

LAKSELUS, LEPEOPHTHEIRUS SALMONIS KRØYER
(COPEPODA, CALIGIDAE).

FRITTLIVENDE LARVESTADIER, VEKST OG INFEKSJON
PÅ LAKS (SALMO SALAR L.) FRA OPPDRETTSANLEGG
OG KOMMERSIELLE FANGSTER I VESTNORSKE FARVANN
1973-1974.

Hovedoppgave i fiskeribiologi

av

Arne Johannessen

Våren 1975

Norges Fiskerihøgskole - Universitetet i Bergen

INNHOOLD

	Side
I. <u>INNLEDNING</u>	3
II. <u>MATERIALE OG METODER</u>	
1. Beskrivelse av anlegg Veløy	8
2. Terminologi og definisjoner	11
3. Materiale fra oppdrettsanlegg	13
4. Materiale fra laksefiske	17
5. Akvarier med laks og lakselus	17
6. Klekkekar	18
7. Klekking og utvikling	20
8. Larvestadienes reaksjoner på lys	21
9. Infiseringsforsøk	21
10. Oksygen	21
11. Bearbeidelse av innsamlet materiale	22
11.1. Målinger	22
11.2. Lysmikroskopering	25
11.3. Scanning elektronmikroskopering	26
12. Statistikk	26
12.1. Ikke-parametriske tester	27
12.2. Parametriske tester	27
12.3. Spearman's rangkorrelasjonsanalyse	27
12.4. Negativ binomialfordeling	28
III. <u>FRITTLIVENDE LARVESTADIER</u>	
RESULTATER	
1. Morfologi	30
1.1. Beskrivelse av 1. nauplius	30
1.2. Beskrivelse av 2. nauplius	33
1.3. Copepodit	36
2. Eggbærende periode	36
3. Klekking	38
4. Atferd	39
5. Varighet av de frittlevende larvestadiene	41
DISKUSJON	44

	Side
IV. <u>LENGDEVEKST OG FEKUNDITET</u>	
1. Innledning	50
RESULTATER	
2. Totallengde	50
3. Lengde av cephalothorax og genitalkompleks	52
4. Variasjoner i lengde av cephalothorax	54
5. Fekunditet	57
DISKUSJON	59
V. <u>INFEKSJON PÅ LAKS</u>	
1. Innledning	61
RESULTATER	
2. Infeksjonsgrad og -intensitet	61
3. Prosentvis fordeling av stadier og kjønn	68
4. Infeksjonsfrekvens	74
5. Plassering på verten	76
6. Parasittens virkning på verten	79
DISKUSJON	81
VI. <u>SAMMENDRAG</u>	92
VII. <u>TAKK</u>	95
VIII. <u>LITTERATUR</u>	97
IX. <u>APPENDIX</u>	106

I. INNLEDNING

I forbindelse med den veldige ekspansjon som har funnet sted innenfor akvakultur og spesielt innenfor marint oppdrett av laksefisk, fam. Salmonidae, er det av økende betydning å kjenne til de ulike faktorer som påvirker fiskene og deres miljø. Under oppdrettsbetingelser holdes fisk innenfor et kunstig avgrenset system, der mulighetene er gunstige for infeksjon og spredning av skadelige organismer.

Bakgrunnen for undersøkelsene i denne oppgaven er de mange alvorlige angrep av lakselus, Lepeophtheirus salmonis Krøyer, 1838, på laks, Salmo salar L. og regnbueaure, S. gairdneri L. i oppdrettsanlegg, særlig i de seinere år.

Inntil ganske nylig har ektoparasittiske copepoder bare vært gjenstand for undersøkelser fra den rent zoologiske side (MANN 1965). Etter som en har fått øynene opp for at parasittene også har økonomisk såvel som fiskeribiologisk betydning har også større oppmerksomhet blitt viet dem ut fra dette aspekt. Den første rapport om massedød av laks forårsaket av lakselus ble rapportert av WHITE (1940 a). Siden er det publisert flere rapporter om skader forårsaket av caligide copepoder på vertsfisk, både under naturlige og oppdrettsbetingelser (IZAWA 1969, HEWITT 1971, KABATA 1972, PAPERNA & LAHAV 1974).

To ektoparasittiske copepoder ble registrert på laks, Salmo salar L. fra oppdrettsmiljø og kommersielle fangster. Disse var Lepeophtheirus salmonis Krøyer, 1838 og Caligus elongatus Nordmann, 1832.

C. elongatus forekom i bare beskjeden grad på laks. Den er lite vertsspesifikk og er tidligere registrert på minst 64 ulike fiskearter (PARKER 1969). Den blir ikke undersøkt nærmere i denne oppgaven.

L. salmonis var den dominerende art i antall i samtlige prøver. Den ble valgt ut som studieobjekt for denne undersøkelsen, som hadde som mål å få en bedre forståelse av parasittens generelle biologi og de mekanismer som forårsaker infeksjon av L. salmonis på laks.

Lakselus, Lepeophtheirus salmonis Krøyer, 1838 er et marint, ektoparasittisk krepsdyr tilhørende orden Copepoda - underorden Caligoida - familie Caligidae. Caligidae utgjøres av to slekter: Caligus og Lepeophtheirus. De to slektene skilles morfologisk ved henholdsvis nærvær og fravær av "lunuli" (sugeskåler på frontalplatene).

KRØYER (1838) var den første til å beskrive arten som Caligus salmonis. Den er blitt beskrevet igjen flere ganger siden under andre synonymer, som referert til hos KABATA (1973).

L. salmonis har sirkumpolar utbredelse på den nordlige halvkule (SCOTT & SCOTT 1913, van OORDE-de LINT & SCHUURMANS-STEKHOVEN 1936, MARGOLIS 1958, KABATA 1973).

L. salmonis opptrer vanlig på atlanterhavslaks, Salmo salar L. Den er også registrert i Stillehavet, blant annet på flere arter tilhørende slekten Oncorhynchus og andre anadrome salmonider av slektene Salmo og Salvelinus (BASSET SMITH 1896, WILSON 1905, SCOTT & SCOTT 1913, FRASER 1920, HANSEN 1923, SCOTT 1929, LEIGH-SHARPE 1926 og 1933, GURNEY 1934,

HEEGAARD 1947, MARGOLIS 1958, YAMAGUTI 1963, KABATA 1973). Tilfeldige registreringer av L. salmonis er også gjort på andre fiskearter, men det antas at disse gir små sjanser for utvikling og overleving av parasitten (KABATA 1973).

L. salmonis dør i ferskvann (bl. a. SCOTT & SCOTT 1913). Ved temperaturer lavere enn 10°C antas den imidlertid å kunne leve i ferskvann i mer enn en uke (HUTTON 1923). ASHBY (1951) observerte lakselus på laks etter 25 døgn i ferskvann. Toleranse hos L. salmonis overfor vann av ulik saltholdighet ble undersøkt av BERGER (1970).

Anatomi, fysiologi og embryologi hos fam. Caligidae ble undersøkt av blant andre SCOTT (1901), WILSON (1905), SCOTT & SCOTT (1913), SCHUURMANS-STEKHOVEN (1934), GOUILLART (1937), HEEGAARD (1947), GNANAMUTHU (1948), KRISHNASWAMY (1960), KABATA & HEWITT (1971). For detaljert morfologisk beskrivelse av arter tilhørende fam. Caligidae henvises til PARKER et al. (1968). Næringsopptak og munnделenes funksjonelle morfologi hos L. salmonis ble undersøkt av KABATA (1974).

Den ontogenetiske utviklingen hos ulike arter tilhørende fam. Caligidae er undersøkt av bl. a. GURNEY (1934), HEEGAARD (1947), LEWIS (1963), HWA (1965), IZAWA (1969), KABATA (1972), VOTH (1972), BOXSHALL (1974 c). KABATA (op. cit.) antok at alle arter tilhørende fam. Caligidae har en felles utviklingssyklus, som består av fem faser med 10 stadier, som fordeler seg slik:

- | | | |
|--------------|---|--------------|
| 1. Nauplius | - | to stadier |
| 2. Copepodit | - | ett stadium |
| 3. Chalimus | - | fire stadier |
| 4. Preadult | - | to stadier |
| 5. Adult | - | ett stadium |

Nauplius- og første del av copepodit-fasen utgjør de frittlevende larvestadiene. Copepodit er det infektive stadiet, hvor larven fester seg til en vert ved hjelp av 2. antenne og utvikler et "frontalfilament" (trådaktig sekret fra en frontalkjertel). Ved hjelp av frontalfilamentet forblir larven fastheftet til verten gjennom de fire chalimus-stadiene, men enkelte tidlige preadulte kan også finnes med frontalfilamentet i behold. Vanligvis løsriver imidlertid parasitten seg fra frontalfilamentet i det første preadulte stadiet. De blir etter dette mer mobile og er istand til å gjenoppta en frittlevende tilværelse av kortere varighet. Preadulte og adulte individer er istand til å skifte vert, men i forskjellig grad fra art til art (KABATA 1970).

WHITE (1940 b og 1942 a) undersøkte livssyklus hos L. salmonis, men observerte ingen nauplius-stadier. "Metanauplius" (copepodit) ble imidlertid beskrevet av WHITE (1942 a).

WHITE (1940 b) observerte et ubestemt antall chalimus- og postchalimus-stadier av L. salmonis, men uten å gi noen detaljert beskrivelse av dem.

Undersøkelsene i denne oppgave hadde følgende primære mål:

1. Gi en morfologisk beskrivelse av de to nauplius-stadiene av L. salmonis.
2. Studere generell biologi hos de tre frittlevende larvestadiene av L. salmonis i relasjon til miljøparametre.
3. Undersøke vekst hos L. salmonis på bakgrunn av størrelse av de ulike stadiene og sammenlikne størrelse og fekunditet hos individer med oppvekst under forskjellige miljøforhold.
4. Undersøke infeksjonsgrad og -intensitet av L. salmonis på laks
 - a) i oppdrettsanlegg (anlegg Veløy) i perioden august 1973 - april 1974. Innledende undersøkelser ble foretatt samme sted våren 1973,
 - b) fra kommersielle drivgarns- og kilenotfangster, tatt utenfor Sotra, Hordaland, sommeren 1973.

5. Beskrive fordelingsmønsteret av L. salmonis i en vertspopulasjon ved å tilpasse negativ binomialfordeling til frekvensfordelingen av antall L. salmonis pr. laks i en populasjon av vill laks.
6. Studere parasittens plassering og virkning på verten.

II. MATERIALE OG METODER

1. Beskrivelse av anlegg Veløy.

MOWI A/S, Bergen, har fire anlegg for oppdrett av laks, Salmo salar, L. Klekking av lakserogn og smoltproduksjon foregår ved to anlegg: Tveitevåg, Askøy og Øyerhamn, Varaldsøy i Hardanger. Ved Møvik, Sotra er to sjøanlegg som produserer laks fra smolt. Disse er anlegg Veløy (Veløykjølpo) og anlegg Flogøy (Flogøykjølpo) (Fig. 2.1 og 2.2). I opptil to år utover smoltstadiet oppholder laksen seg i de to anleggene, som til enhver tid har hver sin respektive årsklasse av laks under produksjon.

Undersøkelsene har vært foretatt ved anlegg Veløy som er et strømsund, avsperrret i nord og syd med betongsperringer og aluminiumsgrinder (fig. 2.2). Arealet er 3,5 hektar og tidevannsforskjellen er 1,5 m. Største dyp i anlegget er 12 m med et gjennomsnittsdyp på ca. 7 m.

Direkte tilførsel av ferskvann skjer via en liten bekk i øst, men vannmengdene herfra er minimale og har liten innflytelse på saltholdigheten i anlegget. Saltholdigheten i overflatevannet varierte mellom ca. 25 ‰ i de sterkeste regnværperiodene og ca. 31 ‰ i den tørreste perioden om sommeren. Gjennomsnittsalholdighet var ca. 28-29 ‰ for hele undersøkelsesperioden (august 1973 - april 1974).

På grunn av vanskelige, naturlige vannutskiftningsforhold var det i anlegg Veløy installert to pumper ved søndre sperring. Disse pumper vann ut av anlegget med en kapasitet på tilsammen ca. 5 m³/sek. I tillegg var det installert en pumpe som pumper bunnvann til overflaten ved søndre sperring.

Strømsettere var også plassert i anlegget for å skape attraktive og gode miljøbetingelser for laksen. I den kraftige strømmen

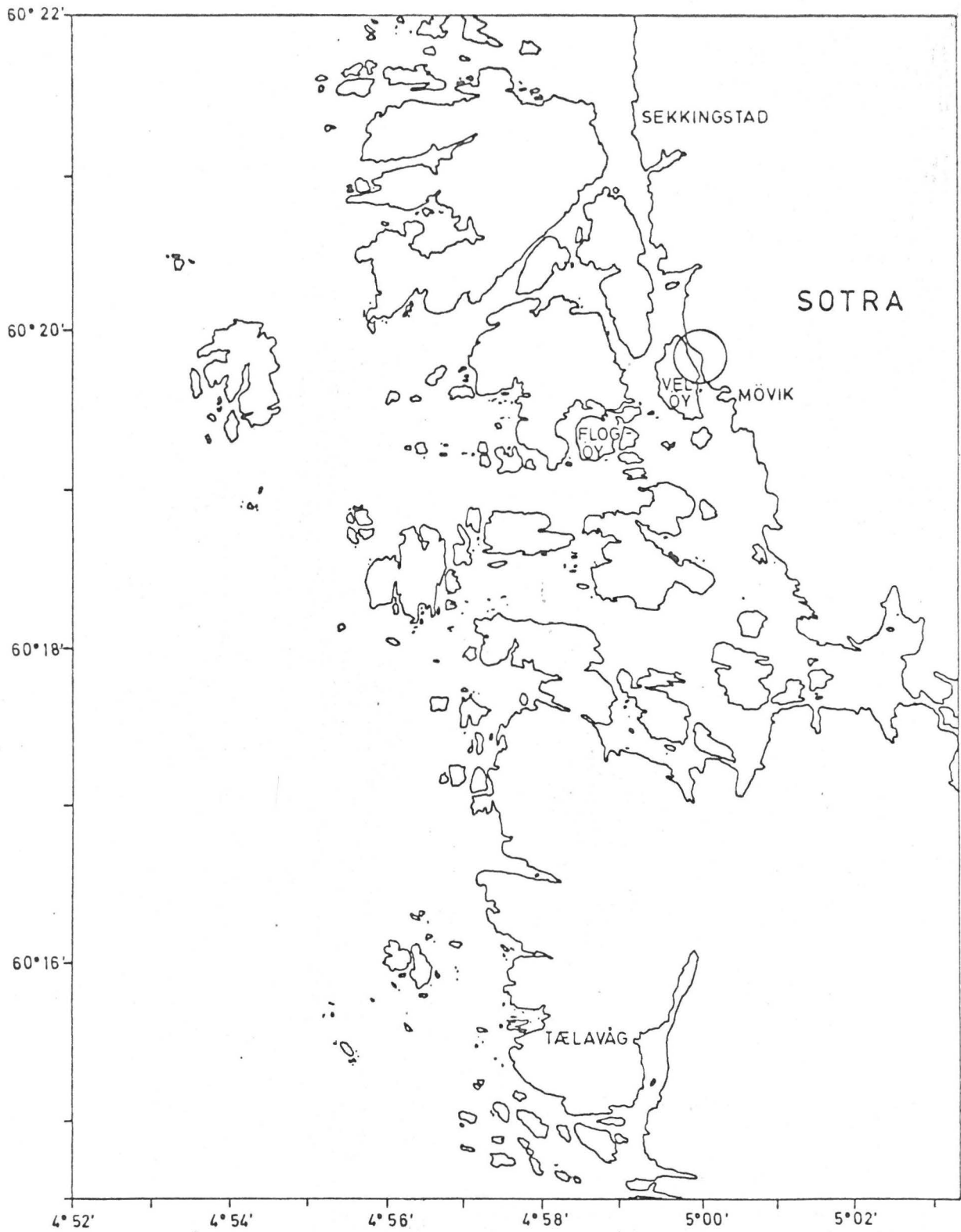


Fig. 2.1. viser kart over innsamlingsområdet. Ring angir plassering av anlegg Veløy.

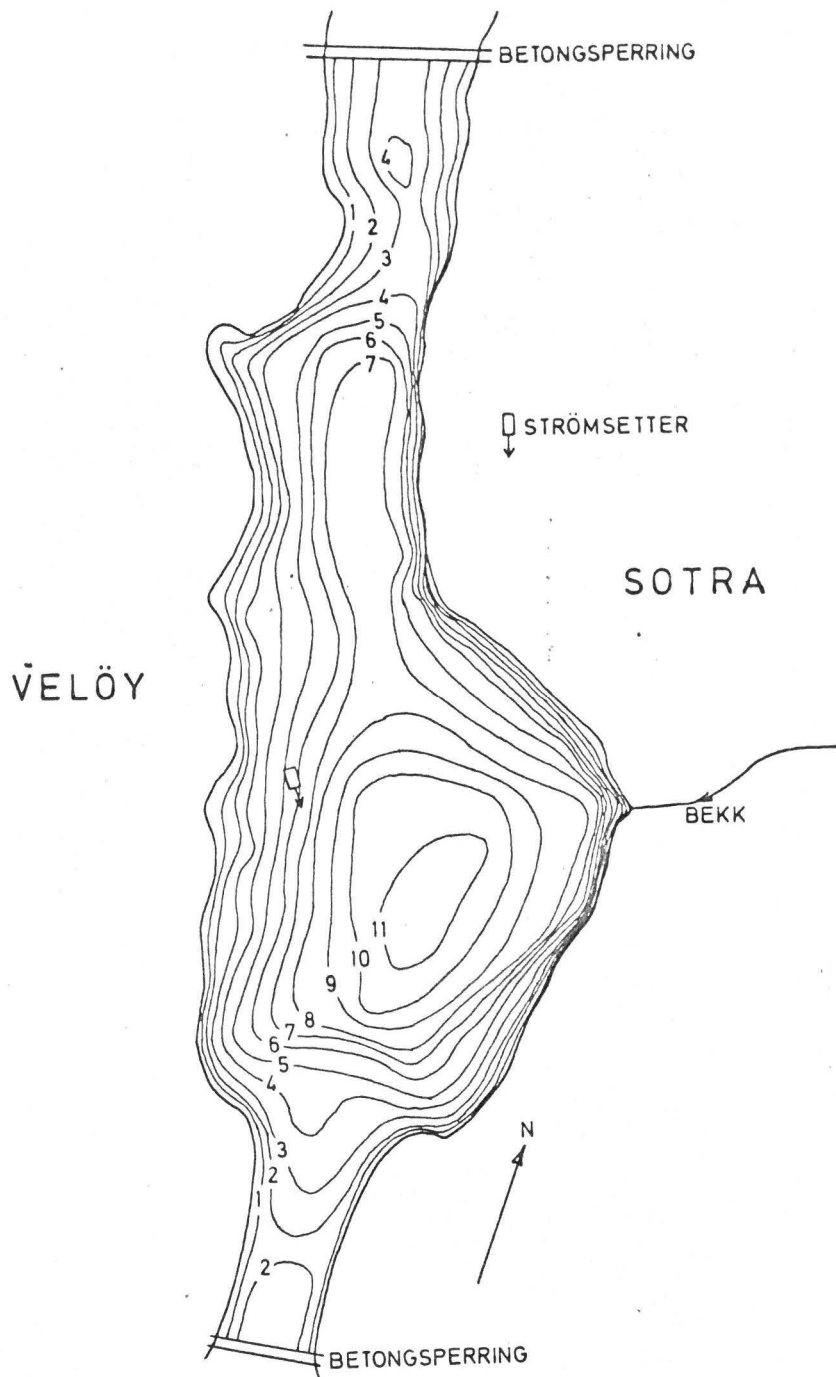


Fig. 2.2. viser skisse av anlegg Veløy med dyp angitt.

bak strømsetterne kjemper laksene om å "stå på" strømmen så lenge den er igang. Strømsetterne har også bedret de generelle strømforhold i hele anlegget selv om det har vist seg vanskelig helt å unngå bakevjer (KVALHEIM pers. medd.).

Fóring foregår om dagen med oppmalt fisk, fiskeavfall og nødvendige tilsetningsstoffer. Fóret føres i rør til utforingsplassene der det blir tilgjengelig for fisken.

2. Terminologi og definisjoner

Med lakselus menes kun Lepeophtheirus salmonis.

Ved referanser til morfologiske karakterer hos L. salmonis er i hovedtrekk brukt samme terminologi som PARKER et al. (1968) for postchalimus-stadienes vedkommende, mens det for 1. og 2. nauplius-stadiums vedkommende i store trekk er brukt samme terminologi som hos KABATA (1972).

1. og 2. nauplius-stadium blir i det følgende kalt N I og N II. Med copepoditter menes i denne oppgave copepoditter uten frontalfilament. "Cop." vil i det følgende være forkortelse for copepodit.

Chalimus-stadiene hos L. salmonis vil i denne oppgaven av praktiske grunner bli behandlet som to "stadier", chalimus A (ch A) og chalimus B (ch B). Som primær diskriminant mellom ch A og ch B er brukt totallengde. Frekvensfordelingen av totallengde, som vist i fig. 2.6, indikerer en bimodal fordeling. Som grenseverdi mellom de to stadiene er valgt 1,7 mm målt i sjøvann. Det antas at sesongvariasjoner i totallengde ikke har noen nevneverdig innflytelse på den valgte grenseverdi. Målingene ble utført på levende individer. Defekte chalimus-individer ble ikke målt.

P I og P II vil i det følgende være forkortelse for de to preadulte stadiene.

Det siste stadiet vil bli kalt adult og forkortet som "ad.". Med "postchalimus-stadiene" forstås preadulte og adulte.

Med "exopodit" menes yttergreinen av en to-greinet ekstremitet.
Med "endopodit" menes innergreinen av en to-greinet ekstremitet.
"Ramus" betegner hver av de to greinene.

Med "protopodit" menes basalsegmentet av en ekstremitet.

"Seta" betegner en tynn, fleksibel utvekst som kan være fjærformet, sagtakket eller mangle ornamentering og som vanligvis er plassert terminalt på ekstremitetene.

"Pigg" betegner en stiv utvekst som kan være spiss eller avrundet i enden.

"Cephalothorax" betegner sammensmeltingen mellom cephalon (hode) og tre thorakal(bryst)-segmenter. Cephalothorax er dekket av et sammenhengende ryggskjold (carapax).

"Lengde av cephalothorax" er målt som "lengde av carapax".

"4. segment" er det eneste "frie" segment (ingen sammensmeltinger).

"Genitalkomplekset" betegner sammensmeltingen mellom 5. og 6. thorakalsegment.

Totalantall L. salmonis pr. laks er brukt som kvantitativt mål for infeksjonsintensitet av L. salmonis på laks.

Infeksjonsgrad betegner hvor stor del av de undersøkte laksene som er infisert av L. salmonis.

Som mål for fiskens generelle kondisjon er brukt Fultons kondisjonsfaktor uttrykt ved
$$K = \frac{w \cdot 100}{l^3} \text{ gr/cm}^3$$

der w er laksens vekt gitt i gram og l er dens totallengde gitt i cm (TESCH 1971).

Med "kjønnsmodne" MOWI-laks menes i denne oppgave første-gangsgytere.

"Ecdysis" vil i det følgende bli brukt istedenfor skallskifte.

"Exuvia" vil i det følgende betegne en avkastet kutikula.

3. Materiale fra oppdrettsanlegg

Innsamling av ektoparasittiske copepoder fra laks ble foretatt ved MOWI's anlegg Veløy.

70% av laksebestanden ble klekket våren 1971 og satt ut i sjø som ett års gamle smolt sommeren 1972, mens de resterende 30% var to års smolt klekket våren 1970.

De første innledende undersøkelser ble foretatt omkring årsskiftet 1972/73 og fortsatte utover våren, men kom i regulære former først fra august 1973. Etter den tid ble innsamling av prøver foretatt gjennomsnittlig en gang pr. måned fram til april 1974 da undersøkelsene ble avsluttet som følge av at laksebestanden var sterkt redusert i antall. Innsamlingene ble koordinert med MOWI's egne opptak av laks for slakting og salg.

Laksene ble innfanget i not ca. en uke før opptak og holdt sammen i mær fram til opptaksdagen. Fra mæren ble de tatt opp med glip i samlekar med sjøvann, hvoretter de ble håvet opp på et samlebord og bløgget. Etter denne behandlingen ble et tilfeldig utvalg av laks plukket ut, gjennomsnittlig 10 laks i hver prøve og undersøkt for ektoparasittiske copepoder. Alle laksene ble kort etter nediset, pakket og gjort klar for videreforsendelse.

Grunnen til at bare ca. 10 laks inngikk i hver månedlige prøvetaking var at undersøkelsene måtte foretas i "felten" så kort tid som mulig etter fangst, og fordi undersøkelsene av den individuelle fisk var svært tidkrevende.

Fra november 1973 ble lengde og vekt hos de undersøkte laksene målt. Målemetode for lengde har vært total lengde

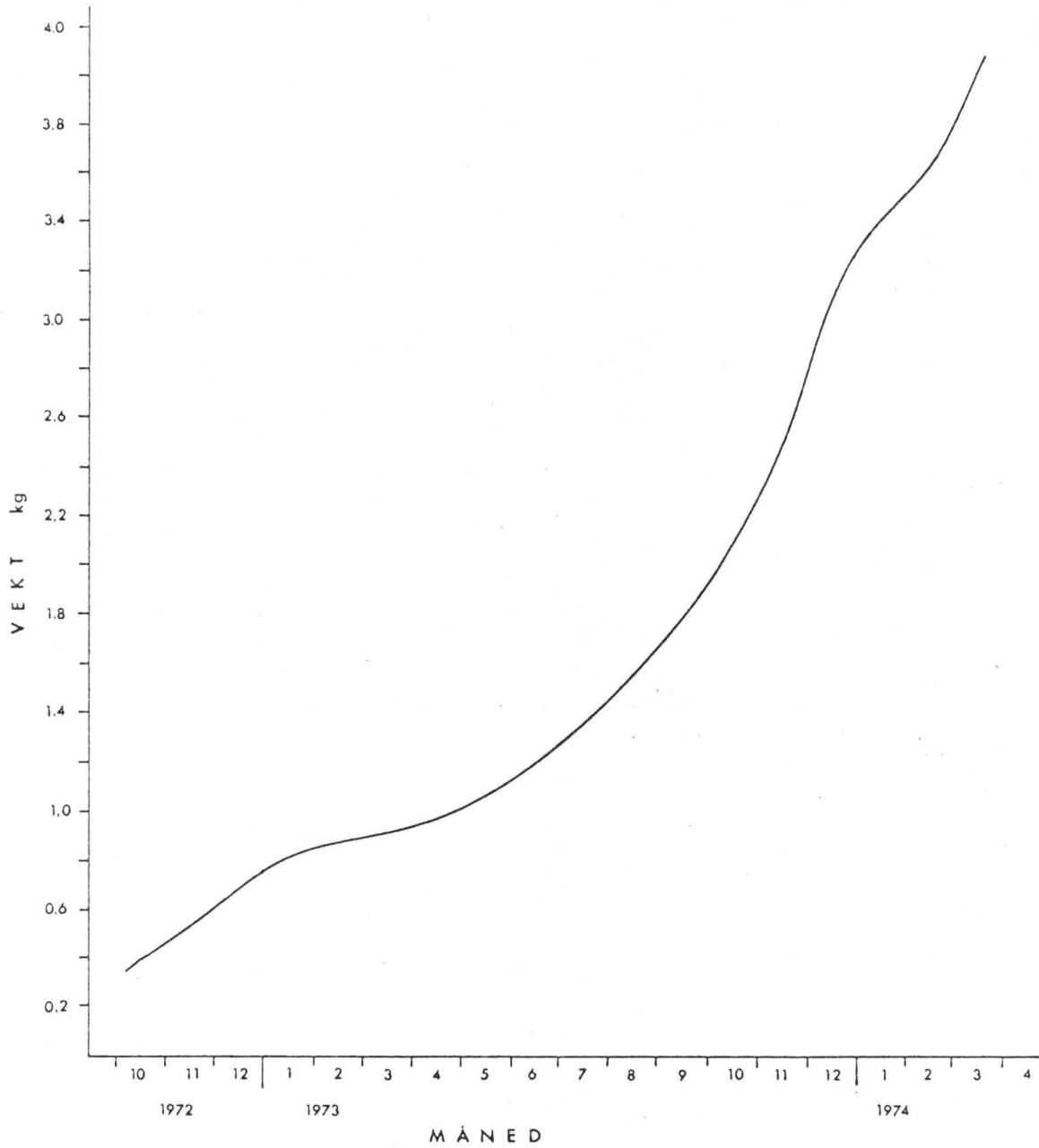


Fig. 2.3. viser gjennomsnittsvekt (kg) av laks i anlegg Velöy i perioden 1972 - 1974.

(TESCH 1971), målt fra snutespiss til spissen av nedre halefinne beveget i stilling som gir største lengde. Lengdemålene ble foretatt med et cm.-inndelt målebrett avrundet ned til nærmeste cm under virkelig lengde.

Vekten ble målt til nærmeste 50 gram med en bismervekt 0-10 kg etter at fisken var bløgget. Gjennomsnittsvekt av laksene i anlegget i undersøkelsesperioden er vist i fig. 2.3. Denne vekstkurven er hentet fra MOWI's egne målinger, basert på gjennomsnittlig 100 laks pr. måned. Feltobservasjoner ble notert på PVC-plate (BERLAND 1973).

