mot luseinfeksjon ved hjelp av medisinfôr, injeksjoner (Slice) eller badbehandling (substans EX, Pharmaq). Fiskene har deretter blitt sluppet løs i eller i nærheten av elver og registrert i feller eller på andre måter ved tilbakevandring. Substans EX og Slice beskytter fisken noen uker etter utsetting. Så lenge midlene ikke påvirker fisken på andre måter, kan forskjellene mellom behandlede grupper og kontrollgrupper representere en test av om infiserte laksefisk opplever redusert vekst og/eller overlevelse. Det er likevel et spørsmål om hvordan resultatene fra slike forsøk bør tolkes. En spesiell utfordring i noen av forsøkene som ble basert på å tilføre de beskyttende midlene gjennom fôr er hvor stor andel av forsøksfisken som faktisk spiste tilstrekkelig av fôret i behandlingsperioden til å være beskyttet. For å unngå dette problemet ble medisinfôr i noen tilfeller erstattet med injeksjoner (Glover 2010).

Designmessig er slike forsøk en utfordring fordi gruppene må være relativt store for å oppnå store nok gjengefangster eller gjenregistreringer. Dette er særlig utfordrende for laks i en periode der den generelle sjøoverlevelsen er lav (se Anon. 2012), og har medført at flere av forsøkene har hatt få gjengefangster/gjenregistreringer. Når antallet fisk i hver gruppe må være høyt, har det gått ut over mulighetene (på grunn av begrenset tilgang på forsøksfisk) til å ha flere/mange forsøksgrupper (replikater). Dette har vært forsøkt håndtert gjennom å gjenta forsøkene over flere år. Imidlertid er det usannsynlig at belastningen (smittepresset) er likt mellom år og forsøkene kan ikke betraktes som repliserte. Forsøkene må således betraktes som en samling av uavhengige forsøk, som først tolkes hver for seg, og som deretter analyseres samlet ved hjelp av metaanalyser (f.eks. Glass 1976, 1977). Metaanalyser kan gjøres innenfor hver av forsøksseriene eller på tvers av flere/alle forsøksseriene som er gjennomført. Så langt har dette bare blitt gjort på en standardisert måte i to irske studier (Jackson mfl. 2011, Gargan mfl. 2012), men en internasjonal metaanalyse er nå under veis (med data fra Norge og Irland; Krkošek mfl. manuskript). Noen av seriene involverer også svært store utsetninger (Jackson mfl. 2011, Gargan mfl. 2012), og disse gir særlig viktige resultater.

For tolking av de enkelte forsøkene er det viktig å merke seg at man i de fleste tilfellene ikke har kontroll på det smittepresset som fiskene faktisk har vært utsatt for. Det er bare ventet en effekt dersom smittepresset er stort nok til at smolten får infeksjoner som overskrider tålegrenser for vekst eller overlevelse. Det har dessverre vist seg vanskelig å skaffe god informasjon om smittepresset fra oppdrettsanleggene, både på sesongbasis (gjennomsnitt for ulike år) og utviklingen innen en utvandingsperiode. Tidspunkt og varighet av utvandringen av smoltgruppene og et temporalt variabelt smittepress (spesielt sett i lys av strategier for avlusing i oppdrettsanleggene) tilsier at slipp av en smoltgruppe (behandlet og ubehandlet) representerer et øyeblikksbilde. Manglende forskjell i respons på behandling i enkeltforsøk kan således ikke brukes til å konkludere med at lakselus ikke påvirket smolt dette året, og signifikante effekter i et forsøk kan på samme måte ikke brukes til å konkludere at all smolt fra bestanden eller i systemet fikk tilsvarende effekt. Nedenfor går vi gjennom resultatene fra de ulike forsøkene som er gjennomført i Norge og Irland.

I forsøk med substans EX-behandling av sjørretsmolt i Hardangerfjorden i 2003 (Finstad mfl. 2007b, Finstad 2010) var gjenfangstprosenten svært lav, både for den behandlede og den ubehandlede gruppen som ble fanget i en felle i Guddalselva. Gjenfangsten av EX-behandlet smolt fra 2004-årsklassen var imidlertid høyere enn av kontrollgruppen etter de to første utvandringene, men forskjellen var ikke signifikant. Gjennomsnittlig vekt og kondisjon var også bedre hos den behandlede gruppen enn hos kontrollgruppen, men heller ikke disse forskjellene var statistisk signifikante.

Resultater fra Agdenes (Sør-Trøndelag, Midt-Norge) og Daleelven (Hordaland, Sørvestlandet) for laks viser at i de årene det var stort smittepress fra lakselus (i henhold til tall fra Fiskeridirektoratet), vendte en større andel av behandlet fisk tilbake enn andelen av fisk fra ubeskyttede kontrollgrupper (Finstad & Jonsson 2001, Hvidsten mfl. 2007). Dette var Carlinmerkede fisk som ble gjenfanget i sjø og elv. Noen år er det også registrert at beskyttet fisk vokser mer enn ubeskyttet fisk (Hazon mfl. 2006).

I Daleelven i Nordhordland har det blitt sluppet totalt 143 500 laksesmolt behandlet mot lakselus (badebehandling med substans EX, oralt med Slice eller injeksjon med Slice (Glover 2010) fra og med 1997 til og med 2009 (Skilbrei & Wennevik 2006, Skilbrei mfl. 2008, Skilbrei mfl. 2012). Alder og størrelsesforhold hos villaks ble undersøkt samtidig. Gjenfangster av den behandlede fisken var fra 0,8 til 1,7 % fra 1997 til og med 2002 og avtok ned til 0-0,2 % i 2007/2008. Denne utviklingen samsvarte med svekket marin overlevelse og økt alder ved kjønnsmodning hos utsatt og vill smolt og tydet på ugunstige oppvekstforhold i Norskehavet. Dette mønstret gjenfinnes både på regional, nasjonal og internasjonal skala (Anon. 2012). Smoltoverlevelsen ble forbedret ved å sette ut smolt ved ulike utsettingssteder i fjordsystemet fra og med 2007 (0,6-2,3 % hos en- og tosjø vinter laks). Totalt sett var gjenfangsten hos behandlet smolt signifikant høyere enn kontrollene i 3 av de 35 utsettingene; én utsetting i 1997, én av tre utsettinger i 2002 og én utsetting i 2007. Det var også en signifikant effekt i det samlede materialet ( $p < 0,05$ ) av å behandle smolten sammenlignet med å ikke behandle den, og den relative forskjellen mellom behandlet og ubehandlet gruppe var på 17 % (Skilbrei mfl. 2012).

Parallelt med slippene i Dale har det siden 2001 blitt slept og sluppet behandlet (oralt med Slice) og ubehandlede grupper med laksesmolt fra Voss klekkeri (Barlaup 2008). Vosso ligger innerst i Osterfjordsystemet, ca 30 km nord og øst for Daleelva. I forsøkene fra Vosso ble smolten slept ut fjordene og sluppet på kysten. I årene 2001-2002 ble smolten sluppet sør for Fedje. I de etterfølgende årene ble smolten sluppet ved Toska, det vil si et slep på ca 100 km fra elvemunningen på Bolstad. Resultatene fra disse forsøkene viser at det er en høyere gjenfangstprosent for behandlet smolt sammenliknet med ubehandlet smolt i alle år, og den relative forskjellen mellom behandlet og ubehandlet gruppe var på 26,4 %. Gjenfangstprosenten har imidlertid vært relativ lav i denne perioden (2001-2009, 0,1-2,1 %), og mellomårsvariasjonen har vært stor og parallell med det mønsteret man ser i forsøkene fra Daleelva. I de fem årene det har vært god nok tilbakevandring til å gjøre statistikk for enkeltår (dvs. 2003, 2005, 2007-2009) var det en signifikant forskjell i ett år (i 2003 da det ble gjenfanget ca. fem ganger mer behandlet smolt), mens det i de fire resterende årene ikke var signifikant forskjell mellom gruppene. Den største gjenfangsten ble registrert for utsettingen i 2009 da det ikke var noen forskjell mellom behandlingsgruppene. En god sjøoverlevelse for 2009 smoltårgangen gjenspeiles også i utviklingen for laksebestandene i Osterfjordsystemet som i 2011 hadde det klart høyeste innsiget som er registrert etter 2000.

Det er nylig publisert to metaanalyser basert på lignende undersøkelser i Irland. I 2012 ble det publisert en metaanalyse av åtte utsettingsforsøk med til sammen 74 324 merket smolt fra tre vassdrag i et område av vestlige Irland der det drives lakseoppdrett (Gargan mfl. 2012). Smolt fôret med SLICE (som gir beskyttelse mot lakselusinfeksjoner i noen uker) hadde i gjennomsnitt 1,8 ganger så stor sannsynlighet for å returnere til elvene som smolt som ikke fikk slikt fôr. I et av forsøkene (Owengowla i 2006) var det ikke oppdrettsvirksomhet i nærområdet under forsøket, og overlevelsen var høy og lik i begge gruppene. Det påpekes av forfatterne at dette siste forsøket ikke ble repetert. Jackson mfl. (2011) fant i en tilsvarende studie fra Burrishoole-systemet på vestkysten av Irland, med 10 utsettinger over 9 år (over 100 000 smolt), at flere behandlede enn ubehandlede fisk returnerte i 9 av 10 tilfeller, men det ble konkludert med at lakselusinfeksjoner var en liten komponent i den totale marine dødeligheten, som viste en markant økning i studieperioden.

Samlet gir disse forsøkene sterk støtte for at lakselusinfeksjoner kan påvirke både marin vekst og overlevelse hos både laks og sjørret dersom infeksjonene er store nok. De enkelte forsøkene har isolert sett mindre verdi, fordi de representerer øyeblikksbilder i tid og rom. Flere av forsøkene gir ingen eller små effekter, men uten kunnskap om smittepresset er det vanskelig å tolke resultatene av slike funn med manglende effekt. Relativt små forsøksgrupper kombinert med generell lav sjøoverlevelse medfører dessuten at det er vanskelig å avdekke annet enn store forskjeller (lav statistisk styrke). Metaanalysene som har blitt publisert eller er under veis er således særlig viktige for den samlede dokumentasjon av effekter av lakselus på vill laksefisk.

## 6 Sammenhenger mellom oppdrettsvirksomhet og smittepress

I kapittel 4 har vi redegjort for laboratorie- og feltforsøk som viser at moderat høye infeksjoner av lakselus gir stresseffekt som kan gi redusert vekst og endret atferd, mens høye infeksjoner gir effekter på osmoregulering som direkte eller indirekte kan gi økt dødelighet hos vill laksefisk. Undersøkelsene etablerer imidlertid ingen sammenheng mellom oppdrettsvirksomhet og smittepress. Dokumentasjon for en slik sammenheng kommer dels fra komparative (sammenlignende) feltstudier i områder uten oppdrett og oppdrettsintensive områder og dels fra modellmessige beregninger av forekomst av lakselus og produksjon lakseluslarver fra fisk i oppdrett og villfisk (se nedenfor).

Relativt tidlig i perioden med forskning på effekter av lakselus på villfisk ble det gjennomført komparative feltstudier både i Norge, Irland og Skottland. I Norge var det undersøkelser i Nordland i 1997 som først viste at det var betydelig forskjell mellom lusepåslag på vill sjørøret og sjørøye i områder i nærheten av og områder langt unna oppdrettsanlegg (Bjørn mfl. 2001a; Bjørn & Finstad 2002). På lokaliteten med intensivt oppdrett (Vik, Bjørn mfl. 2001a) var gjennomsnittlig infeksjonsintensitet hos vill vertsfisk, både i beiteområdene i sjøen og blant prematurt tilbakevandret fisk, høy i forhold til historiske nivåer (Boxshall 1974) og i forhold til områder uten oppdrettsanlegg (Tingley mfl. 1997, Schram mfl. 1998). Det ble også observert at fisk med spesielt høy infeksjonsintensitet vandret prematurt tilbake til ferskvann for å avluse seg og gjenopprette homeostase. Både i Irland (Gargan mfl. 2003) og i Skottland (Butler & Watt 2003) ble det observert betydelig høyere infeksjonsintensitet på villfisk i bukter med luseinfisert oppdrettslaks enn i bukter uten slik fisk.

Fordi overvåkingen av lakselus på villfisk har vært knyttet til evaluering av ordningen med nasjonale laksefjorder (der villaks har særlig beskyttelse) ble det i årene som fulgte gjennom innsamlinger av både sjørøret, sjørøye og laksesmolt gjentatte ganger vist at infeksjonsnivåene var gjennomgående høyere i oppdrettsintensive områder enn i områder med mindre oppdrett eller uten oppdrett (se **kapittel 7**). Også evalueringer av arealvern som tiltak (Bjørn mfl. 2011c) og av handlingsplaner for å redusere smittepresset (Heuch mfl. 2005) har vist lignende resultater. Samlet sett gir disse undersøkelsene sterk støtte for at det er en sammenheng mellom fiskeoppdrett og infeksjonsnivåer på vill laksefisk. Antall sammenligninger er nå så høyt at det framstår som usannsynlig at andre forskjeller mellom fjordsystemene kan forklare mønsteret.

Ved hjelp av en enkel produksjonsmodell for lakselus påpekte Heuch & Mo (2001) at den totale produksjonen av lakselus langs kysten av Norge er et produkt av antall lakselus per fisk og antall fisk. Ved hjelp av modellen viste Heuch & Mo (2001) at produksjonen av lakselus og lakselusegg på laksefisk i oppdrett er betydelig høyere enn den tilsvarende produksjonen på ville laksefisk. Dette skyldes først og fremst at antall laksefisk i oppdrett er flere hundre ganger høyere enn antall ville laksefisk som befinner seg i fjordene. Modellen til Heuch & Mo (2001) sammenlignet relative størrelser over tid og det ble tatt utgangspunkt i produksjonen av lakselus og lakselusegg. Det framstår som usannsynlig at resultatene ville ha blitt annerledes om andre stadier hadde blitt lagt til grunn, i og med at det ikke finnes kunnskap som tilsier at overlevelsen til de ulike lakselusstadiene endres som følge av økt forekomst av lakselus. Basert på historiske data på forekomst av ville laksefisk og forekomst av lakselus på ville laksefisk i oppdrettsfrie områder, foreslo Heuch & Mo (2001) at bærekraftig nivå av lakselus totalt for modellområdet (fra og med Vest-Agder til og med Nordland) ligger et sted mellom 10 og 50 millioner

lakselushunner. Dersom den totale produksjonen av lakselus overstiger disse nivåene er det grunn til å hevde at ville laksefisk blir negativt påvirket av lakselus.

Ved hjelp av statistisk modellering av lusedata fra 1442 anlegg (Jansen mfl. 2012) ble det vist at i områder med høye tettheter av oppdrettsanlegg hadde anleggene generelt høyere infeksjonsnivåer av lakselus, til tross av at de behandler fisken oftere med medikamenter for lakselus i disse områdene, og bruker mer leppefisk for å holde infeksjonsnivåene nede. Det er således ikke bare hos villfisk at infeksjonstrykket er relatert til produksjonsintensitet i oppdrett.

En rekke komparative feltundersøkelser og modellstudiene tilsier samlet at det er solid dokumentasjon for at det er en sammenheng mellom intensitet av fiskeoppdrett, lusnivåene på oppdrettsfisk og infeksjonsnivå på vill laksefisk. Den dominerende smitteveien er således fra oppdrettsfisk til villfisk, selv om smitte også kan skje motsatt vei.

## 7 Overvåking av infeksjonsnivå på villfisk

Overvåking av infeksjonsnivåer på vill laksefisk i fjorder og langs kysten gir sammen med kunnskap om tålegrenser grunnlag for å sannsynliggjøre hva slags effekt lakselus kan ha på villfisk. Infeksjonsnivået på villfisk har med ulike metoder og med ulik innsats vært overvåket på ulike lokaliteter langs kysten av Norge fra 1997 og fram til i dag (**tabell 7.1**). Hydrografiske parametre som salinitet og temperatur har blitt registrert ved hver lokalitet for å verifisere at saliniteten har ligget innenfor et område der lakselus overlever (Heuch 1995, Bricknell mfl. 2006). Nedenfor diskuterer vi de metodiske utfordringene, løsningene og begrensningene, før vi trekker fram noen av hovedresultatene med vekt på de lengste tidsseriene.

### 7.1 Metodiske utfordringer, løsninger og begrensninger

Vitenskapsrådet har tidligere beskrevet metodene som brukes i overvåkingen av lakselusinfeksjon på villfisk (Anon. 2010). Her ble det pekt på at det fundamentale problemet for innsamling av representative data for påslag av lakselus på vill laksefisk er at man bare kan samle fisk som har overlevd infeksjonene (Revie mfl. 2009). Det er ikke praktisk mulig å samle død fisk i sjøen, verken laksesmolt eller sjørørret og sjørøye, slik at man i observasjonene vil stange mot tålegrensene, og det blir skjevhet i data for påslag (spesielt intensitet). Dersom det er betydelig dødelighet vil dette medføre at lusenivåene i innsamlet materiale vil bli underestimert i forhold til bestandenes faktiske akkumulerte belastning. I andre tilfeller kan man tenke seg at sterkt infisert fisk er mer fangbar enn mindre infisert fisk, og at innsamlingsmetodikken gir overestimerer (Anon. 2010). Dette er mest sannsynlig bare et problem i aktive redskaper der fisken kan unngå å bli fanget ved å flykte. Garn er passive redskap som, selv om de krever at fisken svømmer aktivt, også fanger svekket fisk med lav aktivitet, men neppe døende fisk.