Det ble lagt stor vekt på å få med samtlige individer av de aktuelle parasittene. Med håndlupe (10 X) ble hele fiskens ytre kroppsoverflate med finner, gjellehule med gjellebuer og munnhule undersøkt. Adulte og preadulte individer ble fjernet fra fisken hovedsakelig med pinsett. Fastheftete copepodit- og chalimus-individer ble fjernet med skalpell sammen med deler av vertens epidermis eller skjell. Samtlige parasitter fra sine respektive verter ble oppbevart atskilt i merketete 250 ml plast prøveglass med rent sjøvann og transportert levende i kjølebagg ($< 10^{\circ}\text{C}$) til Fiskeridirektoratets Havforskningsinstitutt hvor laboratorieplass var stilt til disposisjon. Her ble det innsamlete materialet straks identifisert til art, stadium og kjønn før det ble fiksert eller brukt til laboratorieforsøk.

Temperaturen i anlegg Veløy ble målt regelmessig en gang pr. dag av røkterne. Temperaturmålingene ble foretatt i overflatevann og er vist grafisk i fig. 2.4. Termometeret hadde en avlesningsnøyaktighet på $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$.

Den 26. august 1973 ble det foretatt et planktontrekk i anlegg Veløy med et Juday-nett for om mulig å påvise pelagiske larvestadier av L. salmonis. Åpningen i nettet hadde en diameter på 36 cm som ga et åpningsareal på $0,1 \text{ m}^2$. Maskevidden var $180 \mu\text{m}$. En lukkemekanisme medførte at filtrering foregikk i ønsket vanddyb som var henholdsvis 0 og 2 meter dyp.

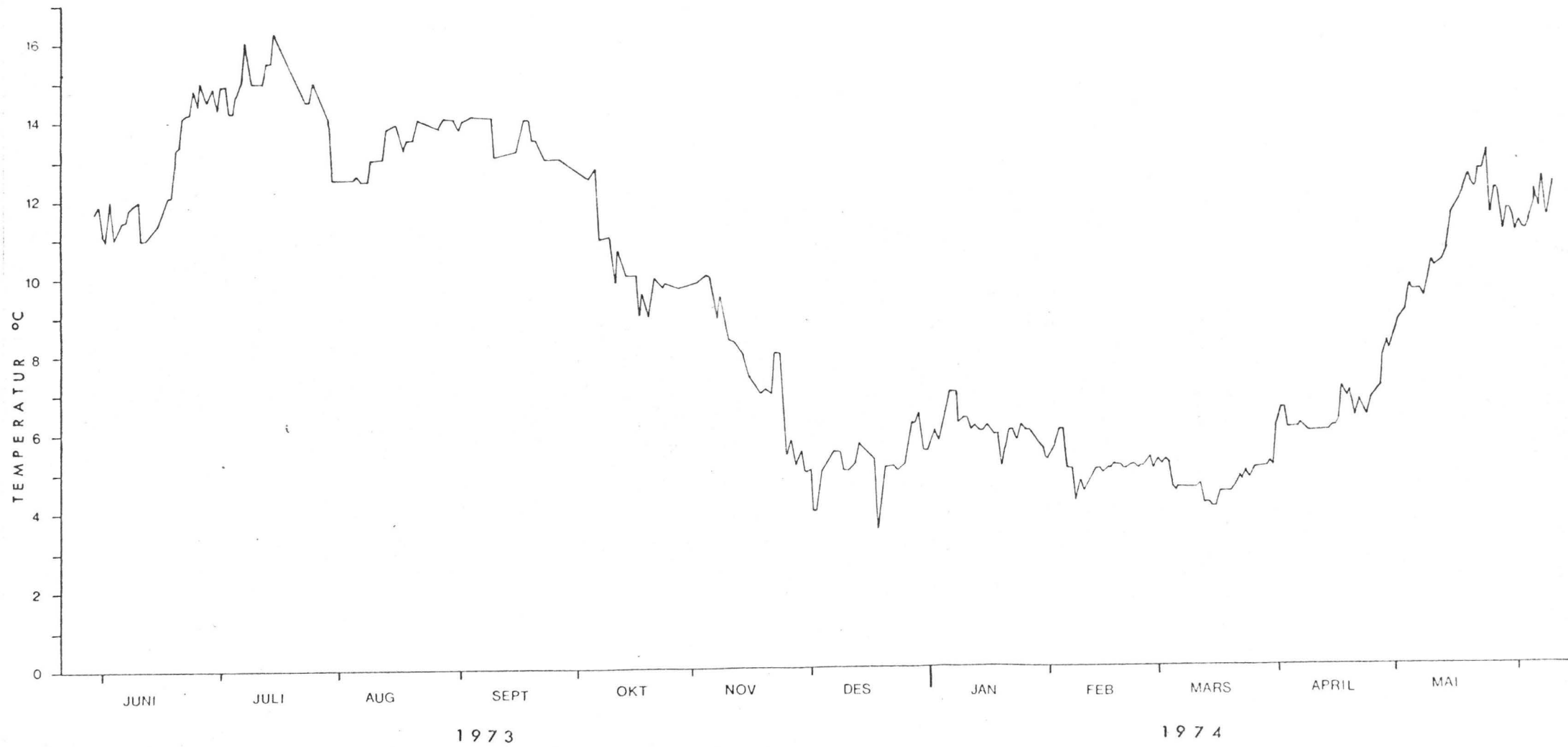


Fig. 2.4. Sjöens överflatetemperatur i anlegg Velöy i undersökelsesperioden.

4. Materiale fra laksefiske

Ved to anledninger, 4.-5. juni og 2.-3. juli ble "ville" laks undersøkt for ektoparasitter ombord umiddelbart etter fangst. Disse prøvene var tatt av kommersielle fiskebåter med drivgarn i området like utfor grunnlinjen ved Telavåg, Sotra (fig.2.1).

Gjennomsnittlig en gang pr. uke i perioden 4. juni - 20. juli ble laksefangstene fra flere båter undersøkt kort etter at de ble levert til et lakseoppkjøperfirma på Sekkingstad, Sotra. Fangstene var vanligvis så små at samtlige laks ble undersøkt. Fangstredskapene var drivgarn og kilenot.

For hver laks ble målt totallengde og vekt. Målemetodene var de samme som nevnt i kap 2.3. Totallengde ble målt til nærmeste cm under virkelig lengde. Vekten ble målt til nærmeste 100 g. Innsamlingsmetodikk av parasitter var også den samme som nevnt i kap. 2.3. Både L. salmonis og C. elongatus forekom, med L. salmonis som den dominerende art i samtlige prøver. I laboratoriet ble individene identifisert til art, stadium og kjønn.

5. Akvarier med laks og lakselus

For å ha kontinuerlig tilgang på materiale til laboratorieforsøk sommeren 1973 ble det anskaffet tre lakser á 1-1,5 kg som vertsfisker. Disse ble holdt levende i sjøvann i et kvadratisk PVC-kar, med sidekant 100 cm og dybde 40 cm. Vanninntaket var i overflaten langsmed ene sideveggen og uttak i den sentrale del av bunnen. Dette medførte en konstant rundstrøm i karet. Vannhøyden ble regulert etter hevert-prinsippet.

Etter at de nødvendige målinger og andre relevante data fra det innsamlete materialet var foretatt, ble et kjent antall L. salmonis, hovedsakelig adulte individer, tilført lakseakvariet

for reinfeksjon på laks. På denne måten ble det god tilgang på modne egg til klekkeforsøk og det var også mulig å gjøre direkte observasjoner av L. salmonis på verten. Alle direkte observasjoner ble foretatt fra vannoverflaten.

Før bruk til laboratorieforsøk ble L. salmonis akklimatisert i ca. to uker ved ca. 9°C i første del av perioden (juni-august) og ved ca. 11,5°C i siste del (august-september).

Laksene ble føret ved å henge maten, hovedsakelig brisling (Sprattus sprattus, L.) og sild (Clupea harengus, L.) i hyssing nær vannoverflaten. Bare i unntakstilfelle ble føret tatt fra bunnen. Også krill (Euphausiacea) ble gitt som før. Krillen ble oftest snappet idet den sank mot bunn.

6. Klekkekar

Som klekkekar ble benyttet 100 ml krystallasjonsskåler, fylt med 35 ml bomullsfiltrert sjøvann, dvs. ca. 1,5 cm vannhøyde. For å holde temperaturen konstant ble skålene plassert i vannbad med rennende vann. Temperaturen ble kontrollert minst to ganger i døgnet, morgen, kveld og mer eller mindre tilfeldig i løpet av dagen. Termometeret hadde en avlesningsnøyaktighet på $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$. Temperaturvariasjonene gjennom døgnet var ca. $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$. Dager med spesielt store naturlige temperaturfluktuasjoner medførte også noe større fluktuasjoner på vannet i laboratoriet enn ellers, opptil 2°C. Saltholdigheten av sjøvannet holdt seg tilnærmet konstant på mellom 34,5 - 34,8‰ gjennom hele forsøksperioden. Den ble kontrollert ved tilfeldige vannprøver og målt ved Havforskningsinstituttet med et induksjonssalinometer,

På grunn av tekniske vanskeligheter ble vannsirkulasjonen i krystallasjonsskålene helt utelatt. Vannet ble fornyet gjennomsnittlig 1-2 ganger pr. dag. Dette var svært viktig for en god hygiene og trivsel i kulturene, og for å unngå infeksjon med protozoer og bakterier.

En fordel med krystallasjonsskåler fremfor kar med gjennomstrømmende vann var at innholdet var lettere å observere under binokular stereomikroskop.

Kar med friskt gjennomstrømmende vann ble imidlertid også benyttet til klekke- og oppdrettsforsøk av lakselus. Karene ble laget etter egen skisse ved Bergen Plastindustri A/S. De ble laget av transparent plexiglass med 100 μm - planktonduk i endene og et avtagbart lokk som vist på fig. 2.5.

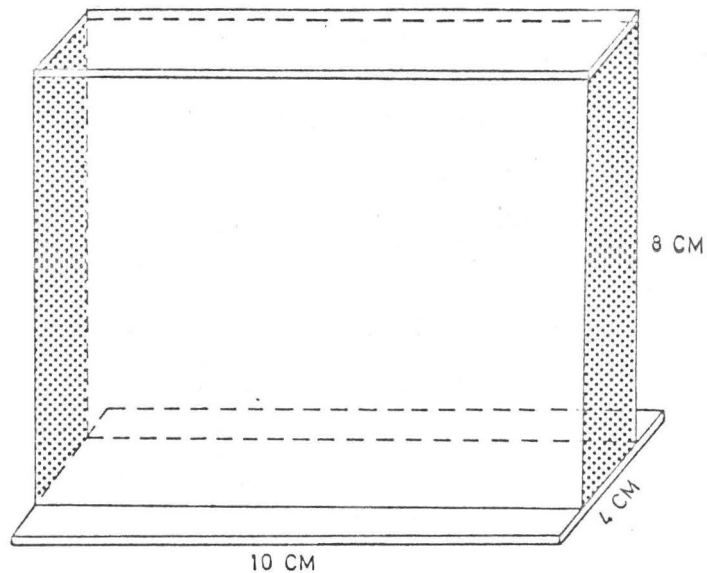


Fig. 2.5. viser skisse av plexi-kar. Forklaring i teksten.

Karene var plassert i plastbakker med perforerte sider, som igjen var plassert oppi plastrenner med svakt rennende vann, der en kunne observere dyrene direkte ovenfra og fra siden.

Belysningen var omtrent lik i samtlige forsøk, ca. 250 lux.

7. Klekking og utvikling

HEEGAARD (1947) beskrev den teknikk han anvendte for å holde larvestadiene av caligide copepoder i kultur og diskuterte mulige feilkilder og hvorfor så mange tidligere forskere ikke har lyktes i å gjennomføre utviklingen utover naupliestadiene.

Kjønnsmodne L. salmonis-hunner med modne eggstrenger ble fjernet fra laksene med pinsett og plassert i separate krystallsasjonsskåler, en hunn i hver skål. "Avlusing" medførte ikke ekstra stress for fisken. I begynnelsen av forsøksperioden ble laksene bedøvet i benzocaine-løsning (mettet løsning av benzocaine oppløst i etanol, 0,5 ml pr. liter sjøvann). Etter kort tid ble de imidlertid fortrolige med avlusingen og L. salmonis kunne fjernes mens laksene oppholdt seg i akvariet, uten at vert eller parasitt viste synlige tegn til stress eller ubehag.

Eggstrenger med modne egg ble kjennetegnet ved sin mørke pigmentering i motsetning til umodne egg som var helt opake hvite eller lysegule (WILSON 1905). Eggstrengene var som regel temmelig skjøre og ble lett brutt av fra mordyret. I de tilfelle der eggstrengene brakk av, ble de plassert separate i hver sin skål.

Etter at mer enn 50% av eggene hadde klekket, ble mordyret fjernet eller eventuelt brukt til reinfeksjon på laks. Fra de første eggene klekket ble tiden notert og observasjoner foretatt av atferd og temperatur. Utviklingen ble nøye fulgt ved regelmessige observasjoner under binokular stereomikroskop, type LEITZ, 25x forstørrelse. Ved de første skallskiftene ble tiden notert. Exuviae og døde individer ble utpipettert og talt opp

en til to ganger i døgnet. Dette ble funnet å være den enkleste og mest praktiske måten for å ha kontroll med antall levende individer og varighet av de ulike stadiene. Observasjonene ga således grunnlag for beregning av varighet av de frittlevende larvestadiene.

8. Larvestadienes reaksjoner på lys

For å teste de frittlevende larvestadienes reaksjoner på lys ble noen av klekkekarene med sirkulerende vann tildekket med mørk papp slik at bare en svak lysmengde trengte inn gjennom ene enden (planktonduken) av klekkekaret. Observasjoner av atferd ble gjort fra overflaten ved å fjerne den tildekte pappen et lite øyeblikk.

9. Infiseringsforsøk

I de forsøkene hvor utviklingen var vellykket fram til copepoditstadiet ble et tilfeldig utvalg av copepodittene brukt til infiseringsforsøk av laksesmolt for om mulig å bestemme varighet av copepoditstadiet.

I et 250-liters akvarium med observasjonsvindu og sirkulerende sjøvann av konstant temperatur (9°C) og saltholdighet ($34^{\circ}/\text{oo}$), ble fem laksesmolt á ca. 25 gram brukt som potensielle verter for copepoditter av L. salmonis. Copepodittene ble tilført direkte i vannet i laksesmoltakvariet.

10. Oksygen

I laboratoriet ble det foretatt O_2 -målinger av utvalgte prøver av stagnerende sjøvann i krystallasjonsskålene ved Winkler's metode. Vannprøver ble tatt med O_2 -stempelpipette etter to og tre dagers henstand.

Winkler-reagensene ble tilsatt direkte i stempelpipetten og blandet. Etterfølgende titrering ble foretatt med 0.1N $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$. Metningsprosentene var henholdsvis 98,5 og 89,5% etter to og tre dagers henstand. I forsøksperioden ble vannet under ingen omstendighet skiftet sjeldnere enn en gang for dagen. Tilsvarende ble også registrert for Caligus curtus av HEEGAARD (1947), som sa at oksygen-utluftningen var tilstrekkelig gjennom vannoverflaten slik at det var unødvendig med noen ekstra O_2 -tilførsel.

11. Bearbeidelse av innsamlet materiale

11.1. Målinger

Etter hver innsamling ble materialet sortert og identifisert til art, stadium og kjønn. Med unntak av de individene som skulle brukes til laboratorieforsøk, ble samtlige L. salmonis fiksert og konservert i 10% ferskvannsblandet formalin (4% formaldehyd) og tilsatt hexametyltetramin (hexamin) for å nøytralisere pH. I de tilfelle hvor annen konserveringsvæske ble brukt er dette spesielt angitt.

Antall copepodit- og chalimusindivider i hver prøve var vanligvis så lite at totallengde ble målt i sjøvann før fiksering på uskadde, levende individer. Frekvensfordeling av totallengde hos chalimus-individene i hver prøve er vist i fig. 2.6.

Postchalimus-stadiene (P I, P II og adulte) var vanligvis så godt representert i alle prøvene at et tilfeldig utvalg av individer i hver prøve ble målt i 10% formalin ca. to måneder etter fiksering. Vanligvis ble ca. 10 individer av hvert stadium og kjønn målt. I de prøvene hvor antallet individer i et stadium var færre enn 10, ble samtlige målt.

Alle lengdemål ble foretatt langs midtlinjen på dyrets dorsalside. Målingene var eksklusive "caudal furca" og med unntak av totallengde var de også eksklusive frontalplatene ("frontal plates"), som vist på fig. 2.7.

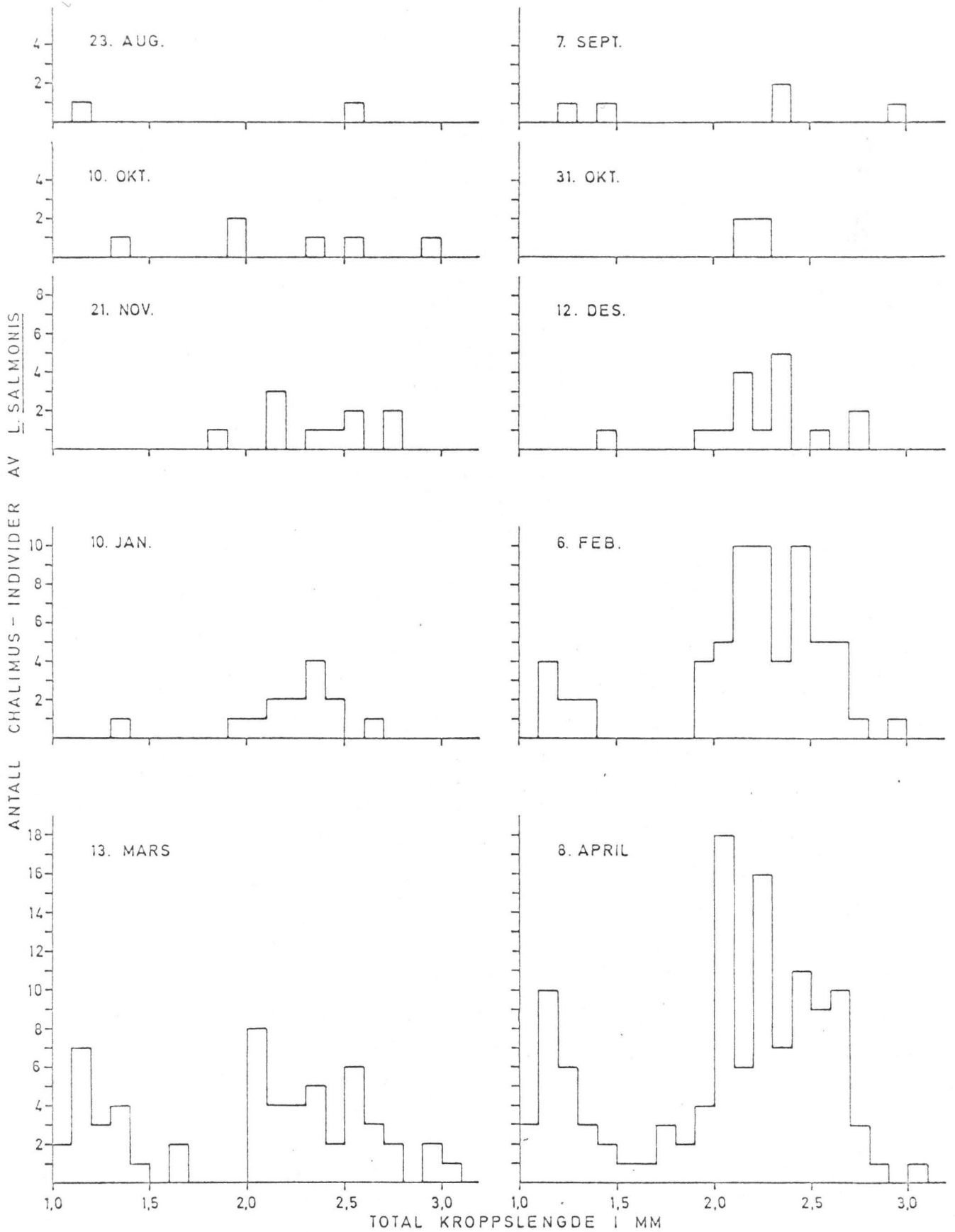


Fig. 2.6. Frekvensfordeling av totallengde av chalimus-stadiene av *L. salmonis* i hver prøve.

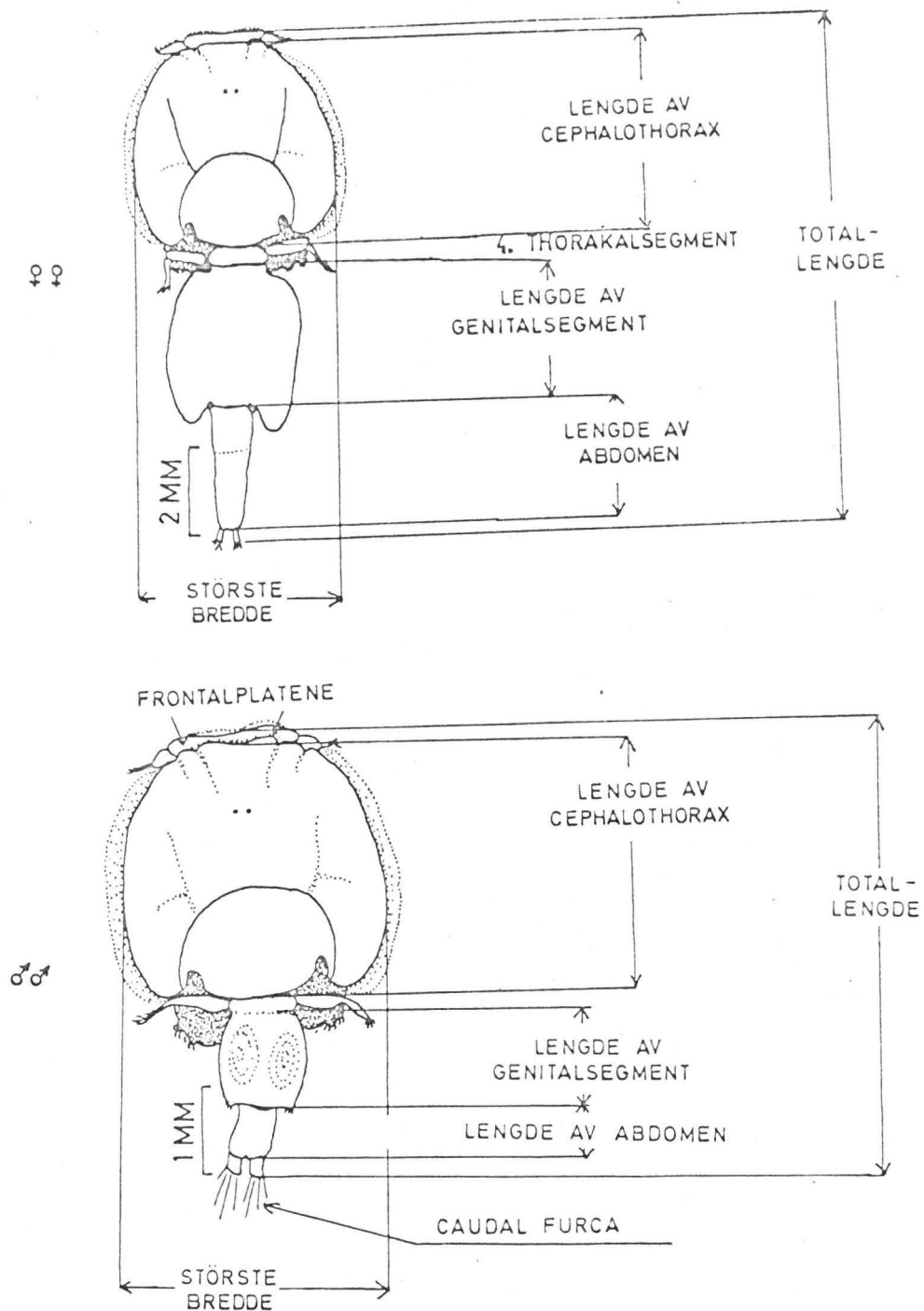


Fig. 2.7. viser kroppsdimensjoner som ble målt hos postchalimusstadiene av *L. salmonis*. Figuren viser øverst en adult hunn (♀♀) og nederst en adult hann (♂♂). Frontalplatene og "caudal furca" er også vist på figuren. Modifisert tegning etter KABATA (1973).

Bredde av cephalothorax, genitalkompleks og abdomen ble målt som største bredde for hvert "segment". Bredde av cephalothorax var eksklusiv den "marginale hyalinmembranen". Lengde av abdomen og breddemålene som nevnt ovenfor er ikke brukt under den videre behandlingen av dataene.

Alle målingene ble foretatt med et LEITZ binokular stereomikroskop med måleokular. De frittlevende larvestadiene ble målt ved 150 x forstørrelse. Chalimus- og postchalimusstadiene ble målt ved 25 x forstørrelse, med unntak av adulte hunner som ble målt ved 12,5 x.

Alle direkte målinger ble omregnet til mm ved bruk av konverteringsfaktorer. Målenøyaktighet var henholdsvis 0,05, 0,25 og 0,005 mm ved 12,5 x, 25 x og 150 x forstørrelse.

Alle måledata er deponert ved Norges Fiskerihøgskole, avdeling for fiskeribiologi.

11.2. Lysmikroskopering

Til mikroskopering og tegning av L. salmonis ble brukt et mikroskop av type ZEISS RA 34 med fasekontrast-utstyr og tegnetubus.

Før mikroskopering ble samtlige individer dehydrert i etanol (70-100 %). Disseksjoner av kroppsdeler ble foretatt med spisse nåler av wolfram-tråd under binokular stereomikroskop.

Totalpreparater og dissekerte kroppsdeler ble oppklart i lactophenol og farget med "lignin pink" eller beholdt ufarget. Permanente preparater ble montert i glycerol-gelatin på objektglass.

11.3. Scanning elektronmikroskopering (S. E. M.)

S. E. M. ble anvendt på preparater av L. salmonis på grunn av sin gode oppløsningsevne (evnen til å se detaljer) og store dybdeskarpheit, som gir S. E. M. -bildene en tredimensjonal virkning (BRÅTEN 1969).

Noen representative nauplier og copepoditter av det formalin-fikserte larvematerialet ble utsortert for preparering i S. E. M. Disse gjennomgikk først en dehydreringsprosess i acetone (50-100%) og deretter en herdingsprosess i varm xylen (ca. 50°C) i en uke. Preparatene ble festet til en spesialholder av aluminium ved hjelp av dobbeltsidig tape og gjennomgikk en pådampingsprosess under et trykk på maksimum 10^{-4} mm Hg ved Institutt for generell mikrobiologi. Under prosessen ble en 0,5 mm tykk og 3 cm lang metalltråd av Au/Pd-legering pådampet, slik at det ble dannet et lag på 300 Å (Ångström) over preparatets overflate. Preparatet hang i en vinkel på 25° med horisontalplanet for å få en kubisk spredning av metalledampen. Etter denne prosessen var preparatet klar for innsetting i S. E. M. -mikroskopet.

Preparatene ble undersøkt i S. E. M. -mikroskopet (JSM-U3) ved 25 kV og ved forstørrelser på 140-3000 x ved Christian Michelsens Institutt, Bergen.

Til fotografering av scanning-preparatene ble brukt Kodak Verichrome Pan-film. De fremkalte filmene er deponert ved Norges Fiskerihøgskole, avdeling for fiskeribiologi.

12. Statistikk

Programmerbare regnemaskiner av type Compucorp 342 Statistician og Compucorp 445 Statistician er benyttet ved beregninger av middelverdi standardavvik, korrelasjonskoeffisienter og regresjonslinjer. Metodene ved beregning av statistiske parametre er beskrevet av SOKAL & ROHLF (1969).

Data om kondisjonsfaktor og infeksjonsintensitet (antall parasitter pr. laks) for de undersøkte laksene er gitt i app.-tab. 1 og 2. Andre rådata kan fåes ved henvendelse til Norges Fiskerihøgskole, avd. for fiskeribiologi.

12.1. Ikke-parametriske tester

Av hensyn til at svært få av mine data fra feltinnsamlingene (infeksjonsintensitet, fiskens kondisjonsfaktor) oppfyller antagelsene om normalitet og fordi de individuelle prøvene var relativt små, ble det benyttet ikke-parametriske tester. Fordelene med ikke-parametriske tester er at deres modeller ikke er avhengige av fordelingsstrukturen i populasjonene som prøvene ble tatt fra (SIEGEL 1956).

Mann-Whitney's U-test ble benyttet for å teste om det opptrer signifikante forskjeller i infeksjonsintensitet og kondisjonsfaktor mellom umodne og kjønnsmodne laks. Metoden som ble benyttet er beskrevet av SIEGEL (op. cit.).

12.2. Parametriske tester

Ved sammenlikning av måledata hos L. salmonis ble det anvendt t-test, da det antas at de fleste måledataene av L. salmonis er normalfordelte og uavhengige innen hver prøve.

12.3. Spearmans rangkorrelasjonsanalyse

For å undersøke sammenhengen mellom Fulton's kondisjonsfaktor og infeksjonsintensitet hos MOWI-laks ble benyttet Spearmans ikke-parametriske rangkorrelasjonsanalyse. Metoden er beskrevet av SIEGEL (1956).

Spearmans rangkorrelasjonskoeffisient r_s er uttrykt ved

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum_{i=1}^N d_i^2}{N^3 - N}$$

N = antall observasjoner, dvs. MOWI-laks.

d_i = differansen mellom rangene til infeksjonsintensitet (antall L. salmonis pr. laks) og tilhørende kondisjonsfaktor hos laks_i.

$r_s = 1$ indikerer fullstendig korrelasjon

$r_s = 0$ indikerer ingen korrelasjon.

Det ble ikke korrigert før sammenfallende verdier.

12.4. Negativ binomialfordeling

Frekvensfordeling av antall L. salmonis pr. laks i en populasjon av vill laks ble beregnet for perioden 4. juni - 20. juli 1973.

Negativ binomialfordeling er gitt ved uttrykket $(q - p)^{-k}$

der

$$q = 1 + p \text{ og } k > 0.$$

Forventet middelvei m er gitt ved

$$m = p k$$

og variansen $\sigma^2 = pkq = m + \frac{m^2}{k}$

der $\frac{m^2}{k}$ kan betraktes som et uttrykk for fordelings overspredning.

m er estimert ved middelveien \bar{X} fra den observerte frekvensfordelingen. k er beregnet ved "maximum likelihood"-metoden (BLISS & FISHER 1953).

Sannsynligheten for å finne en laks infisert med x parasitter er gitt ved

$$P_x = \left(1 + \frac{m}{k}\right)^{-k} \frac{(k+x-1)!}{x! (k-1)!} \left(\frac{m}{m+k}\right)^x$$

Forventet frekvens er gitt ved

$$E_x = N \cdot P_x$$

der N er antall laks undersøkt.

For å sammenlikne observert frekvensfordeling med tilpasset negativ binomialfordeling ble benyttet tredje-moment-test. Metoden er beskrevet av BLISS & FISHER (1953).

Beregninger av k , P_x og E_x ble utført med en programmerbar elektronisk regnemaskin, type COMPUCORP Statistician 342.

III. FRITTLIVENDE LARVESTADIER

RESULTATER

1. Morfologi

1.1. Beskrivelse av 1. nauplius

Tab. 3.1 viser lengde og bredde av N I klekket i laboratoriet ved 11°C. Individene var fiksert og konserverert i 10% sjøvannsblandet formalin (4% formaldehyd).

Tab. 3.1. Lengde og bredde i mm av N I.

Kroppsdimensjon	Antall N	Middel- verdi \bar{X}	\overline{SDX}	Ekstrem verdier
Total lengde (mm)	50	0.52	0.05	0.45-0.57
Største bredde (mm)	50	0.21	0.03	0.17-0.27

Fig. 3.1 viser skisse av N I og detaljtegning av ekstremitetene med målestokk angitt.

De nyklekkete naupliene viste store formvariasjoner, fra å være små og klumpete til slanke, langstrakte individer. Kroppen har ingen ytre segmentering. I dorso-ventralt aspekt har den oval form og er dorsalt noe mer konveks krummet enn ventralt.

Pigmenteringen hos L. salmonis består av svarte/mørkblå pigmentflekker på nesten transparent "grunnfarge". Pigmentflekkene finnes spredt over det meste av kroppen, men er vesentlig samlet i fire distinkte felter. Ett felt i hoderegionen strekker seg bakover i en lengde av omtrent 1/10 av total lengden. To identiske pigmentfelter opptrer midt på dyret, et på hver side av sentralaksen, i en lengde av omtrent 1/4 - 1/3 av total lengden.

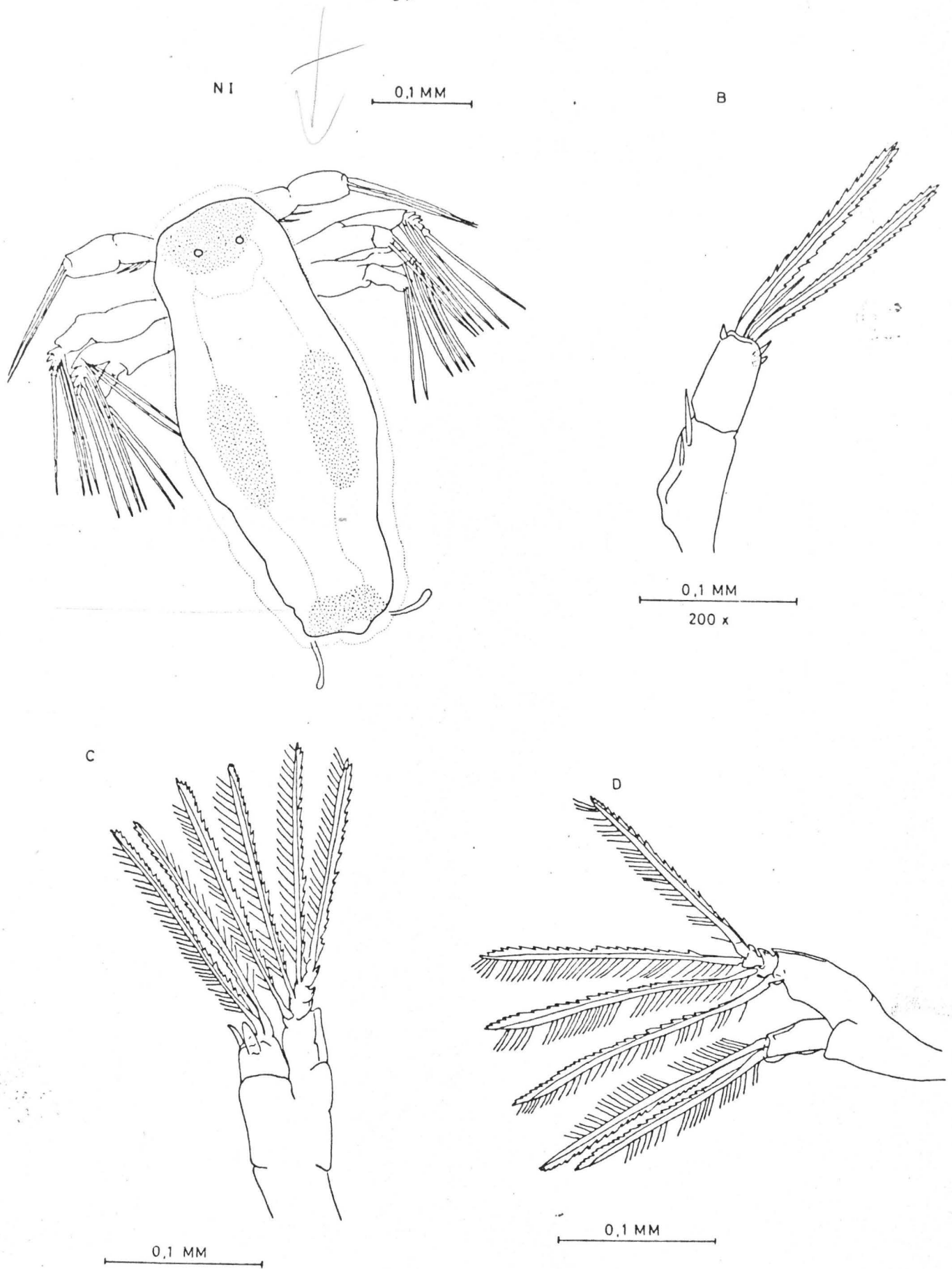


Fig. 3.1. viser 1.nauplius-larve av L. salmonis (N I). B. 1.antenne, C. 2.antenne, D. mandibel. Målestokk er gitt i mm.

De to feltene kan ofte overlappe hverandre i større eller mindre grad. Et distinkt pigmentfelt forekommer også i bakre ende med en lengde tilsvarende lengden av pigmentfeltet i hoderegionen.

Øynene opptrer som to runde, klare linser, med en avstand mellom seg som utgjør ca. $1/3$ av den totale kroppsbredden. Øynene er plassert like bak basis av 1. antenne.

Fra dyrets bakre ende utgår to usegmenterte, stavliknende strukturer. Disse kalles "balancers" (WILSON 1905).

Tarmsystemet er utydelig og munn og anus mangler. En grovkornet masse, som sannsynligvis er plommemasse, er synlig fra like bak øynene til kroppens bakende.

N I har tre parekstremiteter: 1. antenne, 2. antenne og mandibel. De er festet ventralt i fremre del av kroppen.

1. antenne er en-greinet og består av to segmenter. 1. segment har to pigger som peker postero-lateralt. Den minste piggen er ca. $3/4$ av lengden av den største. 2. segment har tre små, kraftige pigger, to av dem plassert dorsalt og en ventralt. Distalt forekommer to lange setae med en svakere og mindre seta mellom seg. De to lange setae har sagtakkete kanter på begge sider. Den minste seta er bare ca. $1/3$ av lengden av hver av de to lengste setae.

2. antenne er to-greinet. Protopoditten består av et segment og har ingen utvekster. Grensen mellom protopodit og de to rami er utydelig. Exopoditten består av fem segmenter som avtar i størrelse distalt. Hvert av segmentene unntatt det første har en seta med fine børster på innsiden (inn mot kroppen) og en sagtakket kant på utsiden. Endopoditten består av to segmenter. 1. segment bærer ingen utvekster. 2. segment har en kraftig pigg, en svakere pigg og to terminale setae. Den forreste seta er utstyrt med fine børster på utsiden og en sagtakket kant på innsiden. Den bakerste seta har en sagtakket kant på utsiden

og fine børster inn mot kroppen, dvs. omvendt ornamentering av den første.

Mandibelen er også to-greinet. Protopoditten består av et segment uten utvekster. Grensen til de to rami er utydelig. Exopoditten består av fire segmenter. Hvert av segmentene har en seta med fine børster på innsiden og en sagtakket kant på utsiden. 1. exopodit-segment er lengre enn de resterende tre segmenter. Endopoditten består av to segmenter. 1. segment har ingen utvekster. 2. segment har to terminale setae med samme ornamentering som de to setae på 2. antennes endopodit.

1.2. Beskrivelse av 2. nauplius

Tab. 3.2 viser lengde og bredde av N II som har vokst i laboratoriet ved 11°C. Individene er fiksert og konserverert i 10% sjøvannsblandet formalin.

Tab. 3.2. Lengde og bredde i mm av N II.

Kroppsdimensjon	Antall N	Middel- verdi \bar{X}	SD \bar{X}	Ekstrem- verdier
Total lengde (mm)	58	0.57	0.03	0.51-0.63
Største bredde (mm)	58	0.21	0.01	0.17-0.24

N II er svært lik N I i generelt utseende, men er noe lenger, som vist i tab. 3.2.

Fig. 3.2 viser skisse av N II og ekstremiteter med målestokk angitt.

Strukturer og ornamentering er i store trekk som hos N I, men noen små forandringer har skjedd. Den distale piggen på 2. antennes endopodit er blitt kraftigere utviklet enn hos N I. Denne vil gi opphav til den kraftige terminalkloa på 2. antenne

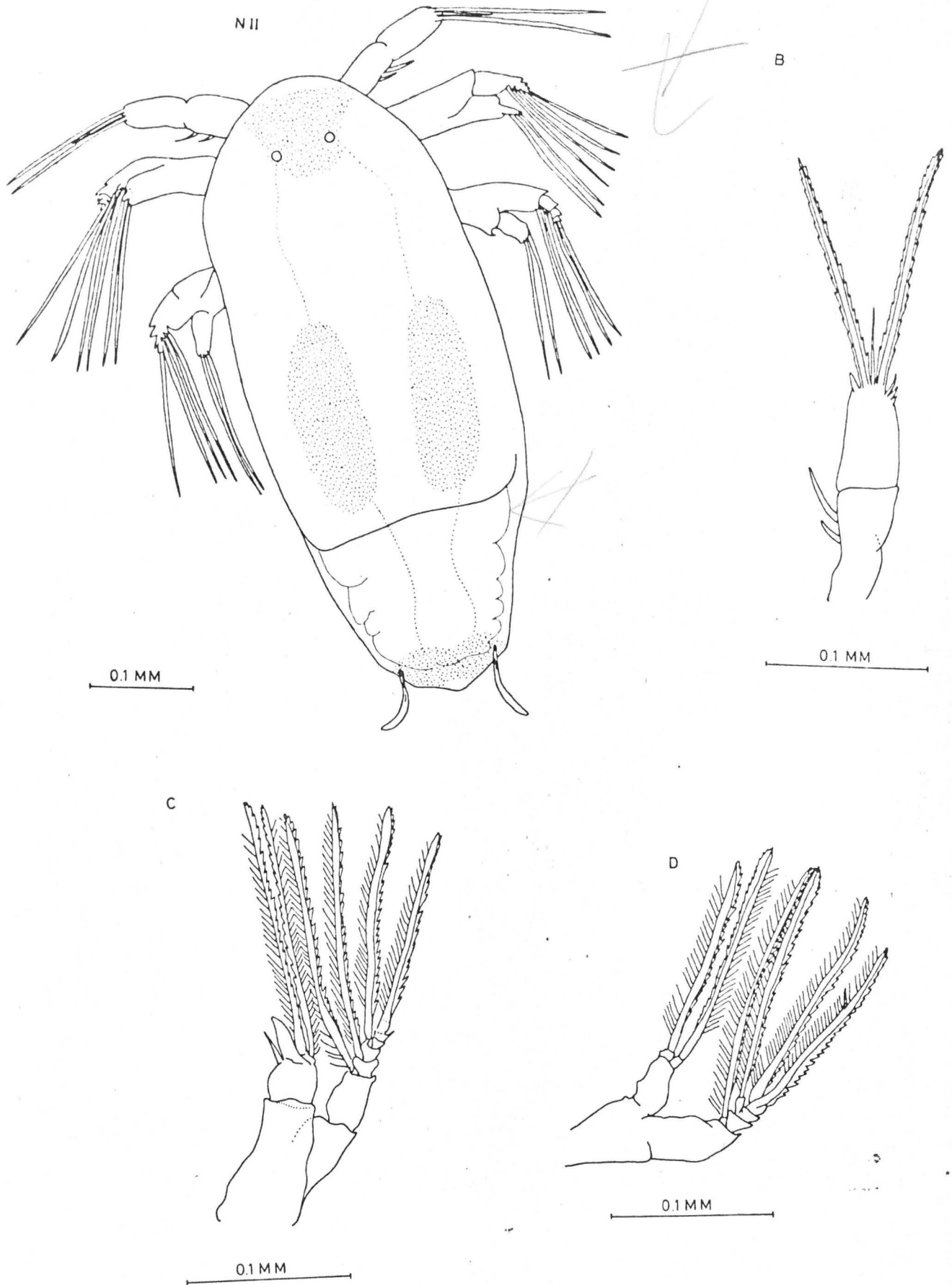


Fig. 3.2. viser 2-nauplius-larve av *L. salmonis* (N II). B.1. antenne. C. 2. antenne og D. mandibel. Målestokk er gitt i mm.

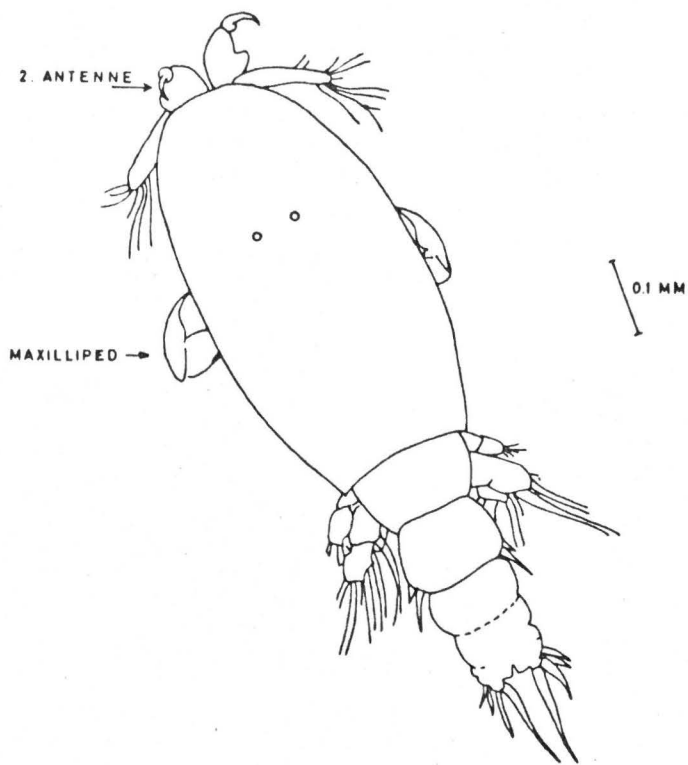


Fig. 3.3 Copepodit-larve av *L. salmonis*. Överst sett fra dorsalsiden og nederst foto av copepodit sett lateralt (scanning elektronmikroskop).

hos copepoditten. Ornamenteringen av de forskjellige setae er nøyaktig som hos N I. Hos eldre N II-individer kan den ferdig utviklede metamorfoserte copepodit-larven sees innenfor N II-kutikula.

1.3. Copepodit

WHITE (1942) ga en kort beskrivelse av copepodit-stadiet hos L. salmonis, men ifølge hans terminologi ble stadiet kalt "metanauplius".

I tab. 3.3 er vist noen kroppsdimensjoner av copepoditter som har vokst i laboratoriet ved 8 - 10°C. Individene var fiksert og konserverert i 10% sjøvannsblandet formalin.

Tab. 3.3. Kroppsdimensjoner i mm av copepoditter av L. salmonis som har vokst i laboratoriet ved 8 - 10°C.

Kroppsdimensjon	Antall N	Middel- verdi \bar{X}	SD \bar{X}	Ekstrem- verdier
Total kroppslengde (mm)	61	0.77	0.03	0.72-0.82
Lengde av cephalothorax (mm)	61	0.48	0.02	0.45-0.52
Største bredde	44	0.26	0.04	0.21-0.37

Tab. 3.3. viser at copepodittene har økt i både lengde og bredde sammenlignet med naupliestadiene.

Skisse og foto av copepodit er vist i fig. 3.3.

2. Eggbærende periode

Tiden fra eggene skyves ut i eggsekkene og fram til de klekkes, dvs. den eggbærende periode, er vist i fig. 3.4 for fem

observasjoner ved ulike temperaturer. Akklimatiseringstid for morindividene ved de undersøkte temperaturer var ca. to uker før observasjonene ble påbegynt.

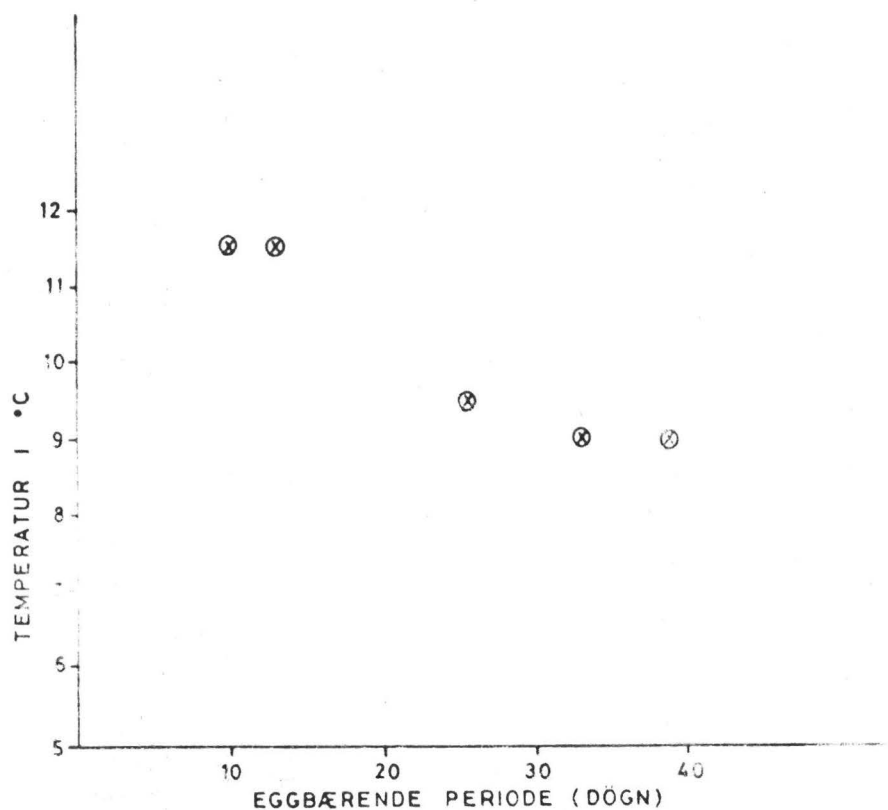


Fig. 3.4. viser eggbæringsperioden i døgn for L. salmonis ved ulike temperaturer.

Fig. 3.4 indikerer at den eggbærende perioden øker med avtagende temperaturer. Ved $9,0^{\circ}\text{C}$ er den omtrent tre ganger så lang som den er ved $11,5^{\circ}\text{C}$.

Innen et døgn etter at eggene var klekket ved $11,5^{\circ}\text{C}$ og gamle eggsekker var avklippet, hadde mordyret dannet nye eggsekker fylt med egg.

3. Klekking

Kort tid før klekking antok embryo inne i egget en distinkt mørk pigmentering (WILSON 1905). Dette viste seg som et svært nyttig kriterium for å oppnå så høg klekkeprosent av eggene som mulig, ved at de ble overført til klekkekar med sjøvann kortest mulig tid før klekking.

Klekking av egg i sjøvann uten sirkulasjon begynte ikke nødvendigvis i eggsekkenes distale del, men svært hyppig i bruddsteder eller andre punkter som sannsynligvis har vært utsatt for mekanisk slitasje. Ofte ble klekkingen påbegynt flere steder samtidig i samme eggsekk. I akvarium med konstante strømforhold der kjønnsmodne L. salmonis-hunner satt festet til verten med front i vertens svømmeretning, begynte derimot klekkingen i eggsekkenes distale del ved alle observasjonene.

Klekking av L. salmonis-egg er ikke begrenset til noen spesiell tid på døgnet. Både ved akvarieforsøk og feltobservasjoner ble kjønnsmodne hunner med egg under klekking funnet midt på lyse dagen og om natten.

Med akklimatiseringstemperatur på 9°C og konstant strømmende sjøvann over eggsekkene før og under eggbæringsperioden forekom klekking innenfor temperaturintervallet 5-12°C i skåler med vann uten sirkulasjon. N I-exuviae (avkastet kutikula) ble imidlertid bare observert mellom 8 og 12°C. Utenfor intervallet 5-12°C klekket de fleste eggene ved en form for abort som resulterte i at de fleste naupliene var "dødfødt". Det samme ble også observert under klekking i vann med saltholdighet på 11,5 ‰. De overlevende var bare kort tid i live som N I og døde individer antok etter kort tid en film av mikroorganismer omkring seg.

Med akklimatiseringstemperatur på 11,5°C før og under eggbæringsperioden forekom vellykket klekking og ecdysis helt opp i 22°C i kar med gjennomstrømmende vann.

Tiden fra første til siste egg klekket var opptil 32-40 timer i vann uten sirkulasjon, men de fleste eggene klekket innen 5-10 timer etter det første.

Klekkeforsøkene var basert på avklippede, individuelle eggsekker uten morindividets nærvær. Observasjonene ble utført i tiden juni-august 1973.

4. Atferd

Kort tid etter klekking var N I i full aktivitet i hele klekkekarets vannvolum. Bare de svakeste og helt nyklekkete naupliene holdt seg nær bunn. De fleste andre viste en enorm aktivitet. Med raske slag med ekstremitetene søkte naupliene opp mot overflaten for så å synke rolig ned igjen. Idet de nådde bunnen med bakkroppen eller ble forstyrret, gjorde de noen lynraske hopp opp igjen og de samme bevegelsene ble gjentatt.

Aktiviteten hos naupliene ble ikke observert å forandre seg merkbart i tiden omkring 1. ecdysis (N I til N II). N I-exuviae ble observert liggende på bunn og flytende i øvre deler av vannmassen nær overflaten. Alle exuviae var sprukket i fremre dorsale del. Det er vanskelig å skille N I eller N II ut fra forskjeller i atferd og morfologi, som også nevnt i kap. 3.1.

Like før 2. ecdysis (N II til Cop) oppholdt N II seg nær bunn og viste liten aktivitet inntil copepodittene var frie. Copepoditstadiet kan lett skilles fra de foregående stadiene ved økt lengde og bredde (tab. 3.3) og kraftigere svømmebevegelser. Få timer etter 2. ecdysis festet de fleste copepodittene seg til den finmaskete planktonduken i klekkekar med gjennomstrømmende sjøvann. Samtlige copepoditter som hadde festet seg var plassert nær vannoverflaten, de fleste i kontaktflaten luft/vann. Noen hadde til og med festet seg opptil 12 mm over vannflaten. De av copepodittene som ikke hadde festet seg viste fortsatt stor aktivitet i hele vannvolumet. Innen et døgn etter 2. ecdysis, hadde omtrent samtlige copepoditter festet

seg. Copepodittene bruker 2. antenne og maxillipedene som festeorganer (WILSON 1905). Disse to par ekstremiteter er kraftig utviklet (se fig. 3.3.).

Etter å være spylt ned av planktonduken med sjøvann, ble copepodittene igjen svært aktive og de fleste festet seg på nytt etter bare noen minutters aktivitet. Hos flere kull ble det foretatt gjentatte nedspylinger 1-2 ganger pr. dag i opptil 30 døgn ved 9°C. Hver gang ble copepodittene løsrevet fra sitt oppholdssted, men festet seg på nytt etter en kort aktivitetsperiode.

I skåler med sjøvann uten sirkulasjon tok det ca. 3 døgn etter 2. ecdysis før copepodittene festet seg til bomullsdott.

Kunstig infeksjon av laksesmolt S. salar, L. med L. salmonis ble forsøkt ved å tilføre 65 copepoditter direkte i vannet i lakseakvariet. Ingen smolt ble funnet å være infisert etter fem døgn.

Copepoditt-stadiet ser ut for å tåle store temperaturfluktuasjoner i laboratoriet. Ved en anledning varierte temperaturen fra 19°C ned i 10°C og helt opp igjen i 21°C i løpet av ett døgn. Dødeligheten blant copepodittene under denne temperaturvariasjonen er ukjent, men mange individer overlevde og så tilsynelatende ut til å være i god form.

Ingen copepoditter gjennomgikk ecdysis til chalimus I. Heller ikke viste de noen form for dannelse av frontalfilament etter at de hadde festet seg til finmasket planktonduk eller til bomullsdott.

For å undersøke kvalitativt de frittlevende larvestadienes reaksjoner overfor kunstig lys ble et klekkekar med svakt gjennomstrømmende vann tildekket slik at bare en svak lysmengde kunne trenge inn gjennom ene sideveggen av finmasket duk. Dette medførte en gradvis avtagende lysintensitet mot den mørke enden.

I tiden fra klekking og fram til infisering var samtlige individer sammæntrengt mot den lyseste delen av vannvolumet. Ingen individer av noen av de tre larvestadiene ble funnet i den mørkeste delen på noe tidspunkt.

26. august 1973 ble foretatt planktonhåvtrekk i anlegg Veløy for om mulig å påvise planktoniske larvestadier av Caligidae. Overflatetemperaturen var $13,8^{\circ}\text{C}$ og solen skinte fra skyfri himmel. Trekkene ble foretatt i 0 meter og 2 meters dyp da det bød på vanskeligheter å gå dypere. I 2 meters dyp ble det funnet en caligid nauplius-larve, mens ingen caligide larver ble funnet i 0 meter. Den ene larven ble identifisert som N I av L. salmonis, med totallengde 0,52 mm.

5. Varighet av de frittlevende larvestadiene

Beregningene av utviklingstid for N I og N II er basert på individuelle forsøk. Resultatene er derfor bare veiledende ved de undersøkte temperaturene.

Det lyktes ikke å beregne tiden mellom 2. og 3. ecdysis, dvs. varigheten av copepodit-stadiet, da ingen av copepodittene gjennomførte ecdysis til chalimus I.

Varigheten av stadiene ble beregnet som tiden mellom det første individet ble observert i hvert av to etterfølgende stadier. Varighet av N I ble beregnet som tiden fra de første eggene klekket til de første N I-exuviae ble observert og varighet av N II som tiden fra de første N I-exuviae ble observert til de første copepodittene kom til syne. Resultatene er plottet i fig. 3.5, der hvert punkt angir varigheten av de respektive stadiene i logaritmisk skala ved gitt temperatur. Hver av de fire observasjonene i temperaturintervallet $8,8^{\circ}\text{C}$ - $11,3^{\circ}\text{C}$ bygger på grupper á flere enn 50 individer som har gjennomgått ecdysis fra N I til N II, mens de tre observasjonene ved høyere temperaturer enn $12,5^{\circ}\text{C}$ er basert på grupper á færre enn 10 individer som har gjennomgått tilsvarende ecdysis. Bare en

observasjon er foretatt av varigheten av N II, der 174 av 250 individer gjennomgikk ecdysis fra N II til copepodit. Regresjonslinjen for punktene som beskriver sammenhengen mellom logaritmen til varighet av N I og temperatur innenfor det undersøkte temperaturintervallet er beregnet ($Y = 14,8X + 32,1$) og vist i fig. 3.5.