For nylig utvandret laksefisk har disse utfordringen i alle fall delvis blitt håndtert ved at man fokuserer på nye infeksjoner (lus i chalimusstadiet). Nypåslag av copepoditter og chalimuslarver i moderate mengder er ikke direkte dødelig for vertsfisken (f.eks. Bjørn & Finstad 1997, Wells mfl. 2007) men kan øke fiskens stressrespons (Finstad mfl. 2000). Gjennom eksperimentelle studier kan man synliggjøre hvordan infeksjoner på dette stadiet vil påvirke vekst og overlevelse hos fisken når lusa utvikler seg til de mer skadelige, bevegelige stadiene. Denne tilnærmingen er spesielt egnet for laksesmolt som svømmer relativt raskt gjennom områdene med høyt smittepress i fjordene og i kyststrømmen, men de metodiske utfordringene med innsamling av et representativ utvalgt av laksesmolt er betydelige (se nedenfor). For sjørørret og sjørøye er tilnærmingen primært egnet for nyutvandret fisk, og problemene med at observasjonene under sterkt smittepress kan stange mot tålegrensene øker jo lengre fiskene er i sjøen.

En annen utfordring er at fiskeparasittbestander nesten alltid er skjevt fordelt (negativ binomialfordeling) som i praksis betyr at de fleste fiskene har få parasitter mens enkelte fisk har mange parasitter (Costello 1993). Etter at to ulike systemer for statistisk håndtering av slik skjevfordeling har blitt foreslått (Anon. 2011b og Taranger mfl. 2011) og sammenlignet, er det nå enighet om et system som baserer seg på å estimere hvor stor andel av en bestand som har infeksjonsnivåer innenfor ulike skadeintervaller (Taranger mfl. 2012; se også **kapittel 4.4**).

Problemene med innsamlings-skjevhet og skjevfordelt parasittbestand er hovedårsaken til at overvåkingen er basert på et kombinert sett av metoder – garnfiske, trålinger, burforsøk, storruser og undersøkelser av prematur tilbakevandrende fisk i munningsområdene av utvalgte

vassdrag (**tabell 7.1**). Det er analysene av materiale fra alle disse undersøkelsene og den samlede vurderingen som gir det mest robuste bildet av lusesituasjonen i et fjordsystem eller en region.

Tidligere medførte vansker med å fange vill laksfisk i sjøen begrensinger både for overvåking av hvilke konsekvenser lakselus har for vill sjørret, sjørøye og laks, og praktisk bruk av resultatene fra fysiologiske og patologiske studier. Sent på 1990-tallet (Anon. 2010) ble det imidlertid utviklet prosedyrer for å fange smolt av sjørret og sjørøye (Mo & Heuch 1998, Schram mfl. 1998, Bjørn mfl. 2001ab) og laks (Holst & McDonald 2000) i sjøen. Metodene (garn og ruse) for fangst av sjørret og sjørøye er relativt effektive og det oppnås ofte relativt bra prøvestørrelser (f.eks. Bjørn mfl. 2010b). I takt med reduserte bestandsstørrelser, særlig for sjørret i Vest-Norge (Anon. 2011a), kan imidlertid fangstene i perioder bli lave. Trålfangst av laksemolt er ressurskrevende og det er ofte vanskelig å oppnå tilstrekkelig prøvestørrelser. Vitenskapsrådet foreslo i forslag til vurdering av lakselus som påvirkningsfaktor i kvalitetsnormer for laks (Anon. 2011b) at klassifiseringen skulle basere seg på minst 100 smolt og «...at fisken samles i hovedtyngden av utvandingsperioden, og at innsamlingene konsentreres til ytre deler av utvandingsruten slik at det faktiske infeksjonstrykket som fisken opplever blir best mulig representert». Median prøvestørrelse i overvåkingen så langt (1992-2011) er 110 smolt (fra 3 til 1021), og bare om lag halvparten av prøvene har 100 eller flere smolt. Innsamlingen er ofte fra hele fjordsystem, og således ikke konsentrert til ytre deler. Videre har smolten ikke blitt identifisert til bestand, men representerer smolt fra en ukjent sammensetning av smolt fra bestandene i fjordsystemene. Det er mulig at genetiske analyser kan brukes for å knytte smolten til bestand. Slike analyser er vist å kunne bestemme opphavet til laks fanget i sjølaksefisket, forutsatt at genetiske profiler eksisterer for vassdragene fisken kan komme fra (Svenning mfl. 2011). Med den variasjon som finnes i utvandringstidspunkt (se **kapittel 8**) er det også sjelden at både tidlig og sent utvandrende bestander blir representert i innsamlingen. Utfordringene knyttet til representativ innsamling av laksemolt er således betydelige.

Det er flere viktige forskjeller mellom atferden til laks, sjørøye og sjørret under utvandringen, selv om vi fremdeles har noe begrenset kunnskap om dette. Mesteparten av informasjonen som hittil har blitt samlet, tyder på at laksemolt holder seg nær overflaten og svømmer relativt raskt gjennom elvemunninger, fjorder og nære kystområder (f.eks. Moore mfl. 2000, Thorstad mfl. 2004, Finstad mfl. 2005, Davidsen mfl. 2008, Hedger mfl. 2008, Lacroix 2008), selv om dette kan variere mellom stammer og år (Rikardsen mfl. 2004, Plantalech Manel-la mfl. 2009). Sjørret og sjørøye oppholder seg derimot vanligvis i kyst- og fjordområder i nærheten av hjemmeelven gjennom hele sommeren og høsten (Berg & Jonsson 1990, Lyse mfl. 1998, Rikardsen mfl. 2000). Blant elvelevende bestander finner vi også individer som oppholder seg i kortere eller lengre perioder i fjorden om vinteren av begge artene (Jensen & Rikardsen 2012). Slike individer kan være med på å opprettholde en begrenset naturlig vertsbestand av lakselus i fjordområder uten oppdrett (Rikardsen 2004). Det virker derfor som om sjørret og sjørøye tilhører en “kystnær, overflateorientert fiskegruppe” (Grønvik & Klemetsen 1987), men de kan også iblant beite pelagisk i åpent vann i fjorder og kystfarvann (Rikardsen & Amundsen 2005, Suhr 2011).

## 7.2 Sjørret og sjørøye

Lakselusinfeksjoner på ville sjørret- og sjørøyebestander på beiteområdene i fjorder og kystfarvann har blitt undersøkt siden begynnelsen på nittitallet. I 1997 presenterte en



arbeidsgruppe bestående av medlemmer fra lakseoppdrettsnæringen, fiskehelseeksperter og dyrehelsetilsynet en "Nasjonal handlingsplan mot lus på laksefisk". Handlingsplanens langsiktige målsetting var å redusere skadevirkningene av lus på oppdrettsfisk og villfisk så langt som mulig. Det var enighet om at infeksjonsintensiteten som ble registrert på vill laksefisk, skulle være den viktigste indikatoren på om handlingsplanen hadde vært vellykket (Heuch mfl. 2005). Handlingsplanen innebar derfor at man måtte samle inn pålitelige infeksjonsdata for sjørret både fra oppdrettsintensive områder og kontrollområder (Porsangerfjorden i nord og Sandnesfjordsystemet i sør) langs norskekysten. Disse kunne da også sammenlignes med målinger tatt på oppdrettsanlegg. Direktoratet for naturforvaltning utvidet derfor overvåkingsprogrammet for sjørret tidlig på 90-tallet. Midler ble også bevilget av Norges forskningsråd og lakseoppdrettsnæringen. Grundig overvåking av sjørretbestanden var et sentralt element i alle disse initiativene. Flere lokaliteter langs kysten ble valgt, og man utarbeidet en prøvetakingsmetode som involverte modifiserte garn og elektrofiske, for å utvikle tidsserier (se f.eks. Anon. 2010 for nærmere informasjon). Vanligvis ble 12 garn brukt på hver lokalitet, og et standardisert antall (15–30) sjørret og sjørøye (f.eks. Bjørn & Finstad 2002) ble fisket på hver lokalitet per prøvetaking. Der det var mulig, ble elektrofiske utført samtidig i den nederste delen av hjemmeelven (Bjørn mfl. 2001b). Lakselusinfeksjon på ikke-kjønnsmoden sjørret og sjørøye regnes for å være en god indikasjon på lokalt smittepress siden disse vertsfiskene vanligvis oppholder seg i kystnære farvann når de beiter, og det er sjeldent at de vandrer langt fra sine hjemmeelver (Berg & Jonsson 1990, Lyse mfl. 1998, Rikardsen mfl. 2000). Man antok derfor at utvikling av en prøvetakingsmetode for både oppdrettsintensive områder og kontrollområder ville kunne besvare spørsmål om årsakssammenhengen mellom oppdrettsintensitet og epidemier av lakselus på vill laksefisk. Forskerne kunne følge utviklingen og anslå konsekvensene av infeksjonen ved å etablere tidsserier (prøvetaking hver annen eller tredje uke) for perioden fra rett etter at sjørreten og sjørøyen hadde vandret ut til saltvann om våren, og inntil de vendte tilbake til elvene om høsten. Videre ble det tatt årlige prøver på de samme lokalitetene for å måle hvor effektive tiltakene var som hadde blitt innført gjennom årlige handlingsplaner og av oppdrettsnæringen. Det finnes nå nå over ti år med overvåkingsdata fra noen av lokalitetene langs den norske kystlinjen (**tabell 7.1**).

Undersøkelsen fra 1997 i Nordland viste at det var betydelig forskjell mellom lusepåslag på vill sjørret og sjørøye i områder i nærheten av, og områder langt unna, oppdrettsanlegg (Bjørn mfl. 2001a). På den eksponerte lokaliteten (Vik) var gjennomsnittlig infeksjonsintensitet hos vill vertsfisk, både i beiteområdene i sjøen og blant prematurt tilbakevandret fisk, høy (100–200 luselarver per individ i juni-juli) i forhold til historiske nivåer (Boxshall 1974) og i forhold til områder uten oppdrettsanlegg (Tingley mfl. 1997, Schram mfl. 1998). Man så også at fisk med spesielt høy infeksjonsintensitet vandret prematurt tilbake til ferskvann for å avluse seg og gjenopprette homeostase. Det ble estimert at 30–50 % av de minste sjørretene i området ville dø eller oppleve betydelige fysiologiske forstyrrelser som følge av infeksjonen (Bjørn mfl. 2001a).

De påfølgende årene (1998, 1999 og 2000) var infeksjonsintensiteten noe lavere. Dette ble også dokumentert for sjørøye i en undersøkelse fra Hammerfest i 1992, 1997 og 1998 (Langseth 2004). Median infeksjonsintensitet hos sjørret i sjøen varierte mellom 25 og 50 lus, i all hovedsak larver (Grimnes mfl. 1999, 2000, Bjørn mfl. 2001b). Høyere intensiteter ble observert hos sjørret som prematurt hadde vandret tilbake til ferskvann. I 2001 forandret situasjonen seg; det ble ikke registrert prematur tilbakevandring til ferskvann. I sjøen hadde flesteparten av fiskene færre enn ti luselarver, som gradvis utviklet seg til halv vokste og voksne lus i løpet av

sommeren og høsten (Bjørn mfl. 2002). Deretter (2002–2011) har det igjen vært en økning i lusepåslag. Det ser ut til at median infeksjonsintensitet har stabilisert seg rundt 10–30 lus i saltvann, og enkelte år har det også blitt observert prematur tilbakevandring til ferskvann. Tidsserien for Vik viser derfor at selv om infeksjonsintensiteter har blitt betydelig redusert siden 1997, så har det fortsatt blitt observert høye luseverdier hvert år de ti siste årene (se f.eks. Bjørn mfl. 2010b, 2011b). Med unntak av i 2001, er det sannsynlig at årlige epidemier av lakselus har påvirket sjøørretbestanden i Vik negativt, og hovedmålsettingen i handlingsplanen ser ikke ut til å ha vært nådd (Heuch mfl. 2005).

Parallelt med at tidsseriene for Vik ble utviklet, ble tilsvarende serier også startet opp i Altafjordsystemet i Nord-Norge, Trondheimsfjorden med Hitra i Midt-Norge, Romsdalsfjorden på Nordvestlandet og Hardangerfjorden på Vestlandet (**tabell 7.1**). Selv om infeksjonsintensiteter varierer mellom lokaliteter, er det påfallende hvor lite forandring som har blitt observert i årenes løp (Bjørn mfl. 2010b, 2011b). Fjordsystemene i Nord-Norge har imidlertid generelt lavere infeksjonsintensiteter, sannsynligvis på grunn av en kombinasjon av mindre oppdrettsaktivitet og lavere vanntemperaturer i sjøen, spesielt om vinteren (Bjørn mfl. 2008), enn fjordene på Vestlandet. I nordre Nordland, Troms og Finnmark har imidlertid infeksjonstrykket fra lakselus på vill sjøørret og sjørøye økt betydelig på de fleste lokalitetene, men denne økningen kom sent på sommeren (Bjørn mfl. 2011b).

I de senere år har det vært fokusert spesielt på de oppdrettsintensive fjordene på Vestlandet, blant annet gjennom Hardangerfjordprosjektet (2004–2009) som skulle søke etter løsninger for både oppdrett og vill laksefisk. Det 150 kilometer lange Hardangerfjordsystemet har den høyeste tettheten av oppdrettsanlegg i Norge. Dette fjordsystemet er velegnet for undersøkelser av flere årsaker: Det påvirkes i all hovedsak av indre fjorddynamikk, det har viktige lakse- og sjøørrestammer som er rammet av lakselus siden tidlig på 1990-tallet (Finstad mfl. 2007bc, 2010), og de fleste oppdrettsanleggene samarbeider i et fiskehelsenettverk. Langtidsserien for Hardangerfjorden startet i 2004 og har lave lusenivåer på vill laksefisk som et viktig suksesskriterium. Selv om lakselusnivåene på oppdrettslaks i anleggene har blitt betydelig redusert, sannsynligvis på grunn av synkronisert avlusing på nesten alle oppdrettsanleggene i fjorden, registrerer man fremdeles for høyt smittepress på vill sjøørret i forhold til antatt historiske nivå og områder uten oppdrett (Finstad mfl. 2007bc, Finstad 2010, Bjørn mfl. 2010b, 2011b).

Ingen betydelig forbedring ble registrert hos villfisk verken før (2004) eller etter (2005–2007) perioden med synkronisert avlusing i Hardangerfjorden. I 2008 og 2009 ble innsatsen for fangst av sjøørret i sjøen økt (beskrevet i Bjørn mfl. 2008, 2009, 2010ab), og det ble registrert høy infeksjonsintensitet (gjennomsnittlig intensitet i området 50–80 lus per sjøørret i ukene med høyest påslag) i ytre og midtre deler av fjorden. Disse nivåene samsvarer med de høye infeksjonsintensitetene som ble registrert for sjøørret fanget med trål i ytre deler av fjorden i perioden 2004–2011 (Finstad mfl. 2007b, Bjørn mfl. 2008, 2009, 2010ab, 2011b). Samlet sett tyder dette på at smittepresset, spesielt i den ytre delen av Hardangerfjordsystemet, fremdeles er høyt.

Fra og med 1999 har ca 35 elve- og bekkeoser på Vestlandet fra Egersund til Stad årlig blitt undersøkt ved elfiske etter prematurt tilbakevandrende sjøørret (Kålås mfl. 2012). Noen lokaliteter ble også undersøkt tidligere år, og tidlig på 1990-tallet ble det observert at store mengder ung sjøørret med høye infeksjoner av lakselus vandret tilbake til bekke- og elveoser, og

problemet ble dokumentert i vassdrag fra Hordaland til og med Nordland (Jakobsen mfl. 1992). I følge Kålås mfl. (2012) var det utover 1990-tallet høye infeksjoner av lus på sjørørret i enkelte år og lokaliteter, med 1997 som året med det høyeste infeksjonsnivået (Kålås mfl. 2012). Fra 1998 til 2001 var infeksjonsnivået på sjørørret fortsatt relativt høyt, før det sank betydelig i de fleste regionene. I 2007 var det igjen høyere infeksjoner av luselarver, og flere postsmolt av sjørørret returnerte prematurt til elvene enn i årene før. I 2008-2010 var antallet prematurt tilbakevandrende sjørørret i overvåkingsserien relativt lavt, og i flere regioner bare noe høyere enn på Jæren – en region uten oppdrett som blir regnet som en kontroll. I denne perioden skilte Hardangerfjorden og Ryfylke seg ut med mer prematur tilbakevandring enn i de andre regionene (Nordfjord, Sunnfjord, Sognefjorden, Masfjorden og Sotra). Tidsserien med overvåking av sjørørret i de 35 bekkeosene på Vestlandet viser klare og konsistente forskjeller mellom kontrollområdet uten oppdrett (Jæren) og områdene med oppdrett.

Samlet sett viser langtidsovervåkingen av sjørørret og sjørøye at infeksjonsintensiteten har vært og fremdeles er for høy i oppdrettsintensive kystområder og fjorder langs store deler av norskekysten (Bjørn mfl. 2010ab, 2011b, Taranger mfl. 2010, 2011, Kålås mfl. 2012).

### 7.3 Laks

Laksesmolt har blitt overvåket ved hjelp av en spesielt utviklet trål, Ocean Fish Lift (OFL), som fanger levende smolt med minimalt skjelltap, slik at de mest sannsynlig beholder det aller meste av sine luseinfeksjoner (Holst & McDonald 2000). Dette gir pålitelig informasjon om luseinfeksjon, og gjør det også mulig å vurdere nivået på dødelighet på grunn av lakselus.

Det er stor variasjon i andelen infiserte fisk og antall lakselus per fisk fra år til år og mellom fjorder. Det er observert alt fra null til mer enn 100 lus per fisk, noe som gir dødelighetsestimater fra null til over 90 prosent for utvandrende fisk (Holst mfl. 2003, Heuch mfl. 2005, Bjørn mfl. 2008, 2009, 2010ab). Noen eksempler på disse undersøkelsene beskrives nedenfor.

I Trondheimsfjorden har lusenivåer på laksesmolt blitt overvåket siden 1992 (Finstad mfl. 1994ab, 2000, Hvidsten mfl. 2007). Trondheimsfjorden har ingen oppdrettsanlegg, og serien kan antas å representere smittepresset i områder uten oppdrett. Kystlinjen rett utenfor Trondheimsfjordsystemet (f.eks. Hitra) er derimot et oppdrettsintensivt område. Det har derfor vært antatt at innstrømming av kystvann noen år øker smittepresset i ytre deler av fjordsystemet ([www.sinmod.no](http://www.sinmod.no)). Ved å tråle langs smoltens utvandningsveier kan man anslå infeksjonsintensiteten og konsekvensene av lakselus for utvandrende smolt. Resultatene fra langtidsovervåkingen av vill laksesmolt viser at smolt som vandrer ut gjennom kystfarvann, infiseres med lakselus (Finstad mfl. 2000, Hvidsten mfl. 2007, Bjørn mfl. 2008, 2009, 2010ab, 2011b). Utvandrende smolt har hovedsakelig vært infisert med chalimus-stadier, noe som viser at det bare var kort tid siden de forlot elvene sine. Noen år (1992, 1998 og 2003) var det moderat smittepress fra lakselus i fjorden (Finstad mfl. 2000, Hvidsten mfl. 2007). I 1992 registrerte man en smolt med 285 lakseluslarver (Finstad mfl. 1994ab), og 8 % av smolten var i tillegg infisert med flere enn ti lakselus (Finstad mfl. 2000). I 1998 var 53 % av smolten infisert, mens 11 % hadde over ti lus (Finstad mfl. 2000, Hvidsten mfl. 2007). De andre årene var det lite luseinfeksjon (Hvidsten mfl. 2007, Bjørn mfl. 2007a, 2008, 2009, 2010ab), og utvandrende laksesmolt ble sannsynligvis ikke negativt påvirket. I 2011 hadde imidlertid postsmolt fanget ved Agdenes i Trondheimsfjorden til dels store lakseluspåslag (Bjørn mfl. 2011b).

Observasjonene fra Trondheimsfjorden står generelt i kontrast til undersøkelsene fra Vestlandet (Holst mfl. 2003). I 1998 tok Havforskningsinstituttet, sammen med Universitetet i Bergen, initiativ til et fjordovervåkingsprogram i de oppdrettsintensive fjordene på Vestlandet (Holst mfl. 2005). Prosjektet fokuserte spesielt på Sognefjordsystemet. Sognefjorden er en lang og smal fjord hvor det drives intensivt fiskeoppdrett i den midtre og ytre delen av fjorden. Det ble foretatt trålhal i fjorden hvert år fra 1998 til 2004. Gjennomsnittlig infeksjonsintensitet varierte mellom 1 og 104 lus per fisk fra år til år. Med utgangspunkt i en konservativ dødelighetsgrense på 15 lus, tilsvarer denne infeksjonsintensiteten parasittindusert dødelighet fra 0 til 95 % (Holst mfl. 2003, 2005). Dette kan bety at epidemier av lakselus kan ha påvirket bestanden i Sognefjorden på slutten av 1990- og begynnelsen av 2000-tallet. De senere årene (2002, 2003 og 2004) ble situasjonen bedre, og den gjennomsnittlige infeksjonsintensiteten falt til under 2,3, muligens på grunn av tiltak gjennomført av oppdrettsanleggene gjennom vinteren og våren (Holst mfl. 2005). Etter 2004 og fram til 2010 finnes ingen data for lakseluspåslag på utvandrende laksesmolt på Vestlandet, bortsett fra Hardangerfjorden. I 2011 ble det startet postsmolttrålinger i både Nordfjord og Sognefjorden, og trålingene i Namsenfjorden ble gjenopptatt i 2010 (Bjørn mfl. 2010b, 2011b). Infeksjonsnivåene for laksesmolt ble i 2011 vurdert som høy og økende i Hardangerfjorden, moderat men noe framskjøvet i tid i Sognefjorden og høy utover i utvandringssesongen (juni) i Trondheimsfjorden (Bjørn mfl. 2011b). Det ble funnet lite lakselus på de få laksesmoltene som ble fanget i Nordfjord og Namsenfjorden.

I perioden 2000-2004 ble en større trålundersøkelse igangsatt i fjordene langs store deler av den norske kystlinjen (Rikardsen mfl. 2004). I tillegg til Sognefjorden på Vestlandet og Trondheimsfjorden i Midt-Norge, fokuserte man spesielt på to fjorder i Nord-Norge: det oppdrettsintensive Altafjordsystemet og det oppdrettsfrie Malangsfjordsystemet (Holst mfl. 2005, Bjørn mfl. 2007b). Det ble foretatt trålhal i Altafjordsystemet hvert år fra 2000 til 2004, mens Malangsfjorden ble trålet i 2000, 2001 og 2002 (Rikardsen mfl. 2004, Holst mfl. 2005, Bjørn mfl. 2007b). Nesten ingen lakselus ble registrert på utvandrende laksesmolt (ingen lus i 2000, 2001 og 2003 og en gjennomsnittlig infeksjonsintensitet på 0,1 lus per fisk i 2002 og 2004 i Altafjorden, og ingen lus i noen av årene i Malangsfjorden, Holst mfl. 2005, Bjørn mfl. 2007b). Sjørret og sjørøye hadde derimot moderate lusenivåer senere på sommeren i begge fjordsystemene. Dette tyder sannsynligvis på at laksen i Nord-Norge hadde vandret ut av fjordene før smittepresset økte, selv i den oppdrettsintensive Altafjorden (Bjørn mfl. 2007b).

Resultater fra perioden 2004 til 2006 i Hardangerfjorden tyder på relativt liten luseinfeksjon hos laksesmolt, med prevalens på 15–48 % og gjennomsnittlig intensitet mellom 0,6 og 1,9 lus per fisk. Det var tilsynelatende liten forskjell før (2004) og etter (2005 og 2006) den synkroniserte avlusingen. Imidlertid økte luseinfeksjonen i 2007 og 2008. I 2007 var 58 % av de få smoltene som ble fanget, infisert, og gjennomsnittlig intensitet var 8,9 lus per fisk (Bjørn mfl. 2008). I 2008 økte både prevalens og gjennomsnittlig intensitet ytterligere (Bjørn mfl. 2009), mens det i 2009 og 2010 var mindre lus, i hvert fall på de tidligst utvandrende laksesmoltene. Det kan imidlertid ikke utelukkes at seint utvandrende laksesmolt kan oppleve betydelig økende infeksjonspress (Bjørn mfl. 2010b). I 2011 ble det registrert til dels høye påslag av lakselus på postsmolten – spesielt i siste del av smoltutvandringssesongen (Bjørn mfl. 2011b). Resultatene for laksesmolt i Hardangerfjorden samsvarer med resultatene for sjørret fra 2007 til 2011, og tyder på at lusesituasjonen i Hardangerfjordsystemet ikke har blitt betydelig bedre, til tross for tiltakene i oppdrettsnæringa (Holst mfl. 2005). Tråldata for 2008 til 2011 tyder på at

smittepresset på laksesmolten oppstod under den siste perioden av toktet (Bjørn mfl. 2010ab, 2011b).

Samlet viser overvåkningsserien for laksesmolt at infeksjonen var svært høy i enkelte fjorder på Vestlandet på slutten av 1990-tallet og tidlig på 2000-tallet. Deretter var det en betydelig lavere infeksjon i Sognefjorden (Holst mfl. 2005), før infeksjonspresset tilsynelatende igjen økte noe fram til 2008 i Hardangerfjorden (Finstad mfl. 2010) og deretter i andre oppdrettsintensive områder særlig i 2011 (Sognefjorden og Trondheimsfjorden i tillegg til Hardangerfjorden) og 2012 (Bjørn mfl. 2011b, statusrapport til Mattilsynet 2012, [www.mattilsynet.no](http://www.mattilsynet.no)). Imidlertid tyder data på at infeksjonsøkningen synes å ha kommet noe seinere i sesongen de siste årene. Tidlig utvandrende laksesmolt kan derfor ha unngått det verste infeksjonstrykket sammenlignet med på slutten av 1990-tallet og tidlig på 2000-tallet. Seinere utvandrende laksesmolt kan imidlertid ha opplevd en betydelig infeksjonsrisiko (Bjørn mfl. 2010b). I Nord-Norge (f.eks. i Altafjordsystemet) ser det ut til at lakselus sannsynligvis ikke har vært noen trussel mot utvandrende laksesmolt. Det har imidlertid vært påpekt at dette raskt kan forandre seg ved økt resistens, høyere sjøvannstemperatur eller betydelig økt oppdrettsproduksjon (Bjørn mfl. 2010b). Oppdrettsproduksjonen i Finnmark er i løpet av 2012 fortsatt forventet å øke, både gjennom bedre utnyttelse av eksisterende konsesjoner og gjennom en innvilget 5 % økning i produksjon.



## 8 Betydning av utvandringstidspunkt og oppholdstid i fjord- og kystområder

Det finnes begrenset kunnskap om den første tiden laksefisk tilbringer i sjøen, og om miljøfaktorene som kan påvirke fiskens atferd og utbredelse (Moore mfl. 2000). Denne mangelen på informasjon er spesielt kritisk siden laksefisk i sjøen opplever høyest dødelighet de første månedene etter at smolten forlater ferskvann (Hansen mfl. 2003, Rikardsen mfl. 2004). Det er rapportert at laksesmolt oppholder seg noe dypere i vannet om dagen enn om natten, men sjelden dypere enn 6-7 m (Thorpe & Morgan 1978, Davidsen mfl. 2008, Thorstad mfl. 2012). Laksesmolt vandrer med varierende hastighet ut til det åpne havet (f.eks. Hansen mfl. 2003, Finstad mfl. 2005, Thorstad mfl. 2007), og kan bli infisert av lakselus mens de svømmer ut gjennom fjordsystemet (Finstad mfl. 2000, Hvidsten mfl. 2007). Tiden de bruker på dette, er blant annet avhengig av fjordsystemets lengde. Sjørret blir i fjordsystemet og i kystnære områder (f.eks. Jonsson 1985, Knutsen mfl. 2001, Finstad mfl. 2005, Thorstad mfl. 2007, 2012) og stadig nye lakselus kan feste seg på fisken mens de er på beitevandring. Sjørret oppholder seg i fjorder og nære kyststrøk under hele sjøoppholdet, mens laksen passerer disse områdene om våren og tidlig sommer på vei ut til oppvekstområdene i havet. Laks og sjørret kan dermed ha ulike perioder for når og hvor de er sårbare for høye lusekonsentrasjoner. Mengden lakseluslarver i fjord og kystområder kan variere fra uke til uke i utvandringsperioden for laksesmolt. Et viktig moment for å vurdere infeksjonspress på postsmolt av laks i fjord- og kystområder er tidspunkter for smoltutvandring og vandringshastighet til postsmolten gjennom relevante fjord og kyststrøk. I fjorder ligger det som regel et lag med brakkvann i overflaten (saltholdighet under 25 promille) som resultat av ferskvannsavrenning, spesielt om våren under snøsmeltingen. Flere undersøkelser har rapportert at lakselus søker å unngå vann med saltholdighet lavere enn ca. 20 promille (Heuch 1995, Bricknell mfl. 2006). Laget med brakkvann kan derfor ses på som et tilfluktssted fra luseinfeksjon for utvandrende laksesmolt gjennom deler av fjordsystemet (Plantalech Manel-la mfl. 2009).

Tilgjengelige data for utvandringstidspunkt for laksesmolt fra vassdrag i Norge er oppsummert av Ugedal mfl. (under utarbeidelse, se tabell 3.2.3 i Anon. 2011a). Tidspunktet for når halvparten av smolten er antatt å ha passert tellepunktet i vassdraget (50 % utvandring, estimert ut fra fangstene i ulike typer feller) varierer relativt mye mellom vassdrag, også innenfor mindre geografiske områder, for eksempel fra 1. mai i Suldalslågen til 27. mai i Daleelva i Hordaland og Aurlandselva. Det kan også være stor variasjon mellom år i samme vassdrag. For eksempel i Eira i Romsdalsfjorden var dato for 50 % utvandring 6. mai i 2004 og 23. mai i 2005 (Jensen mfl. 2010). I flere av vassdragene på Vestlandet og Trøndelag har det seneste tidspunktet for 50 % utvandring blitt estimert til slutten av mai eller tidlig i juni (tabell 3.2.3 i Anon. 2011a). Utvandringen kan bli sen når temperaturen i vassdragene er lav om våren (Jonsson & Jonsson 2009, Fjeldstad mfl. 2012).

I de siste ti årene har flere undersøkelser av postsmoltens vandring og overlevelse fra elvemunningene og utover fjordene og i nær-kystområder blitt gjennomført, både i Norge og andre land (Thorstad mfl. 2012). Undersøkelsene er gjennomført ved å merke postsmolt med akustiske sendere, og følge vandringene deres ved bruk av automatiske lyttebøyer opp til noen titalls kilometer fra elvemunningene. Undersøkelsene har vist at postsmolten vandrer aktivt fra elvemunningen og utover, og at dette er en fase med høy dødelighet (Thorstad mfl. 2012). Den nyeste undersøkelsen er fra Hardangerfjorden (Plantalech Manel-la mfl. 2011).

Klekkeriprodusert postsmolt (19-30 cm) med villaks foreldre fra Lærdal og Flekke ble sluppet ved munningen av elva Opo innerst i Hardangerfjorden. Fisken av Lærdal stamme brukte gjennomsnittlig 15 dager (variasjon 7-26 dager) på de første 17 milene av fjordvandringen, mens fisken av Flekke stamme brukte gjennomsnittlig 18 dager (variasjon 14-26 dager). Vill postsmolt er mindre enn den klekkeriproduserte laksen som ble studert i Hardangerfjorden, og tidligere undersøkelser har vist at den ville postsmolten brukte lengre tid enn klekkeriprodusert postsmolt på å vandre en tilsvarende strekning (Thorstad mfl. 2007). Forskjellene kan knyttes til kroppslengde, slik at svømmehastigheten uttrykt per kroppslengde var på samme nivå hos kultivert og vill postsmolt (Thorstad mfl. 2007). Dersom vi som en forenkling antar at villsmolten er halvparten så stor som den studerte klekkerismolten, og at vill postsmolt derfor kan bruke dobbel så lang tid på fjordvandringen (Thorstad mfl. 2007), så kan en vill postsmolt fra Opo bruke gjennomsnittlig 30-36 dager fra Opo og de 17 milene ut Hardangerfjorden, tilsvarende en vandringshastighet på 0,5-0,6 mil per dag. I andre studier av vandringshastigheter er variasjonen stor, og vill postsmolt hadde en vandringshastighet på 0,2 mil per dag i Romsdalsfjorden (Thorstad mfl. 2007) og 2,1 mil per dag i Altafjorden (Davidsen mfl. 2009).



## 9 Effekter på bestandsnivå

Før vi går inn på de metodiske utfordringene med å forstå og dokumentere bestandseffekter av lakselusrelatert dødelighet er det viktig å klargjøre målsettingene i forvaltningen av laks. I Lakse- og innlandsfiskloven (2009) heter det: «Lovens formål er å sikre at naturlige bestander av anadrome laksefisk, innlandsfisk og deres leveområder samt andre ferskvannsorganismer forvaltes i samsvar med naturmangfoldloven og slik at naturens mangfold og produktivitet bevares. Innenfor disse rammer skal loven gi grunnlag for utvikling av bestandene med sikte på økt avkastning, til beste for rettighetshavere og fritidsfiskere». I Naturmangfoldloven (2009) heter det: «Lovens formål er at naturen med dens biologiske, landskapsmessige og geologiske mangfold og økologiske prosesser tas vare på ved bærekraftig bruk og vern, også slik at den gir grunnlag for menneskenes virksomhet, kultur, helse og trivsel, nå og i fremtiden, også som grunnlag for samisk kultur». Målsettingene er således både å bevare ved bærekraftig bruk og å øke avkastningen. Laksebestandene er generelt relativt hardt beskattet, og tåler høy beskatning når overlevelsen i havet er god (se Anon. 2011b). For landet samlet ble det per 2011 anslått at ca 45 % av laksen som kom til Norge ble fanget i sjø eller vassdrag (Anon. 2012). Dersom lakselus tar livet av en økende andel av smolten kan man tenke seg at man kompenserer for dette ved å redusere fangsten. Fangstreduserende tiltak vil kunne bidra til å sikre bestandenes mangfold og produktivitet, og er i stor grad tatt i bruk de siste tiårene for å kompensere for redusert innsig av laks fra havet. Økt lakselusindusert dødelighet kan kompenseres ved ytterligere fangstreduksjoner, men dette er ikke i samsvar med målsettingen om økt avkastning. Det er derfor en vesentlig forskjell om en laks dør av lakselus (fra oppdrett) eller avlives av en fisker, selv om tapet for den ville bestanden er identisk.