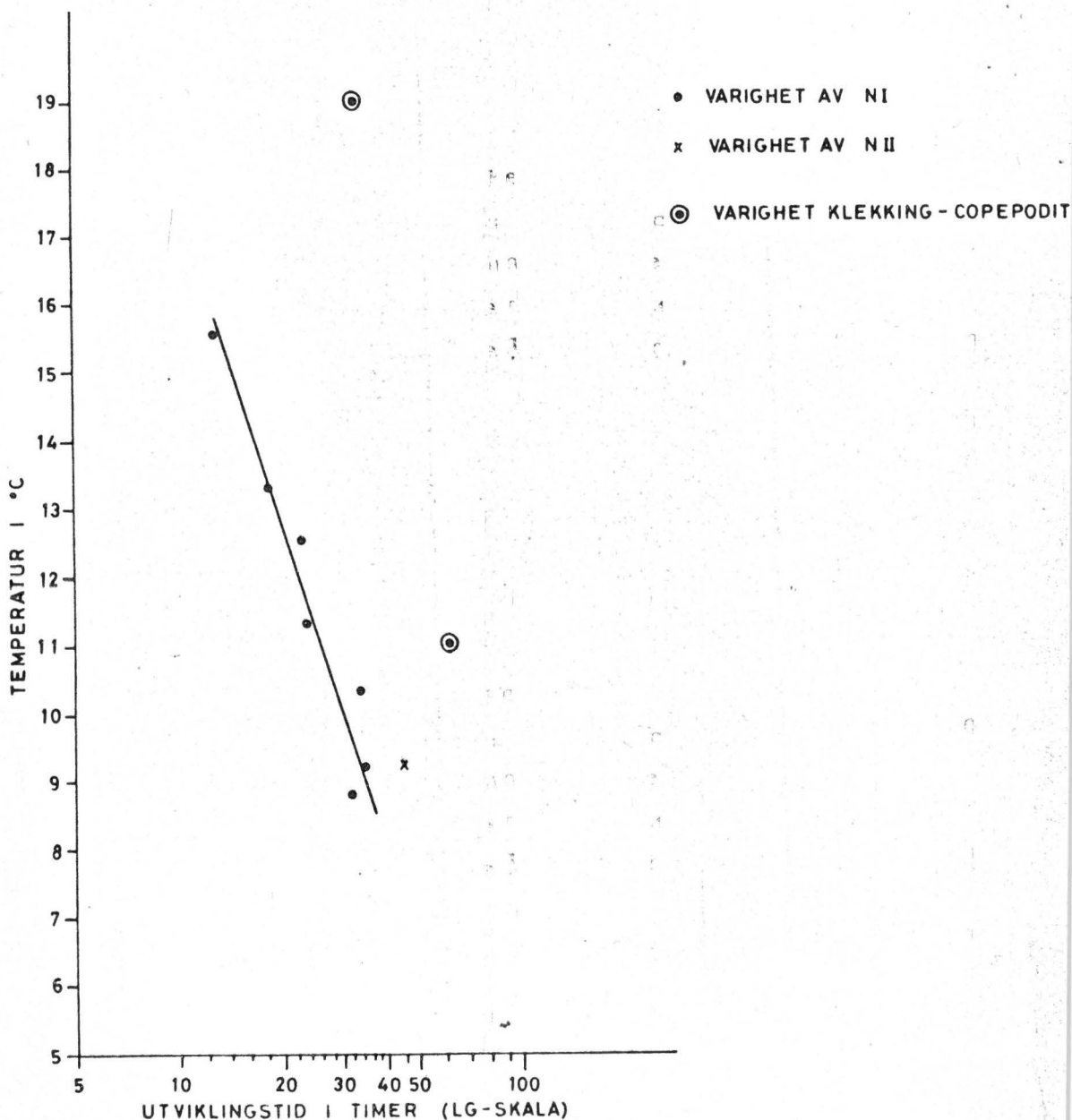


Fig. 3.5. Utviklingstid i timer av *L. salmonis* ved ulike temperaturer. Abscisse er gitt i logaritmisk skala. Regresjonslinjen for punktene som beskriver varighet av N I som funksjon av temperaturen er beregnet ($Y = 14.8 X + 32.1$).

Fig. 3.5 indikerer at varigheten av N I avtar med økende temperatur. N II synes å være noe lengre tid enn N I ved samme temperatur. N II og N I ble observert å være henholdsvis 42 og 35 timer ved $9,2^{\circ}\text{C}$. Den observerte varighet av N II bygger på bare et kull, men i positiv retning kan tilføyes at 174 av 388 N I nådde copepodit-stadiet. Dette antallet antas å være høgt og tyder derfor på gunstige miljø- og vekstbetingelser.

Mange kull har brukt atskillig lengre tid enn angitt i fig. 3.5, men de har som regel også vært ledsaget av større dødelighet og få eller ingen individer har klart seg gjennom ecdysis. Ved 6°C var flere N I-individer i live opptil 10 døgn uten å kunne befri seg fra sin gamle kutikula.

Utviklingstiden fra klekking til copepoditt er kjent fra bare to observasjoner (fig. 3.5). Disse viser samme tendens som for N I, at utviklingstiden er kortest ved den høyeste temperaturen. Ved 11°C viste de første copepodittene seg 63 timer etter klekking mens tilsvarende tid ved 19°C var bare 33 timer. Begge observasjonene ble gjort i kar med gjennomstrømmende vann. De fleste copepodittene var i live minst 4-5 døgn, en helt opp i 30 døgn.

I skåler med vann uten sirkulasjon ble det oppnådd copepoditter fra egg innenfor temperaturintervallet $8,5^{\circ}\text{C}$ - 12°C . Ved lavere temperaturer enn ca. 8°C hadde N I vanskelig for å befri seg fra sin gamle kutikula og gjennomføre ecdysis.

I kar med gjennomstrømmende vann ble det oppnådd copepoditter helt opp i 22°C som også var den høyeste temperaturen som forsøkene ble foretatt ved.

Akklimatiseringstemperatur i to uker før og under eggberingsperioden var henholdsvis 9°C og $11,5^{\circ}\text{C}$ for forsøk i skåler med vann uten sirkulasjon og i kar med gjennomstrømmende vann.

DISKUSJON

Undersøkelsene viser at temperaturen før og under embryonal-utviklingen er av vesentlig betydning for varigheten av den eggbærende perioden. Varigheten av denne perioden bygger kun på fem observasjoner, men antyder likevel at embryonal-utviklingen er vesentlig kortere ved $11,5^{\circ}\text{C}$ enn ved $9,0^{\circ}\text{C}$.

Det antas at det undersøkte temperaturintervallet ligger innenfor artens optimaløkstray. Morindividene forhistorie er imidlertid dårlig kjent, slik at også andre faktorer enn temperatur kan være medvirkende til lengden av den eggbærende perioden og varigheten av de ulike stadiene. Flere faktorer i naturlig miljø er dessuten vanskelige å reprodusere i laboratoriet, som f. eks. variasjoner i lys, temperatur, saltholdighet og oksygen.

HEEGAARD (1947) antok at inkubasjonstiden for de fleste parasittiske Copepoda strekker seg over 3-4 uker, men at det i noen tilfelle kan ta kortere tid. Dette er også i overensstemmelse med mine observasjoner av L. salmonis selv om de indikerer at den eggbærende perioden også kan vare lenger enn fire uker. LEWIS (1963) sa at hos L. dissimulatus kan det spores bevegelse inne i egget etter 30-40 timer ved 23°C . VOTH (1972) sa at for L. hospitalis tar det 64 timer ved 20°C fra ovulering til klekking finner sted. Disse forhold indikerer at den eggbærende perioden varierer med art og miljø.

Klekking skjer ikke til spesielle tider på døgnet. Det indikerer at lys er ingen direkte utløsende faktor for klekking hos L. salmonis.

Eggsekker med modne egg som ble fjernet fra morindividet umiddelbart før klekking viste de høyeste klekkeprosentene som ble observert for L. salmonis. Det indikerer at det er ingen fysiologisk forbindelse mellom mor og embryo i perioden umiddelbart før og under klekking. For bl. a. Euchaeta norvegica

er det antatt at morindividets bevegelser utgjør en viktig faktor under klekking for å befri naupliene fra egghylstret, mens andre Copepoda som f. eks. Calanus sp., Metridia sp. og Acartia sp. legger eggene fritt i sjøen (MARSHALL & ORR 1954).

Tiden fra første til siste egg klekket hos L. salmonis varierte mellom 32 og 40 timer, men de fleste klekket innen 5-10 timer. SCOTT (1901) hevdet at alle eggene av L. pectoralis klekket praktisk talt samtidig. Hos C. curtus ble alle larvene klekket innen 24 timer, mens de fleste ble klekket i løpet av et par timer (HEEGAARD op. cit.). IZAWA (1969) anga 3-8 timer som tiden for alle larvene til å klekkes hos C. spinosus. Hver eggsekk hos C. spinosus inneholder 10-20 avflatete egg (IZAWA op. cit.), mens tilsvarende hos L. salmonis er 100-500 egg pr. eggsekk (se kap. 4.5). Tiden fra klekking av første til siste egg for de forskjellige artene kan ikke sammenliknes direkte siden antall egg pr. eggsekk viser store variasjoner både mellom og innen artene.

Det er tydelig at utviklingen i laboratoriet hemmes ved lave temperaturer. Dette kan skyldes at det er umulig å oppnå naturlige betingelser i laboratoriet. I anlegg Veløy ble det funnet copepoditter og tidlige chalimus-stadier ved så lave temperaturer som 5-6°C i overflatevann, mens det i laboratoriet ikke ble oppnådd copepoditter ved lavere temperaturer enn ca. 8°C. Dette indikerer at både akklimatiseringstid og -temperatur før og under embryonalutviklingen foruten vannets kvalitet har avgjørende betydning for vellykket klekking og den videre utvikling av larvene.

KINNE (1970) sa at hos flere Crustacea er skallskifte og følgelig vekst blokkert ved lave temperaturer, mens metabolisme fremdeles er mulig. Dette kan også være en medvirkende årsak til at L. salmonis ikke var istand til å gjennomføre ecdysis ved de laveste temperaturene i laboratoriet. LEWIS (op. cit.) hevdet også at mortaliteten mellom 1. og 2. nauplius-stadium

hos L. dissimulatus var høg fordi naupliene ikke var istand til å befri seg fra sin gamle kutikula.

HEEGAARD (op. cit.) hevdet at ugunstige faktorer som virker under embryonalutviklingen som f. eks. temperaturøkning eller oksygenmangel, ofte fører til at eggene klekkes for tidlig ved abort. Eggmembranen brister og naupliene faller til bunns som underutviklede og døde individer. Dette er også observert for L. salmonis under ugunstige miljøforhold, som f. eks. ved for lav saltholdighet (11,5 ‰). BERGER (1970) fant 16 ‰ som nedre optimalgrense for L. salmonis ved 14-15°C.

Copepoditter av L. salmonis ble oppnådd helt opp i 22°C i kar med gjennomstrømmende vann. SCOTT (1901) og HEEGAARD (1947) fant at L. pectoralis og C. curtus var svært sensitive overfor høge temperaturer. Disse forfattere fant øvre kritiske temperaturer ved 16°C og 14°C for henholdsvis L. pectoralis og C. curtus og antok at disse øvre temperaturgrensene hadde generell gyldighet for alle Caligidae.

Varigheten av N I- og N II-stadiet er vist i fig. 3.5. De angitte tider må bare oppfattes som veiledende siden de er basert på individuelle forsøk ved ulike temperaturer i vann uten sirkulasjon. Tidene må imidlertid ikke tolkes som minimal-tider da det første N II-individ som har kastet sin N I-kutikula ikke nødvendigvis kommer fra det første klekkete egget.

Hos bare to caligider, L. dissimulatus og L. hospitalis er varigheten av alle stadiene med unntak av det adulte kjent (LEWIS op. cit. og VOTH op. cit.). Varigheten av de frittlevende larvestadiene er tidligere kjent for fire arter av fam. Caligidae. Disse er vist i tab. 3.4, med forfatter og forsøks-temperatur gitt for hver art.

Tab. 3.4. Varighet i timer av utviklingsstadier hos noen Caligidae.

Art	Forfatter	T°C	N I	N II	Cop	Ch I	II	III	IV	P I	II	Ad
<u>C. curtus</u>	HEEGAARD (1947)	6-8	24	24	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>L. dissimulatus</u>	LEWIS (1963)	23	6,5	14,5	-	40	42	33	36	24	24-30	-
<u>C. spinosus</u>	IZAWA (1969)	20	4-6	12-18	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>L. hospitalis</u> ^x	VOTH (1972)	20	7,5	11	-	156	120	108	60	48	24	-
		15	24	40	4-6 dager	-	-	-	-	-	-	-

(x Hos L. hospitalis er omregning foretatt fra dager til timer for chalimus og postchalimus-stadienes vedkommende.)

HEEGAARD (1947) sa at de to naupliestadiene av C. curtus varte ca. 24 timer hver, men ofte ville det første stadiet passeres på kortere tid og det andre på noe lenger tid enn angitt. Bare for L. hospitalis er varigheten av copepodit-stadiet kjent fram til det gjennomgår ecdysis til chalimus I som vist i tab. 4.4. Tab. 4.4 viser videre at det opptrer store variasjoner av utviklingstid mellom de ulike artene. Dette er heller ikke uventet siden de forskjellige artene av fam. Caligidae som infiserer ulike verter også må antas å ha forskjellige optimale miljøkrav. Innen hver av de undersøkte artene varer imidlertid N II lenger enn N I.

Under gunstige laboratorie-betingelser var utviklingstiden fra klekking til copepodit for L. salmonis 63 timer og 33 timer ved henholdsvis 11° og 19°C (fig. 3.6). Til sammenlikning er copepodit-stadiet av C. curtus tidligst observert 48 timer etter klekking ved 6-8°C (HEEGAARD op. cit.). Disse tidene indikerer hvor lang tid det kan ta før det infektive copepodit-stadiet av de respektive artene opptrer etter klekking og når en potensiell infeksjon kan finne sted. Løsrivning av copepoditter av L. salmonis som hadde festet seg til finmasket duk og deres store evne til å feste seg på nytt i opptil 30 døgn, indikerer at copepodittene har en lang potensiell infiseringsperiode og at de kan i løpet av denne tid foreta reinfisering. Copepoditter som foretok reinfisering gjorde dette først etter å ha blitt fjernet aktivt fra sitt oppholdssted. De ble aldri observert selv å slippe taket, slik at copepodittenes evne til å bytte vert er ukjent. Hos C. curtus er det antatt at de fleste copepodittene finner en vert innen en eller to dager, men selv om verten ikke er funnet innen denne tid, antas det at copepoditten fremdeles en tid framover har energi nok til å finne en og utvikle seg videre (HEEGAARD op. cit.).

De frittlevende larvestadiene av L. salmonis viste tydelig positiv phototaxis som indikerer at de lever planktonisk i de øvre vannmassene. En tid etter 2. ecdysis, vanligvis innen et døgn,

festet de fleste copepodittene seg til den finmaskete duken øverst i den lyseste del av karet. Mest sannsynlig var dette utslag av en kombinert respons av positiv phototaxis og en form for negativ geotaxis betinget av tyngdekraft eller trykk. Dette kan tenkes å ha relevans til vertens atferdsmønster ettersom laks antas å leve pelagisk under sitt opphold i havet (JONES 1972).

Copepodittene av L. salmonis viste også sterk toleranse overfor store temperaturvariasjoner. Det indikerer at de er temmelig hardføre og kan leve i et miljø med store naturlige fluktuasjoner som bl. a. finnes i de øvre vannlag.

WILSON (1905) hevdet at copepodit-larven blir "negativ helio-tropisk" etter 2. skallskifte. Dette mente han kan ha sammenheng med at de fleste artene innen fam. Caligidae som han undersøkte (bl. a. C. rapax, C. bonito og L. edwardsi) infiserer fisk som lever på eller nær bunn, hovedsakelig Gadidae og Pleuronectidae. HEEGAARD (op. cit.) mente også at siden torsk hovedsakelig lever nær bunn, spesielt om dagen, så viser copepodit-larven av C. curtus seg i en viss utstrekning å være "negativ phototropisk," i motsetning til naupliene.

Betydningen av kjemiske stimuli er diskutert i kap. 5.

Copepoditter kan feste seg til døde objekter (bomullsdott og finmasket duk), men de var ikke istand til dannelsen av frontalfilament i laboratoriet. Dette kan indikere at andre adekvate stimuli som sannsynligvis finnes i levende vev er nødvendig for å initiere dannelsen av frontalfilament. LEWIS (1963) fant at copepoditter av L. dissimulatus som var fjernet fra sin vertsfisk (Acanthuridae) var istand til å danne nytt eller regenerere skadet frontalfilament i laboratoriet.

En av grunnene til at kunstig infeksjon av L. salmonis-copepoditter på laksesmolt var mislykket i laboratoriet kan skyldes at larvene ble skylt ut med avløpsvannet før de hadde hatt mulighet til å foreta infisering.

IV. LENGDEVEKST OG FEKUNDITET

1. Innledning

I kap. 4.4 er lengden av en ikke-kontraktil del av kroppen, cephalothorax, målt for å beskrive variasjoner i kroppslengde hos adulte L. salmonis.

Fekunditet (= fruktbarhet) er intet entydig begrep. I kap. 4.5 er Winbergs definisjon av fekunditet hos poikiloterme dyr brukt for L. salmonis : "Gjennomsnittlig antall egg pr. kull (mean : number of eggs per brood)" (WINBERG 1971).

RESULTATER

2. Totallengde

Fig. 4.1 viser totallengde av utviklingsstadiene av L. salmonis, fra egg til adult.

Egg og frittlevende larvestadier (N I, N II og Cop) gjennomgikk klekking og utvikling i laboratoriet ved temperaturer mellom 8^o og 11^oC. I tillegg er gitt totallengde av tre copepoditter som ble innsamlet fra MOWI-laks i anlegg Veløy. Målingene av chalimus- og postchalimus-stadiene er basert på ni månedlige innsamlinger av L. salmonis fra MOWI-laks i perioden august 1973 - april 1974. Hos postchalimus-stadiene er totallengde gitt for hvert kjønns vedkommende. I tillegg er gitt totallengde av adulte L. salmonis fra vill laks, som ble innsamlet i juni og juli 1973.

Middelverdi og ekstremverdier er gitt i mm for alle stadienes vedkommende. I tillegg er 95% konfidensintervall gitt for postchalimus-stadiene. Som forutsetning er antatt at måledataene er normalfordelte og uavhengige innen hver prøve.

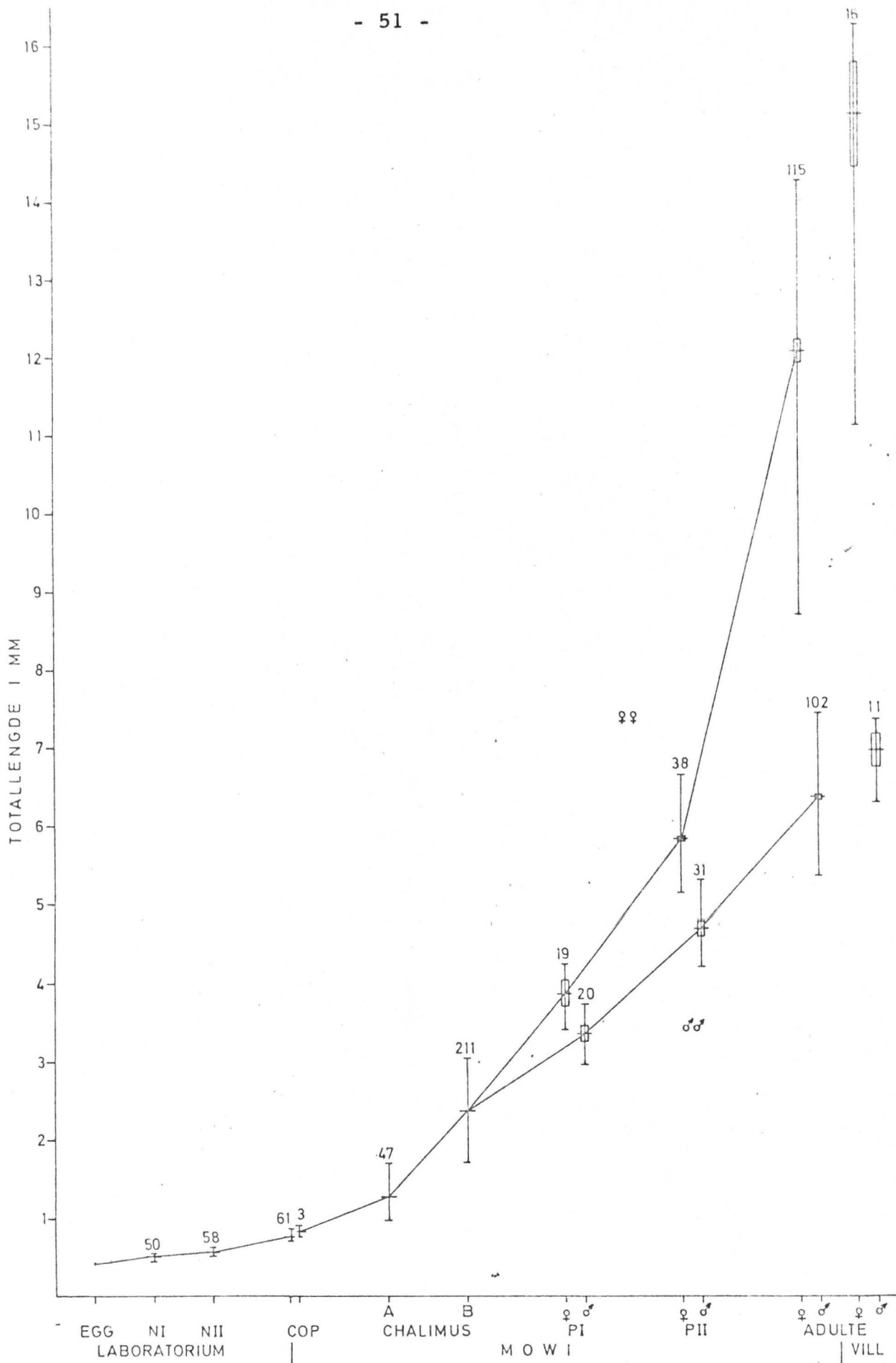


Fig. 4.1. viser totallengde av de ulike stadiene av *L. salmonis* fra ulike oppvekstmiljøer. Middelerdi og ekstremverdier er gitt i mm, samt antall individer målt er gitt for alle stadienes vedkommende. For postchalimus-stadiene er også 95% konfidensintervall angitt.

Fig. 4.1 viser at det er en liten økning av total lengde fra N I til N II. For copepodit-stadiet er økningen mer markant. Copepoditten har metamorfosert og gjennomgått en tydelig lengdeøkning fra N II.

Hos P I opptrer for første gang en tydelig kjønnsdifferensiering. Genitalkompleksets form og ekstremitetenes struktur utgjør de største forskjellene.

I alle postchalimus-stadiene er hunnene større enn hannene, og størrelsesforskjellen mellom kjønnene øker med stadienes alder. Den største individuelle lengdeøkningen finner sted hos hunner fra P II til adult.

Ved bruk av t-test ble det vist at adulte individer av L. salmonis fra vill laks var signifikant større enn tilsvarende fra MOWI-laks på 1%-nivå ($t_{\text{♀♀}} = 12,95$, $t_{\text{♂♂}} = 4,80$).

3. Lengde av cephalothorax og genitalkompleks.

Fig. 4.2, A og B viser lengde av cephalothorax og genitalkompleks hos postchalimus-stadiene for henholdsvis hunner og hanner av L. salmonis. Middelerverdi, ekstremverdier og 95% konfidensintervall er gitt i mm.

Fig. 4.2 viser at cephalothorax er lengre enn genitalkomplekset hos individer av samme stadium og kjønn.

Fig. 4.2 viser også at lengde av cephalothorax og genitalkompleks viser økende tendens med alderen av postchalimusstadiene hos begge kjønn. Mest markert er økningen i størrelse av genitalkomplekset hos hunnene fra P II til det adulte stadiet. Noenlunde samme økning ble funnet i total lengde hos tilsvarende stadier, som vist i fig. 4.1.

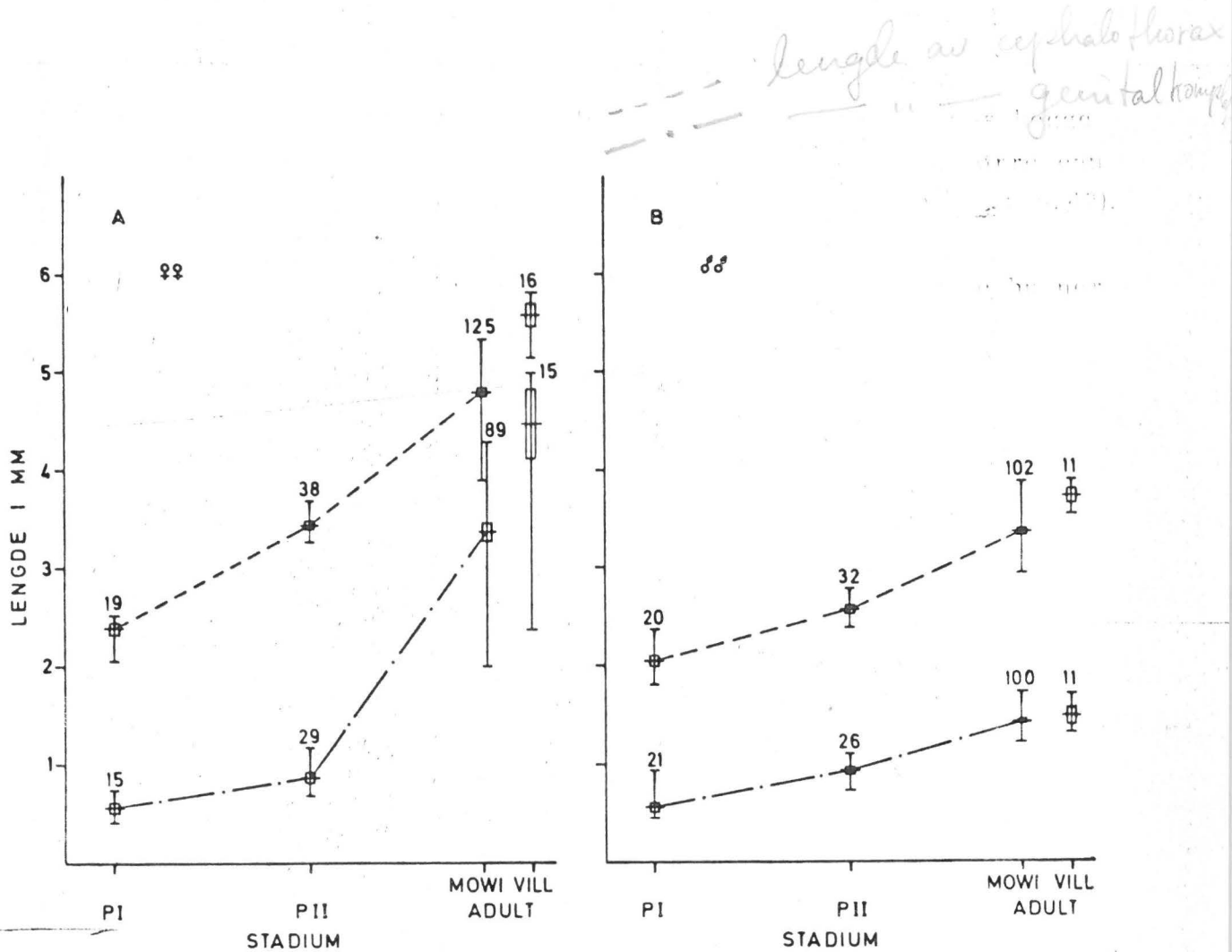


Fig. 4.2. viser lengde av cephalothorax og genitalkompleks hos postchalimus-stadiene av L. salmonis for A. hunner og B. hanner. Middelerverdi, ekstremverdier og 95% konfidensintervall er gitt i mm. Antall individer målt er gitt som indeks over hver prøveserie.

I likhet med totallengde var lengde av cephalothorax hos begge kjønn av adulte L. salmonis fra vill laks signifikant større enn tilsvarende fra MOWI-laks på 1%-nivå ($t_{♀♀} = 15,21$, $t_{♂♂} = 6,49$).

Genitalkomplekset var også signifikant større hos adulte hunner fra vill laks enn fra MOWI-laks på 1%-nivå ($t = 8,57$).

4. Variasjoner i lengde av cephalothorax

Fig. 4.3 viser sammenhengen mellom lengde av cephalothorax og total lengde for hvert kjønn av postchalimus-stadiene av L. salmonis. Adulte hunner ble behandlet separat fordi de gjennomgikk en økning i størrelse av genitalkomplekset fra umoden til kjønnsmoden tilstand. Hvert punkt i fig. 4.3 angir et individ. Regresjonslinjene for punktene som beskriver sammenhengen mellom lengde av cephalothorax og total lengde hos L. salmonis er beregnet for henholdsvis adulte hunner ($Y = 3,53X - 4,89$), preadulte hunner ($Y = 1,80X - 0,36$) og postchalimus-hanner ($Y = 2,21X - 1,12$).

Fig. 4.3 viser at det er en meget god korrelasjon mellom lengde av cephalothorax og total lengde hos hanner tilhørende de tre postchalimus-stadiene ($r = 0,99$, $N = 166$) og hos hunner tilhørende de to preadulte stadiene ($r = 0,98$, $N = 55$).

Hos adulte hunner var korrelasjonen mellom lengde av cephalothorax og total lengde noe dårligere enn for de andre stadienes vedkommende, men signifikant forskjellig fra null på 1%-nivå ($r = 0,86$, $N = 104$).

Den gode korrelasjonen mellom lengde av cephalothorax og total lengde indikerer at cephalothorax er et pålitelig mål til å beskrive lengdevariasjoner hos postchalimus-stadiene av L. salmonis.

Fig. 4.4. B viser lengde av cephalothorax hos adulte hunner av L. salmonis fra september 1973 - april 1974 og adulte hanner fra august 1973 - april 1974. Middelerdi, 95% konfidensintervall og ekstremverdier i mm, samt antall individer som er målt, er gitt for hver prøve. Som forutsetning er antatt at måledataene i hver prøve er normalfordelte og at L. salmonis ikke gjennomgår flere ecdyses etter å ha nådd det adulte stadiet.