Gjennomgangen nedenfor fokuserer på laks, men er i prinsippet gyldig også for sjørøret og sjørøye. Økt dødelighet på grunn av lakselus gir reduserte gytebestander og mindre høstbart overskudd også for disse artene, og sammen med både prematur tilbakevandring til ferskvann (som gir redusert vekst) og fysiologiske effekter på reproduksjon (Tveiten mfl. 2010) kan lakselus påvirke rekrutteringen i bestandene.

### 9.1 Parasitters effekt på fiskebestander

Elliott (1994) hevdet at *“modeller har fokusert mye på hvordan fiskebestander påvirkes av rovdyr, berunder mennesker, men det finnes forbausende lite kunnskap om de kvantitative effektene av parasitter og sykdommer”*. Når en parasitt forårsaker stor netto skade, kan parasittsykdommer være en viktig faktor i vertsfiskens dødelighet (Threlfall 1968, Croften 1971, Johnsen & Jensen 1992, Heggberget mfl. 1993, Jaenike mfl. 1995) og til og med virke regulerende på vertsfiskens bestand (Anderson & May 1978, 1979, 1981, May & Anderson 1979, Dobson & Hudson 1992, Tompkins & Begon 1999, Tompkins mfl. 2000). Det er vanskelig å avklare følgene av parasitter på ville fiskebestander (Anderson & Gordon 1982, Pacala & Dobson 1988), og forsøk på å registrere og kvantifisere effekter på villfisk har blitt hemmet av problemer med å fange infisert fisk (Lester 1984).

Det finnes ulike metoder for å beregne dødelighet forårsaket av parasitter i fiskebestander (Anderson & Gordon 1982, Lester 1984, Rousset mfl. 1996). Ulike numeriske modeller og simuleringer er ofte brukt, og det er publisert mange artikler som dokumenterer (dvs. med signifikant sannsynlighet) at parasitter direkte eller indirekte forårsaker dødelighet i fiskebestander (se f.eks. Fischer & Kelso 1988, Jones & Taggart 1998, Loot mfl. 2001,

Marcogliese 2004 og referanser i denne, Seppälä mfl. 2004). I slike dokumenterte tilfeller er vertsdødeligheten som regel forårsaket av parasitter som lever lenge hos verten samtidig som parasittene har en kompleks livssyklus og overføres til nye verter i næringskjeden. Det er en større utfordring å bruke tilsvarende modeller og simuleringer til å dokumentere dødelighet forårsaket av parasitter som lakselus som multipliseres hos det enkelte vertsindivid, lever forholdsvis kort tid og/eller lever utenpå verten med mulighet for å forflytte seg mellom vertsindivider.

I og med at lakselus er en ektoparasitt med relativt kort levetid og antall parasitter på den enkelte fisk kan varieres mye gjennom året og fra år til år, er muligheten til å bruke numeriske modeller og simuleringer for å dokumentere vertsdødelighet begrenset til den første perioden av laksefiskenes sjøfase før lakselusene blir voksne og kan dø eller forlate fisken. Ideelt sett burde infeksjonsøkningen av lakselus vært fulgt en stund i rom og tid etter at laksefiskene forlater en elv. Den pågående overvåkingen gir bare øyeblikksbilder for infeksjonsstatus, og da det i tillegg er forholdsvis få laksefisk som blir fanget, er det begrenset mulighet til å si noe om effekten av lakselus på bestandsnivå. Basert på en rekke laboratorieforsøk, har vi kunnskap om laksefiskenes toleransegrenser i forhold til antall lakselus og om effekt av subletale nivåer for lakselus. Denne kunnskapen, sammen med kunnskap om fordelingen av lakselus i laksefiskbestanden, gjør det mulig å sannsynliggjøre hvor stor andel av laksefiskene som dør eller blir negativt påvirket i den første perioden av sjøfasen. Ved slike beregninger og vurderinger bør det også tas med at subletale doser kan føre til svekkelse og atferdsendringer hos laksefisk slik at de blir mer utsatt for predasjon.

## 9.2 «Bestandsregulerende» effekt

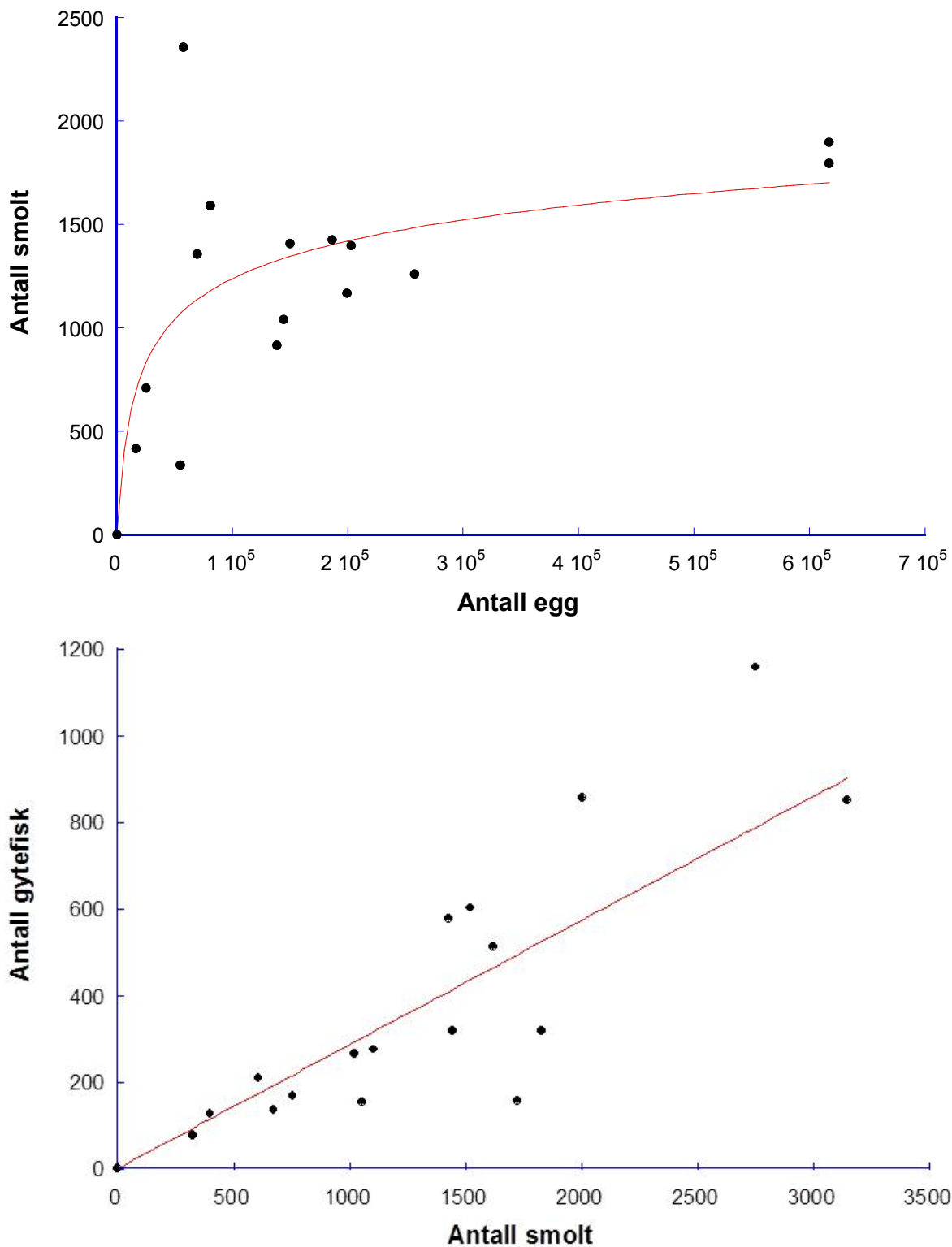
Både i fagrappporter (f.eks. Bjørn mfl. 2008 og andre rapportene fra overvåkingen) og i politiske dokumenter (f.eks. regjeringens bærekraftstrategi) brukes begrepet «bestandsregulerende effekt», med målformuleringer som at infeksjoner av lakselus «ikke skal ha bestandsregulerende effekt på ville laksefisk». Dette er en noe uheldig begrepsbruk siden «bestandsregulering» i biologien er de mekanismene som gjør at en fiskebestands størrelse ikke avviker svært mye fra en likevektstilstand eller en trend (se Einum & Nislow 2011 for en gjennomgang for laks). Bestandsreguleringen stabiliserer altså bestandsstørrelsen. De viktigste mekanismene i bestandsregulering er tetthetsavhengig vekst og/eller overlevelse, og det finnes både teoretiske grunner og empirisk dokumentasjon for at negativ tetthetsavhengig vekst og overlevelse er viktig i ferskvannsfasen for laks (Einum & Nislow 2011). Prinsippet er at når tettheten av fisk øker, forsterkes konkurransen om mat eller plass slik at fiskens vekst og overlevelse reduseres. Motsatt, når tettheten blir lavere så øker veksten og overlevelsen til fisken. Disse mekanismene tenderer mot å stabilisere bestandsstørrelsen nær et likevektsnivå – ofte omtalt som miljøets bærekapasitet. Bærekapasiteten er ikke en fast størrelse (men uttrykkes gjerne som en gjennomsnittsstørrelse), og kan variere over tid som følge av variable miljøforhold. Tetthetsavhengigheten kan sees på som en kompensasjonsmekanisme – eller populært – «den enes død, den andres brød». Når effekter av en miljøfaktor ikke avhenger av fisketetthet omtales den som en tetthetsuavhengig faktor. Det er bare tetthetsavhengige faktorer som kan virke regulerende på en bestand, men både tetthetsavhengige og -uavhengige faktorer medvirker til å bestemme bestandsstørrelsen (Einum & Nislow 2011).

Laks er en av de dyreartene hvor det det finnes spesielt mye kunnskap om mekanismene i bestandsregulering (se flere kapitler i Aas mfl. 2011). Det er solid dokumentasjon for

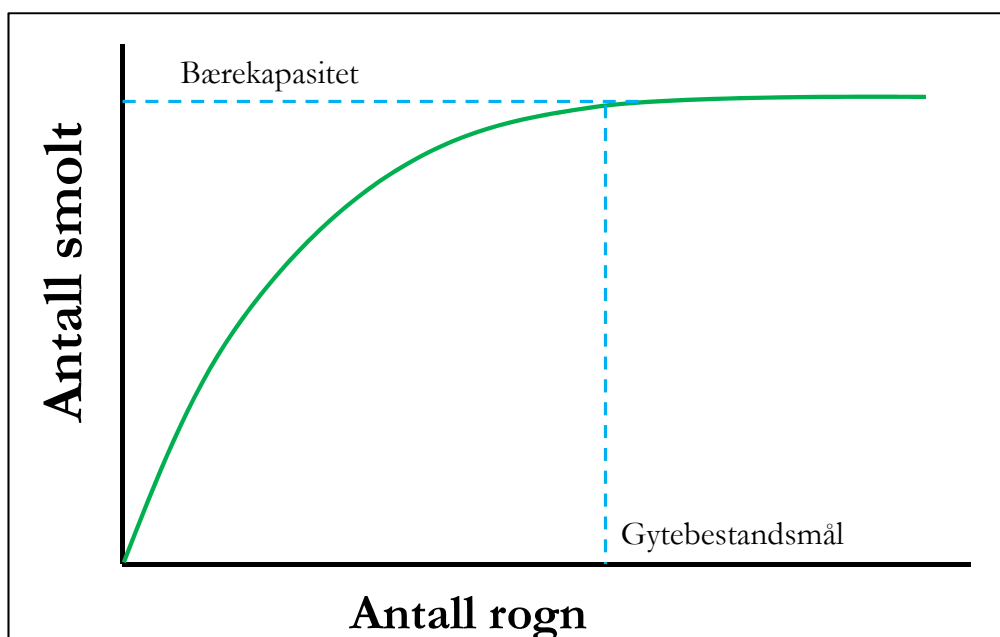
bestandsregulering i ferskvannsfasen (Einum & Nislow 2005, 2011) mens tetthetsuavhengig dødelighet ser ut til å dominere i sjøen (Jonsson mfl. 1998). Elvene er generelt små leveområder, laksen produserer mange avkom og fisketettheten blir høy, og tetthetsavhengig regulering er viktig. I havet er laksen spredt over store områder, tettheten er mye lavere og vekst og overlevelse er primært bestemt av miljøfaktorer (temperatur, mattilgang osv.). Disse forskjellene illustreres godt av bestand-rekrutteringskurvene fra den lange overvåkingsserien fra elva Imsa i Rogaland (Jonsson mfl. 1998, **figur 9.1**).

En bestand- rekrutteringskurve er en sammenheng mellom rekrutteringen og resulterende bestandsstørrelse. I **figur 9.2** har vi vist en slik kurve for ferskvannsfasen hos laks hvor rekrutteringen er gitt som antall rogn gytt i et tenkt vassdrag (x-aksen) mens bestanden (y-aksen) er gitt som antall smolt som vandrer ut av elva etter 1-4 år i elva. Den grønne kurven er en teoretisk bestand-rekrutteringskurve, som ligner mye på etablerte kurver for laksebestander (se Hindar mfl. 2011 for eksempler). Kurven stiger bratt fra starten (nedre til venstre) slik at antall smolt som forlater elva øker nesten lineært med antall rogn lagt. Ved slike lave bestandsstørrelser er det primært tetthetsuavhengige miljøfaktorer som bestemmer bestandsstørrelsen. Etter hvert som antall rogn gytt øker, blir fisketettheten høyere og veksten og overlevelsen redusert, og kurven flater ut. Ved slike høye bestandsstørrelser er tetthetsavhengige faktorer viktige. Der kurven flater ut har bestanden nådd miljøets bærekapasitet, og det blir ikke produsert flere smolt selv om antallet egg økes ytterligere. Det er dette punktet som er grunnlaget for fastsettelse av gytebestandsmål (se Anon. 2011a). Om vi ser på den samlede overlevelsen fra egg til smolt (antall egg/antall smolt) viser **figur 9.2** at denne reduseres kraftig når antall egg økes ut over gytebestandsmålet, siden nevneren i likningen (antall smolt) styres av bærekapasiteten, som er tilnærmet konstant.

Slike bestand-rekrutteringskurver kan lages for ulike faser av laksens liv, også mellom antall smolt som forlater elva og antall returenerede gytefisk – altså for laksens sjøfase. I **figur 9.1** presenteres bestand- rekrutteringskurver for laks fra Imsa (Jonsson mfl. 1998), både for ferskvannsfasen (fra egg til smolt) og for sjøfasen (smolt til gytefisk). For ferskvannsfasen gjenkjennes avflatingen av kurven ved høye antall egg fra **figur 9.1**, og sammenhengen har en klar kurveform. I sjøfasen er det en lineær sammenheng mellom antall smolt som forlater elva og antall gytefisk som returnerer (ett til tre år senere). Jo flere smolt som forlater elva, jo flere gytefisk kommer det i gjennomsnitt tilbake.



**Figur 9.1.** Bestand-rekrutteringskurver for ferskvannsfasen (fra egg til smolt, øvre figur) og sjøfasen (fra smolt til gytefisk) for laks fra Imsa i Rogand der utvandrende smolt telles og merkes og returnerende gytefisk registreres i fella. Merket fisk som fanges i fiske i andre vassdrag og i sjøen ble registrert gjennom et rapporteringssystem for merket laks. Fra Jonsson mfl. (1998).



**Figur 9.2.** En teoretisk bestand-rekrutteringskurve for ferskvannsfasen hos laks hvor rekrutteringen er gitt ved antall rogn gytt i elva og bestanden gitt ved antall smolt som forlater elva. Bærekapasiteten, i form av antall smolt, og gytebestandsmålet i form av antall rogn nødvendig for å utnytte vassdragets produksjonskapasitet, er også vist.

Denne forskjellen i form på bestand-rekrutteringskurver i laksens ferskvann- og sjøfase er viktig for å kunne forstå hva slags effekt dødelighet knyttet til lakselus kan ha på ville laksebestander. Mens ekstra dødelighet i ferskvannsfasen i ulik grad kan kompenseres ved bedre vekst eller økt overlevelse til gjenværende laksunger, finnes det ikke grunnlag for å anta at det i særlig grad finnes slike kompensasjonsmekanismer i sjøen. Dødelighet i ferskvannsfasen kan derfor ha en *bestandsregulerende* effekt, mens dødelighet i sjøfasen vil ha en *bestandsreducerende* effekt.