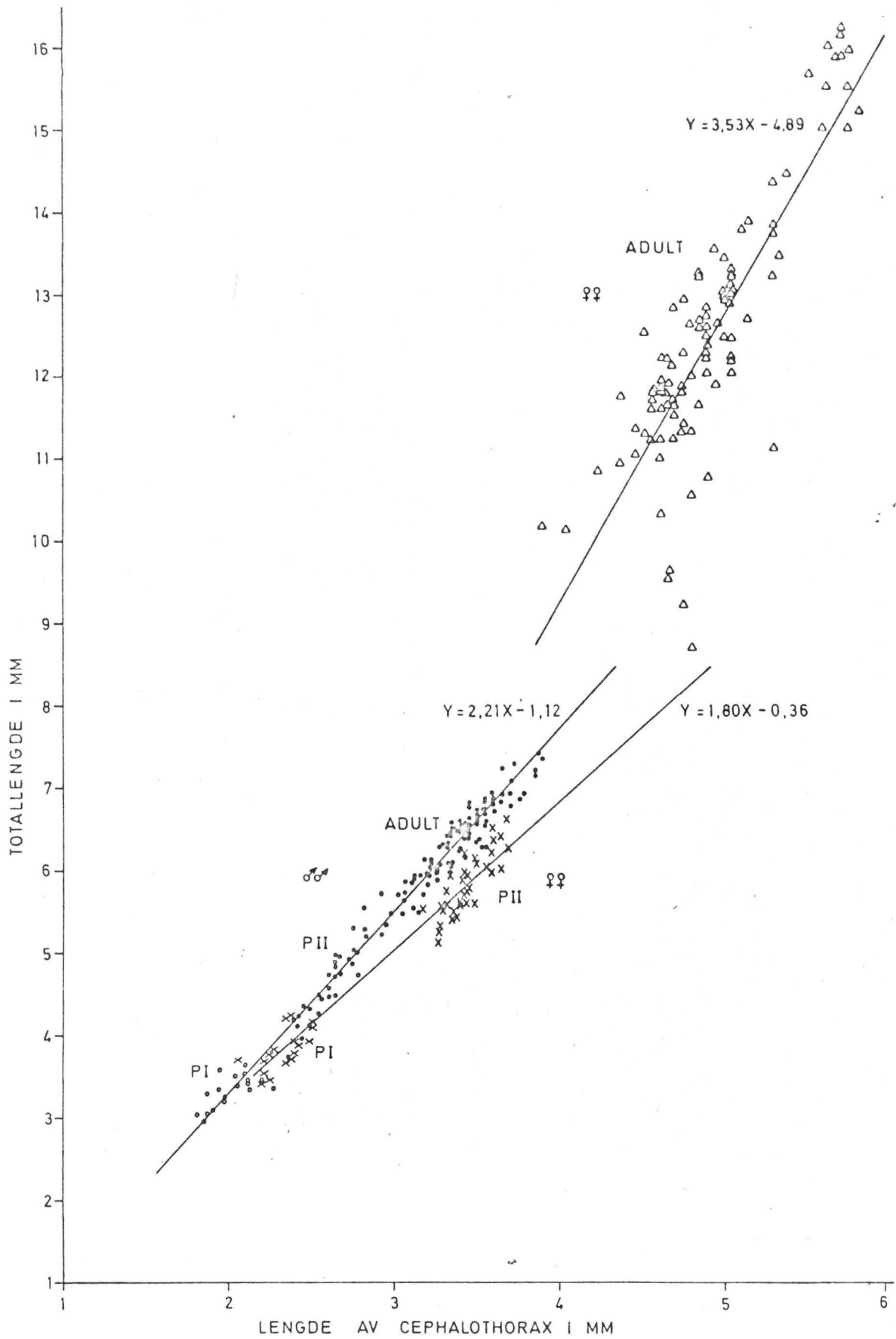


Fig. 4.3. Totallengde plottet mot lengde av cephalothorax hos tilsvarende individ av postchalimus-stadiene av L. salmonis. Regresjonslinjer beregnet for henholdsvis adulte hunner (Δ), preadulte hunner (x) og postchalimus-hanner [P I (○), P II (●) og ADULT (●)] .

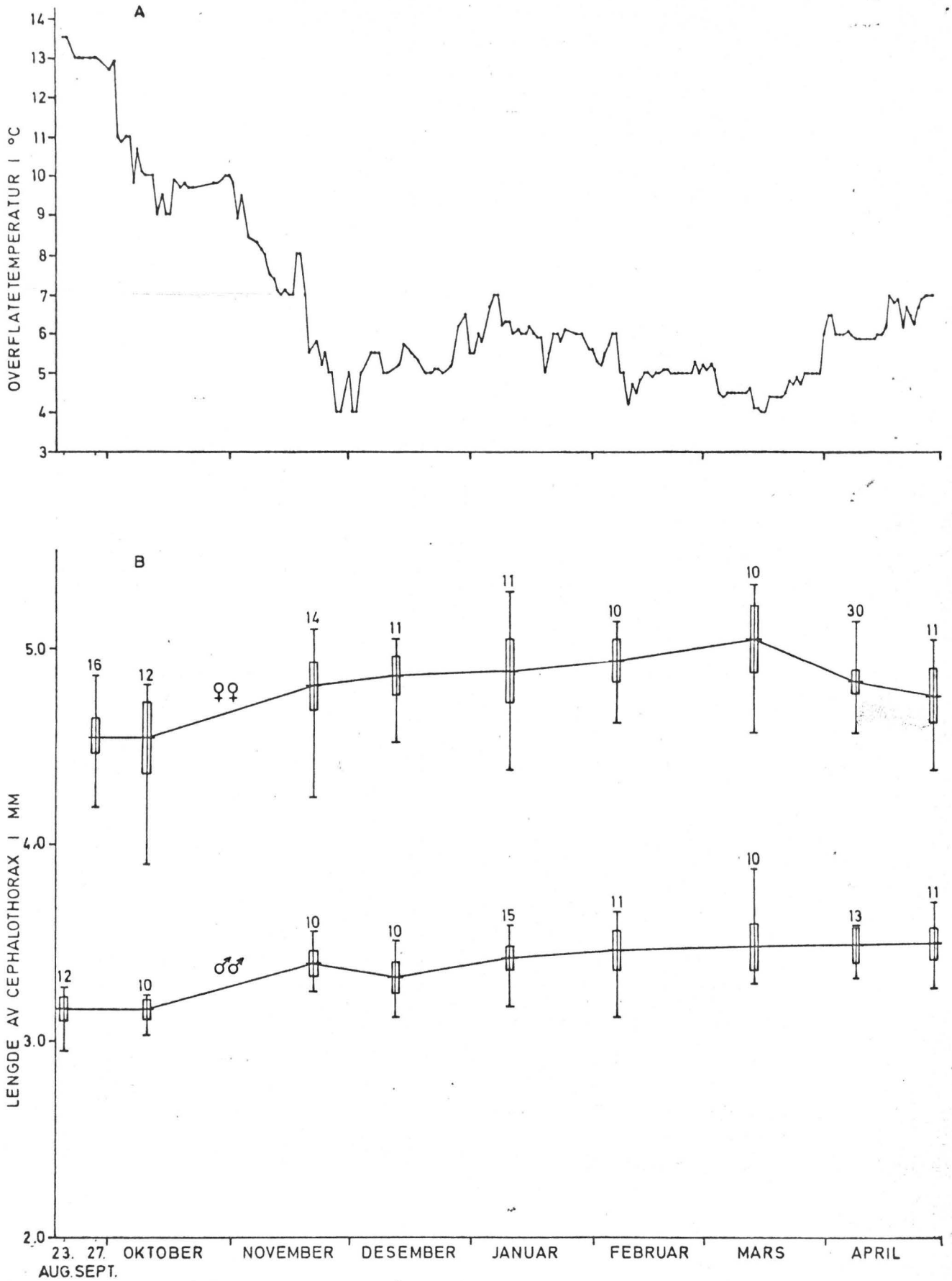


Fig. 4.4. A. viser sjötemperaturen målt i overflaten i anlegg Veløy (samme som fig. 2.4). B. viser sesongvariasjoner i lengde av cephalothorax hos adulte hunner (♀♀) og hanner (♂♂) av L. salmonis gjennom undersökelsesperioden. Middelerdi, 95% konfidensintervall og ekstremverdier er gitt. Indeks angir antall L. salmonis som ble målt i hver prøve.

Sjøtemperaturen i overflatevann i anlegg Veløy er også gitt for den samme perioden og vist i fig. 4.4.A.

Fig. 4.4.A og B indikerer at individer med minste lengde av cephalothorax, de minste individene, ble funnet i prøvene som ble tatt om sensommeren og høsten ved de høyeste temperaturene, mens de største individene viste seg i prøvene om våren ved de laveste temperaturene. Samme forhold ble funnet hos begge kjønn.

Tolking av fig. 4.4.B må imidlertid skje med forsiktighet. Den store spredningen innen de enkelte prøvene kan antyde at prøvene inneholdt adulte individer med forskjellig bakgrunn, som blant annet oppvekst til forskjellig tid og under ulike betingelser.

5. Fekunditet

Antall egg i eggsekkene pr. hunn ble beregnet for et tilfeldig utvalg av uskadde, kjønnsmodne hunner av L. salmonis fra henholdsvis MOWI-laks og vill laks for perioden oktober 1973 - april 1974. Resultatene er vist i tab. 4.1 og 4.2.

Tab. 4.1 viser antall egg i eggsekkene pr. hunn hos L. salmonis fra MOWI-laks. N = antall kjønnsmodne hunner med eggsekker målt. \bar{F} = gjennomsnittlig antall egg i eggsekkene pr. hunn. Ekstremverdiene = største og minste antall egg i eggsekkene pr. hunn. SD(F) = standardavvik av F.

Dato	N	\bar{F}	SD(F)	Ekstremverdier	
10. okt.	2	448,0		251	- 645
21. nov.	5	643,9		516	- 810
12. des.	6	455,3		300	- 660
10. jan.	4	824,2		637	- 1001
6. feb.	10	659,7		432	- 823
13. mars	10	646,9		343	- 865
28. april	11	439,4		232	- 560
Okt. -April:	48	584,3	186,9	232	- 1001

Tab. 4.2 viser antall egg i eggsekkene pr. hunn hos kjønnsmodne L. salmonis fra vill laks. Symbolforklaring er som for tab. 4.1.

Dato	N	\bar{F}	SD(F)	Ekstremverdier
26. juni	12	1120,9	274,3	333 - 1445

Det er ikke noe i tab. 4.1 som indikerer at sesongvariasjoner i fekunditet opptrer hos L. salmonis gjennom innsamlingsperioden. Antall målinger i hver prøve er for få og de individuelle variasjonene for store til å finne noen tydelig tendens. Det gjennomsnittlige antall egg i eggsekkene pr. hunn ble derfor beregnet for innsamlingsperioden oktober-april basert på 48 eggsekk-målinger, med standardavvik angitt.

Tab. 4.2 viser at L. salmonis fra vill laks fanget i juni hadde gjennomsnittlig flere egg i eggsekkene enn L. salmonis fra MOWI-laks. Forskjellen var signifikant på 1%-nivå ($t = 8,06$).

Korrelasjonskoeffisienten som uttrykker sammenhengen mellom totallengde og antall egg i eggsekkene pr. hunn hos L. salmonis var positiv og signifikant forskjellig fra null på 1%-nivå ($r = 0,61$, $N = 60$). Det indikerer at antall egg i eggsekkene pr. hunn øker med økende individstørrelse.

I laboratoriet produserte kjønnsmodne hunner av L. salmonis tre par eggsekker i perioden juni-august 1973, men det er sannsynlig at den totale eggproduksjonen gjennom livet er flere enn tre par eggsekker.

DISKUSJON

Resultatene viser at forskjellene i størrelse mellom hunner og hanner øker med alderen av postchalimus-stadiene hos L. salmonis. Den store økningen i totallengde hos hunnene fra P II til det adulte stadiet skyldes i vesentlig grad størrelsen av genitalkomplekset som øker fra umoden til kjønnsmoden tilstand. Dette bidro også til at korrelasjonen mellom lengde av cephalothorax og totallengde hos adulte hunner var noe dårligere ($r = 0,86$) enn mellom tilsvarende lengde av genital-kompleks og totallengde ($r = 0,94$), men begge korrelasjonskoeffisientene var signifikant forskjellige fra null på 1%-nivå. Tilsvarende ble også observert av BOXSHALL (1974 c), som fant at adulte hunner av L. pectoralis gjennomgår en mindre metamorfose av genitalkomplekset fra "pre"- til "postgravid" tilstand, som medfører en økning av totallengden.

KABATA (1973) sa at totallengden hos adulte hunner av L. salmonis varierer fra 7,4 til 18,2 mm, og hos adulte hanner fra 5,0 til 7,1 mm. Dette var også i overensstemmelse med mine målinger med unntak av én hann på 7,4 mm fra vill laks.

Den gode korrelasjonen mellom lengde av cephalothorax og totallengde hos postchalimus-hanner ($r = 0,99$), preadulte hunner ($r = 0,98$) og adulte hunner ($r = 0,86$) viser at lengde av cephalothorax er en pålitelig parameter til å beskrive lengdevariasjoner av postchalimus-stadiene av L. salmonis når individene er identifisert til stadium og kjønn.

Hvilke faktorer som er mest avgjørende for de markerte variasjonene i lengde av cephalothorax hos adulte L. salmonis er ukjent. Av de abiotiske parametrene er bare overflatetemperaturen i sjøen kjent. Det lar seg imidlertid vanskelig gjøre å beregne korrelasjonskoeffisienten for sammenhengen mellom sjøtemperatur og lengde av cephalothorax hos L. salmonis, da

temperaturen i den aktuelle vekstperiode er ukjent som følge av at utviklingstid og varigheten av det adulte stadiet er ukjent. Måleresultatene tyder imidlertid på at temperaturen utgjør et vesentlig bidrag til de observerte variasjonene i lengde av cephalothorax, idet innslaget av større individer i prøvene økte med lengden av den kaldeste perioden.

Adulte L. salmonis fra vill laks var også større enn tilsvarende individer fra MOWI-laks. Etter all sannsynlighet har L. salmonis fra vill laks oppholdt seg i et miljø med lavere temperatur og høyere saltholdighet på den ville laksens beite- og oppvekstområder enn tilsvarende som ble registrert i anlegg Veløy.

KINNE (1963) pekte også på hvilken stor rolle temperatur og saltholdighet spiller i det marine miljø og mente at disse parametrene burde undersøkes sammen. Det er imidlertid kjent at mange marine evertebrater oppnår økt sluttstørrelse i de kaldere delene av utbredelsesområdet. Hos de fleste poikiloterme dyr vil lave temperaturer gi langsom vekst, stor sluttstørrelse og sen kjønnsmodning, mens høye temperaturer på sin side vil gi hurtigere vekst, mindre sluttstørrelse og tidligere kjønnsmodning (KINNE op. cit.).

KABATA (1973) antok at størrelse av arter tilhørende fam. Caligidae påvirkes av både individenes alder, vertens natur og geografiske utbredelse.

BOXSHALL (1974c) mente at det hos L. pectoralis opptrer en alternering av generasjoner med en hurtigvoksende sommergenerasjon og en seintvoksende vintergenerasjon. En tilsvarende alternering av generasjoner av L. salmonis på MOWI-laks er lite trolig ut fra observert lengde av cephalothorax (fig. 4.4.B) og antall egg i eggsekkene (tab. 4.1) for perioden august 1973 - april 1974.

V. INFEKSJON PÅ LAKS

1. Innledning

Infeksjonsgrad og -intensitet gir ikke noe fullstendig svar på hvordan parasitter er fordelt i en vertspopulasjon. Hvis frekvensen av verter med forskjellig antall parasitter er beregnet, kan en standard teoretisk fordeling svært ofte tilpasses. Dette kan gi grunnlag for sammenlikninger mellom infeksjoner til forskjellig tid, forskjellig sted eller mellom forskjellige arter av parasitter (LI & HSÜ 1951). Flere forfattere har vist at negativ binomialfordeling er velegnet til å beskrive fordelinger av både ento- og ektoparasitter i en vertspopulasjon (CROFTON 1971, PENNYCUICK 1971, BOXSHALL 1974 e).

I kap. 5.4 er negativ binomialfordeling brukt for å beskrive frekvensfordelingen av antall L. salmonis pr. laks i en populasjon av vill laks.

RESULTATER

2. Infeksjonsgrad og -intensitet

Før den egentlige undersøkelsen tok til i MOWI's anlegg Veløy i august 1973, ble det utført noen innledende undersøkelser gjennomsnittlig en gang i måneden fra januar til august samme år, samme sted og med samme fangstmetodikk. I denne perioden var et lite antall av de undersøkte laksene (< 10%) infisert med L. salmonis, og det var sjelden observert mer enn 1-2 parasitter på hver av de infiserte laksene. Fra juli/august ble de første tegn registrert som muligens kunne tyde på at et angrep ville bygge seg opp i anlegg Veløy. I midten av august var 8 av 12 undersøkte laks infisert med 1-2 L. salmonis i gjennomsnitt pr. laks.

Fig. 5.1.A viser hvor stor del av de undersøkte laksene i prosent som var infisert med L. salmonis i hver prøve, fra august til juni, dvs. infeksjonsgraden. For hver prøve er gitt antall laks som er undersøkt. For de to første prøvene er kun infeksjonsgraden kjent (stiplet forbindelseslinje). Den heltrukne linjen forbinder sammenlignbare prøver tatt fra samme laksepopulasjon. De to siste prøvene av "støinger" og smolt (åpne ringer) vil bli behandlet separat. Nærmere omtale av fig. 5.1.A følger i teksten.

Fig. 5.1.B viser middelerdi og ekstremverdier av antall L. salmonis pr. laks i hver prøve, dvs. infeksjonsintensiteten. I august er bare den midlere infeksjonsintensitet kjent.

Fig. 5.1.C viser variansen av antall L. salmonis pr. laks for hver prøve. Variansen er gitt i logaritmisk skala.

Fig. 5.1.A viser at infeksjonsgraden økte fra undersøkelsene startet i august og fram til oktober/november da samtlige av de undersøkte laksene var infisert. Dette varte ved så lenge undersøkelsene sto på, fram til mai 1974.

Fig. 5.1.B indikerer en økende tendens av midlere infeksjonsintensitet fra undersøkelsene startet og fram til mars 1974. Dette må imidlertid tolkes med forsiktighet, da de individuelle variasjonene i hver prøve er store.

Fig. 5.1.B og C viser at varians var større enn middelerdi av antall L. salmonis pr. laks i alle prøvene. Korrelasjonskoeffisienten for sammenhengen mellom varians og middelerdi var også signifikant forskjellig fra null på 1%-nivå ($r = 0,84$).

Fig. 5.1.C viser at variansen var størst i november, desember og april. Særlig i november og desember var det et relativt stort innslag av kjønnsmodne laks i prøvene. Disse ga inntrykk av å være sterkere infisert enn de umodne laksene i samme prøve (app. tab. 1) og gir derfor det største bidraget til den høge variansen.

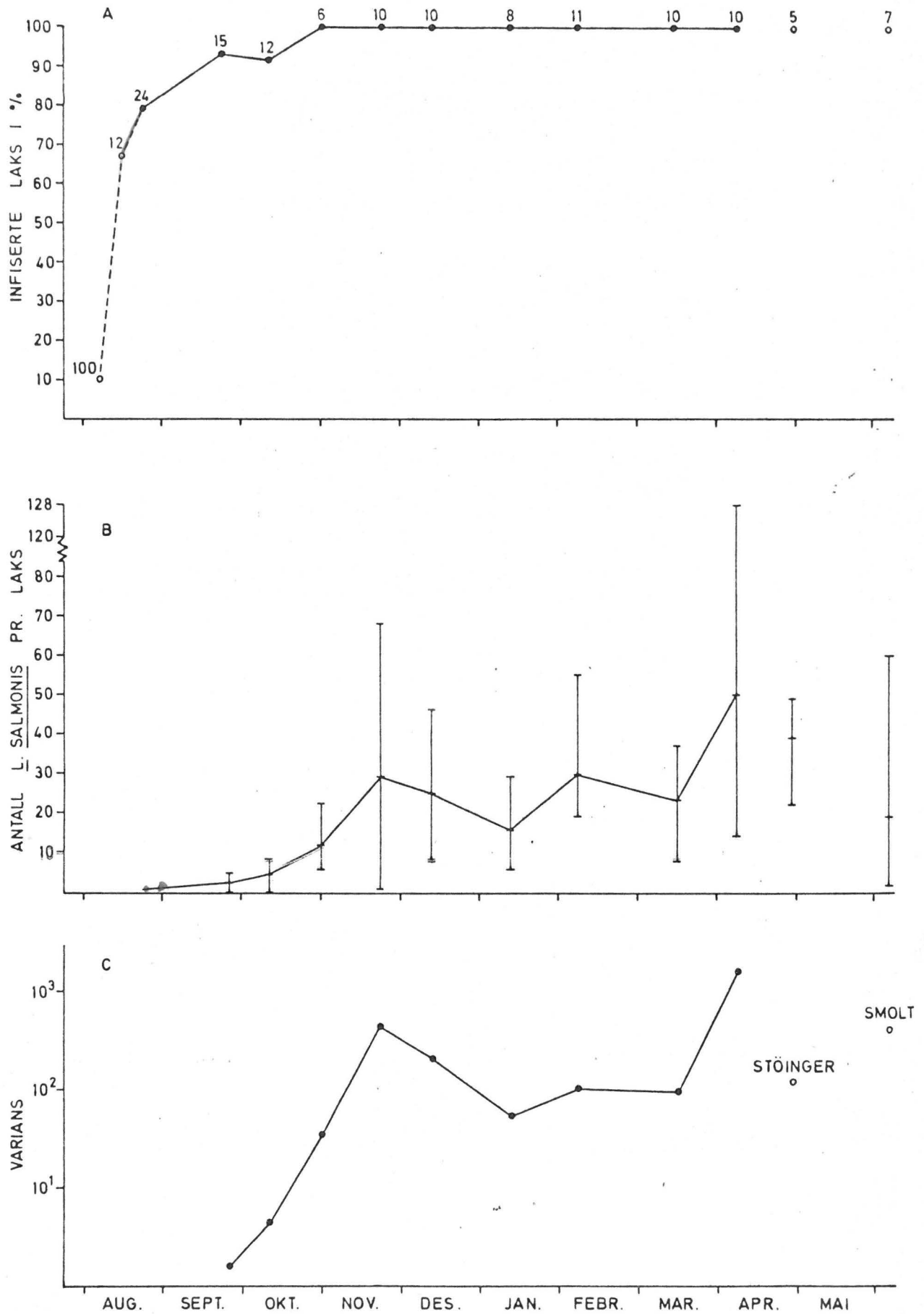


Fig. 5.1. Infeksjon av *L. salmonis* på MOWI-laks i anlegg Veløy. A. Infeksjonsgrad i % B. Infeksjonsintensitet (antall *L. salmonis* pr. laks). Middelverdi og ekstremverdier er gitt for hver prøve. C. Varians av antall *L. salmonis* pr. laks, gitt i logaritmisk skala. Undersøkellesperioden var aug.(1973)-april(1974)

Den høge variansen i april skyldes hovedsakelig to relativt sterkt infiserte laks som inngikk i prøven, den ene kjønnsmoden hann og den andre umoden (app. tab. 1).

Ved bruk av Mann-Whitney's ensidige U-test ble kjønnsmodne laks funnet å være sterkere infisert enn umodne på 5%-nivå, med signifikanssannsynligheter på henholdsvis 0,005 og 0,033 for november og desember.

Kjønnsmodne laks ble også funnet å ha lavere kondisjonsfaktor enn umodne på 1%-nivå, med signifikanssannsynligheter på henholdsvis 0,01 og 0,008 for november og desember.

De kjønnsmodne laksene som forekom sporadisk i de seinere prøvene var altfor få til å kunne avgjøre om de kjønnsmodne var sterkere infisert enn de umodne laksene i samme prøve.

Hos MOWI-laks var Spearman's korrelasjonskoeffisient, r_s , som uttrykker sammenhengen mellom kondisjonsfaktor og infeksjonsintensitet i perioden 21. november 1973 - 28. april 1974 negativ, men ikke signifikant forskjellig fra null på 5%-nivå ($r_s = -0,207$, $t = 1,68$, $N = 64$). Det indikerer at det er liten sannsynlighet for sammenheng mellom vertens kondisjonsfaktor og infeksjonsintensitet av L. salmonis på MOWI-laks i nevnte tidsrom.

Tab. 5.1 er vist for å anskueliggjøre forskjellene i infeksjonsintensitet i absolutte tall mellom kjønnsmodne og umodne laks i november og desember.

Tab. 5.1 viser antall L. salmonis pr. laks og totalantall L. salmonis på kjønnsmodne og umodne laks i november og desember.

Dato	21. november		12. desember	
Laks	umodne	kjønns- modne	umodne	kjønns- modne
Totalantall <u>L. salmonis</u>	91	198	124	123
Antall laks	6	4	7	3
Antall <u>L. salmonis</u> pr. laks	15,2	49,5	17,7	41,0

Tab. 5.1 viser at de kjønnsmodne laksene i gjennomsnitt var infisert med mer enn dobbelt så mange L. salmonis som umodne laks.

I november ble en kjønnsmoden hann-laks med overlegg plukket ut som følge av at denne var sterkt infisert av L. salmonis og inngår derfor ikke i den statistiske behandlingen av dataene. Den hadde 152 L. salmonis, som var det høyeste antallet ekto-parasitter som overhodet ble registrert på noen enkelt laks i anlegg Veløy. Fiskens kondisjonsfaktor var 0,749 som ikke var signifikant forskjellig fra kondisjonsfaktorene hos de andre kjønnsmodne laksene i samme prøve.

I januar ble en sterkt skadet laks som svømte apatisk nær sjøoverflaten fanget med håv. Denne viste seg å være en kjønnsmoden hann. Den var også sterkere infisert (46 L. salmonis) enn de umodne laksene som ble undersøkt samtidig, men kan ikke direkte sammenlignes med disse siden den ble fanget på en annen måte.

I februar ble en kjønnsmoden hann-laks plukket ut med overlegg og inngår derfor ikke i noen beregninger. Den var infisert med 71 L. salmonis, som var det høyeste antallet som

ble registrert på noen laks i februar. Samme dag inngikk to utgytte laks blant de tilsammen 10 i prøven. Disse var iferd med å restitueres etter gyting. Deres kondisjonsfaktor var fortsatt lavere enn hos de umodne, mens antall L. salmonis pr. laks ikke var forskjellig (se app. tab. 1).

I mars og april inngikk henholdsvis en og to kjønnsmodne laks i prøvene uten at disse viste tegn til å være sterkere infisert enn de umodne.

Den 28. april ble fem "støinger", som var restituert etter gyting undersøkt. Denne prøven kan ikke direkte sammenlignes med de andre siden støingene var blitt holdt sammen i mær i flere uker før de ble tatt opp med håv. Innfangingsmetoden var også forskjellig fra de tidligere prøvene. Antall L. salmonis pr. laks var ikke høgere for støingene enn for de andre prøvene, som vist i fig. 5.1.B.

I juni ble sju laksesmolt som var utsatt i sjø fire uker tidligere, undersøkt. Infeksjonsintensiteten viste stor spredning som vist i fig. 5.1.B og C. Den varierte mellom 2-60 L. salmonis pr. smolt, med et midlere antall på 19.

Infeksjonsgrad og -intensitet av L. salmonis på vill laks er vist i fig. 5.2. Forklaring av figurene 5.2.A, B og C er den samme som for fig. 5.1.A, B og C. Fangstredskap og antall undersøkte laks er angitt for hver prøve.

Fig. 5.2.A viser at blant de undersøkte laksene fra drivgarns- og kilenotfangster, var infeksjonsgraden høg i samtlige prøver.

Fig. 5.2.B og C viser at varians var større enn middelerdi i alle prøvene av L. salmonis på vill laks. Korrelasjonskoeffisienten som uttrykk for sammenhengen mellom varians og middelerdi var ikke signifikant forskjellig fra null på 5%-nivå ($r = 0,43$), som indikerer at det ikke er noen tydelig sammenheng mellom varians og midlere infeksjonsintensitet av L. salmonis på vill laks.

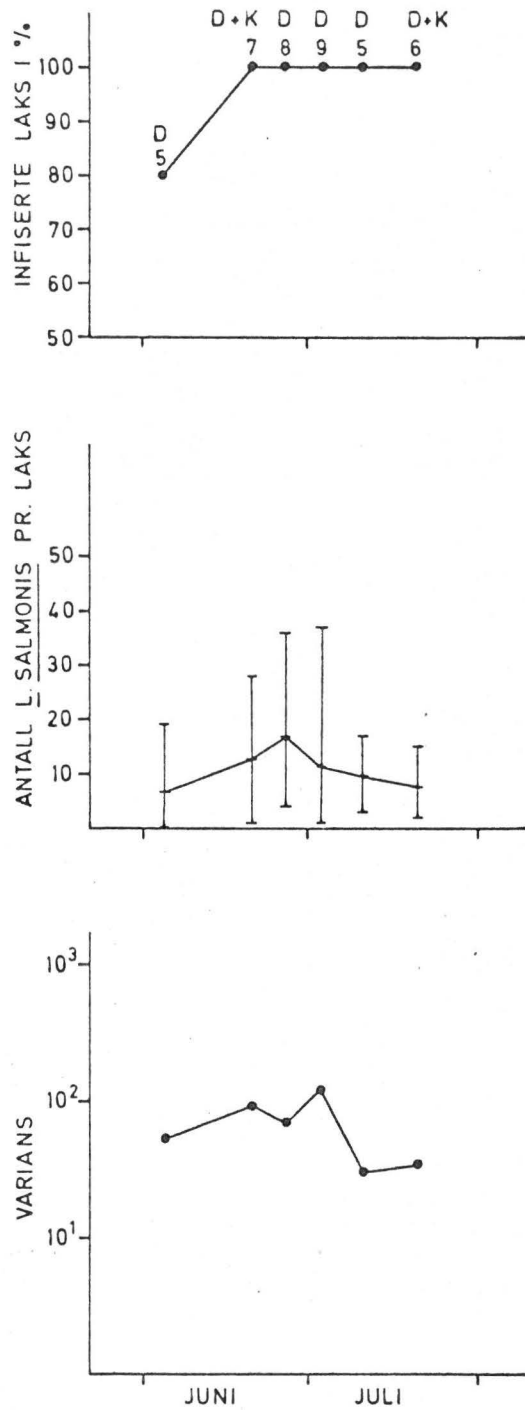


Fig. 5.2. Infeksjon av *L. salmonis* på vill laks.
A. Infeksjonsgrad (%) B. Infeksjonsintensitet (antall *L. salmonis* pr. laks) C. Varians av antall *L. salmonis* pr. laks i hver prøve. Prøvene er tatt med drivgarn (D) og kilenot (K) i perioden 4. juni - 20. juli 1973. Indeks angir antall laks i hver prøve.

3. Prosentvis fordeling av stadier og kjønn

Fig. 5.3.A-O viser den prosentvise fordelingen av stadier og kjønn av L. salmonis i hver prøve av MOWI-laks.

Fig. 5.3 viser at copepodit-stadiet svært sjelden ble observert. Bare i perioden mars-juni ble copepoditter uten frontalfilament funnet og de utgjorde alltid et lite antall. Chalimus-stadier ble funnet i samtlige prøver med ch B alltid i større mengde enn ch A. Preadulte og adulte individer ble også funnet i samtlige prøver med adulte som det dominerende stadiet i de fleste prøvene. Begge kjønn var også representert i de fleste prøvene i omtrent samme relative forhold.

I august (fig. 5.3.A) utgjorde det adulte stadiet ikke den samme dominerende rolle som i de fleste andre prøvene. Kjønnfordelingen viste også en overvekt av hanner (84% hanner). Dette må imidlertid tolkes med forsiktighet på grunn av det lille antall individer (N = 23) som prosentfordelingen var basert på. Chalimus-stadiene utgjorde samtidig en relativ stor andel av det totale individantallet. Ved tilfeldig observasjon ca. en uke tidligere (14. august) var en tredjedel (4 av 12) av de undersøkte laksene infisert med en eller flere copepoditter uten frontalfilament, gjennomsnittlig 1-2 copepoditter pr. vert.

Fig. 5.3.E, F, G og H viser at i november og desember var den prosentvise fordelingen av stadier og kjønn av L. salmonis ikke vesentlig forskjellig for kjønnsmodne og umodne laks. Infeksjonsintensiteten var derimot signifikant høyere hos kjønnsmodne enn hos umodne laks, som nevnt i kap. 5.1.

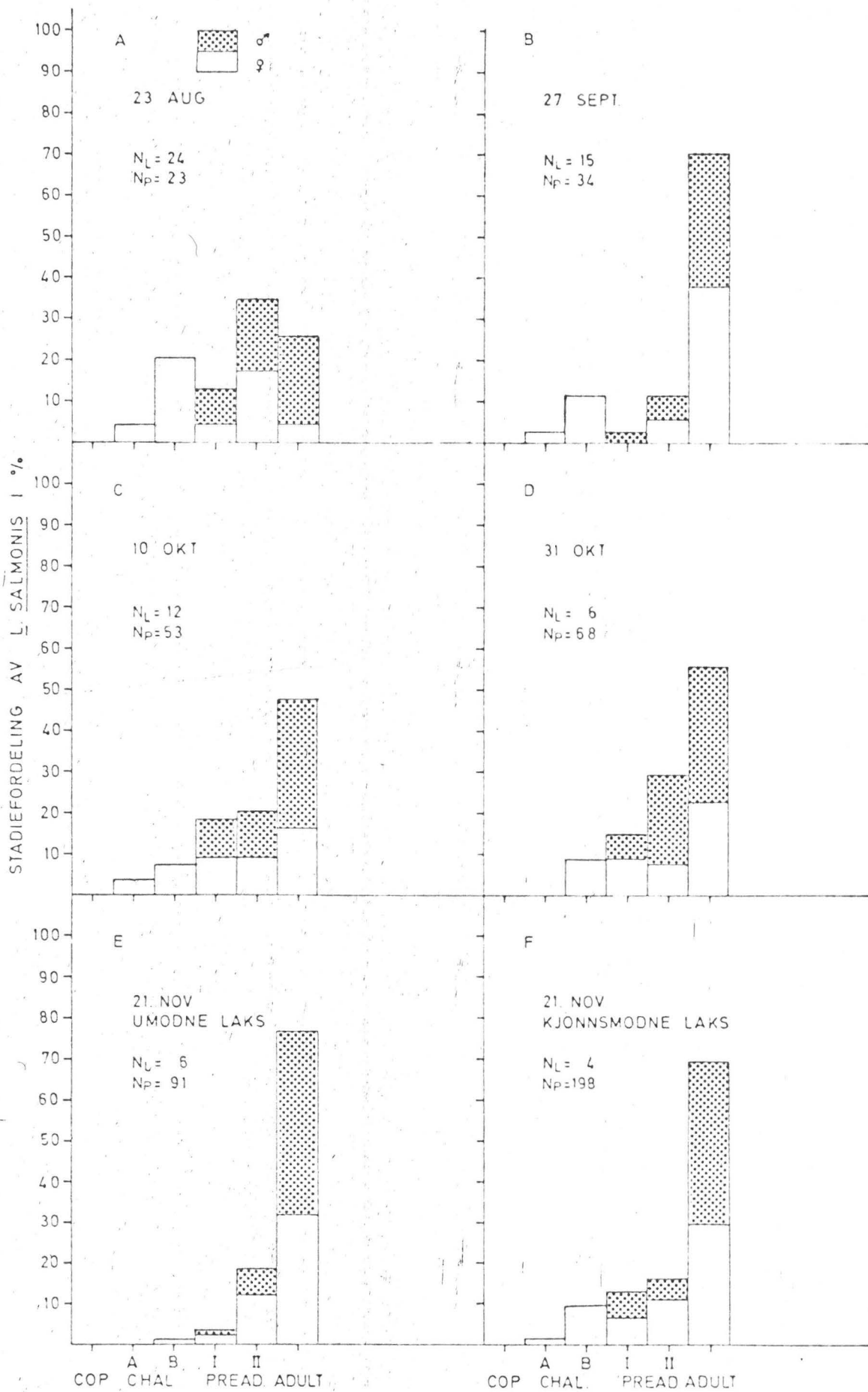


Fig. 5.3. Prosentvis stadie- og kjønnsfordeling av L. salmonis på MOWI-laks, gitt for hver prøve.
 N_L = antall laks i hver prøve. N_P = totalantall L. salmonis i hver prøve. Utfyllende figurforklaring i teksten.

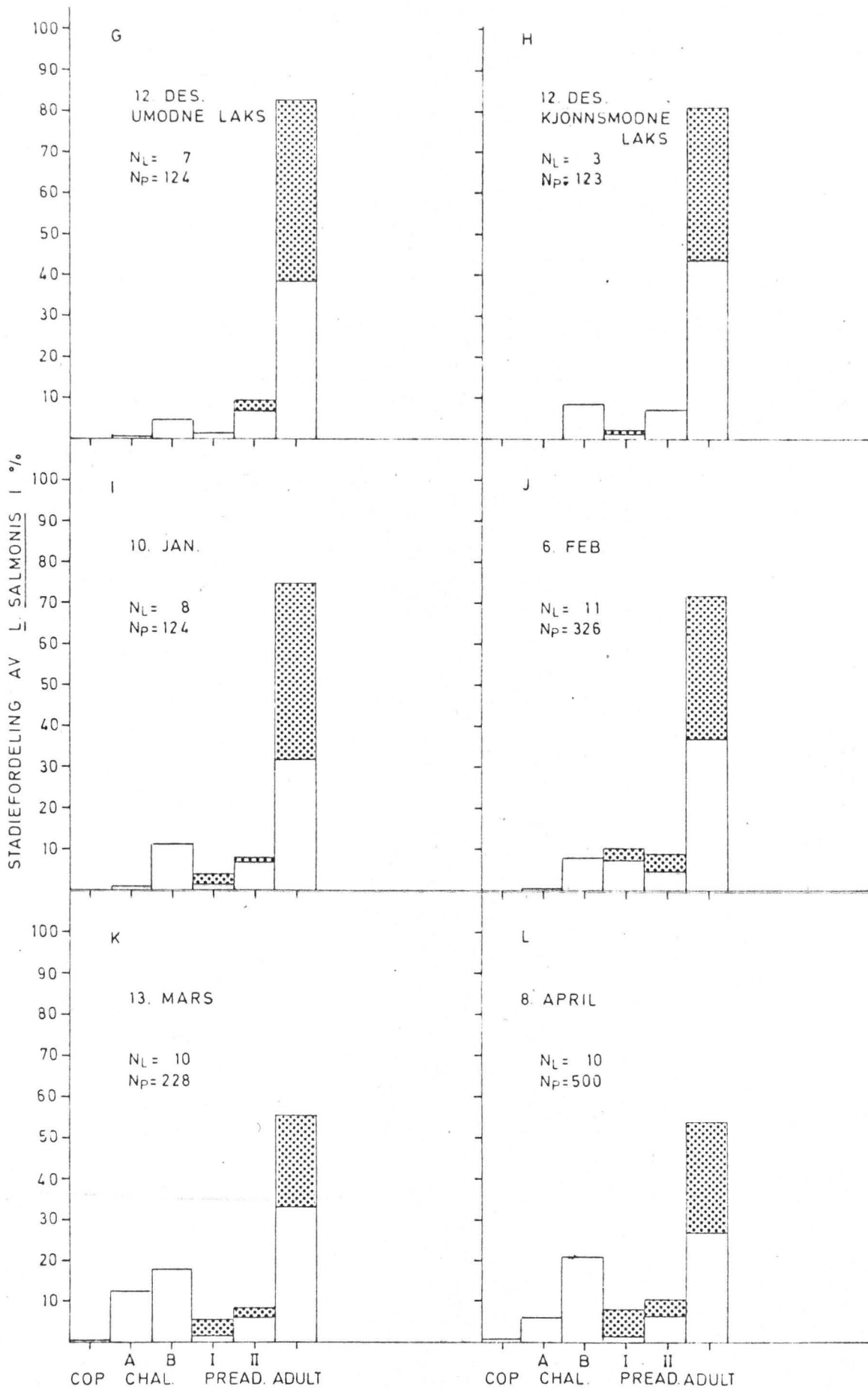


Fig. 5.3. forts.

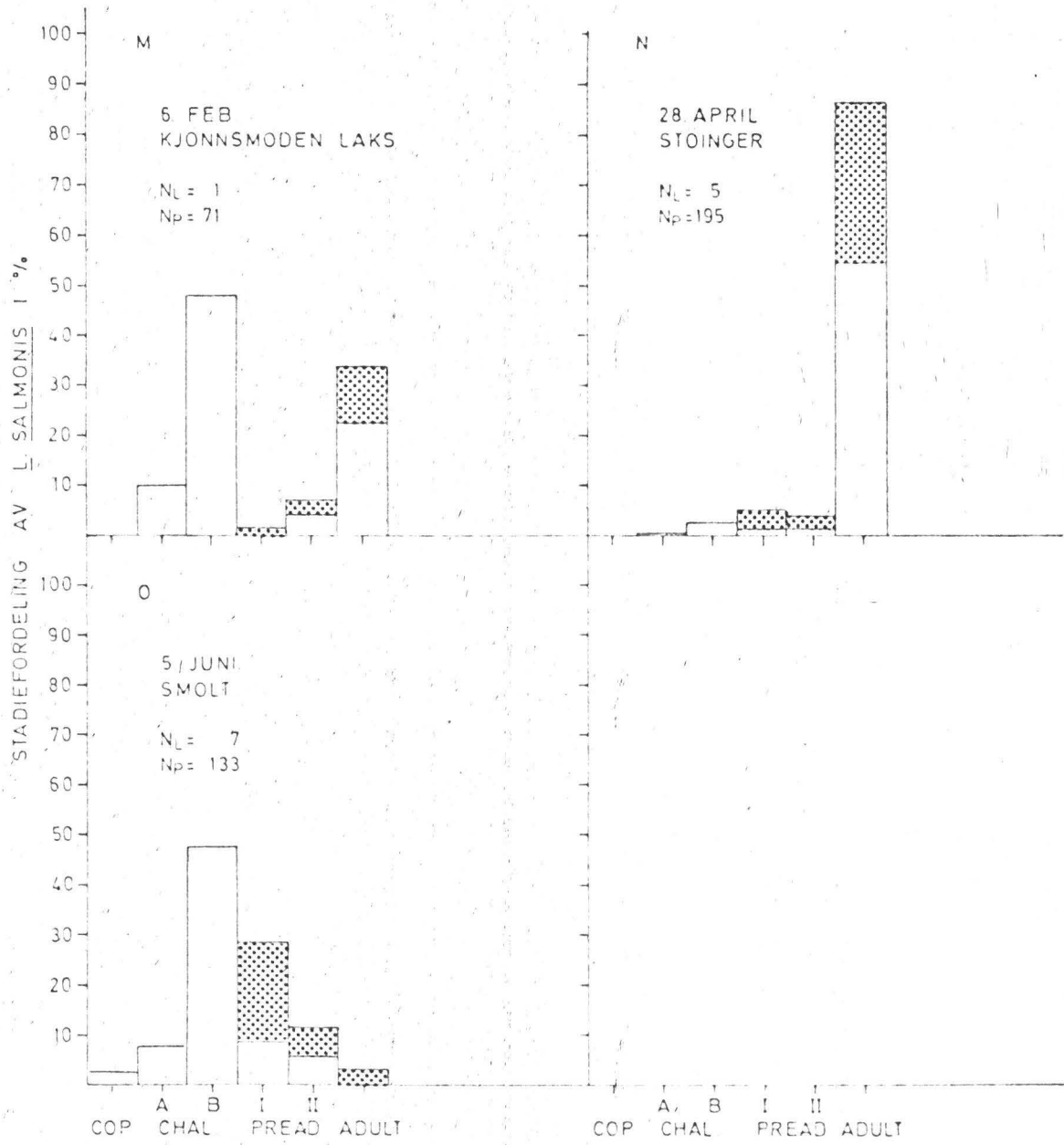


Fig. 5.3. forts.

Fig. 5.3.K viser at den prosentvise stadiefordelingen av L. salmonis på en kjønnsmoden hann-laks som var fanget i februar, viste et noe annet fordelingsmønster enn på de andre laksene som var fanget til samme tid. Den var infisert med et større antall L. salmonis enn noen av de øvrige laksene i prøven. Chalimus-stadiene utgjorde også en relativt stor prosentvis andel på den kjønnsmodne laksen sammenlignet med de fleste andre prøvene, mens adulte L. salmonis utgjorde en tilsvarende mindre prosentvis andel.

Fig. 5.3.N viser at den prosentvise stadiefordelingen av L. salmonis på fem "støinger" ikke skilte seg vesentlig ut fra de fleste andre prøvene der det adulte stadiet dominerte.

Fig. 5.3.O viser at alle de parasittiske stadiene av L. salmonis var representert i prøven av laksesmolt. Chalimus-individer utgjorde den største prosentvise andel, mens adulte utgjorde bare 3% av det totale individantallet. Blant adulte individer forekom totalt fire hanner og ingen hunner.

Fig. 5.4.A-F viser den prosentvise stadiefordeling av L. salmonis i prøvene av vill laks. Figurforklaring er den samme som for fig. 5.3.A-O. I tillegg er angitt hvilke fangstredskaper som ble benyttet. Det antas at drivgarn og kilenot har samme effekt på tilstedeværelsen av L. salmonis i prøvene og at begge redskapene gir et representativt inntrykk av den reelle stadiefordelingen av L. salmonis i prøvene av vill laks.

Fig. 5.4 viser at i likhet med MOWI-laks var det også hos ville laks adulte L. salmonis som utgjorde den største prosentvise andel av stadiene, med adulte hunner i særdeleshet. Fig. 5.4.E og F viser at for de to siste prøvene i juli ble det funnet utelukkende adulte L. salmonis. Fig. 5.4.A-D viser at for de øvrige prøvene forekom både chalimus- og preadulte individer, men bare i svært beskjeden grad.

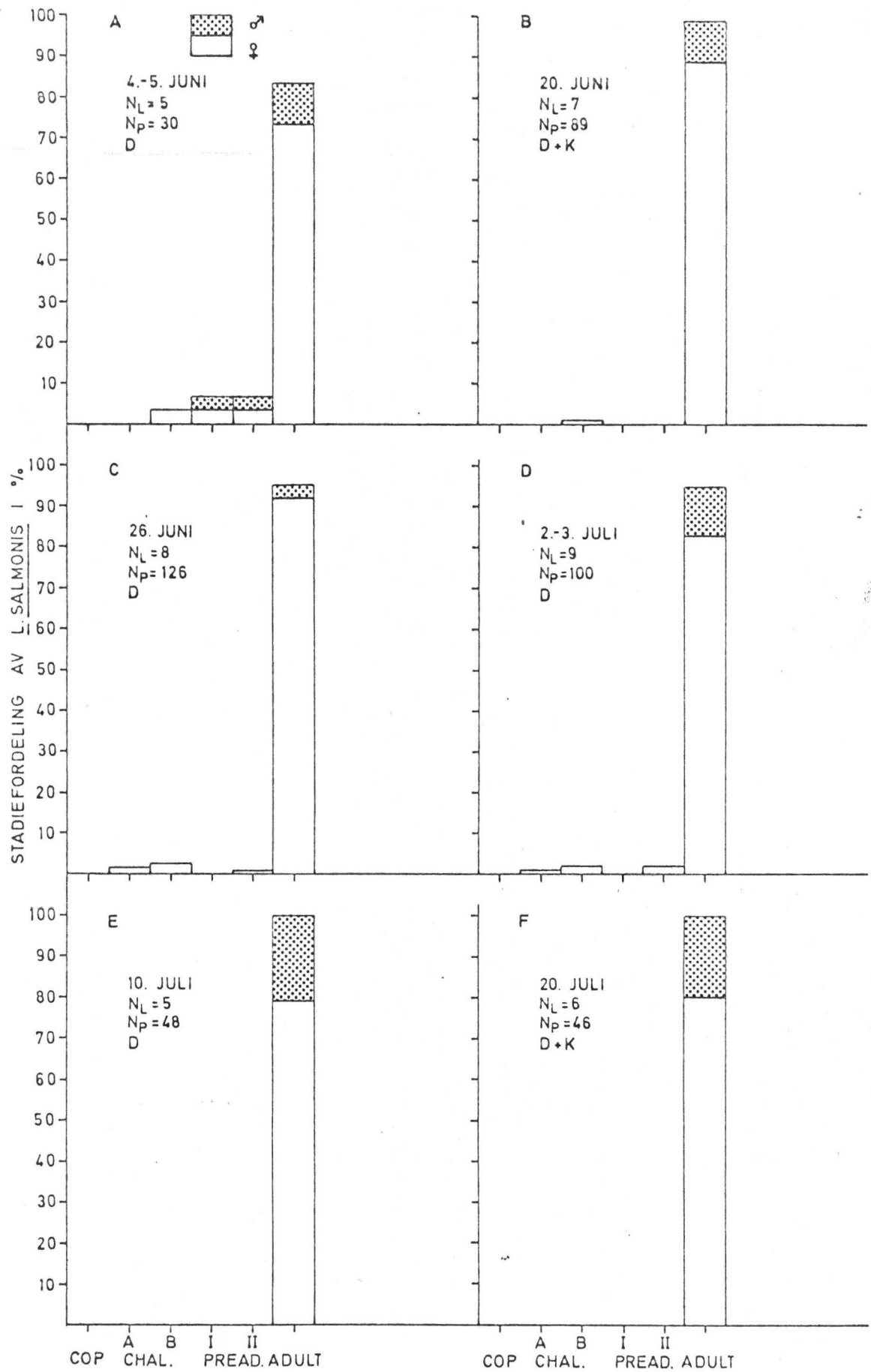


Fig. 5.4. Prosentvis stadiе- og kjønnsfordeling av *L. salmonis* på vill laks for hver prøve. Samme symbolforklaring som i fig. 5.3. D=Drivgarn, K=Kilenot. Utfyllende figurforklaring i teksten.

4. Infeksjonsfrekvens

Fem prøver av vill laks tatt til forskjellig tid i perioden 4. juni - 20. juli, 1973 (app. tab. 2) ble slått sammen i en felles prøve (N = 32) fordi de individuelle prøvene var for små. De enkelte prøvene viste imidlertid noenlunde det samme fordelingsmønsteret av L. salmonis i vertspopulasjonen, som indikerer at sesongvariasjoner i infeksjonsgrad eller -intensitet ikke var involvert i løpet av den relativt korte innsamlingsperioden. Det ga grunnlag for å tilpasse en felles teoretisk frekvensfordeling til de observerte frekvensene av antall L. salmonis pr. laks i den undersøkte vertspopulasjonen (fig. 5.5).

Forventet frekvens av antall L. salmonis pr. laks ble beregnet av tilpasset negativ binomialfordeling og sammenliknet med frekvensene av den tilhørende observerte frekvensfordeling ved hjelp av tredje-momenttest (BLISS & FISHER 1953).

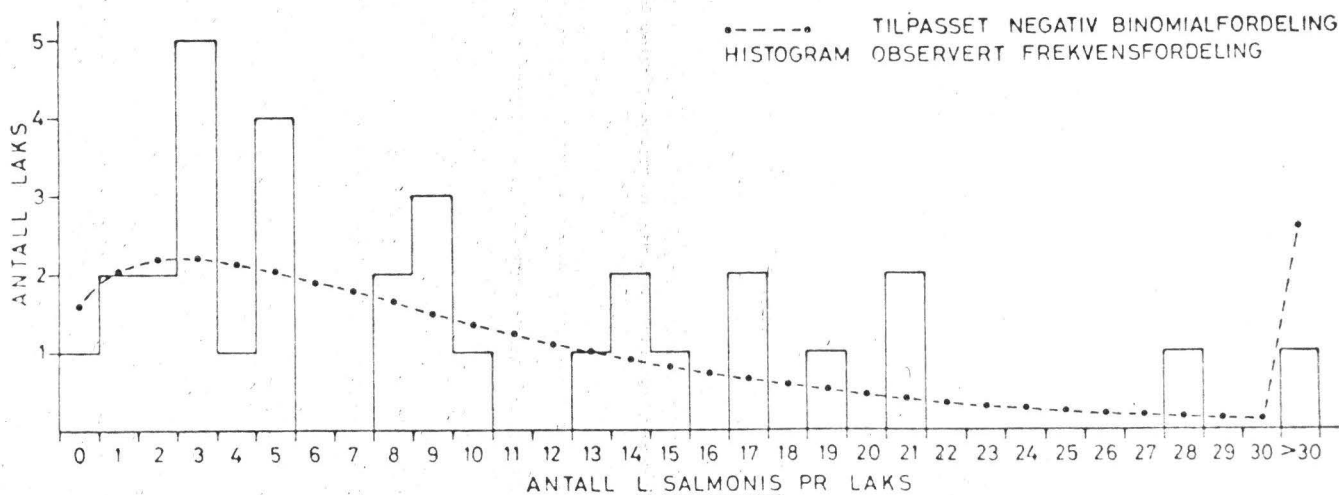


Fig. 5.5. Beregnet frekvensfordeling av antall L. salmonis pr. laks i en populasjon av vill laks i perioden 4. juni - 20. juli 1973. Negativ binomialfordeling er tilpasset de observerte dataene.

De estimerte parametrene for observert og tilpasset frekvensfordeling og de beregnete verdiene for $\frac{\Delta T}{SE(\Delta T)}$ er vist i tabell 5.2. ΔT uttrykker differensen mellom det estimerte tredje moment fra den observerte fordeling og det teoretisk forventete tredje moment. $SE(\Delta T)$ er "standard error" av ΔT .

Tab. 5.2. Parametre for observert og tilpasset frekvensfordeling. \bar{X} og s^2 er henholdsvis middelværdi og varians for den observerte frekvensfordeling. "p" og "k" er parametre i negativ binomialfordeling (se kap. 2.12.4).

An- tall laks N	In- fek- sjons- grad %	Observert fordeling			Tilpasset neg. bin. ford.			$\frac{\Delta T}{SE(\Delta T)}$
		\bar{X}	s^2	$\frac{s^2}{\bar{X}}$	p	k	pkq	
32	96,9	9,8	74,86	7,64	6,63	1,48	74,87	-0,920

Tolking av parametrene p og k i tab. 5.2 separat er vanskelig uten å kunne sammenlikne med tilsvarende frekvensfordelinger i andre prøver.

Tab. 5.2. viser at tilpasningen av negativ binomialfordeling til observert frekvensfordeling var signifikant på 5%-nivå ($\frac{\Delta T}{SE(\Delta T)} = -0,920$, $P > 0,05$). Den viser også at midlere infeksjonsintensitet var 9,8 L. salmonis pr. laks i populasjonen av vill laks i undersøkelsesperioden juni-juli. Variansen (s^2) for den observerte fordelingen var omtrent lik variansen (pkq) for den tilpassete negative binomialfordelingen, men større enn den observerte middelværdien (\bar{X}). Dette indikerer at L. salmonis viser et overspredt fordelingsmønster (variens $>$ middelværdi) i den undersøkte populasjonen av vill laks.

Fig. 5.5 indikerer at få laks var uinfisert eller sterkt infisert og at de fleste laksene var infisert med et mindre antall L. salmonis pr. laks.

5. Plassering på verten

I tiden 17. desember 1973 - 18. januar 1974 ble det utført akvarieforsøk med to laks for å undersøke hvilke regioner på laks som ble preferert av adulte L. salmonis. Resultatene er vist i tab. 5.3.

Nøyaktige observasjoner foreligger bare fra de dorso-laterale regioner på laks. Antall adulte L. salmonis til stede på de forskjellige kroppsregioner er beregnet som gjennomsnittstall i forsøksperioden. Inndelingen av regioner på verten, som vist i fig. 5.6 er foretatt på grunnlag av hvor L. salmonis ble observert.

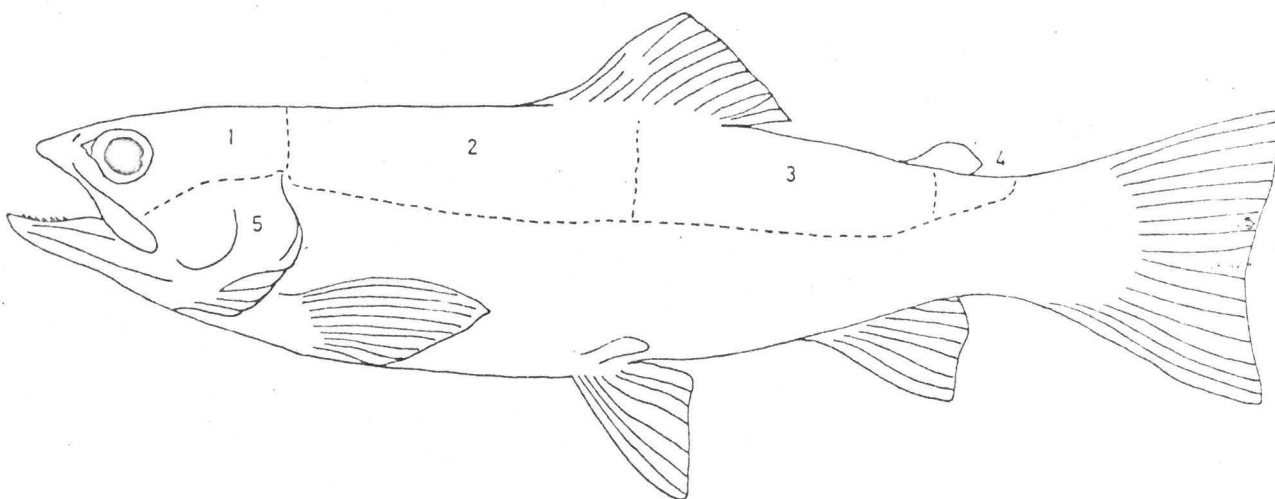


Fig. 5.6. Inndeling av kroppsregioner på laks.
Nærmere forklaring er gitt i teksten.

Tab. 5.3 viser fordelingen av adulte L. salmonis på ulike kroppsregioner hos laks. Gjennomsnittlig antall og prosentvis kjønnsfordeling av L. salmonis er gitt for hver region.

Region	Laks 1			Laks 2		
	Gj. sn. Antall	Prosent		Gj. sn. Antall	Prosent	
	N	♀	♂	N	♀	♂
1 (Hode/Nakke)	22,9	34,5	65,5	8,4	59,5	40,5
2 (Fremre del av rygg)	10,8	40,7	59,3	10,0	52,0	48,0
3 (Midtre del av rygg)	12,3	80,5	19,5	7,3	57,5	42,5
4 (Rygg omkring fettf.)	2,9	82,8	17,2	2,1	61,9	38,1
5 (Gjellelokk)	5,0	80,0	20,0	0,1	0,0	100,0
Totalt	53,9			27,9		

Tab. 5.3 viser at den sterkeste infiserte laksen (laks 1) hadde flest L. salmonis i hode/nakke-regionen. Av disse var de fleste hanner. Hannene kan bevege seg raskt over vertens epidermis, men viste vanligvis små forflytninger fra hodet til andre regioner. Det omvendte var vanligvis tilfelle for hunnene.

På hodet hos laks 1 ble observert et lite åpent hudsår på størrelse med et knappenålshode. Ingen L. salmonis ble observert i såret, men flere av dem som ble observert omkring hadde rødfarget tarm.

Hunnene var mest stasjonære på utsiden av spesielt det ene gjellelokket og på dorsalsiden, hovedsakelig bak rygg- og fettfinnen. Dette manifesterte seg også i form av sterk huderosjon i disse områdene. Reduserte skjell eller tap av skjell hos verten og økt slimsekresjon var ofte resultatet

etter en tids infeksjon. På gjellelokket hos laks 1 ble deler av epidermis løsrevet med hudsår som resultat mens laks 2 var omtrent uinfisert i tilsvarende region.