Dersom en bestand reduseres så mye at det ikke kommer nok gytefisk tilbake til at gytebestandsmålet blir nådd (underrekruttering) kan også smoltproduksjonen bli redusert og det kan oppstå andre bestandseffekter. Det er underrekruttering over tid kombinert med lav overlevelse i havet (naturlig eller menneskepåvirket) som kan true bestanders eksistens. I små dyrebestander kan det også oppstå invers (positiv) tetthetsavhengighet, der bestandsveksten avtar med avtagende bestandsstørrelse. Dette er kjent som depensasjonsmekanismer eller Allee effekt (se oppsummering i Liermann & Hilborn 2001), som er sterkt destabiliserende og kan føre til rask utryddelse av bestander. Det er lite kunnskap om hvor viktig slike mekanismer er for laksebestander (Einum & Nislow 2011).

### 9.3 Fra individuell respons til bestandseffekter – teori

Som det framgår ovenfor er det god dokumentasjon for at bestandsreguleringen hos laks foregår i ferskvannsfasen, og at det neppe finnes kompensasjonsmekanismer for ekstra dødelighet i sjøfasen. Dette gjør at det i teorien er enkelt å estimere hva slags effekt ekstra dødelighet på grunn av lakselus har på ville laksebestander. Vi illustrerer dette med et tenkt eksempel der lakselus tar livet av 25 % av smolten fra et vassdrag på veien ut til beiteområdene i havet:

- En ekstra dødelighet på 25 % på utvandrende laksesmolt på grunn av lakselus medfører at det kommer 25 % færre gytefisk tilbake, enn det ville ha gjort uten lakselus.

Den direkte proporsjonaliteten (25 % dødelighet på smolt gir i gjennomsnitt 25 % færre gytefisk) skyldes den lineære sammenhengen fra bestand-rekrutteringskurva for sjøfasen, og at det neppe finnes kompensasjonsmekanismer. Selv om 25 % av smolten forsvinner fra bestanden (dør) så blir ikke forholdene for de gjenværende fiskene bedre. Siste del av setningen «...enn det ville ha gjort uten lakselus» er viktig fordi miljøforhold i havet kan gi stor variasjon i overlevelse mellom år. Dette ser vi også i **figur 9.1** (nedre del) der antall gytefisk som returnerer varierer mye selv om antall smolt har vært relativt likt (se punktene rundt 1500 smolt, som gir fra under 200 til over 600 gytefisk tilbake – altså en faktor på tre). Vi kommer tilbake til dette nedenfor.

### 9.4 Dokumentasjon av bestandseffekter

Selv om det teoretisk er enkelt å forstå hva slags effekt ekstra dødelighet på grunn av lakselus har på bestander av laks er det utfordrende både å estimere effekten på en gitt bestand og å dokumentere effektene på bestandsnivå. Her forklarer vi hvorfor, hva slags metodiske tilnærminger som har vært brukt og kan brukes, og presenterer noen analyser som har sannsynliggjort effekter på bestandsnivå.

#### 9.4.1 Estimerer av bestandseffekter

Effekten av lakselus på bestandsnivå kan utledes (deduseres) fra felldata for infeksjonsnivå eller smittepress mot laksesmolt kombinert med kunnskap om individuell effekt av infeksjoner og ulike grenseverdier (se **kapittel 4**). Fram til nylig har det basert på en samlet vurdering av overvåkingsdata fra ulike metoder som har vært brukt i overvåkingen (se **kapittel 7**) vært gitt oppsummeringer i form av kvalitative beskrivelser på fjord eller regionnivå av typen:

- «Både garn-, bur- og trålundersøkelsen viser at infeksjonstrykket av lakselus på ville bestander av laks og sjøørret har vært høyt i den ytterste halvdel av Hardangerfjordssystemet i 2008.» Bjørn mfl. (2009).
- «Mye av laksesmolten ser i 2010 ut til å slippe unna det verste infeksjonspresset i de undersøkte fjordene langs størstedelen av Norskekysten. Seint utvandrende laksesmolt fra Hordaland og Ryfylke kan ha fått en høyere infeksjon.» Bjørn mfl. (2010b).

Slike vurderinger gir grunnlag for å sammenligne ulike år og beskrive en tidsmessig utvikling, men selv om grenseverdier (lus per g fisk) også har inngått i vurderingene er ikke dette tilstrekkelig for å gi kvantitative estimerer av bestandseffekter.

Våren 2011 utviklet vitenskapsrådet (Anon. 2011b) og en forskergruppe på Havforskningsinstituttet (Taranger mfl. 2011) parallelt forslag til klassifiseringssystemer for

effekter av lakselus på ville bestander av laksefisk. Systemene ble basert på å kombinere infeksjonsnivåer på villfisk og potensielle bestandseffekter ved å klassifisere henholdsvis bestandseffekter (vitenskapsrådet, fire klasser fra ingen til stor effekt) og risiko for negative miljøeffekter (Havforskningsinstituttet, tre klasser fra lav til høy sannsynlighet). Våren 2012 foreslo Havforskningsinstituttet og Veterinærinstituttet, med bidrag fra Norsk institutt for naturforskning, effektindikatorer for lakselus (Taranger mfl. 2012). Som i vitenskapsrådets forslag ble infeksjonsnivåer hos laksesmolt knyttet til sannsynlige effekter på bestandsnivå gjennom effekt på oppnåelse av gytebestandsmål (Anon. 2011b). Systemet er basert på å estimere hvor stor andel av en bestand (utvandrende laksesmolt og førstegangsutvandrende sjørørret og sjørøye) som befinner seg i hver av fire grupper med laksluspåslag med tilhørende anslag for ekstra dødelighet:

1. 0-0,1 lus/g: ingen ekstra dødelighet
2. 0,1-0,2 lus/g: 20 % ekstra dødelighet
3. 0,2-0,3 lus/g: 50 % ekstra dødelighet
4. > 0,3 lus/g: 100 % dødelighet

Innenfor hvert utvalg av smolt beregnes den samlede ekstra dødeligheten som summen av andelene av utvalget som er innenfor hver enkelt gruppe ganget med den ekstra dødeligheten som er innenfor den enkelte gruppen, som eksemplifisert i **tabell 9.1**.

**Tabell 9.1.** System for å estimere samlet dødelighet hos laksesmolt på grunn av lakselus (fra Taranger mfl. 2012), illustrert ved et regneeksempel. Systemet går ut på sortere en prøve av laksesmolt i ulike grupper med ulike lusepåslag og angi hvor stor andel av smolten som tilhører hver gruppe ( $P_i$ ). Hver av gruppene har en antatt dødelighetsøkning ( $J_i$ ) slik at samlet dødelighet hos smolten kan estimeres. Dødelighetsøkningen representerer således den ekstra dødelighet som smolten påføres som følge av infeksjoner med lakselus.

Lusepåslag	Andel av prøven ( $P_i$ )	Antatt økt dødelighet ( $J_i$ )	$P_i * J_i$
< 0,1 lus/g	0,6	0	0
0,1-0,2 lus/g	0,1	0,2	0,02
0,2-0,3 lus/g	0,1	0,5	0,05
> 0,3 lus/g	0,2	1	0,2
Sum (luseeffektindikator)			0,27
Sum som prosent			27

Undersøkelser av grenseverdier hos veteranvandrere og kjønnsmodnende individer av sjørørret og sjørøye er basert på Tveiten mfl. (2010). Det foreligger færre undersøkelser av grenseverdier hos fisk av denne størrelsesklassen og det er behov for flere studier. Hos stor fisk viser det seg at lus aggregeres på små områder og dette medfører hudskader som igjen svekker fiskens sjøvannstoleranse samt medfører betydelig stress. Basert på Tveiten mfl. (2010) ble følgende grenseverdier for veteranvandrere og modnende individer av sjørørret og sjørøye foreslått av Taranger mfl. (2012):

1. < 0,025 lus/g: ingen ekstra dødelighet
2. 0,025-0,05 lus/g: 20 % ekstra dødelighet

3. 0,05-0,10 lus/g: 50 % ekstra dødelighet
4. 0,10-0,15 lus/g: 75 % ekstra dødelighet
5. > 0,15 lus/g: 100 % dødelighet

Gitt at man kan samle representative prøver fra utvandrende smolt fra en laksebestand kan man med dette systemet ut fra klassifisering av infeksjonsnivåer på en semi-kvantitativ måte estimere og utlede bestandseffekter. De metodiske utfordringene med representative innsamlinger av laksesmolt er store, som diskutert ovenfor (se **kapittel 7**). Taranger mfl. (2012) foreslår at data om lakselusnivåer i oppdrett (ukentlige tellinger) brukes som varslingsindikatorer (ved hjelp av en kjernetetthetsmodell, Jansen mfl. 2012, kombinert med en hydrografisk spredningsmodell for lakselus), mens data fra overvåkingsprogram for villfisk er foreslått som verifiseringsindikator. Det foreslås også å prøve ut en modellbasert overvåking. Samlet sett bør disse systemene i årene som kommer kunne brukes til å gi semi-kvantitative estimater av bestandseffekter. Mulighetene til å bruke denne tilnærmingen i en vurdering av historiske effekter på bestands-, region- eller landsbasis er sterkt begrenset av kvaliteten på historiske data fra overvåkingen av villfisk (som har variabel og generelt for lav oppløsning, både i tid og geografisk) og begrenset tilgang på data fra oppdrettsanleggene. Generelt er det slik at om eksisterende data fra oppdrett hadde blitt gjort tilgjengelige kunne det ha vært gjennomført betydelig bedre analyser av sammenhenger mellom oppdrettsaktivitet og effekter på ville laksefisk.

#### 9.4.2 Utfordringen med variabel havoverlevelse

Dersom lakselus over tid har påvirket overlevelsen til laksesmolt bør dette kunne måles som redusert tilbakevandring av gytefisk til vassdragene, og studier av endringer i bestandsstørrelse bør kunne brukes til å dokumentere effekten på bestandsnivå. Dette er imidlertid ikke så enkelt som det kan se ut som, og vi skal igjen bruke et regneeksempel til å illustrere hvorfor (**tabell 9.2**).

I regneeksemplet (**tabell 9.2**) har vi tatt utgangspunkt i et tenkt vassdrag som når gytebestandsmålet er nådd (gyting av minst 1500 hunner) har en utvandring av 100 000 smolt. Smolten passerer gjennom fjord og kyst enten uten å bli påvirket av lakselus eller at 25 % av smolten får dødelige infeksjoner. Den generelle overlevelsen i havet, som ikke er knyttet til luseindusert dødelighet men til generelle overlevelsesvilkår i havet, er enten satt til moderat lavt (4 %) eller til moderat høyt (8 %) (se Anon. 2012). Innsiget av laks til kysten blir så beregnet (antall fisk) ut fra eventuell lusedødelighet og havoverlevelsen. Det trengs 1500 hunner for å nå gytebestandsmålet og det høstbare overskuddet er beregnet ut fra en antagelse om at halvparten av fisken er hunner og at beskatningen ikke er kjønnsrettet. Gytebestandsmålet er satt til realistisk verdi for en bestand med en smoltproduksjon på 100 000 (se Hindar mfl. 2007).

I det første regneeksemplet (**tabell 9.2**) er det ingen luserelatert dødelighet, men havoverlevelsen er lav (4 %) og det høstbare overskuddet blir bare på 1000 fisk (innsiget er 4000 fisk, 2000 av dem er hunner, 1500 behøves for å oppnå gytebestandsmål og det høstbare overskuddet blir 500 hunner og 500 hanner, totalt 1000 fisk, ut fra forutsetningene beskrevet i avsnittet over). I eksempel 2 dobles havoverlevelsen (8 %) og det høstbare overskuddet femdobles til 5000 fisk. Om vi så en situasjon med god sjøoverlevelse legger på en luseindusert dødelighet på smolten på 25 % (eksempel 3) blir det høstbare overskuddet redusert fra 5000 til 3000 fisk, men overskuddet er fortsatt høyere enn det var ved lav havoverlevelse og ingen luseindusert dødelighet. Kombinasjonen lav sjøoverlevelse og 25 % ekstradødelighet på grunn av lakselus (eksempel 4) gir ikke et høstbart overskudd. Ulike kombinasjoner av moderat store



variasjoner i havoverlevelse og en moderat sterk ekstradødelighet på grunn av lakselus gir altså alt fra null høstbart overskudd til et høstbart overskudd på 5000 fisk i denne eksempelbestanden.

Variasjonen i høstbart overskudd kan være enda større når også forhold i ferskvannsfasen blir inkludert. I nedre del av tabellen (eksempelene 5-8) er det antatt at smoltproduksjon er halvert fra bærekapasiteten på grunn av andre menneskeskapte påvirkninger i vassdraget (for eksempel en vassdragsregulering der halve oppvekstområdet er fjernet). Her ser vi at det bare er god havoverlevelse og ingen luseindusert dødelighet som gir et høstbart overskudd, og man har et underskudd før fangst i begge regneeksempelene med lav havoverlevelse, men selvsagt størst underskudd om lakselus gir ekstradødelighet.

**Tabell 9.2.** Regneeksempler (1-8) for hvordan variabel havoverlevelse i kombinasjon med en tenkt ekstra dødelighet hos postsmolt på grunn av lakselus (lusedødelighet) påvirker innsiget av gytelaks og det høstbare overskuddet i en tenkt bestand som i gjennomsnitt produserer 100 000 smolt når gytebestandsmålet er nådd. I nedre del av tabellen har vi antatt at smoltproduksjonen er halvert på grunn av andre påvirkningsfaktorer i vassdraget. Merk at mens antall smolt, innsiget av laks og det høstbare overskuddet er gitt i antall fisk, er gytebestandsmålet gitt i antall hunner. Se for øvrig hovedteksten for forklaring av tabellen og regnestykkene.

Regnestykke nr	1	2	3	4
Antall smolt	100 000	100 000	100 000	100 000
Lusedødelighet	0 %	0 %	25 %	25 %
Havoverlevelse	4 %	8 %	8 %	4 %
Innsig	4000	8000	6000	3000
Gytebestandsmål	1500	1500	1500	1500
Høstbart overskudd	1000	5000	3000	0

Regnestykke nr	5	6	7	8
Antall smolt	50 000	50 000	50 000	50 000
Lusedødelighet	0 %	0 %	25 %	25 %
Havoverlevelse	4 %	8 %	8 %	4 %
Innsig	2000	4000	3000	1500
Gytebestandsmål	1500	1500	1500	1500
Høstbart overskudd	-1000	1000	0	-1500

Disse enkle eksemplene illustrer både betydningen av å ta hensyn til variasjoner i havoverlevelse og de betydelige utfordringene som ligger i å dokumentere effekten lakselus kan ha på

bestandsnivå. Tar man i tillegg hensyn til måleusikkerhet i estimater av bestandsstørrelser er det opplagt at å dokumentere en effekt av til dels betydelig luserelatert dødelighet er svært vanskelig. Regnestykkene viser at selv om overvåkingsdata viser et høyt smittepress og klassifiseringen (se ovenfor) tyder på en relativt høy effekt, kan gode overlevelsesforhold i havområdene maskere effekten og gi høye innsig og høstbart overskudd. Videre kan redusert beskatning, spesielt i sjøen, ytterligere maskere bestandseffekter om man tar utgangspunkt i fangstene når man studerer endringer i bestandsstørrelse.

På den annen side viser regneeksemplene den sårbarhet som finnes for den ekstrabelastning som lakselus kan utgjøre når havforholdene er så ugunstige som de har vært i en årrekke. Overvåkingsseriene antyder at sjøoverlevelsen har vært nærmere 4 % enn 8 % i mange av de siste 20-30 årene (se Anon. 2011a, 2012).

### 9.4.3 Oppdrettspåvirkning og trender i bestandsstørrelse

Selv om bestandseffektene er vanskelig å dokumentere for enkeltår eller over korte perioder, vil man vente at en faktor som påvirker smoltens overlevelse og virker over tid, med variabel styrke, i et lengre tidsperspektiv vil gi trender som kan analyseres. I Norge har dette blitt gjort på to måter – gjennom analyser av fangststatistikk fra elvene og gjennom estimater av innsig i ulike regioner.

Ei forskergruppe med utgangspunkt i Universitetet i Oslo, med både norske og internasjonale samarbeidspartnere, har i løpet av de siste årene gjennomført analyser av fangststatistikken fra Norge og andre land (L'Abée-Lund mfl. 2006, Vøllestad mfl. 2009, Otero mfl. 2011). Basert på analyser av 125 år med fangstrapporter fra 84 elver i Norge og 51 år med fangstrapporter fra 48 elver i Skottland, fant Vøllestad mfl. (2009) klare regionale forskjeller i langtidstrender mellom Norge og Skottland og mellom regioner innen landene. Etter 1970 og særlig etter midten av 1980-tallet har fangstene avtatt både i vestlig og østlig sektor av Skottland, mens de har økt i Sør-, Midt- og Nord-Norge. Innen Skottland er utviklingen i fangst mer negativ i den nordvestre delen (Atlantehavskysten) enn i de østre og sørlige delene (Nordsjøen og Irskesjøen). I Norge er region Vest-Norge den eneste regionen med negativ trend i fangst etter 1970. Vøllestad mfl. (2009) påpeker at Vest-Norge og atlantehavsdelen av Skottland er oppdrettsintensive, mens det nesten ikke finnes lakseoppdrett i Nordsjø- og Irskesjøsektorene. Analysen identifiserer altså Vest-Norge og atlantehavsdelen av Skottland som områder med avvikende dårlig fangstutvikling etter midten av 1980-tallet, men spekulerer bare i årsakssammenhengene.