Utveksling av lakselus mellom vertens dorsal- og ventralside forekom, men tilsynelatende i bare liten grad. Kvantitative observasjoner av L. salmonis på ventralsiden ble ikke foretatt, men ved enkelte anledninger ble adulte hunner observert under forflytning fra bakre del av dorsalsiden til ventralsiden og omvendt. De kjønnsmodne hunnene viste gjennomgående mindre aktivitet enn hannene. I flere døgn kunne de beholde nøyaktig samme plassering, mens hannene sjelden ble observert på samme sted fra observasjon til observasjon.

På vill laks ble de fleste L. salmonis funnet på rygg og buk hos verten. På ryggen ble de funnet fra like bak ryggfinnen til halefinnen. Det ble ofte observert høy individtetthet av L. salmonis på relativt små områder av vertens kroppsoverflate, fortrinnsvis like bak ryggfinnen og mellom fett- og halefinnen. De som ble tatt fra vertens buk ble hovedsakelig funnet ved basis av gattfinnen, der det ofte ble observert irritert epidermis med blodutredelser. Hovedsakelig kjønnsmodne hunner var plassert her. I regionen mellom gatt- og halefinnen ble det også svært hyppig observert blodutredelser, men bare en sjelden gang ble L. salmonis observert i såret.

Chalimus-individene ble funnet med frontalfilamentet festet til skjell på vertens kroppsoverflate og til epidermis på rygg- og gattfinnen.

På MOWI-laks ble de fleste copepodit- og chalimus-individene funnet på de samme kroppsregionene som hos ville laks. Unntaksvis ble chalimus-individer av L. salmonis funnet med frontalfilamentet festet til vertens øyepitel (cornea) og til overflateepitel i munnhulen og på fiskens lepper. Disse observasjonene ble foretatt på kjønnsmodne laks i november.

På MOWI-laks ble preadulte av begge kjønn samt adulte hanner av L. salmonis truffet på over hele vertens kroppsoverflate. De beveget seg både for-, bak- og sidelengs og var mer mobile enn de kjønnsmodne hunnene.

De kjønnsmodne hunnene på MOWI-laks ble oftest funnet sammen i klynger på vertens rygg fra hodet til halefinnen og på buken omkring gattfinnen.

Individer av begge kjønn som tilhørte de tre postchalimus-stadiene ble ofte observert godt innunder skjellene på døde laks. De ble også ofte påtruffet inne i selve vertens gjellehule. I ett tilfelle ble en kjønnsmoden hunn av L. salmonis funnet festet til en gjellebue hos MOWI-laks.

6. Parasittens virkning på verten

Fra desember 1973 og utover våren til mars måned 1974 ble endel MOWI-laks observert med store sårskader, hovedsakelig i hode/nakke-regionen. De sterkt skadde fiskene var alle kjønnsmodne eller utgytte laks i svært dårlig kondisjon. De svømte nær overflaten med apatiske svømmebevegelser i tillegg til at de fleste holdt seg på grunt vann langsmed stranden.

I juni 1974 ble en laksesmolt observert med epidermis fjernet fra hode/nakke-regionen og kraniet delvis eksponert. Det er neppe tvil om at L. salmonis var den primære årsak til skadene, selv om ingen L. salmonis ble funnet i såret. Det kan tyde på at L. salmonis ernærer seg av vertens slim og/eller epidermis og dermis.

I de fleste prøvene ble en eller flere L. salmonis observert med rødfarget tarm. Hovedsakelig var disse kjønnsmodne hunner, men også hanner og preadulte av begge kjønn. Chalimus-individer ble aldri observert med rød tarm. Det tyder på at postchalimus-stadiene av L. salmonis kan ernære seg av vertens blod.

Hos mange laks forekom økt produksjon av slim, hovedsakelig på ryggen like bak rygffinnen og bak fettfinnen. Ved lett skraping løsnet slimlaget og under var ofte skjellene fullstendig borte. Ved flere observasjoner var vertens pigmentering borte der lakselusa var plassert og ofte var et noe innsunket område synlig i vertens epidermis, med form etter parasittens cephalothorax.

I noen få tilfeller hvor chalimus-individer var festet til rygffinnen ble det observert små, grå flekker på finnen der den naturlige pigmentering var borte.

DISKUSJON

De første tegn til infeksjon på MOWI-laks med L. salmonis ble observert i juli/august 1973. På dette tidspunkt var få laks infisert og antallet L. salmonis pr. laks var lavt. Dette var også i overensstemmelse med den prosentvise stadiefordelingen av L. salmonis som ble observert i august (fig. 5.3.A). Adulte individer utgjorde her en relativ liten andel sammenliknet med de fleste seinere prøvene. Etter hvert økte infeksjonsgraden og i oktober/november nådde den 100% for å holde seg der resten av undersøkelsesperioden. Infeksjonsintensiteten viste likeledes en økende tendens fra august til april. Den økende infeksjonsgrad og -intensitet med tiden var uttrykk for en økende populasjonsstørrelse av L. salmonis i anlegg Veløy.

Det er vanskelig å finne noen direkte årsaker til den observerte økningen i infeksjonsgrad og -intensitet. Laksene ble eldre og økte i både lengde og vekt. I samme tidsrom skjedde det en regelmessig nedslakting av laks, slik at laksebestandens biomasse-økning delvis ble kompensert ved å redusere antallet laks tilstede. Økningen i antall L. salmonis pr. laks kan derfor skyldes bedre betingelser for parasittene på den individuelle laks idet vertens kroppsareal økte, men slik at antall L. salmonis pr. arealenhet ikke nødvendigvis forandret seg vesentlig. De overlevende laksene har også vært lenger eksponert for infeksjon etter som tiden går.

Undersøkelsen indikerer også at kjønnsmodne MOWI-laks var sterkere infisert enn umodne laks, men antall undersøkte laks var for få til å tillegge konklusjonen altfor stor vekt. Tilsvarende ble imidlertid også observert av WHITE (1940 a) som fant at "grilse", dvs. laks som ifølge JONES (1972) har tilbrakt litt mer enn et år i havet, var sterkere infisert av L. salmonis enn de øvrige laksene som ble tatt samtidig.

Alle de parasittiske stadiene av L. salmonis fra chalimus A til og med adulte, forekom i omtrent samme innbyrdes forhold på både kjønnsmodne og umodne laks. Antall parasitter var imidlertid mer enn dobbelt så høgt på de kjønnsmodne laksene som på de umodne. Dette indikerer at infeksjon av L. salmonis på kjønnsmodne og umodne laks skjedde i samme tidsrom, men i sterkere grad på kjønnsmodne enn umodne laks. Det høge antallet adulte L. salmonis på kjønnsmodne i relasjon til umodne laks indikerer at kjønnsmodne laks også var angrepet av flere parasitter under selve modningsprosessen.

Som følge av den undersøkelsesmetodikk som ble anvendt, ble det ikke innhentet noen data om gonadenes modningsgrad hos laks før det ble observert rennende rogn eller melke. Disse tilleggsdataene ville utvilsomt gitt et noe klarere bilde av situasjonen enn bare kondisjonsfaktoren alene. KABATA (1970) antydte likeledes at kondisjonsfaktor hos fisk ikke er noen god indikator for fiskens helbredstilstand. Ektoparasitter gir bare et av mange bidrag til kondisjonsfaktoren. I tillegg er det nødvendig med opplysninger om den generelle tilstand av viscera, særlig lever og hematologiske prøver (KABATA op. cit.).

Årsakene til den signifikante forskjellen i infeksjonsintensitet mellom kjønnsmodne og umodne laks er ikke kjent, men flere hypoteser antas å være relevante. Det er ikke usannsynlig at kjemiske signaler hos f. eks. modnende laks kan virke som nøkkelstimuli til å utløse spesifikke atferdsmekanismer hos copepoditter av L. salmonis. KEARN (1974) antok at spesifikke egenskaper i slimet hos tunge, Solea solea, L., hjelper larvene av Entobdella soleae (Trematoda, Monogenea) til å finne en vert og indusere infisering. Ifølge BOCQUET & STOCK (1963) er det også sannsynlig at andre parasitter vil være sensitive overfor en biokjemisk "atmosfære" som omgir verten.

BARDACH & TODD (1970) nevnte en rekke forfattere som antok at feromoner spiller en viktig rolle i fiskenes biologi, f. eks. ved artsidentifisering og kjønnsdiskriminering. Blant annet antok BELDING (1934) at kjemiske stimuli hos kjønnsmodne hunn-laks tiltrekker hann-laks på gyte plassene. Ifølge JONES (1972) blir huden hos laks også tykkere og mer svampaktig etter som gytetiden nærmer seg. Dette vil sannsynligvis også ha innvirkning på ektoparasitter som lever på huden idet deres miljø (mikrohabitat) forandres.

Noen feromoner hos fisk er ifølge BARDACH & TODD (op. cit.) kjent for å ha urogenital opprinnelse, mens andre er tilstede i fiskens slim. Under stress forekommer forandringer i feromonproduksjonen i slim hos f. eks. Ictalurus natalis, Le Sueur (BARDACH & TODD op. cit.). Det er ikke usannsynlig at tilsvarende forandringer også skjer hos laks i oppdrettsanlegg hvor individtettheten er stor og bevegelsesfriheten begrenset. Under forutsetning av at spesifikke feromoner hos fisk har en slik etologisk betydning som antatt, er det ikke usannsynlig at de også har relevans for artsspesifikke parasitter ved valg av vert.

En annen mulig hypotese antas å være at infeksjonsintensiteten primært øker som følge av at modnende og kjønnsmodne laks viser et annet atferdsmønster enn umodne laks. Hos modnende laks vil mye opplagret energi forbrukes til produksjon av gonadeprodukter. Det er derfor sannsynlig at kjønnsmodne laks vil redusere unødig energiforbruk mest mulig. Det kan gjøres ved å unngå å svømme i sterk strøm og istedetfor oppsøke roligere vannmiljø.

Fra ca. juli/august og fram til gyting slutter de modnende laksene å spise samtidig som de skiller lag med de umodne, i anlegg Veløy (KVALHEIM pers. medd.). Som nevnt i kap. 2.1 oppholder de fleste umodne laksene seg der strømmen er kraftig, hovedsakelig like bak strømsetterne i anlegg Veløy.

De umodne laksene er vanligvis i god kondisjon og var sjelden observert å være sterkt plaget av lakselus. Nøyaktige observasjoner foreligger imidlertid ikke om i hvilket miljø de modnende laksene oppholder seg i denne tiden.

De frittlevende larvestadiene viser positiv phototaxis (kap. 3) og vil derfor også lett føres avgårde med overflatestrøm. Mulighetene for å kunne akkumuleres der strømmen er svakere og spesielt der det finnes bakevjer vil derfor være til stede. Under forutsetning av at parasittene og de svakeste vertsindividene oppholder seg på samme sted vil dermed sjansene for infeksjon være større enn vanlig. Det må imidlertid presiseres at begge hypotesene bygger på spekulasjoner som det kreves ytterligere innsats for å bekrefte.

KVALHEIM (pers. medd.) opplyste også at i tiden før MOWI installerte strømsettere i sine sjøanlegg var plagene av lakselus betydelige, men selv om lakselus også har vært til stede etter installering har problemene vært atskillig mindre. Disse forhold tyder på at strømforholdene er av vesentlig betydning for riktig plassering av oppdrettsanlegg og for å unngå kraftige lakselusangrep. Ved å oppnå så nær optimale miljøbetingelser som mulig kan en derfor unngå unødig stress hos laks, bl. a. som følge av utilfredsstillende strøm- og vannutskiftningsforhold.

Temperaturen innenfor det observerte intervallet i anlegg Veløy (fig. 2.3) synes å være av underordnet betydning for infeksjon av laks med lakselus etter som chalimus-stadier ble observert i alle prøvene og infeksjon følgelig har skjedd i hele perioden. Andre hydrografiske forhold er lite kjent.

WHITE (1942 b) hevdet at skadevirkningene som lakselus påførte laks i farvannet ved Nova Scotia var korrelert med lokale nedbørsmengder som i sin tur var avgjørende for mengden av elvevannsutslipp. I år med lite nedbør viste de første laksene, som var skadet av lakselus, seg tidligere enn i år med mye nedbør. Langs kysten av Nova Scotia er det

en barriære av øyer og skjær som holder vann av relativ lav saltholdighet langs kysten. Det var i dette området at de fleste laks og sjøaure som var infisert med unge lus, ble funnet. Siden dette området har liten kontakt med det åpne hav utenfor, antok WHITE (op. cit.) at det var et gunstig sted for de fritt svømmende larvene til å få kontakt med de potensielle vertene. I år med mye ferskvannsutslipp fra elvene ble store mengder av dette lettere vannet ført utenfor øybarriæren og larvene som ble ført med det ville ifølge WHITE (op. cit.) ha små sjanser til å feste seg til en vert.

Den prosentvise stadiefordelingen gir opplysninger om aldersstrukturen i populasjonen av L. salmonis. Forekomst av tidlige chalimus-stadier i samtlige prøver av MOWI-laks viser at infeksjon har skjedd mer eller mindre kontinuerlig gjennom hele undersøkelsesperioden. Kjønnsmodne hunner med eggsekker ble også funnet i samtlige prøver.

Under forutsetning av at infeksjon ikke har skjedd i "bølger", men mer eller mindre kontinuerlig gjennom hele undersøkelsesperioden antas akkumulering av individer i ulike stadier å være avhengig av varigheten av de samme stadiene. Den lille prosentvise andel individer som utgjorde copepodit-stadiet indikerer at dette stadiet varer relativ kort tid. Tilsvarende varer chalimus A noe lenger tid mens chalimus B varer lengst av disse tre stadiene.

Adulte individer dominerte prosentvis i de fleste prøvene. Dette indikerer at det adulte stadiet varer lengst av samtlige stadier av L. salmonis, men hvor lenge er ukjent.

Fig. 5.3.A for august tyder på at infeksjon har skjedd for relativ kort tid siden etter som det ikke forekom akkumulering av adulte individer i samme grad som i de seinere prøvene.

Fig. 5.3.O viser en helt annen prosentvis fordeling av stadiene enn noen av de andre prøvene. Samtlige stadier forekom, men

i overveiende grad chalimus. Dette indikerer at infeksjon hadde skjedd over en periode relativt nylig etter som bare 3% av individene hadde nådd det adulte stadiet. Under forutsetning av at reinfeksjon ikke har forekommet kan disse resultatene gi en indikasjon på total utviklingstid hos L. salmonis fra det infektive copepodit-stadiet til adult. Denne tiden kan ikke overstige 4 uker som var laksesmoltenes oppholdstid i sjø etter utsetting. Overflatetemperaturen i denne tiden varierte mellom 9,3°C og 13,0°C, med midlere temperatur på 11,2°C (fig. 2.3).

Kjønnsfordelingen av L. salmonis på MOWI-laks viser ingen forskjeller til fordel for noe kjønn. Både hanner og hunner synes å opptre i omtrent samme forhold gjennom hele undersøkelsesperioden.

En mulig årsak til den skjeve kjønnsfordelingen av L. salmonis på vill laks kan være at fangstredskapene og tid fra fangst til undersøkelsene ble foretatt kan ha medført at hannene lettere har sluppet taket fra verten enn hunnene, men dette antas å være lite sannsynlig. WILSON (1905) og SCOTT (1913) hevdet også at hannene var sjeldne, mens WHITE (1942 a) mente at kjønnene finnes i omtrent likt antall og antok at hannene lett kan ha blitt oversett av tidligere forfattere. Under forutsetning av at ikke flere hanner enn hunner har sluppet taket fra verten før undersøkelsene ble foretatt, kan det konkluderes med at kjønnsfordelingen blant adulte L. salmonis på vill laks viser

overvekt av hunner. Det kan indikere at dødeligheten blant hannene var større enn blant hunnene, men det kan også indikere at kjønnsfordelingen av L. salmonis på vill laks opprinnelig er skjev som følge av spesielle miljøbetingelser f. eks. temperatur.

Forekomst av chalimus- og preadulte stadier av L. salmonis på vill laks (fig. 5.4 A-D) indikerer at infeksjon har skjedd i løpet av den seinere tid før fangst. Under forutsetning av at laksene ikke har oppholdt seg i kystnære farvann i lengre

tid, men kommer direkte inn fra sitt beiteopphold i havet, kan funn av tidlige stadier av lakselus indikere at infeksjon av L. salmonis på laks også skjer i åpent hav.

WHITE (1940b) fant ingen umodne L. salmonis i kommersielle laksefangster i første del av juni, men bare kjønnsmodne individer og antok derfor at den vesentligste del av infeksjon fant sted i kystnære farvann. KABATA (1970) henviste til SHULMAN & SHULMAN-ALBOVA (1953) som sa at laks infiseres av L. salmonis gjennom sommermånedene som tilbringes i havet.

BOXSHALL (1974d) fant en distinkt gytesesong hos L. pectoralis i tiden april-oktober. I gytetiden opptrer begge kjønn av L. pectoralis i omtrent samme forhold og ifølge BOXSHALL (op. cit.) finner både kopulasjon og eggproduksjon sted i denne perioden. I oktober økte derimot forholdet hunner/hanner, som BOXSHALL (op. cit.) mente har sammenheng med økt dødsrate blant hannene etter kopulasjon. De hannene som overlevde mente han var de som ikke hadde kopulert før gytesesongen var over.

Mine undersøkelser gir ikke grunnlag for å anta at det forekommer en distinkt gytesesong hos L. salmonis på MOWI-laks i anlegg Veløy, fordi tidlige larvestadier og omtrent lik kjønnsfordeling blant adulte individer forekom gjennom hele undersøkelsesperioden. Den skjeve kjønnsfordelingen av L. salmonis på vill laks kan derimot indikere at flere kjønnsmodne hunner enn hanner overvintret under naturlige betingelser. Det kan derfor ikke utelukkes at også L. salmonis kan ha en distinkt gytesesong i sitt naturlige miljø på vill laks, analogt med det som forekommer hos L. pectoralis, men for å underbygge en slik antagelse kreves data om L. salmonis fra vill laks over en lengre undersøkelsesperiode.

WHITE (1942 a) antok også at L. salmonis overvintret i det adulte stadiet og ikke reproducerer i den kalde perioden.

L. salmonis viste et overspredt fordelingsmønster (varians $>$ middelværdi) i vertspopulasjonen av både MOWI-laks og ville laks. Negativ binomialfordeling ble tilpasset frekvensfordelingen av antall L. salmonis pr. laks i populasjonen av vill laks for å beskrive parasittens fordelingsmønster i den undersøkte vertspopulasjonen. Få laks var uninfisert eller sterkt infisert, mens de fleste var infisert med et lavere antall L. salmonis.

Mulighetene for at noen ektoparasitter faller av under fangst er alltid til stede, slik at den observerte frekvensfordelingen i fig. 5.5 sannsynligvis er noe forskjøvet til venstre i forhold til den reelle fordelingen. Det er imidlertid ukjent hvor mange L. salmonis-individer som gikk tapt før undersøkelsene ble foretatt. Chalimus-stadiene sitter fastheftet til verten med et frontalfilament slik at sjansene for å falle av før undersøkelsene ble foretatt antas å være minimale. De oppgitte tall for postchalimus-stadiene må derimot oppfattes som minimumstall. Individer som tilhører disse stadiene kan bevege seg fritt på vertens overflate og utsettes for både fangstredskap og andre fisks nærvær, som kan løsrive dem fra verten. Det ble grovt anslått at ca. 10% av postchalimus-individene av L. salmonis i anlegg Veløy gikk tapt under opptaksprosessene, hvorav adulte individer av begge kjønn utgjorde det største tapet. Adulte L. salmonis dominerte imidlertid i de fleste prøvene, slik at de informasjonen som gikk tapt neppe forandrer de reelle forhold i vesentlig grad.

Mulighetene for L. salmonis til å bytte vert, slik at parasitter som tilhører en vert kan bli registrert på en annen vert, er ukjent, men antas å være helt minimale og uten betydning for denne undersøkelsen.

Forutsetningene for å tilpasse negativ binomialfordeling til en frekvensfordeling av antall L. salmonis pr. laks i populasjonen av MOWI-laks i anlegg Veløy var ikke til stede. Antall laks i de individuelle prøvene var få. Samtidig viste L. salmonis en økende infeksjonsstyrke gjennom undersøkelsesperioden slik at fordelingsmønsteret av antall L. salmonis pr. laks i en felles prøve ikke ville være representativt for de individuelle prøvene.

Negativ binomialfordeling ble også tilpasset frekvensfordelingen av antall C. elongatus pr. laks i den samme vertspopulasjonen av ville laks som for L. salmonis (upublisert). I motsetning til L. salmonis var den overveiende del av vertspopulasjonen uinfisert av C. elongatus eller bare lettere infisert.

CROFTON (1971) sa at overspredning er karakteristisk for de fleste vert-parasittfordelinger. BOXSHALL (1974 a) fant at frekvensfordelingen av Clavella adunca (Lernaeopodidae) på torsk, Gadus morhua L. viste overspredning og det samme fant han før frekvensfordelingen av Caligus diaphanus på knurr, Eutrigla gurnardus L.. BOXSHALL (1974 e) viste at negativ binomialfordeling kunne tilpasses frekvensfordelingen av antall Lepeophtheirus pectoralis på rødspette, Pleuronectes platessa L. og sa at en åpenbar fordel med fordelinger som viser overspredning er at de øker sannsynligheten for at to parasitter av motsatt kjønn skal forekomme sammen på samme fisk. BOXSHALL (1974 e) antok at parameteren "k" i negativ binomialfordeling var direkte relatert til midlere tetthet av parasittpopulasjonen.

GJØSÆTER (under arbeid) viste at negativ binomialfordeling kunne tilpasses frekvensfordelingen av Clavella adunca på polartorsk, Boreogadus saida L.

De fleste kjønnsmodne hunnene av L. salmonis syntes å foretrekke regionen bak ryggfinnen og bak fettfinnen på ryggen hos laks. Huderosjon tyder også på at regionen omkring gattfinnen og bak til halefinnen er attraktiv. Disse områdene gir sannsynligvis best beskyttelse for L. salmonis samtidig som det tyder på at nok næring er tilgjengelig her. Dette stemmer også overens med det som ble observert av WHITE (1940 a), som sa at noen av de magre laksene ("grilse") som ble fanget i 1939, var nesten fullstendig dekket av lakselus fra bakre kant av øynene til haleroten på dorsalsiden, mens endel også forekom omkring gatt- og bukfinnene. MARGOLIS (1958) sa at L. salmonis foretrekker perianalregionen, men at den ellers kan finnes overalt på vertens kropp og gjeller.

I motsetning til de kjønnsmodne hunnene av L. salmonis som var svært stasjonære, var de adulte hannene og preadulte av begge kjønn mer mobile. Det er derfor sannsynlig at de ulike stadier og kjønn kan utøve forskjellig skadevirkning på verten, avhengig av hvor lenge de oppholder seg på det enkelte sted. Den økte slimproduksjonen i de områdene der lakselusa hadde hatt tilholdssted var et tydelig tegn på at vertens epidermis var irritert. Disse områdene antok oftest en gråaktig farge i kontrast til den noe mørkere lakseryggen. Dette kan resultere i sekundærinfeksjoner av bakterier og sopp eller osmotiske påkjenninger for verten (KABATA op. cit.). Etter som infeksjon av L. salmonis på laks skrider fram, særlig i frontal- og occipitalregionen, blir skadene også mer tydelige. Klimaks nås når huden er borte og bare et åpent sår gjenstår (WHITE 1942 b). Nøyaktig de samme observasjonene ble gjort på både laksesmolt og kjønnsmodne MOWI-laks i anlegg Veløy. Laksesmoltenes oppholdstid i sjø var bare fire uker som indikerer at infeksjon med L. salmonis kan medføre fatale følger for verten på relativ kort tid.

Den røde fargen på tarminnholdet hos endel adulte L. salmonis tyder på at de kan leve av blod fra verten. SCOTT (1901) antok at næringen hos L. pectoralis vesentlig består av slim, mens WILSON (1905) mente at arter tilhørende fam. Caligidae lever av blod. L. hospitalis ernærer seg av slim og blod. (VOTH 1972).

WHITE (1942 a) fant biter av vertens hud og melanophorer i tarmen hos adulte L. salmonis og hevdet at parasitten lever av epidermis og subkutant vev fra verten. I tillegg antok han at L. salmonis også lever av slim og blod eller lymfe fra verten. På sterkt infiserte finner kan mye av finnenes overflate være spist bort og WHITE (op. cit.) antok at chalimus-individene spiser av vertens hud i området omkring festepunktet for frontalfilamentet. De eneste synlige tegn på MOWI-laks etter at chalimus hadde vært der, var enkelte små grå flekker, hovedsakelig på ryggfinner, som også kan tyde på at de hadde spist av vertens epidermis.

KABATA (1974) undersøkte den funksjonelle morfologi av munn delene hos L. salmonis og antok at vertens vev skrapes av med "strigil", hvoretter mandiblene fører de løse vevsbitene inn i munnen.

VI. SAMMENDRAG

To ektoparasittiske copepoder, tilhørende fam. Caligidae, ble registrert på vill og oppdrettslaks. Disse var Lepeophtheirus salmonis Krøyer, 1838 og Caligus elongatus Nordmann, 1832. Bare L. salmonis ble valgt som objekt for undersøkelsen.

Undersøkelsen hadde som mål å bidra til økt kunnskap om generell biologi hos lakselus, Lepeophtheirus salmonis Krøyer, 1838 og til bedre forståelse av forholdet mellom vert og parasitt, for å forstå de mekanismer som forårsaker infeksjon av L. salmonis på laks, Salmo salar L.

Innsamling av ektoparasitter på laks ble foretatt

- a) fra en bestand av oppdrettslaks i MOWI's anlegg Veløy på Sotra i perioden august 1973 - april 1974,
- b) fra kommersielle laksefangster tatt med drivgarn og kilenot utenfor Sotra, Hordaland, sommeren 1973.

Akvarie- og laboratorieforsøk ble utført ved Fiskeridirektoratets havforskningsinstitutt i perioden juni 1973 - januar 1974.

Morfologi av første og andre nauplius-stadium av L. salmonis ble beskrevet og kroppsdimensjoner gitt for copepodit-stadiet.

Generell atferd ble studert hos de frittlevende larvestadiene. De to nauplius-stadiene og første del av copepodit-stadiet lever planktonisk. Etter en tid fester copepodit-larven seg til en vert og begynner sitt parasittiske levevis. Copepoditter av L. salmonis tålte store temperaturfluktuasjoner og var i live opptil 30 døgn.

Tid for embryonalutvikling og utviklingstid for de frittlevende larvestadiene avtok med økende temperatur. Ved 19°C ble de første copepodittene observert 33 timer etter klekking.

Total utviklingstid fra copepodit til adult var mindre enn fire uker i juni måned ved en gjennomsnittstemperatur på ca. 11°C.

Chalimus-stadiene ble behandlet som to "stadier", chalimus A og B, med totallengde som primær diskriminant mellom stadiene.

Totallengde ble gitt for alle stadienes vedkommende. Hunnene var større enn hannene i alle postchalimus-stadiene. Den største lengdeøkningen fant sted hos hunner fra det siste preadulte stadiet (P II) til adult. Dette skyldtes hovedsakelig økning i lengde av genitalkomplekset fra umoden til kjønnsmoden tilstand.

Korrelasjonen mellom lengde av cephalothorax og totallengde var meget god hos postchalimus-hanner ($r = 0,99$) og preadulte hunner ($r = 0,98$) og noe dårligere for adulte hunner, men signifikant forskjellig fra null på 1%-nivå ($r = 0,86$).

Variasjoner i lengde av cephalothorax hos adulte L. salmonis ble undersøkt i tiden august 1973 - april 1974 og diskutert i relasjon til temperatur.

Adulte L. salmonis fra vill laks var større enn tilsvarende individer fra MOWI-laks.

Fekunditeten av L. salmonis var også høyere hos individer som vokste opp på vill laks enn de som hadde MOWI-laks som vert.

L. salmonis viste tilnærmet lik kjønnsfordeling på MOWI-laks mens det forekom overvekt av adulte hunner på vill laks.

Infeksjonsgrad og -intensitet av L. salmonis på MOWI-laks ble undersøkt. Infeksjon foregikk mer eller mindre kontinuerlig gjennom hele undersøkelsesperioden og både infeksjonsgrad og -intensitet viste en økende tendens.

Kjønnsmodne MOWI-laks (førstegangsgytere) var sterkere infisert av L. salmonis enn tilsvarende umodne laks som tilhørte samme bestand.

L. salmonis viste et overspredt fordelingsmønster (varians \gg midlere antall parasitter pr. laks) i vertspopulasjonen av både MOWI-laks og vill laks. Frekvensfordelingen av antall L. salmonis pr. laks i vertspopulasjonen av vill laks ble beregnet og negativ binomialfordeling tilpasset.

VII. TAKK

Det er vanskelig å få takke alle de personer som direkte eller indirekte har hjulpet til med å få gjennomført denne undersøkelsen. Jeg kan her bare nevne noen.

Først vil jeg rette en takk til professor Kr. Fr. Wiborg for veiledning og idéen til hovedoppgaven. Videre en takk til professor Olav Dragesund for all hjelp i forbindelse med den praktiske gjennomførelsen av hovedoppgaven.

En spesiell takk rettes også til univ. stip. Jakob Gjøsæter for alle gode råd og tid til diskusjon og gjennomlesning av størsteparten av manuskriptet. Takk også til univ. stip. Magnar Aksland for råd og vink når det gjelder statistikk. En særlig takk vil jeg dessuten rette til førsteamanuensis John B. L. Matthews og førstelektor Bjørn Berland for å ha tatt seg tid til diskusjon og gjennomlesning av deler av manuskriptet.