I en ny studie analyserte Otero mfl. (2011) rapporterte fangster av smålaks fra 60 elver i hele Norge for perioden 1979 (når smålaks for første gang ble rapportert separat) til 2007. Her ble variasjon og trend i fangst knyttet spesifikt til forhold i sjø (lokal sjøtemperatur og antall oppdrettsanlegg i utvandringsruten til smolten) og i vassdragene (vannføring og vannkraftregulering). Fangstene av smålaks viste en generell negativ trend over tid, og trenden framsto som sterkere der det var lakseoppdrett i utvandringsruten til smolten. Det var særlig elver i Vest-Norge som hadde en negativ utvikling. Det ble påvist at både forhold i hav (positiv effekt av sjøtemperatur ved smoltutvandring) og elv (positiv effekt av vannføring, men redusert der vassdraget var regulert) bidro til variasjon i fangst mellom år og elver (Otero mfl. 2011). Begge analysene (Vøllestad mfl. 2009 og Otero mfl. 2011) identifiserer således deler av Vestlandet som områder med spesielt negative trender i fangst, og Otero mfl. (2011) knytter, gjennom statistisk modellering, utviklingen til forekomst av oppdrett i utvandringsruta for smolten (som en av flere faktorer).

En analyse av effekter av lakselus basert på fangststatistikk fra utvalgte vassdrag på Vestlandet ble nylig rapportert (Kålås mfl. 2012). Relativ fangst (fangst delt på gjennomsnittet for perioden) fra smoltårsklassene 1992-2008 i sju potensielt påvirkede elver ble sammenlignet med relative fangster i Figgjoelva (på Jæren i Rogaland) som kontrollev. Det ble påvist avvikende lave fangster fra smoltårsklassene fra 1992 til 1997, men avvikene varierte i styrke mellom år og vassdrag. Analysene tyder på en ekstra dødelighet på 50-80 % for 1997-årsklassen og opp mot 50 % ekstra dødelighet i enkelte år og bestander for årsklassene 1992-1996 (Kålås mfl. 2012). For smoltårsklassene etter 1997 var det mindre avvik i relativ fangst mellom Figgjoelva og de andre elvene, og det påpekes at de relative gjenfangster fra disse smoltårsklassene var påfallende lik. Likevel antydes det at laksen fra Etneelva kan ha blitt påvirket i 2003 og 2007, og i en sammenligning mellom Figgjo og gjennomsnittet for de syv andre elvene framstår smoltårsklassene fra 2002 og 2005 som noe reduserte (Kålås mfl. 2012). Den tidsmessige utviklingen ble knyttet til utvikling i smittepress, anslått fra forekomst av lakselus i oppdrett og fra overvåkingen av tilbakevandrende postsmolt av sjørret (referert i **kapittel 7.2**). Analysen gir samlet sett støtte for at infeksjoner av lakselus har gitt bestandseffekter i laksebestander på Vestlandet, sterkest midt på 1990-tallet og svakere og mer variert deretter. Det oppgis at ekstra dødelighet lavere enn 20 % vil være vanskelig å påvise. Forfatterne påpeker at analysene ikke dekker midtre og indre deler av fjorder med høyest smittepress, fordi mange av elvene har vært stengt for fiske i store deler av perioden. Det presenteres derfor en egen analyse for Hardanger, hvor det basert på antatt smoltproduksjon og «normal» overlevelse i sjøen, ble beregnet hvor mye laks som burde kommet tilbake til elvene. Disse tallene ble sammenlignet med registreringer fra gytetellinger (Skoglund mfl. 2008) for perioden 2004-2007 (gytetisk i hovedsak fra smoltårsklassene 2002-2005). Denne grove tilnærmingen antyder at det kom færre enn halvparten av disse smoltårgangene tilbake til elvene i Hardanger enn det en skulle forvente dersom smoltproduksjonen og sjøoverlevelsen hadde vært normal (Kålås mfl. 2012).

Ford & Myers (2008) sammenlignet marin overlevelse til ulike arter av laksefisk i områder med og uten lakseoppdrettsanlegg i Skottland, Irland og øst- og vestkysten av Canada og viste redusert overlevelse eller forekomst av vill laks, sjørret, søvlaks, pukkellaks og ketalaks (de siste tre er stillehavslaks) som ble knyttet til økt produksjon av oppdrettslaks. Analysene var basert på utvalgte parvise sammenligninger av bestander med og uten oppdrett, og forfatterne sannsynliggjør at andre systematiske forskjeller mellom bestandene ikke kan forklare det generelle mønsteret. Norske bestander ble ikke inkludert i analysene, primært fordi forfatterne fant det vanskelig å finne kontrollbestander som ikke var påvirket.

Vitenskapsrådets analyser av trender i regionalt innsig (Anon. 2011a og 2012) representerer en annen tilnærming til storskala trendanalyser, men viser et liknende mønster. Ved å estimere innsig av laks til ulike regioner, inkluderes også sjøfangstene i analysene og tidstrender i rapportering og beskatningstrykk blir i alle fall delvis hensyntatt. Til forskjell fra analysene av totalfangst i elvene som viser en økning for mesteparten av Norge (Vøllestad mfl. 2009) er den generelle trenden at innsiget av laks til Norge (alle størrelsesgrupper samlet) har blitt redusert, både etter 1983 og etter 1989 (Anon. 2011a og 2012). Forskjellen mellom trender basert på innsig og fangst i elvene kan primært forklares med reduksjon i sjøfisket, først ved at drivgarnfisket ble stoppet i 1989 og deretter ved betydelige innskrenkninger av kilenot- og krokarnfisket i de senere årene. De regionale trendene er imidlertid de samme, med stabilt eller tendenser til økt innsig til region Sør-Norge (Østfold til og med Rogaland), moderat reduksjon i innsig til regionene Midt-Norge (fra Stad i Møre og Romsdal til Vesterålen) og Nord-Norge (Vesterålen til Finnmark) og sterkest reduksjon i innsig til region Vest-Norge (Hordaland og

Sogn og Fjordane). Det er nyanser i hvilke trender som er signifikante for hvilke perioder (1983-2011 eller 1989-2011) og for hvilke størrelsesgrupper (smålaks, mellomlaks og storlaks), men det generelle mønstret er spesielt dårlig utvikling i innsig til region Vest-Norge (se Anon. 2012 for en gjennomgang av disse analysene).

Analysene av fangststatistikk og innsig identifiserer altså en spesielt negativ utvikling for laksebestandene på deler av Vestlandet fra midten av 1980-tallet og fram til i dag. De statistiske analysene i Otero mfl. (2011) knytter denne utvikling til forekomst av oppdrett, men påpeker at andre menneskeskapte og naturlige faktorer bidrar til å forklare variasjoner i fangst. Det er, som vi har vist ovenfor, å vente at andre faktorer bidrar og i perioder har større betydning for innsigets størrelse enn spesifikke menneskeskapte påvirkningsfaktorer. Den samlede dokumentasjon tilsier at påvirkningsfaktorer fra intensiv oppdrettsvirksomhet, deriblant lakselus, er viktige forklaringer på en dårlig bestandsutvikling på deler Vestlandet.

## 10 Hovedfunn

- De individuelle effektene på livsfunksjoner som følge av lakselus på laks, sjøørret og sjørøye av oppdrettsbakgrunn er godt dokumentert gjennom en rekke laboratorieforsøk. Noen av de samme effektene er også dokumentert hos villfisk under naturlige forhold.
- Lakselusinfeksjoner kan påvirke marin vekst og overlevelse hos både laks og sjøørret dersom infeksjonene er store nok. Dette er dokumentert gjennom utsettingsforsøk med grupper av fisk med og uten medikamentell beskyttelse mot lakselus.
- Publiserte metaanalyser av forsøk med medikamentell behandling mot lakselus viser fra moderate til vesentlige effekter på marin overlevelse. I den mest omfattende analysen var overlevelsen til behandlet laksesmolt nesten dobbelt så god som hos ubehandlet fisk. Slike analyser er særlig viktig for dokumentasjon av effekter av lakselus på vill laksefisk.
- En rekke feltundersøkelser og modellstudier gir samlet en solid dokumentasjon på en sammenheng mellom intensitet av fiskeoppdrett, lusenivåene på oppdrettsfisk og infeksjonsnivå på vill laksefisk. Den dominerende smitteveien er således fra oppdrettsfisk til villfisk, selv om smitte også skjer motsatt vei.
- Samlet sett viser langtidsovervåkingen av sjøørret og sjørøye at infeksjonene har vært og er fremdeles høye i oppdrettsintensive kystområder og fjorder langs store deler av norskekysten.
- Overvåkingen av laksesmolt viser at infeksjonene var svært høye i enkelte fjorder på Vestlandet på slutten av 1990-tallet og tidlig på 2000-tallet. Deretter var det betydelig lavere infeksjoner, før infeksjonene tilsynelatende igjen økte noe fram til 2008 i Hardangerfjorden og deretter i andre oppdrettintensive områder særlig i 2011 og 2012. I perioden 2009-2011 er det et mønster at infeksjonene kommer senere på våren og at effektene på laksesmolt i høyere grad har vært avhengig av utvandringstidspunkt fra elvene og vandringslengde gjennom fjordene.
- Kunnskap om bestandsregulering hos laks tilsier at det ikke finnes kompensasjonsmekanismer for ekstra dødelighet i sjøfasen. Dette betyr at økt dødelighet i sjøfasen på grunn av lakselus gir tilsvarende redusert mengde gytefisk tilbake til elvene. Bestandseffekter av lakselus kan beskrives som følger:
  - En ekstra dødelighet på f. eks. 25 % på utvandrende laksesmolt på grunn av lakselus medfører at det kommer 25 % færre gytefisk tilbake, enn det ville ha gjort uten lakselus.
- Økt dødelighet på grunn av lakselus gir reduserte gytebestander og lavere høstbart overskudd også for sjøørret og sjørøye. Sammen med prematur tilbakevandring til ferskvann, som gir redusert vekst, og fysiologiske effekter på reproduksjon, kan lakselus påvirke rekrutteringen og bestandene negativt. Fordi sjøørret og sjørøye oppholder seg i sjøen gjennom mye av sommeren drar disse artene i mindre grad nytte av tiltakene i oppdrettsanleggene, som har vært spesielt rettet mot å redusere smittepresset mot laksesmolt om våren. Disse artene er derfor særlig utsatt i områder med mye lus.
- Det er svært vanskelig å dokumentere effekten av lakselusinfeksjoner på laksebestander i et kort tidsperspektiv, fordi variasjon i overlevelsesvilkår i havet og eventuell variasjon i smoltproduksjon skaper stor variasjon mellom år i lakseinnsig og høstbart overskudd.
- Laboratorieforsøkene, feltobservasjoner og felteksperimentene med grupper av fisk har samlet dannet grunnlag for forslag om grenseverdier (fra både Havforskningsinstituttet

og Vitenskapsrådet) som knytter infeksjonsnivå (lus per gram fiskevekt) til dødelighet og effekter på bestandsnivå.

- Det nylig foreslåtte klassifiseringsystemet for grenseverdier som knytter lakselusinfeksjoner til fiskedødelighet (fra Havforskningsinstituttet og Veterinærinstituttet, med bidrag fra Norsk institutt for naturforskning) gir grunnlag for årlige estimater av bestandseffekter. Mulighetene til å estimere bestandseffekter av lakselusinfeksjoner begrenses av for lav tidsmessig og geografisk oppløsning i overvåkingen av villfisk, de metodiske utfordringene med innsamling av representative prøver av laksesmolt og av begrenset datatilgang fra oppdrettsanleggene (brakte lokaliteter, antall fisk og lusenivåer). Om eksisterende data fra oppdrett hadde blitt gjort tilgjengelige kunne det ha vært gjennomført betydelig bedre analyser av sammenhenger mellom oppdrettsaktivitet og effekter på ville laksefisk.
- I et lengre tidsperspektiv er det mulig å avdekke trender i utvikling av bestandsstørrelser hos laks. Gjennom analyser av fangststatistikk (to undersøkelser publisert i internasjonale vitenskapelige tidsskrift og en norsk rapport) og regionale innsigsestimater (rapporter fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning) er det dokumentert spesielt negativ utvikling i laksebestandene på deler av Vestlandet, der oppdrettsaktiviteten er størst. I en av analysene påvises en negativ (statistisk gyldig) effekt av lakseoppdrett i utvandringsrutene for smolten.

## 11 Konklusjoner

Samlet sett er det sannsynliggjort gjennom vitenskapelige undersøkelser at lakselus fra oppdrett har gitt bestandseffekter i form av redusert innsig av gytelaks fra havet og redusert høstbart overskudd i de mest oppdrettsintensive områdene i Norge. Dette er basert på omfattende undersøkelser av individuelle effekter av lakselus på livsfunksjon (fysiologiske og patologiske effekter) hos laksefisk, metaanalyser av feltforsøk som sammenligner marin vekst og overlevelse hos grupper av laksesmolt med og uten medikamentell beskyttelse mot lakselus, sannsynliggjøring av bestandseffekter fra overvåking av infeksjonsnivå hos villfisk kombinert med etablerte tålegrenser, samt dokumentasjon av bestandseffekter ved analyser av fangststatistikk og lakseinnsig. Selv om effekten av lakselus på laksebestander vil variere fra år til år med både forhold i vassdragene, infeksjonspress og overlevelsesforhold i havet, så vil et vedvarende høyt smittetrykk fra lakselus sammen med andre påvirkningsfaktorer kunne true laksebestanders eksistens, særlig når overlevelsesforholdene i havet er så dårlige som de generelt har vært i de siste 20-30 år.

Smittetrykket mot særlig sjørret, men også sjørøye, har vært og er fremdeles høyt i oppdrettsintensive kystområder og fjorder langs store deler av norskekysten, og disse artene drar på grunn av sitt levevis i mindre grad nytte av våravlusning i oppdrettsanleggene som er spesielt rettet mot å redusere smittetrykket mot laksesmolt om våren. Det er å forvente at disse belastningene gir betydelige bestandseffekter og reduserer både høstbart overskudd og rekruttering.

Mulighetene for gode estimater og analyser av bestandseffekter er begrenset av at overvåkingen av villfisk, til tross for et omfattende program, ikke har tilstrekkelig geografisk og tidsmessig oppløsning. Videre er det en betydelig utfordring at det er vanskelig å få tilgang på viktige data fra oppdrettsaktiviteten. Det er essensielt for analyser av bestandseffekter at nåtidige og historiske data for hvilke lokaliteter som er brukt til oppdrett, antall oppdrettsfisk i disse lokalitetene og infeksjonsnivåer på oppdrettsfisken (med den oppløsning som faktisk finnes), blir gjort tilgjengelig.

## 12 Referanser

- Anderson, R.M. & Gordon, D.M. 1982. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite influences host mortalities. *Parasitology* 85, 373-398.
- Anderson, R.M. & May, R.M. 1978. Regulation and stability of host-parasite populations interactions. Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology* 47, 219-247.
- Anderson, R.M. & May, R.M. 1979. Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature* 280, 361-367.
- Anderson, R.M. & May, R.M. 1981. The population dynamics of microparasites and their invertebrate hosts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Ser. B* 29, 451-524.
- Anon. 2010. Status for norske laksebestander i 2010. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 2, 213 s.
- Anon. 2011a. Status for norske laksebestander i 2011. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 3, 285 s.
- Anon. 2011b. Kvalitetsnormer for laks – anbefalinger til system for klassifisering av villaksbestander. Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr. 1, 105 s.
- Anon. 2012. Status for norske laksebestander i 2012. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr. 4, 103s.
- Barlaup, B.T. (red.). 2008. Nå eller aldri for Vossolaksen – anbefalte tiltak med bakgrunn i bestandsutvikling og trusselfaktorer. DN-utredning 2008-9. 174 sider.
- 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. 1994. Omfanget av lakselus på vill laksefisk i fylkene Nordland, Nord- og Sør-Trøndelag, Møre & Romsdal, Sogn & Fjordane og Hordaland i 1993. Rapport, Zoologisk institutt, Økologisk avdeling, Universitetet i Bergen.
- 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. 2001a. Salmon lice infection of wild sea trout and Arctic charr in marine and freshwaters: the effects of salmon farms. *Aquaculture Research*, 32, 947-962.
- Bjørn, P.A., Finstad, B. & Kristoffersen, R. 2001b. Registreringer av lakselus på laks, sjøørret og sjørøye i 2000. NINA Oppdragsmelding 698, Trondheim.
- Bjørn, P.A., Finstad, B. & Kristoffersen, R. 2002. Registreringer av lakselus på laks, sjøørret og sjørøye i 2001. NINA Oppdragsmelding 737, Trondheim.
- Bjørn, P.A., Finstad, B., Nilsen, R., Skaala, Ø. & Øverland, T. 2007a. Registreringer av lakselus på laks, sjøørret og sjørøye i 2006. NINA Rapport 250, Trondheim.
- Bjørn, P.A., Finstad, B., Kristoffersen, R. Rikardsen, A.H. & McKinley, R.S. 2007b. 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. 2011c. Area protection may reduce salmon louse infection risk to wild salmonids. *Aquaculture Environment Interactions* 1: 233-244.
- Bjørn, P.A., Finstad, B., Asplin, L., Skilbrei, O., Nilsen, R., Serra Llinares, R.M. & Boxaspen, K.K. 2011a. Metodeutvikling for overvåkning og telling av lakselus på viltlevende laksefisk. Rapport fra havforskningen nr. 8-2011, 1-52.
- Bjørn, P.A., Asplin, L., Nilsen, R., Boxaspen, K.K., Finstad, B., Uglem, I., Kålås, S. & Barlaup, B. 2010b. Lakselusinfeksjonen på vill laksefisk langs Norskekysten i 2010. Rapport Nr 13-2010, Havforskningsinstituttet, Bergen.
- Bjørn, P.A., Finstad, B., Nilsen, R., Asplin, L., Uglem, I., Skaala, Ø., Boxaspen, K.K. & Øverland, T. 2008. Nasjonal overvåkning av lakselusinfeksjon på ville bestander av laks, sjørret og sjørøye i forbindelse med nasjonale laksevassdrag og laksefjorder. NINA Rapport 377, Trondheim.
- Bjørn, P.A., Finstad, B., Nilsen, R., Asplin, L., Uglem, I., Skaala, Ø., Boxaspen, K.K. & Øverland, T. 2009. Nasjonal overvåkning av lakselusinfeksjon på ville bestander av laks, sjørret og sjørøye i forbindelse med nasjonale laksevassdrag og laksefjorder. NINA Rapport 447, Trondheim.
- Bjørn, P.A., Finstad, B., Nilsen, R., Uglem, I., Asplin, L., Skaala, Ø., Hvidsten, N.A. & Boxaspen, K.K. 2010a. Nasjonal lakselusovervåkning 2009 på ville bestander av laks, sjørret og sjørøye langs Norskekysten samt i forbindelse med evaluering av nasjonale laksevassdrag og laksefjorder. NINA Rapport 547, Trondheim.
- Bjørn, P.A., Asplin, L., Nilsen, R., Serra Llinares, R.M., Boxaspen, K.K., Finstad, B., Uglem, I., Kålås, S., Barlaup, B. & Wiik Vollset, K. 2011b. Sluttrapport til Mattilsynet over lakselusinfeksjonen på vill laksefisk langs Norskekysten i 2011. Rapport fra havforskningen nr. 19-2011, 1-33.
- Boxaspen, K. 2007. A review of the biology and genetics of sea lice. *ICES Journal of Marine Science* 63, 1304-1316.
- Boxaspen, K., Hay, D. & Finstad, B. 2007. Salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis*), i: Review of disease interactions and pathogen exchange between farmed and wild finfish and shellfish in Europe (red. R. Raynard, T. Wahli, I. Vatsos & S. Mortensen), ISBN 82-91743-74-6.
- 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* Krøyer, 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.
- 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, i: *Salmon at the edge* (red. D. Mills). Blackwell Science, Oxford, UK.
- Costello, M.J. 1993. Review of methods to control sea lice (Caligidae: Crustacea) infestations on salmon (*Salmo salar*) farms. I: *Pathogens of wild and farmed fish: Sea lice* (red. Boxshall, G.A. & Defaye, D. red). Ellis Horwood, Chichester, UK, s. 219-252.
- Costello, M.J. 2006. Ecology of sea lice parasitic on farmed and wild fish. *Trends in Parasitology* 22, 475-483.
- Croften, H.D. 1971. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology* 62, 179-193.
- Dauidsen, J.G., Plantalech Manel-la, N., Økland, F., Diserud, O.H., Thorstad, E.B., Finstad, B., McKinley, R.S. & Rikardsen, A.H. 2008. Changes in swimming depths of Atlantic salmon post-smolts relative to light density. *Journal of Fish Biology* 73, 1065-1074.
- Dauidsen, 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.

- Dobson, A. & Hudson, P.J. 1992. Regulation and stability of a free-living host-parasitic system: *Trichostrogylus tenuis* in red grouse. II. Population models. *Journal of Animal Ecology* 61, 487-498.
- Einum, S. & Nislow, K.H. 2005. Local-scale density-dependent survival of mobile organisms in continuous habitats: an experimental test using Atlantic salmon. *Oecologia* 143: 203-210.
- Einum, S. & Nislow, K.H. 2011. Variation in population size through time and space: Theory and recent empirical advances from Atlantic salmon. I: Atlantic salmon ecology (red. Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J.). Wiley-Blackwell, Oxford, UK, s. 277-298.
- Elliott, J.M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford series in ecology and evolution. Oxford University Press, New York.
- Ellis, A.E. 1981. Stress and the modulation of defence mechanisms in fish. I: Stress and fish (red A.D. Pickering). Academic Press, London.
- Finstad, B. 1993. Økologiske og fysiologiske konsekvenser av lus på laksefisk i fjordsystem. NINA Oppdragsmelding 213, Trondheim.
- Finstad, B. (red.). 2010. The Hardangerfjord salmon lice project-final report 31.05.2010. Final Report to the Norwegian Research Council.
- Finstad, B. & Bjørn, P.A. 2011. Present status and implications of salmon lice on wild salmonids in Norwegian coastal zones. I: Salmon lice: An integrated approach to understanding parasite abundance and distribution (red. S. Jones & R. Beamish). Wiley-Blackwell, Oxford, UK, s. 281-305.
- Finstad, B. & Jonsson, N. 2001. Factors influencing the yield of smolt releases in Norway. *Nordic Journal of Freshwater Research* 75, 37-55.
- Finstad, B., Hvidsten, N.A. & Johnsen, B.O. 1992. Registreringer av lakselus på laksesmolt fanget i Trondheimsfjorden. NINA Oppdragsmelding 171, Trondheim.
- Finstad, B., Johnsen, B.O. & Hvidsten, N.A. 1994b. Prevalence and mean intensity of salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer, infection on wild Atlantic salmon *Salmo salar* L., postsmolts. *Aquaculture and Fisheries Management* 25, 761-764.
- Finstad, B., Bjørn, P.A., Grimnes, A. & Hvidsten, N.A. 2000. Laboratory and field investigations of salmon lice [*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer)] infestation on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts. *Aquaculture Research* 31, 795-803.
- Finstad, B., Bjørn, P.A., Nilsen, S.T. & Hvidsten, N.A. 1994a. Registreringer av lakselus på laks, sjørøret og sjørøye. NINA Oppdragsmelding 287, Trondheim.
- Finstad, B., Boxaspen, K.K., Asplin, L. & Skaala, Ø. 2007b. Lakselusinteraksjoner mellom oppdrettsfisk og villfisk – Hardangerfjorden som et modellområde. I: Kyst og havbruk. Fisken og havet (red. E. Dahl, P.K. Hansen, T. Haug & Ø. Karlsen). Rapport særn. 2-2007, Havforskningsinstituttet, Bergen.
- 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. 2010. The effect of sea lice on Atlantic salmon and other salmonid species. I: Atlantic salmon ecology (red. Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen & J. Skurdal). Wiley-Blackwell, Oxford, UK, s. 253-276.
- Finstad, B., Kroglund, F., Strand, R., Stefansson, S.O., Bjørn, P.A., Rosseland, B.O., Nilsen, T.O. & Salbu, B. 2007a. 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*, doi:10.1016/j.aquaculture.2010.10.037.
- Finstad, B., Økland, F., Uglem, I., Boxaspen, K.K., Skaala, Ø., Skilbrei, O., Asplin, L., Bjørn, P.A., Butterworth, K., McKinley, R.S., Stigum Olsen, R., Malkenes, R., Ritchie, G., Heuch, P.A. & Kvenseth, P.G. 2007c. The Hardangerfjord salmon lice project - 2004-2007. Final Report to the Norwegian Research Council.

- Fischer, S.A. & Kelso, W.E. 1988. Potential parasite-induced mortality in age-0 bluegills in a floodplain pond of the lower Mississippi River. *Transactions of the American Fisheries Society* 117, 565-573.
- Fjeldstad, H.P., Uglem, I., Diserud, O.H., Fiske, P., Forseth, T., Kvingedal, E., Hvidsten, N.A., Økland, F. & Järnegren, J.A. 2012. Concept for improving smolt migration past hydro power intakes. *Journal of Fish Biology*, til trykking.
- Ford, J.S. & Myers, R.A. 2008. A global assessment of salmon aquaculture impacts on wild salmonids. *PLoS Biol* 6(2), e33. doi:10.1371/journal.pbio.0060033.
- 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, i *Salmon at the Edge* (red. D. Mills). Blackwell Science, Oxford, UK.
- 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.
- Glass, G. V. 1976. Primary, Secondary and Meta-analysis of Research, *Educational Research*, 5, 3-8
- Glass, G. V. 1977. Integrating findings: The meta-analysis of research, *Review of Research in Education*, 5, 351-379.
- Glover, K.A. 2010. Review: Forensic identification of fish farm escapees: the Norwegian experience. *Aquaculture Environment Interactions* 1, 1-10.
- Glover, K.A., Hamre, L.A., Skaala, O. & 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 sea run and freshwater resident population of brown trout. *Journal of Fish Biology* 59, 1512-1519.
- Glover, K.A., Skaala, Ø., Nilsen, F., Olsen, R., Taggart, J.B. & Teale, A.J. 2003. Differing susceptibility of anadromous brown trout *Salmo trutta* L. populations to salmon lice infections. *ICES Journal of Marine Science* 60, 1139-1148.
- Grayson, T.H., Jenkins, P.G., Wrathmell, A.B. & Harris, J.E. 1991. Serum responses to the salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1838), in naturally infected salmonids and immunised rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), and rabbits. *Fish & Shellfish Immunology* 1, 141-155.
- Grimnes, A. & Jakobsen, P. 1996. The physiological effects of salmon lice infection on post-smolt of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Fish Biology* 48, 1179-1194.
- Grimnes, A., Finstad, B. & Bjørn, P.A. 1996. Økologiske og fysiologiske konsekvenser av lus på laksefisk i fjordsystem. NINA Oppdragsmelding 381, Trondheim.
- Grimnes, A., Finstad, B. & Bjørn, P.A. 1999. Registreringer av lakselus på laks, sjørret og sjørøye i 1998. NINA Oppdragsmelding 579, Trondheim.
- Grimnes, A., Finstad, B. & Bjørn, P.A. 2000. Registreringer av lakselus på laks, sjørret og sjørøye i 1999. NINA Oppdragsmelding 634, Trondheim.
- 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, 73-177.
- Hansen, L.P., Holm, M., Holst, J.V. & Jakobsen, J.A. 2003. The ecology of post-smolts of Atlantic salmon. I: *Salmon at the edge* (red. D. Mills). Blackwell Science, Oxford, UK.
- Hazon, N., Todd, C., Whelan, B., Gargan, P., Finstad, B., Bjørn, P.A., Wendelaar Bonga, S.E. & Kristoffersen, R. 2006. Sustainable management of interactions between aquaculture and wild salmonid fish. Final report for the SUMBAWS EU project, 1-293, University of St. Andrews, St. Andrews.

- Hedger, R.D., Martin, F., Hatin, D., Caron, F., Whoriskey, F. & Dodson, J. 2008. Active migration of wild Atlantic salmon *Salmo salar* through a coastal embayment. *Marine Ecology Progress Series* 355, 235-246.
- Heggberget, T.G., Johnsen, B.O., Hindar, K., Jonsson, B., Hansen, L.P., Hvidsten, N.A. & Jensen, A.J. 1993. Interactions between wild and cultured Atlantic salmon: a review of the Norwegian experience. *Fisheries Research* 18, 123-146.
- 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. & 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., 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.
- Hindar, K., Hutchings, J.A., Diserud, O. & Fiske, P. 2011. Stock, recruitment and exploitation. I: Atlantic salmon ecology (red. Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J.). Wiley-Blackwell, Oxford, UK, s. 299-332.
- Hindar, K., Diserud, O., Fiske, P., Forseth, T., Jensen, A.J., Ugedal, O., Jonsson, N., Storeid, S.-E., Arnekleiv, J.V., Saltveit, S.J., Sægvog, H. & Sættem, L.M. 2007. Gytebestandsmål for laksebestander i Norge. NINA Rapport 226, 1-78.
- Holst, J.C. & McDonald, A. 2000. FISH-LIFT: a device for sampling live fish with trawls. *Fisheries Research* 48, 87-91.
- Holst, J.C. & Jakobsen, P. 1999. Ny forskning påstår: Lakselusa knekker vestlandslaksen. *Norsk Fiskeoppdrett* 16: 38-39.
- Holst, J.C., Finstad, B., Bjørn, P.A., Heuch, P.A., Stien, A. & Asplin, L. 2005. Sea lice as a population regulation factor in Norwegian salmon: Status, effects of measures taken and future management". Report to the Norwegian Research Council. Project 149791/S40, 1-46, Havforskningsinstituttet, Bergen.
- Holst, J.C., Jakobsen, P., Nilsen, F., Holm, M., Asplin, L. & Aure, J. 2003. Mortality of seaward-migrating post-smolts of Atlantic salmon due to salmon lice infection in Norwegian salmon stocks, i: *Salmon at the edge* (ed D. Mills). Blackwell Science, Oxford, UK.
- 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.
- Ibrahim, A., MacKinnon, B.M. & Burt, M.D.B. 2000. The influence of sub-lethal levels of zinc on smoltifying Atlantic salmon *Salmo salar* and on their subsequent susceptibility to infection with *Lepeophtheirus salmonis*. *Contributions to Zoology* 69(1/2), 119-128.
- Iwama, G.K., Afonso, L.O.B. & Vijayan, M.M. 2006. Stress in fishes. I: The Physiology of Fishes (red. D.E. Ewans & J-B. Claiborne). Boca Raton, FL: CRC Press.
- 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. 2011. 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.
- Jaenike, J., Benway, H. & Stevens, G. 1995. Parasite-induced mortality in *Mycophagus drosophila*. *Ecology* 76, 383-391.
- Jakobsen, P.J., Birkeland, K., Grimnes, A., Nylund, A. & Urdal, K. 1992. "Undersøkelser av lakselus-infeksjoner på sjøaure og laksesmolt i 1992". Rapport fra Zoologisk museum, September. Økologisk avdeling, Universitetet i Bergen, Bergen.
- Jansen, P.A., Kristoffersen, A.B., Viljugrein, H., Jimenez, D., Aldrin, M. & Stien, A. 2012. Sea lice density-dependent constraint to salmonid farming. *Proceedings of the Royal Society B*. doi: 10.1098/rspb.2012.0084

- Jensen, A.J., Bjølstad, O.K., Bremset, G., Eide, O., Finstad, B., Hvidsten, N.A., Jensås, J.G., Johnsen, B.O. & Lund, E. 2010. Fiskebiologiske undersøkelser i Auravassdraget. Årsrapport 2009. NINA Rapport 574, 1-65.
- Jensen, J.L.A. & Rikardsen, A.H. 2012. Archival tags reveal that Arctic charr *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta* can be found in estuarine and marine waters during winter. *Journal of Fish Biology*, til trykking.
- Johannessen, A. 1975. Lakselus, *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer (Copepoda Caligidae). Frittlevende larvestadier, vekst og infeksjon på laks (*Salmo salar*) fra oppdrettsanlegg og kommersielle fangster i vestnorske farvann 1973-1974". Cand.real. Thesis, Fishery biology, Norges fiskerihøgskole, Universitetet i Bergen, Bergen.
- Johnsen, B.O. & Jensen, A.J. 1992. Infection of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., by *Gyrodactylus salaris*; Malmberg 1957, in the river Lakselva, Misvær in northern Norway. *Journal of Fish Biology* 40, 433-444.
- Johnson S.C. & Albright, L.J. 1992a. Effects of cortisol implants on the susceptibility and the histopathology of the responses of naive coho salmon *Oncorhynchus kisutch* to experimental infection with *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae). *Diseases of Aquatic Organisms* 14, 195-205.
- Johnson, S.C. & Albright, L.J. 1992b. 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.
- Johnson, S.C., Treasurer, J.W., Bravo, S., Nagasawa, K. & Kabata Z. 2004. A review of the impact of parasitic copepods on marine aquaculture. *Zoological Studies* 43, 229-243.
- Jones, M.E.B. & Taggart, C.T. 1998. Distribution of gill parasite (*Lernaeocera branchialis*) infection in Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*) and parasite-induced host mortality: inferences from tagging data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55, 364-375.
- Jones, M.W., Sommerville, C. & Bron, J. 1990. The histopathology associated with the juvenile stages of *Lepeophtheirus salmonis* on the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Diseases* 13, 303-310.
- Jonsson, B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society* 114, 182-194.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2009. Migratory timing, marine survival and growth of anadromous brown trout *Salmo trutta* in the River Imsa, Norway. *Journal of Fish Biology* 74, 621-638.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* 67: 751-762.
- Kabata, Z. 1974. Mouth and mode of feeding of Caligidae (Copepoda), parasites of fishes, as determined by light and scanning electron microscopy. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 31, 1583-1588.
- Knutsen, J.A., Knutsen, H., Gjørseter, J. & Jonsson, B. 2001. Feeding of anadromous brown trout at sea. *Journal of Fish Biology* 59, 533-543.
- Kålås, S., Johnsen, G.H., Sægrov, H. & Urdal, K. 2012. Lakselus på Vestlandet frå 1992 til 2010. Bestandseffekt på laks. Rådgivende Biologer AS, Rapport 1516, 55 s.
- L'Abée-Lund, J.H., Haugen, T. & Vøllestad, A. 2006. Disentangling local from macroenvironmental effects: quantifying the effect of human encroachments based on historical river catches of anadromous salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 2318-2329.
- Lacroix, G.L. 2008. Influence of origin on migration and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Bay of Fundy, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65, 2063-2079.
- Langseth, P.E. 2004. Forekomst og effekter av lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) hos en sjørøypopulasjon (*Salvelinus alpinus*). Hovedfagsoppgave Institutt for akvatisk biologi, Norges fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø, 57 s.
- Lester, R.J.G. 1984. A review of methods for estimating mortality due to parasites in wild fish populations. *Helgolander Meeresuntersuchen* 37, 53-64.
- Liermann, M. & Hilborn, R. 2001. Depensation: evidence models and implications. *Fish & Fisheries* 2, 33-58.