Jeg vil også rette en takk til "Forskergruppen for akvakultur" ved Havforskningsinstituttet for mange gode råd og diskusjoner i forbindelse med hovedoppgaven.

Takk også til direktør Gunnar Sætersdal for laboratorieplass ved Havforskningsinstituttet.

Videre vil jeg takke dr. Z. Kabata, Pacific Biological Station, Nanaimo, B. C., Canada, for å skaffe til veie kopier av publikasjoner som ikke var tilgjengelige i Norge.

En ekstra takk rettes også til MOWI A/S ved disponent Thor Mowinckel og kjemiing. Harald Kvalheim for å stille laks og interne opplysninger til disposisjon for undersøkelsen og til røkterne for en alltid hjelpende hånd. Takk også til tidligere driftsleder Fridtjof Wiese-Hansen og Tove Karlsen for all mulig hjelp under innsamling av materiale.

Jeg vil også rette en spesiell takk til John Sekkingstad for å stille kommersielle fangster av laks til disposisjon og til fiskerne Jakob og Josef Syltøy for å ta meg med på drivgarnsfiske etter laks.

Takk til univ. lektor Finn Langvad og kjemitekn. (NAVF) Torill Torgersen ved Institutt for generell mikrobiologi for hjelp i forbindelse med preparering av materiale som ble brukt til scanning elektronmikroskopering.

Takk også til Christian Michelsens Institutt for utlån av scanning elektronmikroskop (JSM-U3) og til cand. real. Jan Fredrik Bjånes for hjelp til å betjene elektronmikroskopet.

Takk til Alf Andersen og Gerhard Monsen for henholdsvis O₂- og saltholdighetsmålinger av vannprøver. En takk rettes også til Ellen Sophie Thobro Lauvås for maskinskrivning og til Oddgeir Alvheim for rentegning av figurer.

En spesiell takk rettes til Norges Fiskeriforskningsråd og Forskningsfondet av 1919 som delvis har finansiert undersøkelsen.

Til slutt vil jeg rette en takk til personale og studenter ved Norges Fiskerihøgskole, avdeling for fiskeribiologi for mange verdifulle råd og diskusjoner.

VIII. LITTERATUR

- ASHBY, A.B. 1951: Sea lice on salmon. Salm. Trout Mag. 131: 82-85.
- BARDACH, J.E. & J.H. TODD 1970: Chemical communication in fish. s. 205-240 i: JOHNSTON, J.W., D.G. MOULTON og A. TURK. (ed) 1970: Chemical Communication in fish, vol. 1., Meredith Corporation, New York.
- BASSETT-SMITH, P.W. 1896: A list of the parasitic Copepoda of fish obtained at Plymouth. J. mar. biol. Ass. U.K. 4: 155-163.
- BELDING, D.L. 1934: The spawning habits of the Atlantic salmon. Trans. Am. Fish. Soc. 64: 211-218.
- BERGER, V. Ya. 1970: The effect of sea water of different salinity on Lepeophtheirus salmonis, an ectoparasite of salmon. Parazitologiya (Leningrad) 4: 136-138 (på russisk, engelsk sammendrag).
- BERLAND, B. 1973: Skriveplate av PVC-plast. Fauna (Oslo) 26(2): 140-141.
- BLISS, C.I. & R.A. FISHER 1953: Fitting the negative binomial distribution to biological data. Biometrics 9: 176-200.
- BOCQUET, C. & J.H. STOCK 1963: Some recent trends in work on parasitic copepods. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1: 289-300.

- BOXSHALL, G.A. 1974 a: Infections with parasitic copepods in North Sea marine fishes. J. mar. biol. Ass. U.K. 54: 355-372.
- 1974 b: Lepeophtheirus pectoralis (O.F. Müller, 1776); a description, a review and some comparisons with the genus Caligus Müller, 1785. J. nat. Hist. 8: 445-468.
- 1974 c: The developmental stages of Lepeophtheirus pectoralis (Müller, 1776) (Copepoda: Caligidae). Ibid 8: 681-700.
- 1974 d: The population dynamics of Lepeophtheirus pectoralis (Müller): seasonal variation in abundance and age structure. Parasitology 69: 361-371.
- 1974 e: The population dynamics of Lepeophtheirus pectoralis (Müller): dispersion pattern. Ibid. 69: 373-390.
- BRÅTEN, T. 1969: Scanning-elektronmikroskopet. Naturen (Bergen) 93: 323-329.
- CROFTON, H.D. 1971: A quantitative approach to parasitism. Parasitology 62: 179-193.
- ELLIOTT, J.M. 1971: Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Scient. Publs Freshwat. biol. Ass. 25, 144 pp.
- FRASER, C. 1920: Copepods parasitic on fish from the Vancouver Island region. Proc. Trans. R. Soc. Can. 13: 45-67.

- GJØSÆTER, J. 1975: Morphological and ecological studies of Clavella adunca (Copepoda, Lernaepodidae) on polar cod, Boreogadus saida. (Under arbeid).
- GNANAMUTHU, C.P. 1948: Notes on the anatomy and physiology of Caligus savala, n. sp., a parasitic copepod from Madras plankton. Proc. zool. Soc. Lond. 118: 591-606.
- GOULLIART, M. 1937: Recherches sur les Copépodes parasites (biologie, spermatogénese, ovogénese). Trav. Stn. zool. Wimereux 12 (mém. 4): 309-457.
- GURNEY, R. 1933: British freshwater copepoda 3, 384 pp, Ray Society, London.
- 1934: The development of certain parasitic Copepoda of the families Caligidae and Clavellidae. Proc. zool. Soc. Lond.: 177-217.
- HANSEN, H. J. 1923: Crustacea Copepoda II. Copepoda parasita and hemiparasita. Dan. Ingolf-Exped. 3(7): 1-92, pl. 1-5.
- HEEGAARD, P. 1947: Contribution to the phylogeny of the arthropods. Copepoda. Spolia zool. Mus. haun. 8: 1-227.
- HEWITT, G.C. 1971: Two species of Caligus (Copepoda, Caligidae) from Australian waters, with a description of some developmental stages. Pacif. Sci. 25(2): 145-164.

- HUTTON, J. A. 1923: The parasites of salmon. Salm. Trout Mag. 34: 302-312.
- HWA, T. K. 1965: Studies on the life history of a fish-louse (Caligus orientalis Gusev). Acta zool. sin. (Peking) 17: 48-57 (kinesisk, lest engelsk sammendrag).
- IZAWA, K. 1969: Life history of Caligus spinosus, Yamaguti, 1939, obtained from cultured yellow tail, Seriola quinqueradiata T. & S. (Crustacea: Caligoida). Rep. Fac. Fish. prefect. Univ. Mie 6: 127-157.
- JONES, J. W. 1972: The salmon. (4. ed.), 192 pp., Collins, London.
- KABATA, Z. 1970: Crustacea as enemies of fishes. i: SNIEZKO, S. F. & H. R. AXELROD (ed.) Diseases of fishes. Book 1, 171 pp. T. F. H. Publications, Jersey City, N. J.
- 1972: Developmental stages of Caligus clemensi (Copepoda: Caligidae). J. Fish. Res. Board Can. 29 (11): 1571-1593.
- 1973: The species of Lepeophtheirus (Copepoda: Caligidae) from fishes of British Columbia. J. Fish. Res. Board Can. 30(6): 729-759.
- 1974: Mouth and mode of feeding of Caligidae (Copepoda), parasites of fishes, as determined by light and scanning electron microscopy. J. Fish. Res. Board Can. 31 (10): 1583-1588.

- KABATA, Z. & G. C. HEWITT 1971: Locomotory mechanisms in Caligidae (Crustacea: Copepoda). J. Fish. Res. Board Can. 28(8): 1143-1151.
- KEARN, G. C. 1974: The effects of fish skin mucus on hatching in the monogenean parasite Entobdella soleae from the skin of the common sole, Solea solea. Parasitology 68: 173-188.
- KINNE, O. 1963: The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1: 301-340.
- 1970: Temperature - invertebrates: 407-514 i: KINNE, O. (ed.) Marine Ecology 1 (1), 681 pp., Wiley - Interscience, London.
- KRISHNASWAMY, S. 1960: On the toleration of anaerobic conditions by Caligus diaphanus, Nordmann. J. mar. biol. Ass. U.K. 39: 689-691.
- KRØYER, H. 1838: Om snyltekrebsene, især med hensyn til den danske fauna. III Formbeskrivelser. Naturh. Tidsskr. 2: 8-52. København.
- LEIGH-SHARPE, W. H. 1926: A list of parasitic Copepoda found at Plymouth. With a note on the bulla of Clavella devastatrix. Parasitology 18: 384-386.
- 1933: A list of British fishes with their characteristic parasitic Copepoda. Ibid 25: 109-112.

- LEWIS, A.G. 1963: Life history of the caligid copepod Lepeophtheirus dissimulatus, Wilson, 1905 (Crustacea: Caligoida). Pacif. Sci. 17: 192-242.
- LI, S.Y. & H.F. HSÜ 1951: On the frequency distribution of parasitic helminths in their naturally infected hosts. J. Parasit. 37: 32-41.
- MANN, H.C. 1967: The significance of the copepods as parasites on sea animals used economically. Proc. Symp. Crustacea 3: 1155-1160, Ernakulam, India.
- MARGOLIS, L. 1958: The identity of the species of Lepeophtheirus (Copepoda) parasitic on Pacific salmon (genus Oncorhynchus) and Atlantic salmon (Salmo salar). Can. J. Zool. 36: 889-892.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR 1954: Hatching in Calanus finmarchicus and some other copepods. J. mar. biol. Ass. U.K. 33: 393-401.
- van OORDE-de LINT, G.M. & SCHUURMANS STEKHOVEN, J.H. jr. 1936: Copepoda parasitica. i: Tierwelt N.-u. Ostsee 5 (10c): 73-95. Grimpe & Wagler, Leipzig.
- PAPERNA, I. & M. LAHAV 1974: Mortality among gray mullets in a seawater pond due to a caligid parasitic copepod epizootic. Bamidgeh 26 (1): 12-15.

- PARKER, R. 1969: Validity of the binomen Caligus elongatus for a common parasitic copepod formerly misidentified with Caligus rapax.
J. Fish. Res. Board Can. 26(4): 1013-1035.
- PARKER, R.R., Z. KABATA, L. MARGOLIS & M.D. DEAN
1968: A review and description of Caligus curtus Müller, 1785 (Caligidae: Copepoda), type species of its genus.
J. Fish. Res. Board Can. 25(9): 1923-1969.
- PENNYCUICK, L. 1971: Frequency distributions of parasites in a population of three-spined sticklebacks, Gasterosteus aculeatus, L. with particular reference to the negative binomial distribution. Parasitology 63: 389-406.
- SCHUURMANS STEKHOVEN, J.H. jr. 1934: Zur Sinnesphysiologie der parasitären Copepoden Lepeophtheirus pectoralis (O.F. Müller) und Acanthochondria depressa (T. Scott).
Z. Parasitenk. 7: 336-362.
- SCOTT, A. 1901: On the fish parasites, Lepeophtheirus and Lernaea. Rep. Lancs. Sea-Fish. Labs. 9: 63-94.
- SCOTT, A. 1929: The copepod parasites of Irish Sea fishes.
Rep. Lancs. Sea-Fish. Labs 38: 81-119.
- SCOTT, T. & A. SCOTT 1913: The British parasitic Copepoda 1, 256 pp., Ray Society, London.
- 1913: The British parasitic Copepoda 2, 72 pls., Ray Society, London.

- SHULMAN, S. S. & R. E. SHULMAN-ALBOVA 1953: Parasites of fishes of the White Sea. Akad. Nauk SSSR, Moscow, 197 pp. (på russisk, ikke lest).
- SIEGEL, S. 1956: Nonparametric statistics for the behavioral sciences, 312 pp., McGraw-Hill, New York.
- SMYLY, W. J. P. 1974: Changes in body-length, and in shape of the furcal ramus, of a freshwater cyclopoid copepod. Zool. J. Linn. Soc 54: 137-144.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF 1969: Biometry. The principles and practice of statistics in biological research, 776 pp. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- TESCH, F. W. 1971: Age and growth: 98-130 i RICKER, W. E. (ed.). Methods for assessment of fish production in fresh waters. IBP Handbook No. 3. (2. ed.), Oxford.
- VOTH, D. R. 1972: Life history of the caligid copepod Lepeophtheirus hospitalis Fraser, 1920 (Crustacea: Caligoida). Diss. Abstr. Int. B. Sci. Eng. 33: 5547-5548.
- WHITE, H. C. 1940 a: "Sea Lice" (Lepeophtheirus) and Death of Salmon. J. Fish. Res. Board Can. 5 (2): 172-175.
- 1940 b: The parasitic copepod, Lepeophtheirus salmonis. Fish. Res. Board Can., MS Rept. Biol. Sta. No. 210, Pt. 14: 12 pp.

- WHITE, H. C. 1942 a: Life history of Lepeophtheirus salmonis.
J. Fish. Res. Board Can. 6: 24- 9.
- 1942 b: Severe injuries from Lepeophtheirus occur
during drought years. Fish. Res. Board
Can., MS Rept. Biol. Sta. No. 329,
Pt. 21: 6 pp.
- WILSON, C. B. 1905: North American parasitic copepods
belonging to the family Caligidae. Part 1.
The Caliginae. Proc. U. S. natn. Mus. 28:
479-672.
- WINBERG, G. G. (ed.) 1971: Methods for the estimation of
production of aquatic animals, 175 pp.,
Academic Press, London.
- YAMAGUTI, S. 1963: Parasitic Copepoda and Branchiura of
fishes, 1104 pp., Wiley-Interscience
New York, London, Sydney.

APPENDIX

Appendix tabell 1. Lengde (l), vekt (w) og beregnet kondisjonsfaktor ($K = \frac{w \cdot 100}{l^3}$) for MOWI-laks. Antall parasitter pr. laks er gitt for henholdsvis L. salmonis og C. elongatus. I parantès er gitt laks som ikke inngår i noen beregninger. " + kjønn " = kjønnsmodne laks. " - " = umodne laks.

Dato	Modenhet	l cm	w kg	K g/cm ³	Antall parasitter pr. laks	
					<u>L. salmonis</u>	<u>C. elongatus</u>
23/8	-	24 LAKS			23	5
27/9	-				1	0
	-				2	0
	-				1	0
	-				1	1
	-				2	0
	-				1	1
	-				2	0
	-				2	0
	-				3	0
	-				3	0
	-				3	0
	-				3	0
	-				5	0
	-				4	0
	-				3	0
	-				1	0
10/10	-				3	0
	-				6	0
	-				6	0
	-				4	1
	-				4	0
	-				5	0
	-				8	0
	-				4	0
	-				7	0
	-				4	1
	-				3	0
	-				0	0

forts.

App. tab. 1, forts.

Dato	Moden- het	l cm	w kg	K g/cm ³	Antall parasitter pr. laks	
					<u>L. sal-</u> <u>monis</u>	<u>C. elon-</u> <u>gatus</u>
31/10	-				10	0
	-				8	0
	-				6	0
	-				22	0
	-				8	0
	-				14	0
21/11	[+ ♂	61	1.70	0.75	152	1]
	+ ♂	57	1.50	0.81	68	1
	+ ♂	60	1.60	0.74	39	0
	+ ♀	55	1.20	0.72	44	0
	+ ♀	53	1.50	1.01	47	0
	-	61	2.30	1.02	28	1
	-	60	2.20	1.02	9	0
	-	60	2.20	1.02	13	1
	-	52	1.50	1.07	1	0
	-	78	5.20	1.10	34	0
	-	61	2.25	0.99	9	1
12/12	+ ♂	57	1.60	0.86	38	0
	+ ♂	58	1.45	0.74	39	1
	+ ♂	64	2.15	0.82	46	1
	-	70	4.10	1.20	15	0
	-	73	4.55	1.17	26	0
	-	65	2.90	1.06	8	0
	-	65	2.90	1.06	11	0
	-	65	2.80	1.02	39	1
	-	64	2.60	0.99	10	0
	-	62	2.35	0.99	15	0
10/1	[+ ♂	65	2.20	0.80	46	1]
	-	82	7.00	1.27	23	0
	-	68	3.45	1.10	12	0
	-	63	2.70	1.08	6	0

forts.

App. tab. 1, forts.

Dato	Moden- het	l cm	w kg	K g/cm ³	Antall parasitter pr. laks	
					<u>L. sal-</u> <u>monis</u>	<u>C. elon-</u> <u>gatus</u>
10/1	-	62	2.50	1.04	11	0
	-	71	3.80	1.06	19	0
	-	62	2.35	0.99	12	0
	-	68	3.65	1.16	29	1
	-	66	2.95	1.03	12	0
6/2	[+ ♂ utgytt	63	2.70	1.08	71	0]
	utgytt	60	1.65	0.76	37	0
	utgytt	54	1.05	0.67	24	0
	-	66	3.35	1.17	25	0
	-	70	3.35	0.98	23	0
	-	74	4.35	1.07	35	0
	-	73	4.55	1.17	26	0
	-	69	3.70	1.13	25	0
	-	66	3.00	1.04	32	0
	-	59	2.00	0.97	19	0
	-	75	4.75	1.13	27	0
	-	68	3.55	1.13	55	0
13/3	+ ♀ utgytt	51	1.25	0.94	9	0
	utgytt	59	1.50	0.73	18	0
	-	68	2.80	0.89	22	0
	-	87	6.35	0.96	34	0
	-	75	4.25	1.01	37	0
	-	64	2.70	1.03	8	0
	-	68	3.25	1.03	32	0
	-	76	4.80	1.09	28	0
	-	74	4.55	1.12	22	0
-	70	3.95	1.15	21	0	
8/4	+ ♂	63	2.15	0.86	29	0
	+ ♂	64	2.80	1.07	119	0
	-	70	3.30	0.96	29	0
	-	59	1.75	0.85	30	1
	-	60	2.25	1.04	15	0

forts.

App. tab. 1, forts.

Dato	Moden- het	l cm	w kg	K g/cm ³	Antall parasitter pr. laks	
					<u>L. sal-</u> <u>monis</u>	<u>C. elon-</u> <u>gatus</u>
8/4	-	62	2.30	0.97	14	0
	-	84	6.85	1.16	128	0
	-	68	3.10	0.99	36	0
	-	59	1.90	0.93	35	1
	-	72	3.90	1.04	65	0
28/4	-	72	3.45	0.92	33	0
STØ- INGER	-	56	1.20	0.68	49	0
	-	52	1.00	0.71	45	0
	-	51	0.85	0.64	22	0
	-	63	1.40	0.56	46	0
	-					
5/6	-				2	0
SMOLT	-				14	0
	-				28	0
	-				10	0
	-				17	0
	-				2	0
	-				60	0

Appendix tabell 2. Lengde (l), vekt (w) og beregnet kondisjonsfaktor ($K = \frac{w \cdot 100}{l^3}$) for vill laks fanget med drivgarn (D) og kilenot (K). Antall parasitter pr. laks av henholdsvis L. salmonis og C. elongatus er gitt.

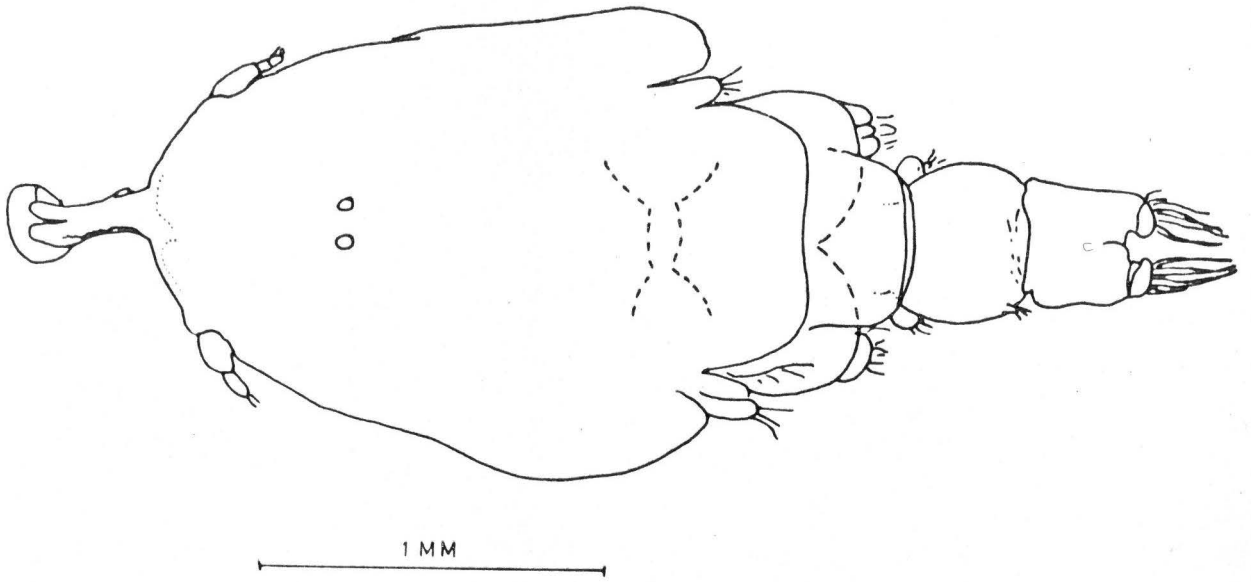
Dato	Redskap	l cm	w kg	K g/cm ³	Antall parasitter pr. laks	
					<u>L. sal-</u> <u>monis</u>	<u>C. elon-</u> <u>gatus</u>
4/6	D	-	-	-	2	0
	D	-	-	-	0	0
	D	-	-	-	4	0
	D	-	-	-	5	3
	D	-	-	-	19	1
20/6	K	61	1.9	0.837	8	0
	K	85	5.7	0.928	17	1
	D	102	9.5	0.895	9	0
	D	73	3.2	0.823	1	0
	D	67	2.9	0.964	5	1
	D	87	6.3	0.957	21	0
	D	87	6.7	1.017	28	3
26/6	D	67	3.2	1.064	17	0
	D	85	5.4	0.880	15	0
	D	91	7.4	0.982	15	1
	D	92	7.2	0.925	18	6
	D	79	3.9	0.791	8	0
	D	88	6.3	0.924	18	1
	D	92	8.3	1.066	32	3
	D	105	9.5	0.820	3	1
2-3/7	D	60	-	-	14	1
	D	85	-	-	9	1
	D	88	-	-	3	0
	D	70	-	-	8	8
	D	74	-	-	37	0
	D	77	-	-	21	1

forts.

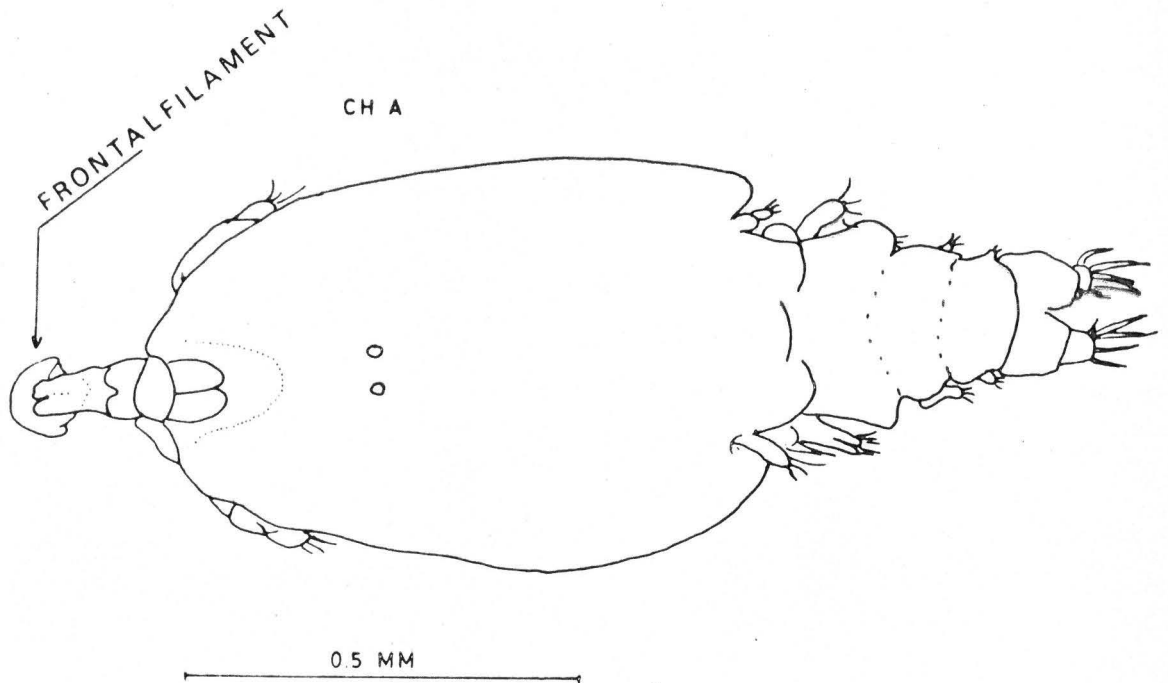
App. tab. 2, forts.

Dato	Red- skap	l cm	w kg	K g/cm ³	Antall parasitter pr. laks	
					<u>L. sal-</u> <u>monis</u>	<u>C. elon-</u> <u>gatus</u>
2-3/7	D	62	-	-	3	0
	D	70	-	-	1	0
	D	72	-	-	4	0
10/7	D	92	6.3	0.809	13	1
	D	70	3.5	1.020	3	2
	D	91	7.3	0.969	10	0
	D	71	3.1	0.866	17	1
	D	71	3.9	1.090	5	0
20/7	K	72	3.3	0.884	15	0
	K	70	3.4	0.991	3	0
	K	74	4.4	1.086	2	0
	K	91	7.9	1.048	14	2
	D	93	9.0	1.119	3	2
	D	71	3.3	0.922	9	0

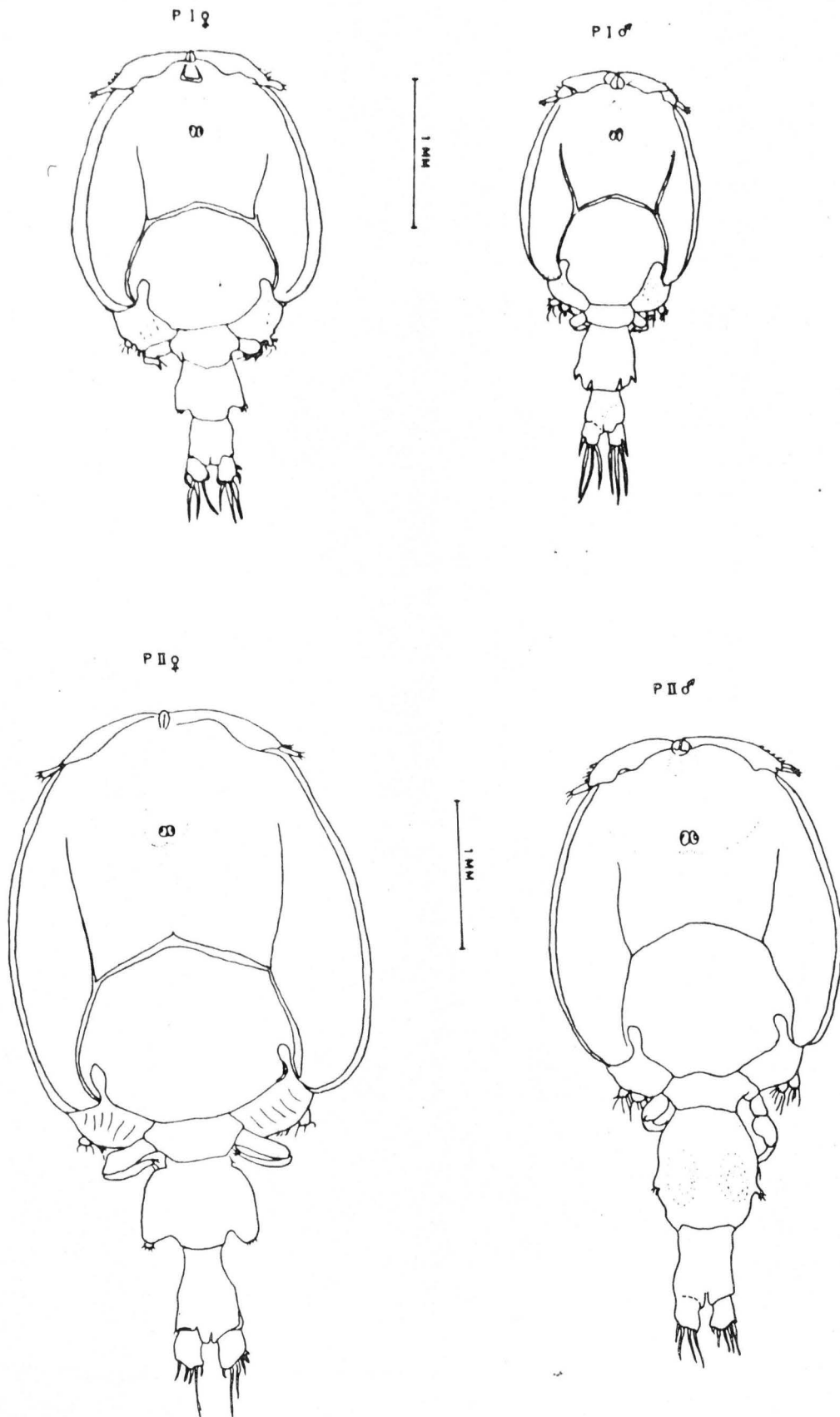
CH B



CH A



App. fig. 1. Chalimus A (nederst) og chalimus B (överst) av L. salmonis. Frontalfilament og målestokk er angitt.



App. fig. 2. Preadulte av *L. salmonis*. Överst 1. preadulte stadium (P I) og nederst 2. preadulte stadium (P II). Målestokk og kjønn er angitt.