- Loot, G., Lek, S., Dejean, D. & Guégan, J.F. 2001. Parasite-induced mortality in three host populations of the roach *Rutilus rutilus* (L.) by the tapeworm *Ligula intestinalis* (L.). *Annales de Limnologie* 37, 151-159.
- Lyse, A.A., Stefansson, S.O. & Fernö, A. 1998. Behaviour and diet of sea trout post-smolt in a Norwegian fjord system. *Journal of Fish Biology* 52, 923-936.
- MacKinnon, B.M. 1993. Host response of Atlantic salmon (*Salmo salar*) to infection by sea lice (*Caligus elongatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 50, 789-792.
- MacKinnon, B.M. 1998. Host factors important in sea lice infections. *ICES Journal of Marine Science* 55, 188-192.
- Marcogliese, D.J. 2004. Parasites: Small players with crucial roles in the ecological theater. *EcoHealth* 1, 151-164.
- May, R.M. & Anderson, R.M. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. II. Destabilizing processes. *Journal of Animal Ecology* 47, 249-267.
- 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.
- Moore, A., Lacroix, G.L. & Sturlaugsson, J. 2000. Tracking Atlantic salmon post-smolts in the sea. I: The ocean life of Atlantic salmon - environmental and biological factors influencing survival (red. D. Mills). Fishing News Books, Oxford, UK.
- Morin, P.J. 1998. Realism, precision and generality in experimental ecology. I: Experimental ecology. Issues and perspectives (red. Resetarits, W.J. & Bernardo, J.). Oxford University Press, Oxford, s. 50-70.
- Nolan, D.T., Reilly, P. & Wendelaar Bonga, S.E. 1999. Infection with low numbers of the sea louse *Lepeophtheirus salmonis* induces stress-related effects in postsmolt Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56, 947-959.
- Nolan, D.T., Ruane, N.M., van der Heijden, Y., Quabius, E.S., Costelloe, J. & Wendelaar Bonga, S.E. 2000. Juvenile *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) affect the skin and gills of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) and the host response to a handling procedure. *Aquaculture Research* 31, 823-835.
- Otero, J., Jensen, A.J., L'Abée-Lund, J.H., Stenseth, N.C., Storvik, G.O. & Vøllestad, L.A. 2011. Quantifying the ocean, freshwater and human effects on year-to-year variability of one-sea-winter Atlantic salmon angled in multiple Norwegian rivers. *PLoS ONE* 6(8): e24005. doi:10.1371/journal.pone.0024005.
- Pacala, S.W. & Dobson, A.P. 1988. The relation between the number of parasites/hosts and host age: population dynamics causes and maximum likelihood estimating. *Parasitology* 96, 197-210.
- Pankhurst, N.W. & Van Der Kraak, G. 1997. Effects of stress on reproduction and growth of fish. I: Fish stress and hHealth in aquaculture (red. G.K. Iwama, A.D. Pickering, J.P. Sumpter, J.P. & C.B. Schreck). Soc. Exp. Biol. Seminar Series 62. University Press, Cambridge.
- Pickering, A.D. & Pottinger, T.G. 1989. Stress responses and disease resistance in salmonid fish: effects of chronic elevation of plasma cortisol. *Fish Physiology and Biochemistry* 7, 253-258.
- Pike, A.W. & Wadsworth, S.L. 1999. Sea lice on salmonids: their biology and control. *Advances in Parasitology* 44, 234-337.
- Plantalech Manel-la, 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.
- Plantalech Manel-la, N., Chittenden, C.M., Økland, F., Thorstad, E.B., Davidsen, J.G., Sivertsgård, R., McKinley, R.S. & Finstad, B. 2011. Does river of origin influence the early marine migratory performance of *Salmo salar*? *Journal of Fish Biology* 78, 624-634.
- Revie, C., Dill, L., Finstad, B. & Todd, C.D. 2009. Sea Lice Working Group Report. NINA Special Report 39, 1-117.

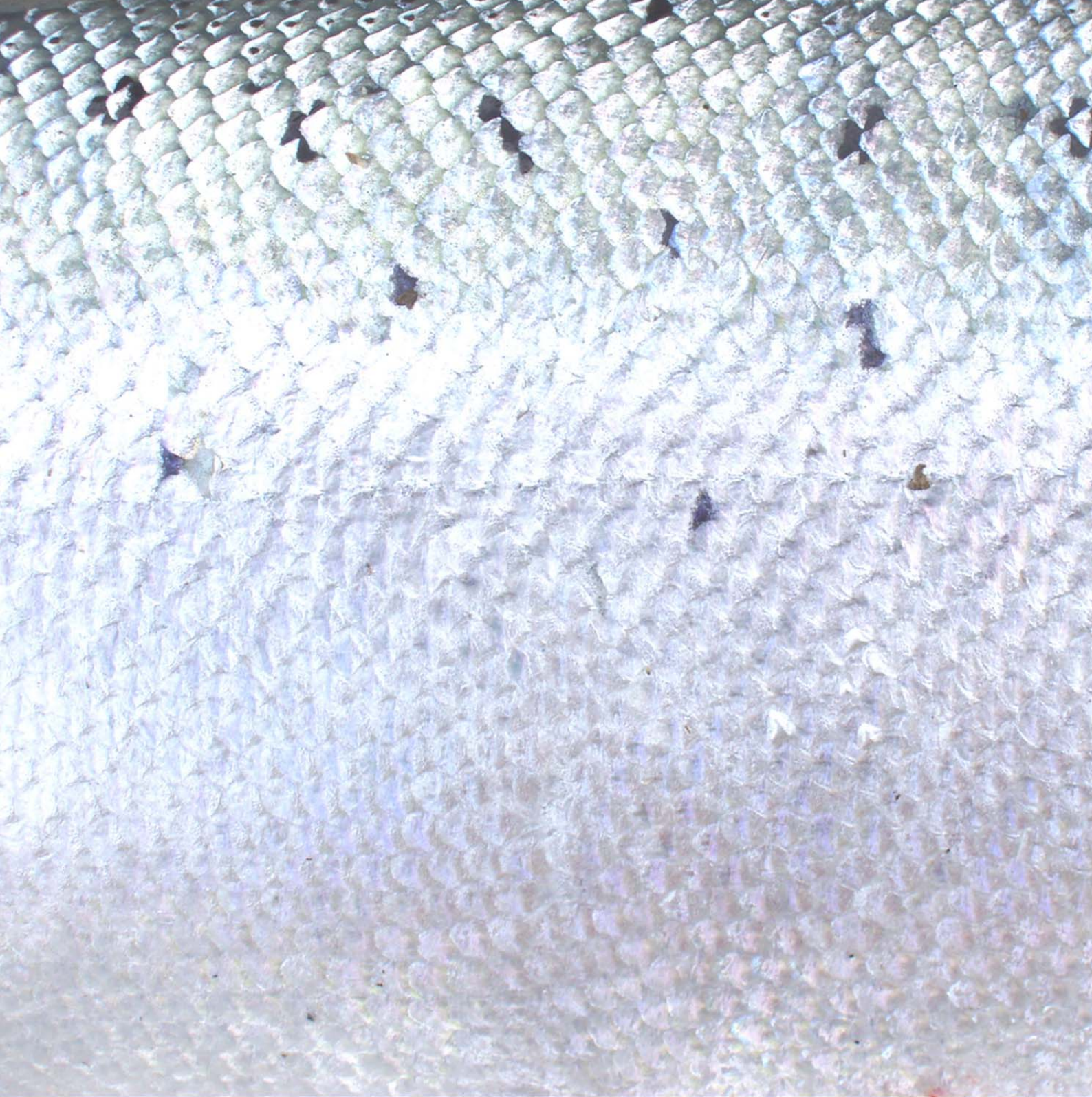
- Rikardsen, A.H. 2004. Seasonal occurrence of sea lice *Lepeophtheirus salmonis* on sea trout in two north Norwegian fjords. *Journal of Fish Biology* 65, 711-722.
- Rikardsen, A.H. & Amundsen, P-A. 2005. Pelagic marine feeding behaviour of Arctic charr *Salvelinus alpinus* and sea trout *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology* 66, 1163–1166.
- Rikardsen, A.H., Amundsen, P-A., Bjørn, P.A. & Johansen, M. 2000. Comparison of growth, diet and food consumption of sea run and lake dwelling Arctic charr. *Journal of Fish Biology* 57, 1172–1188.
- Rikardsen, A.H., Haugland, M., Bjørn, P.A., Finstad, B., Knudsen, R., Dempson, J.B., Holst, J.C., Hvidsten, N.A. & Holm, M. 2004. Geographical differences in marine feeding of Atlantic salmon post-smolts in Norwegian fjords. *Journal of Fish Biology* 64, 1655-1679.
- Rousset, F., Thomas, F., de Meeûs, T. & Renaud, F. 1996. Inference of parasite-induced host mortality from distributions of parasite loads. *Ecology* 77, 2203-2211.
- 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.
- Seppälä, O., Karvonen, A. & Valtonen, E.T. 2004. Parasite-induced change in host behaviour and susceptibility to predation in an eye fluke-fish interaction. *Animal Behaviour* 68, 257-263.
- Sharp, L., Pike, A. & McVicar, A.H. 1994. Parameters of infection and morphometric analysis of sea lice from sea trout (*Salmo trutta*) in Scottish waters. I: Parasitic Diseases of Fish. (red. A.W. Pike & J.W. Lewis). Treasaith: Samara Publishing Limited.
- Sivertsen, A., Walsø, Ø. & Venås, W. 1993. Fagseminar om lakselus og tiltaksstrategier. DN-notat 1993-3, Trondheim.
- 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., Glover, K.A., Samuelsen, O.B. & Lunestad, B.T. 2008. A laboratory study to evaluate the use of enamactin benzoate in the control of sea lice in sea-ranched Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 285, 2-7.
- Skilbrei, O.T., Finstad, B., Sægrov, H., Urdal, K., Bakke, G., Kroglund, F. & Strand, R. 2012. Impact of early infestation with the sea louse (*Lepeophtheirus salmonis*) and variability in survival and marine growth of sea ranched Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts 1997-2009. Abstract to the 9<sup>th</sup> International Sea Lice Conference, Bergen, Norway 21.-23. May 2012 [www.imr.no/sealice2012](http://www.imr.no/sealice2012), s. 27.
- Skoglund, H., Barlaup, B.T., Lehmann, G.B., Wiers, T., Gabrielsen, S.E. & Sandven, O.R. 2008. Gytefisktellinger i 18 vassdrag i Hardangerfjordssystemet 2004-2007 – bestandsstatus for villfisk og innslag av rømt oppdrettslaks. LFI-rapport nr. 51, 38 s.
- Suhr, A.H. 2011. Vandringsmønster til sjørøye og sjørøret i et nordnorsk fjordsystem. Mastergradsoppgave i Arktisk naturbruk og landbruk, vassdrag. Universitet i Tromsø, Tromsø.
- Svenning, M.A., Wennevik, V., Prusov, S., Niemelä, E. & Vähä, J.P. 2011. Sjølaksefiske i Finnmark: Ressurs og Potensial Del II. Genetisk opphav hos laks (*Salmo salar*) fanga av sjølaksefiskere langs kysten av Finnmark sommeren og høsten 2008. *Fisken og Havet* nr.7/2011.
- Taranger, G.L., Boxaspen, K.K., Madhun, A.S. & Svåsand, T. 2010. Risikovurdering – miljøvirkninger av norsk fiskeoppdrett. Rapport, Havforskningsinstituttet, Bergen.
- Taranger, G.L., Boxaspen, K.K., Madhun, A.S. & Svåsand, T. (red.) 2011. Oppdatering - Risikovurdering – miljøvirkninger av norsk fiskeoppdrett. Rapport, Havforskningsinstituttet, Bergen.
- 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 viltlevende laksefiskbestander. Rapport fra Havforskningsinstituttet Nr. 13-2012, Veterinærinstituttets rapportserie Nr. 7-2012, 40 s.
- Thorpe, J.E. & Morgan, R.I.G. 1978. Periodicity in Atlantic salmon *Salmo salar* L. smolt migration. *Journal of Fish Biology* 12, 541-548.

- 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*, til trykking.
- 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., 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.
- Threlfall, W. 1968. A mass die-off of the three spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) caused by parasites. *Canadian Journal of Zoology* 46, 105-106.
- 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.
- Tompkins, D.M. & Begon, M. 1999. Parasites can regulate wildlife populations. *Parasitology Today* 15, 311-313.
- Tompkins, D.M., Greenman, J.V., Robertson, P.A. & Hudson, P.J. 2000. The role of shared parasites in the exclusion of wildlife hosts: *Heterakis gallinarum* in the ringnecked pheasant and the grey partridge. *Journal of Animal Ecology* 69, 829-840.
- Tully, O. & Nolan, D.T. 2002. A review of the population biology and host-parasite interactions of the sea louse *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae). *Parasitology* 124, 165-182.
- Tully, O., Poole, W.R., Whelan, K.F. & Mergigoux, S. 1993. Parameters and possible causes of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) infesting sea trout (*Salmo trutta* L.) off the west coast of Ireland. I: Pathogens of Wild and Farmed Fish: Sea Lice (red. G.A. Boxhall & D. Defaye). Ellis Horwood, Chichester, UK.
- 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.
- Vøllestad, L.A., Hirst, D., L'Abée-Lund, J.H., Armstrong, J.D., MacLean, J.C., Youngson, A.F. & Stenseth, N.C. 2009. Divergent trends in anadromous salmonid populations in Norwegian and Scottish rivers. *Proceedings of the Royal Society B* 276, 1021-1027.
- Wagner, G.N., Fast, M.D. & Johnson, S.C. 2008. Physiology and immunology of *Lepeophtheirus salmonis* infections of salmonids. *Trends in Parasitology* 24, 176-183.
- Wagner, G.N., McKinley, R.S., Bjørn, P.A. & Finstad, B. 2003. Physiological impact of sea lice on swimming performance of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 62, 1000-1009.
- Wagner, G.N., McKinley, R.S., Bjørn, P.A. & Finstad, B. 2004. Short-term freshwater exposure benefits sea lice-infected Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 64, 1593-1604.
- Wedemeyer, G.A. 1996. *Physiology of fish in intensive culture systems*. Chapman & Hall, New York.
- Wells, A., Grierson, C.E., MacKenzie, M., Russon, I.J., Reinardy, H., Middlemiss, C., Bjørn, P., Finstad, B., Wendelaar Bonga, S.E., Todd C.D. & Hazon, N. 2006. The physiological effects of simultaneous, abrupt seawater entry and sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infestation of wild, sea-run brown trout (*Salmo trutta*) smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63, 2809-2821.
- Wells, A., Grierson, C.E., Marshall, L., MacKenzie, M., Russon, I.J., Reinardy, H., Sivertsgård, R., Bjørn, P.A., Finstad, B., Wendelaar Bonga, S.E., Todd, C.D. & Hazon, N. 2007. Physiological consequences of "premature freshwater return" for wild sea-run brown trout (*Salmo trutta*) postsmolts infested with sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64, 1360-1369.
- Wendelaar Bonga, S.E. 1997. The stress response in fish. *Physiological Review* 77, 591-625.
- Werner, E.E. 1998. Ecological experiments and a research program in community ecology. I: Experimental ecology. Issues and perspectives (red. Reserits, W.J. & Bernardo, J.). Oxford University Press, Oxford, s. 3-26.



- 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.
- Aas, Ø., Policansky, D., Einum, S. & Skurdal, J. 2011a. Salmon ecological research and conservation. I: Atlantic salmon ecology (red. Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen & J. Skuldal). Wiley-Blackwell, Oxford, UK, s. 445-456.
- Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. (red.) 2011b. Atlantic salmon ecology. Wiley-Blackwell.





**KONTAKTINFO:**

**Vitenskapelig råd for lakseforvaltning**

Torbjørn Forseth, NINA, [torbjorn.forseth@nina.no](mailto:torbjorn.forseth@nina.no) (leder)

Eva B. Thorstad, NINA, [eva.thorstad@nina.no](mailto:eva.thorstad@nina.no) (sekretariat)

ISSN: 1891-5302

ISBN: 978-82-93038-10-8

